

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

TESE

**Influência da altitude na história de vida de morcegos Phyllostomidae
(Chiroptera, Mammalia) na Floresta Atlântica**

William Douglas de Carvalho

2015



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**INFLUÊNCIA DA ALTITUDE NA HISTÓRIA DE VIDA DE MORCEGOS
PHYLLOSTOMIDAE (CHIROPTERA, MAMMALIA) NA FLORESTA
ATLÂNTICA**

WILLIAM DOUGLAS DE CARVALHO

Sob a Orientação do Professor

Carlos Eduardo Lustosa Esbérard

e Co-orientação do Professor

Jorge M. Palmeirim – Universidade de Lisboa

Tese submetida como requisito parcial
para obtenção do grau de Doutor em
Ciências, no Curso de Pós-Graduação em
Biologia Animal, Área de Concentração
em Biodiversidade

Seropédica, RJ
Dezembro de 2015

599.40981

C331i

T

Carvalho, William Douglas de, 1984-
Influência da altitude na história de
vida de morcegos Phyllostomidae
(Chiroptera, Mammalia) na Floresta
Atlântica / William Douglas de Carvalho. -
2015.
89 f.

Orientador: Carlos Eduardo Lustosa
Esbérard.

Tese (doutorado) - Universidade Federal
Rural do Rio de Janeiro, Curso de Pós-
Graduação em Biologia Animal, 2015.

Inclui bibliografia.

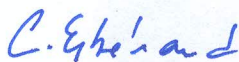
1. Morcego - Mata Atlântica - Teses. 2.
Morcego - Reprodução - Mata Atlântica -
Teses. 3. Influência de altitude - Mata
Atlântica - Teses. 4. Phyllostomidae -
Teses. I. Esbérard, Carlos Eduardo Lustosa,
1959- II. Universidade Federal Rural do Rio
de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em
Biologia Animal. III. Título.

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

WILLIAM DOUGLAS DE CARVALHO

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de Doutor em Ciências, no
Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração em Biodiversidade.

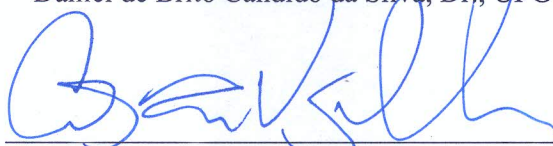
TESE APROVADA EM 09/12/2015



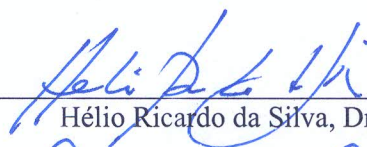
Carlos Eduardo Lustosa Esbérard, Dr., UFRRJ
(Orientador)



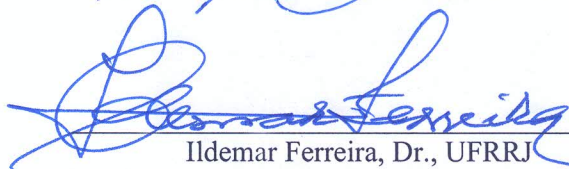
Daniel de Brito Cândido da Silva, Dr., UFG



Carlos Eduardo de Viveiros Grelle, Dr., UFRJ



Hélio Ricardo da Silva, Dr., UFRRJ



Ildemar Ferreira, Dr., UFRRJ

Morceguinho (o Rei da Natureza)

João do Vale

O homem é o rei dos animais
A mulher a rainha da beleza
Através da ciência tudo faz
Mata e cura a própria humanidade
Mas tem coisa pequena nesse mundo
Que desafia a ciência de verdade

Tá aqui uma que causa confusão
Que a ciência não dá explicação
Se morcego é ave ou animal
E como é que é feita a geração

Mata um, tem outro dentro dele
Dentro dele tem outro menorzinho
Procurando com jeito ainda encontra
Dentro um outro, um outro morceguinho

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Ilda e Antônio, e ao meu irmão, Carlos Eduardo, os quais sempre me incentivaram a continuar estudando e em todas as escolhas que fiz na vida.

Aos meus tios, Francisco, Leni, Cláudio e Nilza, e aos primos, Carla, Mariana e Claudinho, pela ajuda e incentivo durante a minha formação. Agradeço ao Prof. Waldimir J. V. Diamantino pela ajuda durante o pré-vestibular em 2003 e a quem me inspirei para seguir a carreira de Biólogo.

Ao orientador, Prof. Dr. Carlos Esbérard, pelas oportunidades oferecidas, mesmo após receber um 'não', quando pedi sua orientação para realizar o mestrado, depois do Curso de Ecologia de Campo durante a XXVIII Semana Acadêmica de Biologia em 2008. Valeu a insistência! Ao Co-orientador de Doutorado, Prof. Dr. Jorge M. Palmeirim, pela oportunidade que me deu de estudar na Universidade de Lisboa, além da fundamental ajuda para realizar as análises e redigir a presente Tese.

Agradeço à banca de avaliação da Tese, Prof. Dr. Daniel de Brito Candido da Silva, Prof. Dr. Carlos Eduardo de Viveiros Grelle, Prof. Dr. Hélio Ricardo da Silva e Prof. Dr. Ildemar Ferreira, pela aprovação, considerações e sugestões ao texto.

Agradeço à CAPES, CNPq e FAPERJ, órgãos públicos que financiaram os estudos realizados pelo Laboratório de Diversidade de Morcegos. À Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro e ao Instituto de Biologia que proporcionaram momentos inesquecíveis durante os últimos 11 anos de minha vida.

Agradeço aos amigos e companheiros que passaram e ainda continuam no Laboratório de Diversidade de Morcegos e aos amigos que fiz na Universidade de Lisboa. Agradeço aos amigos do curso de Ciências Biológicas e outros cursos da UFRRJ, sejam da graduação ou pós-graduação. Agradeço aos amigos do forró do Brasil e do forró da Europa que direta ou indiretamente ajudaram no desenvolvimento desta Tese, pois na terapia chamada 'Forró', que é minha válvula de escape, vocês são os integrantes fundamentais. Por fim, agradeço aos amigos que de alguma forma me acompanharam durante toda esta jornada na Universidade Rural, fazendo parte da minha vida e que sempre me incentivaram.

RESUMO

CARVALHO, William Douglas. **Influência da altitude na história de vida de morcegos Phyllostomidae (Chiroptera, Mammalia) na Floresta Atlântica.** 2015. 76p. Tese (Doutorado em Biologia Animal). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2015.

Em áreas montanhosas localizam-se muitos *hotspots* mundiais para conservação, sendo que esses locais são considerados áreas prioritárias para preservação de espécies de plantas e vertebrados. Espécies que ocorrem nesses locais possuem traços funcionais que propiciam a colonização de florestas em áreas elevadas. Além disso, pouco é conhecido sobre a biologia dessas espécies em gradientes altitudinais, como por exemplo sua taxa reprodutiva. Sendo assim, os objetivos da presente tese foram divididos em dois capítulos, sendo eles: (1) verificar como as espécies e as diferentes guildas de Phyllostomidae variam ao longo de um gradiente altitudinal e identificar que traços funcionais facilitam a colonização de florestas em áreas elevadas e (2) determinar se a taxa reprodutiva de morcegos Phyllostomidae frugívoros varia localmente e se esta variação pode ser explicada pelas respostas locais à variação na abundância de recursos. Para isto, compilamos estudos realizados na Floresta Atlântica do sul e sudeste do Brasil através de banco de dados (banco de teses da CAPES; Scielo; Web of Science), revistas especializadas, e do banco de dados do Laboratório de Diversidade de Morcegos (LADIM) do Instituto de Biologia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ). Após a seleção de 35 diferentes espécies de morcegos Phyllostomidae de 45 diferentes localidades, onde a altitude variou entre 60 e 2.450 m de altitude, selecionamos 10 traços funcionais para cada espécie: guilda trófica (GT), nível trófico (NT), carga relativa da asa (CRA), aspecto da asa (AA), grau de exigência de habitat florestal (GEHF), utilização de cavidades naturais (UCN), limite latitudinal sul (LLS), massa corporal (MC), tamanho do antebraço (TA) e tamanho corporal (TC). Os traços funcionais selecionados foram relacionados com um índice altitudinal, representando a altitude em que a espécie é mais abundante, e aqueles traços funcionais que apresentaram maior correlação foram submetidos a escolha de melhor modelo para descrever quais foram os principais traços funcionais que levam as espécies a colonizarem florestas em áreas elevadas. Além disso, consideramos as espécies com mais de 300 capturas (*Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium* e *Artibeus* spp.) para verificar o efeito da altitude sobre sua taxa

reprodutiva, relacionando a proporção de animais em reprodução com a altitude. Encontramos uma queda na abundância e riqueza de espécies de Phyllostomidae em altitudes elevadas, com queda na abundância de frugívoros e aumento de espécies de hábitos hematófagos. As guildas de nectarívoros, catadores e onívoros não foram influenciadas pela altitude. Nossos resultados também indicaram que o grau de exigência de habitat florestal foi o principal traço funcional que leva as espécies a colonizarem florestas em áreas elevadas, sendo que a utilização de cavidades naturais e o limite latitudinal sul também podem ser relevantes para a colonização. Todas as espécies de morcegos apresentaram maior taxa reprodutiva nos meses em que historicamente ocorrem maiores precipitações (de outubro a março). *Sturnira lilium* foi a espécie que apresentou maior taxa reprodutiva em altitudes elevadas, sendo esta taxa coincidente com a área onde há maior riqueza e abundância de *Solanum* sp. *Artibeus* sp. apresentou maior taxa reprodutiva em médias e baixas altitudes, locais onde há maior riqueza de espécies de *Ficus* e *Carollia perspicillata* não apresentou preferência altitudinal para a reprodução. Naquelas localidades onde a abundância de morcegos foi maior, mais fêmeas estavam reproduzindo-se, sendo que estes locais parecem ter maiores quantidades de recursos. Mostra-se necessário a conservação de todo o gradiente altitudinal com a possível implantação de unidades de conservação, pois determinadas espécies de morcegos ocorrem em maior abundância em altitudes diferentes, além de se reproduzirem em altitudes diferentes.

Palavras-chave: Atividade reprodutiva, gradiente altitudinal, Mata Atlântica, morcegos frugívoros, traços funcionais.

ABSTRACT

CARVALHO, William Douglas. **Influence of altitude on the life story of Phyllostomidae bats (Chiroptera, Mammalia) in the Atlantic Forest**. 2015. 76p. Thesis (PhD in Animal Biology). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2015.

Many world hotspots for conservation are located in mountains, which are considered priority areas for preservation of plants and vertebrates species. Species that occur in these locations have functional traits that favor the colonization of forests in high areas. Furthermore, we know little about the biology of these species along elevational gradients, for example, reproductive rate. Thus, the objectives of this thesis were divided into two sections, namely: (1) verify how the species and the different Phyllostomidae guilds vary in richness along an altitudinal gradient and identify the functional traits that facilitate the colonization of forests in high areas, and (2) determine if the reproductive rate of fruit bats Phyllostomidae varies locally and if this variation can be explained by local responses to variations in the abundance of resources. For this, we compiled studies in the Atlantic Forest of southern and southeastern Brazil through database (Capes bank of thesis; Scielo; Web of Science), journals and the database of Laboratório de Diversidade de Morcegos (LADIM) of Instituto de Biologia of Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ). After the selection of 35 different species of Phyllostomidae bats of 45 different locations, where the altitude varies between 60 and 2.450 m.a.s.l., 10 functional traits for each species were selected: trophic guild (GT), trophic level (NT), relative wing load (CRA), aspect ratio (AA), degree requirement forest habitat (GEHF), using natural cavities (UCN), southern latitudinal limit (LLS), body mass (MC), forearm size (TA) and body size (TC). The selected functional traits were related to an altitudinal index, calculated for each species, and those with greater correlation were chosen to be the best model to describe and determine the main functional traits that lead the species to colonize forests in high areas. Furthermore, we considered species with over 300 captures (*Carollia perspicillata*, *Sturnira lilium* e *Artibeus* spp.) to verify the effect of altitude on their reproductive rate. We found that there was a decline in the abundance and richness of Phyllostomidae species in high altitudes,

with a decline in the abundance of fruit bats and increase of hematophagous species. The nectarivorous bats, gleaners and omnivore bats were not affected by altitude. The results also indicated that the forest habitat requirements degree was the main functional trait that leads the species to colonize forests in high areas, and the use of natural cavities and southern latitudinal limit could be relevant to colonize. All bat species had a higher reproductive rate in months of major rainfall (October to March). *Sturnira lilium* was the species that has the highest reproductive rate in high altitudes, which coincides with the area where there is a greater wealth and abundance of *Solanum* sp. *Artibeus* sp. had a higher reproductive rate in medium and low altitudes, where there is a greater richness of *Ficus* species and *Carollia perspicillata* showed no altitudinal preference for reproduction. At the areas with larger bat abundance, more reproducing females were observed, as these sites appear to have a higher amount of resources. The conservation of the whole altitudinal gradient with the possible implementation of conservation units is necessary, because bat species occur in greater abundance at different altitudes and reproduce at different altitudes.

Key words: Altitudinal gradient, Atlantic Forest, fruit bats, functional traits, reproductive activity.

LISTA DAS TABELAS

- Tabela 1.1** – Bandas altitudinais, localidades, número de capturas, esforço amostral, altitude e coordenadas geográficas para os estudos considerados. 14
- Tabela 2.1** - Taxa, número de capturas, guilda trófica e traços funcionais das espécies dos morcegos Phyllostomidae em áreas de altitude na Floresta Atlântica. GT – guilda trófica; NT – nível trófico; CRA – carga relativa da asa; AA – aspecto da asa; GEHF – grau de exigência de habitat florestal; UCN – utilização de cavidades naturais; LLS – limite latitudinal sul; MC – massa corporal; TA – tamanho do antebraço; TC – tamanho corporal; IA – índice altitudinal. Hem – hematófagos; Nec – nectarívoros; Cta – Catadores; Oni – Onívoros; Frug – Frugívoros; Anim – Animalívoros. (**) Valores de $\alpha < 0.01$. 16
- Tabela 3.1** – Resultado do Modelos Lineares Generalizados (GLM) comparando abundância das espécies da família Phyllostomidae, separadas por guildas, e altitude. (*) Valores de $\alpha < 0.10$. 27
- Tabela 4.1** – Modelos ordenados pelos valores de AICc considerando os diferentes traços funcionais das espécies de Phyllostomidae em um gradiente altitudinal da Floresta Atlântica. GEHF – grau de exigência de habitat florestal; UCN – utilização de cavidades naturais; LLS – limite latitudinal sul. 27
- Tabela 5.1** – Resultado do Modelos Lineares Generalizados (GLM) dos traços funcionais das espécies incluídas no melhor modelo encontrado e a importância relativa das métricas do melhor modelo. Os valores de *pmvd* (Proportional Marginal Variance Decomposition) indicam quanto cada característica das espécies responde pelos 51,36% de explicação do melhor modelo. GEHF – grau de exigência de habitat florestal; UCN – utilização de cavidades naturais; LLS – limite latitudinal sul. (*) Valores de $\alpha < 0.10$; (**) Valores de $\alpha < 0.05$. 28
- Tabela 1.2** – Bandas altitudinais, localidades amostradas, total de capturas e esforço de captura (nº de noites x nº de horas x nº de redes) de morcegos para cada época do ano. 50
- Tabela 2.2** – Espécies de Phyllostomidae, total de capturas para fêmeas e machos nas diferentes altitudes e épocas do ano. 55
- Tabela 3.2** – Comparação das médias da massa corporal e intervalo de confiança para machos de quatro diferentes espécies de Phyllostomidae. Os valores estão separados em bandas altitudinais e diferentes épocas do ano. Alit – *Artibeus lituratus*; Afim – *Artibeus fimbriatus*; Cper – *Carollia perspicillata*; Slil – *Sturnira lilium*; * – Menos de 50 indivíduos. 56

Tabela 4.2 – Parâmetros da análise circular para avaliar a ocorrência de picos na fenologia reprodutiva de fêmeas (♀) e machos (♂) das espécies de *Artibeus*, *Carollia perspicillata* (Cper) e *Sturnira lilium* (Slil) em diferentes bandas altitudinais. Os morcegos foram capturados em 13 diferentes localidades na Floresta Atlântica da América do Sul, entre os anos de 1992 e 2014. 57

LISTA DAS FIGURAS

- Figura 1.1** – Figura 1.1 – (A) América do Sul com o sudeste e sul do Brasil assinalado. **11**
(B) Localidades consideradas para avaliar o efeito da altitude em Phyllostomidae. As localidades estão representadas pelos círculos negros. As áreas verdes representam os remanescentes de Floresta Atlântica. Localidades: 1 – Parque Estadual do Desengano; 2 – Cambuci; 3 – Estação Ecológica Paraíso; 4 – Reserva Serra do Caraça; 5 – Maciço da Tijuca; 6 – Reserva Rio das Pedras; 7 – Parque Nacional da Serra da Bocaina; 8 – Guarulhos; 9 – Parque Estadual da Serra da Cantareira; 10 – Parque Estadual Intervales; 11 – Parque Estadual de Campinhos; 12 – Parque Nacional da Serra dos Órgãos; 13 – Reserva Biológica do Tinguá; 14 – Santuário da Vida Silvestre Serra da Concórdia; 15 – Rio Preto; 16 – Serra Negra; 17 – Parque do Ingá; 18 – Área de Relevante Interesse Ecológico Floresta da Cicuta; 19 – Parque Estadual da Pedra Selada; 20 – Parque Nacional do Itatiaia; 21 – Reserva Particular do Patrimônio Natural Alto Montana; 22 – Cachoeira das Fadas; 23 - Reserva Particular do Patrimônio Natural Cachoeira do Tombo; 24 – Cachoeira dos Garcias; 25 – Chapada do Abanador.
- Figura 2.1** – Curva de rarefação de espécies de morcegos da família Phyllostomidae **23**
para cada banda altitudinal.
- Figura 3.1** – Curvas de rarefação de espécies de morcegos da família Phyllostomidae **24**
para cada banda altitudinal na Floresta Atlântica considerando os valores da riqueza esperada (índice de Chao-1 – linha cinza) e seu desvio padrão (barras pretas). Bandas altitudinais: (A) 200; (B) 500; (C) 1.000; (D) 1.300; (E) 1.600 e (F) 1.900.
- Figura 4.1** – Relações entre riqueza esperada de espécies (Chao-1) e altitude (A) e **22**
entre abundância e altitude (B) para morcegos Phyllostomidae em um gradiente altitudinal na Floresta Atlântica. A linha horizontal no boxplot representa a média para as localidades consideradas em cada banda altitudinal. Número de sítios de captura por banda: banda de 200 m, n = 6; banda de 500 m, n= 8; banda de 1.000 m, n = 8; banda de 1.300 m, n = 12; banda de 1.600 m, n = 7; banda de 1.900 m, n = 5.
- Figura 5.1** – Relações entre a altitude e as guildas tróficas para morcegos **23**
Phyllostomidae ao longo de um gradiente altitudinal para a Floresta Atlântica. (A) frugívoros e (B) hematófagos. A linha horizontal no boxplot representa a média das localidades consideradas em cada banda altitudinal. Número de sítios de captura por banda: banda de 200 m, n = 6; banda de 500 m, n= 8; banda de 1.000 m, n = 8; banda de 1.300 m, n = 12; banda de 1.600 m, n = 7; banda de 1.900 m, n = 5.
- Figura 1.2** – América do Sul, destacando a região sudeste do Brasil, onde se localizam **51**
as 13 localidades amostradas entre os anos de 1992 e 2014: (1) Parque Estadual do Desengano – RJ, (2) Morro de São João – RJ, (3) Reserva Biológica Araras – RJ, (4) Maciço da Tijuca – RJ, (5) Reserva Biológica do Tinguá – RJ, (6) Santuário da Vida

Silvestre da Serra da Concórdia – RJ, (7) ARIE Floresta da Cicuta – RJ, (8) Hotel Portobelo – RJ, (9) Reserva Rio das Pedras – RJ, (10) Parque Estadual Pedra Selada – RJ, (11) Parque Nacional do Itatiaia – RJ/MG, (12) Parque Estadual Serra Papagaio – MG e (13) RPPN Alto Montana – MG. As áreas verdes indicam os remanescentes de Floresta Atlântica

Figura 2.2 – Média da massa corporal (em gramas – g) de machos adultos de *Artibeus lituratus* (Alit), *Artibeus fimbriatus* (Afim), *Sturnira lilium* (Slil) e *Carollia perspicillata* (Cper) em relação às épocas do ano. Os morcegos foram capturados em 13 diferentes localidades na Floresta Atlântica da América do Sul, entre os anos de 1992 e 2014. As linhas verticais representam o intervalo de confiança de 95%. **56**

Figura 3.2 – Sazonalidade reprodutiva ao longo do ano nas três bandas altitudinais para fêmeas de (A) *Artibeus lituratus*, (B) *Carollia perspicillata* e (C) *Sturnira lilium*. O tamanho das bolas representa a abundância de fêmeas (nº de capturas ponderado pelo esforço de captura). **58**

Figura 4.2 – Sazonalidade reprodutiva ao longo do ano nas três bandas altitudinais para machos de (A) *Artibeus lituratus*, (B) *Carollia perspicillata* e (C) *Sturnira lilium*. O tamanho das bolas representa a abundância de fêmeas (nº de capturas ponderado pelo esforço de captura). **59**

Figura 5.2 – Média da massa corporal (em gramas – g) de machos adultos de *Artibeus lituratus* (Alit), *Artibeus fimbriatus* (Afim), *Sturnira lilium* (Slil) e *Carollia perspicillata* (Cper) em relação às bandas altitudinais. Os morcegos foram capturados em 13 diferentes localidades na Floresta Atlântica da América do Sul, entre os anos de 1992 e 2014. As linhas verticais representam o intervalo de confiança de 95%. **60**

Figura 6.2 – Correlação entre a abundância de fêmeas (nº de capturas ponderado pelo esforço de captura) e a percentagem de fêmeas grávidas (nº de fêmeas grávidas ponderado pelo total de fêmeas) para as épocas chuvosa e seca. Os morcegos foram capturados em 13 diferentes localidades na Floresta Atlântica da América do Sul, entre os anos de 1992 e 2014. **62**

SUMÁRIO

Introdução Geral	1
Referências Bibliográficas	3
Capítulo I - Traços funcionais de Phyllostomidae (Chiroptera, Mammalia) que facilitam a colonização de áreas elevadas na Floresta Atlântica do Brasil	6
Introdução	7
Objetivos	9
Material e Métodos	9
Resultados	22
Discussão	28
Referências Bibliográficas	34
Capítulo II - Restrições reprodutivas em morcegos frugívoros da família Phyllostomidae: variação sazonal e altitudinal na taxa reprodutiva na Floresta Atlântica	46
Introdução	47
Objetivos	48
Material e Métodos	48
Resultados	53
Discussão	62
Referências Bibliográficas	67
Considerações Finais	75

INTRODUÇÃO GERAL

Em gradientes ambientais, a dimensão funcional da biodiversidade é influenciada pela variação da riqueza e da dispersão das espécies, ocasionadas principalmente devido à variação da temperatura, pluviosidade e mudanças nas relações intra e interespecíficas das espécies (Cisneros et al., 2014). A interferência da temperatura e pluviosidade, por exemplo, provoca a variação na disponibilidade de recursos (*e.g.*, frutos) ao longo do gradiente, levando a diminuição da riqueza de espécies que consomem esses recursos (MacArthur & Levins, 1967; Graham, 1990; McCain, 2007; Mayfield & Levine, 2010).

Dentre os gradientes ambientais que apresentam maior variação na distribuição de espécies de mamíferos, sob influência desses fatores, o latitudinal e o altitudinal são os mais estudados (Stevens, 1992; Soriano, 1999; Stevens & Willig, 2002; Stevens, 2004; Ramos-Pereira & Palmeirim, 2013; Arita et al., 2014). Tanto em latitude elevada quanto em altitude elevada há uma diminuição da disponibilidade de recursos, influenciada principalmente pela diminuição da temperatura média, pluviosidade e complexidade do habitat (Lomolino, 2001; McCain & Grytnes, 2010; Guo et al., 2013). O gradiente latitudinal é o mais estudado e influencia a riqueza de espécies, principalmente de forma negativa, ou seja, quanto maior a latitude, menor a riqueza de espécies (Stevens, 1989; Arita et al., 2014). Por outro lado, temos o gradiente altitudinal, onde a influência sobre a distribuição das espécies é local e principalmente negativa conforme a altitude aumenta, ocasionando diminuição da riqueza de espécies (McCain & Grytnes, 2010). Entretanto, o gradiente altitudinal pode ser influenciado pela variação latitudinal e pela área ou ambiente onde ocorre (*e.g.*, região úmida ou seca), o que provoca diferentes padrões de distribuição ao longo do globo (ver McCain & Grytnes, 2010). Os principais padrões de distribuição conhecidos para mamíferos são o clinal, onde a riqueza de espécies em geral é maior em altitudes mais baixas, e o modal, o qual apresenta picos de riqueza de espécies em altitudes medianas, sendo que em ambos a riqueza de espécies posteriormente decresce com o incremento da altitude (Stevens, 1992; Rahbek, 1995; Rahbek, 2005; McCain & Grytnes, 2010). A existência destes diferentes padrões é uma consequência da variação da pluviosidade, temperatura e produtividade primária na região onde se localiza o gradiente altitudinal (Rahbek, 2005; McCain & Grytnes, 2010).

Até o momento, os estudos realizados em gradientes altitudinais enfocaram principalmente a descrição de como a riqueza e abundância das espécies variam ao longo do

gradiente, deixando de lado os fatores associados às espécies, sejam eles filogenéticos ou funcionais (Graham et al., 2014). Em relação aos vertebrados terrestres, os grupos mais estudados em gradientes são as aves, anfíbios, roedores e morcegos (McCain & Grytnes, 2010; Guo et al., 2013). Os morcegos, por exemplo, são os mais estudados por apresentarem elevada riqueza local, além da relativa facilidade de sua amostragem (*e.g.*, Fenton et al., 1992; Kunz et al., 2009). Entre estes vertebrados, há uma diferença no padrão de distribuição ao longo de diferentes gradientes altitudinais. Na cadeia de montanhas dos Andes, por exemplo, a metacomunidade dos morcegos apresenta uma distribuição aninhada, a de aves apresenta uma distribuição com estrutura quase-Clementsian e de roedores uma distribuição de estrutura Clementsian (Presley et al., 2012). Alguns dos fatores que provocam essas diferenças estão ligados aos morcegos, pois eles são os únicos mamíferos com capacidade de voar, possuem asas com membranas entre os dígitos, o que aumenta sua superfície específica para reter mais calor, além de apresentarem pelos cobrindo a maior parte do corpo, o que melhora sua tolerância ao frio (Fleming, 1986; Storz et al., 2001; Soriano et al., 2002).

Além destas características gerais relacionadas a ordem Chiroptera, determinadas famílias e gêneros (Vespertilionidae, Molossidae, gêneros *Sturnira*, *Anoura* e *Desmodus*) apresentam traços funcionais (*e.g.*, menor temperatura basal e torpor facultativo) que as tornam com maior capacidade de colonizar florestas em áreas elevadas (Fleming, 1986; Soriano et al., 2002; Ruiz, 2006). *Sturnira erythromos* e *Anoura latidens*, por exemplo, apresentam distribuição até altitudes mais elevadas na cadeia dos Andes, tendo adaptações morfológicas (*e.g.*, maior densidade de pelos pelo corpo e reduzido uropatágio) e fisiológicas (*e.g.*, menor temperatura basal) que as possibilitam colonizarem florestas acima de 2.000 m de altitude (Soriano et al., 2002). Entretanto, há uma lacuna no conhecimento sobre os traços funcionais mais importantes para que as espécies colonizem essas áreas (Graham et al., 2014), além da falta de informações sobre a biologia das espécies (*e.g.*, taxa reprodutiva, padrão de atividade e amplitude de nicho alimentar) que apresentam maior abundância nessas áreas.

Como os morcegos têm representantes nas diferentes guildas tróficas, exceto saprófitos (Reis et al., 2003; Kalko et al., 1996), e apresentam elevada abundância local (ver Fenton et al., 1992), estes mamíferos voadores mostram-se excelentes modelos para estudar fatores (*e.g.*, traços funcionais) que interferem na variação de sua riqueza e distribuição ao longo de gradientes ambientais. Sendo assim, para o presente estudo, escolhemos este grupo para tentar verificar quais traços funcionais proporcionam a colonização de áreas elevadas na Floresta

Atlântica e se existe uma variação no padrão reprodutivo ao longo de um gradiente altitudinal para aquelas espécies mais abundantes, descrevendo àquela(s) altitude(s) ótima(s) para reprodução de cada espécie. Para este fim, desenvolvemos um estudo ao longo das cadeias de montanhas localizadas no sul e sudeste do Brasil, entre 60 e 2.400 m de altitude, na Mata Atlântica, sendo este Bioma o que apresenta a maior concentração de estudos com morcegos no Brasil (Bernard et al., 2011). Para um melhor entendimento, dividimos os resultados deste estudo em dois capítulos. No primeiro capítulo descrevemos como a comunidade de Phyllostomidae distribui-se ao longo do gradiente altitudinal e verificamos qual(is) traço(s) funcional(is) (dentre guilda trófica, nível trófico, carga relativa da asa, aspecto da asa, grau de exigência de habitat florestal, utilização de cavidades naturais, limite latitudinal sul, massa corporal, tamanho do antebraço e tamanho corporal) fazem com que espécies dessa família colonizem florestas em áreas elevadas. No segundo capítulo verificamos qual(is) altitude(s) são mais favoráveis para a reprodução das espécies mais abundantes de Phyllostomidae frugívoros e se isto pode ser explicado pela disponibilidade de recursos. Além disso, verificamos se em localidades onde há maior abundância de morcegos também há maior taxa reprodutiva.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arita, H.T.; Vargas-Barón, J. & Villalobos, F. 2014. Latitudinal gradients of genus richness and endemism and the diversification of New World bats. *Ecography* 37(11):1024-1033.
- Bernard, E.; Aguiar, L.M.S. & Machado, R.B. 2011. Discovering the Brazilian bat fauna: a task for two centuries? *Mammal Review* 41(1):23-29.
- Cisneros, L.M.; Burgio, K.R.; Dreiss, L.M.; Klingbeil, B.T.; Patterson, B.D.; Presley, S.J. & Willig, M.R. 2014. Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Journal of Animal Ecology* 83(5):1124-1136.
- Fenton, M.B.; Acharya, L.; Audet, D.; Hickey, M.B.C.; Merriman, C.; Obrist, M.K.; Syme, D.M. & Adkins, B. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24(2):440-446.
- Graham, G.L. 1990. Bats versus birds: comparisons among Peruvian volant vertebrate faunas along an elevational gradient. *Journal of Biogeography* 17(6):657-668.
- Graham, C.H.; Carnaval, A.C.; Cadena, C.D.; Zamudio, K.E.; Roberts, T.E.; Parra, J.L.; MacCain, C.M.; Bowie, R.C.K.; Moritz, C.; Baines, S.B.; Schneider, C.J.; VanDerWal, J.; Rahbek, C.; Kozak, K.H. & Sanders, N.J. 2014. The origin and maintenance of

- montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography* 37(8):711-719.
- Guo, Q.; Kelt, D.A.; Sun, Z.; Liu, H.; Hu, L.; Ren, H. & Wen, J. 2013. Global variation in elevational diversity patterns. *Scientific Reports* 3(3007):1-7.
- Kunz, T.H.; Hodkison, R. & Weise, C. 2009. Methods of capturing and handling bats. In: Kunz, T.H. & Parsons, S. (Eds.) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*, 2nd edition, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 3-35.
- Lomolino, M.V. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography* 10(1):3-13.
- MacArthur, R. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101(921):377-385.
- McCain, C.M. 2007. Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 16(1):1-13.
- McCain, C.M. & Grytnes, John-Arvid. 2010. *Elevational Gradients in Species Richness*. Encyclopedia of Life Sciences John Wiley & Sons, Inc.; 13 pp.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters* 13(9):1085-1093.
- Presley, S.J.; Cisneros, L.M.; Patterson, B.D. & Willig, M.R. 2012. Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography* 21(10):968-976.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18(2):200-205.
- Rahbek, C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters* 8(2):224-239.
- Ramos-Pereira, M.J. & Palmeirim, J.M. 2013. Latitudinal diversity gradients in New World bats: are they a consequence of niche conservatism? *PLoS One* 8:e69245.
- Soriano, P.J.; Pascual, A.D.; Ochoa, J. & Aguilera, M. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciência* 24(1):17-25.
- Soriano, P.J. 2000. Functional structure of bat communities in tropical forest and Andean Cloud Forest. *Ecotropicos* 13(1):1-20.

- Soriano, P.J.; Ruiz, A. & Arends, A. 2002. Physiological responses to ambient temperature manipulation by three species of bats from Andean Cloud Forests. *Journal of Mammalogy* 83(2):445-457.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140(6):893-911.
- Stevens, R.D. 2004. Untangling latitudinal richness gradients at higher taxonomic levels: familial perspectives on the diversity of New World bat communities. *Journal of Biogeography* 31(4):665-674.
- Stevens, R.D. & Willig, M.R. 2002. Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology* 83(2):545-560.
- Storz, J.F.; Balasingh J.; Bhat, H.R.; Nathan, P.T.; Doss, D.P.S.; Prakash, A.A. & Kunz, T.H. 2001. Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 72(1):17-31.
- Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475-505.

CAPÍTULO I

Traços funcionais de Phyllostomidae (Chiroptera, Mammalia) que facilitam a colonização de áreas elevadas na Floresta Atlântica

INTRODUÇÃO

Muitos *hotspots* mundiais para conservação (Meyer et al., 2000) encontram-se em áreas montanhosas (Körner & Ohsawa, 2006), as quais são consideradas áreas prioritárias para preservação de espécies de plantas e vertebrados (Le Saout et al., 2013; Becker et al., 2013). Uma dessas maiores cadeias de montanhas, que contém grandes remanescentes florestais do *hotspots* Floresta Atlântica, localiza-se na borda atlântica da América do Sul, estendendo-se desde o norte do estado de Santa Catarina até o estado do Rio de Janeiro, entre as regiões sul e sudeste do Brasil (Almeida & Carneiro, 1998). Essa área concentra os remanescentes mais preservados de Floresta Atlântica dos cerca de 7,5% que restam no Brasil (Costa et al., 2009; Ribeiro et al., 2009). Nessa cadeia de montanhas localizam-se a Serra da Mantiqueira, Serra do Mar e Serra do Caraça, por exemplo, onde a Floresta Atlântica é subdividida em floresta submontana (50 a 500 m), floresta montana (500 a 1.500 m), floresta alto-montana (1.500 a 2.000 m) e campos de altitude (acima de 2.000 m), devido a sua composição e estratificação vegetal, influenciadas principalmente pela variação da altitude e da pluviosidade (Ururahy, 1983; Veloso et al., 1991; Vasconcelos, 2011).

Dentre os mamíferos que encontramos ao longo dessas cadeias de montanhas, os morcegos mostram-se excelentes modelos para diferentes estudos, pois são localmente abundantes (*e.g.*, Fenton et al., 1992; Kunz et al., 2009) e todas as guildas tróficas estão representadas dentro do táxon (Kalko et al., 1996). Apesar da Mata Atlântica ser o Bioma brasileiro mais bem amostrado em relação aos morcegos, parece haver uma lacuna de amostragem em regiões montanhosas (ver Figuras 1 e 2 em Bernard et al., 2011). Até o momento, somente cinco estudos abordaram variação altitudinal e os morcegos ao longo das cadeias de montanhas nessa área do sudeste do Brasil, sendo que todos concluem que há uma queda progressiva na riqueza de espécies com o incremento da altitude (Esbérard, 2004; Dias et al., 2008; Nascimento, 2008; Moras et al., 2013; Martins et al., 2015). Em geral, nas cadeias de montanhas pelo mundo, a comunidade de morcegos pode apresentar dois padrões de diminuição de riqueza: 1) queda progressiva na riqueza de espécies com o incremento da altitude ou 2) pico de riqueza e abundância em médias elevações (McCain & Grytnes, 2010). Os dois padrões estão relacionados a temperatura, produtividade florestal e climática, precipitação, tamanho do gradiente altitudinal e área de cada perfil altitudinal (McCain & Grytnes, 2010). Dentre estes fatores, o climático, parece ser o que mais interfere na composição das espécies ao longo de um gradiente altitudinal (McCain, 2005, 2007; McCain & Grytnes,

2010). Os traços funcionais de cada grupo taxonômico também parecem ser importantes (Cisneros et al., 2014, Graham et al., 2014), mas ainda precisam ter seus efeitos elucidados (Graham et al., 2014).

Além do padrão geral de distribuição altitudinal de Chiroptera, suas famílias podem ser influenciadas de formas diferentes. Phyllostomidae é muito influenciada, tendo a riqueza e abundância de suas espécies diminuindo com o incremento da altitude, ao contrário do que ocorre com Molossidae e Vespertilionidae (Fleming, 1986; Soriano et al., 1999). A baixa disponibilidade de recursos que ocorre em áreas elevadas pode ser um dos principais fatores que influencia Phyllostomidae (Graham, 1990). Para Molossidae e Vespertilionidae, a tolerância ao frio parece ser o principal traço funcional que favorece a colonização de áreas elevadas, mesmo essas espécies sendo mais tolerantes ao frio (Stevens, 1989; Stevens, 1992; Brown, 2001; Soriano et al., 2002; McCain, 2007). Assim como essas famílias de morcegos insetívoros, determinadas espécies de frugívoros, nectarívoros e hematófagos de Phyllostomidae apresentam uma relativa tolerância ao frio, conseguindo chegar até altitudes maiores (Fleming, 1986). Fleming (1986) descreve quatro padrões de distribuição das espécies de Phyllostomidae ao longo de um gradiente altitudinal: 1) Phyllostominae ocorre principalmente em terras baixas; 2) Glossophaginae é basicamente de terras baixas, mas o gênero *Anoura* ocorre em áreas elevadas; 3) Carollinae é mais abundante em áreas baixas, mas *Carollia brevicauda* ocorre com maior frequência em médias elevações, e 4) Sternodermatinae é bem representada em áreas elevadas com dois gêneros, *Sturnira* e *Platyrrhinus*. Esses padrões de distribuição para essas espécies coincidem com a presença de determinados traços funcionais para os gêneros *Sturnira* e *Anoura* (e.g., menor temperatura basal e torpor facultativo), por exemplo, que os tornam com maior capacidade de colonizar florestas em áreas elevadas ao longo da cadeia de montanhas dos Andes (Fleming, 1986; Soriano et al., 2002; Ruiz, 2006). Espécies como *Sturnira erythromos* e *Anoura latidens* apresentam distribuição até altitudes mais elevadas nos Andes, tendo adaptações morfológicas (e.g., maior densidade de pelos pelo corpo e reduzido uropatágio) ou fisiológicas (e.g., menor temperatura basal) que as possibilitam colonizarem florestas acima de 2.000 m de altitude (Soriano et al., 2002).

Apesar do conhecimento da queda na riqueza e abundância das espécies de morcegos em gradientes altitudinais no sudeste do Brasil (Esbérard, 2004; Nascimento, 2007; Dias et al., 2008; Moras et al., 2013; Martins et al., 2015), até o momento nenhum estudo avaliou quais os traços funcionais das espécies poderiam estar associados à colonização de áreas elevadas.

OBJETIVOS

A diferença na capacidade dos morcegos em colonizar áreas elevadas deve-se aos desafios adaptativos impostos às espécies, que nem todas conseguem ultrapassar. Sendo assim, o objetivo deste estudo foi verificar como as espécies e as diferentes guildas de Phyllostomidae comportam-se ao longo de um gradiente altitudinal e identificar que traços funcionais facilitam a colonização de florestas em áreas elevadas. Para isto, fizemos uma compilação de inventários de morcegos entre 19° e 26° de latitude sul para a Floresta Atlântica e testamos o possível papel dos seguintes traços funcionais: guilda trófica, nível trófico, carga relativa da asa, aspecto da asa, grau de exigência de habitat florestal, utilização de cavidades naturais, limite latitudinal sul, massa corporal, tamanho do antebraço e tamanho corporal.

As hipóteses são: (i) ocorrerá uma diminuição na riqueza e abundância das espécies de Phyllostomidae com o incremento da altitude e as espécies insetívoras e carnívoras terão maior sucesso em colonizar áreas elevadas. Além disso, (ii) as espécies de morcegos que são capazes de colonizar áreas elevadas na Floresta Atlântica apresentarão maior massa e tamanho corporal, maior carga relativa e aspecto da asa, menor grau de exigência de habitat florestal, maior capacidade de utilizar cavidades como abrigos diurnos e maior limite latitudinal sul.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta e preparação dos dados

Realizamos busca por estudos abordando amostragem de morcegos em bancos de dados (banco de teses da CAPES - <http://www.capes.gov.br/servicos/banco-de-teses>; Scientific Electronic Library Online – Scielo - <http://www.scielo.org>; Web of Science – WoS - <http://www.webofknowledge.com>) e revistas especializadas. As palavras-chave utilizadas para a busca, escritas em português e em inglês, foram: ‘morcego’ e ‘Floresta Atlântica’ (‘bats’ and ‘Atlantic Forest’), ‘riqueza’ e ‘morcegos’ (‘richness’ and ‘bats’), ‘lista’ e ‘morcegos’ (‘checklist’ and ‘bats’), ‘Chiroptera’ e ‘Floresta Atlântica’ (‘Chiroptera’ and ‘Atlantic Forest’). Através dessa busca, selecionamos somente os estudos realizados nas serras e áreas adjacentes, entre 19° e 26° de latitude sul, na Floresta Atlântica do sul e sudeste do Brasil (Figura 1.1). Além disso, consideramos somente estudos que utilizaram redes de neblina e localizavam-se em áreas de floresta, excluindo aqueles com amostragem em áreas agrícolas. Além da compilação de dados na literatura, utilizamos o banco de dados do Laboratório de Diversidade

de Morcegos (LADIM) do Instituto de Biologia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (UFRRJ).

As altitudes consideradas foram aquelas encontradas na descrição de cada estudo, sendo calculado o valor médio quando o estudo indicava as altitudes mínima e máxima para a área. Para as localidades em que não haviam dados de altitude, a mesma foi obtida através do Google Earth®, considerando a latitude e longitude fornecidos. As altitudes dos estudos considerados variaram entre 60 e 2.450 m e foram agrupadas em bandas altitudinais de aproximadamente 300 m cada (*e.g.*, Grytnes & Vetaas, 2002) (Tabela 1.1 e Figura 1.1). Não encontramos estudos realizados entre as altitudes de 700 e 800 m e entre 1.700 e 1.800 m. Além disso, consideramos os estudos realizados acima de 1.800 m somente em uma banda altitudinal. Para algumas localidades consideramos mais de um sítio de captura em cada banda altitudinal, pois as amostragens nestas localidades foram realizadas ao longo de um gradiente altitudinal com capturas de morcegos em diferentes altitudes. Esses sítios estão representados na Figura 1 pela numeração de suas localidades e na Tabela 1 com numeração diferente, mas com a indicação da localidade. As localidades com sítios de captura em diferentes altitudes foram: Parque Nacional da Serra dos Órgãos (n = 8 sítios), Reserva Biológica do Tinguá (n = 6 sítios), Parque Nacional do Itatiaia (n = 8 sítios) e Chapada do Abanador (n = 3 sítios).

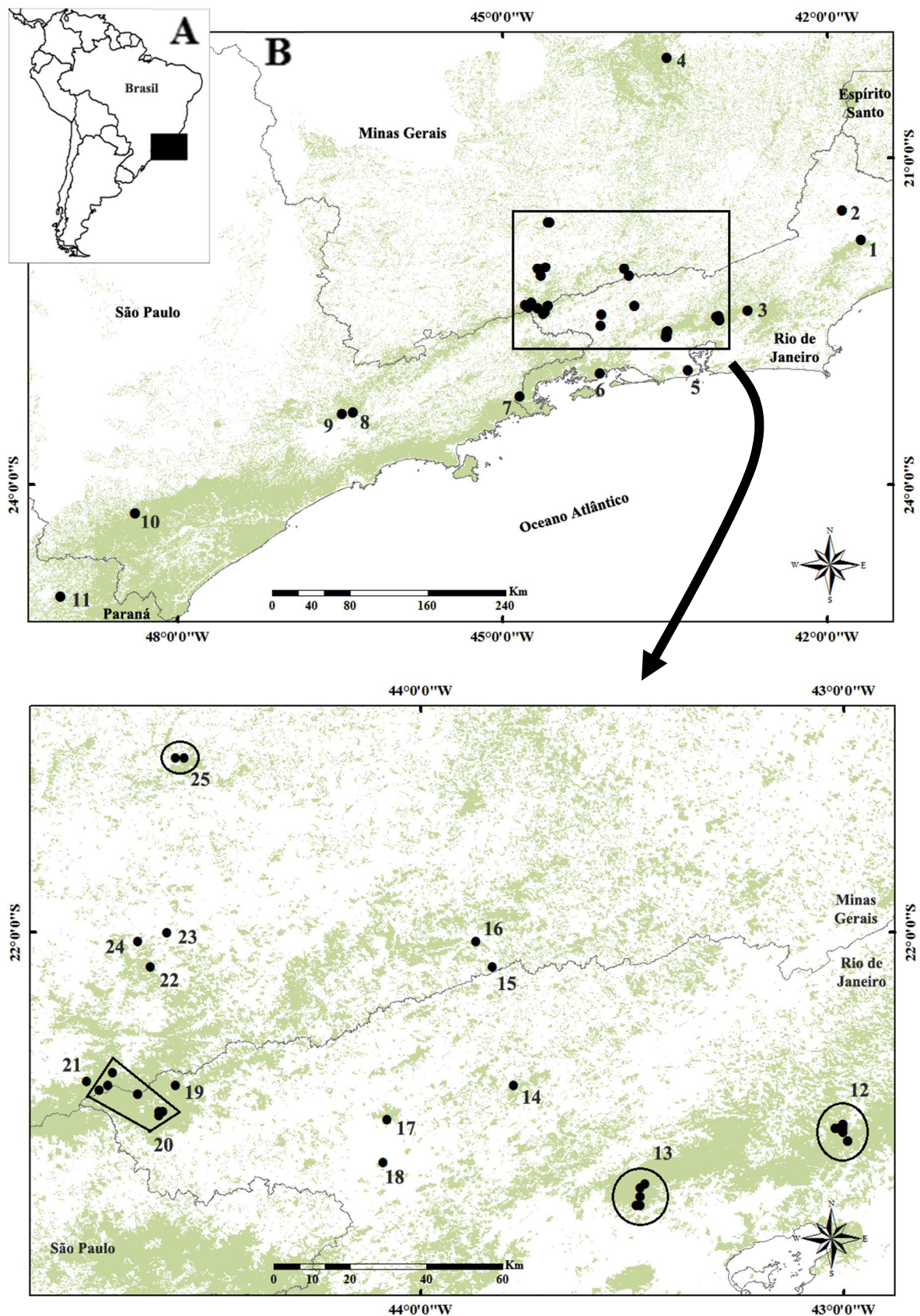


Figura 1.1 – (A) América do Sul com o sudeste e sul do Brasil assinalado. (B) Localidades consideradas para avaliar o efeito da altitude em Phyllostomidae. As localidades estão representadas pelos círculos negros. As áreas verdes representam os remanescentes de Floresta

Atlântica. Localidades: 1 – Parque Estadual do Desengano; 2 – Cambuci; 3 – Estação Ecológica Paraíso; 4 – Reserva Serra do Caraça; 5 – Maciço da Tijuca; 6 – Reserva Rio das Pedras; 7 – Parque Nacional da Serra da Bocaina; 8 – Guarulhos; 9 – Parque Estadual da Serra da Cantareira; 10 – Parque Estadual Intervales; 11 – Parque Estadual de Campinhos; 12 – Parque Nacional da Serra dos Órgãos; 13 – Reserva Biológica do Tinguá; 14 – Santuário da Vida Silvestre Serra da Concórdia; 15 – Rio Preto; 16 – Serra Negra; 17 – Parque do Ingá; 18 – Área de Relevante Interesse Ecológico Floresta da Cicuta; 19 – Parque Estadual da Pedra Selada; 20 – Parque Nacional do Itatiaia; 21 – Reserva Particular do Patrimônio Natural Alto Montana; 22 – Cachoeira das Fadas; 23 - Reserva Particular do Patrimônio Natural Cachoeira do Tombo; 24 – Cachoeira dos Garcias; 25 – Chapada do Abanador.

Traços funcionais das espécies

Os 10 traços funcionais considerados para cada espécie foram: guilda trófica (GT), nível trófico (NT), carga relativa da asa (CRA), aspecto da asa (AA), grau de exigência de habitat florestal (GEHF), utilização de cavidades naturais (UCN), limite latitudinal sul (LLS), massa corporal (MC), tamanho do antebraço (TA) e tamanho corporal (TC) (Tabela 2.1).

Guilda trófica (GT) e nível trófico (NT) – Realizamos a classificação das espécies em guildas e níveis tróficos para verificar se dentro de Phyllostomidae os insetívoros catadores e animalívoros têm maior capacidade de colonizar áreas elevadas, assim como ocorre com Mollossidae e Vespertilionidae, famílias estritamente insetívoras. Mollossidae e Vespertilionidae são duas famílias em que a riqueza declina de forma mais suave como o incremento da altitude em florestas tropicais da América do Sul (Fleming, 1986; Soriano et al., 1999). Para esse fim, classificamos as espécies de Phyllostomidae em guildas tróficas (frugívoros, nectarívoros, onívoros, catadores e hematófagos) e nível trófico (fitófagos, nectarívoros e animalívoros) segundo Kalko et al. (1996) e Schnitzler & Kalko (1998). Dentro do nível trófico, fitófagos foram representados por frugívoros e onívoros, e os animalívoros foram representados pelos insetívoros, hematófagos e catadores.

Carga relativa da asa (CRA) e aspecto da asa (AA) – Ligadas ao uso do habitat e ao uso de diferentes tipos de paisagem, a carga relativa e aspecto da asa refletem no padrão de voo, tipo de forrageamento e dieta das espécies de morcegos (Marinello & Bernard, 2014). Esses parâmetros descrevem as diferentes proporções da asa dos morcegos, as quais influenciam a manobrabilidade de voo, agilidade e velocidade, bem como os seus custos energéticos (e.g., Norberg et al., 1993; Mancina et al., 2012). Animais com maiores valores de carga relativa e aspecto da asa fazem voos rápidos (Freeman, 1981) em áreas desobstruídas e ambientes abertos,

tais como a região acima do dossel da floresta, sobre a água (Marinello & Bernard, 2014), pois a vegetação apresenta-se menos complexa e estruturada. Carga relativa e aspecto da asa menores indicam voos mais lentos e boa capacidade de manobras (Norberg & Fenton, 1988; Norberg & Rayner, 1987), como ocorre com as espécies que são mais frequentes no interior de florestas (ver Tavares, 2013; Marinello & Bernard, 2014). Sendo assim, utilizamos esses dois parâmetros para verificar se aquelas espécies que têm maior abundância em altitude também apresentariam maior carga relativa e aspecto da asa, pois há uma menor estruturação e complexidade florestal nessas áreas. Do outro lado, aquelas espécies que têm maior abundâncias em áreas mais baixas apresentariam menor carga relativa e aspecto da asa dentro de Phyllostomidae, pois nesses locais há maior complexidade e estratificação florestal. Obtivemos os valores para carga relativa da asa e aspecto da asa através dos estudos de Tavares (2013) e Marinello & Bernard (2014). Para as espécies que não haviam dados na literatura, fizemos uma regra de três simples, utilizando dados de indivíduos do mesmo gênero descritos em Tavares (2013) e Marinello & Bernard (2014), de acordo com a seguinte equação:

$$CRAd \text{ ou } AAd (\text{Espécie } 2) = \frac{\text{Ant. Espécie } 2 \times CRAc \text{ ou } AAc}{\text{Ant. Espécie } 1}$$

Onde: CRAd = Carga relativa da asa desconhecida; AAd = Aspecto da asa desconhecido; Ant. = Média do valor do antebraço para a espécie; Espécie 2 = Espécie com valor desconhecido; CRAc = Carga relativa da asa conhecida; AAc = Aspecto da asa conhecido; Espécie 1 = Espécie com valor conhecido.

Tabela 1.1 – Bandas altitudinais, localidades, total de capturas, esforço amostral, altitude e coordenadas geográficas para os estudos considerados.

Bandas altitudinais (Altitude média aproximada e variação em metros)	Localidade (área – ha)	Total de Capturas	Esforço (nº de noites x nº de horas x nº de redes)	Altitude (m)	Lat/Long (°)	Referência*
200 (60 – 400)	1. Reserva Rio das Pedras – RJ (1.361)	1.208	4.644	60	-22,98 / -44,10	Luz et al. (2011) ¹
	2. Reserva Biológica do Tinguá 1 – RJ (24.903)	144	156	100	-22,64 / -43,49	Dias et al. (2008) ¹
	3. Reserva Biológica do Tinguá 2 – RJ (24.903)	47	156	150	-22,49 / -42,99	Dias et al. (2008) ¹
	4. Estação Ecológica Paraíso – RJ (5.000 ha)	722	2.775	100	-22,64 / -43,48	LADIM ¹
	5. Parque Nacional da Serra dos Órgãos 1 – RJ (20.030)	8	60	365	Não informada	Nascimento (2007) ¹
	6. Reserva do Guapiaçu – RJ (5.500)	1.289	4.320	360	-22,40 / -42,73	Santos (2013) ¹
Total	-	3.411	12.111	-	-	-
500 (401 – 700)	7. Parque do Ingá – RJ (211)	85	294	430	-22,44 / -44,08	Pereira et al. (2013) ²
	8. ARIE Floresta da Cicuta – RJ (131)	474	3.744	422	-22,54 / -44,09	LADIM ²
	9. Parque Nacional da Serra dos Órgãos 2 – RJ (20.030)	15	60	450	Não informada	Nascimento (2007) ¹
	10. Rio preto – MG (sem informação)	100	1.560	450	-22,08 / -43,83	Nobre et al. (2009)
	11. Maciço da Tijuca – RJ (3.972)	1.176	5.760	540	-22,95 / -43,28	Esbérard (2003) e LADIM ²
	12. Reserva Biológica do Tinguá 3 – RJ (24.903)	33	156	600	-22,62 / -43,48	Dias et al. (2008) ¹
	13. Cambuci – RJ (1.000)	111	662	641	-21,48 / -41,86	Albuquerque et al. (2013) ²
	14. SVS Serra da Concórdia – RJ (1.030)	1.185	4.920	650	-22,36 / -43,78	Modesto et al. (2008) e LADIM ²
Total	-	3.179	17.156	-	-	-
1.000 (800 – 1.100)	15. Reserva Biológica do Tinguá 4 – RJ (24.903)	36	156	985	-22,60 / -43,48	Dias et al. (2008) ¹
	16. Reserva Biológica do Tinguá 5 – RJ (24.903)	66	156	820	-22,62 / -43,48	Dias et al. (2008) ¹
	17. Guarulhos – SP (sem informação)	93	180	850	-23,33 / -46,38	Chaves et al. (2012)
	18. Parque Estadual da Cantareira – SP (7.916)	512	1.296	880	-23,35 / -46,48	Bertola et al. (2005) ¹
	19. Parque Estadual de Campinhos – PR (36,97)	140	2.880	890	-25,03 / -49,09	Arnone & Passos (2007)
	20. Parque Estadual Intervales – SP (41.705)	433	4.212	904	-24,26 / -48,40	Portfors et al. (2000) e Passos et al. (2003) ¹
	21. Serra Negra – MG (sem informação)	241	1.440	1.000	-22,02 / -43,87	Nobre et al. (2009)
	22. Parque Nacional da Serra dos Órgãos 3 – RJ (20.030)	33	300	1.024	Não informada	Nascimento (2007) ¹
Total	-	1.554	10.620	-	-	-
	23. RPPN Cachoeira do Tombo – MG – (12.02)	226	1.620	1.121	-22,00 / -44,60	LADIM ²

1.300 (1.101 – 1400)	24. Parque Nacional da Serra da Bocaina – RJ/SP (134.000)	24	96	1.121	-23,19 / -44,84	Delciellos et al. (2012) ¹	
	25. Parque Nacional do Itatiaia 1 – RJ/MG (28.084)	23	168	1.100	-22,42 / -44,61	Martins et al. (2015) ¹	
	26. Parque Nacional do Itatiaia 2 – RJ/MG (28.084)	18	168	1.200	-22,42 / -44,62	Martins et al. (2015) ¹	
	27. Parque Nacional do Itatiaia 3 – RJ/MG (28.084)	21	168	1.300	-22,43 / -44,62	Martins et al. (2015) ¹	
	28. Parque Estadual do Desengano – RJ (22.400)	107	768	1.250	-21,75 / -41,68	Modesto et al. (2008) ¹	
	29. Reserva Biológica do Tinguá 6 – RJ (24.903)	13	156	1.270	-22,59 / -43,47	Dias et al. (2008) ¹	
	30. Reserva Serra do Caraça – MG (10.187)	212	360	1.273	-20,08 / -43,48	Falcão et al. (2003) ¹	
	31. Parque Nacional da Serra dos Órgãos 4 – RJ (20.030)	38	180	1.284	Não informada	Nascimento (2007) ¹	
	32. Parque Nacional da Serra dos Órgãos 5 – RJ (20.030)	3	180	1.100	Não informada	Nascimento (2007) ¹	
	33. Parque Nacional da Serra dos Órgãos 6 – RJ (20.030)	9	120	1.391	Não informada	Nascimento (2007) ¹	
	34. Cachoeira das Fadas/Aiuruoca – MG (24.32)	86	1.200	1.350	-22,08 / -44,64	LADIM ²	
	Total	-	780	5.184	-	-	-
	1.600 (1.401 – 1.700)	35. Chapada do Abanador 1 – MG (760)	33	840	1.425	-21,59 / -44,56	Moras et al. (2013) ²
		36. RPPN Alto Montana – MG (762)	58	324	1.470	-22,35 / -44,79	LADIM ¹
37. Chapada do Abanador 2 – MG (760)		44	840	1.515	-21,59 / -44,58	Moras et al. (2013) ²	
38. Chapada do Abanador 3 – MG (760)		43	840	1.545	-21,59 / -44,64	Moras et al. (2013) ²	
39. Parque Nacional da Serra dos Órgãos 7 – RJ (20.030)		5	180	1.582	Não informada	Nascimento (2007) ¹	
40. Parque Estadual da Pedra Selada – RJ (8.036)		166	441	1.600	-22,36 / -44,58	Luz et al. (2013) ¹	
41. Parque Nacional do Itatiaia 4 – RJ/MG (28.084)		8	168	1.670	-22,37 / -44,76	Martins et al. (2015) ¹	
42. Cachoeira dos Garcias/Aiuruoca – MG (18,27)		42	480	1.671	-22,02 / -44,67	LADIM ²	
Total	-	399	4.113	-	-	-	
1.900 (1.800 – 2.000)	43. Parque Nacional da Serra dos Órgãos 8 – RJ (20.030)	1	120	1.900	Não informada	Nascimento (2007) ¹	
	44. Parque Nacional do Itatiaia 5 – RJ/MG (28.084)	13	168	1.850	-22,33 / -44,73	Martins et al. (2015) ¹	
	45. Parque Nacional do Itatiaia 6 – RJ/MG (28.084)	17	168	1.960	-22,36 / -44,74	Martins et al. (2015) ¹	
	46. Parque Nacional do Itatiaia 7 – RJ/MG (28.084)	0	168	2.350	-22,38 / -44,67	Martins et al. (2015) ¹	
	47. Parque Nacional do Itatiaia 8 – RJ/MG (28.084)	0	168	2.450	-22,38 / -44,67	Martins et al. (2015) ¹	
Total	-	31	792	-	-	-	

*Tipo de local em que cada estudo foi considerado: 1 – Localidade localizada em grande remanescente florestal; 2 – Localidade considerada como “fragmento”.

Tabela 2.1 - Taxa, número de capturas, guilda trófica e traços funcionais das espécies dos morcegos Phyllostomidae em áreas de altitude na Floresta Atlântica. GT – guilda trófica; NT – nível trófico; CRA – carga relativa da asa; AA – aspecto da asa; GEHF – grau de exigência de habitat florestal; UCN – utilização de cavidades naturais; LLS – limite latitudinal sul; MC – massa corporal; TA – tamanho do antebraço; TC – tamanho corporal; IA – índice altitudinal. Hem – hematófagos; Nec – nectarívoros; Cta – Catadores; Oni – Onívoros; Frug – Frugívoros; Fito – Fitófagos; Anim – Animalívoros. (*) Valores de $\alpha < 0.01$.

Taxa	Total de Capturas	GT	NT	CRA	AA	GEHF	UCN	LLS (°)	MC (g)	TA (mm)	TC (mm)
<i>Desmodus rotundus</i>	520	Hem	Anim	41,7839	6,7275	2	5	-34,0057	32,50	57,50	79,50
<i>Diaemus youngii</i>	4	Hem	Anim	38,5138	6,1940	1	5	-27,4843	37,50	53,00	85,00
<i>Diphyla ecaudata</i>	20	Hem	Anim	38,5138	6,1940	1	5	-23,4500	33,50	53,00	84,00
<i>Anoura caudifer</i>	319	Nec	Nec	43,3289	6,6006	2	5	-29,6168	10,75	36,50	58,50
<i>Anoura geoffroyi</i>	90	Nec	Nec	51,0450	7,7761	2	5	-29,3516	15,50	43,00	63,00
<i>Glossophaga soricina</i>	198	Nec	Nec	42,4980	6,4741	2	5	-34,8381	15,50	35,80	53,00
<i>Lonchophylla peracchii</i>	4	Nec	Nec	46,3952	7,1600	3	2	-23,3167	10,50	35,80	10,10
<i>Chrotopterus auritus</i>	40	Gle	Anim	27,3519	6,6848	2	5	-31,3707	77,15	82,00	103,5
<i>Lonchorhina aurita</i>	36	Gle	Anim	54,3426	7,0649	4	4	-24,5814	15,25	50,50	61,00
<i>Micronycteris hirsuta</i>	2	Gle	Anim	33,7552	5,3888	4	1	-21,4666	14,20	43,00	60,00
<i>Micronycteris megalotis</i>	22	Gle	Anim	33,8164	5,7474	4	3	-24,2088	5,650	33,95	47,50
<i>Micronycteris microtis</i>	6	Gle	Anim	36,1128	5,6494	2	3	-24,3093	7,150	46,00	34,55
<i>Micronycteris minuta</i>	16	Gle	Anim	40,7669	5,8120	1	3	-23,0000	7,500	34,05	47,50
<i>Mimon bennettii</i>	22	Gle	Anim	29,7904	7,0142	3	4	-27,7106	23,35	54,95	62,50
<i>Phylloderma stenops</i>	2	Oni	Fito	30,4258	6,2281	4	4	-24,5811	53,00	74,00	98,50
<i>Phyllostomus discolor</i>	10	Oni	Fito	40,3515	6,9332	1	2	-23,0223	38,50	62,00	81,50
<i>Phyllostomus hastatus</i>	34	Oni	Fito	36,6841	7,1228	2	2	-24,5577	88,00	85,00	109,0
<i>Tonatia bidens</i>	35	Gle	Anim	29,6830	5,7611	4	3	-26,9114	28,00	54,05	73,00
<i>Tonatia saurophila</i>	1	Gle	Anim	30,4244	5,9050	1	3	-17,8169	27,20	55,40	81,00
<i>Trachops cirrhosus</i>	12	Gle	Anim	36,1533	5,8327	4	3	-26,3116	34,30	61,50	76,50
<i>Carollia perspicillata</i>	2.097	Frug	Fito	38,8044	6,2202	3	3	-29,6168	16,50	41,00	56,50
<i>Artibeus fimbriatus</i>	898	Frug	Fito	38,9910	6,3655	2	2	-29,8356	54,00	65,50	93,50
<i>Artibeus lituratus</i>	1.552	Frug	Fito	38,1033	6,2534	2	2	-29,8356	73,50	71,50	103,0
<i>Artibeus obscurus</i>	418	Frug	Fito	38,6939	6,4494	3	2	-27,1651	40,00	60,00	80,50
<i>Artibeus planirostris</i>	281	Frug	Fito	40,1758	6,3937	3	2	-26,3231	54,50	64,50	92,50
<i>Chiroderma doriae</i>	13	Frug	Fito	45,0712	7,1138	2	2	-26,3231	33,00	52,50	74,50
<i>Chiroderma villosum</i>	7	Frug	Fito	40,3495	6,3686	2	1	-23,8835	23,50	47,00	69,00

<i>Dermanura cinerea</i>	25	Frug	Fito	34,3399	5,4200	4	2	-23,6238	17,00	40,00	53,00
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	180	Frug	Fito	50,7873	7,4892	1	1	-28,4948	18,00	44,00	91,00
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	161	Frug	Fito	54,8272	8,0850	2	2	-30,5250	23,00	47,50	69,00
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	94	Frug	Fito	45,2726	6,3030	2	2	-27,4679	22,50	41,00	58,50
<i>Sturnira lilium</i>	2.117	Frug	Fito	45,0518	6,2723	2	4	-34,8075	20,00	40,80	61,00
<i>Sturnira tildae</i>	31	Frug	Fito	50,7936	7,0717	4	2	-25,4738	24,00	46,00	71,00
<i>Vampyressa pusilla</i>	71	Frug	Fito	41,9817	6,1188	2	2	-29,6747	9,500	34,50	49,00
<i>Vampyrodes caraccioli</i>	5	Frug	Fito	50,0177	7,8684	4	1	-23,7255	28,50	51,50	74,00
Total	9.361	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
GLM com IA (valores de p)	-	0,660	0,250	0,760	0,860	0,00109*	0,002*	0,00091*	0,571	0,393	0,6639

Grau de exigência de habitat florestal (GEHF) – Consideramos a diminuição da complexidade e estratificação florestal com o incremento da altitude como uma “fragmentação” do ambiente, ocorrendo uma alteração na disponibilidade dos recursos conforme subimos no gradiente altitudinal. Isso é verificado em áreas elevadas devido a formação dos campos de altitude, os quais são cercados por fragmentos florestais. Relacionamos a “fragmentação” com o aumento da altitude com o que ocorre naturalmente ou por antropização em áreas localizadas em altitudes mais baixas dentro da nossa área de estudo (e.g., Vale do Paraíba – Metzger, 1999). Sendo assim, consideramos que o grau de exigência de habitat florestal pode nos indicar se aquelas espécies de morcegos que são menos exigentes a grandes áreas florestais podem colonizar mais facilmente florestas em áreas elevadas. Para isso, nos baseamos no mesmo índice descrito por Meyer et al. (2008) (adaptado de Davies et al., 2000), o qual representa a proporção entre a abundância relativa (AR) de espécies no interior de fragmentos florestais e locais de floresta contínua: $y = \log_e (AR_{\text{fragmentos}} / AR_{\text{floresta contínua}})$. Consideramos como “fragmentos” as localidades que apresentam área inferior a 4.000 ha e encontravam-se isoladas, ou seja, localidades com áreas menores que a do Maciço da Tijuca (Tabela 1.1) e como “floresta contínua”, consideramos as áreas acima de 4.000 ha ou, quando menores que este valor, quando se encontravam inseridas dentro de áreas florestais maiores que 4.000 ha (e.g., RPPN Alto Montana) (Tabela 1.1). Valores de grau de exigência de habitat florestal negativos indicaram que a espécie utiliza principalmente localidades que apresentam maiores áreas florestais – em Meyer et al. (2008) os valores negativos para as espécies indicam que estas utilizam mais as áreas florestais. Valores positivos para grau de exigência de habitat florestal indicaram que a espécie utiliza predominantemente localidades que apresentam menores áreas de florestas ou estas florestas são mais isoladas – em Meyer et al. (2008) os valores positivos indicam que as espécies utilizam mais as áreas de borda ou a matriz. Posteriormente, os valores obtidos pela fórmula acima indicada foram convertidos em quartis, sendo as espécies do quartil 4 as mais tolerantes e as do 1 as menos tolerantes.

Utilização de cavidades naturais (UCN) – As cadeias montanhosas do leste do Brasil têm como característica a presença de afloramentos rochosos em altitudes elevadas (Benites et al., 2003; Vasconcelos, 2011), propiciando maior quantidade de cavidades que podem ser utilizadas por morcegos como abrigo diurno ou poleiro de alimentação. Morcegos que utilizam cavidades com maior frequência podem formar colônias que variam de poucos a milhares de indivíduos (Kunz, 1982; Altringham, 1996; Guimarães, 2014), comportamento que é

particularmente favorável quando a temperatura ambiental é baixa, como em zonas elevadas. Além disso, cavidades naturais têm temperatura mais amena no verão e mais elevada no inverno (Dwyer, 1971). Sendo assim, para obter um valor referente ao grau de utilização de cavidades naturais pelas espécies de Phyllostomidae, estas foram classificadas em 1 (não utilizam cavidades), 2 (apenas um registro em cavidades), 3 (utilizam ocasionalmente cavidades), 4 (espécies que quase sempre utilizam cavidades) ou 5 (espécies de morcegos que sempre são capturadas em amostragem em cavidades). A classificação foi baseada em estudos de morcegos cavernícolas que ocorrem no Brasil (*e.g.*, Trajano, 1996; Arnone, 2008; Rocha, 2013; Guimarães, 2014), onde consideramos a frequência com que as espécies foram documentadas em amostragens realizadas em cavidades.

Limite latitudinal sul (LLS) – As espécies que têm maior amplitude de distribuição latitudinal, com os limites latitudinais próximos das bordas das regiões tropicais, apresentam mecanismos de maior tolerância ao frio (Stevens, 1989). Com isto, parece haver maior capacidade de ocorrência destas espécies em áreas elevadas, pois são áreas mais frias (McCain, 2007). Sendo assim, procuramos verificar se aquelas espécies de Phyllostomidae com maior limite latitudinal sul têm maior capacidade de colonizar áreas elevadas nas cadeias de montanhas da Floresta Atlântica. Para isto, consideramos para cada espécie o limite latitudinal sul de sua distribuição de acordo com Eisenberg & Redford (1999) e Gardner (2008) e atualizamos os limites da distribuição de acordo com publicações recentes.

Massa corporal (MC), tamanho do antebraço (TA) e tamanho corporal (TC) – Para espécies de maiores proporções corporais, há menor superfície específica de contato com o ambiente externo (Blackburn et al., 1999; Watt et al., 2010) e maior quantidade de gordura no corpo, principalmente, para atravessar longos períodos de jejum em épocas ou áreas com baixa disponibilidade de recursos (Arnett & Gotelli, 2003; Rodríguez et al., 2006). Essas espécies tendem a tolerar melhor temperaturas mais baixas, pois apresentam melhor capacidade de retenção de calor (McNab, 1971; Blackburn et al., 1999; Watt et al., 2010). Entretanto, não encontramos estudos relacionando características morfológicas, como o tamanho do corpo, e a altitude. Sendo assim, procuramos relacionar a média da massa corporal, tamanho do antebraço e tamanho corporal (focinho – base da cauda) de espécies de Phyllostomidae com a altitude e verificar se esses traços funcionais propiciam a colonização de áreas elevadas. Os dados para esses traços funcionais foram retirados de Reis et al. (2013).

Análise dos dados

Apesar da influência do tamanho da rede de neblina (comprimento x largura ou m² de rede) na captura de morcegos, este parâmetro não foi considerado neste estudo, pois em 24 das 45 localidades consideradas não encontramos esta informação na metodologia (Costa, 2014). Sendo assim, o esforço amostral considerado para cada estudo foi calculado pela multiplicação entre o número de dias de amostragem, quantidade de horas e número de redes, sendo somados os valores de todos os estudos em cada banda altitudinal. Para os estudos em que foi descrita a variação mínima e máxima para número de dias, quantidade de horas ou número de redes, consideramos um valor médio. Posteriormente, realizamos todas as análises considerando a abundância de cada espécie em cada banda altitudinal ponderada pelo esforço amostral (capturas/esforço amostral).

Influência da altitude sobre a riqueza, abundância e guildas de Phyllostomidae

Elaboramos curvas de rarefação de espécies, através do programa Estimates 9.1[®] (Colwell et al., 2012), para visualizar a influência da altitude na acumulação de espécies de Phyllostomidae. Realizamos extrapolação da curva de acumulação de espécies, até a captura de número 1.000, pois esse é o total de capturas suficientes para encontrar uma assíntota na curva de acumulação de espécies em estudos realizados na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil (Bergallo et al., 2003). Posteriormente, elaboramos curvas, a partir dos valores de riqueza esperada (índice de Chao-1) (Chao, 1984; Gotelli & Colwell, 2010), para verificar o ponto de assíntota da curva em cada banda altitudinal. Além disso, testamos a influência da altitude sobre a riqueza esperada (índice de Chao-1 – Chao, 1984) e a abundância através de regressão linear simples. Graficamente, essa relação entre a altitude, riqueza esperada e abundância foi mostrada pelo valor médio dentre os estudos em cada banda altitudinal. Para testar a influência da altitude sobre as guildas tróficas (frugívoros, nectarívoros, onívoros, catadores e hematófagos), utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM, com distribuição Gaussiana e “Identity Link Function”).

Traços funcionais das espécies de Phyllostomidae

Espécies que apresentam maior potencial para ocorrer em áreas florestais em altitudes elevadas são aquelas cuja abundância não declina ou declina pouco ao longo do gradiente altitudinal. Sendo assim, desenvolvemos uma medida da capacidade de cada espécie para usar

florestas em altitudes elevadas, baseada na proporção do total de observações em cada uma das seis bandas altitudinais. Para isto, dividimos o número de capturas de cada espécie em cada banda altitudinal (ponderada pelo esforço de captura de cada banda altitudinal) pelo total de capturas da espécie. Posteriormente, uma matriz de espécies (linhas) versus a banda altitudinal (colunas) foi gerada usando essas taxas.

Utilizamos essa matriz em uma Análise de Correspondência Retificada (DCA) (no software PAST 3.04 – Hammer et al., 2001), onde o primeiro eixo (Eixo 1) da análise representou a ‘distribuição’ das espécies ao longo do gradiente altitudinal. As coordenadas de cada espécie ao longo do primeiro eixo (Eixo 1) são doravante referidas como Índice Altitudinal para as espécies. As espécies que foram representadas por menos de quatro indivíduos não foram incluídas nas análises, sendo usado um total de 32 espécies de Phyllostomidae (Tabela 2.1).

Posteriormente, utilizamos Modelos Lineares Generalizados (GLM, com uma distribuição Gaussiana e “Identity Link Function”) para examinar o potencial papel dos 10 traços funcionais das espécies como determinantes do uso dos gradientes altitudinais. Verificamos previamente todas as variáveis contínuas pelo teste de normalidade de Shapiro-Wilk (no software PAST 3.04). A variável resposta (coordenadas das espécies ao longo do primeiro eixo da DCA) seguiu uma função com distribuição normal ($p = 0,34$), mas dois dos preditores (massa corporal e tamanho do antebraço) tiveram que ser normalizados com uma transformação logarítmica. Além disso, calculamos uma matriz de correlação de Spearman para verificar a existência de colinearidade, pois correlações acima de 0,7 enfraquecem a capacidade das análises para identificar fatores relevantes (Tabachnick & Fidell, 1996), mas as correlações ficaram abaixo de 0,7.

Através do programa R (R Development Core Team 2010), realizamos previamente análises separadas com GLM para testar a potencial relação entre cada característica e o Índice Altitudinal. Traços funcionais com $p > 0,2$ foram excluídos das análises posteriores, como recomendado em situações em que não existe uma evidência biológica para justificar sua inclusão (Mickey & Greenland, 1989). Posteriormente, utilizamos as variáveis restantes para gerar modelos ligando o Índice Altitudinal com todas as possíveis combinações dos preditores. O modelo com o menor Critério de Informação de Akaike (Akaike’s Information Criterion – AICc), corrigido para pequenas amostras (Burnham & Anderson, 2002), foi considerado o melhor modelo candidato (para prever o Índice Altitudinal com os traços funcionais das

espécies). O modelo generalizado e a seleção do modelo, baseada no AICc, foram feitos com o *AICcmodavg* versão 2.0-1 (Mazerolle, 2013). A importância relativa das diferentes variáveis no melhor modelo foi avaliada com o algoritmo Proportional Marginal Variance Decomposition (*pmvd*), o qual decompõe o coeficiente de determinação (R^2) em contribuições não negativas que automaticamente somam o valor total do R^2 (Grömping, 2006). Estes cálculos foram realizados no pacote *RelaImpo*, versão 2.2-2 (Grömping, 2006) no programa R.

RESULTADOS

Riqueza esperada, abundância e guildas de Phyllostomidae

Após analisarmos inventários realizados em 47 sítios amostrais de 25 diferentes localidades (Tabela 1.1 e Figura 1.1) ao longo das cadeias de montanhas da Serra do Mar, Serra da Mantiqueira e Serra do Caraça, entre os estados do Paraná, São Paulo, Minas Gerais e Rio de Janeiro, encontramos um total de 9.361 capturas de 35 diferentes espécies de Phyllostomidae (Tabela 2.1). As curvas extrapoladas de acumulação de espécies mostraram uma hierarquização pela altitude, onde as bandas altitudinais em baixas elevações apresentam maior riqueza esperada (Figura 2.1). A banda altitudinal de 1.900 ± 277 m apresentou uma curva presumivelmente não representativa devido ao baixo número de capturas acima de 1.800 m (Tabela 1.1).

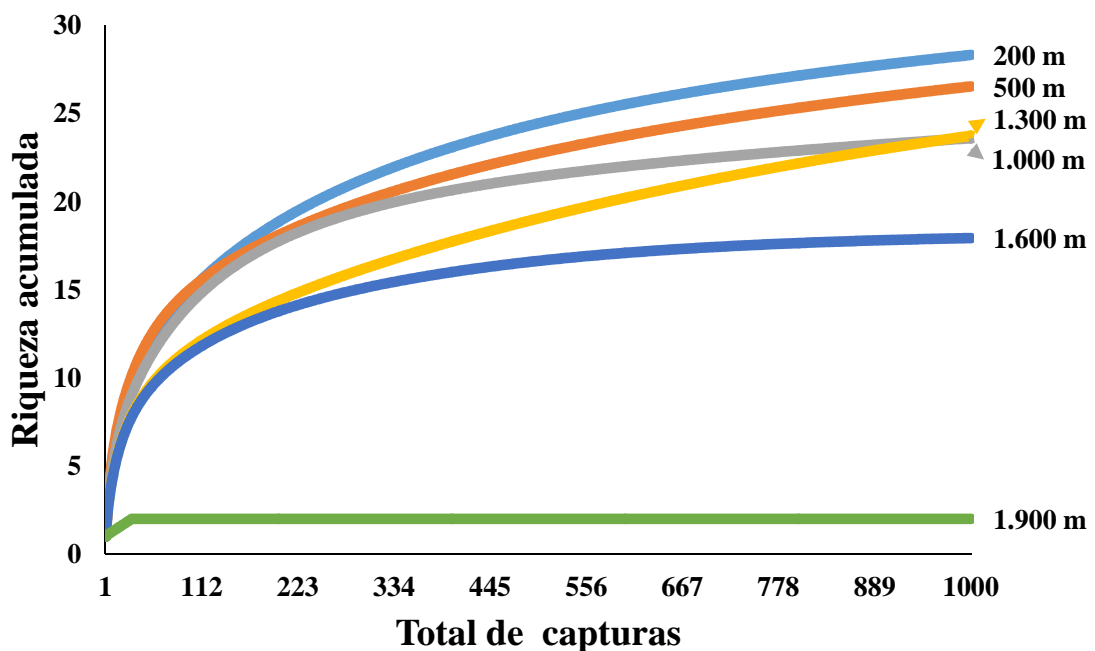


Figura 2.1 – Curva de rarefação de espécies de morcegos da família Phyllostomidae para cada banda altitudinal.

Quando observamos as curvas de rarefação de espécies, considerando os valores do índice de Chao-1, verificamos que as bandas altitudinais de 200, 500 e 1.000 m apresentam uma assíntota próximo da captura de número 1.000 (Figura 2.2A, B e C). Para as bandas altitudinais de 1.300 e 1.600 m a assíntota da curva de rarefação de espécies é alcançada próximo das 600 e 300 capturas, respectivamente (Figura 2.2D e E) e para a banda altitudinal de 1.900 m não é possível visualizar uma assíntota (Figura 2.2F), possivelmente pelo baixo número de capturas encontrado nos estudos realizados nesta banda.

A riqueza esperada (Chao-1) ($r = -0,8586$; $p = 0,0285$ - Figura 4.1A) e a abundância ($r = -0,9701$; $p = 0,0013$ - Figura 4.1B) diminuiram com o aumento da altitude. Em altitudes elevadas, a abundância de morcegos frugívoros foi menor (Figura 5.1A) e a de hematófagos foi maior (Tabela 3.1) (Figura 5.1B). Nectarívoros, catadores e onívoros não se mostraram influenciados pela altitude (Tabela 3.1).

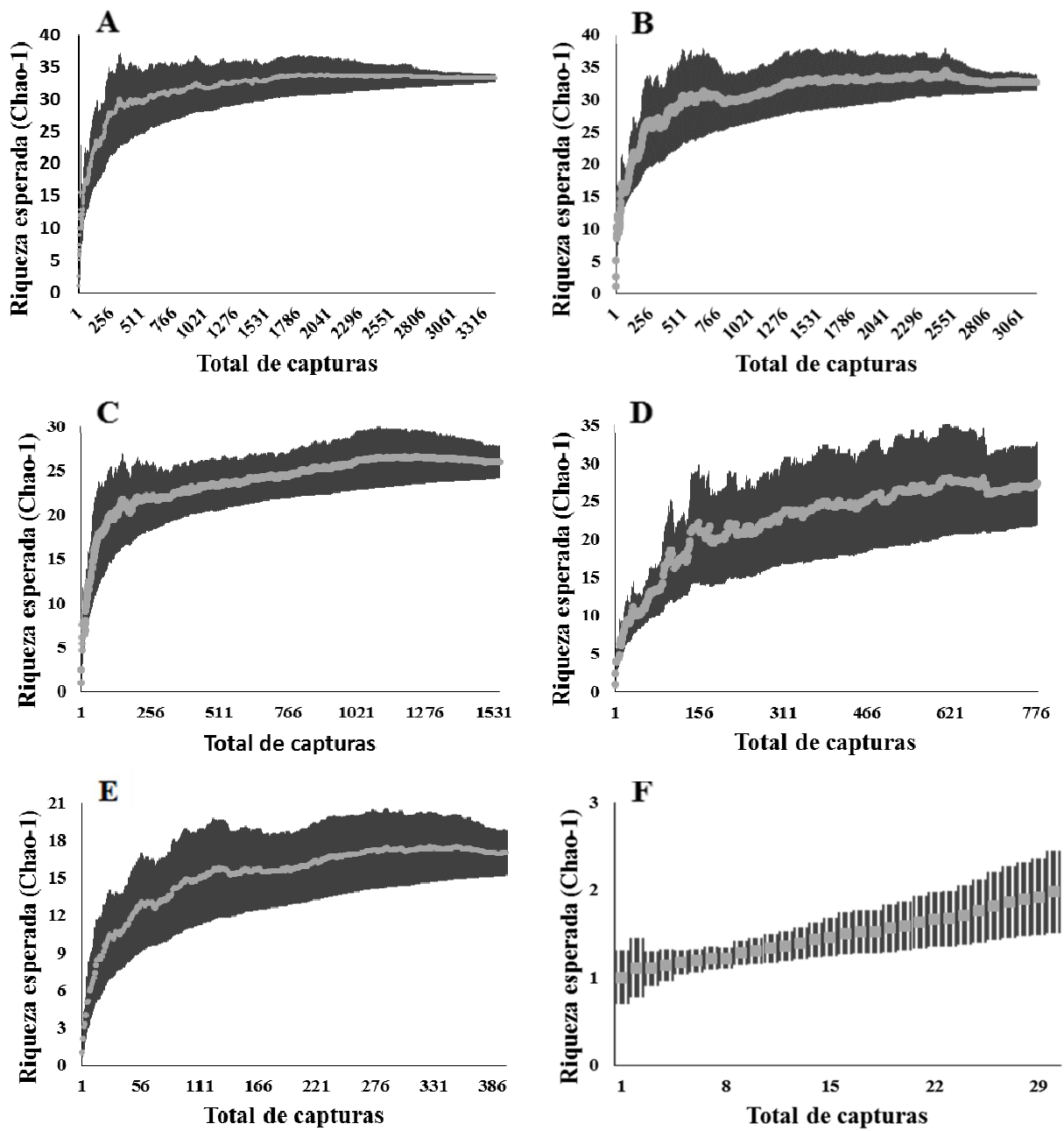


Figura 3.1 – Curvas de rarefação de espécies de morcegos da família Phyllostomidae para cada banda altitudinal na Floresta Atlântica considerando os valores da riqueza esperada (índice de Chao-1 – linha cinza) e seu desvio padrão (barras pretas). Bandas altitudinais: (A) 200; (B) 500; (C) 1.000; (D) 1.300; (E) 1.600 e (F) 1.900.

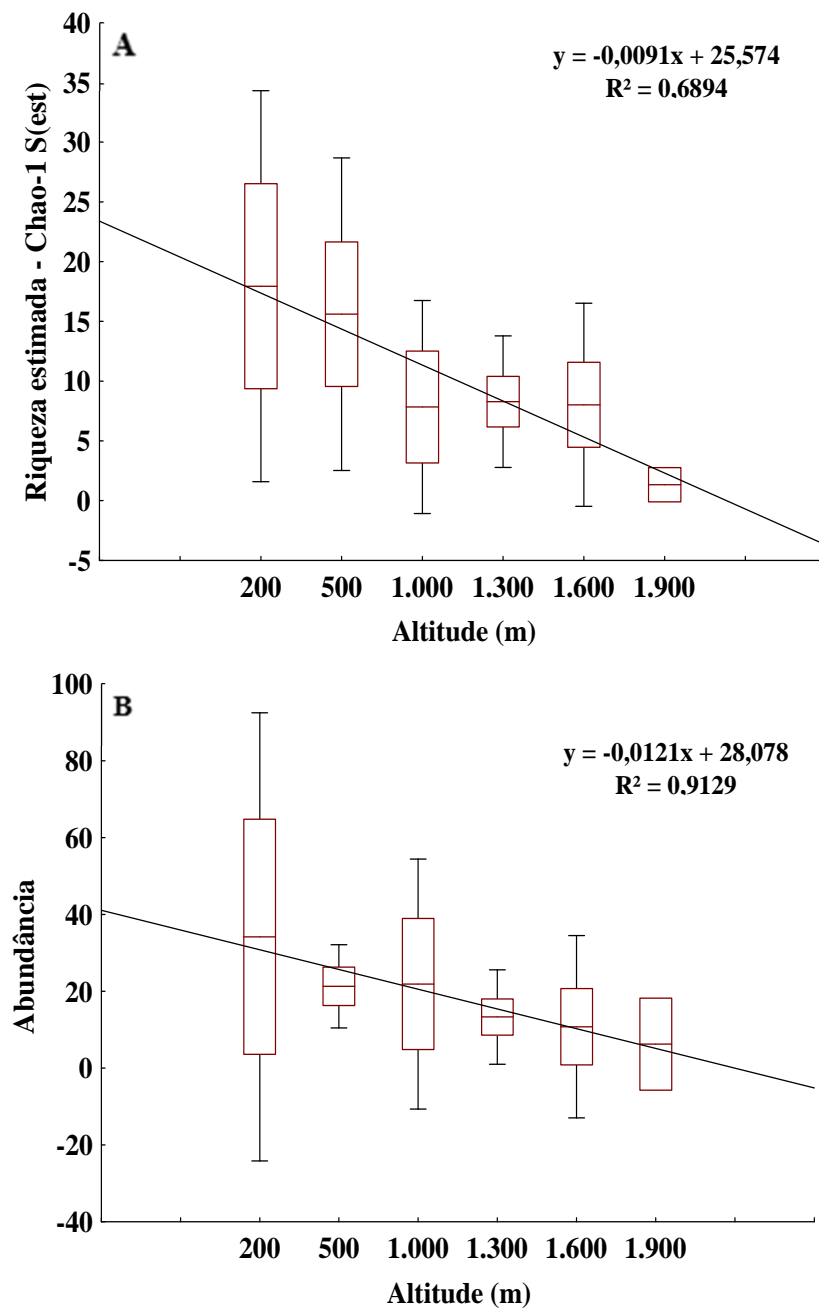


Figura 4.1 – Relações entre riqueza esperada de espécies (Chao-1) e altitude (A) e entre abundância e altitude (B) para morcegos Phyllostomidae em um gradiente altitudinal na Floresta Atlântica. A linha horizontal no boxplot representa a média para as localidades consideradas em cada banda altitudinal. Número de sítios de captura por banda: banda de 200 m, n = 6; banda de 500 m, n = 8; banda de 1.000 m, n = 8; banda de 1.300 m, n = 12; banda de 1.600 m, n = 8; banda de 1.900 m, n = 5.

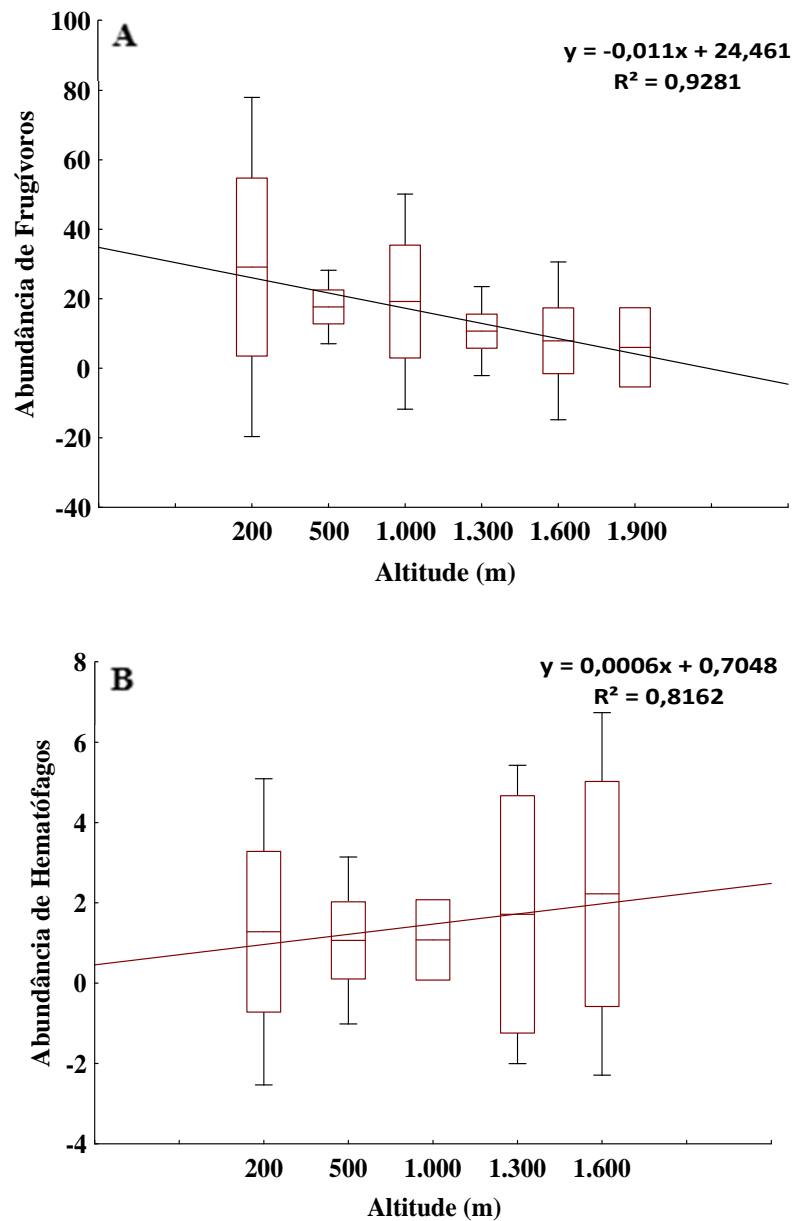


Figura 5.1 – Relações entre a altitude e as guildas tróficas para morcegos Phyllostomidae ao longo de um gradiente altitudinal para a Floresta Atlântica. (A) frugívoros e (B) hematófagos. A linha horizontal no boxplot representa a média das localidades consideradas em cada banda altitudinal. Número de sítios de captura por banda: banda de 200 m, n = 6; banda de 500 m, n = 8; banda de 1.000 m, n = 8; banda de 1.300 m, n = 12; banda de 1.600 m, n = 8; banda de 1.900 m, n = 5.

Tabela 3.1 – Resultado do Modelos Lineares Generalizados (GLM) comparando abundância das espécies da família Phyllostomidae, separadas por guildas, e a altitude. (*) Valores de $\alpha < 0.10$.

Coefficientes	Estimativa	Erro padrão	Valor de t	Valores de p
(Intercept)	772.746	104.793	7.374	0.0858*
Frugívoros	-54.864	5.439	-10.087	0.0629*
Hematófagos	652.048	65.762	9.915	0.0640*
Nectarívoros	74.878	97.957	0.764	0.5845
Catadores	1534.3	6135.1	0.250	0.8190
Onívoros	-5031.7	2222.0	-2.264	0.1518

Traços funcionais das espécies associados à colonização de floresta de altitude

Sete dos GLMs univariados, testando a influência dos traços funcionais das espécies com o Índice Altitudinal, não foram significantes ($p > 0,2$) (Tabela 2.1) e não foram incluídas nas demais análises. Todos os modelos possíveis, incorporando os traços funcionais restantes (UCN, LLS e GEHF), foram submetidos ao procedimento de classificação dos modelos. O melhor modelo candidato para prever o Índice Altitudinal, com o menor AICc, inclui três traços funcionais das espécies: GEHF + LLS + UCN (Tabela 4.1). Os dois outros modelos (GEHF + LLS e GEHF + UCN) também foram suportados, pois apresentam um $\Delta AICc < 2$, mas os pesos do Akaike sugerem que ambos são pelo menos seis vezes menos prováveis que o melhor modelo. Grau de exigência de habitat florestal (GEHF) foi a única característica presente nos três melhores modelos, mas os traços funcionais LLS e UCN estavam ambos presentes em dois destes modelos.

Tabela 4.1 – Modelos ordenados pelos valores de AICc considerando os diferentes traços funcionais das espécies de Phyllostomidae em um gradiente altitudinal da Floresta Atlântica. GEHF – Grau de exigência de habitat florestal; UCN – utilização de cavidades naturais; LLS – limite latitudinal sul.

Modelos	K	AICc	Delta_AICc	AICcWt	Cum.Wt	LL
Mod 1 - LLS + UCN + GEHF	5	340,76	0,00	0,41	0,41	-164,22
Mod 4 - LLS + GEHF	4	341,58	0,82	0,27	0,68	-166,05
Mod 5 - UCN + GEHF	4	342,07	1,32	0,21	0,89	-166,30
Mod 2 - LLS + UCN	4	344,58	3,83	0,06	0,95	-167,55
Mod 3 - LLS	3	346,44	5,68	0,02	0,97	-169,79
Mod 7 - GEHF	3	346,80	6,04	0,02	0,99	-169,97
Mod 6 - UCN	3	348,10	7,34	0,01	1,00	-170,62

O teste de GLM para a contribuição das três variáveis no melhor modelo, indicou uma contribuição significativa do GEHF, e uma contribuição quase significativa do LLS ($p < 0,05$)

e UCN ($p < 0,07$) (Tabela 5.1). O melhor modelo representou 51,36% da variação total, que a métrica *pmvd* decompôs em aproximadamente 20,55% para GEHF, 17,33% para LLS e 13,46% para UCN (Tabela 5.1). No geral, estes resultados indicam que o traço funcional mais importante para prever o Índice Altitudinal das espécies é o GEHF, embora LLS e UCN também sejam potencialmente relevantes.

Tabela 5.1 – Resultado do Modelos Lineares Generalizados (GLM) dos traços funcionais das espécies incluídas no melhor modelo encontrado e a importância relativa das métricas do melhor modelo. Os valores de *pmvd* (Proportional Marginal Variance Decomposition) indicam quanto cada característica das espécies responde pelos 51,36% de explicação do melhor modelo. GEHF – Grau de exigência de habitat florestal; UCN – utilização de cavidades naturais; LLS – limite latitudinal sul. (*) Valores de $\alpha < 0.10$; (**) Valores de $\alpha < 0.05$.

Coefficientes	Estimativa	Erro padrão	Valor de <i>t</i>	Valores de <i>p</i>	<i>pmvd</i>
(Intercept)	-121,469	58,788	-2,066	0,0482**	-
LLS	-4,854	2,468	-1,967	0,0592*	0.1733
UCN	12,741	6,926	1,839	0,0765*	0.1346
GEHF	19,068	7,495	2,544	0,0168**	0.2055

DISCUSSÃO

Riqueza esperada e abundância

A estratificação das curvas de acumulação de espécies extrapoladas evidencia a diferença entre as bandas altitudinais, onde as bandas localizadas em menor altitude apresentaram maior número de capturas e maior riqueza. Quando comparamos as curvas de rarefação, verificamos que as três primeiras bandas (200, 500 e 1.000 m), tem a assíntota de sua curva corroborando com o descrito em Bergallo et al. (2003); com 1.000 capturas a família Phyllostomidae pode ser considerada bem amostrada na Floresta Atlântica. Todavia, Bergallo et al. (2003) não fizeram a abordagem para localidades em diferentes altitudes. Nossos dados parecem mostrar uma diminuição do mínimo de capturas para considerar Phyllostomidae bem amostrado, sendo que a 1.300 m este limiar seria de apenas 600 capturas e a 1.600 m de 300 capturas. Esta comparação evidenciou ainda mais que o efeito do número de capturas e o menor esforço amostral nas áreas acima de 1.000 m não interferiram em nossas análises. Entretanto, esse efeito precisa ser melhor analisado e elucidado para que se possa chegar a uma correta conclusão.

Padrões de distribuição da riqueza de morcegos ao longo de gradientes altitudinais ao leste dos Andes são semelhantes aos nossos resultados (Patterson et al., 1996; Patterson et al., 1998; Sánchez-Cordero, 2001; McCain & Grytnes, 2010; Cisneros et al., 2014), pois há uma queda na riqueza esperada e abundância de espécies com o incremento da altitude. Esse padrão parece ser um reflexo por essas localidades apresentarem características ambientais semelhantes e específicas; suas encostas recebem maior quantidade de chuva, o perfil altitudinal começa em altitudes baixas e não existe platô em altitudes entre 1.000 e 2.000 m. A variação na riqueza e abundância ao longo de um perfil altitudinal está fortemente ligada à história natural e características ambientais de cada cadeia de montanhas (Graham et al., 2014), sendo que para morcegos é observado um padrão de declínio da riqueza com o incremento da altitude e outro com um pico de riqueza em altitudes medianas (McCain & Grytnes, 2010). A região do presente estudo tem predominância de relevo escarpado com formas abruptas e rochosas nas áreas mais elevadas (Benites et al., 2003; Vasconcelos, 2011), não apresentando extensas áreas de platô acima de 950 m. O platô na área do presente estudo ocorre entre 450 e 950 m (*e.g.*, Vale do Paraíba), aproximadamente, sendo o local onde se tem a formação vegetal mais complexa e heterogênea (*e.g.*, sopé das cadeias de montanhas da Serra do Mar e da Mantiqueira) (Ururahy, 1983; Veloso et al., 1991), o que pode contribuir para abrigar mais espécies de animais (Owen, 1990; Srivastava e Lawton, 1998; Mittelbach et al., 2001).

A curva de riqueza esperada (Chao-1) apresentou diminuição menos evidente até a altitude de 1.000 m, o que pode ser por estarmos considerando somente Phyllostomidae. É descrito que para Mollossidae e Vespertilionidae a riqueza mostra-se menos afetada pelo incremento da altitude (Fleming, 1986; Soriano et al., 1999), possivelmente por suas origens em áreas de latitude elevada, o que proporciona melhores condições para resistir às baixas temperaturas (Ramos-Pereira & Palmeirim, 2013; Arita et al., 2014). A queda na abundância de Phyllostomidae no presente estudo pode ter ocorrido pela diminuição da disponibilidade de alimento ao longo do gradiente altitudinal (Graham, 1983; Graham, 1990; Fleming, 1986; Soriano et al., 1999), pela menor disponibilidade de água ou pela menor temperatura média nas áreas elevadas, como ocorrem em gradientes altitudinais em florestas tropicais (McCain, 2007; 2009). Esses são os fatores que mais influenciam Phyllostomidae, mas que não foram abordados no presente estudo. No entanto, nas localidades aqui estudadas, em áreas localizadas em altitudes entre 1.500 e 2.000 m, as precipitações são superiores a 2.000 mm/ano (Segadas-Viana & Dau, 1965; Hostettler, 2002; Valente et al., 2011), podendo esse fator ser menos relevante.

O principal fator que pode estar influenciando é a temperatura, pois ela ocasiona diminuição de diversidade vegetal em gradientes altitudinais (Rahbek, 1995; Odland & Birks, 1999; Grytnes & Vetaas, 2002; Alves et al., 2010) e consequentemente diminuição da riqueza e abundância de morcegos (Fleming, 1986; Soriano et al., 1999; Sanchez-Cordeiro, 2001; McCain, 2007; Curran et al., 2012). Apesar da influência da temperatura não ter sido avaliada no presente estudo, sua diminuição está associada ao aumento de altitude, diminuindo em média 0,6° C a cada 100 m de incremento na elevação (Barry, 2008).

Guildas de Phyllostomidae

A menor estruturação e complexidade do habitat em áreas elevadas de nossa área de estudo (Ururahy, 1983; Veloso et al., 1991) pode ter sido o principal fator relacionado a diminuição da abundância dos morcegos frugívoros com o incremento da altitude. A diminuição da riqueza e abundância dos morcegos com o aumento da altitude é atribuída à baixa disponibilidade de recursos em áreas elevadas, principalmente nos Andes (Graham, 1983; Graham, 1990; Fleming, 1986; Soriano et al., 1999), ainda que cada guilda apresente uma resposta diferente (Soriano et al., 1999), como verificado em nosso estudo. A diminuição da complexidade do habitat é um dos fatores associados à queda na riqueza e abundância de morcegos frugívoros ao longo de gradientes altitudinais (*e.g.*, Graham, 1983; Sánchez-Cordeiro, 2001), pois em áreas mais elevadas a produtividade vegetal diminui (McCain & Grytnes, 2010), ocasionando menor disponibilidade de recursos (Owen, 1990; Srivastava e Lawton, 1998; Mittelbach et al., 2001).

Nectarívoros não sofreram queda na abundância ao longo do gradiente altitudinal e estiveram presentes em todas as bandas altitudinais. Dentre os nectarívoros aqui reportados, as espécies de *Anoura* apresentaram maior abundância, sendo que esse gênero parece estar bem adaptados às altitudes elevadas (Fleming, 1986). *Anoura geoffroyi*, por exemplo, possui melhor termorregulação, o que proporciona sua ocorrência até 2.800 m de altitude nos Andes, por exemplo (Graham, 1983). Além disso, o predomínio dos gêneros com maior abundância ao longo do gradiente (*Anoura* e *Glossophaga*) pode estar relacionado com sua maior plasticidade alimentar (Zortéa, 2003; Barros et al., 2013; Reis et al., 2013). Os nectarívoros analisados não se alimentam somente de néctar, podendo utilizar ocasionalmente pólen, frutos e insetos, principalmente na época, ou em locais, com pouca disponibilidade de alimento (Zortéa, 2003; Barros et al., 2013; Reis et al., 2013).

Não encontramos relação entre catadores e a altitude. Entretanto, esta guilda pode não ser um bom modelo para essa avaliação, pois as suas espécies são pouco abundantes nas áreas relacionadas nesse estudo (ver Tabela 2.1). Além disso, dados da literatura mostram que a riqueza de catadores está associada com temperatura mais elevadas e não com alterações na complexidade do habitat (Graham, 1983). Parece que a disponibilidade de alimento (*e.g.*, pequenos vertebrados) limita as espécies desta guilda de alcançarem altitudes mais elevadas (Graham, 1983).

A abundância de hematófagos cresceu com o aumento da altitude, o que pode estar relacionado a um incremento do declive, que leva a um aumento dos afloramentos rochosos (Benites et al., 2003; Vasconcelos, 2011) e, conseqüentemente, da disponibilidade de cavidades, sendo estas utilizados como abrigos diurnos (Scarano, 2002; Ruiz, 2006). Além disso, os hematófagos podem estar se alimentando de mais sangue para se manterem nestas altitudes, principalmente de gado bovino e equino. Hematófagos tem relação positiva com a temperatura e fraca relação com alterações na complexidade do habitat (Graham, 1983). Em altitudes elevadas, as espécies desta guilda podem ingerir mais sangue para manter a temperatura corporal constante (McNab, 1973), sendo que esta ingestão de alimento pode ocorrer por movimentos até altitudes mais elevadas (o que leva a captura de mais indivíduos através das redes de neblina) e posterior retorno aos seus abrigos mais quentes, localizados em altitudes mais baixas, para descansarem (Graham, 1983).

Traços funcionais das espécies que permitem a colonização de florestas em altitudes elevadas
Carga relativa da asa (CRA), aspecto da asa (AA), massa corporal (MC), tamanho do corpo (TC) e tamanho do antebraço (TA)

A CRA e AA não se mostraram determinantes para a colonização de áreas elevadas pelas espécies de Phyllostomidae. Este resultado foi diferente do esperado, pois como em áreas elevadas há diminuição da estratificação vegetal (Ururahy, 1983; Veloso et al., 1991), esperávamos que as espécies que tivessem maior mobilidade, menor custo energético para o voo e locomoção facilitada, predominassem nestes ambientes. Para a Floresta Amazônica, Marinello e Bernard (2014) encontraram pouca variação para CRA e AA dentro de Phyllostomidae, até mesmo para os Phyllostominae (insetívoros e carnívoros), os quais apresentaram menores valores de CRA e AA quando comparados com Molossidae e Vespertilionidae. Sendo assim, parece não haver relação entre a morfologia da asa dentro de

Phyllostomidae e a altitude, já que estes traços funcionais não se mostraram significativos, relação que ainda deve ser avaliado para as outras famílias de Chiroptera, como Molossidae e Vespertilionidae.

Esperávamos que em altitudes elevadas as espécies maiores (maiores TC e TA) e com maior massa corporal seriam mais abundantes, apresentando maiores vantagens na colonização, pois teriam menor gasto energético para manutenção da temperatura corporal devido à menor superfície específica de contato com o ambiente externo (Blackburn et al., 1999; Watt et al., 2010). Adicionado a isto, maior tamanho e maior massa corporal possibilitam uma maior capacidade de armazenar gordura no corpo para atravessar longos períodos de jejum em épocas ou áreas com baixa disponibilidade de recursos (Arnett & Gotelli, 2003; Rodríguez et al., 2006). No entanto, a falta de relação com a altitude não é de surpreender, pois não parece existir uma relação entre o peso de uma mesma espécie ao longo do gradiente latitudinal, sendo que animais menores podem ser encontrados em maiores latitudes (McLellan, 1984; Barros et al., 2014), onde as temperaturas são mais baixas. Essa ausência de animais de maior porte em altitudes elevadas pode estar ligada a baixa disponibilidade de recursos, os quais são necessários para a manutenção das atividades corporais dessas animais maiores (Graham, 1990). Para morcegos, ainda existe outro fator relevante para a adaptação aos ambientes frios: suas asas são altamente vascularizadas e nuas, aumentando sua superfície específica, podendo este fator levá-los a diminuir o tamanho do corpo para uma retenção de calor mais eficiente (Storz et al., 2001). De fato, quando verificamos para Vespertilionidae e Molossidae, as espécies destas famílias têm tamanhos menores e dominam áreas em latitude elevada (Arita et al., 2014) e áreas elevadas nos Andes, por exemplo (Fleming, 1986; Soriano et al., 1999).

GEHF – Grau de exigência de habitat florestal

Nossos resultados mostraram que a GEHF foi a principal característica que permite aos morcegos colonizarem áreas elevadas, aparecendo em todos os três melhores modelos e responsável por 20,55% dos 51,36% da explicação do melhor modelo. Dentre as espécies que possuem menor GEHF, *S. liliium*, *Anoura* spp. e *D. rotundus*, são as mais abundantes em altitudes superiores à 1.000 m, tendo maior capacidade de explorar estas áreas e consequentemente colonizá-las. As espécies que apresentam menor GEHF no presente estudo geralmente são aquelas espécies mais generalistas (Estrada & Coates-Estrada, 2002; Meyer et al., 2008; Pardini et al., 2009) e ocorrem em maior abundância onde o ambiente é fragmentado

(Pardini et al., 2009). A diminuição da estratificação e complexidade do habitat com o aumento da altitude em nossa área de amostragem (Ururahy, 1983; Veloso et al., 1991) foi considerado como uma “fragmentação” do ambiente, tornando-o menos propício à permanência de espécies, principalmente frugívoras e nectarívoras, que são mais dependentes de ambientes florestais pouco alterados. Outros fatores ligados a estas espécies mais generalistas podem ser a mudança na composição de sua dieta ao longo do ano ou realização de movimentos verticais. Para colonizar áreas elevadas, as espécies podem se tornar mais “especialistas” em determinadas épocas do ano, aumentando o consumo de determinado fruto em montanhas (*e.g. Solanum* spp. por *S. liliun*) (Giannini, 1999) ou realizar movimentos verticais quando o local não apresenta disponibilidade de alimento em parte do ano e quando a temperatura diminui com a chegada do inverno (Mello et al., 2009; Esbérard et al., 2011; McGuire & Boyle, 2013; Arnone et al., 2016).

Limite latitudinal sul (LLS)

O LLS apareceu em dois dos três melhores modelos encontrados, mostrando-se um traço funcional importante para as espécies colonizarem florestas em áreas elevadas. Dentre os gêneros relacionadas no presente estudo que apresentam maior amplitude latitudinal, temos *Anoura* e *Sturnira* e *Desmodus* (Emmons & Feer, 1997; Eisenberg & Redford, 1999; Gardner, 2008). Além disso, *Anoura* spp. e *Sturnira* spp. e *D. rotundus* são Phyllostomidae que têm maior taxa de captura áreas mais elevadas na América do Sul, desde a cordilheira dos Andes até a América Central (Graham, 1983; Navarro & León-Paniagua, 1995; Patterson et al., 1996; Patterson et al., 1998; Sánchez-Cordero, 2001; Presley et al., 2012; Cisneros et al., 2014; Sánchez & Giannini, 2014), incluindo as cadeias de montanhas do sudeste do Brasil (Dias et al., 2008; Moras et al., 2013; Martins et al., 2015). Diferente dos outros gêneros dentro de Phyllostomidae, esses três gêneros apresentam estratégias de termorregulação específicas, tendo uma capacidade elevada de controle da temperatura corporal, mantendo-a mais alta quando a temperatura ambiental diminui (McNab, 1969; McNab, 1973; Arends et al., 1995; Audet & Tomas, 1997; Soriano, 2000; Soriano et al., 2002). Esta característica pode ser uma consequência da origem de suas espécies ser em latitude mais elevada (Arita et al., 2014), o que é observado em Stenodermatinae (*e.g. Sturnira* spp. e *Platyrrhinus* spp.), pois são encontradas espécies desta subfamília nas margens das zonas subtropicais, ou seja, em latitude mais elevada (McNab, 1982a, 1982b). Além disso, espécies de *Anoura* e *Sturnira* podem realizar torpor

facultativo (Dwyer, 1971; McNab, 1973; Ruiz, 2006), favorecendo a sobrevivência em locais com temperaturas muito baixas.

Utilização de cavidades naturais (UCN)

A UCN mostrou-se o terceiro traço funcional que mais influencia na colonização de áreas elevadas, estando presente em dois dos melhores modelos. Abrigos naturais e permanentes são mais estáveis para morcegos (Kunz, 1982; Altringham, 1996) e propiciam a formação de grandes colônias ou a coabitação entre diferentes espécies (Kunz, 1982; Trajano, 1985; Altringham, 1996), o que provoca um aumento da temperatura dentro abrigo, favorecendo sua ocupação. Além disso, as cavidades são locais com temperaturas mais amenas nos verões quentes e com temperaturas mais elevadas no inverno (Dwyer, 1971), favorecendo ainda mais sua ocupação. Sendo assim, o aumento de afloramentos rochosos em áreas elevadas favorece a colonização de florestas nessas áreas pelas espécies de morcegos que possuem o comportamento de utilizar cavidades naturais como abrigos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albuquerque, H.G., Martins, P.F., Pessôa, F.S., Modesto, T.C., Luz, J.L., Raíces, D.S.L., Ardente, N.C., Lessa, I.C.M., Attias, N., Jordão-Nogueira, T., Enrici, M.C. & Bergallo, H.G. 2013. Mammals of a forest fragment in Cambuci municipality, state of Rio de Janeiro, Brazil. *Check List* 9(6):1505-1509.
- Almeida, F.F.M. & Carneiro, C.D.R. 1998. Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências* 28(2):135-150.
- Altringham, John D. 1996. *Bats, Biology and Behavior*. Oxford University Press; University of Leeds, New York.
- Alves, L.F.; Vieira, S.A.; Scaranello, M.A.; Camargo, P.B.; Santos, F.A.M.; Joly, C.A. & Martinelli, L.A. 2010. Forest structure and live aboveground biomass variation along an elevational gradient of tropical Atlantic moist forest (Brazil). *Forest Ecology and Management* 260(5):679-691.
- Arends, A.; Bonaccorso, F.J. & Genoud, M. 1995. Basal Rates of Metabolism of Nectarivorous Bats (Phyllostomidae) from a Semiarid Thorn Forest in Venezuela. *Jornal of Mammalogy* 76(3):947-956.

- Arita, H.T.; Vargas-Barón, J. & Villalobos, F. 2014. Latitudinal gradients of genus richness, endemism and the diversification of New World bats. *Ecography* 37(11):1024-1033.
- Arnett, A.E. & Gotelli, N.J. 2003. Bergmann's rule in larval ant lions: testing the starvation resistance hypothesis. *Ecological Entomology* 28(6):645-650.
- Arnone, I.S. 2008. Estudo da comunidade de morcegos na área cárstica do Alto Ribeira – SP. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Arnone, I.S.; Trajano, E.; Pulchério-Leite, A.; & Passos, F.C. 2016. Long-distance movement by a great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818), in southeastern Brazil (Chiroptera, Phyllostomidae): evidence for migration in Neotropical bats? *Biota Neotropica* 16(1):e0026.
- Arnone, I.S. & Passos, F.C. 2007. Estrutura de comunidade (Mammalia, Chiroptera) do Parque Estadual de Campinhos, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(3):573-581.
- Audet, D. & Thomas, D.W. 1997. Facultative hypothermia as a thermoregulatory strategy in the phyllostomid bats, *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium*. *Journal of Comparative Physiology B* 167(2):146-152.
- Barros, L.A.V.; Fortes, R.R. & Lorini, M.L. 2014. The application of Bergmann's rule to *Carollia perspicillata* Linnaeus 1758 (Mammalia, Chiroptera). *Chiroptera Neotropical* 20(1):12431251.
- Barros, M.A.S.; Rui, A.M. & Fabián, M.E. 2013. Seasonal Variation in the Diet of the Bat *Anoura caudifer* (Phyllostomidae: Glossophaginae) at the Southern Limit of its Geographic Range. *Acta Chiropterologica* 15(1):77-84.
- Barry, R.G. 2008. *Mountain Weather and Climate*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Becker, C.G.; Rodriguez, D. & Zamudio, K.R. 2013. The Brazilian Adirondacks? *Science (Commentary)* 340(6131):428.
- Benites, V.M.; Caiafa, A.N.; Mendonça, E.S.; Schaefer, C.E. & Ker, J.C. 2003. Solos e vegetação nos complexos rupestres de altitude da Mantiqueira e do Espinhaço. *Floresta e Ambiente* 10(1):76-85.
- Bergallo, H.G.; Ebérard, C.E.L.; Mello, M.A.R.; Lins, V.; Mangolin, R.; Meio, G.G.S. & Baptista, M. 2003. Bat species richness in Atlantic Forest: what is the minimum sampling effort? *Biotropica* 35(2):278-288.

- Bernard, E.; Aguiar, L.M.S. & Machado, R.B. Discovering the Brazilian bat fauna: a task for two centuries? *Mammal Review* 41(1):23-29.
- Bertola, P.B., Aires, C.C., Favorito, S.E., Graciolli, G., Amaku, M. & Pinto-da-Rocha, R. 2005. Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) parasitic on bats (Mammalia: Chiroptera) at Parque Estadual da Cantareira, São Paulo, Brazil: parasitism rates and host-parasite associations. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 100(1):25-32.
- Blackburn, T.M.; Gaston, K.J. & Loder, N. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5(4):165-174.
- Brown, J.H. 2001. Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology & Biogeography* 10(1):101-109.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11(4):265-270.
- Chaves, M.E., Uieda, W., Bolochio, C.E., Souza, C.A.I., Braga, D.A., Ferreira, C.H., Firmo, C.L., Mariano, R.G.G.C., Oliveira, K.C.S., Santos, E.G. & Costa, F.M. 2012. Bats (Mammalia: Chiroptera) from Guarulhos, state of São Paulo, Brazil. *Check List* 8(5):1117-1121.
- Cisneros, L.M.; Burgio, K.R.; Dreiss, L.M.; Klingbeil, B.T.; Patterson, B.D.; Presley, S.J. & Willig, M.R. 2014. Multiple dimensions of bat biodiversity along an extensive tropical elevational gradient. *Journal of Animal Ecology* 83(5):1124-1136.
- Colwell, R.K.; Chao, A.; Gotelli, N.J.; Lin, S-Y; Mao, C.X.; Chazdon, R.L. & Longino, J.T. 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation, and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology* 5(1):3-21.
- Costa, L.M. 2014. *Conservação de morcegos no Estado do Rio de Janeiro: como e onde já foram amostrados e que locais merecem atenção*. Tese de Doutorado. Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
- Curran, M.; Kopp, M.; Beck, J. & Fahr, J. 2012. Species diversity of bats along an altitudinal gradient on Mount Mulanje, southern Malawi. *Journal of Tropical Ecology* 28(3):243-253.
- Davies, K.F., Margules, C.R. & Lawrence, J.F. 2000. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology* 81(5):1450-1461.

- Delciellos, A.C., Novaes, R.L.M., Loguercio, M.F.C., Geise, L., Santori, R.T., Souza, R.F., Papi, B.S., Raíces, D., Vieira, N.R., Felix, S., Detogne, N., Silva, C.C.S., Bergallo, H.G. & Rocha-Barbosa, O. 2012. Mammals of Serra da Bocaina National Park, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Check List* 8(4):675–692.
- Dias, D.; Esbérard, C.E.L. & Peracchi, A.L. Riqueza, diversidade de espécies e variação altitudinal de morcegos na Reserva Biológica do Tinguá, estado do Rio de Janeiro, Brasil (Mammalia, Chiroptera). In: Reis, N.R.; Peracchi, A.L. & Santos, G.A.S.D. (Eds.) *Ecologia de Morcegos*, Technical Books, Rio de Janeiro, pp. 125-142.
- Dwyer, P.D. 1971. Temperature regulation and cave-dwelling in bats: an evolutionary perspective. *Mammalia* 35(3):424-455.
- Eisenberg, J.F. & Redford, K.H. 1999. *Mammals of the Neotropics. v.3. The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Esbérard, C.E.L. 2003. Diversidade de morcegos em área de Mata Atlântica regenerada no sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências* 5(2):189-204.
- Esberárd, C.E.L. *Morcegos no Estado do Rio de Janeiro*. 2004. Tese (Doutorado em Ecologia) - Universidade Estadual do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Esbérard, C.E.L.; Lima, I.P.; Nobre, P.H.; Althoff, S.L.; Jordão-Nogueira, T.; Dias, D.; Carvalho, F.; Fabián, M.E.; Sekiama, M.L. & Sobrinho, A.S. 2011. Evidence of vertical migration in the Ipanema bat *Pygoderma bilabiatum* (Chiroptera: Phyllostomidae: Stenodermatinae). *Zoologia* 28(6):717-724.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 103(2):237-245.
- Falcão, F.C., Rebêlo, V.F. & Talamoni, S.A. 2003. Structure of a bat assemblage (Mammalia, Chiroptera) in Serra do Caraça Reserve, South-east Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20(2):347-350.
- Fenton, M.B.; Acharya, L.; Audet, D.; Hickey, M.B.C.; Merriman, C.; Obrist, M.K.; Syme, D.M. & Adkins, B. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the neotropics. *Biotropica* 24(2):440-446.
- Fleming, T.H. 1986. The structure of Neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de História Natural* 59:135-150.

- Freeman, P.W. 1981. A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia, Chiroptera): morphology, ecology, evolution. *Fieldiana Zoology* 7:1-173.
- Gardner, A.L. 2008. *Mammals of South America*. Chicago, University of Chicago Press, vol. 1.
- Giannini, N.P. 1999. Selection of diet and elevation by sympatric species of *Sturnira* in an Andean rainforest. *Journal of Mammalogy* 80(4):1186-1195.
- Graham, G.L. 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *Journal of Mammalogy* 64(4):559-571.
- Graham, G.L. 1990. Bats versus birds: comparisons among Peruvian volant vertebrate faunas along an elevational gradient. *Journal of Biogeography* 17(6):657-668.
- Graham, C.H.; Carnaval, A.C.; Cadena, C.D.; Zamudio, K.E.; Roberts, T.E.; Parra, J.L.; MacCain, C.M.; Bowie, R.C.K.; Moritz, C.; Baines, S.B.; Schneider, C.J.; VanDerWal, J.; Rahbek, C.; Kozak, K.H. & Sanders, N.J. 2014. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography* 37(8):711-719.
- Grömping, U. 2006. Relative importance for linear regression in R: the package relaimpo. *Journal of Statistical Software* 17(1):1-27.
- Grytnes, J.A. & Vetaas, O.R. 2002. Species richness and altitude: a comparison between null models and interpolated plant species richness along the Himalayan altitudinal gradient, Nepal. *The American Naturalist* 159(3):294-304.
- Guimarães, M.M. 2014. *Morcegos cavernícolas do Brasil: composição, distribuição e serviços ambientais*. Dissertação de mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Lavras-MG.
- Hammer, Ø.; Harper, D. A.T.; & Ryan, P.D. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):1-9.
- Hostettler, S. 2002. Tropical montane cloud forests: a challenge for conservation. *Bois et Forêts des Tropiques* 274(4):19-31.
- Kalko, E.K.V.; Herre, E.A. & Handley, Jr.C.O. 1996. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the new and old world tropics. *Journal of Biogeography* 23(4):565-576.

- Körner, Ch. & Ohsawa, M. 2006. Mountain systems. In: Hassan, R; Scholes, R & Ash, N. (Eds) Ecosystem and human well-being: current state and trends, vol. 1, Millennium Ecosystem Assessment, Island Press, Washington, pp. 681-716.
- Kunz, T.H. 1982. Roosting ecology of bats. In: Ecology of bats. (Kunz, T.H. ed.). Plenum Press, New York, pp. 1-55.
- Kunz, T.H.; Hodkison, R. & Weise, C. 2009. Methods of capturing and handling bats. In: Kunz, T.H. & Parsons, S. (Eds.) Ecological and behavioral methods for the study of bats, 2nd edition, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 3-35.
- Le Saout, S.; Hoffmann, M.; Shi, Y.; Hughes, A.; Bernard, C.; Brooks, T.M.; Bertzky, B.; Butchart, S.H.M.; Stuart, S.N; Badman, T. & Rodrigues, A.S.L. 2013. Protected areas and effective biodiversity conservation. *Science* 342(6160):803-805.
- Luz, J.L.; Costa, L.M.; Lourenço, E.C.; Esbérard, C.E.L. 2011. Morcegos da Reserva Rio das Pedras, Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil. *Biota Neotropica* 11(1):95-101.
- Luz, J.L., Costa, L.M., Jordão-Nogueira, T., Esbérard, C.E.L. & Bergallo, H.G. 2013. Bats from a Montane Forest, Visconde de Mauá, Resende, Rio de Janeiro. *Biota Neotropica* 13(2):190-195.
- Mancina, C.A.; García-Rivera, L. & Miller, B.W. 2012. Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. *Journal of Mammalogy* 93(5):1308-1317.
- Marinello, M.M. & Bernard, E. 2014. Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology* 92(2):141-147.
- Martins, M.A.; Carvalho, W.D.; Dias, D.; França, D.S.; Oliveira, M.B. & Peracchi, A.L. 2015. Bat species richness (Mammalia, Chiroptera) along na elevational gradiente in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. *Acta Chiropterologica* 17(2):401-409.
- Mazerolle, M.J. 2013. Package ‘AICcmodavg’: Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q) AIC(c). R package versão 2.0-1.
- McCain, C.M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86(2):366-372.
- McCain, C.M. 2007. Area and mammalian elevational diversity. *Ecology* 88(1):76-86.
- McCain, C.M. 2009. Global analysis of bird elevational diversity. *Global Ecology and Biogeography* 18(3):346-360.

- McCain, C.M. & Grytnes, John-Arvid. 2010. Elevational Gradients in Species Richness. Encyclopedia of Life Sciences John Wiley & Sons, Inc.; 13 pp.
- McGuire, L.P. & Boyle, W.A. 2013. Altitudinal migration in bats: evidence patterns, and drivers. *Biological Reviews* 88(4):767-786.
- McLellan, L.J. 1984. A morphometric analysis of *Carollia* (Chiroptera: Phyllostomidae). *American Museum Novitates* 2791:1-35.
- McNab, B.K. 1969. The economics of temperature regulation in Neotropical bats *Comparative Biochemistry and Physiology* 31(2):227-268.
- McNab, B.K. 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology* 52(5):845-854.
- McNab, B.K. 1973. Energetics and the distribution of vampires. *Journal of Mammalogy* 54(1):131-144.
- McNab, B.K. 1982a. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. In: Kunz, T.H. (Ed.) *Ecology of bats*. Plenum Publishing Corporation, New York, pp 151-200.
- McNab, B.K. 1982b. The physiological ecology of South American mammals. In: Mares, M.A. & Genoways, H.H. (Eds) *Mammalian biology in South America*. Spec. Publ. No.6, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh, pp. 187-208.
- Mello, M.A.R.; Kalko, E.K.V. & Silva, W.R. 2009. Ambient temperature is more important than food availability in explaining reproductive timing of the bat *Sturnira lilium* (Mammalia: Chiroptera) in a montane Atlantic Forest. *Canadian Journal of Zoology* 87(3):239-245.
- Metzger, J.P. 1999. Estrutura da paisagem e fragmentação: análise bibliográfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 71(3-I):445-463.
- Meyer, C.F., Frund, J., Lizano, W.P. & Kalko, E.K.V. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology* 45(1):381-391.
- Mickey, R.M. & Greenland, S. 1989. The impact of confounder selection criteria on effect estimation. *American Journal of Epidemiology* 129(1):125-137.
- Mittelbach, G.G.; Steiner, C.F.; Scheiner, S.M.; Gross, K.L.; Reynolds, H.L.; Waide, R.B.; Willig, M.R.; Dodson, S.I. & Gouch, L. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* 82(9):2381-2396.

- Modesto, T.C., Pessôa, F.S., Enrici, M.C., Attias, N., Jordão-Nogueira, T., Costa, L.M., Albuquerque, H.G. & Bergallo H.G. 2008. Mamíferos do Parque Estadual do Desengano, Rio de Janeiro, Brasil. *Biota Neotropica* 8(4):153-159.
- Moras, L.M., Bernard, E. & Gregorin, R. 2013. Bat assemblages at a high-altitude area in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Mastozoologia Neotropical* 20(2):269-278.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Nascimento, J. L. 2007. Variação altitudinal na composição e riqueza de espécies de Morcegos (Chiroptera: Mammalia) no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, RJ. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia). Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Navarro, D. & León-Paniagua, L. 1995. Community structure of bats along an altitudinal gradient in tropical eastern México. *Revista Mexicana de Mastozoologia* 1(1):9-21.
- Nobre, P.H., Rodrigues, A.S., Costa, I.A., Moreira, A.E.S. & Moreira, H.H. 2009. Similaridade da fauna de Chiroptera (Mammalia), da Serra Negra, municípios de Rio Preto e Santa Bárbara do Monte Verde, Minas Gerais, com outras localidades da Mata Atlântica. *Biota Neotropica* 9(3):151-156.
- Norberg, U.M. & Fenton, M.B. 1988. Carnivorous bats? *Biological Journal of the Linnean Society* 33(4):383-394.
- Norberg, U.M. & Rayner, J.M.V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 316(1179):335-427.
- Norberg, U.M.; Kunz, T.H.; Steffensen, J.F.; Winter, Y. & Von Helversen, O. 1993. The cost of hovering and forward flight in a nectar-feeding bat, *Glossophaga soricina*, estimated from aerodynamic theory. *The Journal of Experimental Biology* 182:207-227.
- Odland, A. & Birks, H.J.B. 1999. The altitudinal gradient of vascular plant richness in Aurland, western Norway. *Ecograph* 22(5):548-566.
- Owen, J.G. 1990. Patterns of mammalian species richness in relation to temperature, productivity, and variance in elevation. *Journal of Mammalogy* 71(1):1-13.
- Pardini, R.; Faria, D.; Accacio, G.M.; Laps, R.R.; Mariano-Neto, E.; Paciencia, M.L.B., Dixo, M. & Baumgarten, J. 2009. The challenge of maintaining Atlantic Forest biodiversity:

- a multi-taxa conservation assessment of specialist and generalist species in an agroforestry mosaic in southern Bahia. *Biological Conservation* 142(6):1178-1190.
- Passos, F.C., Silva, W.R., Pedro, W.A. & Bonin, M.R. 2003. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20(3):511-517.
- Patterson, B.D.; Pacheco, V. & Solari, S. 1996. Distribution of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *Journal of Zoology* 240(4):637-658.
- Patterson, B.D.; Stotz, D.F.; Solari, S.; Fitzpatrick, J.W. & Pacheco, V. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *Journal of Biogeography* 25(3):593-607.
- Pereira, S.N., Dias, D., Lima, I.P., Maas, A.C.S., Martins, M.A., Bolzan, D.P., França, D.S., Oliveira, M.B., Peracchi, A.L., Ferreira, M.F.S. 2013. Mamíferos de um fragmento florestal em Volta Redonda, estado do Rio de Janeiro. *Bioscience Journal* 29(4):1017-1027.
- Portfors, C.V., Fenton, M.B., Aguiar, L.M.S., Baugarten, J.E., Vonhof, M.J., Bouchard, S., Faria, D.M., Pedro, W.A., Rauntenbach, N.I.L. & Zortéa, M. 2000. Bats from Fazenda Intervales, Southeastern Brazil – species account and comparison between different sampling methods. *Revista Brasileira de Zoologia* 17(2):533-538.
- Presley, S.J.; Cisneros, L.M.; Patterson, B.D. & Willig, M.R. 2012. Vertebrate metacommunity structure along an extensive elevational gradient in the tropics: a comparison of bats, rodents and birds. *Global Ecology and Biogeography* 21(10):968-976.
- R Development Core Team. 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18(2):200-205.
- Ramos-Pereira, M.J.R. & Palmeirim, J.M. 2013. Latitudinal diversity gradients in new world bats: are they a consequence of niche conservatism? *Plos One* 8(7):1-12.
- Reis, N.R.; Fregonezi, M.N.; Peracchi, A.L. & Shibatta, O.A. 2013. *Morcegos do Brasil: Guia de Campo*. Technical Books Editora: Rio de Janeiro.
- Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142(6):1141-1153.

- Rocha, P.A. 2013. Quiropterofauna cavernícola: fatores influenciam a composição, estrutura de comunidades, distribuição geográfica e aspectos ecológicos das populações. Tese de Doutorado. Centro de Ciências Exatas e da Natureza da Universidade Federal da Paraíba.
- Rodríguez, M.Á.; López-Sañudo, I.L. & Hawkins, B.A. 2006. The geographic distribution of mammal body size in Europe. *Global Ecology and Biogeography* 15(2):173-181.
- Ruiz, A.E. 2006. Termoregulación, recursos y límites altitudinales en murciélagos frugívoros y nectarívoros andinos. Tesis Doctoral. Faculdade de Ciências. Universidad de Los Andes.
- Sánchez-Cordero, V. 2001. Elevation gradients of diversity for rodents and bats in Oaxaca, Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 10(1):63-76.
- Sánchez, M.S. & Giannini, N.P. 2014. Altitudinal patterns in two syntopic species of *Sturnira* (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae) in the montane rain forest of Argentina. *Biotropica* 46(1):1-5.
- Santos, C.S. 2013. Quiropterofauna da Reserva Ecológica de Guapiaçu, Cachoeiras de Macacu, RJ: considerações sobre a composição e a diversidade e comparações com comunidades de morcegos de outras áreas de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. 38 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plants communities in stressful habitats marginal to Brazilian Atlantic Rainforest. *Annals of Botany* 90(4):517-524.
- Schnitzler, H.-U. & Kalko, E.K.V. 1998. How echolocating bats search for food. In: Kunz, T.H. & Racey, P.A. (Eds) *Bats: phylogeny, morphology, echolocation, and conservation biology*. Smithsonian Institution Press, pp. 183-196.
- Segadas-Vianna, F. 1965. Ecology of the Itatiaia Range, Southeastern Brazil – Altitudinal Zonation of the Vegetation. *Arquivos do Museu Nacional* 53:7-30.
- Soriano, P.J. 2000. Functional structure of bat communities in tropical forest and Andean Cloud Forest. *Ecotropicos* 13(1):1-20.
- Soriano, P.J.; Pascual, A.D.; Ochoa, J. & Aguilera, M. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciência* 24(1):17-25.

- Soriano, P.J.; Ruiz, A. & Arends, A. 2002. Physiological responses to ambient temperature manipulation by three species of bats from Andean Cloud Forests. *Journal of Mammalogy* 83(2):445-457.
- Srivastava, D.S. & Lawton, J.H. 1998. Why more productive sites have more species: An experimental test of theory using tree-hole communities. *The American Naturalist* 152(4):510-529.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133(2):240-256.
- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140(6):893-911.
- Stevens, R.D. 2013. Gradients of bat diversity in Atlantic Forest of South America: Environmental Seasonality, Sampling Effort and Spatial Autocorrelation. *Biotropica* 45(6):464-770.
- Storz, J.F.; Balasingh J.; Bhat, H.R.; Nathan, P.T.; Doss, D.P.S.; Prakash, A.A. & Kunz, T.H. 2001. Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 72(1):17-31.
- Tabachnick, B. & Fidell, L. 1996. *Using Multivariate Statistics*. New York: HarperCollins Publishers Inc.
- Tavares, V.C. 2013. Phyllostomid bat wings from Atlantic Forest bat ensembles: an ecomorphological study. *Chiroptera Neotropical* 19(3):57-70.
- Trajano, E. 1985. Ecologia de populações de morcegos cavernícolas em uma região cárstica do sudeste do Brasil. *Revista Brasileira Zoologia* 2(5):255-320.
- Trajano, E. 1996. Movements of Cave Bats in Southeastern Brazil, with Emphasis on the Population Ecology of the Common Vampire Bat, *Desmodus rotundus* (Chiroptera). *Biotropica* 28(1):121-129.
- Ururahy, J.C.C.; Collares, J.E.R.; Santos, M.M. & Barreto, R.A.A. 1983. Folhas SF.23/24 Rio de Janeiro/Vitória; geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. In: Projeto RADAMBRASIL, as regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos. Estudo fitogeográfico. Rio de Janeiro, (4 – Vegetação), 780p.

- Valente, A.S.M.; Garcia, P.O.; Salimena, F.R.G. & Oliveira-Filho, A.T. 2011. Composição, estrutura e similaridade florística da Floresta Atlântica, na Serra Negra, Rio Preto – MG. *Rodriguésia* 62(2):321-340.
- Vasconcelos, M.F. 2011. O que são campus rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do Leste do Brasil? *Revista Brasileira de Botânica* 34(2):241-246.
- Veloso, H.P.; Filho, A.L.R.R. & Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. São Paulo: IBGE. 124p.
- Watt, C.; Mitchell, S. & Salewski, V. 2010. Bergmann's rule; a concept cluster? *Oikos* 119(1):89-100.
- Zortéa, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology* 63(1):159-168.

CAPÍTULO II

**Restrições reprodutivas em morcegos frugívoros da família Phyllostomidae:
variação sazonal e altitudinal na taxa reprodutiva na Floresta Atlântica**

INTRODUÇÃO

A estratégia reprodutiva em mamíferos mostra-se fortemente moldada pelas variações ambientais regionais (Bronson, 1985; Wilson, 1979), pois os estágios mais exigentes do ciclo de vida estão frequentemente associados aos períodos de elevada disponibilidade de recursos (Bronson, 1985). Temperatura, precipitação, umidade e fotoperíodo são fatores que podem afetar a reprodução de mamíferos (Bronson, 1985), pois influenciam, principalmente, a produção de recursos alimentares e levam a ocorrência da sazonalidade reprodutiva. A sazonalidade reprodutiva em mamíferos frugívoros ocorre, por exemplo, em Primates (Crockett & Rudran, 1987; Di Bitetti & Janson, 2000), Marsupialia (Barros et al., 2008; Cerqueira et al., 1993) e Chiroptera (Fleming et al., 1972; Estrada e Coates- Estrada, 2001; Stoner, 2001; Stevens, 2013; Gomes et al., 2015) devido, principalmente, à variação da disponibilidade dos recursos ao longo do ano (Heithaus et al., 1975; Carnegie et al., 2011).

Para Chiroptera, a variação climática e produtividade florestal influenciam fortemente sua riqueza e abundância em florestas neotropicais (Tello & Stevens, 2010). Além dessa influência, Phyllostomidae frugívoros têm maior atividade reprodutiva na época de maior disponibilidade de recursos, maior quantidade de chuva e temperaturas mais elevadas (*e.g.*, Fleming et al., 1972; Willig, 1985; Mello & Fernandez, 2000; Estrada & Coates-Estrada, 2001; Stoner, 2001; Mello et al., 2004; Costa et al., 2007; Tavares et al., 2007; Mello et al., 2009; Ramos-Pereira et al., 2010; Durant et al., 2013; Godoy et al., 2014), concentrando o período do parto e lactação nesta época do ano (Lopez & Vaughan, 2007; Durant et al., 2013; Godoy et al., 2014). Além da variação na disponibilidade de alimento durante o ano, a ocorrência da sazonalidade na reprodução de morcegos está ligada às maiores exigências em termos energéticos devido ao voo, inexistência de pelos nas asas e fêmeas forrageando ao mesmo tempo em que amamentam o filhote (Kurta et al., 1989; Racey & Entwistle, 2000). Conseqüentemente, é essencial que eventos energeticamente mais caros como a gestação e principalmente o aleitamento, coincidam com períodos de alta disponibilidade dos recursos alimentares (Kurta et al., 1989). Todavia, os efeitos destes fatores e da disponibilidade de recursos na fenologia reprodutiva/taxa reprodutiva permanecem pouco entendidos em Chiroptera (Barclay et al., 2004; Durant et al., 2013).

Morcegos têm diferentes estratégias reprodutivas, até mesmo intraespecífica, como por exemplo, a duração da época reprodutiva, que pode ser geograficamente variável, correspondendo aos níveis de recursos (Wilson, 1979). Entretanto, não está claro para algumas

espécies como sua plasticidade alimentar pode ajustar sua taxa reprodutiva às respostas locais na variação de recursos ao longo de um gradiente altitudinal, por exemplo. Sabemos que em áreas elevadas, há uma simplificação da estrutura vegetativa (Terborgh, 1971) e conseqüentemente uma redução na abundância e diversidade de frutos consumidos por morcegos (Gentry, 1988), mas não encontramos estudos que descrevem o efeito dessa menor disponibilidade de recursos sobre a biologia reprodutiva das espécies de morcegos.

OBJETIVOS

Tem sido reportado que morcegos frugívoros tendem a ser mais abundantes onde e quando o alimento é mais abundante (Ramos-Pereira, 2010; Ortêncio-Filho et al., 2014; Gomes et al., 2015). Sendo assim, o objetivo do presente estudo foi determinar se a taxa reprodutiva de morcegos Phyllostomidae frugívoros varia localmente e se esta variação pode ser explicada pelas respostas locais à variação da abundância de recursos. Para isto, estudamos como a taxa reprodutiva dos morcegos frugívoros varia através de uma região com acentuada variação ambiental devido às diferenças altitudinais. As hipóteses são que as taxas de reprodução sejam mais altas onde a abundância de morcegos é maior e nas altitudes onde seus recursos são mais abundantes.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

As localidades amostradas estão inseridas no Bioma Mata Atlântica, onde a vegetação é classificada fitoecologicamente como floresta ombrófila densa e subdividida em floresta submontana (50 a 500 m), floresta montana (500 a 1.500 m), floresta alto-montana (1.500 a 2.000 m) e campos de altitude (acima de 2.000 m). Essa divisão reflete a mudança na composição e estratificação vegetal, influenciada principalmente pela variação altitudinal e pluviométrica (Ururahy, 1983; Veloso et al., 1991; Vasconcelos, 2011).

Segundo Ururahy (1983) e Veloso et al. (1991), nas áreas mais baixas da Floresta Atlântica os meses mais frios do ano são junho, julho e agosto, com a média de temperatura de 17°C. Os meses mais quentes estão entre janeiro, fevereiro e março, com uma temperatura média de 24°C. A precipitação média anual é de 1.600 mm, sendo que a estação chuvosa vai de dezembro a fevereiro, totalizando uma média de 800 mm. A estação seca, que coincide com o inverno, inclui os meses de junho, julho e agosto com uma média de 77 mm de precipitação.

Nas áreas mais elevadas, onde a altitude pode chegar aos 2.800 m, os meses mais quentes vão de dezembro a março, onde a média de temperatura é 14°C e nos meses mais frios, de junho a agosto, a média é de 10°C. A precipitação média anual é de 2.400 mm, sendo que na estação chuvosa, de dezembro a fevereiro, é de 1.200 mm. A estação seca ocorre nos meses de junho a agosto, com um total de 150 mm.

Captura de morcegos

Capturamos morcegos entre dezembro de 1992 e março de 2014 em 13 diferentes localidades nos estados de Minas Gerais e Rio de Janeiro, entre 60 e 2.450 m de altitude, ao longo das cadeias de montanhas da Serra do Mar e Serra da Mantiqueira (Tabela 1.2 e Figura 1.2). Em todas as localidades capturamos os morcegos com redes de neblina armadas ao nível do solo. No Parque Nacional do Itatiaia e na Reserva Biológica do Tinguá as redes permaneceram abertas desde antes do por do sol até às 24h 00min. Além disso, estas duas localidades foram amostradas em diferentes níveis ao longo de seu gradiente altitudinal sendo que na Reserva Biológica do Tinguá houve amostragem nas três bandas altitudinais consideradas no presente estudo e no Parque Nacional do Itatiaia houve amostragem em duas bandas altitudinais (Tabela 1.2). Nas demais localidades as redes permaneceram abertas desde antes do por do sol até às 24h 00min ou até o amanhecer. Para cada indivíduo capturado foram registrados os seguintes parâmetros: idade, massa corporal, tamanho do antebraço, classe etária (distinguindo-se juvenis de adultos pela ossificação das epífises – Anthony, 1988), sexo e condição reprodutiva. Para a condição reprodutiva, os machos foram classificados em dois grupos: com os testículos no abdômen (inativos) ou no saco escrotal (ativos). As fêmeas foram identificadas como inativas ou ativas (grávida e lactante) (*e.g.*, Barclay et al., 2004; Ramos-Pereira et al., 2010). Não incluímos as capturas realizadas em refúgios e os animais subadultos.

Tabela 1.2 – Bandas altitudinais, localidades amostradas e sua altitude média, total de capturas e esforço de captura (nº de noites x nº de horas x nº de redes) de morcegos para cada época do ano.

Bandas altitudinais (m)	Localidade	Altitude média (m)	Total de Capturas		Esforço de captura (nº de noites x nº de horas x nº de redes)	
			Chuva	Seca	Chuva	Seca
0-500 (Altitudes baixas)	Reserva Rio das Pedras - RJ	60	579	681	2.015,5	2.009,12
	Reserva Biológica do Tinguá - RJ	400	70	161	312	546
	Hotel Portobelo - RJ	60	588	159	2.097,72	1.056,6
	Morro de São João - RJ	250	98	261	1.381	1.546
	ARIE Floresta da Cicuta - RJ	422	81	101	1.822	1.698
Total			1.416	1.363	7.628,22	6.855,72
501-1000 (Altitudes médias)	Maciço da Tijuca - RJ	540	557	345	3.651,9	2.661,2
	Santuário da Vida Silvestre da Serra da Concórdia - RJ	600	329	840	1.888	3.119,5
	Reserva Biológica do Tinguá - RJ	900	135	80	156	156
	Parque Nacional do Itatiaia – RJ/MG	800	42	60	180	288
Total			1.063	1.325	5.875,9	6.224,7
> 1.001 (Altitudes elevadas)	Parque Nacional do Itatiaia – RJ/MG	1.800	77	7	582	558
	Parque Estadual Serra Papagaio - MG	1.600	122	98	1.211,5	383,5
	Parque Estadual do Desengano - RJ	1.250	0	99	0	762
	Reserva Biológica do Tinguá - RJ	1.100	0	10	0	39
	Parque Estadual Pedra Selada - RJ	1.600	140	0	288	0
	RPPN Alto Montana - MG	1.470	44	0	540	0
	Reserva Biológica Araras - RJ	1.200	564	208	2.178,13	1.213,9
Total			947	422	4.799,63	2.956,4

Para a caracterização pluviométrica da região, consideramos dados de precipitação de estações meteorológicas localizadas a no mínimo três quilômetros (Petrópolis-RJ) e máximo 40 km (Valença-RJ) de distância das localidades estudadas. Consideramos uma estação meteorológica por cada banda altitudinal para calcular a média da normal climatológica das séries históricas, entre os anos de 1979 e 2014. Para isto, utilizamos três estações pertencentes à Agência Nacional de Águas: Paraty (ANA-2344007 ~50 m), Valença (ANA-2243004 ~600 m) e Petrópolis (ANA-2243010 ~1.700 m). Posteriormente representamos os dados como uma média bimestral (out-nov, dez-jan, fev-mar, abr-mai, jun-jul e ago-set), para melhor visualização juntamente com os dados reprodutivos dos morcegos. A escolha de somente uma estação meteorológica por banda altitudinal foi devido a dificuldade de selecionar estações que apresentassem dados anuais dos últimos 30 anos (normais climatológicas) ou mesmo dos últimos 10 anos (normal provisória).

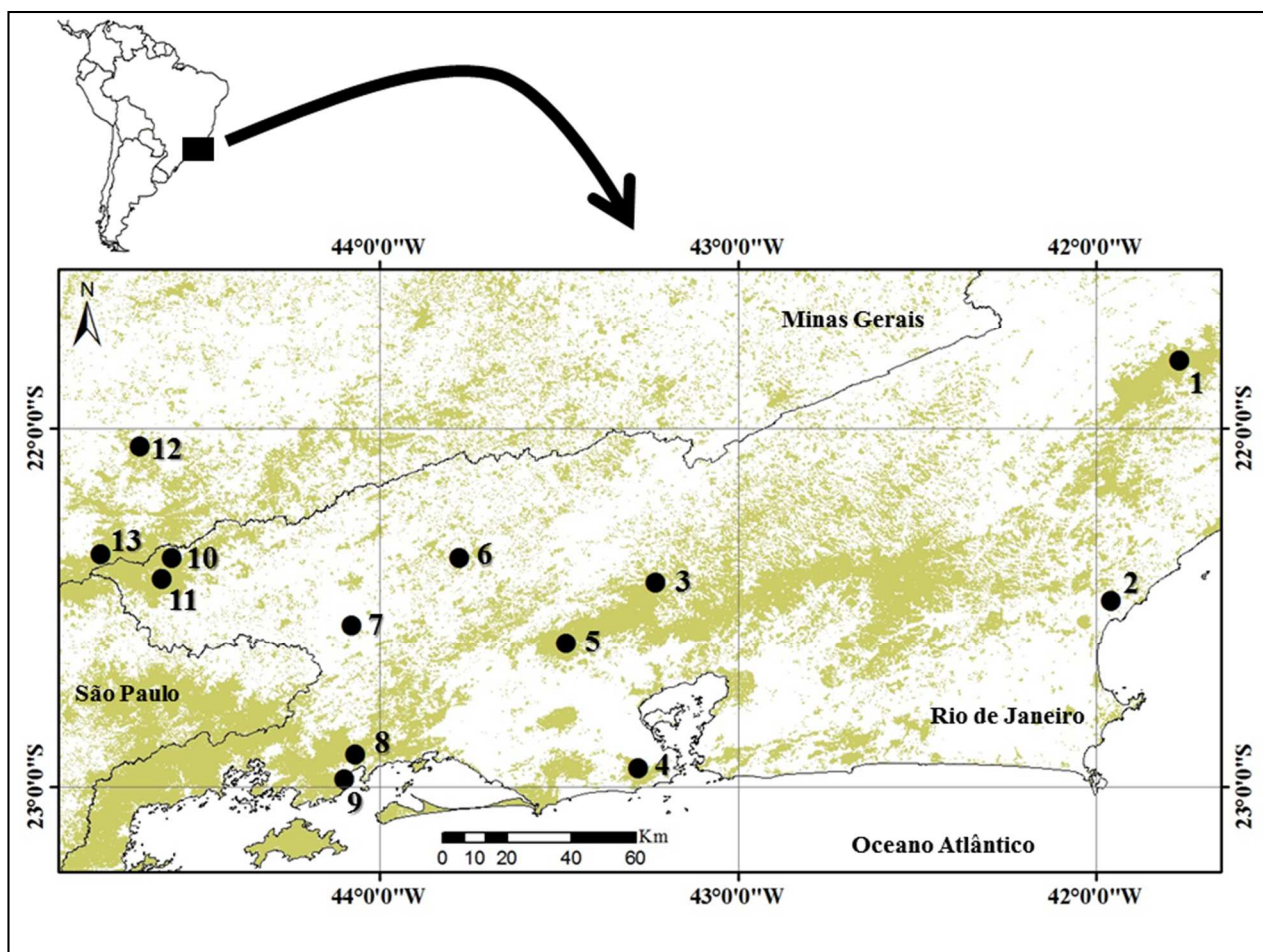


Figura 1.2 – América do Sul, destacando a região sudeste do Brasil, onde se localizaram as 13 localidades amostradas entre os anos de 1992 e 2014: (1) Parque Estadual do Desengano – RJ, (2) Morro de São João – RJ, (3) Reserva Biológica Araras – RJ, (4) Maciço da Tijuca – RJ, (5) Reserva Biológica do Tinguá – RJ, (6) Santuário da Vida Silvestre da Serra da Concórdia – RJ, (7) ARIE Floresta da Cicuta – RJ, (8) Hotel Portobelo – RJ, (9) Reserva Rio das Pedras – RJ, (10) Parque Estadual Pedra Selada – RJ, (11) Parque Nacional do Itatiaia – RJ/MG, (12) Parque Estadual Serra Papagaio – MG e (13) RPPN Alto Montana – MG. As áreas verdes indicam os remanescentes de Floresta Atlântica.

Análise dos dados

Dividimos as localidades em três bandas altitudinais com intervalos de 500m cada uma (altitudes baixas [0-500 m], altitudes médias [501-1.000 m] e altitudes elevadas [acima de 1.001 m]), seguindo a classificação vegetacional para a Floresta Atlântica (Ururahy, 1983; Veloso et al., 1991; Vasconcelos, 2011). Consideramos as localidades acima de 1.001 m apenas como

uma banda altitudinal, pois a maioria dos estudos foram realizados em altitudes muito diferentes, o que poderia diminuir o esforço de captura por banda. Para a sazonalidade, consideramos a época seca (menor precipitação) entre os meses de abril e setembro e época úmida ou chuvosa (maior precipitação) entre os meses de outubro e março (Radam Brasil, 1983; Godoy et al., 2014).

O esforço de captura por localidade foi calculado pela multiplicação entre o número de noites amostradas, número de horas por noite e número de redes, sendo depois somados os valores das localidades dentro de cada banda altitudinal. Para as análises estatísticas, utilizamos espécies de Phyllostomidae que apresentaram mais do que 300 capturas, considerando todas as bandas altitudinais. As espécies do gênero *Artibeus*, que geneticamente são separadas somente em grandes e pequenos *Artibeus* (Lim et al., 2004; Redondo et al., 2008), foram agregadas. A agregação deveu-se as espécies desse gênero apresentarem grandes semelhanças em relação ao comportamento alimentar e reprodutivo (Esbérard et al., 1998; Passos et al., 2003; Ortêncio-Filho, 2007; Sánchez et al., 2012). Utilizamos o nível de espécie para o gênero *Artibeus* apenas quando comparamos a condição corporal (massa corporal) dos machos entre as altitudes, devido à variação na massa corpórea entre as espécies deste gênero (Reis et al., 2013).

Analisamos a variação na proporção de fêmeas ativas e machos ativos entre as altitudes através do teste de qui-quadrado (χ^2) (Zar, 1999), considerando todos os meses do ano (somadas as épocas seca e chuvosa). Para identificar a concentração de fêmeas e machos ativos, consideramos os dados como bimestrais para cada banda altitudinal, pois tivemos bandas altitudinais que apresentaram poucas capturas em determinados meses do ano. Sendo assim, consideramos três grupos de meses para a época úmida (out-nov, dez-jan e fev-mar) e três para a época seca (abr-mai, jun-jul e ago-set). Utilizamos o teste de Rayleigh (Z) para identificar concentrações de fêmeas e machos ativos ao longo do ano. O teste de Rayleigh é um teste de significância do ângulo médio para distribuições unimodais (Zar, 1999), como o ciclo reprodutivo. Além disso, utilizamos o teste de Watson (U^2) para comparar a atividade reprodutiva entre as bandas altitudinais. O teste de Watson (Zar, 1999) avalia diferenças na distribuição entre dois grupos de dados medidos em uma escala circular, como por exemplo, a atividade reprodutiva de uma espécie. As análises circulares foram realizadas no programa Oriana (Kovach, 2004). Apesar da classificação bimestral dos dados reprodutivos, o programa Oriana indicou o mês com maior concentração dos dados e não o bimestre. Os gráficos que

representam a variação da taxa reprodutiva ao longo dos meses do ano e a quantidade de chuvas acumuladas foram construídos no programa Excel do Windows®.

Para verificar o efeito da altitude (bandas altitudinais) e da época do ano (sazonalidade - chuva e seca) sobre a condição corporal dos machos, utilizamos um Modelo Linear Generalizado (GLM). Introduzimos nesse modelo a interação entre a altitude e a época do ano, pois para as espécies de *Artibeus* houve um efeito significativo entre essas duas variáveis categóricas ($p < 0.01$) (Zar, 1999). Para esta análise, utilizamos somente a massa corporal dos machos adultos das espécies que apresentaram mais do que 10 indivíduos em cada banda altitudinal. A utilização da massa corpórea das fêmeas poderia interferir nas análises, pois essas poderiam estar grávidas, mas com fetos ainda não palpáveis (Ramos-Pereira et al., 2010).

Para verificar se em cada localidade, nas épocas seca e úmida, a proporção de fêmeas ativas (total de fêmeas ativas dividido pelo total de fêmeas capturadas) foi correlacionada com a abundância de fêmeas capturadas (abundância ponderada pelo esforço de captura), utilizamos correlação linear de Pearson (r) (Zar, 1999). Para esta análise, utilizamos somente a abundância de fêmeas ativas representando a abundância de morcegos em cada localidade, pois as fêmeas mostraram-se mais influenciadas pela altitude e sazonalidade. Consideramos para todas as análises estatísticas um valor de $\alpha = 0,05$. Para a correlação de Pearson, consideramos um intervalo de confiança (IC) de 95%. O Modelo Linear Generalizado (GLM) e a correlação linear de Pearson foram analisadas no programa R (R Development Core Team 2010) através do pacote Rcmdr (Fox, 2005) e os gráficos foram construídos pelo pacote ggplot2 (Wickham, 2009).

RESULTADOS

Nas três bandas altitudinais, capturamos um total de 3.375 fêmeas adultas, das quais 816 (24,17%) estavam ativas, e um total de 3.161 machos, dos quais 1.198 (37,89%) estavam ativos (Tabela 2.2). As espécies que apresentaram mais de 300 capturas em todas as bandas altitudinais foram as do gênero *Artibeus*, *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium* (Tabela 2.2). Fêmeas e machos ativos de *C. perspicillata* apresentaram poucas capturas em altitudes elevadas, assim como fêmeas e machos de *S. lilium* em altitudes baixas.

Relação entre a época do ano, condição corporal e atividade reprodutiva

Machos de *Artibeus* spp. apresentaram melhor condição corporal nos meses de maior precipitação (Tabela 3.2 e Figura 2.2). Na época de maior precipitação, fêmeas de *Artibeus* spp. apresentaram maior atividade reprodutiva, com pico reprodutivo no mês de fevereiro em altitudes baixas e médias e um pico no mês de março em altitudes elevadas (Tabela 4.2 e Figura 3.2). Ao contrário do que ocorreu com as fêmeas, machos de *Artibeus* spp. apresentaram pico reprodutivo em dezembro em altitudes baixas e em abril em altitudes elevadas. Em altitudes médias os machos não apresentaram pico na atividade reprodutiva (Tabela 4.2 e Figura 4.2).

Tabela 2.2 – Espécies de Phyllostomidae, total de capturas para fêmeas e machos nas diferentes altitudes e épocas do ano.

Taxa	Total de Capturas														
	Altitudes baixas (0 – 500 m)					Altitudes médias (501 – 1.000 m)					Altitudes elevadas (> 1.001 m)				
	Chuva		Seca		Total	Chuva		Seca		Total	Chuva		Seca		Total
	♀	♂	♀	♂		♀	♂	♀	♂		♀	♂	♀	♂	
<i>Artibeus fimbriatus</i>	108	99	106	62	375	80	107	76	75	338	82	72	47	45	246
<i>Artibeus lituratus</i>	228	179	249	142	798	196	124	103	62	485	72	58	31	16	177
<i>Artibeus obscurus</i>	56	82	35	43	216	55	39	40	25	159	1	0	0	0	1
<i>Artibeus planirostris</i>	74	96	30	34	234	30	30	11	22	93	10	25	3	4	42
<i>Sturnira lilium</i>	23	27	24	16	90	73	71	257	211	612	233	259	68	73	632
<i>Carollia perspicillata</i>	163	178	161	161	663	76	86	120	174	456	31	36	55	48	170
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	8	11	30	21	70	16	15	10	11	52	23	12	9	16	60
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	2	2	25	36	65	18	10	30	58	116	2	11	0	2	15
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	1	1	16	6	24	11	4	10	3	28	11	3	2	3	19
<i>Vampyressa pusilla</i>	4	9	10	13	36	11	4	6	5	26	1	1	2	0	4
<i>Chiroderma villosum</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0
<i>Dermanura cinerea</i>	0	2	4	4	10	0	0	2	3	5	0	0	1	0	1
<i>Phyllostomus hastatus</i>	34	22	46	76	178	0	3	3	4	10	1	0	0	0	1
<i>Phylloderma stenops</i>	4	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sturnira tildae</i>	1	1	3	0	5	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Chrotopterus auritus</i>	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
<i>Chiroderma doriae</i>	0	0	4	4	8	2	1	2	1	6	0	0	0	0	0
Total	707	709	743	620	2.779	569	494	670	655	2.388	468	479	218	204	1.371

Tabela 3.2 – Comparação das médias da massa corporal e intervalo de confiança para machos de quatro diferentes espécies de Phyllostomidae. Os valores estão separados em bandas altitudinais e diferentes épocas do ano. Alit – *Artibeus lituratus*; Afim – *Artibeus fimbriatus*; Slil – *Sturnira lilium*; *Menos de 50 indivíduos.

Taxa	Altitude					Sazonalidade			
	GLM		Post-hoc			GLM		Post-hoc	
	F	p	0-500 m	500-1001 m	>1001 m	F	p	Chuva	Seca
Alit	16,390	<0,001	75,621±0,35	78,506±0,35	76,380±0,59	5,740	0,016	77,546±0,32	76,162±0,31
Afim	3,020	0,049	62,778±0,41	63,958±0,40	63,128±0,38	9,370	0,002	63,900±0,34	62,566±0,30
Slil	5,860	0,003	22,539±0,66*	22,012±0,14	23,215±0,17	9,490	0,002	23,106±0,18	22,003±0,13
Cper	0,910	0,402	16,172±0,15	15,936±0,11	16,154±0,35*	0,480	0,487	16,039±0,33	16,109±0,19

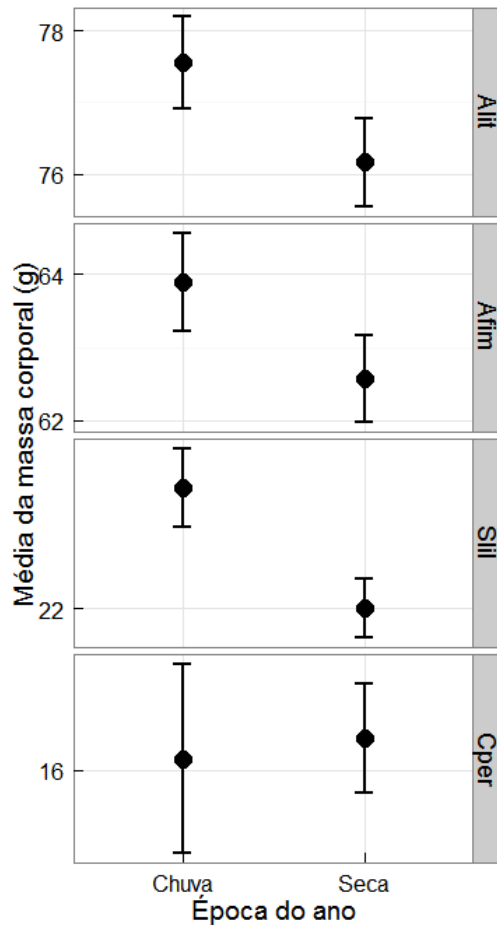


Figura 2.2 – Média da massa corporal (em gramas – g) de machos adultos de *Artibeus lituratus* (Alit), *Artibeus fimbriatus* (Afim), *Sturnira lilium* (Slil) e *Carollia perspicillata* (Cper) em relação às épocas do ano. Os morcegos foram capturados em 13 diferentes localidades na Floresta Atlântica da América do Sul, entre os anos de 1992 e 2014. As linhas verticais representam o intervalo de confiança de 95%.

A condição corporal dos machos de *Carollia perspicillata* não variou entre as épocas do ano (Tabela 3.2 e Figura 2.2). As fêmeas de *C. perspicillata* apresentaram pico na atividade reprodutiva somente em altitudes baixas e elevadas, sendo estes picos no mês de fevereiro e março, respectivamente (Tabela 4.2 e Figura 3.2). Em altitudes médias fêmeas não apresentaram pico na atividade reprodutiva (Tabela 4.2 e Figura 3.2). Machos foram mais ativos no mês de janeiro em altitudes baixas e no mês de fevereiro em altitudes médias. Em altitudes elevadas, o pico de atividade para machos foi no mês de março (Tabela 4.2 e Figura 4.2).

Os machos de *S. lilium* apresentaram melhor condição corporal nos meses de maior precipitação (Tabela 3.2 e Figura 2.2), época em que as fêmeas apresentaram maior atividade reprodutiva com um pico no mês de janeiro em altitudes baixas e médias (Tabela 4.2 e Figura 3.2). Em altitudes elevadas as fêmeas apresentaram pico em fevereiro (Tabela 4.2 e Figura 3.2). Machos de *S. lilium* foram mais ativos em altitudes baixas e elevadas com pico na atividade no mês de janeiro. Em altitudes médias, machos não apresentaram um pico na atividade reprodutiva (Tabela 4.2 e Figura 4.2).

Tabela 4.2 – Parâmetros da análise circular para avaliar a ocorrência de picos na fenologia reprodutiva de fêmeas (♀) e machos (♂) das espécies de *Artibeus*, *Carollia perspicillata* (Cper) e *Sturnira lilium* (Slil) em diferentes bandas altitudinais. Os morcegos foram capturados em 13 diferentes localidades na Floresta Atlântica da América do Sul, entre os anos de 1992 e 2014.

Banda altitudinal	Sexo	Taxa	Ângulo Médio (°) (Mês)	Desvio Padrão do ângulo (°)	Comprimento do Vetor (r)	Rayleigh's test	
						Z	p
Altitudes baixas (0-500 m)	♀	Cper	35,363 (Fevereiro)	63,656	0,539	8,149	<0,001
		<i>Artibeus</i> spp.	58,663 (Fevereiro)	68,496	0,489	16,765	<0,001
		Slil	6,052 (Janeiro)	20,389	0,939	5,286	0,001
	♂	Cper	58,004 (Fevereiro)	106,345	0,170	4,818	0,008
		<i>Artibeus</i> spp.	358,898 (Dezembro)	87,915	0,308	3,893	0,019
		Slil	15,00 (Janeiro)	61,514	0,562	2,842	0,054
Altitudes Médias (501-1.000 m)	♀	Cper	75,00 (Março)	81,761	0,361	1,827	0,162
		<i>Artibeus</i> spp.	48,084 (Fevereiro)	56,504	0,615	40,458	<0,001
		Slil	142,589 (Maio)	93,335	0,265	1,760	0,173
	♂	Cper	46,323 (Fevereiro)	83,281	0,348	15,234	<0,001
		<i>Artibeus</i> spp.	255,00 (Setembro)	124,569	0,094	0,381	0,686
		Slil	255,00 (Setembro)	144,19	0,042	0,085	0,919
Altitudes elevadas (>1.001 m)	♀	Cper	64,107 (Março)	66,003	0,515	2,387	0,089
		<i>Artibeus</i> spp.	87,216 (Março)	74,995	0,425	7,031	<0,001
		Slil	35,633 (Fevereiro)	50,749	0,676	41,983	<0,001
	♂	Cper	111,982 (Abril)	82,922	0,351	10,219	<0,001
		<i>Artibeus</i> spp.	115,893 (Abril)	68,771	0,487	5,209	0,004
		Slil	1,627 (Janeiro)	83,411	0,347	18,377	<0,001

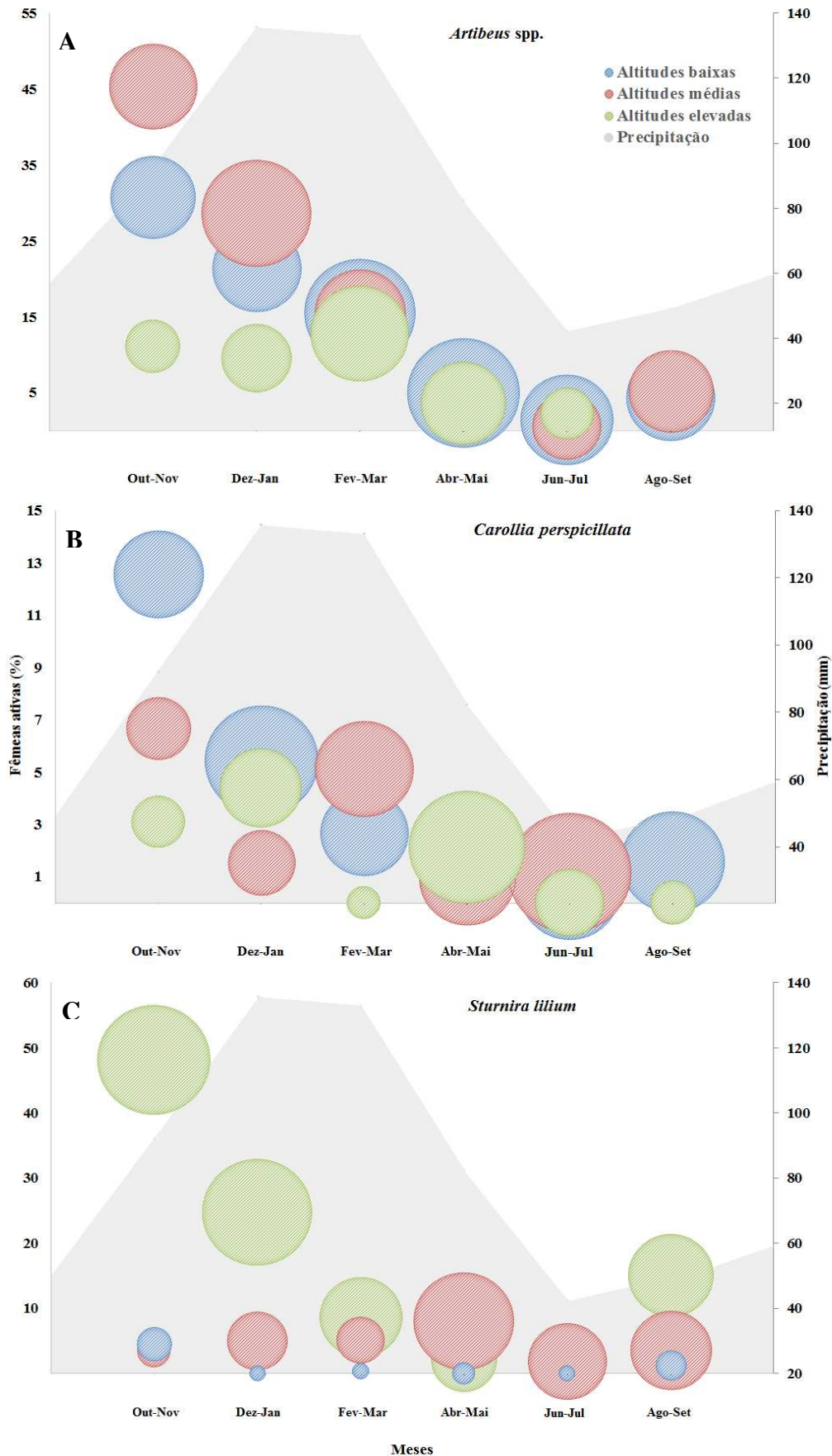


Figura 3.2 – Sazonalidade reprodutiva ao longo do ano nas três bandas altitudinais para fêmeas de (A) *Artibeus lituratus*, (B) *Carollia perspicillata* e (C) *Sturnira lilium*. O tamanho das bolas representa a abundância de fêmeas (nº de capturas ponderado pelo esforço de captura).

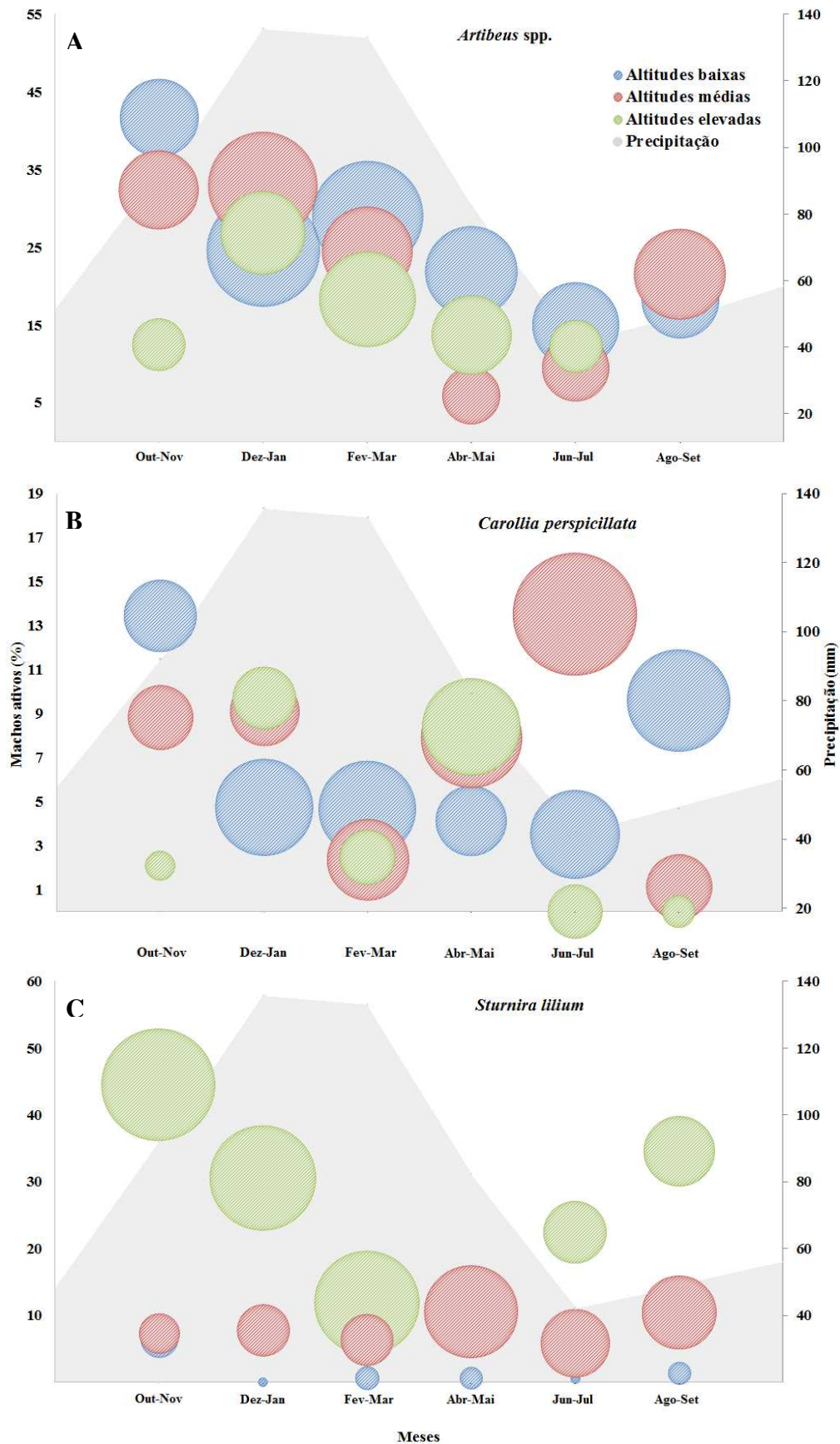


Figura 4.2 – Sazonalidade reprodutiva ao longo do ano nas três bandas altitudinais para machos de (A) *Artibeus lituratus*, (B) *Carollia perspicillata* e (C) *Sturnira lilium*. O tamanho das bolas representa a abundância de fêmeas (nº de capturas ponderado pelo esforço de captura).

Relação entre altitude, condição corporal e atividade reprodutiva

Machos de *A. lituratus* e *A. fimbriatus* apresentaram melhor condição corporal em altitudes médias (Tabela 3.2 e Figura 5.2). Nessas mesmas altitudes, as fêmeas de *Artibeus* spp. foram mais ativas ($\chi^2 = 15,78$; $p < 0,001$). Entretanto, a proporção de fêmeas ativas não foi diferente entre as bandas altitudinais ($p > 0,10$) (Figura 3.2). Machos ativos de *Artibeus* spp. não apresentaram diferença em sua proporção, entre as bandas altitudinais ($p > 0,10$), além de não apresentarem concentração na atividade reprodutiva (Figura 4.2).

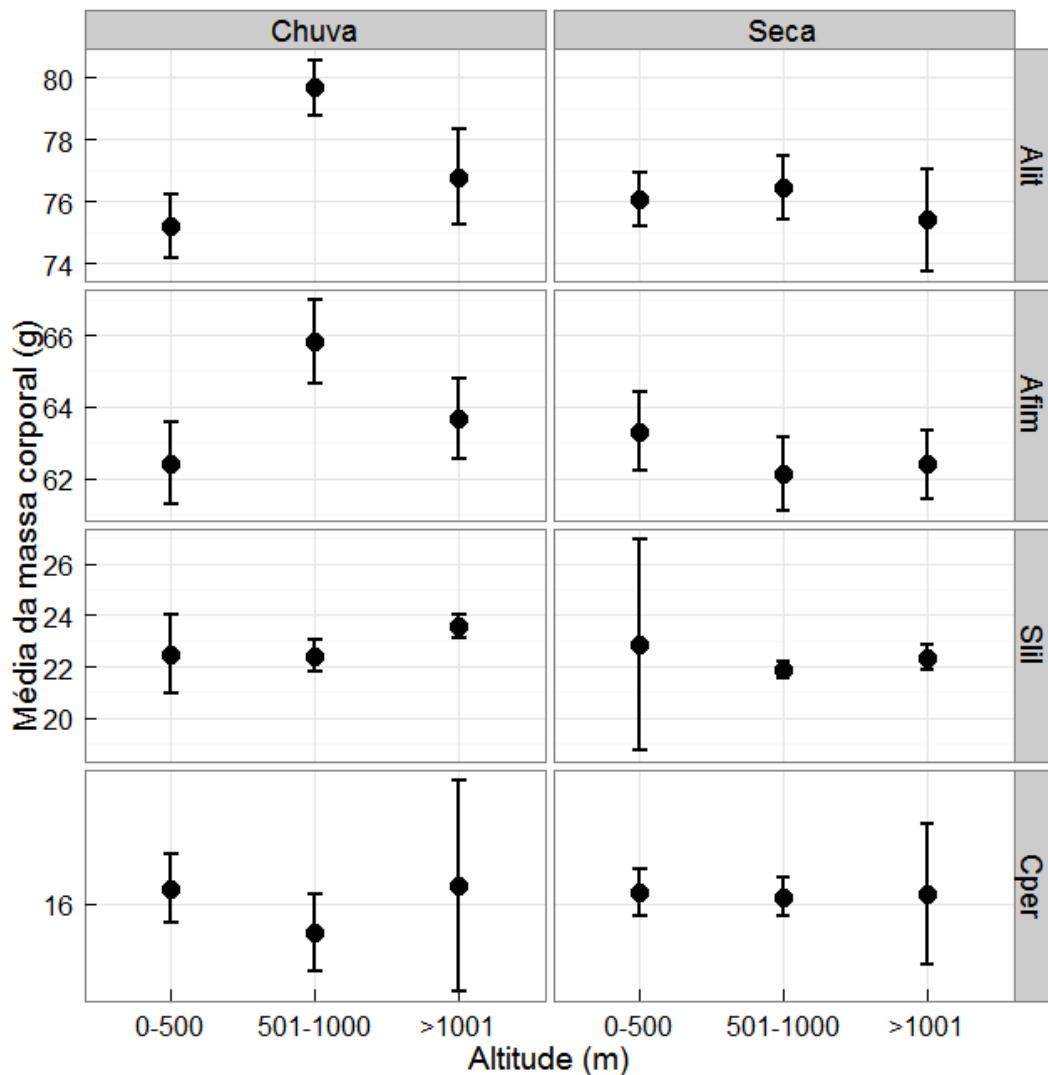


Figura 5.2 – Média da massa corporal (em gramas – g) de machos adultos de *Artibeus lituratus* (Alit), *Artibeus fimbriatus* (Afim), *Sturnira lilium* (Slil) e *Carollia perspicillata* (Cper) em relação às bandas altitudinais. Os morcegos foram capturados em 13 diferentes localidades na Floresta Atlântica da América do Sul, entre os anos de 1992 e 2014. As linhas verticais representam o intervalo de confiança de 95%.

A condição corporal de machos de *C. perspicillata* não se mostrou influenciada pela altitude (Tabela 3.2 e Figura 5.2). A proporção de fêmeas ativas ($\chi^2 = 0,58$; $p = 0,74$) e de machos ativos ($\chi^2 = 1,58$; $p = 0,45$) de *C. perspicillata* não foi diferente entre as bandas altitudinais, mesmo com a espécie apresentando maior número de capturas em altitudes baixas e médias (Tabela 2.2). Não houve diferença na atividade reprodutiva de fêmeas e machos de *C. perspicillata* entre as bandas altitudinais ($p > 0,1$) (Figuras 3.2 e 4.2).

Machos de *S. liliium* tiveram melhor condição corporal em altitudes elevadas (Tabela 3.2 e Figura 5.2). *Sturnira liliium* apresentou maior proporção de fêmeas ativas ($\chi^2 = 27,49$; $p < 0,001$) em altitudes elevadas, coincidindo com a banda altitudinal em que também há maior proporção de machos ativos ($\chi^2 = 5,22$; $p = 0,07$). A espécie mostrou maior atividade reprodutiva em altitudes elevadas (> 1.000 m), onde sua abundância também foi maior (Tabelas 2.2 e 3.2 e Figura 3.2). A espécie não apresentou diferença na atividade reprodutiva de fêmeas entre as bandas altitudinais ($p > 0,05$). Entretanto, fêmeas reproduziram-se mais em maio em altitudes médias, apesar de não apresentarem significativamente um pico nesta banda altitudinal (Tabela 3.2 e Figura 3.2). Machos ativos apresentaram diferentes picos na atividade reprodutiva entre as altitudes médias e elevadas ($U^2 = 0,264$; $p < 0,05$) (Figura 4.2).

Em resumo, encontramos três padrões reprodutivos para as fêmeas em relação à altitude: (1) fêmeas de *Artibeus* spp. reproduzem-se mais em altitudes médias (501-1.000 m) (Tabela 4.2 e Figura 3.2); (2) fêmeas de *Carollia perspicillata* não apresenta um padrão reprodutivo definido, reproduzindo-se igualmente em todas as bandas altitudinais (Tabela 4.2 e Figura 3.2); e (3) fêmeas de *Sturnira liliium* tem maior taxa reprodutiva em altitudes elevadas (> 1.000 m) e um pico pouco evidente em abril/maio em altitudes médias (501-1.000 m) (Tabela 4.2 e Figura 3.2).

Relação entre abundância e atividade reprodutiva

Fêmeas apresentaram maior atividade reprodutiva em localidades onde ocorreram em maior abundância, tanto para os meses de maior pluviosidade ($r = 0,507$; $p = 0,064$) quanto para os meses mais secos ($r = 0,628$; $p = 0,016$) (Figura 6.2).

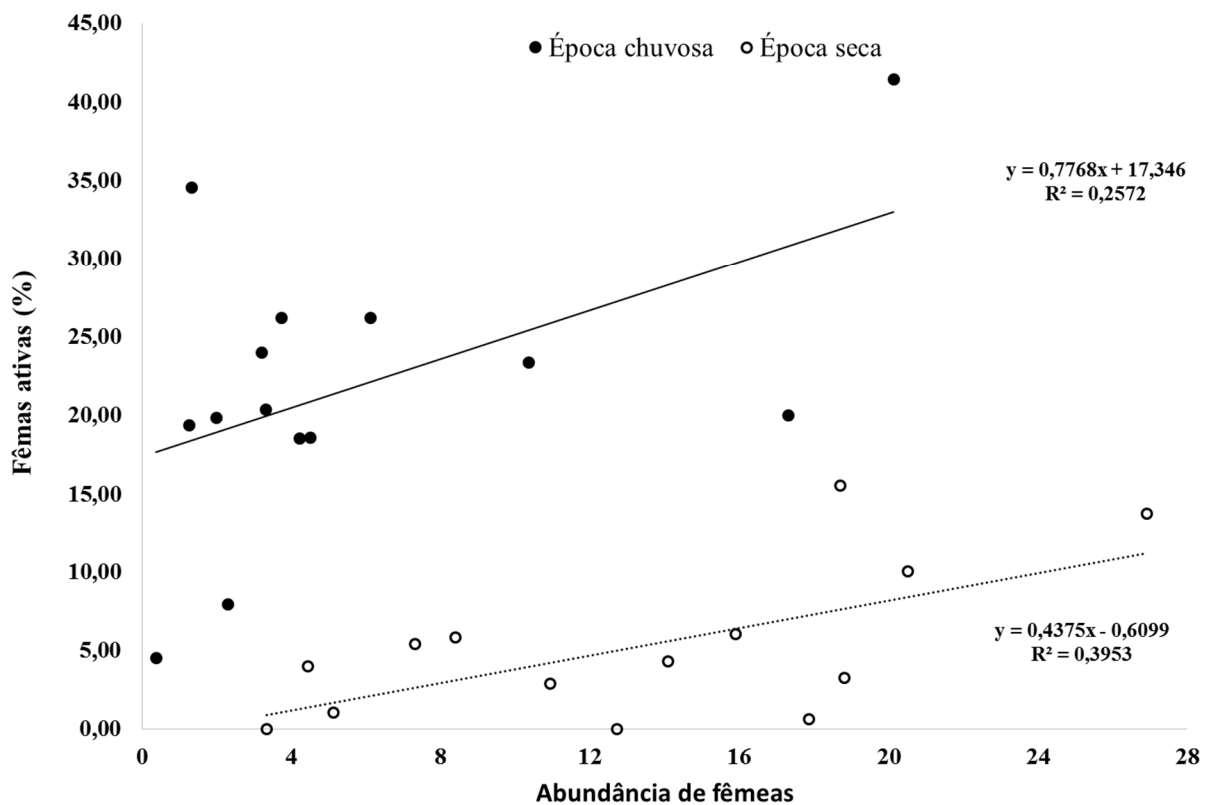


Figura 6.2 – Correlação entre a abundância de fêmeas (nº de capturas ponderado pelo esforço de captura) e a porcentagem de fêmeas grávidas (nº de fêmeas grávidas ponderado pelo total de fêmeas) para as épocas chuvosa e seca. Os morcegos foram capturados em 13 diferentes localidades na Floresta Atlântica da América do Sul, entre os anos de 1992 e 2014.

DISCUSSÃO

Influência da época do ano na reprodução

As fêmeas de todas as espécies apresentaram pico na atividade reprodutiva durante a época de maior disponibilidade de alimento, apesar de se reproduzirem em todos os meses do ano. A forte atividade reprodutiva das fêmeas na época de maior disponibilidade de alimento deve-se às concentrações dos partos e da lactação nesta época do ano. Durante a reprodução há maiores demandas energéticas, principalmente para fêmeas (Lopez & Vaughan, 2007; Durant et al., 2013; Godoy et al., 2014), as quais têm a lactação como o estágio reprodutivo mais caro energeticamente (Kurta et al., 1989). Sendo assim, lactação coincide com a época de maior disponibilidade de alimento para maximizar o sucesso reprodutivo (Bronson, 1985), favorecer o final da reprodução e conseqüentemente a sobrevivência da prole (Durant et al., 2013).

Dentre as espécies analisadas, *C. perspicillata* pode apresentar dois picos de atividade reprodutiva durante o ano (Fleming et al., 1972; Willig, 1985; Mello & Fernandez, 2000; Mello et al., 2004; Durant et al., 2013). Para a Floresta Atlântica no sudeste do Brasil, na mesma latitude de nosso estudo, Mello & Fernandez (2000) descrevem *C. perspicillata* reproduzindo-se o ano todo, com picos de atividade reprodutiva nos meses mais chuvosos, por causa da maior quantidade de chuvas e conseqüentemente maior disponibilidade de recursos alimentares. Em nossos resultados, apesar do aumento na taxa reprodutiva de fêmeas de *C. perspicillata* nos meses mais chuvosos, este aumento não se mostrou um pico definido.

Fêmeas de *Artibeus* spp. e *S. liliium* apresentaram pico na atividade reprodutiva coincidente com os meses mais chuvosos e, conseqüentemente, de maior disponibilidade de alimento, principalmente de outubro a março. Espécies de *Artibeus* apresentam poliestria sazonal bimodal, coincidindo os partos com os picos na abundância de frutos ao longo da América Latina (Fleming, 1972; Bonaccorso, 1979; Willig, 1985; Estrada e Coates-Estrada, 2001; Stoner, 2001; Marinho-Filho, 2003; Durant, 2013). No entanto, não há descrição da biologia reprodutiva das espécies de *Artibeus* com dados mensais para a América do Sul. Nossos resultados mostram que as espécies de *Artibeus* reproduzem-se o ano todo, com picos de atividade reprodutiva nos meses com maior precipitação, entre outubro/novembro e fevereiro/março, coincidindo com os meses em que há maior disponibilidade de alimento. No sudeste do Brasil, fêmeas grávidas de *S. liliium* podem se reproduzir durante todo o ano, com pico na atividade reprodutiva nos meses mais chuvosos e quentes, entre novembro e março (Marinho-Filho, 2003; Mello et al., 2008a, 2009; Godoy et al, 2014). O período de atividade reprodutiva das fêmeas no presente estudo, entre agosto/setembro e fevereiro/março, mostra-se semelhante ao descrito para *S. liliium* que possui reprodução poliéstrica asazonal com cio pós-parto, parindo mais de um filhote por ano (Estrada e Coates-Estrada, 2001; Stoner, 2001; Godoy et al., 2014).

Nossos resultados mostraram que os machos não tiveram picos na atividade reprodutiva ao longo do ano, diferente do que foi evidenciado para as fêmeas. Para machos de *S. liliium*, por exemplo, a variação na quantidade de reservas energéticas entre as estações do ano não interfere na morfometria testicular e, conseqüentemente, não interfere na produção e atividade espermática (Morais et al., 2014a, 2014b, 2014c). Além disso, machos de espécies poliéstricas, como as relatadas no presente estudo, são capturados com testículos escrotados o ano todo (Krutzsch, 2000) e a utilização da posição do testículo mostra-se duvidosa, pois permanecer

dentro ou fora da cavidade abdominal não influencia na produção de espermatozoides em morcegos (Fabián & Marques, 1989; Morais et al., 2014b, 2014c). Para classificar machos em ativos ou não ativos é mais indicada a utilização de outras características como o comportamento, evidência de glândulas e presença de odores (Kruttsch, 2000; Mello et al., 2009). A taxa reprodutiva de machos parece ser maior e mais extensa que a das fêmeas (Handley et al., 1991), assim como verificado em nosso estudo por causa da falta de um pico na atividade reprodutiva. Machos tendem a ficar ativos reprodutivamente o ano todo visto que não apresentam elevado gasto energético com a reprodução, tendo maior gasto energético apenas com esteroidogênese e espermatogênese, os quais são menos dispendiosos energeticamente do que a lactação, por exemplo (Morais, 2014a).

Influência da altitude na reprodução

Apesar da variação ambiental local, devido à variação altitudinal, no geral as espécies de Phyllostomidae apresentaram pico na atividade reprodutiva na época de maior precipitação em. Entretanto, houve diferenças em relação a altitude para cada espécie, onde a taxa reprodutiva de cada uma variou entre as bandas altitudinais. Os três padrões reprodutivos que descrevemos para as espécies coincidem com: (1) a amplitude alimentar de *C. perspicillata* (Lopez & Vaughan, 2007; Weber et al., 2011; Munin et al., 2012; Kraker-Castañeda, 2015) e consumo constante de *Piper* spp., seu alimento preferido (Andrade et al., 2013), ao longo de gradientes altitudinais (Saldaña-Vazquez et al., 2013; Saldaña-Vazquez, 2014); (2) maior consumo de *Ficus* spp. e *Cecropia* spp. em baixas e médias altitudes por *Artibeus* spp. (Saldaña-Vazquez et al., 2013; Saldaña-Vazquez, 2014); e (3) maior riqueza e abundância de *Solanum* spp. em altitudes elevadas (Knapp, 2002), o qual é o alimento preferido por *S. lilium* (Andrade et al., 2013).

Morcegos mostram diferentes limites em suas distribuições, principalmente com relação às populações reprodutivamente ativas, influenciadas diretamente pelo clima (Law, 1994). A temperatura pode ser um fator determinante na taxa reprodutiva de *C. perspicillata*, pois mesmo que disponibilidade de *Piper* spp., seu alimento preferido (Andrade et al., 2013), fosse menor em altitudes elevadas, *C. perspicillata* apresenta grande amplitude alimentar, consumindo frutos de outras espécies de plantas, pólen ou insetos durante todo o ano, mas principalmente na estação seca (Lopez & Vaughan, 2007; Weber et al., 2011; Munin et al., 2012; Kraker-Castañeda, 2015). Para *Artibeus* spp., a taxa reprodutiva em altitudes elevadas parece ser

limitada pela diminuição da riqueza de *Ficus* (quantificando por altitude as espécies de *Ficus* descritas em Pelissari & Neto, 2013), o que se reflete na menor proporção de sementes de *Ficus/Cecropia* encontradas nas fezes desses animais quando considerado um gradiente altitudinal (Saldaña-Vazquez et al., 2013).

A plasticidade alimentar de *S. liliium* poderá explicar porque as fêmeas desta espécie se mantenham reprodutivamente ativas durante todos os meses do ano em médias altitudes, com um pequeno aumento da atividade em abril/maio. A espécie tem preferência por altitudes elevadas, podendo efetuar movimentos para altitudes mais baixas, devido às baixas temperaturas no inverno (Mello et al., 2009) e à maior disponibilidade de alimento em altitudes mais baixas durante essa época do ano (e.g. Giannini, 1999; Mello et al., 2008b). Os resultados descritos por Mello et al. (2009) indicam a diminuição na taxa reprodutiva nos meses de menor precipitação (entre abril e agosto) a 850 m de altitude, os quais são os meses de temperatura mais baixa, corroborando os nossos resultados para altitudes mais elevadas. Em altitudes médias (entre 500 e 1.000 m), nossos resultados sugerem um aumento, ainda que estatisticamente não significativo, na taxa reprodutiva de fêmeas nos meses menos chuvosos. Na mesma latitude em que realizamos o presente estudo, *S. liliium* tem atividade reprodutiva durante todo o ano com um pico na época mais chuvosa e um segundo pico na época mais seca (Godoy et al., 2014). Todavia, Godoy et al. (2014) não consideraram a influência da altitude na taxa de reprodução, podendo o primeiro pico ter ocorrido em altitudes elevadas e o segundo em altitudes médias. O pico bem definido e curto na atividade reprodutiva de *S. liliium* em altitudes elevadas é comparável ao de outras espécies de morcegos que ocorrem em latitude elevada (ver Barclay et al., 2004). O gênero *Sturnira* tem distribuição até os limites das zonas tropicais, sendo o gênero de Phyllostomidae que mais possui espécies endêmicas em altitudes elevadas, principalmente ao longo da cadeia de montanha dos Andes (Fleming, 1986).

Relação entre abundância e reprodução

Nossos resultados mostram que nas localidades onde a abundância de fêmeas foi maior, a taxa reprodutiva também foi maior, tanto na época úmida quanto na época seca. Nosso conhecimento é restrito a variação sazonal, onde há diminuição na abundância e diversidade de espécies devido a menor disponibilidade de alimento na época seca (Marinho-Filho, 1991; Ramos-Pereira et al., 2010; Stevens, 2013; Ortêncio-Filho et al., 2014; Gomes et al., 2015), mas não encontramos estudos que se referem à taxa reprodutiva. Dentre as localidades consideradas

no presente estudo, a Reserva Biológica do Tinguá, o Parque Nacional da Tijuca e o Parque Nacional do Itatiaia são grandes remanescentes florestais. Estas áreas tendem a apresentar maior capacidade de suporte de vertebrados (Cosson et al., 1999; Tabarelli et al., 1999; Reis et al., 2003; Anjos, 2006; Piratelli et al., 2008) e maior riqueza e diversidade de morcegos (Estrada & Coates-Estrada, 2001; Reis et al., 2003), pois são áreas florestais maiores e apresentam maior estruturação florestal (Tabarelli et al., 1999; Reis et al., 2003). Essa maior estruturação florestal proporciona maior disponibilidade de recursos (Tabarelli et al., 1999), não limita a reprodução por falta de alimento (Bronson, 1985; Durant, 2013) e, de acordo com nossos resultados, mantém mais elevada a taxa reprodutiva de morcegos frugívoros ao longo do ano.

Morcegos têm capacidade para responder reprodutivamente a variações locais de alimento

Nossos resultados indicam uma resposta da taxa reprodutiva de morcegos Phyllostomidae frugívoros as variações sazonais e altitudinais. Para o Brasil, diferenças sazonais na reprodução já foram evidenciadas na Amazônia, onde os morcegos apresentam maiores taxas reprodutivas e massa corporal na época da cheia dos rios (Ramos-Pereira et al., 2010). Na Floresta Atlântica, a variação sazonal na taxa reprodutiva foi verificada somente para algumas espécies, como por exemplo, *C. perspicillata* (Mello & Fernandez, 2000), *S. lilium* (Godoy et al., 2014) e *Platyrrhinus lineatus* (Costa et al., 2007). A variação altitudinal na taxa reprodutiva de morcegos que encontramos pode estar relacionada com a disponibilidade de frutos mais consumido por cada espécie de morcego. Sabemos que com o aumento da altitude, aumenta a riqueza e abundância de plantas do gênero *Solanum*, há diminuição de *Ficus* e pouca influência na disponibilidade de *Piper* (ver Knapp, 2002; Pelissari & Neto, 2013; Saldaña-Vazquez et al., 2013), o que se reflete na proporção de frutos consumidos por algumas dessas espécies (*C. perspicillata* e *Artibeus* spp.) em cada altitude (Saldaña-Vazquez et al., 2013). Essa variação altitudinal na disponibilidade de frutos preferidos por cada uma dessas espécies (ver Andrade et al., 2013), pode levá-las a reproduzirem-se onde a abundância de seus frutos preferidos são maiores.

Artibeus spp. apresentou elevada taxa reprodutiva principalmente em altitudes médias, onde sua reprodução foi contínua durante grande parte do ano com um pico nos meses que têm maior quantidade de chuvas. Em áreas abaixo de 1.000 m na Floresta Atlântica é onde encontramos localidades com maior riqueza de espécies de *Ficus* (ver Pelissari & Neto, 2013). Esta espécie de Moraceae apresenta produção de frutos relativamente curta e abundante, com

variação inter e intraespecífica na época de frutificação (Handley et al., 1991; Figueiredo & Sazima, 1997), o que leva a um aumento populacional local de animais que consomem esse fruto, principalmente de *Artibeus* spp. (Esbérard et al., 2014). Nossos dados também corroboram com os achados de Saldaña-Vazquez et al. (2013), em que os autores não encontraram uma relação entre a proporção de *Ficus/Cecropia* consumidos por *Artibeus* spp. e a altitude.

Carollia perspicillata não apresentou diferença na taxa reprodutiva entre as bandas altitudinais e nem apresentou sazonalidade reprodutiva. Em florestas tropicais, espécies de *Piper* apresentam floração e frutificação contínua ao longo do ano (Penhalber & Mantovani, 1997; Thies & Kalko, 2004; Liebsch & Mikich, 2009). Além disso, *Piper* spp. tem diferenças interespecíficas na sequência de frutificação (Fleming & Heithaus, 1986) e intraespecífica na sequência de maturação dos frutos dentro de uma mesma copa (Dumont, 2003), o que pode interferir, em nosso caso, na falta de um padrão mais forte de estacionalidade reprodutiva para *C. perspicillata*. Saldaña-Vazquez et al. (2013), por exemplo, não encontraram relação entre a proporção de sementes de *Piper* spp. consumidas por *C. perspicillata* e a altitude. Sendo assim, parece que a dependência alimentar entre *C. perspicillata* e *Piper* spp., leva a uma falta de padrão altitudinal na reprodução e inexistência de maior taxa reprodutiva nos meses mais chuvosos.

No presente estudo, *S. lilium* reproduz mais quando há maior disponibilidade de recursos, principalmente *Solanum* spp., o qual é mais disponível em altitude (Knapp, 2002). Além disso *Solanum* spp. produz frutos durante todo o ano (Iudica & Bonaccorso, 1997; Mello et al., 2008a), ainda que principalmente na estação chuvosa (Vignoli-Silva & Mentz, 2005; Penhalber & Mantovani, 1997; Santos & Kinoshita, 2003).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, T.Y.; Thies, W.; Rogeri, P.K.; Kalko, E.K. & Mello, M.A.R. 2013. Hierarchical fruit selection by Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 94(5):1094-1101.
- Anjos, L. 2006. Bird species sensitivity in a fragmented landscape of the Atlantic Forest in Southern Brazil. *Biotropica* 38(2):229-234.

- Anthony, E.L.P. 1988. Age determination in bats. In: Kunz, T. H. (Ed.) Ecological and behavioral methods for the study of bats Smithsonian Institution Press, Washington D.C, pp. 47-58.
- Barclay, R.M.R.; Ulmer, J.; MacKenzie, C.J.A.; Thompson, M.S.; Olson, L.; McCool, J.; Cropley, E. & Poll, G. 2004. Variation in the reproductive rate of bats. *Canadian Journal of Zoology* 82(5):688-693.
- Barros, C.S.; Crouzeilles, R. & Fernandez, F.A.S. 2008. Reproduction of the opossums *Micoureus paraguayanus* and *Philander frenata* in a fragmented Atlantic Forest landscape in Brazil: Is seasonal reproduction a general rule for Neotropical marsupials? *Mammalian Biology* 73(3):463-467.
- Bonaccorso, F.J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 24:359-408.
- Bronson, F.H. 1985. Mammalian reproduction: an ecological perspective. *Biology of Reproduction* 32(1):1-26.
- Carnegie, S.D.; Fedigan, L.M. & Melin, A.D. 2011. Reproductive seasonality in female Capuchins (*Cebus capucinus*) in Santa Rosa (Area Conservación Guanacaste), Costa Rica. *International Journal of Primatology* 32(5):1076-1090.
- Cerqueira, R.; Gentile, R.; Fernandez, F.A.S. & D'Andrea, P.S. 1993. A five-year population study of an assemblage of small mammals in Southeastern Brazil. *Mammalia* 57(4):507-517.
- Cosson, J.F.; Pons, J.M. & Masson, D. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15(4):515-534.
- Costa, L.M.; Almeida, J.C. & Esbérard, C.E.L. 2007. Dados de reprodução de *Platyrrhinus lineatus* em estudo de longo prazo no estado do Rio de Janeiro. *Iheringia. Série Zoologia* 97(2):175-176.
- Crockett, C.M. & Rudran, R. 1987. Red howler monkey birth data I: Seasonal variation. *American Journal of Primatology* 13(4):347-368.
- Di Bitetti, M.S. & Janson, C.H. 2000. When will the stork arrive? Patterns of birth seasonality in Neotropical primates. *American Journal of Primatology* 50(2):109-130.
- Dumont, E.R. 2003. Bats and fruits: an ecomorphological approach. In: Kunz, T.H. & Fenton, M.B. (Eds) *Bat Ecology*. Chicago, University of Chicago Press, pp. 398-429.

- Durant, K.A.; Hall, R.W.; Cisneros, L.M.; Hyland, R.M. & Willig, M.R. 2013. Reproductive phenologies of phyllostomid bats in Costa Rica. *Journal of Mammalogy* 96(6):1438-1448.
- Esbérard, C.E.L.; Chagas, A.S.; Luz, E.M.; Carneiro, R.A.; Martins, L.S.F. & Peracchi, A.L. 1998. Aspectos da biologia reprodutiva de *Artibeus fimbriatus* Gray, 1838, no Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Chiroptera, Phyllostomidae). *Boletín de La Sociedad de Biología de Concepción* 69:109-114.
- Esbérard, C.E.L.; Luz, J.L.; Costa, L.M. e Bergallo, H.G. 2014. Bats (Mammalia, Chiroptera) of an urban park in the metropolitan area of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Iheringia, Série Zoologia* 104(1):56-69.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology* 17(5):627-646.
- Fabián, M.E. & Marques, R.V. 1989. Contribuição ao conhecimento da biologia reprodutiva de *Molossus molossus* Pallas, 1766 (Chiroptera, Molossidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 6(4):603-610.
- Figueiredo, R.A. & Sazima, M. 1997. Phenology and pollination ecology of three Brazilian fig species (Moraceae). *Botanica Acta* 110(4):73-78.
- Fleming, T.H.; Koper, E.T. & Wilson, D.E. 1972. Three Central American communities: structure, reproductive cycles and movements patterns. *Ecology* 53(4):555-569.
- Fleming, T.H. & E.R. Heithaus. 1986. Seasonal foraging behaviour of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalogy* 67: 660-671.
- Fox, J. 2005. The R Commander: A basic-statistics graphical user interface to R. *Journal of Statistical Software* 19(9):1-42.
- Gentry, A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75(1):1-34.
- Giannini, N.P. 1999. Selection of diet and elevation by sympatric species of *Sturnira* in an Andean Rainforest. *Journal of Mammalogy* 80(4):1186-1195.
- Godoy, M.S.M.; Carvalho, W.D. & Esbérard, C.E.L. 2014. Reproductive biology of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera, Phyllostomidae) in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 74(4):913-922.

- Gomes, L.A.C.; Pires, A.S.; Martins, M.A.; Lourenço, E.C. & Peracchi, A.L. 2015. Species composition and seasonal variation in abundance of Phyllostomidae bats (Chiroptera) in an Atlantic Forest remnant, southeastern Brazil. *Mammalia* 79(1):61-68.
- Handley Jr, C.O.; Wilson, D.E. & Gardner, A.L. 1991. Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá. *Smithsonian Contributions to Zoology* 511(511):1-173.
- Heithaus, E.R.; Fleming, T.H. & Opler, P.A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a Seasonal Tropical Forest. *Ecology* 56(4):841-854.
- Iudica, C.A. & Bonaccorso, F.J. 1997. Feeding of the bat, *Sturnira lilium*, on fruits of *Solanum riparium* influences dispersal of this pioneer tree in forests of northwestern Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 32(1):4-6.
- Knapp, S. 2002. Assessing patterns of plant endemism in Neotropical Uplands. *The Botanical Review* 68(1):22-37.
- Kovach. 2004. Oriana for Windows. Wales, Kovach Computing Services.
- Kraker-Castañeda, C.; Cajas-Castillo, J.O. & Lou, S. 2015. Opportunistic feeding by the little yellow-shouldered bat *Sturnira lilium* (Phyllostomidae, Stenodermatinae) in northern Guatemala: a comparative approach. *Mammalia* (in press).
- Krutzsch, P., 2000. Anatomy, physiology and ciclicity of the male reproductive tract. In: Crichton, EG. & Krutzsch, F.P. (Eds.) *Reproductive biology of bats*. Boston: Academic Press., pp. 91-155.
- Kurta A.; Bell G.P.; Nagy K.A.; Kunz T.H. 1989. Energetics of pregnancy and lactation in free ranging little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Physiological Zoology* 62(3):804–818.
- Law, B.S. 1994. Climatic limitation of the southern distribution of the common blossom bat *Syconycteris australis* in New South Wales. *Austral Ecology* 19(4):366-374.
- Liebsch, D. & Mikich, S.B. 2009. Fenologia reprodutiva de espécies vegetais da floresta ombrófila mista do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32(2):375-391.
- Lim, B.K.; Engstrom, M.D.; Lee, T.E.; Patton, J.C. & Bickham, J.W. 2004. Molecular differentiation of large species of fruit-eating bats (*Artibeus*) and phylogenetic relationships based on the cytochrome b gene. *Acta Chiropterologica* 6(1):1-12.
- Lopez, J.E. & Vaughan, C. 2007. Food niche overlap among Neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 55(1):301–313.

- Marinho-Filho, J.S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7(1):59-67.
- Marinho-Filho, J. 2003. Notes on the reproduction of six phyllostomid bat species in southeastern Brazil. *Chiroptera Neotropical* 9(1-2):173-175.
- Mello, M.A.R. 2009. Temporal variation in the organization of a Neotropical assemblage of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Oecologica* 35(2):280-286.
- Mello, M.A.R. & Fernandez, F.A.S. 2000. Reproductive ecology of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a fragment of the Brazilian Atlantic coastal forest. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 65(5):340-349.
- Mello, M.A.R.; Schittini, G.M.; Selig, P. & Bergallo, H.G. 2004. A test of the effects of climate and fruiting of *Piper* species (Piperaceae) on reproductive patterns of the bat *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* 6(2):309-318.
- Mello, M.A.R.; Kalko, E.K.V. & Silva, W.R. 2008a. Diet and abundance of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a Brazilian montane Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy* 89(2):485-492.
- Mello, M.A.R., Kalko, E.K.V., and Silva, W.R. 2008b. Movements of the bat *Sturnira lilium* and its role as a seed disperser of *Solanaceae* in the Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology* 24(2):225-228.
- Mello, M.A.R.; Kalko, E.K.V. & Silva, W.R. 2009. Ambient temperature is more important than food availability in explaining reproductive timing of the bat *Sturnira lilium* (Mammalia: Chiroptera) in a montane Atlantic Forest. *Canadian Journal of Zoology* 87(3):239-245.
- Mello, M.A.R.; Marquitti, F.M.D.; Guimarães Jr., P.R.; Kalko, E.K.V.; Jordano, P. & Aguiar, M.A.M. 2011. The Missing Part of Seed Dispersal Networks: Structure and Robustness of Bat-Fruit Interactions. *PLoS ONE* 6(2):e17395.
- Morais, D.B.; Barros, M.S.; Freitas, M.B.D. & Matta, S.L.P. 2014a. Seasonal assessment of the reproductive cycle and energy reserves of male bats *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 95(5):1018-1024.
- Morais, D.B.; Barros, M.S.; Freitas, M.B.D.; Paula, T.A.R. & Matta, S.L.P. 2014b. Histomorphometric characterization of the intertubular compartment in the testes of the bat *Sturnira lilium*. *Animal Reproduction Science* 147(3-4):180-186.

- Morais, D.B.; Barros, M.S.; Paula, T.A.R., Freitas, M.B.D.; Gomes, M.L.M. & Matta, S.L.P. 2014c. Evaluation of the cell population of the seminiferous epithelium and spermatid indexes of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae). PLoS ONE 9(7):e101759.
- Munin, R.L.; Fischer, E. & Gonçalves, F. 2012. Food habits and dietary overlap in a phyllostomid bat assemblage in the Pantanal of Brazil. Acta Chiropterologica 14(1):195-204.
- Ortêncio-Filho, H.; Reis, N.R.; Pinto, D. & Vieira, D.C. 2007. Aspectos reprodutivos de *Artibeus lituratus* (Phyllostomidae) em fragmentos florestais na região de Porto Rico, Paraná, Brasil. Chiroptera Neotropical 13(2):313-318.
- Ortêncio-Filho, H.; Lacher Jr., T.E. & Cleide, L. 2014. Seasonal patterns in community composition of bats in forest fragments of the Alto Paraná, southern Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 49(3):169-179.
- Passos, F.C.; Pedro, W.R. & Bonin, M.R. 2003. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual de Intervales, sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 20(3):511-517.
- Pelissari, G. & Neto, S.R. 2013. *Ficus* (Moraceae) da Serra da Mantiqueira, Brasil. Rodriguésia 64(1):091-111.
- Penhalber, E.F. & Mantovani, W. 1997. Floração e chuva de sementes em mata secundária em São Paulo, SP. Revista Brasileira de Botânica 20(2):205-220.
- Piratelli, A.; Souza, S.D.; Corrêa, J.S.; Andrade, V.A; Ribeiro, R.Y., Avelar, L.H. & Oliveria, E.F. 2009. Searching for bioindicators of forest fragmentation: passerine birds in the Atlantic forest of southeastern Brazil. Brazilian Journal of Biology 68(2):259-268.
- R Development Core Team. 2010. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Racey, P.A. and A.C. Entwistle. 2000. Life-history and reproductive strategies of bats. In: Crichton, E.G. & Krutzsch, P.H. (Eds.) Reproductive biology of bats. Academic Press, San Diego, CA, pp. 363–414.
- RadamBrasil. Ministério de Minas e Energia. 1983. Levantamento dos Recursos Naturais – Folhas SF 23/24, Rio de Janeiro/Vitória. Rio de Janeiro, v.32, p780. (Escala 1:1.000.000).

- Ramos-Pereira, M.J.; Marques, J.T. & Palmeirim, J.M. 2010. Ecological responses of frugivorous bats to seasonal fluctuation in fruit availability in Amazonian Forests. *Biotropica* 42(6):680-687.
- Redondo, R.A.F.; Brina, L.P.S.; Silva, R.F.; Ditchfield, A.D. & Santos, F.R. 2008. Molecular systematics of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49(1):44-58.
- Reis, N.R.; Barbieri, M.L.S.; Lima, I.P. & Peracchi, A.L. 2003. O que é melhor para manter a riqueza de espécies de morcegos (Mammalia, Chiroptera): um fragmento florestal grande ou vários fragmentos de pequeno tamanho? *Revista Brasileira de Zoologia* 20(2):225-230.
- Reis, N.R.; Fregonezi, M.N.; Peracchi, A.L. & Shibatta, O.A. 2013. *Morcegos do Brasil: Guia de Campo*. Technical Books Editora: Rio de Janeiro.
- Saldaña-Vázquez, R.A. 2014. Intrinsic and extrinsic factors affecting dietary specialization in Neotropical frugivorous bats. *Mammal Review* 44(3-4):215-224.
- Saldaña-Vázquez, R.A.; Sosa, V.J.; Iñiguez-Dávalos, L.I. & Schondube, J.E. 2013. The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat–plant interactions. *Journal of Mammalogy* 94(3):632-639.
- Sánchez, M.S.; Carrizo, L.V.; Giannini, N.P. & Barquez, R.M. 2012. Seasonal pattern in the diet of frugivorous bats in the subtropical rainforests of Argentina. *Mammalia* 76(3):269-275.
- Santos, K. & Kinoshita, L.S. 2003. Flora arbustivo-arbórea do fragmento de floresta estacional semidecidual do Ribeirão Cachoeira, município de Campinas, SP. *Acta Botânica Brasilica* 17(3):325-341..
- Stevens, R.D. 2013. Gradients of bat diversity in Atlantic Forest of South America: environmental seasonality, sampling effort and spatial autocorrelation. *Biotropica* 45(6):764-770.
- Stoner, K.E. 2001. Differential habitat use and reproductive patterns of frugivorous bats in tropical dry forest of northwestern Costa Rica. *Canadian Journal of Zoology* 79(9):1626-1633.
- Tabarelli, M.; Montovani, W. & Peres, C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91(2-3):119-127.

- Tavares, V.C.; Perini, F.A. & Lombardi, J.A. 2007. The bat communities (Chiroptera) of the Parque Estadual do Rio Doce, a large remnant of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Lundiana* 8(1):35-47.
- Tello, J.S. & Stevens, R.D. 2010. Multiple environmental determinants of regional species richness and effects of geographic range size. *Ecography* 33(4):796-808.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52(1):23-40.
- Thies, W. & Kalko, E.K.V. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104:362-376.
- Ururahy, J.C.C.; Collares, J.E.R.; Santos, M.M. & Barreto, R.A.A. Folhas SF.23/24 Rio de Janeiro/Vitória; geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra. In: Projeto RADAMBRASIL, As regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos. Estudo fitogeográfico. Rio de Janeiro, (4 – Vegetação), 1983. 780p.
- Vasconcelos, M.F. 2011. O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanha do Leste do Brasil? *Revista Brasileira de Botânica* 34(2):241-246.
- Veloso, H.P.; Filho, A.L.R.R. & Lima, J.C.A. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. São Paulo: IBGE. 124p.
- Vignoli-Silva, M. & Mentz, L.A. 2005. O gênero *Bouchetia* Dunal (Solanaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia. Série Botânica* 60(1):107-112.
- Weber, M.M.; Steindorff, Arruda, J.L.S.; Azambuja, B.O.; Camilotti, V.L. & Cáceres, N.C. 2011. Resources partitioning in a fruit bat community of the southern Atlantic Forest, Brazil. *Mammalia* 75(3):217-225.
- Wickham, H. 2009. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer.
- Willig, W.R. 1985. Reproductive patterns of bats from Caatingas and Cerrado biomes in Northeast Brazil. *Journal of Mammalogy* 66(4):668-681
- Wilson, D.E. 1979. Reproductive patterns. In: Baker, R.J.; Jones, J.K. & Carter, D.C. (Eds.) *Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae*, vol. 16. Part III. Special Publications Museum Texas Tech University, pp. 317-378.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. 4^{ed}. New Jersey, Prentice-Hall, Inc., 663p.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em gradientes altitudinais encontramos grandes diferenças entre ambientes ao longo de uma pequena área, sendo assim, estes são excelentes locais para exploração dos efeitos provocados por filtros bióticos e abióticos. Mesmo em cadeias de montanhas que apresentam pouca variação altitudinal como as serras no sudeste do Brasil, comparadas com a cadeia de montanha dos Andes, por exemplo, há uma variação na distribuição das espécies ao longo desse gradiente. No presente estudo, encontramos uma queda na riqueza e abundância de morcegos conforme a altitude aumenta, não evidenciando um pico na riqueza em altitudes médias, como ocorre em grandes cadeias de montanhas. A explicação para este padrão pode estar no fato das cadeias de montanhas do sudeste do Brasil não possuírem platôs em altitudes médias, o que aumentaria a quantidade de ambientes, favorecendo a colonização por espécies que ocorrem em áreas mais baixas.

Também encontramos diferenças entre as guildas tróficas de morcegos, sendo que frugívoros apresentaram queda em sua abundância ao longo do gradiente, hematófagos aumentaram sua abundância e nectarívoros, catadores e onívoros não sofreram interferência da altitude. A queda na abundância de frugívoros deve-se a diminuição de recursos em áreas elevadas e o aumento na abundância de hematófagos pela maior quantidade de afloramentos rochosos em áreas elevadas. Além disso, hematófagos podem ter aumentado o consumo de sangue de animais domésticos para conseguir manter a temperatura corporal constante nestas áreas mais elevadas.

Espécies de Phyllostomidae que conseguem colonizar e manter populações viáveis em florestas localizadas em áreas elevadas, parecem ter menor grau de exigência de habitat florestal, maior capacidade de utilizar cavidades naturais e maior distribuição latitudinal. Diretamente ligado a estes traços funcionais está a tolerância ao frio e a plasticidade alimentar, que as tornam mais tolerantes às áreas com florestas menos estruturadas, fazem com que utilizem mais cavidades para manter a temperatura corporal elevada, além de apresentar menor temperatura basal, o que leva a uma maior capacidade de tolerar o frio.

Espécies que apresentam principalmente estes traços funcionais, também são aquelas que têm maior taxa reprodutiva em áreas elevadas, como *Sturnira lilium*. Além disso, parece haver uma altitude mais favorável para a atividade reprodutiva de cada espécie, sendo esta atividade relacionada com a altitude onde há maior disponibilidade de recurso preferido por

cada espécie de morcego. Além da altitude afetar a taxa reprodutiva das espécies, encontramos que os principais frugívoros de Phyllostomidae, *Carollia perspicillata*, *Artibeus* sp. e *Sturnira lilium*, parecem se reproduzir mais onde capturamos mais morcegos, sendo consequentemente os locais onde há maior estruturação vegetal e disponibilidade de alimento, segundos dados da literatura. Estes locais, onde capturamos mais morcegos e encontramos mais morcegos reproduzindo-se, estão localizados nos grandes remanescentes de Floresta Atlântica no sul e sudeste do Brasil, sendo de grande importância para a manutenção destas espécies de morcegos.

Os grandes remanescentes de Floresta Atlântica no sul e sudeste do Brasil localizam-se ao longo das cadeias de montanhas da Serra do Mar e Serra da Mantiqueira. Estes locais são de extrema importância para a conservação de populações viáveis de espécies de morcegos, visto que determinadas espécies que parecem ocorrer em abundância em áreas alteradas, *e.g.*, *Sturnira lilium*, reproduzem-se mais em altitudes elevadas. Além disso, estas mesmas espécies que são consideradas generalistas e são comumente capturadas em inventários, apresentam maior abundância em áreas elevadas, tendo traços funcionais para isto. Outras espécies parecem que não se adaptaram às altitudes maiores, como as espécies de *Artibeus*. Sendo assim, mostra-se necessário não somente a conservação de áreas mais elevadas ou mais baixas através da criação de unidades de conservação ou manejo florestal. Locais que apresentam variação altitudinal devem atentar para a conservação de todo o gradiente para que populações viáveis de todas as espécies de morcegos sejam protegidas.