



Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação

Instituto de Biociências

Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

**Efeitos da fragmentação florestal sobre a estrutura trófica de morcegos
filostomídeos na região da Serra da Bodoquena**

Hellen Dias Lacerda



Campo Grande

2024

**Efeitos da fragmentação florestal sobre a estrutura trófica de morcegos
filostomídeos na região da Serra da Bodoquena**

Hellen Dias Lacerda

Dissertação apresentada como requisito para
obtenção do título de Mestre em Ecologia, pelo
Programa de Pós Graduação em Ecologia e
Conservação, Universidade Federal de Mato
Grosso do Sul.

Orientador: Dr. Erich Fischer

Banca avaliadora

Dra. Carolina Santos

santoscaro@gmail.com, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, 79070-900
Campo Grande, MS

Dr. Fernando Gonçalves

fernando.martingoncalves@uzh.ch, Department of Evolutionary Biology and
Environmental Studies, University of Zurich, Zurich, Switzerland.

Dr. Josué Raizer

josueraizer@ufgd.edu.br, Universidade Federal da Grande Dourados, 79825-070
Dourados, MS.

Dr. Maurício Silveira

mausilv@gmail.com, Universidade de Brasília, 70910-900 Brasília, DF.

Dr. Rafael Arruda

rafael.arruda@ufmt.br, Universidade Federal de Mato Grosso, 78550-728 Sinop, MT.

Agradecimentos

Ao professor Doutor Erich Fischer, meu orientador, pelo apoio, disponibilidade, paciência e por todos os ensinamentos. Sou muito grata a você!

À Doutora Maiara Vissoto, minha amiga, companheira de viagem e colaboradora. Sem sua ajuda e ensinamentos o R teria passado por cima de mim. Muito obrigada!

Aos membros da banca avaliadora;

À todos os professores e professoras do Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação - PPGEC;

Às minhas colegas BatGirls do laboratório, Carol e Aléxia pela companhia e ajuda sempre que necessário, e em especial à minha amiga e confidente Raphaela pela amizade;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPQ e à Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul - FUNDECT, pela bolsa de mestrado concedida, que possibilitaram a realização deste projeto.

As doutoras Carolina Santos e Dra. Adriana Acero Murcia, e aos doutores Alan Eriksson e Dr. Maurício Silveira, pesquisadores que me disponibilizaram o banco de dados;

Aos meus pais, Alberto e Marceli (in memorian), e à minha irmã Suellen, pelo amor, carinho e atenção que sempre me deram.

Aos meus sobrinhos José e Joaquim, pela dose frequente de fofura, amor e alegria ao longo dessa trajetória;

À todas as minhas amigas e amigos, em especial à Rayane, Lica e Jeane, que me apoiaram e me deram todo o suporte emocional que precisei (e como precisei) durante esse processo.

À minha melhor amiga e irmã Kellen (in memorian), a pessoa que esteve ao meu lado desde o início, que me deu todo apoio, incentivo, encorajamento e suporte para iniciar e prosseguir com meus sonhos. Eu não poderia deixar de dedicar a ela essa dissertação. Esse foi um sonho realizado em conjunto, pois ela sempre esteve comigo, mesmo que não fisicamente.

Kellen, à você eu só tenho a agradecer. Obrigada por tudo!

Índice

	Página
Resumo	1
Abstract	2
Introdução	3
Métodos	8
<i>Região de estudo</i>	8
<i>Seleção de sítios amostrais</i>	9
<i>Amostragem das espécies e guildas tróficas</i>	9
<i>Variáveis da paisagem</i>	11
<i>Análise de dados</i>	11
Resultados	14
<i>Espécies e guildas tróficas</i>	14
<i>Efeitos da fragmentação florestal</i>	20
Discussão	24
Conclusão	31
Literatura citada	33

Resumo

A perda e fragmentação de florestas são processos simultâneos que impactam a biodiversidade em regiões tropicais. A resposta das comunidades de morcegos à fragmentação florestal é ainda pouco estudada no Cerrado brasileiro, e pode diferir entre espécies com diferentes hábitos alimentares, tamanho e locais de forrageamento. O objetivo deste trabalho foi avaliar como a perda e a fragmentação florestal influenciam as comunidades e a estrutura trófica de morcegos filostomídeos ao longo de 20 paisagens que constituem um gradiente de cobertura florestal na região da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul. Especificamente avaliar efeitos da cobertura florestal, número de fragmentos, e comprimento de bordas, em três escalas espaciais (*buffers* de 500, 1000, e 2500 m de raio), sobre a biomassa, riqueza, dominância e diversidade de espécies e guildas tróficas. Foram registrados 2.646 indivíduos pertencentes a 24 espécies de filostomídeos e cinco guildas tróficas. A guilda de frugívoros foi dominante, seguida pelas guildas de animalívoros e nectarívoros. Filostomídeos insetívoros e onívoros foram relativamente raros. A riqueza de guildas das comunidades de morcegos da Serra da Bodoquena apresentou resposta positiva ao comprimento de borda florestal, e resposta negativa com respeito à cobertura florestal e ao número de fragmentos florestais. Entretanto, a biomassa, dominância e diversidade das comunidades não apresentaram resposta significativa às variáveis da paisagem. Os resultados indicam que o aumento de bordas devido à fragmentação florestal promove o aumento da riqueza de guildas de morcegos filostomídeos na Serra da Bodoquena. Paisagens com grande cobertura florestal ou, no outro extremo, com pouca cobertura e fragmentos pequenos, tendem a conter menor área de bordas, levando a um efeito negativo sobre a riqueza.

Palavras chave: Riqueza de morcegos, cobertura florestal, números de fragmentos, borda florestal

Abstract

Forest loss and fragmentation are simultaneous processes that impact the biodiversity in tropical regions. The response of bat communities to forest fragmentation is still poorly studied in the Brazilian Cerrado, and may differ among species with different feeding habits, body sizes, and foraging modes. The aim of this study was to evaluate how forest loss and fragmentation influence phyllostomid bat communities and their trophic structure across 20 landscapes constituting a gradient of forest cover in the Serra da Bodoquena region, Mato Grosso do Sul. Specifically, I evaluate the effects of forest cover, number of fragments, and edge length, at three spatial scales (buffers of 500, 1000, and 2500 m radius), on biomass, dominance, and diversity of species and trophic guilds. A total of 2,646 individuals belonging to 24 phyllostomid species and five trophic guilds were recorded. The frugivore guild was dominant, followed by the animalivore and nectarivore guilds. Insectivorous and omnivorous phyllostomids were relatively rare. The richness of trophic guilds in the Serra da Bodoquena showed a positive response to forest edge length, and a negative response to forest cover and number of forest fragments. However, the biomass, dominance and diversity of the communities did not show a significant response to landscape variables. The results indicate that increasing edges due to forest fragmentation promotes an increased richness of phyllostomid trophic guilds in the Serra da Bodoquena. Landscapes with high forest cover or, at the other extreme, with low cover and small fragments, tend to contain smaller edge areas, leading to a negative effect on richness.

Keywords: Bat richness, forest cover, number of fragments, forest edge

Introdução

A perda e a fragmentação de habitats naturais devido a mudanças de uso do solo, tais como centros urbanos, implantação de pastagens para criação de gado, cultivo de plantas e mineração (Briant et al. 2010, Laurance et al. 2011, Hending et al. 2024), estão entre os principais fatores causadores de declínio da biodiversidade em regiões tropicais (Wade et al. 2003, Püttker et al. 2020, Hending et al. 2024). A perda e fragmentação de habitats são processos concomitantes, caracterizados pela transformação de grandes áreas contínuas em várias manchas remanescentes isoladas por uma matriz de uso antrópico (Fahrig, 2003). A fragmentação de ambientes naturais reduz a disponibilidade e diversidade de recursos, que por sua vez são essenciais para a sobrevivência de indivíduos e manutenção de populações de espécies silvestres, influenciando a área de vida, movimento, tamanho corporal, taxas reprodutivas, e comportamento de diversos animais (Debinski & Holt, 2000, Hending et al. 2024). Adicionalmente, a fragmentação leva à remoção de habitats, isolamento e aumento do número de manchas pequenas, alterando as condições microclimáticas e a dinâmica das espécies de plantas (Fahrig, 2003; Wade et al. 2003). As manchas de vegetação remanescentes (fragmentos) geralmente possuem baixa qualidade ecológica, e são mais vulneráveis aos efeitos de borda, incêndios, caça, e à entrada de espécies invasoras (Laurance et al., 2011, Coe et al., 2013, Hending et al., 2024). Portanto, a disponibilidade de habitats naturais, o tamanho dos fragmentos, e as características da matriz adjacente são fatores que influenciam a manutenção de espécies em paisagens modificadas (Stouffer et al. 2009, Stouffer, 2020).

Estudos focados em efeitos da fragmentação de habitat mostram que a riqueza de espécies pode ser reduzida em determinadas situações ou regiões, ou aumentada devido a incorporação de espécies generalistas, invasoras e/ou sinantrópicas que

utilizam a matriz e as manchas de habitats remanescentes. Por outro lado, cerca de metade dos estudos mostram diminuição da abundância das espécies nativas com o aumento da fragmentação (Debinski & Holt, 2000). Para a fauna silvestre, os efeitos da perda e fragmentação de habitats podem levar a alterações da riqueza e composição de espécies, provocando perdas taxonômicas, como famílias e gêneros (Luther et al. 2020). Em experimentos manipulativos de longo prazo, em diferentes biomas, verificou-se que todos os aspectos da fragmentação resultaram em efeitos negativos sobre a riqueza de espécies e funções essenciais do ecossistema, como a retenção de nutrientes, movimento e dinâmica trófica (Haddad et al. 2015). A fragmentação e perda de habitat são especialmente preocupantes para a sobrevivência de espécies tropicais (Wade et al. 2003, Meyer et al. 2008), principalmente aquelas cujas características incluem populações pequenas, flutuações sazonais, baixa abundância, especialização de habitat, baixa mobilidade, alto nível trófico, e baixa tolerância às condições da matriz; características que podem ser consideradas como sensíveis à fragmentação (Henle et al. 2004, Meyer et al. 2008). Dessa maneira, a fragmentação tende a gerar mudanças significativas com respeito a perda de espécies vulneráveis e aumento de espécies generalistas e/ou invasoras.

O efeito de borda – mudança sistemática de variáveis bióticas e abióticas na fronteira entre as manchas de habitat e a área de matriz adjacente (Meyer et al. 2016) – é um dos fatores mais representativos sobre as mudanças ecológicas em fragmentos florestais, levando a alterações ecológicas e na estrutura da vegetação (Carvalho & Vasconcelos, 1999, Briant et al. 2010, Laurance et al. 2011). Estima-se que menos de 50% das florestas remanescentes na Terra estão livres de efeitos de borda (Pfeifer et al. 2017). Os efeitos de borda causados pela fragmentação florestal tendem a moldar a estrutura das comunidades e os processos ecológicos que se encontram distantes 300 m

ou mais em direção ao interior dos fragmentos florestais (Luther et al. 2020), em alguns casos com invasão de espécies dentro de uma faixa de borda maior que 100 m (Debinski & Holt, 2000). Os efeitos negativos da borda podem ser mais representativos que os efeitos diretos da perda de habitat em paisagens alteradas, independentemente se são paisagens com grande ou pequena quantidade de habitat (Püttker et al., 2020). Além de trazer mudanças sobre a dinâmica e estrutura das comunidades de plantas, o efeito de borda pode impactar diferentes grupos de animais (Fowler et al. 1993, Carvalho & Vasconcelos, 1999, Laurance, 2004).

Em paisagens marcadas pela fragmentação florestal, diferentes guildas tróficas podem apresentar respostas distintas, como observado entre primatas frugívoros e aves com diferentes estratégias de forrageamento em florestas contínuas e fragmentadas, ou mudanças de recursos consumidos como em lêmures folívoros que diversificaram a dieta após fragmentação (Laurence, 2004, Hending et al. 2024). Adicionalmente, para algumas espécies podem ocorrer alterações de esforço de forrageamento, diminuição de atividades sociais, e/ou aumento do período de atividades; assim como espécies que persistem em ambientes modificados sem apresentarem mudanças significativas de comportamento ou dieta (Hending et al. 2024). Comparativamente às espécies especialistas, aquelas com hábitos alimentares generalistas tendem a sofrer menor impacto negativo com a fragmentação florestal, ou mesmo serem beneficiadas dentro de certos limites de alteração das paisagens (Sampaio et al. 2003, Hending et al. 2024). A proximidade ou a presença de corredores entre as manchas florestais facilitam o movimento e a dispersão de indivíduos, reduzindo o impacto negativo sobre as espécies nativas e favorecendo a manutenção de populações locais (Debinski & Holt, 2000).

Em regiões de florestas fragmentadas, a qualidade da matriz e os efeitos de borda são fatores especialmente importantes para a estruturação das comunidades de

pequenos mamíferos (Pardini, 2004). A estrutura das comunidades de morcegos pode sofrer alterações devido à fragmentação e aos efeitos de borda, com declínio da riqueza de espécies conforme redução de cobertura florestal e aumento da proporção das áreas de borda florestal (Gorresen & Willig 2004, Rocha et al. 2017). Entretanto, para a persistência de espécies de morcegos, a redução da área de cobertura florestal pode apresentar um impacto negativo mais forte do que a fragmentação de habitat (Meyer et al. 2016, Rocha et al. 2017). Esses efeitos são provavelmente associados a grande diversidade de hábitos alimentares entre os morcegos, com espécies pertencentes a diferentes guildas e níveis tróficos, como carnívoras, insetívoras, hematófagas, frugívoras e nectarívoras. Além da diversidade de hábitos alimentares, o grupo inclui ampla variação de estratégias de forrageamento, associadas não apenas à dieta, mas também à escolha de locais de alimentação e à organização social (Kunz, 1982, Russo et al. 2004, Gnocchi et al. 2019). Portanto, em relação aos hábitos alimentares e composição da dieta, a abundância das populações de morcegos tropicais pode responder de maneiras diferentes à perda e fragmentação florestal (Meyer et al. 2016).

Os morcegos são importantes para a conservação da biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas, pois fornecem serviços essenciais (Boyles et al. 2011, Gonçalves et al. 2017, Gnocchi et al. 2019, Ramírez-Fráncel et al., 2021). Por exemplo, morcegos insetívoros podem consumir grandes quantidades de insetos, contribuindo significativamente para a redução de danos à produção agrícola, assim como para a diminuição do uso de inseticidas (Kalka et al. 2008, Williams-Guillén et al. 2008, Boyles et al. 2011, Lentini et al. 2012). Os morcegos nectarívoros atuam como polinizadores de centenas de espécies de angiospermas, incluindo plantas de importância econômica e ecológica (Quesada et al. 2003, Fleming et al. 2009). Por sua vez, morcegos frugívoros são importantes dispersores de sementes, distribuindo grande

quantidade de sementes por longas distâncias (Gorchov et al. 1993, Medellín & Gaona, 1999; Arteaga et al. 2006). Esses morcegos são particularmente importantes para a regeneração natural e/ou restauração de ambientes florestais por atuarem como dispersores de plantas pioneiras (Muscarella & Fleming, 2007, Corrêa & Fischer, 2017). Morcegos polinizadores e dispersores de sementes podem ser considerados táxons-chave em florestas tropicais por apresentarem papel importante na estruturação das comunidades de plantas (Gorresen & Willig, 2004).

Em geral, a perda de habitat leva à diminuição da biomassa de mamíferos devido a redução da disponibilidade de recursos alimentares e ao aumento do tamanho da área de vida dos indivíduos (Teckentrup et al. 2019). Entretanto, populações de morcegos tropicais tendem a responder de forma complexa a mudanças de composição e configuração das paisagens (Gorresen & Willig, 2004, Henry et al. 2007, Meyer et al. 2016). Além das características da paisagem influenciarem a ocorrência de espécies e a abundância de morcegos, a resposta das espécies pode variar segundo a escala espacial das paisagens florestais consideradas (Henle et al. 2004, Meyer et al. 2016, Rocha et al. 2017). A sensibilidade das respostas dos morcegos às escalas espaciais consideradas estão associadas às diferenças de hábito alimentar, características corporais, e modo de forrageamento (Gorresen & Willig 2004, Pinto & Keitt 2008, Meyer et al. 2016, Rocha et al. 2017). Com mudanças na composição da paisagem, estudos mostraram uma alteração na abundância de frugívoros na estação seca, ao passo que morcegos animalívoros se mostraram mais abundantes na estação chuvosa (Cisneros et al. 2015, Meyer et al. 2016). Embora os morcegos apresentem grande capacidade de dispersão por locomoção aérea, e alguma resiliência a mudanças ambientais, várias espécies de quirópteros neotropicais mostram respostas negativas, assim como a diversidade das comunidades, às mudanças de uso do solo e à perda e fragmentação de habitat,

principalmente quanto às espécies dependentes de floresta (Gonçalves et al. 2017, Brändel et al. 2020, Silva et al. 2020, Lino et al. 2021). O objetivo deste estudo foi entender como a perda e a fragmentação de florestas influenciam a estrutura trófica das comunidades de morcegos filostomídeos na região da Serra da Bodoquena, sudoeste do Cerrado brasileiro. Especificamente, avaliar como a área de cobertura florestal, o número de fragmentos florestais, e o comprimento de bordas de floresta afetam a composição, a riqueza, e a dominância das guildas tróficas de morcegos filostomídeos.

Métodos

Região de estudo

O estudo foi conduzido na Serra da Bodoquena (150 - 800 m de altitude) que compreende uma das mais extensas (18.000 km²) formações cársticas da América do Sul, situada no extremo sudoeste do Cerrado brasileiro (latitude – 20°34'10,43" a 21°30'44,80" S; longitude - 56°36'25,55" a 56°51'39,92" O). O clima é tropical com inverno seco e verão úmido, com precipitação média anual entre 1.000 e 1.900 mm e temperatura média anual entre 22 e 24 °C; os meses de junho e julho apresentam as temperaturas mais baixas, com registros inferiores a 0 °C (Justo, 2000, Cordeiro et al. 2013, Alvares et al. 2014). A região apresenta inúmeras nascentes que drenam para a planície de inundação do Pantanal. O relevo montanhoso contém centenas de grutas e cavernas, dolinas com paredes escarpadas, e outros espaços rochosos (Sallun Filho et al. 2010) que podem ser utilizados como abrigos por diferentes espécies de morcegos. A vegetação é composta principalmente por florestas decíduas (matas secas) em porções elevadas de solos rochosos e florestas semidecíduas ou decíduas submontanas em terras baixas, além de porções cobertas por campos rupestres, brejos, ou ecossistemas aquáticos (Oliveira et al. 2009, ICMBio, 2013).

A fragmentação florestal na Serra da Bodoquena decorre principalmente da expansão de áreas agrícolas (para constituição de pastagens, plantações de soja e milho) e por atividades de mineração. Por outro lado, a região conta com o Parque Nacional da Serra da Bodoquena, criado em 2000, com objetivo de preservação de áreas florestais pristinas (Oliveira et al. 2009). O parque abrange 76.481 hectares de florestas preservadas, cobrindo parte dos municípios de Bodoquena (27,5%), Bonito (33,2%), Jardim (7,0%) e Porto Murtinho (32,3%); e corresponde a maior porção de floresta contínua no estado de Mato Grosso do Sul.

Seleção de sítios amostrais

Para determinar os locais de amostragem, toda a região da Serra da Bodoquena foi inicialmente gradeada em 360 hexágonos de 5000 ha por imagens de satélite (detalhes em Lino et al. 2021, e Eriksson et al. 2023), e medida a área de cobertura florestal para cada hexágono. A seguir, foram selecionados 20 hexágonos formando um gradiente de 3 a 100% de cobertura florestal, que atendessem também critérios como acessibilidade, presença de corpos d'água, e autorização pelos proprietários. Adicionalmente, foi evitada a inclusão de sítios próximos entre si que representassem valores semelhantes de cobertura florestal (Lino et al. 2021, Eriksson et al. 2023). Em cada hexágono um remanescente florestal central foi então estabelecido como sítio de amostragem de morcegos, totalizando 20 sítios.

Amostragem das espécies e guildas tróficas

As comunidades de morcegos foram amostradas por meio de capturas em redes de neblina durante seis campanhas de campo, realizadas em 2015 (inverno), 2016 (verão e inverno), 2017 (verão e inverno), e 2019 (verão). Em cada campanha, os morcegos

foram amostrados por uma noite em cada sítio, e a cada noite de amostragem foram abertas 10 redes de neblina de 12 x 2,6 m entre 1800 e 2400 h. Entretanto, um sítio (65) no inverno de 2015 e cinco sítios (92, 186, 268, 275 e 303) no verão de 2019 não puderam ser acessados, totalizando 114 noites de amostragem.

Para cada indivíduo capturado foram medidos o comprimento do antebraço e a massa, respectivamente com auxílio de paquímetro ($\pm 0,1$ mm) e dinamômetro portátil (± 1 g), além de registrados o sexo, a idade (jovem ou adulto) com base nas características de padrões de fechamento epifisário cartilaginoso e maturidade sexual (Haarsma, 2008) e outras características úteis para a identificação das espécies. Os indivíduos foram então marcados com colares-anilhas numeradas para reconhecimento de eventuais recapturas, e soltos na mesma noite e local da captura. As recapturas na mesma data foram desconsideradas para cálculos de abundância. Uma vez que o esforço de captura (área e tempo de abertura das redes) foi igual a cada noite, mas alguns sítios não foram amostrados em todas as seis campanhas, comparações de abundância entre sítios foram ponderadas dividindo o número total de indivíduos capturados por sítio pelo total de noites de captura em cada sítio. Alguns indivíduos foram coletados para confirmar a identificação das espécies, realizada com base nas características morfológicas descritas na literatura taxonômica corrente, e posteriormente depositados como material testemunho na Coleção Zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS).

As espécies foram classificadas em cinco guildas tróficas: (i) animalívoros, (ii) frugívoros, (iii) insetívoros, (iv) nectarívoros e (v) onívoros. Foram considerados animalívoros os morcegos que se alimentam de sangue ou de animais vertebrados. A abundância de cada espécie por sítio foi calculada em termos de biomassa e de número de indivíduos; a primeira por representar a matéria-energia entre os níveis tróficos e a

segunda por indicar o tamanho das populações. A biomassa por espécie por sítio foi calculada pela multiplicação da massa média da espécie pelo número de indivíduos capturados, e a biomassa por guilda trófica por sítio foi calculada como a soma das biomassas das espécies pertencentes à mesma guilda.

Variáveis da paisagem

Com auxílio de imagens de satélite e uso do programa Fragstat (McGarigal et al. 2012), as variáveis da paisagem foram medidas em três escalas espaciais por meio de áreas tampão (*buffers*) circulares e concêntricas de 500, 1000 e 2500 m de raio no entorno dos sítios amostrados. Em cada *buffer* ($n = 60$; 3×20 sítios) foram mensurados a área total de cobertura florestal (COBER), o número de fragmentos florestais (NFRAG), e o comprimento total de bordas florestais (BORD). Apenas as manchas florestais $\geq 0,1$ hectares foram consideradas como “fragmento” (Eriksson et al. 2023). Diferentes tamanhos de *buffer* foram incluídos para avaliar a escala espacial que melhor se ajusta às possíveis respostas das comunidades locais, uma vez que a área de uso e a capacidade de dispersão das espécies de morcegos dependem de fatores intrínsecos (e.g., tamanho corporal, hábitos) e extrínsecos (e.g., densidade de recursos).

Análise de dados

Apesar de algumas espécies de morcegos não-filostomídeos terem sido registradas, as análises incluíram apenas morcegos filostomídeos, uma vez que amostragens por meio de redes de neblina apresentam viés de capturas sobre espécies dessa família. Para visualizar a estrutura da metacomunidade de filostomídeos na Serra da Bodoquena, em termos de espécies e guildas tróficas, foram utilizados gráficos de ranking-abundância (Magurran, 2021). Para as comunidades locais (cada sítio), foram calculados os índices

de dominância (Dominance D), diversidade (Shannon H'), e riqueza utilizando o programa Past 4.03 (Hammer et al., 2001). Esses índices foram calculados separadamente considerando a biomassa e o número de indivíduos, assim como considerando ora as espécies e ora as guildas tróficas como objetos de variação.

Para avaliar efeitos da perda e fragmentação de florestas sobre as comunidades de morcegos, primeiramente foi avaliada a distribuição de frequência dos valores das variáveis dependentes, observada por meio de histogramas usando a função "hist", e a normalidade foi testada utilizando a função "shapiro.test" (Royston, 1995). O teste de normalidade para a distribuição de valores de biomassa, dominância e diversidade para guildas tróficas não diferiu ($p > 0,05$) da distribuição esperada para uma curva normal, assim como a distribuição de valores para riqueza, biomassa, dominância, e diversidade de frugívoros. Para os nectarívoros, a distribuição de valores de todas as variáveis diferiu ($p < 0,05$) da distribuição normal. As guildas animalívoros, insetívoros e onívoros não foram abordadas separadamente devido à limitação de dados. Em seguida, foi avaliada a colinearidade entre as variáveis independentes, por meio do "Variance Inflation Factor" (VIF) usando a função "vifcor" do pacote "usdm"; e posteriormente a função "vifstep" para exclusão das variáveis com valores > 10 (Dormann et al. 2013). Após teste de correlação entre as variáveis, COBER e BORD em *buffers* de 1000 m foram removidas das análises devido à alta colinearidade. A seguir, foram utilizados Modelos Lineares Generalizados para testar efeito das variáveis preditoras COBER, NFRAG e BORD em diferentes *buffers* sobre as variáveis respostas: (i) riqueza de guildas tróficas, (ii) biomassa de guildas tróficas, (iii) dominância de guildas tróficas, (iv) diversidade de guildas tróficas, (v) riqueza de frugívoros, (vi) biomassa de frugívoros, (vii) dominância de frugívoros, (viii) diversidade de frugívoros, (ix) riqueza de nectarívoros, (x) biomassa de nectarívoros, (xi) dominância de nectarívoros, (xii)

diversidade de nectarívoros. As guildas de animalívoros, insetívoros e onívoros foram pouco representadas de modo geral, impedindo teste de modelos separadamente para essas guildas.

Cada variável resposta foi analisada em um modelo separado, totalizando 12 modelos com nove variáveis preditoras (três variáveis da paisagem x três tamanhos de *buffer*). O ajuste dos modelos foi desenvolvido usando a função *Template Model Builder*, *glmmTMB*, usados nos modelos riqueza de guildas tróficas, riqueza de frugívoros, riqueza de nectarívoros, biomassa de nectarívoros, dominância de nectarívoros e diversidade de nectarívoros. Para os modelos incluindo biomassa de guildas tróficas, dominância de guildas tróficas, diversidade de guildas tróficas, biomassa de frugívoros, dominância de frugívoros e diversidade de frugívoros, desenvolvemos um modelo linear múltiplo (lm). Para todas as variáveis respostas, construímos um conjunto de modelos candidatos com as possíveis combinações de variáveis preditoras, e utilizamos critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc) para avaliar a performance dos modelos (Burnham & Anderson, 2002). Modelos com baixo valor de AICc e alto *weights-AICc* (*wAICc*) apresentam mais suporte para explicar a variação dos dados. Modelos com $\Delta AICc \leq 2$ foram considerados válidos, com suporte empírico similar. A seleção dos modelos foi conduzida usando a família *gaussian* da função *dredge* do pacote *MuMIn* (Barton, 2018). A importância de uma variável preditora individualmente foi avaliada pela estimativa dos parâmetros médios dos modelos e seus intervalos de confiança (Galipaud et al. 2017). O efeito das variáveis preditoras foi considerado significativo quando o intervalo de confiança de 95% não sobrepôs o valor zero para os efeitos da média do modelo (Burnham & Anderson, 2002).

Resultados

Espécies e guildas tróficas

Ao todo, foram capturados 2646 indivíduos pertencentes a 24 espécies de morcegos filostomídeos e cinco guildas tróficas: frugívoros (11 espécies), insetívoros (5), nectarívoros (4), animalívoros (2), e onívoros (2) (Tabela 1). De modo global para a região de estudo, cinco espécies frugívoras foram as mais dominantes em termos de biomassa, assim como a guilda de frugívoros foi dominante em relação às demais guildas (Figura 1).

Os valores de riqueza de espécies, biomassa e dos índices de dominância (D) e diversidade (H'), por sítio amostral para todas as espécies reunidas, e para as espécies frugívoras e nectarívoras separadamente, estão descritos nas Tabelas 2, 3 e 4, respectivamente. Em cada sítio amostrado foram registradas entre seis e 12 espécies de filostomídeos, e a abundância de indivíduos capturados por sítio variou de 36 a 356 indivíduos. A riqueza de espécies por guilda variou de quatro a sete entre os frugívoros, de zero a um entre os onívoros, e de zero a duas entre os animalívoros, insetívoros e nectarívoros. A diversidade (H') e a dominância (D) de guildas tróficas variaram, respectivamente, de 0,036 a 0,482 e de 0,77 a 0,99 entre os sítios. A biomassa média ($\pm$ DP) de frugívoros foi $4595,10 \pm 2115,69$ g (variação de 1183 a 8976,25 g), a de insetívoros foi $19,33 \pm 35,64$ g (variação de 0 a 128 g), a de animalívoros foi $93,38 \pm 99,63$ g (variação de 0 a 337,5 g), a de nectarívoros foi $87,03 \pm 63,45$ g (variação de 12 a 194,25 g) e a de onívoros foi $17,05 \pm 32,75$ g (variação de 0 a 88 g).

Tabela 1. Guildas tróficas e número de indivíduos capturados de 24 espécies de morcegos filostomídeos na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.

Espécie	Guilda trófica	Indivíduos (n)
<i>Chrotopterus auritus</i>	Animalívoro	9
<i>Desmodus rotundus</i>	Animalívoro	36
<i>Artibeus cinereus</i>	Frugívoro	2
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugívoro	48
<i>Artibeus planirostris</i>	Frugívoro	1139
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugívoro	375
<i>Chiroderma doriae</i>	Frugívoro	5
<i>Chiroderma villosum</i>	Frugívoro	1
<i>Platyrrhinus helleri</i>	Frugívoro	9
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	Frugívoro	291
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	Frugívoro	2
<i>Sturnira lilium</i>	Frugívoro	556
<i>Vampyressa pusilla</i>	Frugívoro	1
<i>Lophostoma brasiliense</i>	Insetívoro	5
<i>Lophostoma silviculum</i>	Insetívoro	9
<i>Micronycteris microtis</i>	Insetívoro	1
<i>Micronycteris sanborni</i>	Insetívoro	2
<i>Tonatia bidens</i>	Insetívoro	1
<i>Anoura caudifer</i>	Nectarívoro	32
<i>Anoura geoffroyi</i>	Nectarívoro	3
<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarívoro	108
<i>Lonchophylla dekeyseri</i>	Nectarívoro	6
<i>Phyllostomus discolor</i>	Onívoro	2
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Onívoro	3

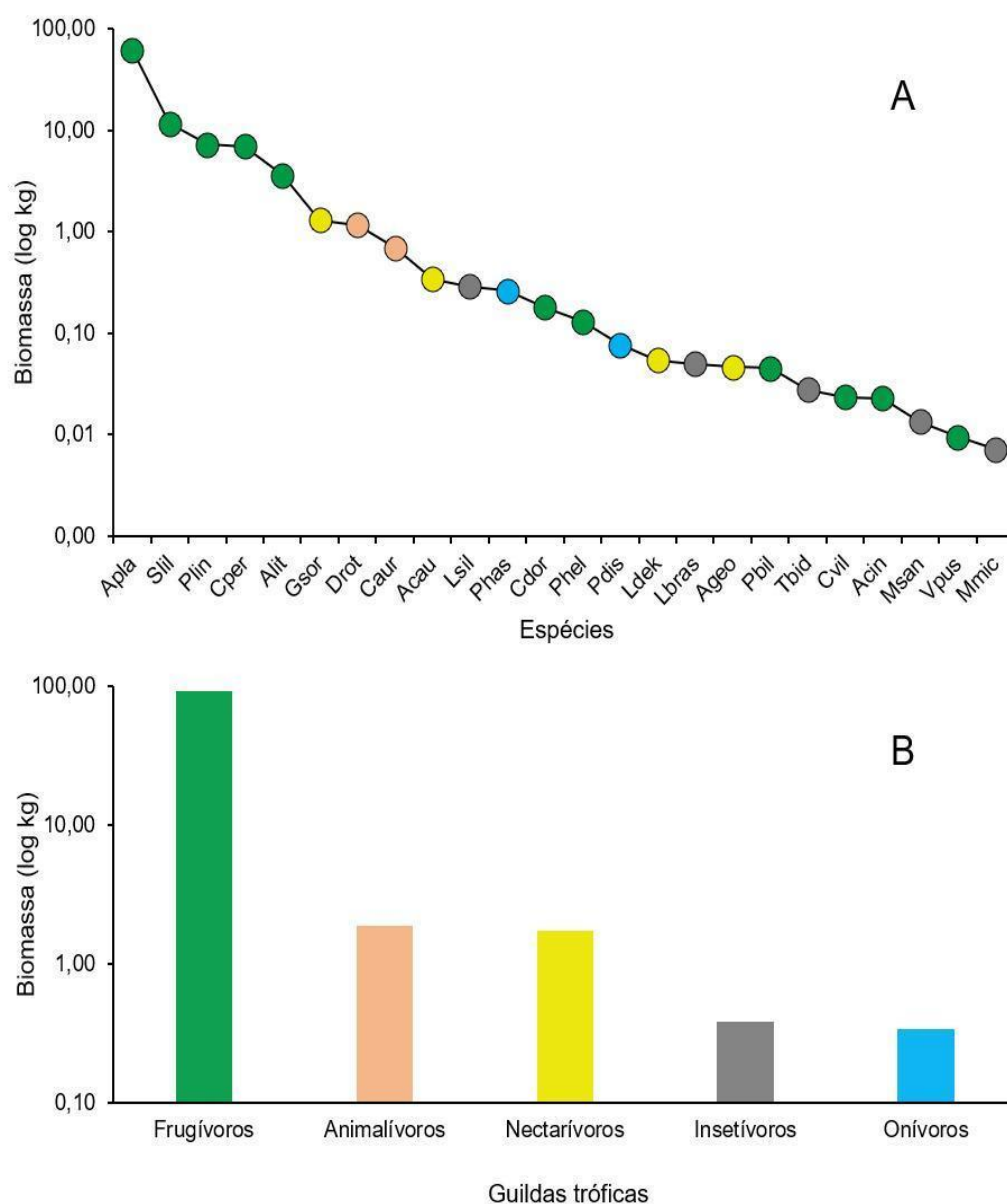


Figura 1. Espécies (A) e guildas tróficas (B) em ordem decrescente de abundância (expressa em biomassa) da metacomunidade de morcegos filostomídeos na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul. As cores em A correspondem às guildas em B.

Tabela 2. Biomassa média de indivíduos capturados por noite, riqueza de espécies, dominância (D), e diversidade (H') de morcegos filostomídeos em 20 sítios amostrados na região da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.

Sítio	Biomassa (g)	Riqueza (N)	Dominância (D)	Shannon (H')
65	2650	4	0,914	0,222
92	1317	3	0,812	0,399
139	3938	3	0,893	0,254
182	6522	4	0,877	0,299
186	2081	3	0,958	0,116
194	7212	3	0,990	0,036
205	9215	3	0,949	0,136
206	2851	3	0,955	0,124
218	4143	4	0,942	0,158
243	2467	4	0,770	0,482
244	7072	4	0,971	0,089
249	3270	4	0,844	0,375
252	6031	3	0,891	0,236
264	6800	3	0,982	0,057
268	2671	3	0,893	0,253
275	6489	3	0,849	0,332
295	4121	3	0,863	0,305
303	6268	4	0,905	0,247
310	4969	3	0,897	0,244
312	6134	5	0,906	0,261

Tabela 3. Biomassa média de indivíduos capturados por noite, riqueza de espécies, dominância (D), e diversidade (H') de morcegos frugívoros em 20 sítios amostrados na região da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.

Sítio	Biomassa (g)	Riqueza (N)	Dominância (D)	Shannon (H')
65	2531	6	0,424	1,145
92	1182	5	0,570	0,875
139	3716	4	0,621	0,773
182	6102	6	0,727	0,628
186	2036	5	0,551	0,887
194	7176	5	0,615	0,822
205	8975	6	0,398	1,108
206	2785	7	0,309	1,416
218	4020	7	0,501	1,075
243	2154	5	0,561	0,914
244	6970	6	0,624	0,843
249	3000	7	0,400	1,259
252	5681	4	0,903	0,250
264	6740	5	0,795	0,475
268	2522	5	0,300	1,312
275	5968	5	0,321	1,285
295	3826	5	0,351	1,221
303	5958	6	0,581	0,887
310	4703	5	0,483	1,059
312	5836	6	0,774	0,546

Tabela 4. Biomassa média de indivíduos capturados por noite, riqueza de espécies, dominância (D), e diversidade (H') de morcegos nectarívoros em 20 sítios amostrados na região da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.

Sítio	Biomassa (g)	Riqueza (N)	Dominância (D)	Shannon (H')
65	12	1	1	0
92	60	1	1	0
139	93	2	0,825	0,318
182	193	3	0,757	0,488
186	12	1	1	0
194	19	2	0,504	0,689
205	174	2	0,815	0,333
206	32	1	1	0
218	34	2	0,573	0,619
243	128	2	0,623	0,564
244	56	2	0,511	0,682
249	103	3	0,460	0,918
252	24	1	1	0
264	22	2	0,502	0,692
268	84	1	1	0
275	184	2	0,545	0,647
295	184	4	0,400	1,063
303	156	1	1	0
310	91	3	0,639	0,669
312	72	1	1	0

Efeitos da fragmentação florestal

Dentre as variáveis preditoras da paisagem, a cobertura florestal em *buffers* de 500 m variou de 0,053 a 0,987 hectares entre os sítios, e variou de 0,059 a 0,985 e de 0,032 a 0,984 em *buffers* de 1000 e 2500 m, respectivamente (Tabela 5). O número de fragmentos florestais variou uma ordem de magnitude entre os sítios para os dois *buffers* menores, e duas ordens de magnitude entre sítios para o *buffer* maior. O comprimento de bordas florestais variou de 0 a 7 km de extensão entre os *buffers* de 500 m, de 1,5 e 21 km entre os de 1000 m, e de 7 a 106 km entre os de 2500 m (Tabela 5).

As análises de modelos testados com as funções glm e dredge mostraram efeitos do comprimento de borda, cobertura florestal, e número de fragmentos sobre a riqueza de guildas, em escalas espaciais diferentes (Tabela 6). $BORD_{2500m-buffer}$ influenciou positivamente a riqueza de guildas, ao passo que $COBER_{500m-buffer}$ e $NFRAG_{2500m-buffer}$ apresentaram efeito negativo sobre a riqueza de guildas (Figura 2). As demais variáveis da paisagem em outras escalas espaciais não apresentaram efeitos significativos sobre as variáveis respostas.

Tabela 5. Proporção da área de cobertura florestal, número de fragmentos de floresta, e comprimento de bordas de floresta (km) em três escalas espaciais (*buffers* concêntricos de 500, 1000, e 2500 m de raio) para 20 sítios amostrais na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.

Sítios	Cobertura florestal (proporção)			Fragmentos (n)			Comprimento de bordas (km)		
	500	1000	2500	500	1000	2500	500	1000	2500
65	0,193	0,07	0,032	2	7	29	4,006	7,101	23,818
92	0,053	0,059	0,086	13	32	131	3,227	9,793	53,411
139	0,807	0,744	0,385	4	14	41	3,758	10,77	45,264
182	0,603	0,355	0,247	1	3	35	3,159	8,166	57,763
186	1	0,983	0,984	1	1	1	0	1,523	6,975
194	0,727	0,571	0,424	2	9	59	2,881	11,692	90,704
205	0,987	0,984	0,963	1	1	5	0,899	1,612	14,727
206	0,982	0,985	0,913	1	1	6	0,777	1,676	18,643
218	0,798	0,711	0,481	3	6	44	2,589	10,92	89,864
243	0,341	0,256	0,283	3	9	36	3,562	11,348	59,025
244	0,26	0,402	0,49	3	6	56	4,611	13,947	86,124
249	0,402	0,326	0,439	2	18	51	4,322	15,526	79,951
252	0,06	0,074	0,195	10	20	98	3,411	10,443	70,245
264	0,458	0,389	0,429	3	12	78	6,947	20,835	105,804
268	0,852	0,695	0,526	1	7	75	2,184	13,632	73,327
275	0,732	0,69	0,568	6	13	50	3,097	9,51	42,834
295	0,542	0,298	0,299	4	16	73	4,306	12,523	70,19
303	0,568	0,497	0,677	5	18	40	6,632	21,224	83,469
310	0,971	0,921	0,878	1	4	17	1,131	4,629	34,24
312	0,535	0,383	0,498	2	16	37	3,815	15,371	75,137

Tabela 6. Efeitos de variáveis da paisagem – comprimento de bordas florestais (BORD), cobertura florestal (COBER), e número de fragmentos florestais (NFRAG) – sobre a riqueza de guildas e dominância entre espécies nectarívoras, na região da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.

Modelos	Coefficiente (β)	95% CI	Weight (w)	z	P
Riqueza de guildas					
BORD _{2500m-buffer}	0,0000127	0,0000449 a 0,0000229	0,52	2.187	0.029
COBER _{500m-buffer}	-0,0000143	-0,0000246 a -0,000064	0,52	2.337	0.019
NFRAG _{2500m-buffer}	-0,0000212	-0,0000337 a -0,0000978	0,52	3.054	0.002

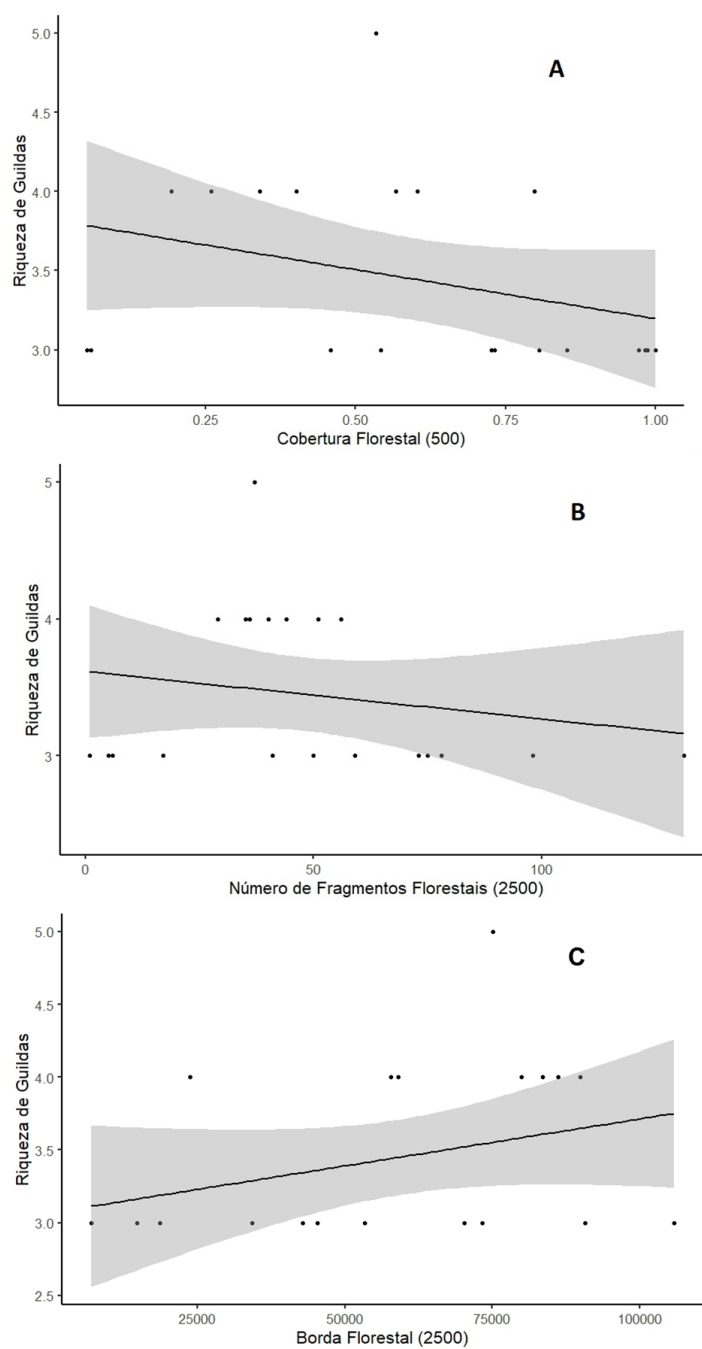


Figura 2. Variação da riqueza de guildas tróficas de morcegos filostomídeos em função da cobertura florestal (A), número de fragmentos florestais (B), e comprimento de bordas de floresta (C) na região da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.

Discussão

A metacomunidade de morcegos filostomídeos da região da Serra da Bodoquena é dominada por espécies frugívoras, as quais representam biomassa duas ordens de grandeza maior que a de espécies animalívoras ou nectarívoras, e três ordens de grandeza maior que a de insetívoras ou onívoras. Diferente das demais guildas tróficas, compostas apenas por filostomídeos, a guilda de insetívoros inclui pelo menos mais oito espécies em outras famílias – Emballonuridae, Molossidae, Vespertilionidae e Natalidae (Cáceres et al., 2007; Cunha et al., 2009; Camargo et al., 2009; Fenton et al., 1992; Fischer et al., 2022; Acero-Murcia et al., 2023). Portanto, a guilda de morcegos insetívoros foi subamostrada se considerada a ocorrência de outras famílias, uma limitação devida ao uso de redes de neblina (O'Farrell & Miller, 2003; Kuns, 2004; Williams-Guillén & Perfecto, 2011; Skalak et al., 2012; Mendes & Srbek-Araújo, 2021). A inclusão de espécies de outras famílias possivelmente levaria a representatividade da guilda de insetívoros semelhante ou maior que a encontrado para as guildas de animalívoros e nectarívoros, porém parece improvável que esse incremento possa levar a uma dominância semelhante à de morcegos frugívoros na região de estudo. Em parte, o declínio de biomassa com aumento do nível trófico deve proporcionar maior abundância de herbívoros (morcegos frugívoros e nectarívoros), comparativamente à de morcegos animalívoros e insetívoros. Dentre os herbívoros, entretanto, a guilda de nectarívoros apresentou biomassa relativamente baixa, possivelmente associada a uma baixa disponibilidade de flores quiropterófilas comparada à de frutos zoocóricos. Embora dados mais finos, como amostragem de plantas fontes de frutos e flores (e.g. Kelm et al., 2008; Munin et al., 2012; Seltzer et al., 2013), sejam importantes para entender o papel ecológico dos morcegos, em geral os resultados sustentam que, como grupo, morcegos são mais importantes como

dispersores de sementes do que como polinizadores de flores na região da Serra da Bodoquena.

A riqueza de guildas tróficas das comunidades locais de morcegos filostomídeos respondeu à perda e fragmentação florestal na região da Serra da Bodoquena, porém a abundância (em termos de biomassa) das guildas tróficas e a diversidade e a dominância entre guildas não responderam às variáveis cobertura florestal, comprimento de bordas e número de fragmentos. Esses resultados indicam efeitos diretos da fragmentação florestal sobre a riqueza de guildas tróficas de filostomídeos, e ausência de efeitos diretos sobre os demais descritores estudados. Outros fatores, diferentes do gradiente de perda e fragmentação florestal, devem portanto influenciar a variação de abundância e diversidade de guildas tróficas na região de estudo, por meio de mecanismos mais complexos que os modelos abordados aqui.

Alguns estudos encontraram efeitos negativos da fragmentação de habitat sobre a abundância de morcegos em resposta dependente da escala espacial da paisagem (De Jong, 1995; Cosson et al., 1999). Para os filostomídeos, ambientes perturbados e fragmentos florestais pequenos incorporadas à matriz podem ajudar a manter uma menor abundância de morcegos (Williams-Guillen e Perfecto, 2011). Porém, nos primeiros estágios sucessionais ou em florestas secundárias pode ocorrer aumento da abundância de filostomídeos após a fragmentação de habitats (Fenton et al., 1992; Willig et al., 2007; Heer et al., 2015). Maior tamanho corporal, alta abundância em florestas naturais, e o forrageamento em dossel aberto são características associadas a menor sensibilidade de espécies de morcegos à fragmentação florestal (Cosson et al., 1999). Outra questão importante para se avaliar é que, após a fragmentação, a abundância de morcegos pode estar associada a guilda alimentar, pois tem sido encontrada maior abundância de morcegos frugívoros e nectarívoros, e menor

abundância de animalívoros, em ambientes fragmentados (Brändel et al., 2020; Carballo-Morales, 2021). As características da matriz circundante aos fragmentos também influenciam a diversidade e composição de espécies de morcegos (Cosson et al., 1999; Bernard & Fenton, 2007; Brändel et al., 2020). No geral, os efeitos de borda estão relacionados à heterogeneidade da matriz, pois leva a diferenças pronunciadas quanto aos contrastes entre matriz e fragmentos (Meyer & Kalko, 2008). Porém, fragmentos florestais pequenos incorporados à matriz podem contribuir para o aumento da diversidade de morcegos (Williams-Guillen & Perfecto, 2011). Em paisagens fragmentadas, a riqueza é maior em manchas maiores e imersas em matriz mais heterogênea (Brändel et al., 2020). Em contraste, Montano-Centellas et al. (2015) encontraram que a riqueza de morcegos aumentou com a fragmentação, sugerindo que o distúrbio intermediário favorece a riqueza.

Em geral a abundância, riqueza e diversidade de espécies de morcegos podem apresentar respostas diferentes à fragmentação florestal em regiões distintas, possivelmente por fatores regionais diversos atuarem em conjunto com a fragmentação, entre eles características específicas das espécies, constituição da paisagem, e escala espacial avaliada (Gorresen & Willig, 2004; Meyer & Kalko 2008; Williams Guillen & Perfecto, 2010; Avila-Cabadilla et al., 2012). Além disso, os efeitos da fragmentação de habitats podem ser combinados com outros fatores, como a capacidade dos animais em explorar novos habitats, presença de elementos favoráveis na matriz, e a natureza do processo de fragmentação (Bernard & Fenton, 2007).

A abundância de filostomídeos em bordas florestais pode diferir com respeito aos hábitos alimentares, com morcegos frugívoros e nectarívoros em maior abundância e animalívoros em menor abundância. A sensibilidade a bordas florestais influencia a ocorrência das espécies no interior dos fragmentos, independentemente de outras

características como a massa corporal ou a especialização alimentar (Meyer & Kalko, 2008). A densidade de borda florestal é associada negativamente à diversidade de filostomídeos, principalmente pela ausência de espécies raras ou animalívoras, devido à escassez de presas e abrigos nas áreas de borda (Arroyo-Rodríguez et al., 2016). Em nosso estudo, o aumento da área de bordas de floresta teve efeito positivo sobre a riqueza de guildas tróficas, assim como encontrado sobre a riqueza de espécies em outras regiões (Delaval & Dominique 2006, Otálora-Ardila & López-Arévalo 2021). Esse aumento da riqueza provavelmente ocorre por áreas de borda representarem ecótonos entre ambientes contrastantes, como florestas remanescentes e áreas abertas ou de uso do solo, que facilitam a presença de espécies de morcegos com nichos distintos, como espécies essencialmente herbívoras predominantes em áreas florestais e morcegos insetívoros aéreos que podem se beneficiar de espaços abertos (Delaval & Dominique 2006, Santos et al. 2021). Por exemplo, espécies frugívoras utilizam recursos em remanescentes florestais e podem ser beneficiadas pelo aumento de plantas pioneiras zoocóricas, ao passo que morcegos insetívoros aéreos e predadores catadores podem se beneficiar de espaços livres ou baixa densidade de vegetação para encontrar e capturar presas (Marciente et al. 2015, Mendes et al. 2017, Santos et al. 2021).

A abundância de morcegos filostomídeos também está associada à guilda trófica, pois a abundância de frugívoros responde mais a cobertura florestal enquanto que a abundância de animalívoros responde mais a configuração da paisagem (borda florestal), provavelmente associada à disponibilidade de recursos (Avila-Cabadilla et al., 2012). Além disso, paisagens com menor cobertura florestal sofrem maior redução da abundância de morcegos durante a estação seca (Carvalho et al. 2023). Quanto à diversidade de morcegos, a cobertura florestal e a estação (chuvosa ou seca) são importantes fatores determinantes. O aumento da diversidade de morcegos ocorreu com

aumento da cobertura florestal medida em maior escala espacial (*buffer* de 2500 m de raio) e na estação chuvosa, provavelmente devido ao forrageamento em áreas mais amplas e à maior disponibilidade de recursos na estação úmida (Carvalho et al. 2023).

Por outro lado, os resultados mostraram que a área de cobertura florestal e o número de fragmentos de floresta afetam negativamente a riqueza de guildas tróficas de morcegos na região da Serra da Bodoquena. Em parte, esses resultados reforçam o entendimento de que paisagens predominantemente florestais podem conter menos morcegos insetívoros, ao passo que paisagens abertas com muitos fragmentos pequenos levam à redução de morcegos herbívoros. Além da possível diferença quanto a disponibilidade de recursos, o maior número de fragmentos em paisagens com pouca cobertura florestal favorece espécies cujo comportamento de forrageamento é associado a espaços abertos, mais comum entre espécies de morcegos predadores do que herbívoros (Mendes et al. 2017, Santos et al. 2020). Importante considerar que a proporção de área de bordas, variável que apresentou efeito positivo sobre a riqueza de guildas, pode ser igualmente baixa em paisagens com valores extremos do gradiente de cobertura florestal; i.e., a área de borda é baixa em paisagens fortemente florestadas assim como é baixa em paisagens com pouca cobertura e fragmentos pequenos. Portanto, o aumento da proporção de bordas em paisagens com valores intermediários de cobertura florestal pode explicar os efeitos negativos da cobertura florestal e número de fragmentos sobre a riqueza de guildas tróficas.

Os resultados mostram que apenas duas escalas espaciais tiveram respostas significativas quando avaliadas, a maior escala 2500 m ($\approx$ 1960 hectares) e a menor escala 500 m ($\approx$ 79 hectares). A abundância das espécies pode responder significativamente a uma ou mais características da paisagem, porém quando há variações na combinação de diferentes variáveis preditoras com as escalas espaciais

avaliadas (Gorresen et al. 2005). Outras variações na combinação de diferentes variáveis preditoras com escalas espaciais avaliadas, como interação entre sexo e tipo de habitat para as estações seca e chuvosa, podem mostrar diferentes efeitos (Rocha et al. 2017). Dessa maneira, estudos que abordam a multiescala espacial são importantes para retirar possíveis vieses de amostragem que poderiam resultar em falsos negativos, e para entender como os efeitos de mudanças de uso do solo em diferentes escalas diferem entre espécies de morcegos, guildas e regiões. Pode-se observar efeitos em diferentes direções dependendo do tamanho da paisagem avaliada, assim como as respostas podem variar em razão da estrutura da vegetação, da interação entre sexo e habitat, e estações seca ou chuvosa (Gorresen et al., 2005; Rocha et al., 2017; Mendes & Srбек-Araújo, 2021). Em geral, os morcegos podem responder a escala da paisagem de maneiras diferentes. Em uma escala maior eles respondem à configuração da paisagem (disponibilidade de poleiro, locais de alimentação, água, clima e perturbações antrópicas), ao passo que em uma escala menor, respondem mais à estrutura da vegetação (características ecomorfológicas e disponibilidade de presas) (Mendes et al., 2017).

Com base nos resultados, a comunidade de morcegos da Serra da Bodoquena respondem à quantidade de borda florestal. Ao avaliarmos a riqueza de guildas em diferentes escalas, o efeito positivo observado foi na maior escala avaliada (2500 metros) e sobre todas as guildas tróficas em conjunto, o que inclui diferentes espécies com diferentes características quanto aos locais de abrigo, locais e modos de forrageamento, além dos hábitos alimentares. Esse efeito pode ser devido a uma maior atividade de morcegos em bordas florestais. Em uma maior escala, as diferentes guildas tróficas de morcegos poderiam estar utilizando alguns dos recursos que surgiram devido às mudanças que os efeitos de bordas geraram, como por exemplo, ambientes mais

abertos e, portanto mais acessíveis para o forrageamento. Além disso, bordas podem ser entendidas como os ambientes com estruturas lineares, que também podem ser encontrados próximos à borda, e fornecem locais propícios para poleiro e reduzem o gasto energético de deslocamento (Lentini et al., 2012; Mendes et al., 2017).

Além dos efeitos de borda gerarem diferentes mudanças ecológicas no ambiente (Delaval & Dominique, 2002), que poderiam trazer, em alguns casos, benefícios para algumas espécies, pode-se concluir que, em nosso estudo a riqueza de guildas tenha sido positiva devido a avaliação em uma maior escala e também por ser uma avaliação de todas as guildas juntas e não apenas uma guilda trófica separada, que incluiria apenas espécies com características específicas. Além disso, alguns trabalhos sugerem que a riqueza de espécies que se movimentam na matriz pode aumentar devido a essa capacidade de se locomover nesse ambiente (Otálora-Ardila & López-Arévalo, 2021). Por outro lado, ainda na maior escala avaliada em nosso estudo, o número de fragmentos apresentou efeitos negativos para a riqueza de guildas tróficas. Diferente do encontrado por Mendes et al. (2017), onde a heterogeneidade do habitat explicou seus resultados positivos, pois diferentes manchas de habitats propiciaram uma maior disponibilidade de recursos essenciais para os morcegos.

Diferentes tipos de habitats podem interferir pouco na riqueza de morcegos, mas o que parece aumentar a riqueza é a quantidade de florestas presentes na paisagem, se considerado todos os tipos de habitat representados. Além disso, existe um percentual (47%) de floresta necessária que mantém maiores valores de riqueza (Muylaert et al., 2016). Na menor escala avaliada em nosso estudo (500 m), houve efeito negativo da cobertura florestal, o que pode estar associado a estrutura da vegetação. Devido à ecolocalização, em lugares estreitos os morcegos precisam se orientar espacialmente à procura de presas que estejam sobre ou perto da vegetação, e podem utilizá-la de fundo

como um ponto de referência para se orientar, apresentando dois diferentes comportamentos: em espaços periféricos, em que reagem ao fundo formado pela vegetação e os ecos das presas não são mascarados pela desordem gerada, ou em espaços estreitos em que os ecos acabam sendo mascarados (Schnitzler et al., 2003). Nesse caso, a cobertura florestal avaliada em uma menor escala pode não favorecer morcegos forrageadores de espaços abertos, como morcegos insetívoros aéreos que demandam ambientes propícios para voos livres à procura de alimento, pois em um ambiente com maior desordem, com a presença de árvores, galhos e folhagens, pode gerar mais gastos energéticos (Grindal & Brigham, 1999).

Conclusão

A diversidade de morcegos e de suas guildas tróficas na Serra da Bodoquena apresenta aumento em níveis intermediários de alteração da paisagem. Segundo a Hipótese do Distúrbio Intermediário, níveis intermediários de perturbações impedem a exclusão de espécies menos competitivas, pois o aumento da heterogeneidade de habitats proporcionar diversidade de nichos que levam a coexistência de mais espécies (Mackey & Currie, 2001; Roxburgh et al., 2004; Kershaw & Mallik, 2013). Um fator importante é que a área de bordas de florestas é maior em paisagens com cobertura florestal intermediária, e o comprimento de bordas mostrou efeito significativo sobre a diversidade de morcegos e guildas tróficas. Com relação aos esforços de conservação, a riqueza de guildas tróficas de morcegos responde às mudanças na paisagem de maneira diferente, então a manutenção de paisagens com maior heterogeneidade de habitats deve conter recursos essenciais para as diferentes guildas tróficas. Por exemplo, as guildas de morcegos animalívoros e nectarívoros respondem melhor à vegetação nativa enquanto

que os frugívoros respondem mais à presença de florestas secundárias, por utilizarem frutos de plantas pioneiras ou secundárias tardias (Muylaert et al., 2016). A maior quantidade de borda florestal, portanto, favoreceria espécies frugívoras. Assim, outras guildas tróficas mais sensíveis à fragmentação, como os nectarívoros, podem ser melhores indicadoras de sustentabilidade e de locais com potencial para restauração (Medellín et al. 2000; Muylaert et al., 2016).

Literatura citada

- Acero-Murcia, A. C.; Severgnini, M. R.; Fischer, E. & Provete, D. B. 2023. An evolutionary ecomorphological perspective on the assembly of a neotropical bat metacommunity. *Journal of Mammalian Evolution*, 30(3), 627-640.
- Alvares, C. A.; Stape, J. L.; Sentelhas, P. C.; Gonçalves, J. L. M. and Sparovek, G. 2014. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22, 711-728.
- Arteaga, L. L.; Aguirre, L. F. and Moya, M. I. 2006. Seed rain produced by bats and birds in forest islands in a neotropical savanna. *Biotropica* 38, 718-724.
- Arroyo-Rodríguez, V., Rojas, C., Saldaña-Vázquez, R. A., & Stoner, K. E. 2016. Landscape composition is more important than landscape configuration for phyllostomid bat assemblages in a fragmented biodiversity hotspot. *Biological Conservation*, 198, 84-92.
- Avila-Cabadilla, L. D., Sanchez-Azofeifa, G. A., Stoner, K. E., Alvarez-Anorve, M. Y., Quesada, M., & Portillo-Quintero, C. A. 2012. Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS One*, 7(4), e35228.
- Barton, K. 2018. MuMIn: multi-model inference. R Package Version 1: 4.
- Bernard, E. and Fenton, M. B. 2003. Bat mobility and roots in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. *BIOTROPICA* 35, 262-277.
- Bianconi, G. V.; Mikich, S. B. and Pedro, W. A. 2006. Movements of bats (Mammalia, Chiroptera) in Atlantic forest remnants in Southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23, 1199-1206.

- Boyles, J. G.; Cryan, P. M. McCracken and G. F.; Kunz, T. H. 2011. Economic importance of bats in agriculture. *Science* 332, 41-42.
- Brändel, S. D.; Hiller, T.; Halczok, T. K.; Kerth, G.; Page, R. A. and Tschapka, M. 2020. Consequences of fragmentation for Neotropical bats: The importance of the matrix. *Biological conservation*, 252, 108792.
- Briant, G.; Gond, V., and Laurance, S. G. 2010. Habitat fragmentation and the desiccation of forest canopies: a case study from eastern Amazonia. *Biological conservation*, 143(11), 2763-2769.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (Eds.). 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. New York, NY: Springer New York.
- Carballo-Morales, J. D., Saldaña-Vázquez, R. A., & Villalobos, F. 2021. Trophic guild and forest type explain phyllostomid bat abundance variation from human habitat disturbance. *Global Ecology and Conservation*, 25, e01425.
- Cáceres, N. C.; Bornschein, M. R.; Lopes, W. H. & Percequillo, A. R. 2007. Mammals of the Bodoquena Mountains, southwestern Brazil: an ecological and conservation analysis. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24, 426-435.
- Camargo, G.; Fischer, E.; Gonçalves, F.; Fernandes, G. & Ferreira, S. 2009. Morcegos do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Chiroptera Neotropical*, 15(1), 417-424.
- Carvalho, K. S. and Vasconcelos, H. L. 1999. Forest fragmentation in central Amazonia and its effects on litter-dwelling ants. *Biological Conservation*, 91(2-3), 151-157.

- Carvalho, W. D., Rosalino, L. M., da Silva Xavier, B., De Castro, I. J., Hilário, R., Marques, T. M., ... & Mustin, K. (2023). The relative importance of forest cover and patch-level drivers for phyllostomid bat communities in the Amazonian Savannas. *Landscape Ecology*, 38(1), 117-130.
- Cisneros, L. M.; Fagan, M. E. and Willig, M. R. 2015. Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions*, 21(5), 523-533.
- Coe, M. T. et al., 2013. Deforestation and climate feedbacks threaten the ecological integrity of south-southeastern Amazonia. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368(1619), 20120155.
- Cordeiro, L. M.; Borghezan, R. and Trajano, E. 2013. Distribuição, riqueza e conservação dos peixes troglóbios da Serra da Bodoquena, MS (Teleostei: Siluriformes). *Revista da Biologia* 10, 21-27.
- Corrêa, C.E. and Fischer, E. 2017. Bizarre *Cecropia pachystachya* (Urticaceae) hemiepiphytic growth on palms in the “Pantanal” wetland. *Braz. J. Bot* 40, 215–223.
- Cosson, J. F.; Pons, J. M. & Masson, D. 1999. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 15(4), 515-534.
- Cunha, N. L. D.; Fischer, E.; Carvalho, L. F. A. D. C. & Santos, C. F. 2009. Bats of Buraco das Araras natural reserve, southwestern Brazil. *Biota Neotropica*, 9, 189-195.
- Debinski, D. M. and Holt, R. D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation biology*, 14(2), 342-355.

- De Jong, J. 1995. Habitat use and species richness of bats in a patchy landscape. *Acta theriologica*, 40(3), 237-248.
- Delaval, M. & Charles-Dominique, P. 2006. Edge effects on frugivorous and nectarivorous bat communities in a neotropical primary forest in French Guiana. *Revue d'écologie*, 61(4), 343-352.
- Dormann, C. F.; Elith, J.; Bacher, S.; Buchmann, C.; Carl, G.; Carré, G.; García Marquéz, J. R.; Gruber, B.; Lafourcade, B.; Leitão, P. J.; Münkemüller, T.; McClean, C.; Osborne, P. E.; Reineking, B.; Schröder, B.; Skidmore, A.K.; Zurell, D. and Lautenbach, S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 027-046.
- Eriksson, A.; Filion, A.; Labruna, M. B.; Muñoz-Leal, S.; Poulin, R.; Fischer, E. and Gracioli, G. 2023. Effects of forest loss and fragmentation on bat-ectoparasite interactions. *Parasitology Research* 122, 1391-1402.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515.
- Fenton, M. B.; Acharya, L.; Audet, D.; Hickey, M. B. C.; Merriman, C.; Obrist, M. K., ... & Adkins, B. 1992. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. *Biotropica*, 440-446.
- Fischer, E.; Eriksson, A.; Francisco, A. L.; Pulchério-Leite, A.; Santos, C. F.; Gonçalves, F., ... & Munin, R. L. 2022. Morcegos da Bacia do Alto Paraguai: Revisão da fauna e distribuição de registros. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais*, 17(3), 585-687.
- Fleming, T. H.; Geiselman, C. and Kress, W. J. 2009. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. *Annals of botany* 104, 1017-1043.

- Fowler, H. G.; Silva, C. A. and Venticinque, E. 1993. Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in central Amazonia: forest edge vs. understory. *Revista de Biologia Tropical*, 41(3A), 755-760.
- Galipaud, M.; Gillingham, M. A. & Dechaume-Moncharmont, F. X. 2017. A farewell to the sum of Akaike weights: The benefits of alternative metrics for variable importance estimations in model selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(12), 1668-1678.
- Grindal, S. D. & Brigham, R. M. 1999. Impacts of forest harvesting on habitat use by foraging insectivorous bats at different spatial scales. *Ecoscience*, 6(1), 25-34.
- Gnocchi, A. P.; Huber, S. and Srbek-Araujo, A. C. 2019. Diet in a bat assemblage in Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Tropical Ecology* 60, 389-404.
- Gnocchi, A. P.; Huber, S. and Srbek-Araujo, A. C. 2019. Diet in a bat assemblage in Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Tropical Ecology* 60, 389-404.
- Gonçalves, F.; Fischer, E. and Dirzo, R. 2017. Forest conversion to cattle ranching differentially affects taxonomic and functional groups of neotropical bats. *Biological Conservation* 210, 343-348.
- Gorchov, D.L; Cornejo, F.; Ascorra, C. and Jaramillo, M. 1993. The role of seed dispersal in the natural regeneration of rain forest after strip-cutting in the Peruvian Amazon. *Vegetatio* 107, 339-349.
- Gorresen, P. M. and Willig, M. R. 2004. Landscape responses of bats to habitat fragmentation in Atlantic forest of Paraguay. *Journal of Mammalogy*, 85(4), 688-697.
- Haarsma, A. J. 2008. Manual for assessment of reproductive status, age and health in European Vespertilionid bats. Electronic publication, version, 2.

- Haddad, N. M.; Brudvig, L. A.; Clobert, J. et al. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1, 1500052.
- Hammer, O.; Harper, D. A.T. and Ryan, P. D. 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4:1.
- Hending, D.; Randrianarison, H.; Andriamavosoloarisoa, N. N.; Ranohatra-Hending, C.; Cotton, S., Holderied, M. and McCabe, G. 2024. Effects of forest fragmentation on the dietary ecology and activity of a nocturnal lemur community in North West Madagascar. *American Journal of Primatology*, 86(1), e23569.
- Henle, K.; Davies, K. F.; Kleyer, M.; Margules, C. and Settele, J. 2004. Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity & Conservation*, 13, 207-251.
- Henry, M.; Pons, J. M. and Cosson, J. F. 2007. Foraging behaviour of a frugivorous bat helps bridge landscape connectivity and ecological processes in a fragmented rainforest. *Journal of Animal Ecology*, 76(4), 801-813.
- ICMBio. 2013. Parque Nacional Serra da Bodoquena - Plano de Manejo.
- Justo, L. J. E. C. 2000. Fosfato da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul.
- Kalka, M. B.; Smith, A.R. and Kalko, E. K. 2008. Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science* 320, 71-71.
- Kershaw, H. M. & Mallik, A. U. 2013. Predicting plant diversity response to disturbance: applicability of the intermediate disturbance hypothesis and mass ratio hypothesis. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 32(6), 383-395.
- Kunz, T. H. 1982. Roosting ecology of bats. *Ecology of bats*, 1-55.
- Laurance, S. G. 2004. Responses of understory rain forest birds to road edges in central Amazonia. *Ecological applications*, 14(5), 1344-1357.
- Laurance, W. F.; Camargo, J. L. et al., 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological conservation*, 144(1), 56-67.

- Lentini, P. E.; Gibbons, P.; Fischer, J.; Law, B.; Hanspach, J. & Martin, T. G. 2012. Bats in a farming landscape benefit from linear remnants and unimproved pastures. *PloS one*, 7(11), e48201.
- Lindenmayer, D. B.; Cunningham, R. B. and Pope, M. L. 1999. A large-scale “experiment” to examine the effects of landscape context and habitat fragmentation on mammals. *Biological conservation*, 88(3), 387-403.
- Lino, A.; Ferreira, E.; Fonseca, C.; Fischer, E. and Ramos-Pereira, M. J. 2021. Species-genetic diversity correlation in phyllostomid bats of the Bodoquena plateau, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 30, 403-429.
- Lino, A.; Ferreira, E.; Fonseca, C.; Fischer, E. and Ramos-Pereira, M. J. 2021. Species-genetic diversity correlation in phyllostomid bats of the Bodoquena plateau, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 30, 403-429.
- Luther, D. A.; Cooper, W. J.; Wolfe, J. D.; Bierregaard Jr, R. O.; Gonzalez, A. and Lovejoy, T. E. 2020. Tropical forest fragmentation and isolation: Is community decay a random process?. *Global Ecology and Conservation*, 23, e01168.
- Magurran, A. E. 2021. Measuring biological diversity. *Current Biology*, 31(19), R1174-R1177.
- Marciente, R.; Bobrowiec, P. E. D. & Magnusson, W. E. 2015. Ground-vegetation clutter affects phyllostomid bat assemblage structure in lowland Amazonian forest. *PLoS One*, 10(6), e0129560.
- McGarigal, K. and Cushman, S. A.; Ene, E. 2012. FRAGSTATS v4: Spatial pattern analysis program for categorical and continuous maps. University of Massachusetts, Amherst. Disponível em: <http://www.umass.edu/landeco/research/frags tats/frags tats.html>

- Medellín, R. A. and Gaona, O. 1999. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, México. *Biotropica* 31, 478-485.
- Mendes, E. S.; Fonseca, C.; Marques, S. F.; Maia, D. & Ramos Pereira, M. J. 2017. Bat richness and activity in heterogeneous landscapes: guild-specific and scale-dependent?. *Landscape ecology*, 32, 295-311.
- Mendes, P. & Srbek-Araujo, A. C. 2021. Effects of land-use changes on Brazilian bats: a review of current knowledge. *Mammal Review*, 51(1), 127-142.
- Meyer, C. F.; Fründ, J.; Lizano, W. P. and Kalko, E. K. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 381-391.
- Meyer, C. F. & Kalko, E. K. 2008. Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1711-1726.
- Meyer, C. F.; Struebig, M. J., and Willig, M. R. 2016. Responses of tropical bats to habitat fragmentation, logging, and deforestation. in: Voigt C. C. and Kingston, T. *Bats in the Anthropocene: conservation of bats in a changing world*, 63-103.
- Muscarella, R. and Fleming, T. H. 2007. O The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biol. Rev.* 82, 573-590.
- Muylaert, R. L.; Stevens, R. D. & Ribeiro, M. C. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado-forest landscapes. *Ecological Applications*, 26(6), 1854-1867.
- O'Farrell, M. J. & Miller, B. W. 2003. Application of Acoustic Survey Methods for Inventorying Free-flying, Non-phyllostomid Bats in Belize. *Journal of Belizean Affairs*, 5, 46-59.

- Oliveira, A. K. M.; Fernandes, V.; Garnés, S. J. A. and Santos, C. R. B. 2009. Avaliação da perda da vegetação arbórea nativa na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, por meio de sensoriamento remoto. *R. R. A. E. GA*, Curitiba 17, 43-52.
- Otalora-Ardila, A. & Lopez-Arevalo, H. F. 2021. Effect of the matrix-edge-forest interior gradient on the phyllostomid bats assemblage in sub-Andean forest fragments. *Caldasia*, Bogotá, v. 43, n. 2, p. 274-285.
- Pardini, R. 2004. Effects of forest fragmentation on small mammals in an Atlantic Forest landscape. *Biodiversity & Conservation*, 13, 2567-2586.
- Pfeifer, M. et al., 2017. Creation of forest edges has a global impact on forest vertebrates. *Nature*, 551(7679), 187-191.
- Pinto, N. and Keitt, T. H. 2008. Scale-dependent responses to forest cover displayed by frugivore bats. *Oikos*, 117(11), 1725-1731.
- Püttker, T. et al., 2020. Indirect effects of habitat loss via habitat fragmentation: A cross-taxa analysis of forest-dependent species. *Biological Conservation*, 241, 108368.
- Quesada, M.; Stoner, K. E.; Rosas-Guerrero, V.; Palacios-Guevara, C. and Lobo, J. A. 2003. Effects of habitat disruption on the activity of nectarivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a dry tropical forest: implications for the reproductive success of the neotropical tree *Ceiba grandiflora*. *Oecologia* 135, 400-406.
- Ramírez-Fráncel, L. A., García-Herrera, L. V., Losada-Prado, S., Reinoso-Flórez, G., Sánchez-Hernández, A., Estrada-Villegas, S., & Guevara, G. (2022). *Bats and their vital ecosystem services: a global review*, *Integr. Zool.*, 17, 2–23.

- Richard-Hansen, C.; Vié, J. C. and de Thoisy, B. 2000. Translocation of red howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in French Guiana. *Biological Conservation*, 93(2), 247-253.
- Rocha, R. et al., 2017. Consequences of a large-scale fragmentation experiment for Neotropical bats: disentangling the relative importance of local and landscape-scale effects. *Landscape Ecology*, 32, 31-45.
- Royston, P. 1995. Remark AS R94: A remark on Algorithm AS 181: The W test for Normality. *Applied Statistics*, 44, 547-551.
- Roxburgh, S. H.; Shea, K. & Wilson, J. B. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 85(2), 359-371.
- Russo, D.; Cistrone, L.; Jones, G. and Mazzoleni, S. 2004. Roost selection by barbastelle bats (*Barbastella barbastellus*, Chiroptera: Vespertilionidae) in beech woodlands of central Italy: consequences for conservation. *Biological Conservation* 117, 73-81.
- Sallun Filho, W. and Karmann, I. 2007. Geomorphological map of the Serra da Bodoquena karst, west-central Brazil. *Journal of Maps* 3, 282-295.
- Sallun Filho, W. and Karmann, I.; Lobo, H. A. S. 2010. Cavernas na Serra da Bodoquena. *O Carste* 22, 27-33.
- Sampaio, E. M.; Kalko, E. K.; Bernard, E.; Rodríguez-Herrera, B. and Handley, C. O. 2003. A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical fauna and environment*, 38(1), 17-31.
- Santos, C. F.; Teixeira, R. C.; Raizer, J. & Fischer, E. 2021. Post-fire phyllostomid assemblages in forest patches of the Pantanal wetland. *Mammalia*, 85(2), 155-158.

- Silva, I.; Rocha, R.; López-Baucells, A.; Farneda, F. Z. and Meyer, C. F. 2020. Effects of forest fragmentation on the vertical stratification of neotropical bats. *Diversity* 12, 67.
- Schnitzler, H. U.; Moss, C. F. & Denzinger, A. 2003. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(8), 386-394.
- Skalak, S. L.; Sherwin, R. E. & Brigham, R. M. 2012. Sampling period, size and duration influence measures of bat species richness from acoustic surveys. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), 490-502.
- Stouffer, P. C. 2020. Birds in fragmented Amazonian rainforest: Lessons from 40 years at the Biological Dynamics of Forest Fragments Project. *The Condor*, 122(3), duaa005.
- Stouffer, P. C.; Strong, C. and Naka, L. N. 2009. Twenty years of understorey bird extinctions from Amazonian rain forest fragments: consistent trends and landscape-mediated dynamics. *Diversity and distributions*, 15(1), 88-97.
- Teckentrup, L.; Kramer-Schadt, S. and Jeltsch, F. 2019. The risk of ignoring fear: Underestimating the effects of habitat loss and fragmentation on biodiversity. *Landscape ecology*, 34(12), 2851-2868.
- Wade, T. G.; Riitters, K. H.; Wickham, J. D. and Jones, K. B. 2003. Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology*, 7(2).
- Williams-Guillén, K.; Perfecto, I. and Vandermeer, J. 2008. Bats limit insects in a neotropical agroforestry system. *Science* 320, 70-70.
- Williams-Guillén, K., & Perfecto, I. 2011. Ensemble composition and activity levels of insectivorous bats in response to management intensification in coffee agroforestry systems. *PLoS One*, 6(1), e16502.

- Brändel, S. D., Hiller, T., Halczok, T. K., Kerth, G., Page, R. A., & Tschapka, M. 2020. Consequences of fragmentation for Neotropical bats: The importance of the matrix. *Biological Conservation*, 252, 108792.
- Bernard, E., & Fenton, M. B. 2007. Bats in a fragmented landscape: species composition, diversity and habitat interactions in savannas of Santarém, Central Amazonia, Brazil. *Biological Conservation*, 134(3), 332-343.
- Montano-Centellas, F., Moya, M. I., Aguirre, L. F., Galeón, R., Palabral, O., Hurtado, R., ... & Tordoya, J. 2015. Community and species-level responses of phyllostomid bats to a disturbance gradient in the tropical Andes. *Acta Oecologica*, 62, 10-17.
- Meyer, C. F., & Kalko, E. K. 2008. Assemblage-level responses of phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model system. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1711-1726.
- Williams-Guillén, K., & Perfecto, I. 2011. Ensemble composition and activity levels of insectivorous bats in response to management intensification in coffee agroforestry systems. *PLoS One*, 6(1), e16502.