

**UNIVERSIDADE DO EXTREMO SUL CATARINENSE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS**

KAROLAINE PORTO SUPI

**VARIAÇÃO VERTICAL NOS PADRÕES DE INTERAÇÕES ENTRE MORCEGOS
FRUGÍVOROS (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) E PLANTAS, EM AMBIENTE DE
MATA ATLÂNTICA, NO SUL DO BRASIL**

CRICIÚMA

2023

KAROLAINE PORTO SUPI

**VARIAÇÃO VERTICAL NOS PADRÕES DE INTERAÇÕES ENTRE MORCEGOS
FRUGÍVOROS (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) E PLANTAS, EM AMBIENTE DE
MATA ATLÂNTICA, NO SUL DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais da Universidade do Extremo Sul Catarinense – UNESC, como requisito parcial para a obtenção do título de mestre em Ciências Ambientais.

Orientador: Prof. Dr. Fernando Carvalho

Coorientadora: Prof. Dra. Thais Bastos Zanata

CRICIÚMA

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação

S959v Supi, Karolaine Porto.

Variação vertical nos padrões de interações entre morcegos frugívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) e plantas, em ambiente de Mata Atlântica, no sul do Brasil / Karolaine Porto Supi. - 2023.

48 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade do Extremo Sul Catarinense, Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, Criciúma, 2023.

Orientação: Fernando Carvalho.

Coorientação: Thais Bastos Zanata.

1. Relação animal-planta. 2. Morcegos. 3. Quirópteros. 4. animais frugívoros. 5. Sementes - Dispersão. I. Título.

CDD 23. ed. 577.8

Bibliotecária Eliziane de Lucca Alosilla - CRB 14/1101

Biblioteca Central Prof. Eurico Back - UNESC



PARECER

Os membros da Comissão Examinadora homologada pelo Colegiado de Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais reuniram-se para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado apresentada pela candidata **KAROLAINE PORTO SUPI**, sob o título: **“VARIÇÃO VERTICAL NOS PADRÕES DE INTERAÇÕES ENTRE MORCEGOS FRUGÍVOROS (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE) E PLANTAS, EM AMBIENTE DE MATA ATLÂNTICA, NO SUL DO BRASIL”**, para obtenção do grau de **MESTRE EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS** no Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais da Universidade do Extremo Sul Catarinense – UNESC. Após haver analisado o referido trabalho e arguido a candidata, os membros são de parecer pela **“APROVAÇÃO”** da Dissertação.

Criciúma/SC, 28 de fevereiro de 2023.

Prof. Dr. Jeferson Bugoni
Segundo Examinador

Profa. Dra. Birgit Harter Marques
Primeiro Examinador

Prof. Dr. Fernando Carvalho
Presidente da Comissão e Orientador

Dedico este trabalho aos meus familiares e amigos (as). Em especial, a minha avó Conceição Aparecida, por estender sua mão amiga sempre que necessário e por sua dedicação e amor ao me encorajar a sonhar e conquistar meus objetivos.

AGRADECIMENTOS

Ao longo destes dois anos de mestrado, inúmeras pessoas tiveram grande importância para a conclusão desta etapa, para as quais, gostaria de deixar meus agradecimentos. Gostaria de agradecer ao meu orientador Dr. Fernando Carvalho, por todas as oportunidades e ensinamentos concedidos em minha jornada acadêmica, pelo fornecimento dos dados para execução deste trabalho, assim como, por sua confiança e aceitação neste desafio. Agradeço também por toda a ajuda concedida e por ter contribuído com o aumento do meu amor e admiração pelos morcegos, conseqüentemente, por desencadear um forte compromisso com a conservação e divulgação do conhecimento sobre este grupo. Nossos momentos de descontrações e risadas foram importantes, assim como os de puxões de orelha. Sem dúvida terei muitas histórias e lembranças dessa jornada. Obrigada!

A minha coorientadora Dra. Thais Bastos Zanata, por toda a ajuda dada ao longo de todo o mestrado. Obrigada pela confiança depositada no trabalho, pela paciência e por prontamente me ajudar sempre que a procurei (e foram muitas vezes, hein). Ao longo das nossas conversas, seja para resolver os perrengues do estudo ou para esvaziar a mente caótica de uma estudante de pós-graduação, você me mostrou que além de ser excelente no que faz, você é extremamente ética e humana. Eu te admiro muito e serei eternamente grata pelos conselhos e ensinamentos.

Aos professores Jeferson Vizentin-Bugoni, Pietro K. Maruyama, Camila S. Souza e Pedro J. Bergamo, responsáveis pela disciplina que cursei no Programa de Pós-graduação da Universidade Federal do Rio Grande do Sul - UFRGS, intitulada "Tópicos Especiais Aplicados à Ecologia III - Redes de interações planta-animal: padrões e processos". Cheguei nessa disciplina como um livro com páginas em branco e sai dela com muitas páginas preenchidas e mais, com capacidade para escrever em minhas próprias páginas. Todos os ensinamentos e todas as trocas de experiências foram imprescindíveis para minha formação e para o desenvolvimento e conclusão dessa dissertação. Vocês são incríveis!

A todos os colegas do LABZEV e do LABECO, pelas conversas, apoio, risadas e cafés. Em especial a Luana da Silva Biz, Daniela Aparecida Savariz Bôlla e Viviane Monttin. Sou grata por nosso aprendizado e crescimento, pelas risadas e histórias compartilhadas. Entretanto, a Daniela e Viviane, faço um agradecimento especial, pois

elas junto ao Fernando, despenderam esforço para obtenção dos dados dessa pesquisa. Fernando e Viviane estiveram presentes nos campos coletando todos os dados e Daniela foi a responsável pela primeira triagem e identificação das amostras fecais. Sem dúvidas, vocês foram muito importantes para realização dessa pesquisa.

A todos meus familiares e amigos, em especial minha avó Conceição Aparecida de Campos Supi, meu pai Claudemar de Campos Supi, minha madrastra Veridiane Homem Pereira, meu irmão Guilherme Porto Supi e minhas amigas, Aline Delavechia Rodrigues e Gisele Delavechia Rodrigues, obrigada por sempre estarem presentes em minha vida facilitando esse processo, me ouvindo, dando apoio e força. Amo muito vocês!

Ao ser humano incrível que a vida me apresentou, Roberto Leonan Morim Novaes, mais conhecido como Morcegos do Brasil (piada interna), nenhuma palavra serve para demonstrar toda a gratidão que sinto por você! Meu coração sorri só de pensar na sorte que foi contar com você ao longo desse caminho. Te agradeço por cuidar de mim ao longo dessa trajetória nada fácil, por escutar as minhas lamentações, por dar os melhores conselhos, por mover mundos para me fazer desfocar completamente do caos quando necessário, por me fazer acreditar em mim mesma e por me estender a sua mão, principalmente nos dias mais difíceis. Teu apoio foi essencial para finalização deste trabalho. Amo você!

Agradeço a CAPES pela bolsa de estudos concedida entre os anos de 2021 e 2023. O presente trabalho só pode ser realizado com apoio concedido pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Por fim, a Fundação Grupo O Boticário de Proteção à Natureza, pela permissão para realização do trabalho dentro da área da RNSM, e pelo apoio logístico e financeiro (0105_2012_PR) fornecidos ao estudo.

RESUMO

O conhecimento sobre as interações entre morcegos e plantas em florestas tropicais e subtropicais está restrito a dados coletados no sub-bosque. Neste contexto, buscamos avaliar a similaridade e dissimilaridade na assembleia de morcegos frugívoros, plantas e suas interações em redes de dispersão de sementes ao longo de diferentes estratos florestais, em um ambiente conservado de Mata Atlântica. O estudo foi realizado na Reserva Particular do Patrimônio Natural Salto Morato (RNSM), situada no município de Guaraqueçaba, Paraná. Foram realizadas amostragens mensalmente entre setembro de 2013 e agosto de 2014. Em cada noite foram instaladas 18 redes de neblina, seis redes em cada estrato florestal (sub-bosque, sub-dossel e dossel). Para determinação das interações, coletamos amostras de fezes dos animais capturados, sendo as sementes triadas e identificadas ao menor nível taxonômico possível. Para analisar a ocorrência de variação na estrutura das redes, compilamos as interações registradas entre morcegos frugívoros e plantas em matrizes ponderadas para cada estrato florestal, assim como, para os três estratos unificados. Para descrever a estrutura das redes, utilizamos sete métricas: tamanho da rede, número de interações, assimetria da rede, conectância (C), especialização (H_2'), aninhamento (WNODF) e modularidade (Q_w). Também calculamos métricas em nível de espécie: grau normalizado, especialização (d') e força de interação. Para avaliar diferença nas métricas em nível de espécie, utilizamos o teste de ANOVA ou *Kruskal-Wallis*, dependendo da distribuição das variáveis resposta. Em seguida, para determinar se houve diferença nas métricas entre os estratos, realizamos comparações múltiplas com o teste *post-hoc* de Tukey ou Dunn Test. Para identificar dissimilaridades nas interações entre os estratos, calculamos a diversidade beta de interações. Adicionalmente, para avaliar a completude da amostragem, utilizamos o estimador Chao1. A rede do dossel apresentou menor tamanho, número de interações e conectância e maior especialização e modularidade quando comparada às redes do sub-dossel e sub-bosque. Por sua vez, a rede do sub-bosque apresentou maior tamanho, número de interações, assimetria e aninhamento, quando comparada ao dossel e sub-dossel. A rede unificando os três estratos teve maior tamanho e número de interações e apresentou valores intermediários de conectância, especialização, aninhamento e modularidade. Para as métricas em nível de espécie, não houve diferença para os morcegos. Entretanto, para as plantas, o nível de especialização

variou entre os estratos. Para a diversidade beta de interações, todas as comparações de pares mostraram alta dissimilaridade de interação. No entanto, comparações entre estratos superiores, apresentaram menor dissimilaridade, quando comparados ao estrato inferior. Nossos resultados indicam que amostragens restritas a uma unidade espacial, como por exemplo, ao sub-bosque, representam apenas uma parcela dos padrões de interações entre morcegos e plantas. Essa característica deve-se à diferença na ocorrência e abundância de espécies ao longo da estratificação vertical. Portanto, ao estudar regiões tropicais, para detectar e quantificar as interações e revelar seus processos subjacentes, estudos futuros devem considerar a estrutura vertical das florestas.

Palavras-chave: Dispersão de Sementes, Frugivoria, Reserva Natural Salto Morato, *Piper*, *Salanum*.

ABSTRACT

Knowledge about interactions between bats and plants in tropical and subtropical forests is restricted to data collected in the understory. In this context, we sought to evaluate the similarity and dissimilarity in the assemblage of fruit bats, plants and their interactions in seed dispersal networks along different forest strata, in a conserved environment of the Atlantic Forest. The study was carried out in the Salto Morato Private Natural Heritage Reserve (RNSM), located in the municipality of Guarçouba, Paraná. Samplings were carried out monthly between september 2013 and august 2014. Each night, 18 mist nets were installed, six nets in each forest stratum (understory, sub-canopy and canopy). To determine the interactions, we collected feces samples from the captured animals, and the seeds were screened and identified at the lowest possible taxonomic level. To analyze whether there is variation in the structure of the networks, we compiled the recorded interactions between fruit bats and plants in weighted matrices for each forest stratum, as well as for the three unified strata. To describe the structure of networks, we used seven metrics: network size, number of interactions, network asymmetry, connectance (C), specialization (H_2'), weighted nestedness (WNODF), and modularity (Q_w). We also compute species-level metrics: normalized degree, specialization (d') and strength. To assess whether there is a difference in the metrics at the species level, we used the ANOVA test or *Kruskal-Wallis*, depending on the distribution of response variables. Right away, to determine whether there was a difference in metrics between strata, we performed multiple comparisons with the test *after this* by Tukey or Dunn Test. To identify similarities and dissimilarities in interactions between strata, we calculated the beta diversity of interactions. Additionally, to assess the completeness of the sample, we used the Chao1 estimator. The canopy network showed smaller size, number of interactions and connectance and greater specialization and modularity when compared to the sub-canopy and understory networks. In turn, the understory net presented greater size, number of interactions, asymmetry and nestedness, when compared to the canopy and sub-canopy. The network unifying the three strata had the largest size and number of interactions and presented intermediate values of connectance, specialization, nestedness and modularity. For species-level metrics, there was no difference for bats. However, for plants, the level of specialization varied between strata. For the beta

diversity of interactions, all pairwise comparisons showed high interaction dissimilarity. However, comparisons between upper strata showed less dissimilarity when compared to the lower strata. Our results indicate that samples restricted to a spatial unit, such as the understory, represent only a portion of the patterns of interactions between bats and plants. This characteristic is due to the difference in the occurrence and abundance of species along the vertical stratification. Therefore, when studying tropical regions, to detect and quantify interactions and reveal their underlying processes, future studies must consider the vertical structure of forests.

Keywords: Seed dispersal, Frugivory, Salto Morato Nature Reserve, *Piper*, *Salanum*.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa de localização da Reserva Natural Salto Morato (F), litoral norte do estado do Paraná, sul do Brasil.....20
- Figura 2.** Estrutura geral da vegetação de Floresta Ombrófila Densa presente nos pontos de amostragem de morcegos com redes de neblina elevadas desde o sub-bosque (altura de 3 m) até o dossel (altura superior a 10 m), no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil.....21
- Figura 3.** Fotografias elucidando o protocolo para amostragem de morcegos, no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil. a) morcego sendo retirado da rede, b) paisagem; c) identificação taxonômica, obtenção de dados morfológicos e anilhamento, d) coleta de fezes, e e) soltura.....22
- Figura 4.** Rede de dispersão de sementes entre morcegos frugívoros e plantas com dados de amostragem unificados de três estratos florestais (sub-bosque + sub-dossel + dossel) no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil. As cores dos vértices das espécies de plantas indicam os estratos florestais de registro. As espécies de morcegos foram capturadas em todos os estratos, com exceção de *Vampyressa pussilla* (Wagner, 1843), restrita ao dossel e sub-dossel. Morcegos frugívoros presentes na rede: Sl = *Sturnira liliium* (É. Geoffroy, 1810), Cp = *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758), St = *Sturnira tildae* de la Torre, 1959, Ac = *Artibeus cinereus* (Gervais, 1856), Ao = *Artibeus obscurus* (Schinz, 1821), Af = *Artibeus fimbriatus* Gray, 1838, Vp = *Vampyressa pussilla* (Wagner, 1843), Pr = *Platyrrhinus recifinus* (Thomas, 1901) e Al = *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818).29
- Figura 5.** Redes de dispersão de sementes entre morcegos frugívoros e plantas ao longo de três estratos florestais (sub-bosque, sub-dossel e dossel) no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil. Onde as cores dos vértices das espécies de plantas indicam os estratos florestais de registro. Morcegos frugívoros presentes na rede: Sl = *Sturnira liliium* (É. Geoffroy, 1810), Cp = *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758), St = *Sturnira tildae* de la Torre, 1959, Ac = *Artibeus cinereus* (Gervais, 1856), Ao = *Artibeus obscurus* (Schinz, 1821), Af = *Artibeus fimbriatus* Gray, 1838, Vp = *Vampyressa pusilla* (Wagner, 1843), Pr = *Platyrrhinus recifinus* (Thomas, 1901), Al = *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818).30

Figura 6. Variação dos valores de métricas de espécie, grau normalizado (a), especialização (d') (b) e força da espécie (c), para morcegos frugívoros e morfotipos de plantas, no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$31

Figura 7. Diversidade única e compartilhada entre os diferentes estratos florestais (sub-bosque, sub-dossel e dossel) de (a) espécies de morcegos, (b) espécies de plantas e (c) pares de interações em rede morcego-fruto no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná.....33

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Métricas de rede entre morcegos frugívoros e plantas analisando separadamente três estratos florestais (dossel, sub-dossel e sub-bosque) e dados de amostragem unificados (dossel + sub-dossel + sub-bosque) no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil. P-valor obtido utilizando "r2dtable": ***p < 0.001; **p < 0.01.	27
Tabela 2. Beta diversidade de interações entre morcegos frugívoros e plantas entre três estratos florestais (sub-bosque, 3 m; sub-dossel, 4 a 8 m; dossel, superior a 10 m), no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil, onde: β_{OS} = rearranjo de interações; β_{ST} = substituição de espécies; β_{WN} = beta diversidade de interações.....	32

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	14
2 OBJETIVOS	18
2.1 Objetivo geral	18
2.2 Objetivos específicos	18
3 MATERIAIS E MÉTODOS	19
3.1 Área de estudo	19
3.2 Protocolo para amostragem de morcegos.....	20
3.3 Protocolo para estudo da dieta.....	23
3.4 Análise dos dados	23
4 RESULTADOS	27
5 DISCUSSÃO	34
6 CONCLUSÃO	41
7 REFERÊNCIAS	42

1 INTRODUÇÃO

A estrutura e o funcionamento das comunidades biológicas são influenciados, dentre outros fatores, pelas interações que as espécies estabelecem dentro dos ecossistemas (KREMEN, 2005; BASCOMPTE & JORDANO, 2007; THOMPSON, 2009; MEDEIROS *et al.*, 2018). Essas interações, quando desenvolvidas de forma mutualística, como no exemplo das interações entre morcegos e plantas frutíferas, no nível das comunidades podem formar redes complexas e possuem papel fundamental para a conservação e restauração dos ecossistemas e sua biodiversidade (MELLO *et al.*, 2011a; MENKE; BOHNING-GAESE; SCHLEUNING, 2012; LAURINDO *et al.*, 2019). Nesta perspectiva, a ecologia vem se beneficiando do uso da abordagem de redes ecológicas para detectar padrões de interações neste sistema altamente diverso e compreender seus processos subjacentes (MELLO *et al.*, 2011a; DORMANN; FRUND; SCHAEFER, 2017, LAURINDO *et al.*, 2019). Recentemente, análises de redes ecológicas contribuíram com a classificação do nível de especialização das interações, com o entendimento da influência de variações temporais, de fatores morfológicos, comportamentais e da perda de espécies na estrutura e organização das redes (MELLO *et al.*, 2011a; MELLO *et al.*, 2011b; ZAPATA-MESA; MONTOYA-BUSTAMANTE; MURILLO-GARCÍA, 2017; LAURINDO *et al.*, 2019; VELÁSQUEZ-ROA; MURILLO-GARCÍA, 2019; HEMPRICH-BENNETT *et al.*, 2020; LAURINDO *et al.*, 2020).

Na região neotropical, as redes morcego-fruto inicialmente mostraram-se altamente aninhadas - morcegos com dietas restritas parecem se alimentar de um subconjunto de plantas consumidas por morcegos com dietas amplas (MELLO *et al.*, 2011a; LAURINDO; GREGORIN; TAVARES, 2017). No entanto, trabalhos mais recentes, evidenciaram altos níveis de modularidade e especialização complementar nesse sistema (ZAPATA-MESA; MONTOYA-BUSTAMANTE; MURILLO-GARCÍA, 2017; CASTAÑO; CARRANZA; PÉREZ-TORRES, 2018; LAURINDO *et al.*, 2019). Sendo assim, as preferências alimentares das espécies de morcegos por *taxa* centrais de plantas, provavelmente desempenham papel decisivo na formação de módulos neste sistema, pois resultam em subconjuntos de espécies interagindo mais entre si do que com outras espécies dentro da rede (BASCOMPTE & JORDANO, 2014; LAURINDO *et al.*, 2019). Já os altos valores de especialização complementar

observados, sugerem estreita partição de nicho trófico entre espécies de morcegos, o que poderia diminuir a competição interespecífica e favorecer a coexistência de múltiplas espécies em cada assembleia (MARINHO-FILHO, 1991; ZAPATA-MESA; MONTOYA-BUSTAMANTE; MURILLO-GARCÍA, 2017) Além disso, as redes morcego-fruto ainda apresentam altos níveis de robustez à extinção de plantas, indicando que maioria das plantas permanece mesmo na ausência de seus principais mutualistas (MELLO *et al.*, 2011a; ZAPATA-MESA; MONTOYA-BUSTAMANTE; MURILLO-GARCÍA, 2017). Tais características das redes implicam em maior flexibilidade comportamental dos grupos e podem conferir resiliência a alterações ambientais (BASCOMPTE *et al.*, 2003; BASCOMPTE & JORDANO, 2006; BASCOMPTE & JORDANO, 2014).

No entanto, por questões logísticas, as análises de redes de interações morcegos-fruto foram produzidas com dados coletados a partir de amostragens restritas ao nível do sub-bosque, portanto, em até três metros a partir do nível do solo (MELLO *et al.*, 2011a; MELLO *et al.*, 2011b; MELLO *et al.*, 2015; LAURINDO; GREGORIN; TAVARES, 2017; ZAPATA-MESA; MONTOYA-BUSTAMANTE; MURILLO-GARCÍA, 2017; CASTAÑO; CARRANZA; PÉREZ-TORRES, 2018; LAURINDO *et al.*, 2019; MELLO *et al.*, 2019; VELÁSQUEZ-ROA; MURILLO-GARCÍA, 2019; HEMPRICH-BENNETT *et al.*, 2020; LAURINDO *et al.*, 2020). Sendo assim, sabe-se pouco se tais padrões de interação também serão observados ao ampliar a amostragem ao longo de diferentes estratos florestais (THIEL *et al.*, 2021). Os poucos estudos que utilizaram dados obtidos em diferentes estratos, sugerem ocorrência de variação no tipo de recursos utilizados nestes ambientes, o que pode indicar que as redes de interações entre plantas e morcegos acima do sub-bosque, ainda não são totalmente compreendidas (p. ex. REX *et al.*, 2011; THIEL *et al.*, 2021). Ademais, o possível viés gerado pela amostragem restrita a estratos inferiores pode afetar a descrição dos padrões de interações por subestimar a riqueza e abundância das espécies de morcegos e plantas, levando a conclusões equivocadas sobre o sistema (BERNARD, 2001; SCHLEUNING *et al.*, 2011).

Devido à sua diversidade e complexidade estrutural, as florestas tropicais são de particular interesse para os estudos de estratificação vertical de comunidades (RICHARDS; WALSH; BAILLIE, 1996; OLIVEIRA e SCHEFFERS, 2019). Sua estrutura tridimensional, que é diretamente influenciada pela composição de espécies

vegetais, determina o padrão vertical das condições microambientais, como qualidade e quantidade de luz, umidade, vento e temperatura, e em geral, cada estrato florestal apresenta condições únicas (FETCHER; OBERBAUER; STRAIN, 1985; PARKER, 1995; OZANNE *et al.*, 2003; SHAW, 2004; NAKAMURA *et al.*, 2017). Suas copas podem atingir, em alguns tipos de floresta, mais de 50 m de altura, abrangendo desde plantas herbáceas até as camadas emergentes, o que pode propiciar nichos ecológicos adicionais e permitir coexistência de espécies por meio da partição vertical de recursos (RICHARDS; WALSH; BAILLIE, 1996; OLIVEIRA e SCHEFFERS, 2019). Neste cenário, presume-se que a estruturação vertical das comunidades possa influenciar também a estrutura de redes morcego-fruto (THIEL *et al.*, 2021).

Para morcegos, diversos trabalhos já descreveram que as espécies utilizam de forma desigual os estratos florestais e que, portanto, suas comunidades são estratificadas verticalmente (BERNARD, 2001; KALKO; HANDLEY, 2001; PEREIRA; MARQUES; PALMERIM, 2010; CARVALHO; FABIÁN; MENEGHETI, 2013; GREGORIN *et al.*, 2017). A riqueza e a abundância de espécies em cada estrato podem diferir fazendo com que cada estrato possa representar um subgrupo distinto dentro de uma comunidade (BERNARD, 2001; KALKO; HANDLEY, 2001). Neste cenário, atributos como utilização de abrigos, tipo de ecolocalização, morfologia alar, estratégias de forrageamento e dieta podem determinar o uso diferenciado do espaço (BERNARD, 2001; KALKO; HANDLEY, 2001; SAMPAIO *et al.*, 2003; PEREIRA; MARQUES; PALMERIM, 2010; CARVALHO; FABIÁN; MENEGHETI, 2013; GREGORIN *et al.*, 2017).

Para morcegos frugívoros, por exemplo, espécies com sinais de ecolocalização curtos e de alta frequência, asas curtas e largas, com voo mais lento e maior manobrabilidade, como as dos gêneros *Carollia* e *Sturnira*, são adaptadas ao forrageamento no sub-bosque das florestas tropicais (KALKO e HANDLEY, 2001; DELEVAL; HENRY; CHARLES-DOMINIQUE, 2005; MELLO; KALKO; SILVA, 2008; CARVALHO; FABIÁN; MENEGHETI, 2013). Ademais, os morcegos desses gêneros se alimentam principalmente de frutos produzidos por arbustos e arvoretas das famílias Piperaceae e Solanaceae e usam poleiros diurnos próximos ao solo (FLEMING e HEITHAUS, 1986; FLEMING e EBY, 2003; LOBOVA; GEISELMAN; MORI, 2009). Já as espécies de morcegos com sinais de ecolocalização curtos e de alta frequência, mas asas longas e estreitas com voo mais rápido e menor

manobrabilidade, com as dos gêneros *Artibeus* e *Chiroderma*, estão predominantemente associadas ao dossel (BERNARD, 2001; CARVALHO; FABIÁN; MENEGHETI, 2013, GREGORIN *et al.*, 2017; OLAYA-RODRÍGUEZ; PÉREZ-TORRES; LONDOÑO-MURCIA, 2019). Nesse estrato, eles se alimentam principalmente de frutos produzidos por árvores das famílias Urticaceae e Moraceae e também utilizam abrigos diurnos nos estratos superiores (BERNARD, 2001; KALKO e HANDLEY, 2001; FLEMING e EBY, 2003; LOBOVA; GEISELMAN; MORI, 2009). Entretanto, variações na disponibilidade de seus frutos preferidos, utilização de abrigos, deslocamento entre sítios de alimentação, fuga de predadores e oportunismo, podem fazer com que as espécies explorem diversos estratos (FLEMING, 1986; KALKO, 1998; KUNZ e LUMSDEN, 2003; MELLO, 2009; REX *et al.*, 2011), o que também pode propiciar diferenças na abundância e composição de espécies ao longo do espaço e portanto, influenciar os padrões de interações que resultam na estrutura das redes (LAURINDO; GREGORIN; TAVARES, 2017; ZAPATA-MESA; MONTOYA-BUSTAMANTE; MURILLO-GARCÍA, 2017; CARVALHO *et al.*, 2020).

Finalmente, essa exploração diferenciada dos estratos pode refletir mudanças verticais na ocorrência e abundância de espécies e propiciar acesso a diferentes recursos e, desta forma, pode alterar os padrões de estruturação das redes ecológicas entre morcegos e plantas (REX *et al.*, 2011; THIEL *et al.*, 2021). Sendo assim, avançar no entendimento sobre a variação dessas interações mutualísticas ao longo da estratificação vertical é essencial para aumentarmos a compreensão sobre as redes ecológicas morcego-fruto e suas aplicações para conservação (JORDANO, 2016; THIEL *et al.*, 2021). Neste cenário, analisar interações ao longo de diferentes estratos florestais de forma individual e unificada, pode se configurar como boa ferramenta para compreender se amostragens focadas em uma unidade espacial, como os sub-bosques, são precisas ou enviesadas na caracterização dos padrões de interações entre morcegos frugívoros e plantas (BERNARD, 2001; THIEL *et al.*, 2021). Nesta perspectiva, o presente estudo testará as seguintes hipóteses: I – Devido a diferenças na ocorrência e abundância de espécies existirá alteração na estrutura das redes e as interações aos pares de parceiros serão dissimilares entre os estratos florestais; II - Ao amostrar outros estratos além do sub-bosque, esperamos detectar espécies interagindo com maior número de parceiros, o que propiciará menor especialização para as espécies neste sistema.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Avaliar a estrutura das interações e dissimilaridade na assembleia de morcegos frugívoros, de plantas consumidas e suas interações em redes de dispersão de sementes entre diferentes estratos florestais, em um ambiente conservado de Mata Atlântica.

2.2 Objetivos específicos

- Descrever o padrão de interação das redes morcego-fruto no sub-bosque, sub-dossel, dossel e dos três estratos conjuntamente.
- Comparar o nível de especialização das espécies em redes morcego-fruto no sub-bosque, sub-dossel, dossel e dos três estratos conjuntamente.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

A amostragem de campo foi realizada na Reserva Particular do Patrimônio Natural Salto Morato (RNSM), localizada no município de Guaraqueçaba, litoral norte do estado de Paraná (25°10'41.2"S, 48°17'55.4"O, Figura 1), entre os anos de 2013 e 2014 por F. Carvalho como parte de sua tese de doutorado. A RNSM, mantida pela Fundação Grupo Boticário abrange área de 2.340 ha e está inserida na Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaraqueçaba (STRAUBE e URBEN-FILHO 2005). A Reserva está situada no bioma Mata Atlântica, na fitofisionomia Floresta Ombrófila Densa (IBGE, 2012). Devido à heterogeneidade do relevo, são observadas as sub-formações de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, Floresta Ombrófila Densa Submontana, Montana e Alto Montana (IBGE, 2012). A vegetação da RNSM, em decorrência do seu histórico de colonização, abrange desde áreas com vegetação secundária inicial até ambientes com vegetação em estágio avançado de regeneração (CARVALHO *et al.*, 2020). Neste estudo, as amostragens foram realizadas na sub-formação de Floresta Ombrófila Densa Submontana, em vegetação secundária com dossel variando de 12 a 25 metros de altura (Figura 2). Segundo classificação de Köppen, o clima na região é *Cfa* – mesotérmico úmido, com verões quentes, sem estação seca bem definida (ALVARES *et al.*, 2013).

Figura 1. Mapa de localização da Reserva Natural Salto Morato (★), litoral norte do estado do Paraná, sul do Brasil.



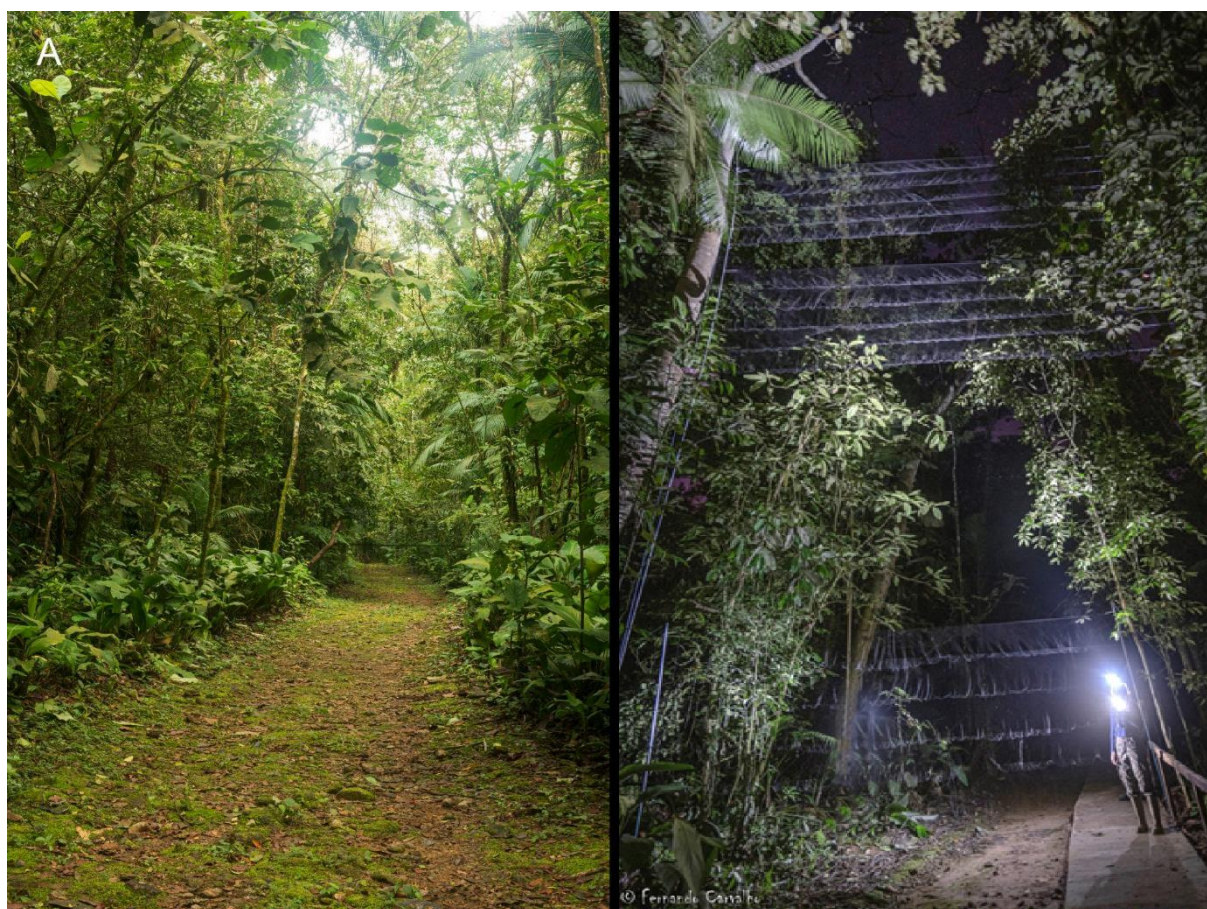
Fonte: CARVALHO *et al.*, 2020.

3.2 Protocolo para amostragem de morcegos

A captura dos morcegos foi realizada mensalmente entre setembro de 2013 e agosto de 2014, totalizando 12 campanhas e 61 noites de amostragem (CARVALHO *et al.*, 2020). Em cada noite foram instaladas 18 redes de neblina, seis redes (uma rede de 12 x 2,5 m; três redes de 9 x 2,5 m; duas de 6 x 2,5 m - todas da marca Avinet com malha de 36 mm), em cada estrato florestal (Figura 2), sendo eles: sub-bosque, estrato formado por vegetação de porte herbáceo e arbustivo, com altura máxima de até três metros em relação ao nível do solo; sub-dossel, estrato com vegetação de porte arbustivo e arbóreo, com altura entre quatro a oito metros e; dossel, estrato com vegetação de porte arbóreo, com altura superior a 10 metros. As redes foram

instaladas em trilhas, bordas e interior de floresta e sobre corpos d'água, permanecendo abertas por seis horas a partir do início do crepúsculo e revisadas em períodos máximos de 20 minutos. O esforço amostral foi de 46.665 m².h por estrato, sendo este calculado segundo protocolo de Straube e Bianconi (2002).

Figura 2. Estrutura geral da vegetação de Floresta Ombrófila Densa presente nos pontos de amostragem de morcegos com redes de neblina elevadas desde o sub-bosque (altura de 3 m) até o dossel (altura superior a 10 m), no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil.



Fonte: CARVALHO, F.

Após retirados das redes, os morcegos foram alocados em sacos individuais de tecido, etiquetados com as informações de captura (estrato florestal, data e hora), e encaminhados para base de campo, onde permaneceram por no mínimo 40 minutos. Esse tempo foi necessário para obtenção de amostras de fezes (MIKICH, 2002). Posteriormente, foi realizada a biometria, que consistiu na identificação

taxonômica, obtenção de dados morfológicos, marcação com anilhas metálicas numeradas e coleta de amostras de fezes (Figura 3). Após esses procedimentos, os indivíduos capturados foram soltos nos mesmos locais de captura (Figura 3). No total, obtivemos 1.094 capturas de 904 indivíduos de morcegos frugívoros pertencentes a 12 espécies (CARVALHO *et al.*, 2020). Dentre esses, 21 indivíduos de três espécies (*Chiroderma doriae* Thomas, 1891, *Vampyrodes caraccioli* (Thomas, 1889) e *Pygoderma bilabiatum* (Wagner, 1843)) não defecaram e, portanto, não foram incluídos neste estudo. Foram obtidas e posteriormente utilizadas neste estudo 324 amostras de fezes com sementes de 267 indivíduos (53 no dossel, 90 no sub-dossel e 124 no sub-bosque) pertencentes a nove espécies de morcegos.

Figura 3. Fotografias elucidando o protocolo para amostragem de morcegos, no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil. a) morcego sendo retirado da rede, b) pesagem; c) identificação taxonômica, obtenção de dados morfológicos e anilhamento, d) coleta de fezes, e e) soltura.



Fonte: CARVALHO, F.

A identificação taxonômica dos morcegos seguiu Gardner (2007) e Díaz *et al.*, (2016). Para todas as espécies de morcego capturadas, foram coletados até 10 indivíduos como material testemunho, os quais foram fixados em via úmida e encaminhados à coleção de quirópteros do Laboratório de Zoologia e Ecologia de Vertebrados (LABZEV) da Universidade do Extremo Sul Catarinense (UNESC). Todos os procedimentos seguiram os protocolos da *American Society of Mammalogists* para o uso de pesquisas em mamíferos (SIKES *et al.*, 2016). A licença para captura e coleta dos morcegos foi concedida pelo Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO sob o número 36103-3.

3.3 Protocolo para estudo da dieta

As amostras de fezes depositadas nos sacos foram coletadas, acondicionadas em tubos Eppendorf e etiquetadas com o número de captura do morcego em que a amostra foi obtida. Após a obtenção das fezes, os sacos utilizados foram separados para que assim, fosse evitada a contaminação de amostras. Posteriormente, as amostras foram encaminhadas para o LABZEV onde foram lavadas, triadas, secas e identificadas, conforme protocolo de Passos *et al.*, (2003). A identificação das sementes foi baseada em material de referência coletado na área de estudo e consulta a bibliografia especializada (LOBOVA; GEISELMAN; MORI, 2009; BREDT; UIEDA; PEDRO, 2012). As plantas foram identificadas ao nível de morfotipo e serão tratadas neste estudo como morfoespécies.

3.4 Análise dos dados

Para analisar se houve variação na estrutura das redes ao longo dos estratos florestais, compilamos as interações registradas entre morcegos frugívoros e plantas em matrizes ponderadas para cada estrato florestal, assim como, para os três estratos unificados. Nessas matrizes, as espécies de plantas foram representadas nas linhas e as espécies de morcegos nas colunas, e cada valor nas células correspondeu ao

número de interações observadas entre cada par de taxa morcego-planta. Consideramos como rede a matriz de interação que abrange os dados de todos os estratos florestais, e sub-redes aquelas montadas considerando os dados de um único estrato (por exemplo, sub-bosque). Contabilizamos como interação o número de amostras contendo pelo menos uma semente intacta, independentemente do número de sementes da mesma espécie encontradas por amostra. Cabe destacar que as redes refletem o local de coleta e não necessariamente o local de consumo. Para calcular as métricas e plotar a rede e sub-redes utilizamos o pacote “bipartite” v. 2.18 (DORMANN *et al.*, 2009) do ambiente R (R CoreTeam, 2020). A completude amostral das nossas redes de interações foi estimada a partir do número de interações par-a-par esperado para cada matriz usando o estimador Chao1 (CHAO, 1987), no pacote “iNEXT” com a função “estimateR”.

Para descrever a estrutura da rede e sub-redes, utilizamos sete métricas complementares: tamanho da rede, número de interações, assimetria, conectância (C), especialização (H_2'), aninhamento ponderado (WNODF) e modularidade ponderada (Qw). O tamanho da rede é calculado pela soma entre o número de espécies de morcegos e plantas presentes na rede. A assimetria quantifica a diferença entre o número de espécies de morcegos e plantas, dividido pelo tamanho da rede (BLÜTHGEN *et al.*, 2007). Para assimetria, valores positivos indicam maior proporção de morcegos e valores negativos maior proporção de plantas (BLÜTHGEN *et al.*, 2007). A conectância é definida como a proporção de interações pareadas observadas em relação ao número total de interações possíveis na comunidade, onde o número total de interações possíveis é calculado como a riqueza de espécies de morcegos frugívoros multiplicada pelo número de morfotipos de plantas (BLÜTHGEN, 2010). Determinamos o nível de especialização utilizando o índice de especialização (H_2') (BLÜTHGEN; MENZEL; BLÜTHGEN, 2006). Essa métrica estima o desvio das interações de uma expectativa baseada na disponibilidade de parceiros dada pelo número total de interações de cada espécie (totais marginais) (BLÜTHGEN; MENZEL; BLÜTHGEN, 2006). O valor de H_2' varia de zero (todas as espécies interagem entre si e a frequência das interações é correspondente ao esperado pela abundância das espécies) a um (elevada exclusividade das interações e baixa predição a partir da abundância das interações). Portanto, quanto maior o valor de H_2' , mais especializada é a rede (BLÜTHGEN, 2010).

O aninhamento quantifica o quanto as interações envolvendo espécies com poucos parceiros representam o subconjunto das interações envolvendo espécies generalistas. Essa métrica foi estimada pelo índice *WNODF* da função “nestednodf” (ALMEIDA-NETO *et al.*, 2008). Os valores de *WNODF* variam de zero (não aninhado) a 100 (perfeitamente aninhado). Para identificar a ocorrência de módulos, onde grupos de espécies estão mais associados entre si do que com as demais espécies na rede, utilizamos o índice de modularidade ponderada (*Q_w*) através do algoritmo DIRTLPawb+ de Beckett (2016) da função “computeModules”. A modularidade (*Q_w*) varia de 0 a 1, onde valores mais próximos de 1 representam redes com máxima modularidade. Para avaliar se os valores observados para as métricas de rede (*H₂'*, *WNODF* e *Q_w*) diferiram do esperado pelo acaso, estimamos a significância dessas métricas utilizando o modelo nulo “r2dtable” com 1.000 randomizações. Esse modelo nulo mantém fixo os totais marginais de linhas e colunas da rede observada, enquanto altera os valores das células (DORMANN *et al.*, 2009). Consideramos nível de significância de $p < 0,05$ para todas as métricas.

Também calculamos três métricas em nível de espécie para cada táxon nas redes através da função “specieslevel”: grau normalizado, especialização (*d'*) e força. O grau normalizado quantifica o nível de generalização de uma espécie, sendo calculado como a proporção de parceiros possíveis disponíveis com os quais a espécie interage. Portanto, valores máximos de 1 identificam espécies que interagem com todos os parceiros disponíveis na rede (GONZÁLEZ; DALSGAARD; OLESEN, 2010). O índice de especialização (*d'*) é uma métrica que, assim como o seu equivalente ao nível de rede *H₂'*, considera o desvio das frequências de interação entre os parceiros em relação às suas abundâncias. Dessa forma, espécies com valores de *d'* próximos a 1 tendem a interagir com seus parceiros em uma frequência maior do que o esperado por suas abundâncias (BLÜTHGEN; MENZEL; BLÜTHGEN, 2006). Já a força da espécie quantifica a importância de uma espécie com base na soma das dependências de todas as outras espécies com as quais interage (quando um vértice *i* e um vértice *j* estão conectados, a dependência de *i* em relação a *j* é definida como a proporção que *j* representa dentro o conjunto de interações de *i*) (BASCOMPTE; JORDANO; OLESEN, 2006). Para avaliar se há diferença nas métricas em nível de espécie entre os estratos florestais, utilizamos o teste de ANOVA ou *Kruskal-Wallis*, dependendo da distribuição das variáveis resposta. Em seguida,

para determinar se há diferença nas métricas entre os estratos, realizamos comparações múltiplas com o teste *post-hoc* de Tukey ou Dunn Test (DUNN, 1964; LENTH, 2018). O nível de significância adotado foi de $p \leq 0,05$.

Adicionalmente, para identificar as dissimilaridades nas interações entre os estratos, calculamos a diversidade beta de interações (NOVOTNY, 2009). Dissimilaridades de interações (β_{WN}) entre redes bipartidas originam-se por dois componentes principais: dissimilaridade de interações estabelecidas entre espécies comuns a todas as redes (β_{OS}), e dissimilaridade de interações devido à substituição de espécies (β_{ST}) (POISOT *et al.*, 2012). A partir da quantificação e soma destes dois componentes obtém-se o valor total da dissimilaridade de interações (β_{WN}) (POISOT *et al.*, 2012). Os valores para dissimilaridades de interações (β_{WN}) variam de 0 a 1 podendo ser interpretados como a porcentagem de diferença nas interações de um par de redes, sendo que valores mais próximos de 1 representam maior dissimilaridade (POISOT *et al.*, 2012). As análises de diversidade beta foram executadas pela função “betalinkr_multi” no pacote “bipartite” v. 2.18 do ambiente R (POISOT, 2012). Os gráficos para visualizar as similaridades e dissimilaridades entre as redes foram plotados pela função “venn.diagram” no pacote “VennDiagram” v. 1.7.3.

4 RESULTADOS

A rede morcego-fruto unificada entre os três estratos florestais é composta por nove espécies de morcegos, 37 morfoespécies de plantas, 324 interações distribuídas em 89 interações pareadas (links) com completude amostral estimada de 69,53%. A riqueza de morcegos entre os estratos florestais variou entre oito a nove espécies, e de plantas entre 17 a 27, sendo o sub-bosque o estrato com maior riqueza de morfoespécies de plantas. Esse estrato também apresentou o maior número de pares de interações e maior completude amostral em comparação ao sub-dossel e dossel (Tabela 1).

Tabela 1. Métricas de rede entre morcegos frugívoros e plantas analisando separadamente três estratos florestais (dossel, sub-dossel e sub-bosque) e dados de amostragem unificados (dossel + sub-dossel + sub-bosque) no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil. P-valor obtido utilizando "r2dtable": ***p < 0.001; **p < 0.01.

Métricas	Dossel	Sub-dossel	Sub-bosque	Unificada
Riqueza de morcegos	9	9	8	9
Riqueza de plantas	17	20	27	37
Tamanho da rede	26	29	35	46
Eventos de interação	61	109	154	324
Pares de interações	31	46	58	89
Completude amostral	28,70%	47,70%	73,42%	69,53%
Assimetria	- 0,31	- 0,38	- 0,54	- 0,61
Conectância	0,20	0,25	0,26	0,26
Especialização (H_2')	0,41**	0,29**	0,23**	0,26**
Aninhamento ($WNODF$)	16,25	22,08	40,13	32,03
Modularidade (Q_w)	0,45***	0,36***	0,30***	0,37***

Todas as redes são compostas por maior riqueza de plantas, quando comparado a dos morcegos, apresentam baixa a moderada conectância, especialização e aninhamento e moderada modularidade. Em relação à significância, o aninhamento (WNODF) não diferiu do esperado pelo modelo nulo, enquanto que a especialização (H_2') e a modularidade (Q_w) foram significativas para todas as redes. A sub-rede do dossel apresentou menor conectância ($C = 0,20$) e maior especialização ($H_2' = 0,41$) e modularidade ($Q_w = 0,45$), quando comparada as sub-redes do sub-dossel ($C = 0,25$; $H_2' = 0,29$; $Q_w = 0,36$) e sub-bosque ($C = 0,26$; $H_2' = 0,23$; $Q_w = 0,30$). A sub-rede do sub-bosque apresentou maior assimetria ($-0,54$) e aninhamento (WNODF = 40,13), quando comparada ao dossel ($-0,31$; WNODF = 16,25) e sub-dossel ($-0,38$; WNODF = 22,08). Já a rede unificada apresentou maior assimetria ($-0,61$) e valores intermediários de conectância ($C = 0,26$), especialização ($H_2' = 0,26$), modularidade ($Q_w = 0,37$) e aninhamento (WNODF = 32,03) em comparação às sub-redes (Figura 4-5 e Tabela 1).

Figura 4. Rede de dispersão de sementes entre morcegos frugívoros e plantas com dados de amostragem unificados de três estratos florestais (sub-bosque + sub-dossel + dossel) no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil. As cores dos vértices das espécies de plantas indicam os estratos florestais de registro. As espécies de morcegos foram capturadas em todos os estratos, com exceção de *Vampyressa pussilla* (Wagner, 1843), restrita ao dossel e sub-dossel. Morcegos frugívoros presentes na rede: SI = *Sturnira lilium* (É. Geoffroy, 1810), Cp = *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758), St = *Sturnira tildae* de la Torre, 1959, Ac = *Artibeus cinereus* (Gervais, 1856), Ao = *Artibeus obscurus* (Schinz, 1821), Af = *Artibeus fimbriatus* Gray, 1838, Vp = *Vampyressa pussilla* (Wagner, 1843), Pr = *Platyrrhinus recifinus* (Thomas, 1901) e Al = *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818).

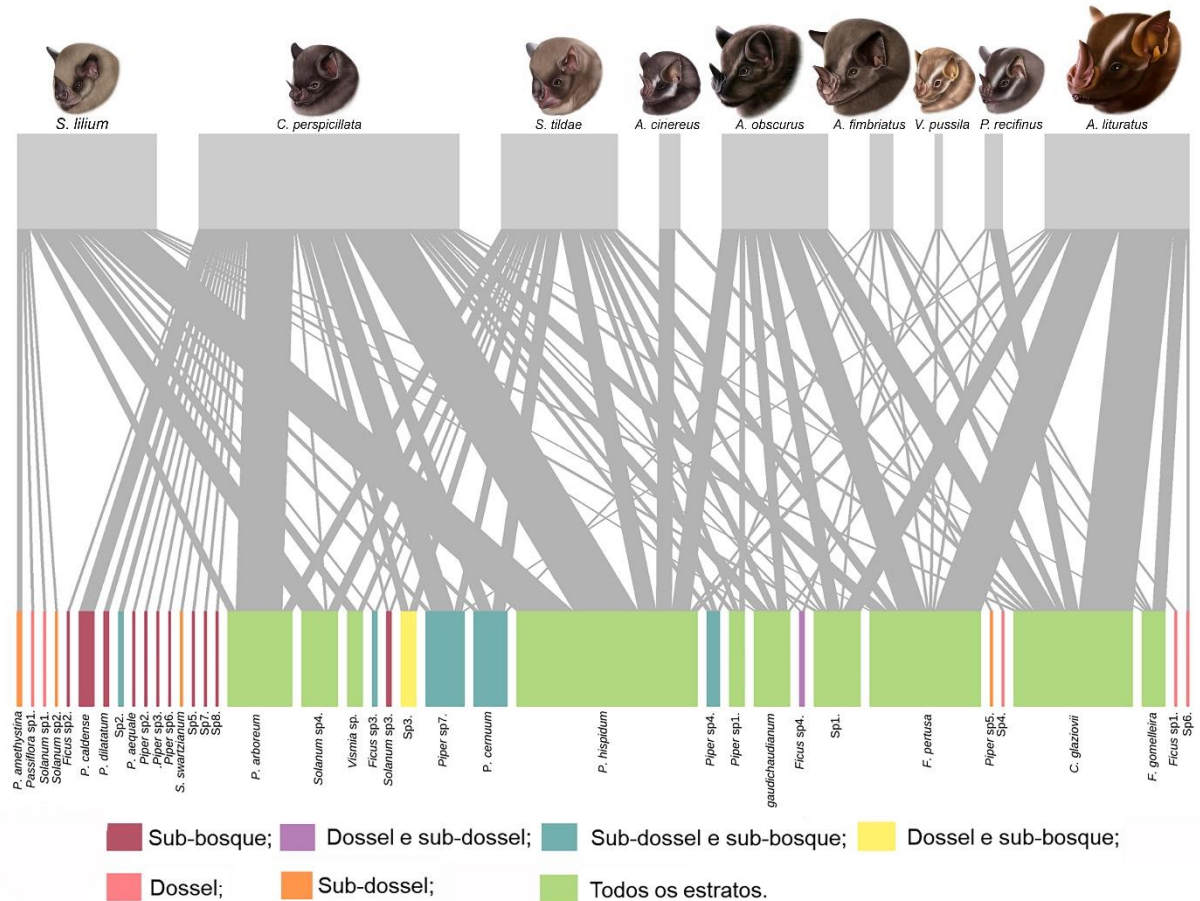
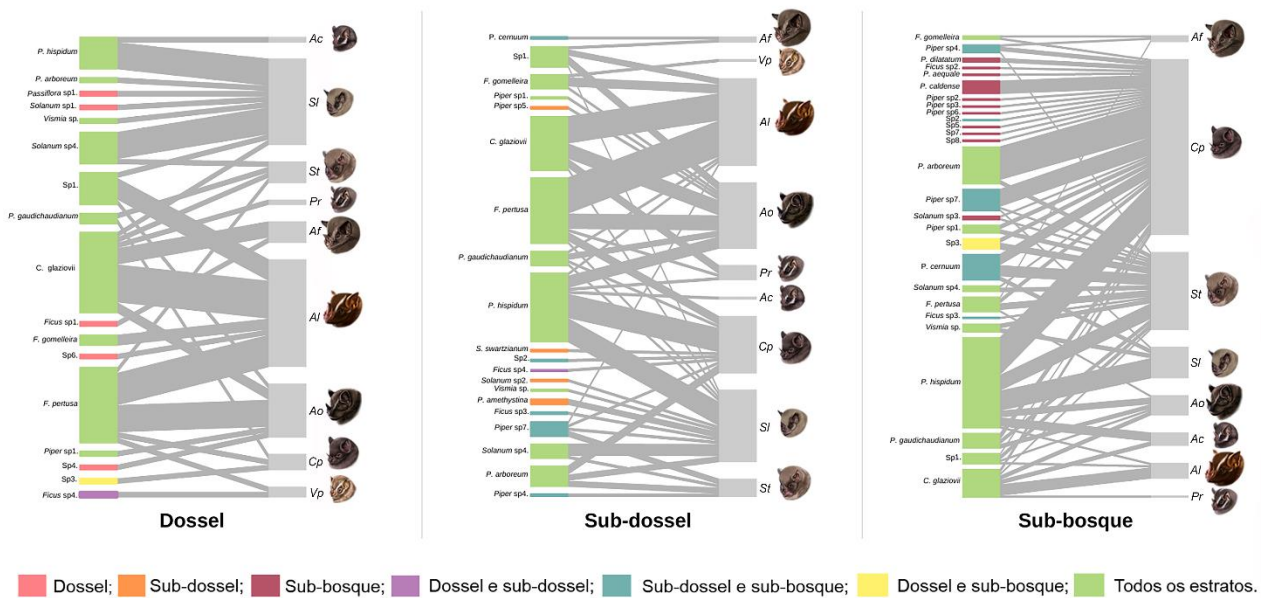
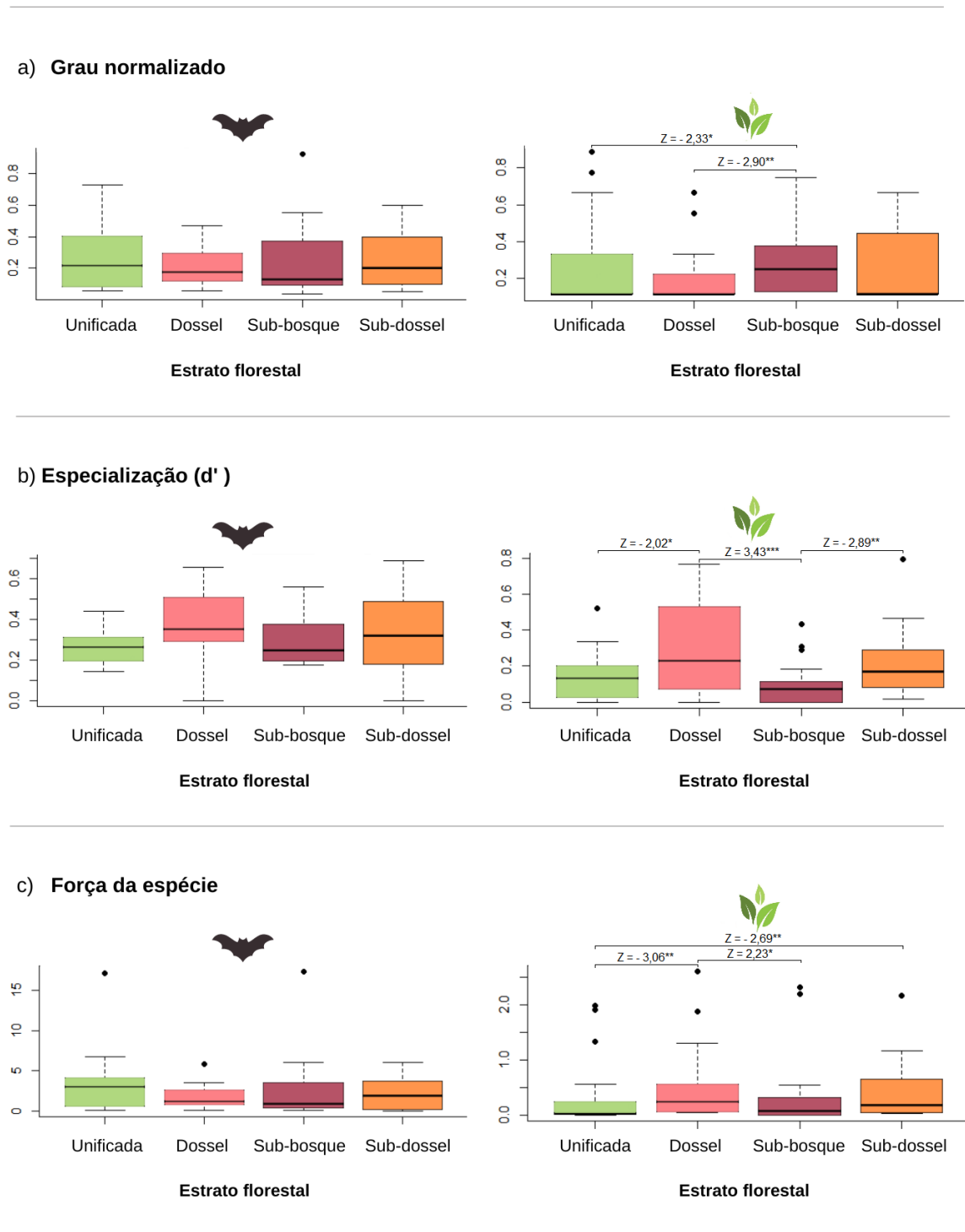


Figura 5. Redes de dispersão de sementes entre morcegos frugívoros e plantas ao longo de três estratos florestais (sub-bosque, sub-dossel e dossel) no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil. Onde as cores dos vértices das espécies de plantas indicam os estratos florestais de registro. Morcegos frugívoros presentes na rede: SI = *Sturnira lilium* (É. Geoffroy, 1810), Cp = *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758), St = *Sturnira tildae* de la Torre, 1959, Ac = *Artibeus cinereus* (Gervais, 1856), Ao = *Artibeus obscurus* (Schinz, 1821), Af = *Artibeus fimbriatus* Gray, 1838, Vp = *Vampyressa pusilla* (Wagner, 1843), Pr = *Platyrrhinus recifinus* (Thomas, 1901), Al = *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818).



Para os morcegos, não há diferença nas métricas ao nível de espécie entre os estratos florestais (grau normalizado, $H = 0,47$, $p > 0,05$; especialização (d'), $F = 0,43$, $p > 0,05$ e força, $H = 0,83$, $p > 0,05$). Entretanto, para as plantas, os valores das métricas variaram entre os estratos (grau normalizado, $H = 9,73$, $p < 0,05$; especialização (d'), $H = 14,62$, $p < 0,01$ e força, $H = 13,36$, $p < 0,01$). As espécies na rede unificada e na sub-rede do dossel possuem menor grau normalizado, quando comparado a sub-rede do sub-bosque ($Z = -2,33$, $p < 0,05$; $Z = -2,90$, $p < 0,01$). Enquanto, as espécies na sub-rede do sub-bosque possuem menor especialização (d') quando comparado a sub-rede do sub-dossel ($Z = -2,89$, $p < 0,01$) e dossel ($Z = 3,43$, $p < 0,001$). Ainda, as espécies na rede unificada também possuem menor especialização (d') do que na sub-rede de dossel ($Z = -2,02$, $p < 0,05$). Para a força, as espécies da rede unificada possuem menores valores do que na sub-rede de sub-dossel ($Z = -2,69$, $p < 0,01$) e dossel ($Z = -3,06$, $p < 0,01$). Bem como, as espécies da sub-rede do sub-bosque possuem menores valores quando comparado a sub-rede do dossel ($Z = 2,23$, $p < 0,05$) (Figura 6).

Figura 6. Variação dos valores de métricas de espécie, grau normalizado (a), especialização (d') (b) e força da espécie (c), para morcegos frugívoros e morfotipos de plantas, no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$.



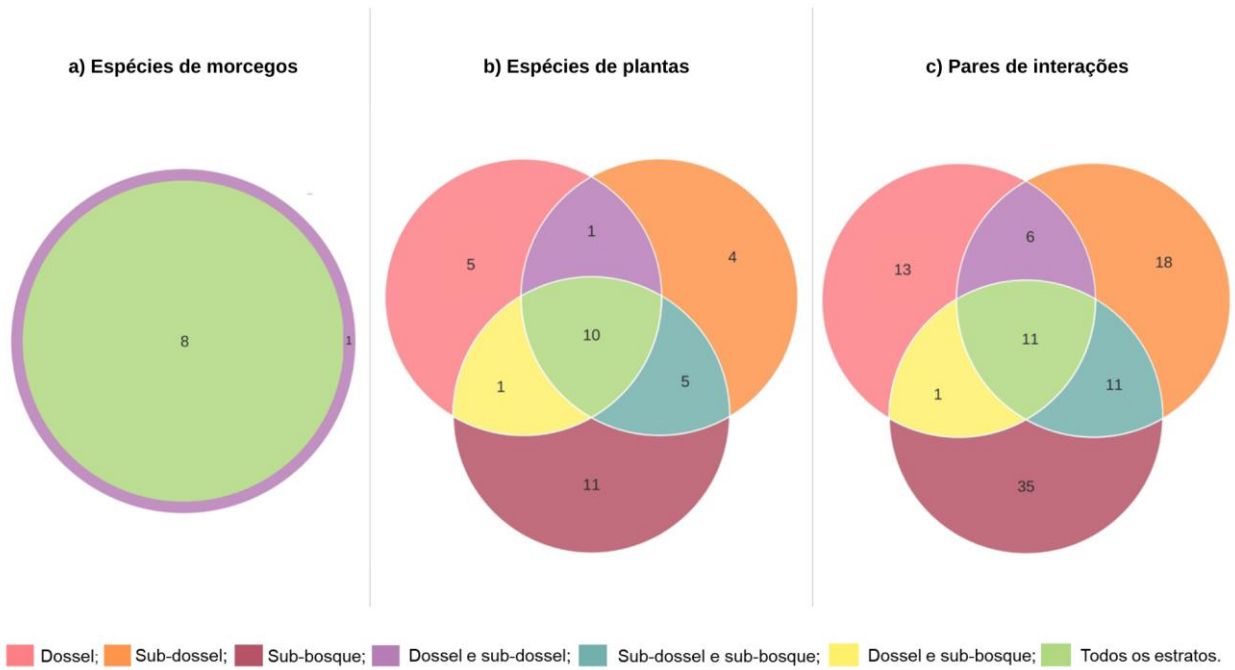
Para a diversidade beta de interações (β_{WN}), todas as comparações de pares mostraram maior dissimilaridade de interação. No entanto, comparações entre estratos superiores, dossel x sub-dossel, apresentaram menor dissimilaridade ($\beta_{WN} > 0,67$), quando comparados ao estrato inferior, dossel x sub-bosque ($\beta_{WN} > 0,78$), sub-dossel x sub-bosque ($\beta_{WN} > 0,72$) (Tabela 2). A partição da dissimilaridade de interações ocorre tanto devido ao surgimento de novas interações entre pares de espécies comuns aos estratos florestais (β_{OS}), quanto pela ocorrência de espécies diferentes ao longo da estratificação vertical (β_{ST}) (Tabela 2). Estratos mais distantes, como dossel e sub-bosque, tem a dissimilaridade propiciada principalmente devido à substituição de espécies (Tabela 2).

Tabela 2. Beta diversidade de interações entre morcegos frugívoros e plantas entre três estratos florestais (sub-bosque, 3 m; sub-dossel, 4 a 8 m; dossel, superior a 10 m), no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná, Brasil, onde: β_{OS} = rearranjo de interações; β_{ST} = substituição de espécies; β_{WN} = beta diversidade de interações.

Estrato florestal	β_{OS}	β_{ST}	β_{WN}
Dossel x sub-dossel	0,36	0,31	0,67
Dossel x sub-bosque	0,37	0,41	0,78
Sub-dossel x sub-bosque	0,47	0,24	0,72

Uma espécie de morcego (*Vampyressa pusilla* (Wagner, 1843) foi capturada exclusivamente no dossel e sub-dossel, enquanto que 10 espécies de plantas só foram identificadas em fezes de morcegos capturados acima do sub-bosque. Dentre todas as interações pareadas (N = 89), 41,57% foram exclusivas ao sub-dossel e dossel. Entre os três estratos, identificamos apenas 10 plantas e 11 interações em comum, que correspondem respectivamente a 27,03% e 12,36% do total (Figura 7).

Figura 7. Diversidade única e compartilhada entre os diferentes estratos florestais (sub-bosque, sub-dossel e dossel) de (a) espécies de morcegos, (b) espécies de plantas e (c) pares de interações em rede morcego-fruto no sul da Mata Atlântica, Reserva Natural Salto Morato, Paraná.



5 DISCUSSÃO

Até onde sabemos este é o primeiro estudo a investigar a variação vertical dos padrões de interações entre morcegos frugívoros neotropicais e plantas. Corroborando nossa hipótese, os resultados evidenciam que as sub-redes morcego-fruto são heterogêneas ao longo dos estratos, apresentando alta dissimilaridade nas interações registradas, bem como, alta variação no nível de especialização para as espécies de plantas. Ainda, ao considerar a rede unificada, também detectamos diferenças em relação às sub-redes e observamos que as redes com dados de um único estrato representam apenas uma descrição parcial dos padrões de interações no sistema morcego-fruto. Essas diferenças parecem estar relacionadas às variações na ocorrência e abundância de espécie na comunidade que, por sua vez, provavelmente estão relacionadas ao tamanho contrastante e à baixa similaridade das interações detectadas (SCHLEUNING *et al.*, 2012). A abundância, por regular a probabilidade de encontro de espécies, também parece contribuir para a diferença na especialização das espécies de plantas (LAURINDO *et al.*, 2020).

Para as sub-redes de dossel e sub-dossel, observamos menor tamanho e conectância e maior valor de especialização e modularidade, quando comparado à sub-rede do sub-bosque. As diferenças na ocorrência e a abundância das espécies entre os estratos podem provocar alta variabilidade de interações, que se refletem na topologia das redes (FLEMING, 1986; FLEMING, 1992; BERNARD, 2001; FLEMING e EBY 2003; LOBOVA; GEISELMAN; MORI, 2009; ANDRADE *et al.*, 2013; THIEL *et al.*, 2021). Variações temporais na disponibilidade de recursos alimentares centrais, por exemplo, podem alterar as estratégias de forrageamento e fazer com que as espécies de morcegos de dossel (e.g. gênero *Artibeus*), se tornem espécies abundantes no estrato inferior da floresta em alguns períodos do ano (MELLO, 2009; LAURINDO; GREGORIN; TAVARES, 2017; ZAPATA-MESA; MONTOYA-BUSTAMANTE; MURILLO-GARCÍA, 2017; CARVALHO *et al.*, 2020). Como consequência, a rede do sub-bosque, além de apresentar pares de interações entre plantas e morcegos que usam predominantemente esse estrato, também apresenta grande número de pares de interações envolvendo morcegos de estratos superiores, o que pode propiciar maior tamanho e aninhamento nesta rede (BASCOMPTE *et al.*, 2003; BASCOMPTE e JORDANO, 2014).

Já ao analisar a rede unificada (todos os estratos) detectamos valores intermediários para aninhamento e modularidade e maior riqueza de espécies e pares de interações. Esse resultado era esperado, já que a mesma contempla os processos ecológicos associados à estratificação vertical, portanto, retrata possivelmente o uso diferenciado do espaço pelas espécies de morcegos, logo, o subconjunto e abundância de espécies e suas interações em todo espaço vertical (BERNARD, 2001; KALKO e HANDLEY, 2001; REX *et al.*, 2011; THIEL *et al.*, 2021). Observando essa rede e contrastando com as demais, percebemos que ao ampliar a amostragem ao longo da estratificação vertical aumentamos a chance de capturar mais indivíduos de cada espécie e com isso, aumentamos a probabilidade de detectar a utilização de um maior número de plantas pelos morcegos (BERNARD, 2001; CARVALHO *et al.*, 2020; THIEL *et al.*, 2021). Inclusive, há aumento na especialização ao aumentar o número de plantas na rede unificada. Logo, ao realizar a amostragem ao longo de todos os estratos também estamos aumentando a identificação de interações raras neste sistema (DORADO *et al.*, 2011; JORDANO, 2016; VITORINO *et al.*, 2022).

Estes resultados refletem que as redes com dados de uma unidade espacial, como as de sub-bosque, representam apenas uma parte das interações entre estes organismos, o que interfere nos padrões e processos compreendidos para o sistema morcego-fruto (MELLO *et al.*, 2011a; MELLO *et al.*, 2011b; ZAPATA-MESA; MONTOYA-BUSTAMANTE; MURILLO-GARCÍA, 2017; LAURINDO *et al.*, 2019; VELÁSQUEZ-ROA; MURILLO-GARCÍA, 2019; HEMPRICH-BENNETT *et al.*, 2020; LAURINDO *et al.*, 2020). Ademais, amostragens ao longo de todos os estratos pode refinar nossa compreensão de quais plantas dependem dos morcegos para a dispersão de sementes e, conseqüentemente, a importância dessas espécies de plantas para manter a assembleia de morcegos frugívoros (SCHLEUNING *et al.*, 2011; THIEL *et al.*, 2021). Esse avanço no entendimento da amplitude das dietas dos morcegos, por sua vez, também pode resultar em mudanças na especialização e modularidade das redes. Nesta perspectiva, amostragens considerando a estratificação vertical das florestas podem ter implicações importantes para a conservação e, portanto, precisam ser consideradas (SCHLEUNING *et al.*, 2011; TIMÓTEO *et al.*, 2018; DORÉ; FONTAINE; THÉBAULT, 2021; THIEL *et al.*, 2021).

A proporção de morcegos e plantas nas redes também diferiu. Especificamente, a sub-rede do sub-bosque teve maior assimetria, quando

comparada às sub-redes dos estratos superiores. No entanto, a rede unificada apresentou maior número de plantas do que morcegos em comparação com as sub-redes. O número de indivíduos de morcegos capturados atribuído a cada estrato está positivamente relacionado ao número de amostras de fezes obtidas. Ademais, pelo fato de que, cada espécie de morcego pode utilizar diversas espécies de plantas, uma amostra pode conter sementes de múltiplas espécies consumidas. Portanto, quanto maior o número de amostras obtidas (como é o caso da rede unificada), maiores as chances de identificar maior número de plantas interagindo com morcegos (LAURINDO *et al.*, 2020; VITORINO *et al.*, 2022).

Em relação às métricas em nível de espécie, para plantas, o nível de especialização variou entre os estratos florestais. Nas sub-redes dos estratos superiores as plantas apresentaram menor grau normalizado, maior especialização (d') e força. Enquanto as plantas na sub-rede de sub-bosque apresentaram maior grau normalizado, mas menor especialização (d') e força, indicando que há maior número de parceiros interagindo com estas, que elas tendem a interagir com seus parceiros em uma frequência menor, e que ainda apresentam menor dependência em relação aos seus parceiros (BASCOMPTE; JORDANO; OLESEN, 2006; BLÜTHGEN; MENZEL; BLÜTHGEN, 2006; GONZÁLEZ; DALSGAARD; OLESEN, 2010).

A rede unificada também apresentou menor especialização (d') e força quando comparada as sub-redes de estratos superiores, no entanto, as espécies de plantas nesta rede apresentaram menor grau normalizado do que na sub-rede do sub-bosque. A unificação dos dados, que inclui as interações raras detectadas apenas nas redes dos estratos superiores, pode ter diminuído a generalização das espécies nesta rede (THIEL *et al.*, 2021). Finalmente, a menor especialização para as plantas na sub-rede de sub-bosque e na rede unificada pode ser reflexo da maior abundância de morcegos nessas redes, pois a detecção de interações tende a aumentar com a ocorrência de maior número de indivíduos (LAURINDO *et al.*, 2020). Embora existam associações consistentes gênero-gênero que destacam certa especialização, o sistema morcego-fruto não impõe muitas restrições às interações, portanto, a generalização não é algo incomum (LOBOVA; GEISELMAN; MORI, 2009; LAURINDO *et al.*, 2019). As plantas quiropterocóricas podem ser consumidas por ampla variedade de espécies de morcegos e a abundância de morcegos é o que se constitui como o principal fator impulsionador das interações (LOBOVA; GEISELMAN; MORI, 2009; LAURINDO *et*

al., 2020; FLOREZ-MONTERO *et al.*, 2022). Essa característica pode implicar em maior resistência contra extinções secundárias desse grupo, no entanto, o declínio na abundância de morcegos frugívoros poderia ter consequências negativas nos processos de dispersão de sementes, logo, para a estruturação vertical das florestas (SCHLEUNING *et al.*, 2012; PALACIO; VALDERRAMA-ARDILA; KATTAN, 2016; ZAPATA-MESA; MOTOYA-BUSTAMANTE; MURILLO-GARCÍA, 2017).

Além disso, observamos que as interações par-a-par são altamente dissimilares entre os estratos florestais. Portanto, a amostragem em diferentes estratos não afeta apenas os valores das métricas em nível de rede e espécie, mas também a β -diversidade de interações entre as redes. A dissimilaridade de interações ocorreu devido à substituição de espécies, principalmente de morfoespécies de plantas, e às religações de interações entre espécies nos diferentes estratos. Estudos recentes sugerem que os padrões observados de β -diversidade de interações são influenciados pela variação em pelo menos cinco fatores: (1) mudanças na composição de espécies de um nível trófico (por exemplo, plantas); (2) mudanças na composição de espécies de um segundo nível trófico (por exemplo, frugívoros); (3) mudanças na composição de espécies de ambos os níveis tróficos; (4) mudanças no comportamento de forrageamento entre os locais; e (5) abundância de recursos alimentares (NOVOTNY, 2009; POISOT *et al.*, 2012; CARSTENSEN *et al.*, 2014; BURKLE; MYERS; BELOTE, 2016). Mas até o momento, não temos investigações que forneçam expectativas claras para as influências relativas da religação de interações (β_{OS}) e substituição de espécies (β_{ST}) na β -diversidade de interações (β_{WN}) no sistema morcego-fruto. Vizontin-Bugoni *et al.*, (2019) encontraram alta dissimilaridade de interação entre locais devido a mudanças na composição de espécies e religação de interações, sugerindo alta flexibilidade de pássaros e plantas para trocar de parceiros. Para morcegos, observamos menor flexibilidade, pois diferente das aves, ao longo dos anos de evolução eles concentraram sua dieta em taxa centrais de plantas (*Cecropia*, *Ficus*, *Piper* e *Solanum*) e exibem maior probabilidade de encontra-las com apoio da ecolocalização e olfato que outras plantas dispersas por morcegos (LOBOVA; GEISELMAN; MORI, 2009; LAURINDO *et al.*, 2019). Portanto, embora morcegos consumam frutos de plantas de outros gêneros, passam a consumi-las somente frente a variação na disponibilidade de seus frutos preferidos ou para complementar sua dieta (LOBOVA; GEISELMAN; MORI, 2009;

LAURINDO; GREGORIN; TAVARES, 2017; LAURINDO *et al.*, 2019). Sendo assim, a variação de recursos pode ser a responsável pelos valores atribuídos a religação de interações (β_{os}) e a substituição de espécies (β_{st}) nesse sistema (LOBOVA; GEISELMAN; MORI, 2009; LAURINDO; GREGORIN; TAVARES, 2017; LAURINDO *et al.*, 2019).

Neste estudo, a substituição de espécies (β_{st}) foi alta nas comparações entre as sub-redes, sugerindo que há diferença na composição de espécies e que essa pode alterar a distribuição e ocorrência de interações ao longo dos estratos. Os valores atribuídos a substituição de espécies (β_{st}) nas comparações foram gerados pela variação na composição de plantas entre as redes, pois de 37 morfoespécies, identificamos apenas 10 em comum aos três estratos. Contrariamente, a assembleia de morcegos nas sub-redes não variou, com exceção de *V. pussila* que apareceu apenas nas sub-redes dos estratos superiores. Este resultado chama a atenção, uma vez que diversos estudos demonstram que a composição de espécies de morcegos tende a variar entre estratos (BERNARD, 2001; KALKO; HANDLEY, 2001; CARVALHO; FABIÁN; MENEGHETI, 2013; CARVALHO *et al.*, 2020). No entanto, cabe salientar que a estruturação vertical da assembleia amostrada é determinada pela variação na abundância relativa das espécies, portanto, as espécies podem ser as mesmas entre os estratos, mas as espécies dominantes são diferentes entre eles (BERNARD, 2001; CARVALHO *et al.*, 2020). Ademais, dentre as espécies que defecaram, trabalhamos apenas com espécies de filostomídeos frugívoros obrigatórios que tendem a explorar outros estratos para consumir recursos frente a variações na disponibilidade de seus frutos preferidos, para se deslocar entre sítios de alimentação e abrigo, para fugir de predadores ou por oportunismo e, portanto, também podem ser capturados fora dos seus principais estratos de forrageamento (FLEMING, 1986; KALKO, 1998; KUNZ e LUMSDEN, 2003; MELLO, 2009; REX *et al.*, 2011).

A religação de interações (β_{os}) também foi alta nas comparações entre as redes, sugerindo que um mesmo conjunto de espécies pode variar em seus padrões de interação ao longo do espaço vertical. A disponibilidade de recursos desempenha papel central nas teorias clássicas de diversidade de espécies e montagem de comunidades (TILMAN, 1980), e aqui sua variação parece ser o principal fator impulsionador de tais diferenças (FLEMING, 1986; MELLO, 2009). *Artibeus* e outros

grandes morcegos da subfamília Stenodermatinae, por exemplo, usam predominantemente os estratos superiores, onde alimentam-se principalmente de frutos de plantas do gênero *Ficus* e *Cecropia*, mas podem alterar completamente seu nicho espacial entre os períodos de seca e chuva, para compensar a baixa disponibilidade de seus frutos preferidos nos estratos superiores (BERNARD, 2001; KALKO e HANDLEY, 2001; PEREIRA; MARQUES; PALMEIRIM, 2010; SILVA; SILVEIRA; VERDE, 2020). De modo que essas espécies tendem a aparecer nas sub-redes de interações de todos os estratos, no entanto, com ligações distintas (FLEMING, 1986; KALKO e HANDLEY, 2001; POISOT *et al.*, 2012; CARSTENSEN *et al.*, 2014). Adicionalmente, esses resultados sugerem que variações na abundância animal e na fenologia das plantas podem afetar os padrões de interações, conseqüentemente, a estrutura da rede e os papéis das espécies (LAURINDO *et al.*, 2017; ZAPATA-MESA; MONTOYA-BUSTAMANTE; MURILLO-GARCÍA, 2017; RAMOS-ROBLES *et al.*, 2018). Portanto, investigações futuras que avaliem a variação temporal no uso do recurso ao longo da estratificação vertical de florestas tropicais são necessárias.

Uma ressalva que deve ser feita é que os estratos superiores apresentaram baixa completude amostral. No entanto, a completude amostral se configura como um problema comum em estudos de redes de interações, com grande parte destes apresentando estimativas de completude amostral abaixo de 70% (CHACOFF *et al.*, 2011; OLITO e FOX, 2014; COSTA *et al.*, 2016; LAURINDO; GREGORIN; TAVARES, 2017; VITORINO *et al.*, 2022). Embora isso deva ser tratado com cautela, nossos dados não são atípicos. Além disso, para minimizar este problema, abordamos a variação vertical nos padrões de interações focando em métricas que não mostram forte viés devido ao tamanho da rede (VIZENTIN-BUGONI *et al.*, 2016; COSTA *et al.*, 2016). Aqui, a diferença de completude entre os estratos pode ser explicada pela diferença no número de indivíduos capturados por estrato (VÁZQUEZ *et al.*, 2009; JORDANO, 2016; VIZENTIN-BUGONI *et al.*, 2016). Comumente, estratos com maior número de captura (por exemplo, sub-bosque), quando comparados a estratos com menor número, tendem a apresentar maior número de amostras de fezes, maior detecção de pares de interações, e possivelmente, maior completude amostral (VÁZQUEZ *et al.*, 2009; COSTA *et al.*, 2016; CARVALHO *et al.*, 2020). Ademais, áreas altamente diversificadas, como os estratos superiores, são intensamente utilizadas

por espécies raras, espécies que assim como suas interações, requerem um esforço de amostragem maior para serem registradas (KALKO e HANDLEY, 2001; VÁZQUEZ *et al.*, 2009; BROWN, 2014). A exemplo temos duas espécies capturadas por Carvalho *et al.*, (2020) na área de estudo, *C. doriae* e *P. bilabiatum*, ambas consideradas frugívoras de dossel raras, que não obtivemos amostras de fezes, portanto não foram incluídas neste estudo.

Sendo assim, nossos resultados sugerem que diferentes estratos florestais podem exigir esforços amostrais distintos para descrever satisfatoriamente os padrões de interações (HELENO *et al.*, 2014; COSTA *et al.*, 2016; JORDANO, 2016). Chacoff *et al.*, (2011) apresentam que para plantas, dependendo da espécie, pode ser necessário maior esforço amostral para detectar todos os parceiros, este padrão poderia se aplicar aos morcegos que usam predominantemente determinados estratos. Primeiramente, para contornar o viés de amostragem em estratos superiores, sugerimos considerar cuidadosamente o uso métricas menos influenciadas pela amostragem e reunir redes amostradas mais intensamente levando em consideração escalas temporais, espaciais e a fenologia anual de frutificação das plantas (VÁZQUEZ *et al.*, 2009). O uso de métodos de amostragem complementares, por exemplo, uso de análises de DNA *Metabarcoding*, também podem ser formas valiosas de melhorar a detecção de pares de interações (COISSAC; RIAZ; PUIILLANDRE, 2012).

6 CONCLUSÃO

Em suma, mostramos que as redes de interações morcego-fruto mudam ao longo do espaço vertical, apresentando principalmente dissimilaridades nas interações registradas e variações no nível de especialização para as espécies de plantas. Dentre todas as redes, a unificada foi a que representou de forma mais abrangente as interações no sistema morcego-fruto, pois ao considerar as diferenças no uso do espaço vertical pelas espécies de morcegos, registrou maior ocorrência e número de espécies e interações. Tradicionalmente, as redes morcego-fruto foram estudadas com limitações espaciais definidas pelos pesquisadores, principalmente por conta de dificuldades associadas à logística de amostrar estratos altos. No entanto, a ausência de estudos abordando amostragem em diferentes estratos parece resultar em uma lacuna de conhecimento no sistema morcego-fruto, uma vez que, amostragens restritas a um único estrato, representam apenas uma parcela da composição de espécies e podem, em parte, influenciar o conhecimento sobre as interações e o grau de especialização das espécies nas redes nesse sistema. As diferenças aqui relatadas sugerem que a estratificação vertical parece ser um fator importante para estruturação da variedade de interações entre morcegos e plantas e, portanto, a decisão de mesclar ou segregar dados de diferentes unidades espaciais está longe de ser trivial. Estudos futuros considerando a estrutura vertical das florestas poderiam propiciar uma descrição mais precisa das redes de interações. A elevação de redes de neblina poderia resultar na detecção de interações exclusivas para cada estrato florestal, em valores intermediários de métricas para análise de redes e melhor compreensão sobre o uso do recurso ao longo do espaço e do tempo pelas espécies em comparação com dados exclusivos de sub-bosque.

7 REFERÊNCIAS

- ANDRADE, T. Y. et al. Hierarchical fruit selection by Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). **Journal of Mammalogy**, [S. l.], v. 94, n. 5, p. 1094–1101, 2013.
- ALMEIDA-NETO, M. et al. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, [S. l.], v. 117, n. 8, p. 1227–1239, 2008.
- ALVARES, A. C. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, p. 711-72, 2013.
- BASCOMPTE, J. et al. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. **PNAS**, [S. l.], v. 100, n. 16, p. 9383–9387, 2003.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. The structure of plant-animal mutualistic networks. **Oxford University Press**, Oxford, US, p. 143-159, 2006.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; OLESEN, J. M. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. **SCIENCE**, [S. l.], v. 312, p. 431 - 433, 2006.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, [S. l.], v. 38, p. 567-593, 2007.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. **Mutualistic Networks**. Monographs in Population Biology Series. 1. ed. Oxford, US: Princeton University Press, 2014. 224 p. v. 53.
- BECKETT, S. J. Improved community detection in weighted bipartite networks. **Royal Society Open Science**, v. 3, n. 1, p. 1-18, 2016.
- BERNARD, E. Vertical stratification of bat communities in primary forest of Central Amazon, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 17, n. 1, p. 115-126, 2001.
- BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F.; BLÜTHGEN, N. Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**, [S. l.], v. 6, n. 9, p. 341–346, 2006.
- BLÜTHGEN, N. et al. Specialization, constraints, and conflicting Interests in mutualistic networks. **Current Biology**, [S. l.], v. 17, p. 341–346, 2007.
- BLÜTHGEN, N. Why network analysis is often disconnected from community ecology. **Basic and Applied Ecology**, v. 11, n. 3, p. 1-11, 2010.
- BREDT, A.; UIEDA, W.; PEDRO, W.A. **Plantas e morcegos na recuperação de áreas degradadas e na paisagem urbana**. Brasília, Redes de sementes do Cerrado, 2012. p. 275.

BROWN, J. H. Why are there so many species in the tropics?. **Journal of Biogeography**, [S. l.], v. 41, n. 1, p. 8 - 22, 2014.

BURKLE, L. A.; MYERS, J. A.; BELOTE, R. T. The beta-diversity of species interactions: Untangling the drivers of geographic variation in plant–pollinator diversity and function across scales. **American Journal of Botany**, [S. l.], v. 103, n. 1, p. 118-128, 2016.

CARVALHO, F.; FABIÁN, M. E.; MENEGHETI, J. O. Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. **Zoologia**, v. 30, n. 5, p. 491-498, 2013.

CARVALHO, F. et al. Composition of a bat assemblage (Mammalia: Chiroptera) in the Natural Reserve Salto Morato, East Coast of Paraná, South Brazil. **Mastozoologia Neotropical**, v. 27, p. 53-60, 2020.

CARSTENSEN, D. W. et al. Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. **Plos One**, [S. l.], v. 9, n. 11, p. 1-7, 2014.

CASTAÑO, J. H.; CARRANZA, J. A.; PÉREZ-TORRES, J. Diet and trophic structure in assemblages of montane frugivorous phyllostomid bats. **Acta Oecologica**, [S. l.], v. 91, p. 81-90, 2018.

CHAO, A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. **Biometrics**, [S. l.], v. 43, n. 4, p. 783-791, 1987.

CHACOFF, N. P. Evaluating sampling completeness in a desert plant–pollinator network. **Jornal de Ecologia Animal**, [S. l.], v. 81, n. 1, p. 190-200, 2012.

COISSAC, E.; RIAZ, T.; PUILLANDRE, N. Bioinformatic challenges for DNA metabarcoding of plants and animals. **The Royal Society**, [S. l.], v. 21, n. 8, p. 1834 - 1847, 2012.

COSTA, J. M. et al. Sampling completeness in seed dispersal networks: when enough is enough. **Basic and Applied Ecology**, [S. l.], v. 17, n. 2, p. 155-164, 2016.

DELAVAL, M.; HENRY, M.; CHARLES-DOMINIQUE, P. Interspecific competition and niche partitioning: example of a neotropical rainforest bat community. **Revue d'Ecologie**, [S. l.], v. 60, p. 149-166, 2005.

DÍAZ, M. M. et al. **Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica**. Publicación Especial N° 2, Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina (PCMA), Tucumã, Argentina, 2016.

DORADO, J. et al. Rareness and specialization in plant–pollinator networks. **Ecology**, [S. l.], v. 92, n. 1, p. 19–25, 2011.

DORÉ, M.; FONTAINE, C.; THÉBAULT, E. Relative effects of anthropogenic pressures, climate, and sampling design on the structure of pollination networks at the global scale. **Global Change Biology**, [S. l.], v. 27, n. 6, p. 1266-1280, 2021.

DORMANN, C. F. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. **The Open Ecology Journal**, [S. l.], v. 2, p. 7-24, 2009.

DORMANN, C. F.; FRUND, J.; SCHAEFER, H. M. Identifying causes of patterns in ecological networks: opportunities and limitations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, [S. l.], v. 48, p. 559-584, 2017.

DUNN, O J. Multiple comparisons using rank sums. **Technometrics**, [S. l.], v. 6, n. 3, p. 241-252, 1964.

FETCHER, N.; OBERBAUER, S. F.; STRAIN, B. R. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology*, [S. l.], v. 29, p. 145– 155, 1985.

FLEMING, T. H.; HEITHAUS, E. R. Seasonal foraging behaviour of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. **Journal of Mammalogy**, [S. l.], v. 67, n. 4, p. 660–671, 1986.

FLEMING, T. H. How the fruit-and-nectar-feeding birds and mammals track their food resources. In: HUNTER, M. D.; OHGUSHI, T.; PRICE, P. W. **Resource distributions and plant-animal interactions**. Orlando, Flórida: Academic Press, 1992. p. 355-391.

FLEMING, T. H.; EBY, P. Ecology of Bat Migration. In: KUNZ, T. H.; FENTON, M. **Bat Ecology**. Chicago, US: The University of Chicago Press, 2003. p. 156-208.

FLOREZ-MONTERO, G. L. et al. NeoBat Interactions: a data set of bat–plant interactions in the Neotropics. **Ecology**, [S. l.], v. 103, n. 4, p. n/a-n/a, 2022.

GARDNER, A. L. Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats: Order Chiroptera. In: GARDNER, A. L. **Mammals of South America**. Chicago and London: The University of Chicago Press, 2007. v. 1, p. 187-481.

GONZÁLEZ, A. M. M.; DALSGAARD, B.; OLESEN, J. M. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. **Ecological Complexity**, [S. l.], v. 7, n. 1, p. 36-43, 2010.

GREGORIN, R. et al. Vertical stratification in bat assemblages of the Atlantic Forest of south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, [S. l.], v. 33, n. 5, p.1-10, 2017.

HELENO, R. et al. Ecological networks: delving into the architecture of biodiversity. **The Royal Society**, [S. l.], v. 10, p. 1-3, 2014.

HEMPRICH-BENNETT, D. R. et al. Altered structure and stability of bat-prey interaction networks in logged tropical forests revealed by metabarcoding. **BioRxiv - The Preprint Server For Biology**, [S. l.], p. 1-43, 2020.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira**. Manuais Técnicos em Geociências. Rio de Janeiro. 2ª Ed. 274p.

JORDANO, Pedro et al. Sampling networks of ecological interactions. **Functional Ecology**, [S. l.], v. 30, p. 1883-1893, 2016.

KALKO, E. K. V. Organization and diversity of tropical bats communities through space and time. **Zoology**, [S. l.], v. 111: p. 281-297, 1998.

KALKO, E. K. V.; HANDLEY, C. O. Neotropical bats in the canopy: diversity, community, structure, and implications for conservation. **Plant Ecology**, [S. l.], v. 153, p. 319-333, 2001.

KREMEN, C. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology?. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 8, p. 468–479, 2005.

KUNZ, T. H; LUMSDEN, L. F. Ecology of cavity and foliage roosting bats. In: KUNZ, T.H. & FENTON, M.B. (Eds.). **Bat Ecology**. University of Chicago Press, Chicago, 2003, p. 3-89.

LAURINDO, R. S.; GREGORIN, R.; TAVARES, D. C. Effects of biotic and abiotic factors on the temporal dynamic of batfruit interactions. **Acta Oecologica**, [S. l.], v. 83, p. 38-47, 2017.

LAURINDO, R. S. et al. The effects of habitat loss on bat-fruit networks. **Biodiversity and Conservation**, [S. l.], v. 28, p. 589–601, 1 fev. 2019.

LAURINDO et al. Drivers of bat roles in Neotropical seed dispersal networks: abundance is more important than functional traits. **Oecologia**, [S. l.], v. 193, p. 189–198, 2020.

LENTH, R. V. (2018). emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.1. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>

LOBOVA, T. A.; GEISELMAN, C. K.; MORI, S. A. **Seed dispersal by bats in the Neotropics**. New York: New York Botanical Garden Press, 2009. 471 p.

MEDEIROS, L. P. et al. The geographic mosaic of coevolution in mutualistic networks. **PNAS Latest Articles**, [S. l.], v. 115, n. 47, p. 1-6, 2018.

MELLO, M. A. R.; KALKO, E. K. V.; SILVA, W. R. 2008. Diet and abundance of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a Brazilian montane Atlantic Forest. **Journal of Mammalogy**, [S. l.], v. 89, n. 2, p. 485-492, 2008.

MELLO, M. A. R. Temporal variation in the organization of a Neotropical assemblage of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). **Acta Oecologica**, [S. l.], v. 35, p. 280–286, 2009.

MELLO, M. A. R. et al. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat fruit interactions. **PLOS One**, [S. l.], v. 6, n. 2, p. 1-10, 2011a.

MELLO, A. R. M. et. al. The modularity of seed dispersal: Differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. **Oecologia**, [S. l.], v. 167, n. 131, p. 131-140, 2011b.

MELLO, A. R. M. et. al. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined by dietary specialization. **Oikos**, [S. l.], v. 124, p. 1031-1039, 2015.

MELLO, M. A. R. et al. Insights into the assembly rules of a continent-wide multilayer network. **Nature Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 3, p. 1525–1532, 2019.

MENKE, S. M.; BÖHNING-GAESE, K.; SCHLEUNING, M. Plant–frugivore networks are less specialized and more robust at forest–farmland edges than in the interior of a tropical forest. **Oikos**, [S. l.], v. 121, p. 1553–1566, 2012.

MIKICH, S. B. A dieta dos morcegos frugívoros (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae) de um pequeno remanescente de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. **Revista brasileira de Zoologia**, [S. l.], v. 19, n. 1, p. 239-249, 2002.

NAKAMURA, A. et al. Forests and their canopies: achievements and horizons in canopy science. **Trends in Ecology & Evolution**, [S. l.], v. 32, n. 6, p. 438-451, 2017.

NOVOTNY, V. Beta diversity of plant–insect food webs in tropical forests: a conceptual framework. **Insect Conservation and Diversity**, [S. l.], v. 2, p. 5-9, 2009.

OLAYA-RODRÍGUEZ, M H; PÉREZ-TORRES, J; LONDOÑO-MURCIA, M C. Use of forest strata by bats according to wing morphology and habitat complexity in a fragment of tropical dry forest (Colombia). **Journal of Bat Research & Conservation**, [S. l.], v. 12, n. 1, p. 83-91, 2019.

OLIVEIRA, B. F.; SCHEFFERS, B. R. Vertical stratification influences global patterns of biodiversity. **Ecography**, [S. l.], v. 42, n. 2, p. 249–258, 2019.

OLITO, C.; FOX, J. W. Species traits and abundances predict metrics of plant–pollinator network structure, but not pairwise interactions. **Oikos**, [S. l.], v. 124, n. 4, p. 428–436, 2015.

OZANNE, C. M. P. et al. Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. **Science**, [S. l.], v. 301, p. 183-186, 2003.

PALACIO, R. D.; VALDERRAMA-ARDILA, C.; KATTAN, G. H. Generalist species have a central role in a highly diverse plant–frugivore network. **Biotropica**, [S. l.], v. 48, n. 3, p. 349-355, 2016.

PARKER, G. G. Structure and microclimate of forest canopies. In: LOWMAN, M.; NADKARNI, N. M. **Forest Canopy**. San Diego: Academic Press, 1995. p. 73–106.

PASSOS, F. C. et al. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, [S. l.], v. 20, n. 3, p. 511-517, 2003.

PEREIRA, M. J. R.; MARQUES, J. T.; PALMEIRIM, J. M. Vertical stratification of bat assemblages in flooded and unflooded Amazonian forests. **Current Zoology**, [S. l.], v. 56, n. 4, p. 469–478, 2010.

POISOT, T. et al. The dissimilarity of species interaction networks. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 15, p. 1353–1361, 2012.

RAMOS-ROBLES, M. et al. Fruit traits and temporal abundance shape plant–frugivore interaction networks in a seasonal tropical forest. **The Science of Nature**, [S. l.], v. 105, n. 29, p. 1-11, 2018.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2020. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 01 nov. 2022.

REX, K. et al. Vertical stratification of Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) revealed by stable carbon isotopes. **Journal of Tropical Ecology**, [S. l.], v. 27, n. 3, p. 211-222, 2011.

RICHARDS, P. W.; WALSH, R. P. D.; BAILLIE, I. C. **The Tropical Rain Forest: An Ecological Study**. [S. l.]: Cambridge University Press, 1996. 600 p.

SAMPAIO, E. M. et al. 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**, [S. l.], v. 38, n. 1, p. 17-31, 2003.

SHAW, D. C. Vertical organization of canopy biota. In **Forest Canopies** (eds M. D. Lowman and H. B. Rinker), Elsevier, Amsterdam, 2004, 73– 101 p.

SCHLEUNING, M. et al. Specialization and interaction strength in a tropical plant–frugivore network differ among forest strata. **Ecology**, [S. l.], v. 92, n. 1, p. 26-36, 2011.

SCHLEUNING, M. et al. Specialization of mutualistic interaction networks decreases toward tropical latitudes. **Current Biology**, [S. l.], v. 22, p. 1925-1931, 2012.

SIKES, T. S. et al. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. **Journal of Mammalogy**, [S. l.], v. 97, n. 3, p. 663-688, 2016;

SILVA, R. C.; SILVEIRA, M.; VERDE, R. S. Vertical stratification of phyllostomid bats assemblage (Chiroptera, Phyllostomidae) in a forest fragment in Brazilian Southwestern Amazon. **Neotropical Biology and Conservation**, [S. l.], v. 15, n. 2, p. 107-120, 2020.

STRAUBE, F. C.; BIANCONI G. V. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar o esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. **Chiroptera Neotropical**, [S. l.], v. 8, p. 150-153, 2002.

STRAUBE, F. C.; URBEN-FILHO, A. Avifauna da Reserva Natural Salto Morato (Guaraqueçaba, Paraná). **Atualidades Ornitológicas**, [S. l.], v. 124, p. 12-33, 2005.

TIMÓTEO, S. et al. Multilayer networks reveal the spatial structure of seed-dispersal interactions across the Great Rift landscapes. **Nature Communications**, [S. l.], v. 9, n. 140, p. 1-11, 2018.

TILMAN, D. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. **The American Naturalist**, [S. l.], v. 116, n. 3, p. 362-393, 1980.

THIEL, S. et al. Vertical stratification of seed-dispersing vertebrate communities and their interactions with plants in tropical forests. **Biological Reviews**, [S. l.] v. 96, n. 2, p. 454-469, 2021.

THOMPSON, J. N. The coevolving web of life. **The University of Chicago Press**, [S. l.], v. 173, n. 2, p. 125-140, 2009.

VÁZQUEZ, D. P. et al. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. **Annals of Botany**, [S. l.], v. 103, n. 9, p. 1445-1457, 2009.

VELÁSQUEZ-ROA, T.; MURILLO-GARCÍA, O. E. Influence of bat morphology on structural properties of a plant-frugivore network. **Mastozoología Neotropical**, [S. l.], v. 26, n. 2, p. 440-451, 2019.

VITORINO, B. D. et al. Influence of sampling methods on the description of a Neotropical seed dispersal network. **Acta Oecologica**, [S. l.], v. 114, p. 1-8, 2022.

VIZENTIN-BUGONI, J. et al. Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a Neotropical plant–hummingbird network. **Journal of Animal Ecology**, [S. l.], v. 85, p. 262–272, 2016.

ZAPATA-MESA, N.; MONTOYA-BUSTAMANTE, S.; MURILLO-GARCÍA, S. Temporal variation in bat-fruit interactions: Foraging strategies influence network structure over time. **Acta Oecologica**, [S. l.], v. 85, p. 9-17, 2017.