

**UFRRJ**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA**  
**ANIMAL**

**DISSERTAÇÃO**

**Aspectos da biologia reprodutiva e coexistência espacial de  
duas espécies simpátricas do gênero *Anoura*, em Valença,  
Rio de Janeiro**

**Lorena de Oliveira Tabosa**

**2016**



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**ASPECTOS DA BIOLOGIA REPRODUTIVA E COEXISTÊNCIA  
ESPACIAL DE DUAS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DO GÊNERO *Anoura*,  
EM VALENÇA, RIO DE JANEIRO**

**LORENA DE OLIVEIRA TABOSA**

*Sob orientação do Professor*  
**Dr. Carlos Eduardo Lustosa Esbérard**

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, no Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal.

Seropédica, RJ  
Setembro de 2016

591.16

T114a

T

Tabosa, Lorena de Oliveira, 1991-

Aspectos da biologia reprodutiva e coexistência espacial de duas espécies simpátricas do gênero *Anoura*, em Valença, Rio de Janeiro / Lorena de Oliveira Tabosa - 2016.

34 f.: il.

Orientador: Carlos Eduardo Lustosa Esbérard.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal.

Bibliografia: f. 26-34.

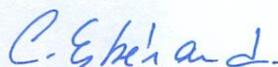
1. Reprodução animal - Teses. 2. Reprodução - Teses. 3. Biologia - Teses. 4. Valença (RJ) - Teses. I. Esbérard, Carlos Eduardo Lustosa, 1959-. II. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal. III. Título.

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

LORENA DE OLIVEIRA TABOSA

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ciências,  
no Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal;

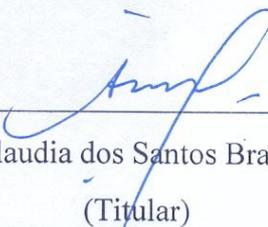
DISSERTAÇÃO APROVADA EM 29/09/2016



---

Dr. Carlos Eduardo Lustosa Esbérard. UFRRJ

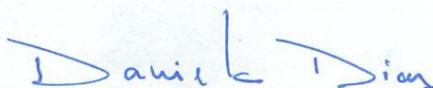
(Orientador)



---

Dr<sup>a</sup> Ana Claudia dos Santos Brasil. UFRRJ

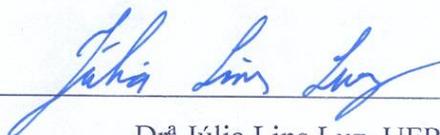
(Titular)



---

Dr<sup>a</sup> Daniela Dias. Fundação Oswaldo Cruz

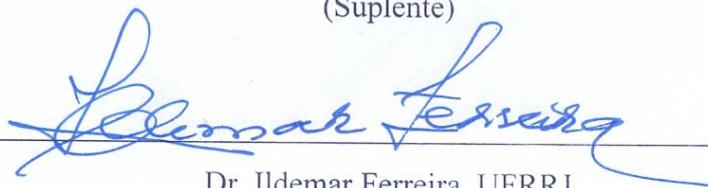
(Titular)



---

Dr<sup>a</sup> Júlia Lins Luz. UFRJ

(Suplente)



---

Dr. Ildemar Ferreira. UFRRJ

(Suplente)

*“Tudo tem o seu tempo determinado, e há tempo para todo o propósito debaixo do céu.*

*Há tempo de nascer, e tempo de morrer; tempo de plantar, e tempo de arrancar o que se plantou;*

*Tempo de matar, e tempo de curar; tempo de derrubar, e tempo de edificar;*

*Tempo de chorar, e tempo de rir; tempo de prantear, e tempo de dançar;*

*Tempo de espalhar pedras, e tempo de ajuntar pedras; tempo de abraçar, e tempo de afastar-se de abraçar;*

*Tempo de buscar, e tempo de perder; tempo de guardar, e tempo de lançar fora;*

*Tempo de rasgar, e tempo de coser; tempo de estar calado, e tempo de falar;*

*Tempo de amar, e tempo de odiar; tempo de guerra, e tempo de paz.”*

**(Eclesiastes 3:1-8)**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente a Deus, pois Ele me sustentou em todos os meus dias até aqui e me orientou em cada passo que dei. Durante minha caminhada como bióloga O amei cada dia mais. À minha mãe por me amar e acreditar em mim. Ao meu pai também por me amar e pelas palavras de apoio. À ambos pelas orações e ajuda financeira enquanto estive sem bolsa. Às minha irmãs, Priscila e Jackeline, meu cunhados Edilar e Luciano e à minha sobrinha linda, Kézia por terem orgulho de mim e me apoiarem. Ao meu noivo lindo, Carlos Henrique por me amar, me abraçar quando chorei e me trazer paz e equilíbrio.

Agradeço aos meus amigos que fazem ou já fizeram parte do LADIM, que tive o imenso prazer de conviver, aprender, rir dos campos e compartilhar alegrias e tristezas, Amanda, Ayesha, Bruna, Cadu, Egon, Gustavo (Gugu), Gustavo (Fanfa), Júlia, Letícia, Luciana (Lu), Luiz, Maíra, Márcio, Shery, Stéfane, Sylvia, Thaísa, Theany e William. À Ayesha e ao Egon por terem se tornado meus irmãos. À Rísia, minha amiga, por todas as orações, conselhos e palavras de ânimo. Aos que já dividiram a moradia comigo e se tornaram minha família em Seropédica, Letícia, Stephanie, Melissa, Carla, Marília e William. À todos que oraram por mim para que eu conseguisse concluir o mestrado.

Agradeço à Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, que me abraçou, ao meu orientador Dr. Carlos Eduardo Lustosa Esbérard e aos professores da banca examinadora que, de bom grado, aceitaram meu convite, Dr<sup>a</sup> Ana Claudia dos Santos Brasil, Dr<sup>a</sup> Daniela Dias, Dr<sup>a</sup> Júlia Lins Luz e Dr. Ildemar Ferreira. Ao Roberto Lamego (*in memoriam*), proprietário do Santuário da Vida Silvestre na Serra da Concórdia, homem íntegro, grande educador ambiental, que infelizmente, não pôde ver o resultado desta pesquisa. Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal. Ao Dr. Marco Aurélio Ribeiro de Mello pelas fotografias das espécies do presente estudo. Aos CNPq e FAPERJ pelo apoio financeiro. Ao IBAMA e ao SISBIO, pela permissão de captura dos morcegos.

## RESUMO

TABOSA, Lorena de Oliveira. **Aspectos da biologia reprodutiva e coexistência espacial de duas espécies simpátricas do gênero *Anoura*, em Valença, Rio de Janeiro**. 2016. 34p Dissertação (Mestrado em Biologia Animal). Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2016.

Estudos sobre os padrões reprodutivos, temporais e sazonais da atividade de animais, assim como o uso do espaço, podem contribuir para o conhecimento sobre a coexistência de espécies morfológicamente semelhantes e filogeneticamente relacionadas em uma determinada região. Este trabalho teve objetivo de analisar aspectos da biologia reprodutiva e da coexistência de duas espécies nectarívoras, *Anoura caudifer* e *A. geoffroyi*, no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, RJ. Foram realizadas amostragens de novembro de 2010 a fevereiro de 2015, próximo a uma gruta na quais essas espécies se abrigavam e em trilhas existentes no local. *Anoura caudifer* apresentou padrão reprodutivo monoéstrico sazonal restrito, com ocorrência de grávidas nos meses de maior pluviosidade e temperatura. A frequência de grávidas, lactantes não foi uniforme, havendo picos em dois meses. A proporção sexual foi de 0,5 fêmea para 1 macho. *Anoura geoffroyi* apresentou padrão reprodutivo poliéstrico bimodal, com pico evidente nos meses chuvosos e segundo possível pico no meio do ano, pelo fato das fêmeas migrarem para outro refúgio. As frequências de grávidas e lactantes não foram uniformes. A proporção sexual foi de 1,6 fêmea para 1 macho. Apesar de serem encontrados machos ativos sexualmente, de ambas as espécies, em todos os meses do ano, pode-se observar um padrão em resposta ao padrão reprodutivo das fêmeas. Diferenças na fisiologia de machos e fêmeas em resposta à alta ou baixa disponibilidade de alimento pode ser o motivo pelo qual somente as fêmeas são influenciadas pelo aumento da pluviosidade anual. *Anoura caudifer* e *A. geoffroyi* apresentaram padrões de atividade horária semelhantes, com picos nas duas primeiras horas da noite, característicos de morcegos nectarívoros e frugívoros. A frequência de captura de *A. caudifer* mostrou-se similar na trilha da gruta e nos demais locais amostrados, independente da presença de *A. geoffroyi*, que ocorreu quase em sua totalidade, na trilha da gruta. Provavelmente as espécies empregam diferentes estratégias para minimizar uma possível competição trófica, como a diferenciação no uso do espaço no Santuário da Concórdia.

**Palavras-chave:** Glossophaginae, reprodução e nicho espacial.

## ABSTRACT

TABOSA, Lorena de Oliveira. **Aspects of reproductive biology and spatial coexistence of two sympatric species of the genus *Anoura*, in Valença, Rio de Janeiro.** 2016. 34p Dissertation (Master in Animal Biology). Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2016.

Studies on reproductive patterns, temporal and seasonal activity and use of space by animals can contribute to the knowledge about the coexistence of similar morphologically and phylogenetically related species in a particular region. The aims of this study was analyze the reproductive biology and coexistence of two nectarivorous species, *Anoura caudifer* and *A. geoffroyi*, on Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia in Valença, RJ. Samplings were conducted from November 2010 to February 2015, near a cave in which the species sheltered and in nearby trails. *Anoura caudifer* presented reproductive restricted monoestrous seasonal pattern, with pregnant in higher rainfall and temperature months of. The frequency of pregnant, lactating were not uniform, with peaks in a few months. The sex ratio was 0.5 female to 1 male. *Anoura geoffroyi* presented pattern reproductive poliétrico bimodal, with evident peak in the rainy months and possible second peak in the middle of the year, probably because females migrated to another refuge. Frequencies of pregnant and lactating have not been uniform. The sex ratio was 1.6 to 1 female male. Although active males of both species were found in all months of the year, were possible observe a pattern in response to female reproductive pattern. Differences in male and female physiology in response to high or low food availability may be the reason why only females are influenced by the increase in annual rainfall. *Anoura caudifer* and *A. geoffroyi* showed similar patterns in activity time, with peaks in the first two hours of the night, characteristic for nectarivorous and frugivorous bats. The frequency of *A. caudifer* capture proved to be similar in the cave trail and in other sampling sites, regardless of the presence of *A. geoffroyi*, which occurred almost entirely, on the trail of the cave. Probably this species employ different strategies to minimize a possible competition, as the differentiation in use of space in the Santuário da Concórdia.

**Keywords:** Glossophaginae, reproduction and spatial niche.

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1** - Capturas e recapturas de machos e fêmeas de *Anoura caudifer* e *Anoura geoffroyi*, de acordo com seu estágio reprodutivo, no Santuário de Vida Silvestre na Serra da Concórdia, em Valença, RJ, de 2010 a 2015. IN = Fêmeas inativas reprodutivamente (com mamilos pouco desenvolvidos, com mamilos intumescidos e pós lactantes); GV = Fêmeas grávidas; LC = Fêmeas lactantes; TA = Machos inativos sexualmente (com testículos no interior do abdome); TE = Machos ativos sexualmente (com testículos aparentes). O mês de abril não foi amostrado.  
..... 8

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Espécime de *Anoura caudifer*. Foto: Marco A. R. Mello (marcomello.org).....5
- Figura 2** - Espécime de *Anoura geoffroyi*. Foto: Marco A. R. Mello (marcomello.org). .....5
- Figura 3** - Mapa do estado do Rio de Janeiro, com a localização do Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia. No detalhe, mapa da América do Sul, especificando a região sudeste do Brasil.....6
- Figura 4** - Curva ombrotérmica da Estação Meteorológica de Resende .....7
- Figura 5** - Histogramas circulares com as frequências de morcegos ativos sexualmente de *A. caudifer* ao longo do ano, no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no estado do Rio de Janeiro, Brasil entre novembro de 2010 a fevereiro de 2015. A = Frequências de grávidas; B = Frequências de lactantes; C = Frequências de machos com testículos escrotados. ....9
- Figura 6** - Capturas de jovens e pós-lactantes de *A. geoffroyi* no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no estado do Rio de Janeiro, Brasil entre novembro de 2010 a fevereiro de 2015. ....9
- Figura 7** - Histogramas circulares com as frequências de morcegos ativos sexualmente de *A. geoffroyi* ao longo do ano, no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no estado do Rio de Janeiro, Brasil entre novembro de 2010 a fevereiro de 2015. A = Frequências de grávidas; B = Frequências de lactantes; C = Frequências de machos com testículos escrotados. ....10
- Figura 8** - Regressão linear entre a captura de fêmeas ativas sexualmente em relação à pluviosidade anual, no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no estado do Rio de Janeiro, Brasil entre novembro de 2010 a fevereiro de 2015. A = Regressão linear entre capturas de *A. caudifer* e pluviosidade anual; B = Regressão linear entre capturas de *A. geoffroyi* e pluviosidade anual.....11

<b>Figura 9</b> - Espécime de <i>Anoura caudifer</i> . Foto: Marco A. R. Mello (marcomello.org).....	17
<b>Figura 10</b> - Espécime de <i>Anoura geoffroyi</i> . Foto: Marco A. R. Mello (marcomello.org). ....	18
<b>Figura 11</b> - Mapa do estado do Rio de Janeiro, com a localização do Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia. No detalhe, mapa da América do Sul, especificando a região sudeste do Brasil.....	19
<b>Figura 12</b> - Histogramas circulares com a atividade horária de <i>A. caudifer</i> e <i>A. geoffroyi</i> no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia entre novembro de 2010 e fevereiro de 2011. A = Atividade horária de <i>A. caudifer</i> ; B = Atividade horária de <i>A. geoffroyi</i> ; 00:00 = Zero horas após o pôr do sol; 06:00 = Seis horas após o pôr do sol; 12:00 = Doze horas após o pôr do sol. ....	21
<b>Figura 13</b> - Atividade horária de <i>Anoura caudifer</i> e <i>Anoura geoffroyi</i> na trilha da gruta no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no Rio de Janeiro, entre 2010 e 2015. MAPS = Minutos após o pôr do sol.....	21
<b>Figura 14</b> - Eficiência de captura (capturas/esforço de captura) de morcegos da espécie <i>Anoura caudifer</i> na trilha da gruta, em comparação com outros pontos amostrados no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, Rio de Janeiro, entre os anos de 2010 a 2015.	22
<b>Figura 15</b> - Eficiência de captura (capturas/esforço de captura) de morcegos da espécie <i>Anoura geoffroyi</i> na gruta e na trilha da gruta, em comparação com outros pontos amostrados no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, Rio de Janeiro, entre os anos de 2010 a 2015.....	22

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL .....	1
<b>CAPÍTULO I - BIOLOGIA REPRODUTIVA DE <i>Anoura caudifer</i> E <i>Anoura geoffroyi</i> (MAMMALIA: CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) NO SANTUÁRIO DE VIDA SILVESTRE DA SERRA DA CONCÓRDIA, EM VALENÇA, RIO DE JANEIRO, BRASIL .....</b>	<b>3</b>
1. INTRODUÇÃO .....	4
2. METODOLOGIA.....	6
2.1. ÁREA DE ESTUDO.....	6
2.2. COLETA DE DADOS.....	6
2.3. ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	7
3. RESULTADOS .....	8
4. DISCUSSÃO .....	11
5. CONCLUSÕES.....	15
<b>CAPÍTULO II - SEGREGAÇÃO TEMPORAL E ESPACIAL ENTRE <i>Anoura caudifer</i> E <i>Anoura geoffroyi</i> (MAMMALIA: CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) NO SANTUÁRIO DE VIDA SILVESTRE DA SERRA DA CONCÓRDIA, VALENÇA, RIO DE JANEIRO, BRASIL.....</b>	<b>16</b>
1. INTRODUÇÃO .....	17
2. METODOLOGIA.....	18
2.1. ÁREA DE ESTUDO.....	18
2.2. COLETA DE DADOS.....	19
2.3. ANÁLISE ESTATÍSTICA .....	20
3. RESULTADOS .....	20
4. DISCUSSÃO .....	23
5. CONCLUSÕES.....	25
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>26</b>

## INTRODUÇÃO GERAL

A ordem Chiroptera constitui a segunda maior ordem de mamíferos em relação à riqueza de espécies (Erkert 2000; Reis *et al.* 2007; Morais 2008). Estão presentes em todos os continentes, exceto em regiões polares e em algumas ilhas e desertos (Altringham 1996; Hutson *et al.* 2001). Na região neotropical representam aproximadamente 40% dos mamíferos em algumas localidades (Velazco & Patterson 2008; Oliveira 2013) e estão divididos em nove famílias, 68 gêneros e mais de 180 espécies, no Brasil (Nogueira *et al.* 2014, Feijó *et al.* 2015; Moratelli & Dias 2015; Rocha *et al.* 2015; Gregorin *et al.* 2016).

São os únicos mamíferos que possuem capacidade de ativo voo (Kunz & Pierson 1994; Eisenberg & Redford 1999; Luz 2006), os beneficiando com menores taxas de mortalidade e predação (Pomeroy 1990; Racey & Entwistle 2000), grande mobilidade (Norberg 1994; Reis *et al.* 2007). Utilizam de uma gama diversa de abrigos (Kunz & Pierson 1994; Luz 2006), como ocos de árvores, grutas e cavernas, fendas e construções (Biavatti *et al.* 2015).

Os morcegos apresentam hábitos alimentares diversos (Kunz & Pierson 1994; Reis *et al.* 2007), podendo consumir frutos, sementes, folhas, néctar, pólen, artrópodes, pequenos vertebrados e sangue (Peracchi *et al.* 2011). Frutos e néctar são recursos que funcionaram como os principais fatores influenciadores da radiação adaptativa dos morcegos (Jepsen 1970; Gillette 1975; Van Valen 1979; Heithaus 1982). Dentre os Phyllostomidae, Glossophaginae e Lonchophyllinae incluem os morcegos primariamente nectarívoros (Griffiths 1982; Nogueira *et al.* 2014), embora também utilizem outros recursos como pólen, frutos e artrópodes para suprir suas necessidades energéticas (Gardner 1977; Zortéa 2003, Peracchi *et al.* 2011).

Cerca de 500 espécies de plantas neotropicais são polinizadas por morcegos (Vogel 1969; Clairmonte 2013). Esses animais possuem morfologia e fisiologia que permitem que, durante o forrageamento, se desloquem e transportem o pólen para outras flores a longas distâncias (Silva 1991; Fleming *et al.* 2009). Apresentam pequeno porte, o rostró alongado, assim como a língua longa extensível, com papilas em suas extremidades (Griffiths 1982; Heithaus 1982; Freeman 1995; Fleming *et al.* 2009).

Similaridades morfológicas em diferentes espécies de morcegos podem resultar na ocupação de nichos similares (Jacobs & Barclay 2009). O conhecimento sobre padrões reprodutivos, temporais e sazonais de atividade, bem como diferenças no uso do espaço podem contribuir para o conhecimento de mecanismos que permitem a coexistência de espécies morfológicamente semelhantes e filogeneticamente relacionadas (Pianka 1969; Arlettaz, 1999; Ortêncio-Filho 2010).

Os eventos reprodutivos são momentos críticos para muitas espécies (Bronson 1985, Heideman 2000). A reprodução, em morcegos costuma ocorrer em resposta à disponibilidade de recursos alimentares (Trajano 1984; Heideman & Bronson 1994). Os morcegos costumam coincidir os períodos de lactação com aqueles em que os recursos alimentares estão em abundância (Migula, 1969; Bonaccorso 1979; Racey 1982), devido às maiores necessidades energéticas exigidas às lactantes (Hanweil & Peaker, 1977; Racey 1982). Os morcegos costumam apresentar longos períodos de gestação em relação ao seu pequeno tamanho corpóreo (Racey 1973; Racey & Entwistle 2000), com um filhote por gestação, geralmente, mas algumas espécies podem gerar de um a quatro filhotes por gestação (Racey 1982).

Diversos padrões reprodutivos são descritos para os morcegos, desde a monoestria sazonal restrita à poliestria assazonal (Fleming *et al.* 1972; Happold & Happold 1990; Duarte & Talamoni 2010). Em regiões de clima temperado, o padrão comum encontrado é a monoestria sazonal com nascimentos restritos ao verão, sendo a reprodução regulada pela temperatura (Heideman & Bronson 1994). Nos trópicos, uma variedade de padrões é descrita (Happold & Happold 1990; Racey & Entwistle 2000) e variam entre as espécies de acordo com as ofertas alimentares, reguladas pela pluviosidade (Fleming *et al.*, 1972; Racey, 1982). Dentre os 10

padrões reprodutivos listados por Happold & Happold (1990), quatro principais padrões são descritos para os filostomídeos: monoestria sazonal - somente um cio por ano em uma determinada estação; poliestria contínua - mais de um cio por ano e o período reprodutivo dura vários meses seguidos; poliestria bimodal sazonal - dois cios por ano, um em cada estação; e poliestria assazonal – mais de um cio por ano, independente da estação (Fleming *et al.* 1972; Baumgarten & Vieira 1994; Ribeiro de Mello & Fernandez 2000; Estrada & Coates-Estrada 2001).

A oferta de recursos alimentares também reflete na atividade horária dos morcegos (Heithaus & Fleming 1978; Oliveira 2013; Gomes *et al.* 2014). Os morcegos neotropicais são animais que concentram suas atividades de forrageio durante a noite (Erkert 2000). Os picos de atividade variam de acordo com o hábito alimentar de cada espécie. Morcegos insetívoros, por exemplo, apresentam padrão bimodal de atividade, devido à grande concentração de insetos ao entardecer e ao amanhecer (Erkert 1982; Coelho & Marinho-Filho 2002). Morcegos hematófagos podem apresentar atividade constante durante toda a noite, devido à oferta constante de alimento (Heithaus *et al.* 1975). Já morcegos frugívoros e nectarívoros costumam apresentar um padrão unimodal de atividade, concentrado nas primeiras horas após o pôr do sol, visto que utilizam recursos não renováveis ao longo da noite (Heithaus *et al.* 1975; Aguiar & Marinho-Filho 2004). Ainda assim, espécies similares em sua morfologia e hábitos podem apresentar horários de atividade diferenciados, como estratégia para a coexistência (Pianka 1974; Heithaus *et al.* 1975; Pedrozo 2014).

Quando a variação temporal não é observada, espera-se que os morcegos empreguem outras estratégias, como a diferenciação em seu nicho alimentar, amplamente estudada (i.g. Heithaus *et al.* 1975; Tschapka 2004; Jiang *et al.* 2008; Geiselman 2010) ou segregação espacial (Kunz 1973; Pianka 1974; De León *et al.* 2014). Este último é pouco estudado e pode trazer novas elucidaciones para entender o funcionamento dos mecanismos de coexistência de espécies ecologicamente próximas.

Aqui, serão apresentadas contribuições para a biologia de duas espécies simpátricas de morcegos nectarívoros, *Anoura caudifer* (E. Geoffroy, 1818) e *Anoura geoffroyi* Gray, 1838, que utilizam a mesma gruta como abrigo diurno no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, região Centro-Sul do estado do Rio de Janeiro. Esta dissertação está dividida em dois capítulos. O primeiro, intitulado “Biologia reprodutiva de *Anoura caudifer* e *Anoura geoffroyi* no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, Rio de Janeiro”, traz aspectos da biologia reprodutiva dessas espécies. O segundo capítulo, “Segregação temporal e espacial entre *Anoura caudifer* e *Anoura geoffroyi* no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, Valença, Rio de Janeiro”, analisa atividades horárias dessas espécies, além de verificar diferenças no espaço na localidade estudada.

## **CAPÍTULO I**

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *Anoura caudifer* E *Anoura geoffroyi*  
(MAMMALIA: CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) NO SANTUÁRIO  
DE VIDA SILVESTRE DA SERRA DA CONCÓRDIA, EM VALENÇA,  
RIO DE JANEIRO, BRASIL**

## 1. INTRODUÇÃO

A biologia reprodutiva dos morcegos é algo singular em relação aos demais mamíferos de tamanho semelhante, pois os morcegos são animais que apresentam estratégia do tipo K, fugindo do padrão apresentado pelos demais mamíferos de pequeno porte (Ruth & Kunz 1995; Racey & Entwistle 2000; Bumrungsri *et al.* 2007). Animais r-estrategistas apresentam características como alto índice de mortalidade, investimento energético em uma prole numerosa e pequeno tamanho corpóreo e os k-estrategistas apresentam baixa mortalidade, investimento energético em prole menor, porém, mais apta à sobrevivência e um grande tamanho corpóreo (Pianka 1970). Apesar do pequeno tamanho corpóreo, morcegos exibem alta longevidade (Gaisler 1989) e grandes períodos de gestação e lactação (Racey & Entwistle 2000; Bumrungsri *et al.* 2007), com um filhote por gestação, na maioria dos casos e ocorrência de um a quatro filhotes em poucas espécies (Racey 1982).

Os eventos reprodutivos são, geralmente, influenciados por variáveis bióticas e abióticas, principalmente no que diz respeito à maior disponibilidade de alimentos e variações climáticas (Heideman & Bronson 1994, Baumgarten & Vieira 1994). Além disso, a reprodução pode variar de acordo com a escala latitudinal (Happold & Happold 1990; Racey & Entwistle 2000). Esses fatores resultam nos diversos tipos de padrões reprodutivos registrados para esses animais (Happold & Happold 1990).

Em regiões de clima temperado os morcegos normalmente apresentam a monoestria sazonal como padrão reprodutivo (Galindo-Galindo *et al.* 2000), sendo a reprodução regulada pela temperatura e os nascimentos ocorrendo na época quente, de maior disponibilidade de alimento (Heideman & Bronson 1994). Já nos trópicos um maior número de padrões reprodutivos é descrito (Happold & Happold 1990; Racey & Entwistle 2000), em decorrência das variações da pluviosidade anual nos diferentes ambientes (Fleming *et al.* 1972; Racey 1982; Trajano 1984; Heideman & Bronson 1994; Zortéa 2003).

Dez tipos de padrões reprodutivos são citados atualmente para os morcegos (Happold & Happold 1990). Dentre eles, quatro são encontradas em morcegos neotropicais (Fleming *et al.* 1972; Baumgarten & Vieira 1994; Ribeiro de Mello & Fernandez 2000; Estrada & Coates-Estrada 2001): (i) monoestria sazonal – um único pico reprodutivo durante uma estação climática, com nascimentos sincronizados ou não; (ii) poliestria contínua – caracterizada por um longo período de reprodução e um restrito período de inatividade; (iii) poliestria bimodal sazonal – dois picos reprodutivos, sincronizados a alguma estação ao longo do ano; (iv) poliestria assazonal – dois ou mais picos reprodutivos por ano, assíncronas, em qualquer estação.

Aparentemente, o padrão mais comum para os morcegos da família Phyllostomidae é a poliestria sazonal bimodal (Wilson 1979; Duarte & Talamoni 2010), principalmente nas espécies frugívoras (Taddei 1973; Bonaccorso 1979; Baumgarten & Vieira 1994). Espécies nectarívoras da subfamília Glossophaginae, como *Anoura caudifer* (E. Geoffroyi, 1818), também podem apresentar esse padrão (Taddei 1973; Nogueira *et al.* 2007), no entanto, a monoestria sazonal também é registrada em morcegos dessa família, como *Anoura geoffroyi* Gray, 1838 (Baumgarten & Vieira 1994; Zortéa 2003; Nogueira *et al.* 2007).

*Anoura caudifer* (Figura 1) é um morcego de pequeno porte, com massa corpórea que varia de 8,5 a 13 g, comprimento do antebraço entre 34 e 39 mm e comprimento corpóreo de 47 a 70 mm (Nogueira *et al.* 2007). Apresenta uropatágio estreito e semicircular (Williams & Genoways 1980; Simmons & Voss 1998; Nogueira *et al.* 2007) que pode ou não apresentar uma cauda pequena, medindo de 3 a 6 mm (Taddei 1973; Molinari 1994; Solmsen 1998; Muchhala *et al.* 2005; Oprea *et al.* 2009). Esta espécie é considerada muito comum em ambientes de relevo cárstico (Esbérard *et al.* 2005). Apresenta ampla distribuição em território brasileiro, em todos os biomas (Nogueira *et al.* 2007; Peracchi *et al.* 2011).



**Figura 1** - Espécime de *Anoura caudifer*. Foto: Marco A. R. Mello (marcomello.org).

*Anoura geoffroyi* (Figura 2) é um morcego de médio porte, de massa corpórea variando entre 13 a 18 g, antebraço medindo entre 39 a 44 mm e comprimento entre cabeça e corpo entre 53 e 73 mm (Nogueira *et al.* 2007). O uropatágio apresenta formato triangular, muito reduzido e com as bordas muito peludas (Oprea *et al.* 2009). Distribui-se em todos os biomas brasileiros (Nogueira *et al.* 2007).



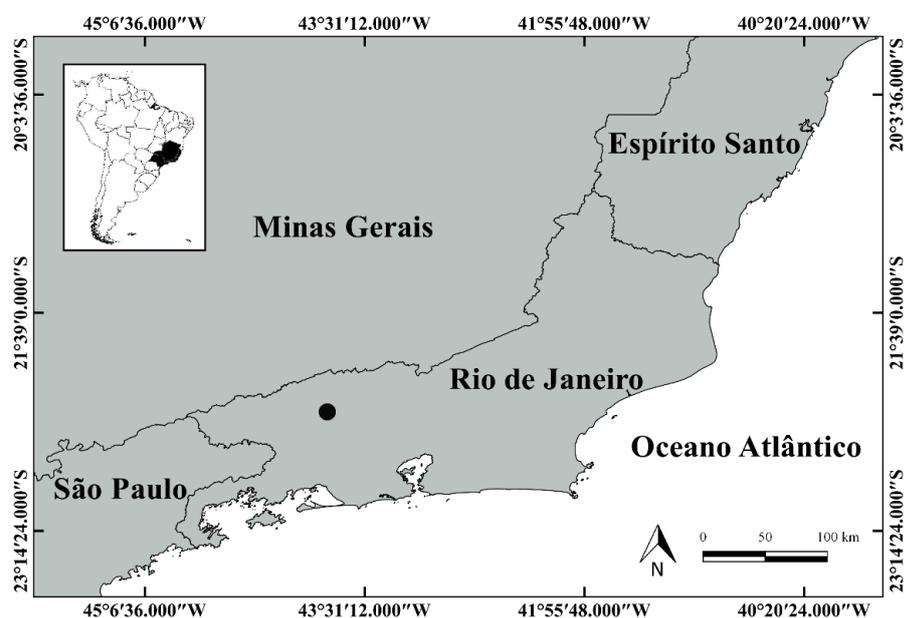
**Figura 2** - Espécime de *Anoura geoffroyi*. Foto: Marco A. R. Mello (marcomello.org).

O objetivo principal deste trabalho foi avaliar aspectos reprodutivos de duas espécies do mesmo gênero, *Anoura caudifer* e *Anoura geoffroyi*, que coexistem em simpatria no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, Valença, no estado do Rio de Janeiro, Brasil. Os objetivos específicos deste estudo foram: (i) compreender a biologia reprodutiva destas espécies de morcego na área estudada e (ii) analisar a influência do clima no período reprodutivo de machos e fêmeas dessas espécies. A partir dos objetivos apresentados, espera-se que (i) *A. caudifer* apresente reprodução poliéstrica sazonal bimodal (ii) *A. geoffroyi* apresente reprodução monoéstrica sazonal restrita aos meses de maior pluviosidade; (iii) haja uma relação positiva entre fêmeas e machos de indivíduos ativos sexualmente com a variação climática ao longo do ano.

## 2. METODOLOGIA

### 2.1. ÁREA DE ESTUDO

O Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia (Santuário da Concórdia) (22° 14' 26" S e 43° 41' 01" O) é uma Área de Proteção Ambiental de 220 ha criada em 1992 através do projeto "Santuários de Vida Silvestre" da Fundação Pró Natureza (Figura 3). Encontra-se a aproximadamente 650 metros acima do nível do mar entre os municípios de Valença e Barra do Piraí, no estado do Rio de Janeiro, Brasil (Pinheiro 2007). Considerada como zona de amortecimento do Parque Estadual da Serra da Concórdia (INEA 2012), a vegetação da área de estudo é classificada como Floresta Estacional Semidecidual dentro do bioma Mata Atlântica (IBGE 2012). Segundo a classificação de Köppen, o clima da região da Serra da Concórdia é Cwa (mesotérmico úmido) (Caldas 2006).



**Figura 3** - Mapa do estado do Rio de Janeiro, com a localização do Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia. No detalhe, mapa da América do Sul, especificando a região sudeste do Brasil.

### 2.2. COLETA DE DADOS

Foram realizadas campanhas de amostragem de morcegos de novembro de 2010 a fevereiro de 2015, independente da fase lunar (Esbérard 2007). Os morcegos foram capturados com auxílio de 12 a 14 redes de neblina ( $12,3 \pm 0,7$  redes em cada noite, de 9 x 2,5 m, malha de 19 mm). As redes foram abertas em frente a uma gruta, abrigo das espécies do presente estudo, trilhas já existentes, árvores em frutificação e floração e sobre cursos d'água. Elas foram armadas antes do pôr do sol e permaneceram abertas durante até às 24:00 horas ou até o amanhecer. Todos os meses foram amostrados, exceto o mês de abril, devido ao difícil acesso no local após dias chuvosos.

Os morcegos capturados foram acondicionados individualmente em sacos de pano para posterior identificação e triagem. Cada indivíduo foi identificado, preliminarmente no campo; classificado quanto ao sexo, à idade (jovens (com epífises cartilaginosas), adultos ou neonatos); estágio reprodutivo (fêmeas grávidas, lactantes, pós lactantes, inativas, com mamilos intumescidos e machos com testículos no interior do abdome ou com testículos escrotados e

aparentes). Registrou-se a massa corpórea e o comprimento do antebraço. Os adultos foram marcados com colares com cilindros coloridos (Esbérard & Daemon 1999). Os indivíduos jovens foram marcados com furos no dactilopatágio para identificação de possíveis recapturas na mesma noite. Após a obtenção dos dados, os animais foram soltos no mesmo local da captura.

O esforço de captura foi calculado multiplicando-se a quantidade de horas em que as redes ficaram abertas pela área das redes para cada noite amostrada, segundo Straube & Bianconni (2002). Exemplares de cada espécie foram tombados como material testemunho na coleção de referência do Laboratório de Diversidade de Morcegos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, processo número 1755/89 IBAMA-DF.

### 2.3. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

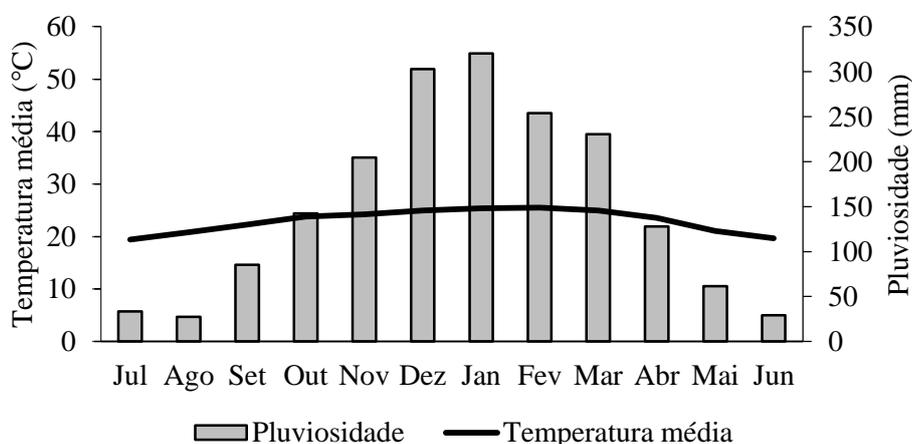
Foram classificados com “ativos sexualmente” as fêmeas grávidas, lactantes e grávidas e lactantes, simultaneamente e os machos com testículos aparentes. Todas as noites amostradas foram utilizadas nas análises. Recapturas que ocorreram na mesma noite não foram consideradas.

Para análise dos eventos reprodutivos foi utilizada estatística circular (Zar 1999). Somente dados das frequências de morcegos considerados “ativos sexualmente” foram analisados. A uniformidade das frequências de captura ao longo dos meses do ano foi testada através do teste de Rayleigh. O programa utilizado foi Oriana® 4.0.

Para saber se a presença de fêmeas e machos ativos sexualmente está relacionada com a temperatura, foi realizada uma regressão linear com capturas e recapturas de morcegos ativos em cada mês como variável dependente e a pluviosidade anual como variável independente. Neste caso, as análises foram feitas com as capturas mês a mês de fêmeas e machos de cada espécie separadamente e também, de fêmeas e machos das duas espécies juntas. Essas análises foram realizadas no programa Past® 3.11.

Foi calculada a normal climática com dados da Estação Meteorológica de Resende (22°27'3,9" S 44°26'39" O), de 1984 a 2015. Tal local foi selecionado por apresentar maior tempo de coleta de dados e localizar-se mais próximo à região estudada. Os dados foram obtidos através dos sites do Sistema de Monitoramento Agrometeorológico (AGRITEMPO) e do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), além da solicitação via e-mail através da Seção de Armazenamento de Dados Meteorológicos (SADMET) do INMET.

O mês com a menor temperatura para essa região foi julho e o de menor pluviosidade anual foi agosto. Já o mês com maior temperatura foi fevereiro e em janeiro houve maior pluviosidade (Figura 4).



**Figura 4** - Curva ombrotérmica da Estação Meteorológica de Resende

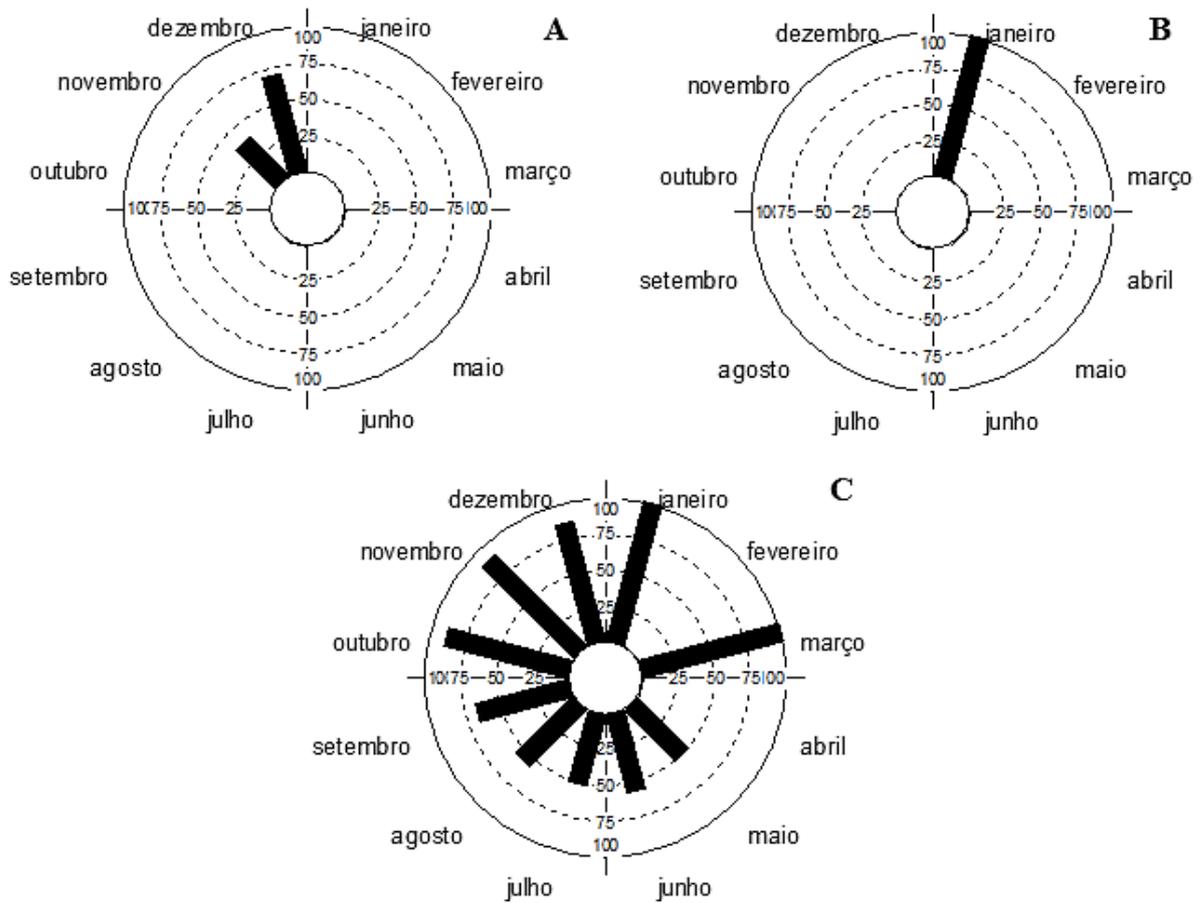
### 3. RESULTADOS

As amostragens no Santuário da Concórdia totalizaram 40 noites com um esforço de 108.409 h\*m<sup>2</sup>. Um total de 134 capturas e recapturas de *A. caudifer* e 276 *A. geoffroyi* foram observadas. As capturas de *A. caudifer* resultaram em oito fêmeas grávidas nos meses de novembro e dezembro, uma lactante em janeiro e 36 inativas reprodutivamente em todos os meses amostrados, com exceção de janeiro, fevereiro e março nos quais não houveram capturas de fêmeas desta espécie (Tabela 1). Não foram capturadas fêmeas pós-lactantes.

**Tabela 1** - Capturas e recapturas de machos e fêmeas de *Anoura caudifer* e *Anoura geoffroyi*, de acordo com seu estágio reprodutivo, no Santuário de Vida Silvestre na Serra da Concórdia, em Valença, RJ, de 2010 a 2015. IN = Fêmeas inativas reprodutivamente (com mamilos pouco desenvolvidos, com mamilos intumescidos e pós lactantes); GV = Fêmeas grávidas; LC = Fêmeas lactantes; TA = Machos inativos sexualmente (com testículos no interior do abdome); TE = Machos ativos sexualmente (com testículos aparentes). O mês de abril não foi amostrado.

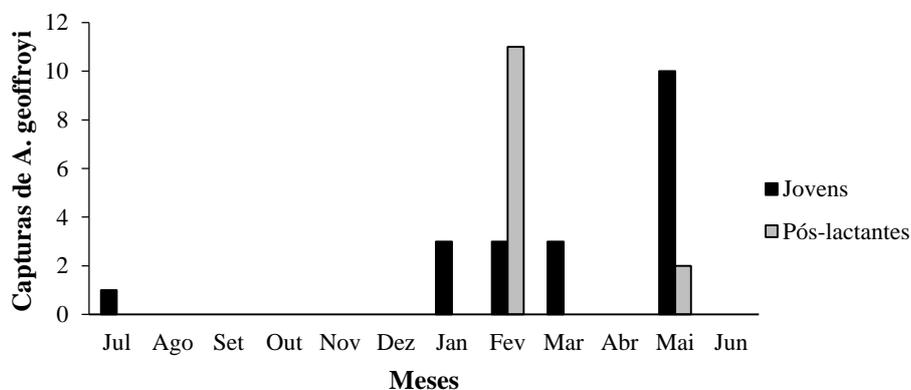
	Estágio reprodutivo	Jan	Fev	Mar	Abr	Mai	Jun	Jul	Ago	Set	Out	Nov	Dez	Total
<i>A. caudifer</i>	IN	0	0	0	-	6	3	6	6	3	5	5	2	<b>36</b>
	GV	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	3	5	<b>8</b>
	LC	1	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	<b>1</b>
	TA	0	0	0	-	11	3	1	5	3	1	1	1	<b>26</b>
	TE	4	0	6	-	11	4	1	6	6	8	10	7	<b>63</b>
<i>A. geoffroyi</i>	IN	1	18	9	-	25	8	13	18	4	10	2	2	<b>110</b>
	GV	12	4	0	-	1	0	0	0	0	1	1	1	<b>20</b>
	LC	10	23	9	-	1	0	0	0	0	0	0	0	<b>43</b>
	TA	2	4	1	-	12	0	5	6	2	2	1	1	<b>36</b>
	TE	7	2	5	-	15	7	8	5	5	2	3	8	<b>67</b>

Foram capturados 63 machos ativos sexualmente foram capturados em quase todos os meses, exceto no mês de fevereiro e 26 machos inativos, em quase todos os meses, com exceção dos meses de janeiro, fevereiro e março. A frequência de grávidas (Figura 5 A;  $Z = 73,97$ ;  $p < 0,001$ ), lactantes (Figura 5 B;  $Z = 4$ ;  $p = 0,007$ ) e machos ativos (Figura 5 C;  $Z = 37,42$ ;  $p < 0,001$ ) de *A. caudifer* não foi uniforme, havendo picos em alguns meses. A proporção sexual foi de 0,5 fêmea para 1 macho.



**Figura 5** - Histogramas circulares com as frequências de morcegos ativos sexualmente de *A. caudifer* ao longo do ano, no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no estado do Rio de Janeiro, Brasil entre novembro de 2010 a fevereiro de 2015. A = Frequências de grávidas; B = Frequências de lactantes; C = Frequências de machos com testículos escrotados.

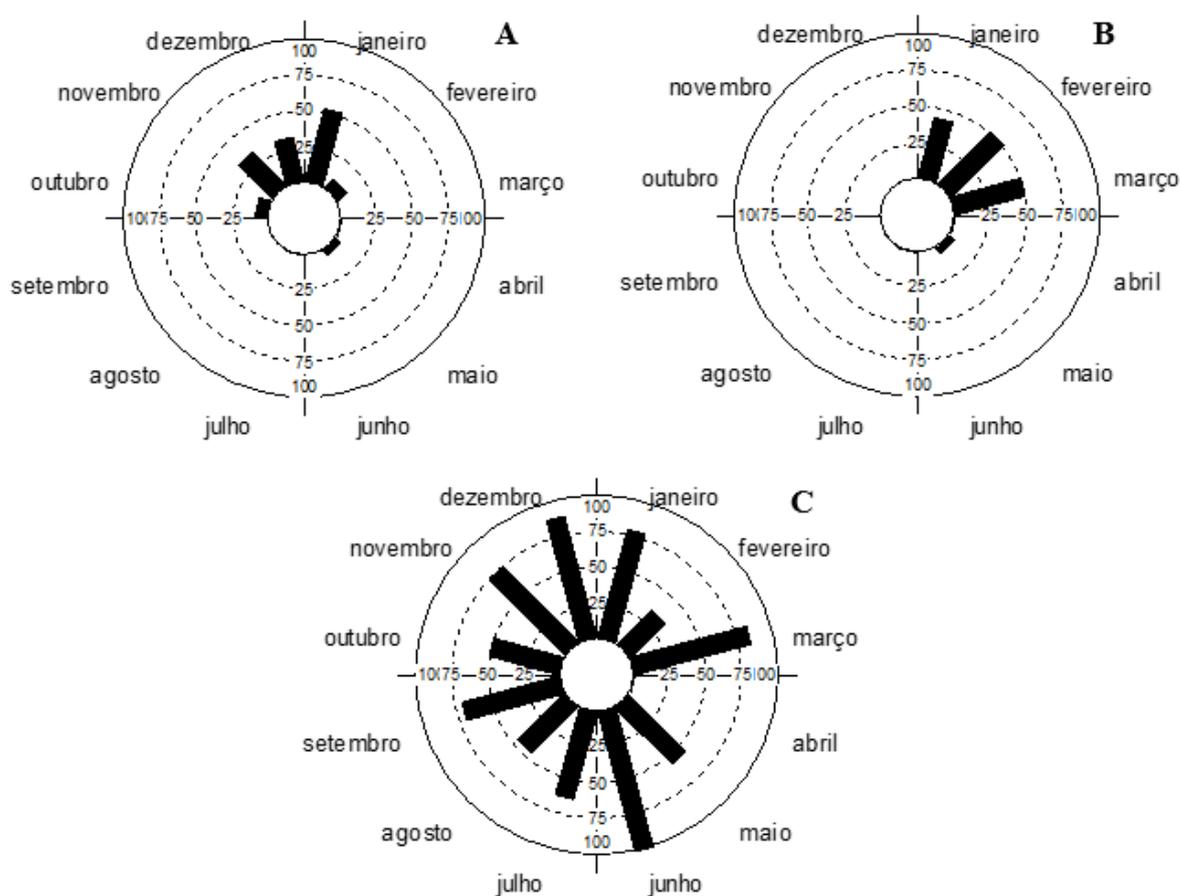
Foram capturadas 20 grávidas de *A. geoffroyi* de outubro a fevereiro e em maio, 43 lactantes, de janeiro a março e em maio e 110 inativas reprodutivamente, em todos os meses amostrados. Capturas de fêmeas carregando neonatos ocorreram em janeiro e fevereiro. Indivíduos jovens foram capturados de janeiro a março, em maio e em julho. Pós-lactantes foram capturadas em fevereiro e maio (Figura 6). Sessenta e sete machos com testículos aparentes e 36, com testículos não aparentes foram capturados em todos os meses amostrados.



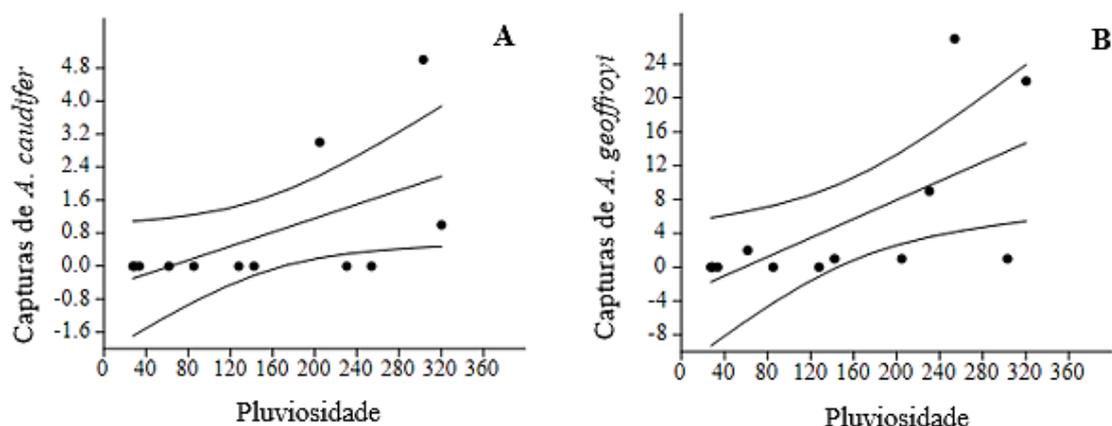
**Figura 6** - Capturas de jovens e pós-lactantes de *A. geoffroyi* no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no estado do Rio de Janeiro, Brasil entre novembro de 2010 a fevereiro de 2015.

As frequências de grávidas (Figura 7 A;  $Z = 58,34$ ;  $p < 0,001$ ), lactantes (Figura 7 B;  $Z = 120,01$ ;  $p < 0,001$ ) de *A. geoffroyi* também não foram uniformes. Machos ativos ocorreram de maneira uniforme (Figura 7 C;  $Z = 0,41$ ;  $p = 0,66$ ). A proporção sexual foi de 1,6 fêmea para 1 macho.

Não existiu relação quando as capturas de machos ativos sexualmente, de *A. caudifer* e *A. geoffroyi* foram analisadas com o aumento da pluviosidade ( $r^2 = 0,0003$ ;  $p = 0,95$  e  $r^2 = 0,0437$ ;  $p = 0,51$ , respectivamente). Houve relação significativa e positiva entre a abundância de fêmeas de *A. geoffroyi* sexualmente ativas das duas espécies com o aumento da pluviosidade ao longo do ano (Figura 8 A;  $r^2 = 0,4157$ ;  $p = 0,02$ ). O resultado foi marginalmente significativo para as fêmeas de *A. caudifer* (Figura 8 B;  $r^2 = 0,3245$ ;  $p = 0,053$ ).



**Figura 7** - Histogramas circulares com as frequências de morcegos ativos sexualmente de *A. geoffroyi* ao longo do ano, no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no estado do Rio de Janeiro, Brasil entre novembro de 2010 a fevereiro de 2015. A = Frequências de grávidas; B = Frequências de lactantes; C = Frequências de machos com testículos escrotados.



**Figura 8** - Regressão linear entre a captura de fêmeas ativas sexualmente em relação à pluviosidade anual, no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no estado do Rio de Janeiro, Brasil entre novembro de 2010 a fevereiro de 2015. A = Regressão linear entre capturas de *A. caudifer* e pluviosidade anual; B = Regressão linear entre capturas de *A. geoffroyi* e pluviosidade anual.

#### 4. DISCUSSÃO

O ambiente tem efeito direto no calendário reprodutivo dos morcegos. Os principais fatores ambientais relacionados à sazonalidade são o clima, os recursos alimentares, a socialização entre os indivíduos dentro da população e as relações interespecíficas. Por serem fundamentais à demanda de recursos alimentares, os invernos e chuvas sazonais são considerados os principais fatores reguladores dos ciclos reprodutivos (Heideman 2000).

No presente estudo, observou-se a reprodução de *A. caudifer* como monoéstrica sazonal restrita, concentrada nos meses de maior pluviosidade. A poliestria sazonal foi observada no estado de São Paulo para essa espécie por Taddei (1973), onde fêmeas grávidas foram capturadas em todos os meses do ano, com dois picos de lactação, sugerindo uma poliestria bimodal sazonal. No entanto, a metodologia empregada no trabalho agrupa dados reprodutivos de vários pontos de captura, na região noroeste de São Paulo, abrangendo, possivelmente, mais de uma população, diferente do presente estudo, que analisou somente uma população.

Também no estado de São Paulo, os dados encontrados por Trajano (1984) para essa espécie indicam reprodução na época chuvosa. A autora sugeriu, porém, que essa espécie possa se reproduzir o ano inteiro baseado em Wilson (1979) e na presença de machos com testículos evidentes. Zortéa (2003), na região centro-oeste do Brasil, sugeriu que *A. caudifer* tenha mais de um pico reprodutivo anual. Estudos referentes à biologia reprodutiva de *A. caudifer* são escassos.

Neste trabalho, fêmeas grávidas de *A. geoffroyi* foram capturadas nos meses de outubro a fevereiro, além de uma, em maio. Isso sugere que mais de um cio pode ser apresentado por época reprodutiva ou na observação de maturidade sexual tardia em parte da população estudada. Destaca-se um padrão bimodal da espécie neste local, sobretudo quando são observados os jovens e as pós-lactantes capturadas. A presença de jovens de janeiro a março indica nascimentos em agosto ou setembro, o que explica a presença de pós-lactantes em fevereiro, demonstrando o segundo pico reprodutivo para essa espécie. O segundo pico reprodutivo nos casos de poliestria bimodal, pode ser obscurecido quando os nascimentos não forem sincronizados, sendo um forte indício desse padrão, a presença de grávidas e lactantes simultaneamente (Willig 1985), como ocorreu no presente estudo para essa espécie.

Caballero-Martínez *et al.* (2009), no México, notaram que houve coincidência entre a época de floração com a presença de lactantes e que durante a época reprodutiva, a demanda de nutrientes foi bem maior, pela maior quantidade de pólen encontrada nas fezes das fêmeas de *A. geoffroyi*. Os grãos de pólen são ricos em nitrogênio e fornecem uma alta carga proteica para os morcegos nectarívoros (Howell 1974; Neuweiler 2000), além de gorduras, vitaminas, minerais e hidratos de carbono. O alto consumo de néctar e pólen por grávidas e lactantes pode trazer benefícios aos morcegos jovens (Howell 1974).

A floração, normalmente está correlacionada aos fatores climáticos (Rathcke & Lecay 1985). Em regiões temperadas, ela costuma ser bem demarcada, ocorrendo durante a primavera e outono (Croat 1975; Monasterio & Sarmiento 1976). Nas florestas tropicais assazonais, pode haver mais de um pico de floração por ano (Croat 1975; Opler *et al.* 1980; Putz 1979). Nos neotrópicos sazonais, como a região do presente estudo, a maioria das ervas e arbustos florescem na estação chuvosa e as árvores, em ambas as estações (Frankie *et al.* 1974).

Existe um paradoxo sobre a presença de polinizadores ser um efeito da floração e vice versa (Rathcke & Lecay 1985). No entanto, a presença de polinizadores geralmente é maior na época da floração (Heithaus *et al.* 1975; Ford 1979; Pyke 1983; Feinsing 1983). A reprodução das plantas (floração e frutificação) também pode influenciar nos eventos reprodutivos dos polinizadores. Isso pode ser observado em morcegos frugívoros e nectarívoros (Heithaus *et al.* 1975). Pode ser que as fêmeas de *Anoura* do Santuário da Concórdia utilizem desse recurso, de forma intensificada, na época reprodutiva.

A monoestria sazonal foi descrita para *A. geoffroyi* na região Centro-Oeste do Brasil (Baumgarten & Vieira 1994; Zortéa 2003), em Trindade (Heideman *et al.* 1992), na Guiana Francesa (Geiselman 2010) e no México (Galindo & Galindo *et al.* 2000, Caballero-Martínez *et al.* 2009). No entanto, outros trabalhos encontraram lactantes e grávidas em outros meses do ano, em localidades diferentes, no mesmo país (*e.g.* Alvarez-Castañeda & Alvarez 1991; Alvarez & Alvarez-Castañeda 1996). Essa variação nos meses em que são encontradas grávidas de *A. geoffroyi*, pode ser devido às diferentes fenologias das plantas entre as diferentes latitudes (Galindo & Galindo *et al.* 2000). Por isso é importante enfatizar que o uso de populações de pontos diferentes para análises reprodutivas pode mascarar os resultados.

O gradiente latitudinal pode influenciar nos diferentes padrões reprodutivos dentro de uma mesma espécie (Racey & Entwistle 2000). No continente africano, Bernard & Cumming (1997) observaram que, entre 13° N e 15° S, os Yangochiroptera, apresentam padrão poliétrico bimodal ou podem se reproduzir durante todo o ano. Os Yangochiroptera não molossídeos, em latitudes fora dessa faixa, são monoétricos. Não existem estudos que comparem a reprodução de morcegos em relação ao gradiente latitudinal no continente americano, somente estudos isolados ou concentrados à determinada região. A reprodução de *Platyrrhinus lineatus* (E. Geoffroyi, 1810), por exemplo, foi estudada no estado de Pernambuco por Willig (1985), a 7° S de latitude e destacou-se um padrão poliétrico sazonal bimodal, ao contrário da monoestria sazonal a 23° S no estado do Rio de Janeiro (Costa *et al.* 2007).

Bredt *et al.* (1999) e Coelho (2005), encontraram no Cerrado, dois picos reprodutivos para *A. geoffroyi* e Trajano (1984) capturou grávidas dessa espécie somente em julho, em São Paulo e sugeriu, assim como Wilson (1979) que ela apresenta um pico reprodutivo no final da época chuvosa, fato corroborado também no atual estudo. O fato de fêmeas de *A. geoffroyi* realizarem segregação sexual temporal (Bredt *et al.* 1999; Galindo & Galindo *et al.* 2000) pode explicar o porquê da não captura de um grande número de fêmeas grávidas no meio do ano, não evidenciando o possível segundo pico reprodutivo. Provavelmente, elas se deslocam para outro ponto do Santuário da Concórdia durante essa época.

A segregação sexual pode ser definida como uso do espaço por machos e fêmeas de forma diferenciada (Bowyer 2004) e é descrita para diversas espécies de ungulados, carnívoros, aves e morcegos (Dayan *et al.* 1989; Ruckstuhl & Kokko 2002; Komar *et al.* 2005), estes, de

diversas espécies como *Asellia tridens* (Geoffroy, 1813), *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), *Nyctalus noctula* Schreber, 1774, *Nyctalus leisleri* (Kuhl, 1817), *Pteropus poliocephalus* (Temminck, 1825), *Rhinopoma microphyllum* (Brünnich, 1792), *Vespertilio murinus*, Linnaeus, 1758 (Altringham & Senior 2005; Safi *et al.* 2007; Ibáñez *et al.* 2009; Encarnação 2012; Amichai *et al.* 2013; Levin *et al.* 2013), dentre outros. A segregação sexual pode reduzir a competição intraespecífica entre os sexos ou ser resultado da diferenciação de nicho devido a diferenças biológicas existentes entre os sexos, sobretudo, quando as fêmeas estão nos períodos de gestação ou lactação (Gittleman & Thompson 1988; Levin *et al.* 2013), onde há alterações nos níveis hormonais, balanço hídrico, capacidade de exercício, dentre outros, que podem influenciar na termorregulação desses animais (Kaciuba-Uscilko & Grucza 2001; Levin *et al.* 2013).

Em espécies de morcegos de regiões de clima temperado é comum a ocorrência de segregação sexual ao longo de um gradiente latitudinal, com machos segregando para latitudes mais altas do que as fêmeas (Altringham & Senior 2005). Em morcegos de regiões tropicais, é comum a segregação para diferentes altitudes, com machos forrageando em ambientes mais altos do que as fêmeas (Senior *et al.* 2005; Levin *et al.* 2013). Isso pode ser observado em *Myotis daubentonii* (Kuhl, 1817), na Inglaterra, onde, em altas altitudes, somente machos foram observados nos abrigos. Já em altitudes medianas, ambos estiveram presentes, com a formação de berçários (Senior *et al.* 2005). Em Israel, *Rhinopoma microphyllum* (Brünnich, 1792), da família Rhinopomatidae, também apresentou a segregação sexual altitudinal com machos em altitudes mais elevadas do que as fêmeas. Assim, as fêmeas em reprodução poderiam reservar energia para a reprodução pela necessidade de maior termorregulação (Levin *et al.* 2013). É possível que o mesmo aconteça com as fêmeas de *A. geoffroyi* no Santuário da Concórdia. Nos meses de maiores temperaturas, elas se reproduzem no local amostrado. Já nos meses mais frios, é esperado que segreguem para outro abrigo, em menor altitude, com temperaturas menos frias, onde seja observado o segundo pico reprodutivo. A busca por novos refúgios naturais nesta área poderia trazer respostas que corroborem com este trabalho. No entanto, esta procura não foi possível, devido ao difícil acesso a outros pontos. Não foram encontrados outros abrigos em nenhuma das trilhas adjacentes.

*Anoura caudifer* apresentou uma proporção sexual desigual, com maior número de fêmeas (1 macho para 0,5 fêmea). Taddei (1973) encontrou uma proporção sexual de 1:1 para essa espécie. Em mamíferos, a proporção sexual esperada é aquela que seja igualitária, ou seja, 1:1 (Parkes 1926). Um fator a ser considerado a respeito de a proporção sexual em adultos é a taxa de mortalidade após o nascimento e até mesmo, a taxa de abortos, dificilmente mensuradas no habitat natural (Parkes 1926). Em adultos, proporções sexuais diferentes para a mesma espécie também podem ocorrer devido à variação geográfica local, como o encontrado para a espécie *G. soricina* por Zortéa (2003). Fêmeas ocorreram em maior número do que machos (1 macho para 2,5 fêmeas), diferindo da proporção sexual 1:1, encontrada por Taddei (1973), para a mesma espécie.

Em morcegos, uma proporção sexual indicando um número maior de fêmeas do que machos existe em haréns (Ribeiro de Mello & Fernandez 2000; Godoy *et al.* 2014), por exemplo, sendo observado nas espécies *Sturnira lillium* (E. Geoffroyi, 1810) (Godoy *et al.* 2014) e *Platyrrhinus lineatus* (E. Geoffroy, 1810) (Costa *et al.* 2007). Já *Phyllostomus hastatus* (Pallas, 1767) pode apresentar proporções sexuais discrepantes, dependendo de sua organização social. Costa *et al.* (2010) encontraram proporções sexuais entre diferentes locais, de machos, em relação às fêmeas dessa espécie, que variaram de 0,04:1 a 7,7:1, pois esses morcegos podem organizar-se em colônias de machos solteiros até haréns. Em *A. geoffroyi*, o número de fêmeas foi maior (1 macho para 1,6 fêmea), corroborando com o achado de outros trabalhos (*e.g.* Galindo & Galindo 2000; Zortéa 2003; Geiselman 2010). A segregação sexual realizada por

fêmeas dessa espécie (Bredt *et al.* 1999; Galindo & Galindo *et al.* 2000), é a provável explicação para esse resultado.

Neste estudo, os machos de *A. caudifer* sexualmente ativos ocorreram de maneira uniforme nos meses amostrados. Existiram machos potencialmente ativos em todos os meses de captura para essa espécie, houve maior concentração em outubro e novembro, coincidindo com a maior concentração de fêmeas ativas. Os machos ativos de *A. geoffroyi* também ocorreram em todos os meses de captura de forma mais uniforme, com maiores abundâncias de dezembro a março e de maio a setembro, provavelmente, pelo padrão bimodal apresentado pelas fêmeas na Concórdia.

Machos de morcegos em regiões tropicais apresentam padrões reprodutivos próprios como resposta aos padrões apresentados pelas fêmeas (Wilson 1973; Krutzsch 1979) e à sua receptividade (Krutzsch 2000). Eles costumam ter atividade reprodutiva estendida quando as fêmeas apresentam um padrão poliéstrico e atividades sincronizadas às fêmeas quando estas são monoéstricas (Krutzsch 1979, Duarte & Talamoni 2010). O fato de existirem machos sexualmente ativos fora da época reprodutiva das fêmeas pode ser explicado pela capacidade de machos de mamíferos de se manterem ativos fora da época de receptividade das fêmeas, até mesmo quando a reprodução destas é fortemente sazonal (Bronson 1989; Morais 2008), como foi encontrado no presente estudo para *A. caudifer*.

Essa diferença nos aspectos reprodutivos entre fêmeas e machos pode ser explicada pela diferença em seu metabolismo. Em um estudo em cativeiro com machos e fêmeas de *Molossus molossus* (Pallas, 1766), foi detectada enorme diferença na forma como seus corpos reagem à presença do alimento ou à falta dele. Quando submetidos a jejum, os níveis glicêmicos nas fêmeas diminuíram, mas estiveram em constância nos machos, assim como os níveis de reservas energéticas. Quando foram alimentados, as fêmeas tenderam à produção de reservas energéticas. Já os machos continuaram com reservas constantes (Freitas *et al.* 2010), fato que torna aceitável a ideia de que os machos de ambas as espécies de *Anoura* do Santuário da Concórdia podem não sofrer pela oferta sazonal de maiores recursos alimentares.

Tal fato pode explicar o porquê de as fêmeas ativas sexualmente de *Anoura* responderem ao aumento da pluviosidade no Santuário da Concórdia, devido à grande exigência nutritiva de fêmeas de morcegos na época reprodutiva, principalmente, as lactantes (Heideman & Powell 1998; Porter & Wilkinson 2000). Como as atividades reprodutivas demandam um grande gasto energético (Gitleman & Thompson 1988; Heideman 2000; Korine *et al.* 2004; Melo *et al.* 2012), o tempo de lactação em morcegos neotropicais costuma coincidir com a época de maior disponibilidade de recursos alimentares (Fleming *et al.* 1972; Racey 1982; Bronson 1985; Heideman 1989; Heideman & Bronson 1994; Estrada & Coates-Estrada 2001), que é determinada por variações climáticas ao longo do ano (Racey & Entwistle 2000).

## 5. CONCLUSÕES

A partir dos resultados obtidos pôde-se concluir que, diferente do esperado, ambas as espécies apresentaram os padrões reprodutivos diferenciados no Sanatório de Vida Silvestre da Serra da Concórdia. Apesar dos registros anteriores sugerirem a poliestrica sazonal para *A. caudifer*, essa espécie apresentou-se como monoéstrica restrita. Já *A. geoffroyi*, diferente dos vários registros sugerindo a monoestria sazonal, possivelmente, ela apresentou padrão poliétrico bimodal sazonal. Machos ativos sexualmente ocorreram em todos o meses amostrados, porém há uma aparente resposta em relação ao padrão apresentado pelas fêmeas.

Como o esperado, as fêmeas ativas reprodutivamente foram influenciadas pelo aumento da pluviosidade anual, provavelmente, pela demanda energética para a sua reprodução. Já os machos foram capazes de manterem-se ativos reprodutivamente durante todo o ano, independente da variação climática. Possivelmente, machos e fêmeas apresentam respostas metabólicas diferenciadas em relação à ausência ou abundância de alimentos.

## CAPÍTULO II

**SEGREGAÇÃO TEMPORAL E ESPACIAL ENTRE *Anoura caudifer* E  
*Anoura geoffroyi* (MAMMALIA: CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)  
NO SANTUÁRIO DE VIDA SILVESTRE DA SERRA DA CONCÓRDIA,  
VALENÇA, RIO DE JANEIRO, BRASIL**

## 1. INTRODUÇÃO

Espécies de hábitos similares ocorrendo em um mesmo local podem estar sujeitas a competição interespecífica (Gause 1934; Schoener 1974; Connell 1983; Marinho-Filho 1991), que pode ser maior em espécies filogeneticamente próximas, como as pertencentes ao mesmo gênero (McNab 1971; Fleming *et al.* 1972; Sosa & Soriano 1993; Muñoz-Romo *et al.* 2008). A competição pode ocorrer quando as espécies utilizam o mesmo recurso e este é limitado (Hochkirch *et al.* 2007), no entanto, não é algo que se possa observar facilmente (Rozenweigh 1966) e é o fator que mais pode afetar sua coexistência (Gause 1934; Schoener 1974; Connell 1983; Hochkirch *et al.* 2007; De León *et al.*, 2014).

Algumas espécies podem apresentar estratégias para a coexistência (Gause 1934; Schoener 1974; Connell 1983, Marinho-Filho 1991). Uma delas é a diferenciação no nicho trófico (Leibold & Mcpeek 2006; Jiang *et al.* 2008), com especializações na dieta (Kunz 1973; Chesson 2000; Jiang *et al.* 2008) e partição de recursos (MacArthur 1958).

Espécies morfologicamente e ecologicamente similares que coexistem podem se diferenciar em seu nicho temporal (Pianka 1973; Gerber *et al.* 2012; De León *et al.* 2014). Estudos sobre a atividade horária de espécies semelhantes de morcegos coexistindo em uma área podem permitir o esclarecimento a respeito dessas diferenciações (Aguiar & Marinho-Filho 2004; Pedrozo 2014). A maioria dos morcegos apresenta atividade horária restrita ao período noturno (Erkert 1982). A diferenciação da atividade horária está relacionada a fatores como a disponibilidade de recursos alimentares (Jones & Rydell 1994; Kunz & Anthony 1996; Esbérard & Bergallo 2008, Costa *et al.* 2011) e as variações do ambiente (Bazzaz 1975). A diferenciação no nicho temporal pode evitar a predação e a competição (Jones & Rydell 1994; Kunz & Anthony 1996; Esbérard & Bergallo 2008).

Além da diferenciação nos nichos trófico e temporal, outra estratégia que contribui para a coexistência de espécies morfologicamente semelhantes é a partição do nicho espacial (Kunz 1973; Jiang *et al.* 2008). Poucos estudos focam no uso do espaço por espécies estreitamente relacionadas para entender sua coexistência (De León *et al.* 2014).

*Anoura caudifer* (Figura 9) é um morcego de pequeno porte, com massa corpórea variando de 8,5 a 13 g, comprimento do antebraço entre 34 e 39 mm e comprimento corpóreo de 47 a 70 mm (Nogueira *et al.* 2007). O uropatágio é estreito e semicircular (Williams & Genoways 1980; Simmons & Voss 1998; Nogueira *et al.* 2007) e pode apresentar uma pequena cauda, medindo de 3 a 6 mm (Taddei 1973; Molinari 1994; Solmsen 1998; Muchhala *et al.* 2005; Oprea *et al.* 2009). Esta espécie é considerada comum em ambientes de relevo cárstico (Esbérard *et al.* 2005). Apresenta ampla distribuição em território brasileiro, em todos os biomas (Nogueira *et al.* 2007; Peracchi *et al.* 2011).



**Figura 9** - Espécime de *Anoura caudifer*. Foto: Marco A. R. Mello (marcomello.org).

*Anoura geoffroyi* (Figura 10) é um morcego de porte médio, de massa corpórea que varia entre 13 a 18 g, antebraço medindo entre 39 a 44 mm e comprimento entre cabeça e corpo entre 53 e 73 mm (Nogueira *et al.* 2007). O uropatágio apresenta formato triangular, muito reduzido e com as bordas muito peludas (Oprea *et al.* 2009). Distribui-se em todos os biomas brasileiros (Nogueira *et al.* 2007).



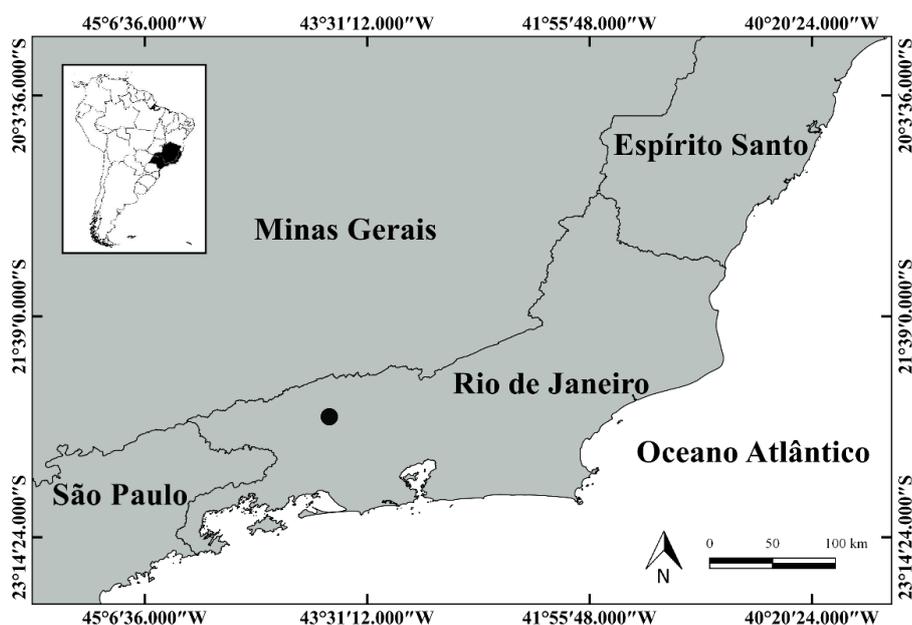
**Figura 10** - Espécime de *Anoura geoffroyi*. Foto: Marco A. R. Mello (marcomello.org).

Este trabalho teve por objetivo analisar a coexistência espaço-temporal entre duas espécies, *A. caudifer* e *A. geoffroyi*, que coexistem no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no Rio de Janeiro. Os objetivos específicos foram analisar: (i) a atividade horária de cada espécie durante toda a noite, (ii) se as atividades horárias variam entre essas espécies, (iii) se as espécies variam espacialmente entre os sítios de amostragem e entre si e (iv) verificar se a presença de *A. geoffroyi* influencia (positiva ou negativamente) a presença de *A. caudifer*. Espera-se que: (i) ambas as espécies apresentem picos de atividade no início da noite, (ii) o horário de atividade varie entre as espécies como estratégia de coexistência, (iii) ambas as espécies distribuam-se igualmente nos sítios amostrados e (iv) a presença de mais indivíduos de *A. geoffroyi*, sobretudo nos meses de maior disponibilidade de alimento iniba a presença de indivíduos de *A. caudifer*, devido ao seu maior tamanho corpóreo em relação à mesma.

## 2. METODOLOGIA

### 2.1. ÁREA DE ESTUDO

O Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia (Santuário da Concórdia) (22° 14' 26" S e 43° 41' 01" O) é uma Área de Proteção Ambiental de 220 ha criada em 1992 (Figura 11). Localiza-se entre os municípios de Valença e Barra do Piraí, no estado do Rio de Janeiro, Brasil. Encontra-se a aproximadamente 650 metros acima do nível do mar (Pinheiro 2007). Considerada como zona de amortecimento do Parque Estadual da Serra da Concórdia (INEA 2012), a vegetação da área de estudo é classificada como Floresta Estacional Semidecidual dentro do bioma Mata Atlântica (IBGE 2012). Segundo a classificação de Köppen, o clima dessa região é Cwa (mesotérmico úmido) (Caldas 2006).



**Figura 11** - Mapa do estado do Rio de Janeiro, com a localização do Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia. No detalhe, mapa da América do Sul, especificando a região sudeste do Brasil.

## 2.2. COLETA DE DADOS

Foram realizadas campanhas de amostragem de morcegos de novembro de 2010 a fevereiro de 2015, independente da fase lunar (Esbérard 2007). Os morcegos foram capturados com auxílio de 12 a 14 redes de neblina ( $12,3 \pm 0,7$  redes em cada noite, de 9 x 2,5 m, malha de 19 mm). Em cada noite de amostragem as redes foram armadas antes do pôr do sol e permaneceram abertas durante até às 24:00 horas ou até o amanhecer. As redes foram abertas em frente a uma gruta que servia de abrigo das espécies do presente estudo, trilhas já existentes, árvores em frutificação e floração e sobre cursos d'água. Todos os meses foram amostrados, exceto o mês de abril, devido ao difícil acesso no local após dias chuvosos.

Os morcegos capturados foram acondicionados individualmente em sacos de pano para posterior identificação e triagem. Cada indivíduo foi identificado, preliminarmente no campo; classificado quanto ao sexo, à idade (jovens, adultos ou neonatos); estágio reprodutivo (fêmeas grávidas, lactantes, pós lactantes, inativas, com mamilos intumescidos e machos com testículos no interior do abdome ou com testículos escrotados e aparentes). Registrou-se a massa corpórea e o comprimento do antebraço. Os adultos foram marcados com colares com cilindros coloridos (Esbérard & Daemon 1999). Os indivíduos jovens foram marcados com furos no dactilopatágio para identificação de possíveis recapturas na mesma noite. Após a obtenção dos dados, os animais foram soltos no mesmo local da captura. O esforço de captura foi calculado multiplicando-se a quantidade de horas em que as redes ficaram abertas pela área das redes para cada noite amostrada, segundo Straube & Bianconi (2002). Exemplos de cada espécie foram tombados como material testemunho na coleção de referência do Laboratório de Diversidade de Morcegos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, processo número 1755/89 IBAMA-DF.

### 2.3. ANÁLISE ESTATÍSTICA

Nas análises de atividade horária, a hora do pôr do sol para cada noite de captura no Santuário da Concórdia foi obtida através do programa Moonphase 3.3. Foram utilizados dados de capturas e recapturas de jovens e adultos das duas espécies. As recapturas da mesma noite não foram utilizadas. O horário de captura dos morcegos após o pôr do sol foi obtido subtraindo-se o horário de captura dos morcegos pelo horário do pôr do sol do dia da amostragem. Foram consideradas nessas análises somente amostragens em que as redes permaneceram abertas durante a noite inteira. Para visualização da atividade horária das duas espécies, foram calculadas as frequências de capturas (número de capturas/total de capturas), classificadas em intervalos de 60 minutos após o pôr do sol (MAPS) até 840 MAPS, referentes a 14 horas.

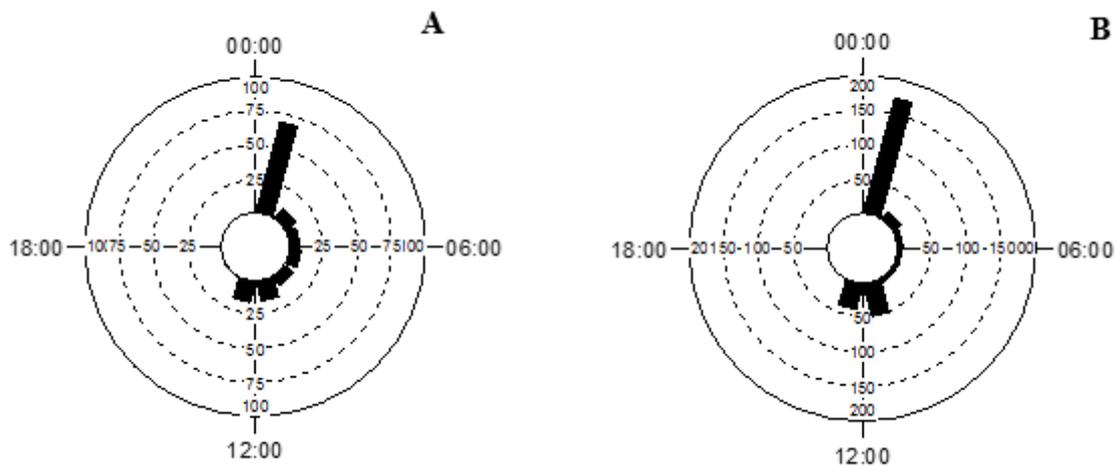
A estatística circular (Zar 1999) foi utilizada para essas análises. Para analisar se a atividade horária dessas espécies mostrou uniformidade ao longo da noite foi realizado o teste de Rayleigh. Para testar se as espécies apresentam diferenças entre suas atividades foi utilizado o teste de Watson  $U^2$ . Esses testes foram realizados por meio do programa Oriana® 4.0, utilizando-se as frequências de captura das duas espécies.

Para analisar a diferenciação no nicho espacial e temporal entre *A. caudifer* e *A. geoffroyi* no Santuário da Concórdia foram consideradas todas as noites de amostragem, independente de quantas horas as redes permaneceram abertas. As noites de amostragem foram classificadas em dois sítios: (i) noites com redes armadas na trilha que margeia a gruta onde já se conhecia o refúgio diurno de ambas as espécies e (ii) noites com redes armadas distantes deste refúgio cerca de 300 a 1.400 m. As recapturas que ocorreram na mesma noite não foram consideradas na análise. Foram comparadas as capturas de cada espécie entre si e entre as amostragens na trilha junto ao abrigo com os demais locais distantes destes utilizando o teste de Kruskal-Wallis, com o teste post-hoc de Mann-Whitney com correção de Bonferroni (Zar 1999). Esses testes foram realizados no programa Past® 3.11.

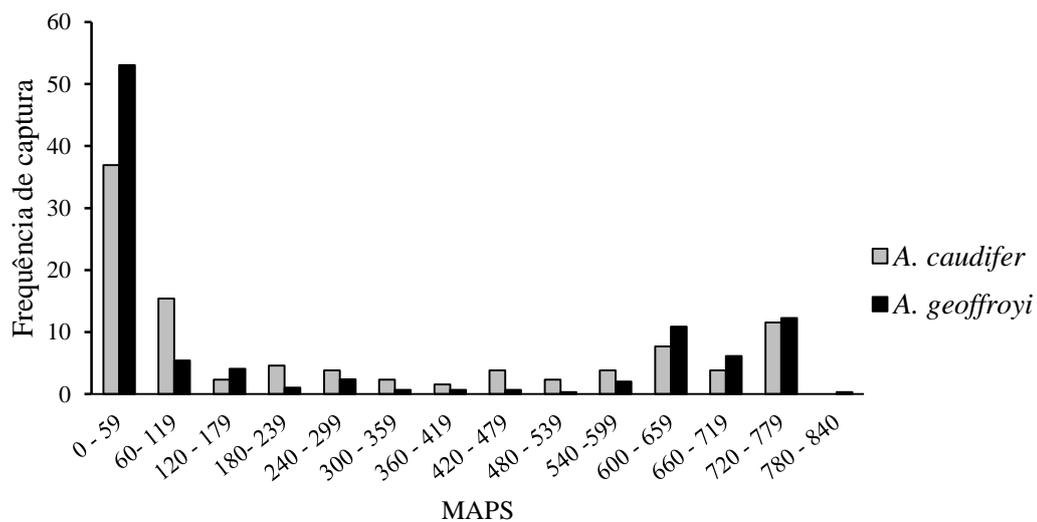
## 3. RESULTADOS

Para as análises de atividade horária foram consideradas 35 noites de amostragens que abrangeram toda a noite, com um esforço total de 99.769 h\*m<sup>2</sup>. Foram capturados 130 indivíduos (capturas e recapturas) de *A. caudifer*, sendo 87 machos e 43 fêmeas e 294 morcegos de *A. geoffroyi*, sendo 108 machos e 186 fêmeas.

A atividade horária dos morcegos de *A. caudifer* e *A. geoffroyi* não ocorreu de maneira uniforme ao longo da noite (Figura 12 A;  $Z = 10,58$ ;  $p < 0,001$  e Figura 12 B;  $Z = 9,649$ ;  $p < 0,001$ , respectivamente). Ambas as espécies apresentaram atividades horárias semelhantes (Figura 13;  $U^2 = 0,13$ ;  $p > 0,1$ ), com picos nas duas primeiras horas da noite e nas penúltimas três horas.



**Figura 12** - Histogramas circulares com a atividade horária de *A. caudifer* e *A. geoffroyi* no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia entre novembro de 2010 e fevereiro de 2011. A = Atividade horária de *A. caudifer*; B = Atividade horária de *A. geoffroyi*; 00:00 = Zero horas após o pôr do sol; 06:00 = Seis horas após o pôr do sol; 12:00 = Doze horas após o pôr do sol.



**Figura 13** - Atividade horária de *Anoura caudifer* e *Anoura geoffroyi* na trilha da gruta no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, no Rio de Janeiro, entre 2010 e 2015. MAPS = Minutos após o pôr do sol.

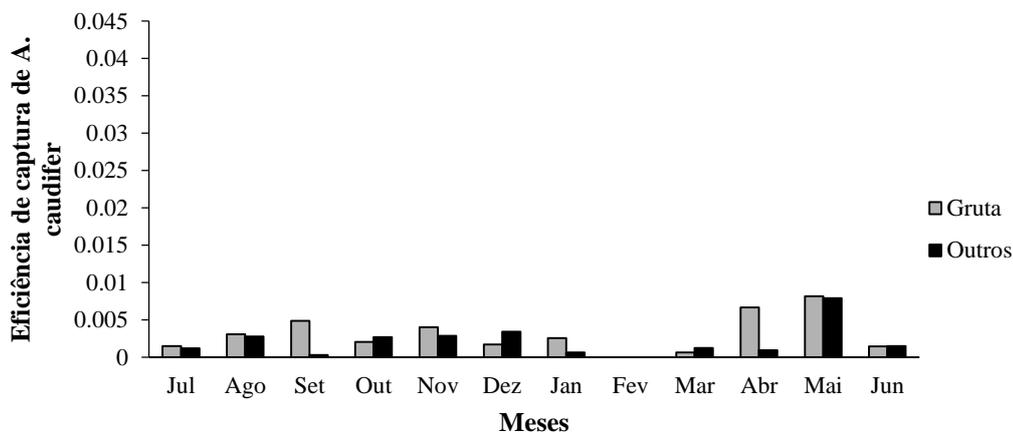
As amostragens na trilha da gruta compreenderam 16 noites, com esforço de 42.670 h\*m<sup>2</sup> e nas amostragens em outros pontos foram 24 noites, com esforço de 65.740 h\*m<sup>2</sup>. Foram capturados 138 indivíduos de *A. caudifer* e 298, de *A. geoffroyi*. Foram analisados 371 exemplares, sendo 76 de *A. caudifer* e 295 de *A. geoffroyi*. Longe da trilha foram analisadas 65 capturas, sendo 62 de *A. caudifer* e três de *A. geoffroyi*. O teste de Kruskal-Wallis mostrou que houve diferença entre as taxas de captura das duas espécies em cada sítio ( $H = 33,18$ ;  $p < 0,001$ ).

*Anoura caudifer* esteve presente na trilha das grutas em quase todos os meses amostrados, exceto em fevereiro. *Anoura geoffroyi* esteve presente na trilha das grutas em todos

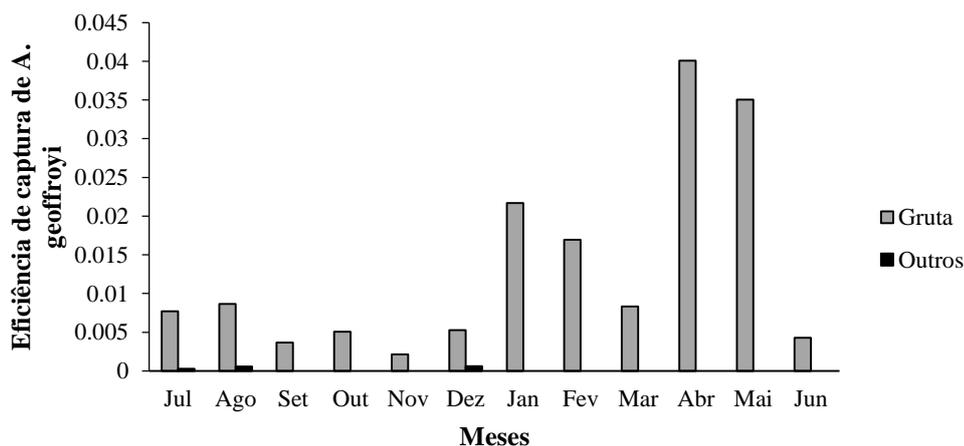
os meses, com elevada taxa de captura de janeiro a maio, mostrando-se predominante sobre *A. caudifer* ( $U = 20,5$ ;  $p < 0,001$ ).

Nos locais amostrados deste fragmento longe dos abrigos, poucos indivíduos de *A. geoffroyi* foram capturados e estes somente nos meses de julho, agosto e dezembro. *Anoura caudifer* foi predominantemente presente em quase todos os meses, exceto em fevereiro. ( $U = 18$ ;  $p < 0,001$ ).

A frequência de captura de *A. caudifer* mostra-se similar tanto na trilha da gruta como nos demais locais amostrados (Figura 14;  $U = 62,5$ ;  $p = 0,601$ ), demonstrando ser totalmente independente da presença e influência de *A. geoffroyi*. A frequência de captura de *A. geoffroyi* não foi similar nos dois locais de amostragem (Figura 15;  $U = 7,5$   $p < 0,001$ ). Redes armadas junto a bananeiras capturaram vários indivíduos de *A. caudifer* ( $n = 42$ ), sem, contudo capturar *A. geoffroyi*, exceto por dois indivíduos.



**Figura 14** - Eficiência de captura (capturas/esforço de captura) de morcegos da espécie *Anoura caudifer* na trilha da gruta, em comparação com outros pontos amostrados no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, Rio de Janeiro, entre os anos de 2010 a 2015.



**Figura 15** - Eficiência de captura (capturas/esforço de captura) de morcegos da espécie *Anoura geoffroyi* na gruta e na trilha da gruta, em comparação com outros pontos amostrados no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia, em Valença, Rio de Janeiro, entre os anos de 2010 a 2015.

## 4. DISCUSSÃO

Diferentes dimensões do nicho ecológicos têm sido apontados como mecanismos que permitam a coexistência local de duas espécies de hábitos similares que devem diferir em uma das dimensões (De León *et al.* 2014). A diferenciação de nicho envolve questões relacionadas a partições temporais e espaciais, habitat e recursos alimentares (Leibold & McPeck 2006).

*Anoura caudifer* e *A. geoffroyi* apresentaram maiores atividades nas duas primeiras horas após o pôr do sol. Picos iniciais de atividade são características de morcegos filostomídeos da região Neotropical (Brown 1968; La Val 1970, Ortêncio Filho *et al.* 2010). Esse padrão já é descrito para espécies nectarívoras e frugívoras e pode ser explicado pelo fato de a produção de néctar e frutos maduros apresentarem redução de suas abundâncias após o consumo inicial (Aguiar & Marinho-Filho 2004), caracterizando um padrão unimodal (Erkert 1982). No presente estudo os picos de capturas dessas espécies, no início da manhã, na direção de fora para dentro nas redes, devem-se ao fato de os morcegos estarem retornando ao abrigo, diferentemente de morcegos insetívoros que apresentam padrão de atividade bimodal, com picos iniciais e finais de atividade durante a noite, em consequência da maior abundância de insetos nesses horários (Hekert 1982).

Mecanismos para a coexistência não são uma particularidade entre morcegos, sendo alvo de diversos estudos em espécies animais e vegetais na natureza (*e.g.* Fleming 1985; Gerber *et al.* 2012, De León *et al.* 2014). Um estudo com carnívoros em Madagascar mostrou que duas espécies, *Galidia elegans* Saint-Hilaire, 1837 e *Galidictis fasciata* (Gmelin, 1788) são ecologicamente semelhantes em sua dieta generalista (Gerber *et al.* 2012). Essas espécies apresentaram sobreposição temporal mínima, pois uma teve atividade diurna ou durante a madrugada e a outra, noturna, respectivamente. Esse fato não poderia acontecer entre os morcegos do presente estudo, pois os Yangochiroptera, em geral, apresentam hábito noturno (Shen *et al.* 2010). Porém, outra situação foi observada no mesmo trabalho, em que *Fossa fossana* (Müller, 1776) e *Eupleres goudotii* Doyère, 1835, ambas de porte médio, apresentaram hábitos noturnos, diferenciando em seus nichos alimentares, sendo uma especialista em anelídeos e insetos e outra, generalista, respectivamente.

Essa situação assemelha-se ao que, possivelmente ocorreu entre as espécies de *Anoura* do Santuário da Concórdia. Ambas as espécies apresentaram atividades horárias semelhantes durante a noite. No entanto, a ausência de variação temporal não significa que não haja variação espacial entre espécies coexistentes (De León 2014). A taxa de captura de *A. caudifer* foi similar no sítio onde *A. geoffroyi* ocorreu em maior número e no sítio onde a última espécie mostra-se localmente pouco abundante. A diferença nas capturas das duas espécies na área de bananal, no sítio longe do abrigo, sugere que este recurso não é igualmente explorado por estas espécies. A baixa densidade de *A. caudifer* no mês de fevereiro tanto nas grutas como nos demais locais deste fragmento sugere que esta espécie está pouco presente ou mesmo ausente deste local durante esse tempo.

A expansão local de uma espécie pode levar ao declínio de outra do mesmo gênero (Gause 1932; Hardin 1960; MacArthur & Levins 1967; De León *et al.* 2014). Neste trabalho a abundância de *A. geoffroyi* mostrou-se mais variável do que a abundância de *A. caudifer*. Ambas as espécies coabitam no mesmo espaço para refúgio. Se tanto a competição espacial e temporal atuasse como força modeladora esperava-se que *A. caudifer* apresentasse menor densidade nos locais onde *A. geoffroyi* se mostrasse predominante. Provavelmente estas espécies empregam diferentes estratégias para minimizar uma possível competição trófica.

Espécies de morcegos insetívoros filogeneticamente próximos apresentam diferenças no nicho trófico que variam de capacidades sensitivas para a captura das presas, força mastigatória de presas e diferenças nos pulsos de ecolocalização (Siemers & Schnitzler 2004; Siemers *et al.* 2011). É comum a coexistência de espécies de morcegos muito semelhantes morfológicamente. No entanto, a ideia de nicho competitivo parece exercer menos influência

sobre essas populações (Arlettaz 1999; Bumrungsri *et al.* 2007), sendo a maioria das espécies forrageiras oportunistas (Bumrungsri *et al.* 2007).

Quando espécies apresentam o hábito alimentar generalista, pode haver a necessidade do uso de recursos diferenciados para sua coexistência (Robinson & Wilson 1998; De León *et al.* 2014). Na abundância de alimentos, é possível que espécies simpátricas utilizem recursos diversos, mas quando estes tornam-se escassos, elas podem especializar-se em recursos distintos (Grant *et al.* 1976; Smith *et al.* 1978; Schoener 1982; Smith 1991; Robinson & Wilson 1998). Segundo este raciocínio espécies de hábitos nectarívoros devem usar diferentes espécies de flores (Muchhala & Jarrín-V 2002; Tschapka 2004) ou outros recursos para minimizar uma possível competição (Muchhala & Jarrín-V 2002).

Um estudo com tentilhões de Darwin analisou a variação espaço-temporal na utilização de recursos (De León *et al.* 2014). Como já esperado, foi nítida a variabilidade na morfologia dos bicos e sua relação com a diferenciação alimentar, como o fato de a maior espécie, *Geospiza magnirostris* Gould, 1837 ser capaz de alimentar-se de sementes grandes e duras em relação às sementes pequenas e macias, alimento das espécies que apresentam bicos de menor tamanho. Apesar de cada espécie ser especializada a determinado tipo de alimento, raramente utilizado por outra espécie, todas foram consideradas de hábito generalista e foi detectada ampla sobreposição em sua dieta, principalmente, por *Geospiza fortis* Gould, 1837, em relação *Geospiza fuliginosa* Gould, 1837 e *G. magnirostris*, pois esta apresenta forma e tamanho do bico em posição intermediária às outras duas espécies.

O fato de *A. geoffroyi* ter maior tamanho e massa corpórea do que *A. caudifer*, permite que essas espécies possam explorar flores de tamanhos diferentes (Muchhala and Jarrín-V 2002). Além disso, espécies nectarívoras simpátricas podem alternar sazonalmente a dieta buscando plantas que ofereçam disponibilidade de recursos durante todas as estações do ano, como foi encontrado por Arias *et al.* (2009). No Parque Nacional Cerros de Amotape, no Peru, os autores encontraram, tanto nas fezes de *A. geoffroyi* quanto de *Glossophaga soricina* Pallas, 1766, grãos de pólen de *Ceiba trichistandra* (A. Gray) Bakh., 1924. No entanto, *A. geoffroyi* utilizou dessa planta na época seca e *G. soricina*, na época úmida.

Outro fator que poderia explicar a possível partição de nicho alimentar e no Santuário da Concórdia é a característica de forrageio das espécies. Um estudo na Costa Rica (Cohen 2003) observou a diferenciação de nicho alimentar entre *A. geoffroyi* e *Glossophaga commissarisi* Gardner, 1962. Com relação ao uso de recursos alimentares por *A. geoffroyi*, foi destacada maior seletividade na escolha das espécies de plantas visitadas, ou seja, maior especificidade do que *G. commissarisi*, além de suas visitas às plantas não serem regulares. *Anoura geoffroyi* também não visitou um grande número de flores durante a noite. Analisando os métodos de forrageio das duas espécies, o autor concluiu que elas ocupariam nichos diferenciados.

Fabián *et al.* (2008) realizaram um levantamento bibliográfico sobre o uso de plantas por morcegos da família Phyllostomidae no Brasil e os resultados apontaram para um uso diversificado de plantas por *A. caudifer* em relação a *A. geoffroyi*. *Anoura caudifer* pode consumir recursos de 25 espécies de plantas, contra 13, utilizadas por *A. geoffroyi*, com apenas seis de uso comum entre as duas. Apesar da ausência de dados a respeito da dieta dessas espécies em nossa área de estudo, o uso mais restrito do habitat por *A. geoffroyi*, pode ser um indicativo de sua característica mais seletiva de plantas, enquanto a captura de muitos indivíduos de *A. caudifer* em redes próximas a bananeiras pode ser um indicativo de hábito mais generalista quando comparada com *A. geoffroyi*.

## 5. CONCLUSÕES

Neste capítulo, pôde-se concluir que *A. caudifer* e *A. geoffroyi* apresentam estratégias para coexistência no Santuário de Vida Silvestre da Serra da Concórdia sem que ocorresse variação em seus horários de atividade. Assim como o registrado para espécies necatrívoras, essas espécies apresentaram maiores picos de atividade horária nas primeiras horas após o por do sol, provevemente devido ao forrageamento de recursos não renováveis durante a noite. No entanto, era esperado que a atividade dessas espécies se diferenciasse de alguma forma e não foi o que aconteceu. Além dos picos iniciais de atividade, durante todo a noite, as duas espécies apresentaram-se semelhantes em suas atividades horárias, mostrando que a diferenciação no seu nicho temporal aparentemente não foi utilizada como estratégia de coexistência.

As espécies diferenciaram-se no uso do espaço. Era esperado que essas espécies utilizassem os espaços amostrados da mesma forma. Porém, *A. geoffroyi* foi capturada quase em sua totalidade no sítio da trilha da gruta e *A. caudifer* foi capturada em todos os sítios, rejeitando também a hipótese de que *A. geoffroyi* inibiria a presença de *A. caudifer*, sobretudo, nos meses em que ocorresse em maior número.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIAR, L.M.D.S. & MARINHO-FILHO, J. Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic Forest in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**. 21(2): 385-390. 2004.
- ALTRINGHAM, J. D.; SENIOR P. Social systems and ecology of bats. In: Ruckstuhl K.E., Neuhaus P. (eds.) **Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes**. Cambridge University Press, Cambridge, 280–302. 2005.
- ALVAREZ, T. & ALVAREZ-CASTANEDA, S. T. Aspectos biológicos y ecológicos de los murciélagos de Ixtapan Del Oro, Estado de Mexico, Mexico. Contributions in mammalogy: a memorial volume honoring J. Knox Jones, Jr. **The Museum, Texas Tech University**. 169-182. 1996.
- ALVAREZ-CASTAÑEDA, S.T. & ALVAREZ, T. Los murciélagos de Chiapas. **Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (Mexico)**. 212 p. 1991.
- AMICHAÏ, E.; LEVIN, E.; KRONFELD-SCHOR, N.; ROLL, U. & YOM-TOV, Y. Natural history, physiology and energetic strategies of *Asellia tridens* (Chiroptera). **Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde**. 78(2): 94-103. 2013.
- ARIAS, E.; CADENILLAS, R. & PACHECO, V. Dieta de murciélagos nectarívoros del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes. **Revista Peruana de Biología**. 16(2): 187-190. 2009.
- ARLETTAZ, R. Habitat selection as a major resource partitioning mechanism between the two sympatric sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. **Journal of Animal Ecology**. 68(3): 460-471. 1999.
- BAUMGARTEN, J.E. & VIEIRA, E.M. Reproductive seasonality and development of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) in central Brazil. **Mammalia**. 58(3): 415-422. 1994.
- BAZZAZ, F.A. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. **Ecology**. 56: 485-488. 1975.
- BERNARD, R.T.F. & CUMMING, G.S. African bats: evolution of reproductive patterns and delays. **Quarterly Review of Biology**. 72(3): 253-274. 1997.
- BIAVATTI, T.; COSTA, L.M. & ESBÉRARD, C.E. Morcegos (Mammalia, Chiroptera) em refúgios diurnos artificiais na região sudeste do Brasil. **Mastozoología Neotropical**. 22(2): 239-253. 2015.
- BONACCORSO, F.J. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. Bulletin of the Florida State Museum. **Biological Sciences**. 24: 359-408. 1979.
- BOWYER, R. T. Sexual segregation in ruminants: definitions, hypotheses, and implications for conservation and management. **Journal of Mammalogy**. 85(6): 1039-1052. 2004.
- BREDT, A.; UIEDA, W. & MAGALHAES, E. D. Morcegos cavernícolas da região do Distrito Federal, centro-oeste do Brasil (Mammalia, Chiroptera). **Revista Brasileira de Zoologia**. 16(3): 731-770. 1999.
- BRONSON, F.H. Mammalian Reproduction: An Ecological Perspective. **Biology of Reproduction**. 32: 1-26. 1985.
- BRONSON, F.H. Mammalian Reproductive Biology. Chicago: **Univ. Chicago Press**. 325 p. 1989.
- BROWN, J. H. Activity patterns of some neotropical bats. **Journal of Mammalogy**. 49(4): 754-757. 1968.
- BUMRUNGSRI, S.; BUMRUNGSRI, W. & RACEY, P.A. Reproduction in the short-nosed fruit bat in relation to environmental factors. **Journal of Zoology**. 272(1): 73-81. 2007.
- CABALLERO-MARTÍNEZ, L.A.; RIVAS-MANZANO, I.V. & AGUILERA-GÓMEZ, L.I. Hábitos alimentarios de *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) en Ixtapan del Oro, Estado de México, México. **Acta Zoológica Mexicana**. 25(1): 161-175. 2009.

- CALDAS, A. **Geoprocessamento e análise ambiental para determinação de corredores de hábitat na Serra da Concórdia, Vale do Paraíba–RJ**. Tese de doutorado. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 2006.
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual review of Ecology and Systematics**. 31: 343-366. 2000.
- CLAIRMONT, L. **The Role of Morphology in Diet and Flower Visitation by Five Species of Cuban Flower-Visiting Bats**. Tese de doutorado. The University of Western Ontario. 2013.
- COELHO, D.C. & MARINHO-FILHO, J. Diet and activity of *Lonchophylla dekeyseri* (Chiroptera, Phyllostomidae) in the Federal District, Brazil. **Mammalia**. 66(3): 319-330. 2002.
- COELHO, D.C. Ecologia e conservação da quiropterofauna no corredor Cerrado-Pantanal. Tese de doutorado. Universidade de Brasília. 2005.
- COHEN, D.M. Resource Partitioning and Niche Differentiation of Nectarivorous Bats in a Monteverde Cloud Forest. **University of South Florida Libraries**. 11 p. 2003.
- CONNELL, J.H. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. **American Naturalist**. 661-696. 1983.
- COSTA, L.M., LOURENÇO, E.C., ESBÉRARD, C.E.L. & SILVA, R M. Colony size, sex ratio and cohabitation in roosts of *Phyllostomus hastatus* (Pallas)(Chiroptera: Phyllostomidae). **Brazilian Journal of Biology**. 70(4): 1047-1053. 2010.
- COSTA, L.M.; ALMEIDA, J.C. & ESBÉRARD, C.E. Dados de reprodução de *Platyrrhinus lineatus* em estudo de longo prazo no Estado do Rio de Janeiro (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae). **Iheringia, Série Zoologia**. 97(2): 152-156. 2007.
- COSTA, L.M.; LOURENÇO, E.C.; LUZ, J.L.; CARVALHO, A.P.F. & ESBÉRARD, C.E.L. Activity of two species of free-tailed bats over a stream in southeastern Brazil. **Acta Chiropterologica**. 13(2): 405-409. 2011.
- CROAT, T. B. Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado Island (Panama Canal Zone). **Biotropica**. 7(4): 270-277. 1975.
- DAYAN, T.; SIMBERLOFF, D.; TCHERNOV, E. & YOM-TOV, Y. Inter-and intraspecific character displacement in mustelids. **Ecology**. 70(5): 1526-1539. 1989.
- DE LEÓN, L.F.; PODOS, J.; GARDEZI, T.; HERREL, A. & HENDRY, A.P. Darwin's finches and their diet niches: The sympatric coexistence of imperfect generalists. **Journal of Evolutionary Biology**. 27(6): 1093-1104. 2014.
- DUARTE, A.P.G. & TALAMONI, S.A. Reproduction of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a Brazilian Atlantic forest area. **Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde**. 75(4): 320-325. 2010.
- EISENBERG, J.F. & REDFORD, K.H. Mammals of the neotropics – Vol.3. **University of Chicago Press**. 609p. 1999.
- ENCARNAÇÃO, J.A. Spatiotemporal pattern of local sexual segregation in a tree-dwelling temperate bat *Myotis daubentonii*. **Journal of ethology**. 30(2): 271-278. 2012.
- ERKERT, H.G. 1982. Ecological aspects of bat activity rhythms. In: kunz, T.H. (ed.) **Ecology of bats**. Plenum Press, New York e London, 201-242. 1982.
- ERKERT, H.G. Bats-flying nocturnal mammals. In: Halle S., Stenseth N.C. (eds.) **Activity Patterns in Small Mammals**. Springer Berlin Heidelberg, Germany, 253-272. 2000.
- ESBÉRARD, C.E. Influência do ciclo lunar na captura de morcegos Phyllostomidae. **Iheringia, série zoologia**. 97(1): 81-85. 2007.
- ESBÉRARD, C.E.; MOTTA, J.A. & PERIGO, C. Morcegos cavernícolas da Área de Proteção Ambiental (APA) Nascentes do Rio vermelho, Goiás. **Revista brasileira de Zootecias**. 7(2): 311-325. 2005.

- ESBÉRARD, C.E.L. & BERGALLO, H.G. Do bigger bats need more time to forage? **Brazilian Journal of Biology**. 68(4): 819-822. 2008.
- ESBÉRARD, C.E.L. & DAEMON, C. Um novo método para marcação de morcegos. **Chiroptera Neotropical**. 5(1-2): 116-117. 1999.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. **Ecography**. 24(1): 94-102. 2001.
- FABIÁN, M.E.; RUI, A.M. & WAECHTER, J.L. Plantas utilizadas como alimentos por morcegos (Chiroptera, Phyllostomidae), no Brasil. In: Reis N.R., Peracchi A.L. & Santos G.A.D. (eds.) **Ecologia de morcegos**. Technical Books, Londrina, pp. 51-70. 2008.
- FEIJÓ, A.; ROCHA, P.A. & ALTHOFF, S.L. New species of *Histiopus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from northeastern Brazil. **Zootaxa**. 4048(3), 412-427. 2014.
- FEINSINGER, P. Coevolution and pollination. In: Futuyma D.J., Slatkin M. (eds.) **Coevolution**. Mass: Sinauer, Sunderland, 282-310. 1983.
- FLEMING, T.H. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. **Ecology**. 66(3), 688-700. 1985.
- FLEMING, T.H.; GEISELMAN, C. & KRESS, W.J. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. **Annals of Botany**, mcp197. 2009.
- FLEMING, T.H.; HOOPER, E.T. & WILSON, D.E. Three Central American Bat Communities: Structure, Reproductive Cycles, and Movement Patterns. **Ecology**. 53(4): 555-569. 1972.
- FORD, H.A. Interspecific competition in Australian honeyeaters-depletion of common resources. **Australian Journal of Ecology**. 4: 145-64. 1979.
- FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G. & OPLER, P.A. Comparative phenological studies of trees in tropical Wet and Dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**. 62: 881-913. 1974.
- FREEMAN P.W. Nectarivorous feeding mechanisms in bats. **Biological Journal of the Linnean Society**. 56: 439-463. 1995.
- FREITAS, M.B.; GOULART, L.S.; BARROS, M.S.; MORAIS, D.B.; AMARAL, T.S. & MATTA, S.L. P. Energy metabolism and fasting in male and female insectivorous bats *Molossus molossus* (Chiroptera: Molossidae). **Brazilian Journal of Biology**. 70(3): 617-621. 2010.
- GAISLER, J. The r-K selection model and life history strategies in bats. In: Hanak V., Horáček I., Gaisler, J. (eds.) **European Bat Research**. Charles University Press, Prague, 117-124. 1989.
- GALINDO-GALINDO, C.; CASTRO-CAMPILLO, A.; SALAME-MÉNDEZ, A. & RAMÍREZ-PULIDO, J. Reproductive events and social organization in a colony of *Anoura geoffroyi* (Chiroptera: Phyllostomidae) from a temperate Mexican cave. **Acta Zoológica Mexicana**. 80: 51-68. 2000.
- GARDNER, A.L. Feeding habits. In: Baker, R.J.; Jones-Jr, J.K., Carter, D.C. (eds.) **Biology of bats of the New World, Family Phyllostomatidae**. Part II. Special Publication of the Museum, Texas Tech University, Lubbock, 239-350. 1977.
- GAUSE, G.F. Ecology of populations. **The Quarterly Review of Biology**. 7(1): 27-46. 1932.
- GAUSE, G.F. Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. **Science**. 79(2036): 16-17. 1934.
- GEISELMAN, C.K. **Diet and reproduction of sympatric nectar-feeding bat species (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana**. Tese de doutorado. Columbia University. 2010.
- GERBER, B.D.; KARPANTY, S.M. & RANDRIANANTENAINA, J. Activity patterns of carnivores in the rain forests of Madagascar: implications for species coexistence. **Journal of Mammalogy**. 93(3): 667-676. 2012.

- GILLETTE, D.D. Evolution of feeding strategies in bats. **Tebiwa**. 18:39-48. 1975.
- GITTLEMAN J.L. & THOMPSON, S.D. Energy Allocation in Mammalian Reproduction. **American Zoologist**. 28: 863–875. 1988.
- GODOY, M. S. M., CARVALHO, W. D. & ESBÉRARD, C. E. L. 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. 2014.
- GOMES, L. A.C.; PIRES, A.S.; MARTINS, M.A.; LOURENÇO, E.C. & PERACCHI, A.L. Species composition and seasonal variation in abundance of Phyllostomidae bats (Chiroptera) in an Atlantic Forest remnant, southeastern Brazil. **Mammalia**. 79(1) 61-68. 2015.
- GRANT, P.R.; GRANT, B.R.; SMITH, J.N.M.; ABBOTT, I.J. & ABBOTT, L.K. Darwin's finches: population variation and natural selection. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**. 73: 257-261. 1976.
- GREGORIN, R.; MORAS, L.M.; ACOSTA, L.H.; VASCONCELLOS, K.L.; POMA, J.L.; SANTOS, F.R. & PACA, R.C. A new species of Eumops (Chiroptera: Molossidae) from southeastern Brazil and Bolivia. **Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde**. 81(3), 235-246. 2016.
- GRIFFITHS, T.A. Systematics of the New World nectar-feeding bats (Mammalia, Phyllostomidae), based on the morphology of the hyoid and lingual regions. **American Museum Novitates**. 2742: 1-45. 1982.
- HANWEIL A. & PEAKER, M. Physiological effects of lactation on the mother. **Symposia of the Zoological Society of London**. 41: 297-312. 1977.
- HAPPOLD, D.C. & HAPPOLD, M. Reproductive strategies of bats in Africa. **Journal of Zoology**. 222(4): 557-583. 1990.
- HARDIN, G. The competitive exclusion principle. **Science**. 131: 1292 – 1297. 1960.
- HEIDEMAN, P. D. Temporal and spatial variation in the phenology of flowering and fruiting in a tropical rainforest. **Journal of Ecology**. 77: 1059-1079. 1989.
- HEIDEMAN, P. D.; DEORAJ, P. & BRONSON, F. H. Seasonal reproduction of a tropical bat, *Anoura geoffroyi*, in relation to photoperiod. **Journal of Reproduction and Fertility**. 96(2): 765-773. 1992.
- HEIDEMAN, P.D. & BRONSON, F.H. An endogenous circannual rhythm of reproduction in a tropical bat, *Anoura geoffroyi*, is not entrained by photoperiod. **Biology of Reproduction**. 50(3): 607-614. 1994.
- HEIDEMAN, P.D. & POWELL, K.S. Age-specific reproductive strategies and delayed embryo development in an old world fruit bat, *Ptenochirus jagori*. **Journal of Mammalogy**. 79: 295-311. 1998.
- HEIDEMAN, P.D. Environmental regulation of reproduction. In: Crichton, E.G., Krutzsch, P.H. (eds.) **Reproductive biology of bats**. Academic Press, 469-500. 2000.
- HEITHAUS, E.R. & FLEMING, T.H. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). **Ecological Monographs**. 48(2): 127-143. 1978.
- HEITHAUS, E.R. Coevolution between bats and plants. In: Kunz, T. H. (ed.) **Ecology of bats**. Springer, New York, 327-367. 1982.
- HEITHAUS, E.R.; FLEMING, T.H. & OPLER, P.A. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. **Ecology**. 56: 841-854. 1975.
- HOCHKIRCH, A.; GRÖNING, J. & BÜCKER, A. Sympatry with the devil: reproductive interference could hamper species coexistence. **Journal of Animal Ecology**. 76(4): 633-642. 2007.
- HOWELL, D.J. Bats and pollen: physiological aspects of the syndrome of chiropterophily. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A. Physiology**. 48(2): 263-276. 1974.

- HUTSON, A.M.; MICKLEBURGH, S.P. & RACEY, P.A. Global status survey and conservation action plan. Microchiropteran bats. **Information Press**, London. 259p. 2001.
- IBÁÑEZ, C.; GUILLÉN, A.; AGIRRE-MENDI, P.T.; JUSTE, J.; SCHREUR, G.; CORDERO, A.I. & POPA-LISSEANU, A.G. Sexual segregation in Iberian noctule bats. **Journal of Mammalogy**. 90(1): 235-243. 2009.
- INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA (IBGE). Manual técnico da vegetação brasileira. Rio de Janeiro: **IBGE**. 271 p. 2012.
- INSTITUTO ESTADUAL DO AMBIENTE (INEA). Plano de Manejo (Fase 1) – Parque Estadual da Serra da Concórdia. **Governo do Estado do Rio de Janeiro**, 224 p. 2012.
- JACOBS, D.S. & BARCLAY, R.M. Niche differentiation in two sympatric sibling bat species, *Scotophilus dinganii* and *Scotophilus mhlangani*. **Journal of Mammalogy**. 90(4): 879-887. 2009.
- JEPSEN. G.L. Bat origins and evolution. In: Wimsatt, W.A. (ed.) **Biology of bats**. Vol. 1. Academic Press. New York, 1-64. 1970.
- JIANG, T.; FENG, J.; SUN, K. & WANG, J. Coexistence of two sympatric and morphologically similar bat species *Rhinolophus affinis* and *Rhinolophus pearsoni*. **Progress in Natural Science**. 18(5): 523-532. 2008.
- JONES, G. & RYDELL, J. Foraging strategy and predation risk as factors influencing emergence time in echolocating bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 346(1318): 445-455. 1994.
- KACIUBA-USCILKO, H.; GRUCZA, R. Gender differences in thermoregulation. **Current Opinion in Clinical Nutrition & Metabolic Care**. 4: 533–536. 2001.
- KOMAR, O.; O'SHEA, B.J.; PETERSON, A.T. & NAVARRO-SIGÜENZA, A.G. Evidence of latitudinal sexual segregation among migratory birds wintering in Mexico. **The Auk**. 122(3): 938-948. 2005.
- KORINE, C.; SPEAKMAN J. & ARAD, Z. Reproductive energetics of captive and free-ranging Egyptian fruit bats (*Rousettus aegyptiacus*). **Ecology**. 85: 220–230. 2004.
- KRUTZSCH, P. Anatomy, physiology and ciclicity of the male reproductive tract. In: Crichton E.G., Krutzsch F.P. (eds.) *Reproductive biology of bats*. Boston: **Academic Press**, 91-155. 2000.
- KRUTZSCH, P.H. Male reproductive patterns in nonhibernating bats. **Journal of reproduction and fertility**. 56(1): 333-344. 1979.
- KUNZ, T. H., & ANTHONY, E. L. P. Variation in nightly emergence behavior in the little brown bat, *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). **Contributions in mammalogy: a memorial volume honoring J. Knox Jones, Jr.** Texas Tech University Press. 225-236. 1996.
- KUNZ, T.H. & PIERSON, E.D. Bats of the World: an introduction. In: Nowak, R. W. (ed.) **Walker's bats of the World**. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1-46. 1994.
- KUNZ, T.H. Resource utilization: temporal and spatial components of bat activity in central Iowa. **Journal of Mammalogy**. 54(1): 14-32. 1973.
- LA VAL, R.K. Banding returns and activity periods of some Costa rican bats. **Southwestern Naturalist**. 15: 1-10. 1970.
- LEIBOLD, M.A. & MCPEEK, M.A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. **Ecology**. 87(6): 1399-1410. 2006.
- LEVIN, E.; ROLL, U.; DOLEV, A.; YOM-TOV, Y. & KRONFELD-SHCOR, N. Bats of a gender flock together: sexual segregation in a subtropical bat. **PloS one**. 8(2): e54987. 2013.

- LUZ, J.L. 2006. **Distribuição de morcegos nectarívoros: Padrões de distribuição no Estado do Rio de Janeiro e Distribuição Potencial**. Dissertação de mestrado. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. 2006.
- MACARTHUR, R. & LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **The American Naturalist**. 101: 377 – 385. 1967.
- MACARTHUR, R. H. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. In: Real L.A., Brown S.H. (eds.) **Foundations of Ecology**. University of Chicago Press, Chicago, 599-619. 1958.
- MARINHO-FILHO, J.S. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. **Journal of Tropical Ecology**. 7(01): 59-67. 1991.
- MCNAB, B.K. The structure of tropical bat faunas. **Ecology**. 52(2): 352-358. 1971.
- MELO, B. E. S.; BARROS, M. S.; CARVALHO, T. F.; AMARAL, T. S. & FREITAS, M. B. Energy reserves of *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in two areas with different degrees of conservation in Minas Gerais, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**. 72(1): 181-187. 2012.
- MIGULA, P. Biocenergetics of pregnancy and lactation in European common vole. **Acta Theriologica**. 14:167-179. 1969.
- MOLINARI, J. A new species of *Anoura* (Mammalia Chiroptera Phyllostomidae) from the Andes of northern South America. **Tropical Zoology**. 7:73-86. 1994.
- MONASTERIO, M. & SARMIENTO, G. Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and the semi-deciduous forest of the Venezuelan Llanos. **Journal of Biogeography**. 325-355. 1976.
- MORAIS, D. B. **Morfologia e morfometria testicular em morcego insetívoro (*Molossus molossus* Pallas, 1776) (Chiroptera, Molossidae)**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Viçosa. 2008.
- MORATELLI, R. & DIAS, D. A new species of nectar-feeding bat, genus *Lonchophylla*, from the Caatinga of Brazil (Chiroptera, Phyllostomidae). **ZooKeys**. 514: 73-91. 2015.
- MUCHHALA, N. & JARRÍN-V, P. Flower Visitation by Bats in Cloud Forests of Western Ecuador 1. **Biotropica**. 34(3): 387-395. 2002.
- MUCHHALA, N.; MENA, P. & ALBUJA, L.A. A new species of *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Ecuadorian Andes. **Journal of Mammalogy**. 86: 457-461. 2005.
- MUÑOZ-ROMO, M.; HERRERA, E.A. & KUNZ, T.H. Roosting behavior and group stability of the big fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde**. 73(3): 214-221. 2008.
- NEUWEILER, G. The biology of bats. **Oxford University Press**, Oxford. 310p. 2000.
- NOGUEIRA, M.R.; DIAS, D. & PERACCHI, A.L. Subfamília Glossophaginae. In: Reis N.R., Peracchi A.L., Pedro W.A., Lima, I.P. (eds.) **Morcegos do Brasil**. Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 45 – 59. 2007.
- NOGUEIRA, M.R.; LIMA, I.P.; MORATELLI, R.; CUNHA TAVARES, V.; GREGORIN, R. & PERACCHI, A.L. Checklist of Brazilian bats, with comments on original records. **Check List**. 10(4): 808-821. 2014.
- NORBERG, U.M. Wing design, flight performance, and habitat use in bats. In: Wainwright, P.C., Reilly, S.M. (eds.) **Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology**. University of Chicago Press, 205-239. 1994.
- OLIVEIRA, P.J.A.D. **Estrutura populacional e padrão de atividade de *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766) (Mammalia, Chiroptera, Glossophaginae) em abrigo antrópico**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal da Paraíba. 2013.

- OPLER, P. A.; FRANKIE, G. W. & BAKER, H. G. Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. **Journal of Ecology**. 68:167-188. 1980.
- OPREA, M.; AGULIAR, L.M.S. & WILSON, D.E. *Anoura caudifer* Chiroptera: Phyllostomidae). **Mammalian Species**. 844: 1-8. 2009.
- ORTÊNCIO FILHO, H., REIS, N.R., & MINTE-VERA, C.V. Time and seasonal patterns of activity of phyllostomid in fragments of a stationnal semidecidual forest from the Upper Paraná River, Southern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**. 70(4), 937-945. 2010.
- PARKES, A. S. The Mammalian Sex-Ratio. **Biological Reviews**. 2(1): 1-51. 1926.
- PEDROZO, A.R. **Os morcegos frugívoros *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium* apresentam distribuição de atividade similar durante a noite? Uma análise local e regional**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 2014.
- PERACCHI, A.L.; LIMA, I.P.; REIS, N.R.; NOGUEIRA, M.R. & FILHO, H.O. Ordem Chiroptera. In: Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A., Lima, I. P (eds.) **Mamíferos do Brasil**. Universidade Estadual de Londrina, 2ed. 439p. 2011.
- PIANKA, E. R. Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in western of Australia. **Ecology**. 50: 1012-1030. 1969.
- PIANKA, E.R. On r-and K-selection. **The American Naturalist**.104(940): 592-597. 1970.
- PIANKA, E.R. The structure of lizard communities. **Annual review of ecology and systematics**. 53-74. 1973.
- PINHEIRO, M. **Fitossociologia de áreas enriquecidas com o *Palmito Euterpe edulis* (Martius) em paisagens alteradas da Mata Atlântica**. Tese de doutorado. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 2007.
- POMEROY, D. Why fly? The possible benefits for lower mortality. **Biological Journal of the Linnean Society**. 40(1): 53-65. 1990.
- PORTER, T.A. & WILKINSON G.S. Birth synchrony in greater spear-nosed bats (*Phyllostomus hastatus*). **Journal of Zoology**. 253: 383-390. 2000.
- PUTZ, F.E. Aseasonality in Malasian tree phenology. **The Malasian Forester**. 42: 1-24. 1979.
- PYKE, G. H. Seasonal pattern of abundance of honeyeaters and their resources in heathland areas near Sydney. **Australian Journal of Ecology**. 8: 217-33. 1983.
- RACEY, P.A. & ENTWISTLE, A.C. Life-history and reproductive strategies of bats. In: Crichton E.G., Krutzsch P.H. (eds.) **Reproductive biology of bats**. Academic Press, 363-414. 2000.
- RACEY, P.A. Ecology of bat reproduction. In: Kunz T.H. (ed.) **Ecology of bats**. Plenum Press, New York e London, 57-104. 1982.
- RACEY. P.A. Environmental factors affecting the length of gestation in heterothermic bats. **Journal of reproduction and fertility**. Supplement, 19:175-189. 1973.
- RATHCKE, B. & LACEY, E.P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 16: 179-214. 1985.
- REIS, N.R.; PERACCHI, A.L.; PEDRO, W.A. & DE LIMA, I.P. Morcegos do Brasil. **Universidade Estadual de Londrina**. 253 p. 2007.
- RIBEIRO DE MELLO, M.A. & FERNANDEZ, F.A.S. Reproductive ecology of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a fragment of the Brazilian Atlantic coastal forest. **Mammalian Biology-Zeitschrift fur Saugetierkunde**. 65(6): 340-349. 2000.
- ROBINSON, B.W. & WILSON, D.S. Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's paradox. **The American Naturalist**. 151(3): 223-235. 1998.
- ROCHA, P.A.; BRANDÃO, M.V.; GARBINO, G.S.; CUNHA, I.N. & AIRES, C.C. First record of Salvin's big-eyed bat *Chiroderma salvini* Dobson, 1878 for Brazil. **Mammalia**. 80(5): 573-578. 2015.

- RUCKSTUHL, K. E. & KOKKO, H. Modelling sexual segregation in ungulates: effects of group size, activity budgets and synchrony. **Animal Behaviour**. 64(6): 909-914. 2002.
- RUTH C. B.U., & KUNZ, T.H. Bats: A Community Perspective by J. S. Findley. **Journal of Mammalogy**. 76(1): 264-266. 1995.
- SAFI, K.; KÖNIG, B. & KERTH, G. Sex differences in population genetics, home range size and habitat use of the parti-colored bat (*Vespertilio murinus*, Linnaeus 1758) in Switzerland and their consequences for conservation. **Biological Conservation**. 137(1): 28-36. 2007.
- SCHOENER, T.W. Resource partitioning in ecological communities. **Science**. 185(4145): 27-39. 1974.
- SCHOENER, T.W. The controversy over interspecific competition. **American Scientist**. 70: 586 – 595. 1982.
- SENIOR, P.; BUTLIN, R.K. & ALTRINGHAM, J.D. Sex and segregation in temperate bats. Proceedings of the Royal Society B: **Biological Sciences**. 272: 2467–2473. 2005.
- SHEN, Y.Y.; LIU, J.; IRWIN, D.M. & ZHANG, Y.P. Parallel and convergent evolution of the dim-light vision gene RH1 in bats (Order: Chiroptera). **PLoS One**. 5(1): e8838. 2010.
- SIEMERS, B.M. & SCHNITZLER, H.U. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. **Nature**. 429(6992): 657-661. 2004.
- SIEMERS, B.M.; GREIF, S.; BORISSOV, I.; VOIGT-HEUCKE, S.L. & VOIGT, C.C. Divergent trophic levels in two cryptic sibling bat species. **Oecologia**. 166(1): 69-78. 2011.
- SILVA, S.S.P. **Utilização de Recursos Florais na alimentação de Morcegos Phyllostomídeos no Campus da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Itaguaí - RJ**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal do Paraná. 1991.
- SIMMONS, N.B. & VOSS, R.S. The mammals of Paracou, French Guiana, a Neotropical lowland rainforest fauna. Part 1. Bats. **Bulletin of the AMNH**, 219p. 1998.
- SMITH, J.N.M.; GRANT, P.R.; GRANT, B.R.; ABBOTT, I.J. & ABBOTT, L.K. Seasonal variation in feeding habits of Darwin's ground finches. **Ecology**. 59: 1137-1150. 1978.
- SMITH, T. B. Inter-and intra-specific diet overlap during lean times between *Quelea erythrogastra* and bill morphs of *Pyrenestes oestrinus*. **Oikos**. 60: 76-82. 1991.
- SOLMSEN, E.H. New World nectar-feeding bats: biology, morphology and craniometric approach to systematics. **Bonner Zoologische Monographien**. 118 p. 1998.
- SOSA, M. & SORIANO, P.J. Solapamiento de dieta entre *Leptonycteris curasoae*. **Revista de Biología Tropical**. 41(3): 529-532. 1993.
- STRAUBE, F.C. & BIANCONI, G.V. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. **Chiroptera Neotropical**. 8(1-2): 150-152. 2002.
- TADDEI, V.A. **Phyllostomidae da região norte-ocidental do Estado de São Paulo**. Tese de doutorado. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho. 1973.
- TRAJANO, E. Ecologia de populações de morcegos cavernícolas em uma região cárstica do sudeste do Brasil. **Revista brasileira de Zoologia**. 2(5): 255-320. 1984.
- TSCHAPKA, M. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. **Journal of Zoology**. 263(01): 7-21. 2004.
- VAN VALEN, L. The evolution of bats. **Evolutionary Theory**. 4:103-121. 1979.
- VELAZCO, P.M. & PATTERSON, B.D. Phylogenetics and biogeography of the broad-nosed bats, genus *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**. 49(3): 749-759. 2008.
- VOGEL, S. Chiropterophilie in der neo-tropischen Flora: Neue Mitteilungen III. **Flora**. 158: 289-323. 1969.

- WILLIAMS, S.L. & GENOWAYS, H.H. Results of the Alcoa Foundation - Suriname Expeditions. II. Additional records of bats (Mammalia: Chiroptera) from Suriname. **Annals of the Carnegie Museum of Natural History**. 49(15): 213-236. 1980.
- WILLIG, M.R. Reproductive patterns of bats from caatingas and cerrado biomes in northeast Brazil. **Journal of Mammalogy**. 66(4): 668-681. 1985.
- WILSON, D.E. Reproduction in neotropical bats. **Periodicum biologorum**. 75: 215-217. 1973.
- WILSON, D.E. Reproductive patterns. Part III. In: Baker R.J., Jones Jr. J.K., Carter D.C. (eds.) **Biology of bats of the New World Family Phyllostomatidae**. Special Publications The Museum Texas Tech University, 317-378. 1979.
- ZAR, J. H. Statistical analysis. **Pearson**, New Jersey. 960 p. 1999.
- ZORTÉA, M. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. **Brazilian Journal of Biology**. 63(1): 159-168. 2003.