



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

EDUARDO RIBEIRO SARTORE

**INFLUÊNCIA DO NICHÔ TRÓFICO NA COEXISTÊNCIA DE
DUAS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE MORCEGOS
FRUGÍVOROS**

Londrina

2014

EDUARDO RIBEIRO SARTORE

**INFLUÊNCIA DO NICHOS TRÓFICO NA COEXISTÊNCIA DE
DUAS ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE MORCEGOS
FRUGÍVOROS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Área de concentração: Biodiversidade e Conservação de Habitats Fragmentados) da Universidade Estadual de Londrina, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Nelio Roberto dos Reis

Londrina

2014

**Catálogo elaborado pela Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central da
Universidade Estadual de Londrina**

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)

S251i Sartore, Eduardo Ribeiro.

Influência do nicho trófico na coexistência de duas espécies simpátricas de morcegos frugívoros / Eduardo Ribeiro Sartore. – Londrina, 2014.
48 f. : il.

Orientador: Nélio Roberto dos Reis.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2014.

Inclui bibliografia.

1. Morcego – Teses. 2. Animais frugívoros – Alimentos – Teses. 3. Mata Atlântica – Teses. 4. Biodiversidade – Conservação – Teses. I. Reis, Nélio Roberto dos. II. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. III. Título.

CDU 599.4

EDUARDO RIBEIRO SARTORE

**INFLUÊNCIA DO NICHOS TRÓFICO NA COEXISTÊNCIA DE DUAS
ESPÉCIES SIMPÁTRICAS DE MORCEGOS FRUGÍVOROS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Área de concentração: Biodiversidade e Conservação de Habitats Fragmentados) da Universidade Estadual de Londrina, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Nelio Roberto dos Reis
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Prof. Dr. Marco Aurélio Ribeiro de Mello
Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG

Prof. Dr. Edmilson Bianchini
Universidade Estadual de Londrina – UEL

Londrina, 12 de fevereiro de 2014

“Não há fatos eternos,
como não há verdades
absolutas.”

Friedrich Nietzsche

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Nelio Roberto dos Reis, por compartilhar seu conhecimento ao longo de quatro anos trabalhando juntos, pela paciência e principalmente pela confiança.

À coordenação e aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina por todo o suporte prestado e ensinamentos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de Mestrado.

À minha família pelo apoio e incentivo em todas minhas decisões.

À Juliana Bombarda Ruim pela presença constante, apoio e confiança e pelos imprescindíveis auxílios no trabalho de campo.

Aos membros da banca examinadora, Prof. Dr. Marco Aurélio Ribeiro de Mello e Prof. Dr. Edmilson Bianchini, pela disponibilidade em participar na avaliação deste trabalho.

A toda a equipe administrativa do Parque Estadual Mata dos Godoy por oferecer suporte à realização deste trabalho.

A todos que, de alguma forma, me auxiliaram ou deram dicas durante o desenvolvimento deste trabalho.

SARTORE, Eduardo Ribeiro. **Influência do nicho trófico na coexistência de duas espécies simpátricas de morcegos frugívoros**. 2014. 48 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2014.

RESUMO

O objetivo do trabalho foi avaliar a quantidade de alimento ingerida por *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium* e sua relação com a disponibilidade, além de analisar sobreposição trófica e como partilham os recursos; foi ainda amparado pelas seguintes questões: (1) há correlação entre alimento ingerido e disponível? (2) Há diferença na proporção de alimento ingerido em relação ao disponível assim como na quantidade de alimento consumido por cada espécie? O estudo foi conduzido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°26'53''S, 51°15'21''W), um fragmento florestal de 680 ha localizado ao norte do estado do Paraná, sul do Brasil. Foram estabelecidos quatro pontos de amostragem, durante quatro noites mensais e com quatro redes de neblina por noite durante seis horas após o anoitecer. Foi feita a mensuração da biomassa disponível de nove espécies de *Piper* e sete espécies de *Solanum*, assim como a biomassa consumida por *C. perspicillata* e *S. lilium*. Houve correlação positiva entre a biomassa consumida pelas duas espécies e a disponível de *Piper* e *Solanum*. A proporção do consumido pelo disponível apenas demonstrou diferença significativa para *S. lilium* entre os dois gêneros, sendo maior em *Solanum*. A quantidade de biomassa consumida foi diferente apenas para *P. umbellatum* e *P. glabratum*. Conclui-se que a disponibilidade de recursos tróficos e a quantidade que é consumido pelos indivíduos possivelmente permitem que ocorra a coexistência das duas espécies de morcegos estudadas, sendo que neste estudo, de forma geral, a diferença entre ambas reside no fato de que *C. perspicillata* consome majoritariamente duas espécies de *Piper* e *S. lilium* consome outras duas de mesmo gênero além de maior variedade de frutos de *Solanum*.

Palavras-chave: *Carollia perspicillata*. *Sturnira lilium*. Biomassa de frutos. *Piper*; *Solanum*.

SARTORE, Eduardo Ribeiro. **Influence of trophic niche over the coexistence of two sympatric frugivorous bat species**. 2014. 48 p; Dissertation (Master's degree in Biological Sciences). Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2014.

ABSTRACT

This work aimed to assess the amount of food intake by *Carollia perspicillata* and *Sturnira lilium* and its relation to the availability; we also addressed the following questions: (1) is there correlation between available and eaten food? (2) Is there difference in the eaten-available food proportion as well as in the quantity of food intake by both bat species? The study was carried out at *Parque Estadual Mata dos Godoy* (23°26'53''S, 51°15'21''W), a 680 ha forest patch located to the northern Parana state, southern Brazil. We established four sampling places, during four hours per month and using four mist nets per night during six hours after sunset. We measured available biomass of nine *Piper* species and seven *Solanum* species, even as eaten biomass by *C. perspicillata* and *S. lilium*. There was positive correlation between eaten biomass by both species and available biomass of *Piper* and *Solanum*. The eaten-available food proportion just showed significant difference for *S. lilium* between both genera, which was higher in *Solanum*. The quantity of eaten biomass was different just for *P. umbellatum* and *P. glabratum*. We conclude that the availability of trophic resources and the eaten quantity by specimens possibly permit the coexistence of both studied bat species, so that in this work, generally, the difference between them lies in the circumstance that *C. perspicillata* eats mostly two *Piper* species and *S. lilium* eats another couple of it, besides more variety of *Solanum* fruits.

Keywords: *Carollia perspicillata*. *Sturnira lilium*. Fruit biomass. *Piper*; *Solanum*.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	09
REFERÊNCIAS	15
ARTIGO (Coexistência de duas espécies simpátricas de morcegos frugívoros com alta similaridade trófica na Mata Atlântica do sul do Brasil)	22
Abstract	23
Métodos	25
Área de estudo	25
Disponibilidade de frutos	27
Captura de morcegos e biomassa de frutos consumida	27
Análise estatística	28
Resultados	29
Discussão	35
Referências	39
CONCLUSÃO GERAL	48

INTRODUÇÃO GERAL

Os mamíferos (Classe Mammalia) representam não somente um grupo rico em espécies entre os vertebrados – com 701 espécies descritas até 2012 ocorrentes no Brasil (Paglia *et al.* 2012) - como possuem ampla variedade de formas e hábitos de vida, devido à irradiação adaptativa pela qual passaram no início da era Cenozoica (Nowak 1999, Pough *et al.* 2008). Como resultado dessa diversificação originou-se o grupo dos morcegos, os quais surgiram como os únicos mamíferos realmente capazes de voar, de modo que a conquista deste meio permitiu a ocupação de nichos peculiares até então não ocupados (Kalko *et al.* 1996).

A ordem Chiroptera, a qual representa todos os morcegos existentes, compõe o segundo grupo de maior riqueza, com 174 espécies atualmente registradas no Brasil (24,8% da mastofauna brasileira), número inferior apenas à ordem Rodentia (roedores), a qual corresponde a 234 espécies (34,7% dos mamíferos brasileiros) (Paglia *et al.* 2012). No Brasil, assim como em toda a região Neotropical e outras localidades do mundo, encontra-se apenas a subordem Microchiroptera, grupo representativo de morcegos com capacidade de ecolocação, hábito eminentemente noturno e tamanho relativamente pequeno (ressalva-se que há também a subordem Megachiroptera, cujas espécies são encontradas apenas em algumas regiões do Velho Mundo) (Altringham 2011, Richardson 2011).

Diversas famílias ocorrem no Brasil e compreendem: Emballonuridae, Vespertilionidae, Molossidae, Natalidae, Thyropteridae, Furipteridae, Noctilionidae, Mormoopidae e Phyllostomidae (Reis *et al.* 2013a). Esta última integra o grupo mais diverso concernente a: forma, hábitos e tamanhos (Peracchi *et al.* 2010). É possível observar vários comportamentos alimentares entre os filostomídeos, cujos itens podem ser

frutos, folhas, pólen e néctar, insetos e outros artrópodes, peixes, pequenos vertebrados (incluindo morcegos) e sangue (Kunz & Fenton 2005, Peracchi *et al.* 2006, Reis *et al.* 2007). Esta variedade de formas alimentares traz à sociedade grande importância, pois se traduz em serviços ambientais que os morcegos proporcionam (Aguiar *et al.* 2008), como dispersão de sementes (Quesada *et al.* 2009), polinização (Allen-Wardell *et al.* 1998) e controle da população de insetos, muitos dos quais são pragas agrícolas (Reiskind & Wund 2009, Boyles *et al.* 2011). A dieta frugívora, guilda exclusiva à família Phyllostomidae entre a região Neotropical, pode estar associada às subfamílias Glossophaginae, Phyllostominae, Carrollinae e Stenodermatinae, embora somente às duas últimas atribui-se frutos como parte efetiva da dieta (Lobova *et al.* 2009). Algumas espécies são muito abundantes e com ampla extensão de ocorrência, como *Artibeus lituratus*, *Artibeus planirostris*, *Carollia perspicillata*, *Platyrrhinus lineatus* e *Sturnira lilium*, as quais já foram registradas em praticamente todo o território brasileiro (Reis *et al.* 2013a).

Carollia perspicillata e *Sturnira lilium* têm sido umas das espécies mais capturadas em muitas regiões, tanto em ambientes naturais quanto antrópicos (Reis *et al.* 2000, Silva & Anacleto 2011). Ambas são classificadas de médio porte considerando os microquirópteros e possuem mensurações corpóreas semelhantes, sendo a primeira pouco menor (com 48 a 65 mm de comprimento do corpo, 38 a 44 mm de antebraço e 10 a 23 g de massa corporal) (Sekizawa *et al.* 2013) que a segunda (com 51 a 71 mm, 36,6 a 45 mm e 15 a 25 g, respectivamente) (Reis *et al.*, 2013b). São essencialmente frugívoras e generalistas, visto que se alimentam de várias espécies (Lobova *et al.* 2009), entretanto é muito frequente o consumo de frutos do gênero *Piper* por *Carollia perspicillata* (Lima & Reis 2004, Thies & Kalko 2004) e *Solanum* por *Sturnira lilium* (Pinto & Ortêncio-Filho

2006, Mello *et al.* 2008). Portanto, assemelham-se em sua morfologia e ecologia e, como são abundantes, inevitavelmente utilizam um espaço em comum.

Como os morcegos representam um grupo rico em espécies, não raro muitas delas dividem um mesmo espaço no ambiente (Lopez & Vaughan 2007, Munin *et al.* 2012). Assim, é pertinente considerar a coexistência, ou seja, duas ou mais espécies compartilhando uma mesma dimensão do nicho, a qual pode ser basicamente, espaço, tempo ou alimento, sem competir ou competindo com pouca sobreposição (Muller & Reis 1992). De fato, é possível encontrar espécies que, muitas vezes, estão dividindo o mesmo espaço e tempo e quase totalmente o alimento (Sartore & Reis 2012), todavia ainda assim não se excluem competitivamente (Gause 1934).

Segundo a teoria de nicho, cada espécie possui uma estrutura ecológica única de interação com o ambiente, a qual poderia ser muito semelhante da espécie filogeneticamente mais próxima ou mesmo de outras não próximas, mas nunca igual (Armstrong & McGehee 1976, Palmeirim *et al.* 1989). Esse sistema seria adquirido ao longo de um processo de diferenciação, isto é, conquistas adaptativas graduais que diferenciem uma espécie de todas as demais, o qual permite que haja coexistência entre elas sem competir ou competindo sem interferir em seu sucesso evolutivo (Roughgarden 1983, Gotelli 2009, Levine & Hillerislammers 2009). Portanto, entende-se por esta teoria que não há ou há pouca possibilidade de que o nicho, em todas suas formas, seja compartilhado por completo entre as espécies. Em contrapartida, a teoria neutra da competição postula que não há mecanismos evolutivos e ecológicos que regulam a coexistência entre as espécies por meio de segregação de nicho como processo obstatante da competição, porém adiciona que a aleatoriedade está presente nestes processos e a competição de certa forma pode existir (Bell 2001, Leibold & McPeck 2006, Aguiar *et al.* 2009). Há casos em que a primeira teoria explica perfeitamente bem, por exemplo, para a

ordem Carnivora em que há delimitações claras no nicho de cada espécie (Cheida *et al.* 2011). Entretanto, em alguns grupos, como morcegos, existem sobreposições quase totais e muitas vezes difíceis de mensurar devido ao seu hábito de vida (Krüger *et al.* 2012, Salsamendi *et al.* 2012).

A disponibilidade de alimentos tem sido um conceito cada vez mais apreciado para lançar luz à problemática de como espécies coexistem com nichos aparentemente sobrepostos evitando competição, sob a égide da teoria de nicho (Marinho-Filho 1991, Thies & Kalko 2004, Sartore & Reis 2013). De maneira explícita, se duas ou mais espécies forrageassem: (1) em um mesmo período de tempo, o que é comum a morcegos visto que ao anoitecer necessitam deixar os abrigos para se alimentarem (Kunz & Fenton 2005), (2) em um mesmo espaço, o que também é provável já que são voadores, e (3) sobre o mesmo alimento, algo que pode ocorrer facilmente principalmente ao se tratar de frugívoros (Lobova *et al.* 2009), pois uma planta pode ofertar muitos frutos, a competição pelo recurso entre elas seria iminente, a menos que a oferta seja ampla e nunca chegam a investir no mesmo recurso ou a quantidade que cada um consome seja diferente e isto também permita a partilha (Fleming 1985, Wendeln *et al.* 2000, Jacobs & Barclay 2009). Portanto, além de entender quando, onde e de que uma espécie se alimenta, é preciso compreender o quanto o faz e consolidar as três dimensões, pois a disponibilidade dos recursos nos leva a perceber que o alimento utilizado por uma espécie pode depender do tempo e espaço em que está disponível.

A variação na disponibilidade espacial e temporal de frutos, principalmente em florestas tropicais, pode afetar toda a dinamicidade das comunidades de frugívoros (Smythe 1970). A estação mais seca ao longo do ano permite que apenas um pequeno número de espécies frutifique ou que cada indivíduo apresente poucos frutos, ao passo que na estação chuvosa a disponibilidade de frutos é grande e várias espécies o fazem (Mikich

& Silva 2001). O período de maior escassez, portanto, regula a capacidade suporte do ambiente, entendido basicamente como o número máximo de indivíduos consumidores que um ecossistema é capaz de sustentar, de modo que a resposta das espécies a esta estação é o que permite a sobrevivência das mesmas (Smythe 1986, Powell & Bjork 2004). Destarte, a disponibilidade atua como forte controladora da ecologia trófica e poderia direcionar a divergência no nicho, isto é, espécies que consomem o mesmo alimento, todavia forrageiam diferentemente em relação a ele, o que é imposto pela própria disponibilidade (Fleming 2011). Tal evento ofereceria explicação para nichos tróficos sobrepostos, ao menos para espécies em que a sobreposição ocorre amplamente, como morcegos frugívoros.

Essa dinâmica florestal, influenciada pelos fatores climáticos, é típica em ambientes de floresta estacional semidecídua, um ecossistema inserido no bioma Mata Atlântica, o qual se encontra em alto grau de desmatamento, com 11,44% de sua vegetação original. Atualmente o estado do Paraná representa um dos maiores níveis de fragmentação florestal, com aumento de 50% nos últimos anos de 10,65% ainda existente do bioma no estado, sendo que originalmente apresentava 98% deste em sua cobertura (Fundação SOS MATA ATLÂNTICA & INPE 2011). Inserido neste contexto está o Parque Estadual Mata dos Godoy, uma Unidade de Conservação de 690 ha localizada na porção norte do estado, em torno de 15 km ao sul de Londrina, no qual ocorrem as 42 espécies de morcegos já registradas para o norte do Paraná (Reis *et al.* 2012). Em suas imediações diversos fragmentos de menor tamanho se conectam formando uma extensa região florestal de aproximadamente 2800 ha e foi classificada como prioritária para conservação no âmbito de “extrema importância biológica” (Ministério do Meio Ambiente 2000). Esta área, portanto, torna-se apropriada para sistematizar um estudo que busca

compreender as relações tróficas de espécies de morcegos e como a disponibilidade de frutos pode atuar sobre a partilha de recursos das mesmas.

REFERÊNCIAS

- AGUIAR, L. M. S., CAMARGO, A. J. A. & MOREIRA, J. R. 2008. Serviços ecológicos prestados pela fauna na agricultura do Cerrado. Pp. 193-228 in Parron, L. M., Aguiar, L. M. S., Duboc, E., Oliveira-Filho, E. C., Camargo, A. J. A. & Aquino, F. G. (Ed.). *Cerrado: desafios e oportunidades para o desenvolvimento sustentável*. Embrapa Cerrados, Planaltina.
- AGUIAR, M. A. M., BARANGER, M., BABPTESTINI, E. M., KAUFMAN, L. & BARYAM, Y. 2009. Global patterns of speciation and diversity. *Nature* 460:384–387.
- ALLEN-WARDELL, G., BERNHARDT, P. & BITNER, R. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. *Conservation Biology* 12:8-17.
- ALTRINGHAM, J. D. 2011. *Bats: from evolution to conservation*. Oxford University Press, Oxford. 352 pp.
- ARMSTRONG, R. & MCGEHEE, R. 1976. Coexistence of species competing for shared resources. *Theoretical Population Biology* 9:317-328.
- BELL, G. 2001. Ecology – neutral macroecology. *Science* 293:2413-2418.
- BOYLES, J. G., CRYAN, P. M., MCCRACKEN, G. F. & KUNZ, T. H. 2011. Economic importance of bats in agriculture. *Science* 332:41-42.
- CHEIDA, C. C., NAKANO-OLIVEIRA, E., FUSCO-COSTA, R., ROCHA-MENDES, F. & QUADROS, J. 2011. Ordem Carnivora. Pp. 235-288 in Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A. & Lima, I. P. (Ed.). *Mamíferos do Brasil. 2ª ed.* Technical Books, Rio de Janeiro.

FLEMING, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66:688-700.

FLEMING, T. H. 2011. A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica* 37:521-530.

Fundação SOS MATA ATLÂNTICA & INPE. 2011. Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica – Período 2008-2010. Disponível em:
<http://www.inpe.br/noticias/arquivos/pdf/atlasrelatoriofinal.pdf>

GAUSE, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Courier Dover Publications, Mineola. 163 pp.

GOTELLI, N. J. 2008. *A primer of ecology*. Sinauer Associates, Stamford. 291 pp.

JACOBS, D. S. & BARCLAY, R. M. R. 2009. Niche differentiation in two sympatric sibling bat species, *Scotophilus dinganii* and *Scotophilus mhlangani*. *Journal of Mammalogy* 90:879-887.

KALKO, E. K. V., HANDLEY, C. O. & HANDLEY, D. 1996. Organization, diversity and long-term dynamics of a Neotropical bat community. Pp. 503-553 in Cody, M. & Smallwood, J. (Ed.). *Long-term studies in vertebrate communities*. Academic Press, Waltham.

KRÜGER, F., HARMS, I., FICHTNER, A., WOLZ, I. & SOMMER, R. S. 2012. High trophic similarity in the sympatric North European trawling bat species *Myotis daubentonii* and *Myotis dasycneme*. *Acta Chiropterologica* 14:347-356.

KUNZ, T. H. & FENTON, M. B. 2005. *Bat ecology*. The University of Chicago Press, Chicago. 798 pp.

- LEIBOLD, M. A. & MCPEEK, M. A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87:1399-1410.
- LEVINE, J. M. & HILLERISLAMBERS, J. 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461:254-257.
- LIMA, I. P. & REIS, N. R. 2004. The availability of Piperaceae and the search for this resource by *Carollia perspicillata* (Linnaeus) (Chiroptera, Phyllostomidae, Carollinae) in Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Paraná, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21:371-377.
- LOBOVA, T. A., GEISELMAN, C. K. & MORI, S. A. 2009. *Seed dispersal by bats in the Neotropics*. New York Botanical Garden Press, New York. 465 pp.
- LOPEZ, J. E. & VAUGHAN, C. 2007. Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 55:301-313.
- MARINHO-FILHO, J. S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7:59-67.
- 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* 89:485-492.
- MIKICH, S. B. & SILVA, S. M. 2001. Composição florística e fenologia das espécies zoocóricas de remanescentes de floresta estacional semidecidual no centro-oeste do Paraná, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 15:89-113.

Ministério do Meio Ambiente. 2000. Avaliação e ações prioritárias para a conservação da biodiversidade da Mata Atlântica e Campos sulinos. Disponível em:

<http://www.conservation.org.br/publicacoes/files/sumario.pdf>

MULLER, M. F. & REIS, N. R. 1992. Partição de recursos alimentares entre quatro espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 9:345-355.

MUNIN, R. L., FISCHER, E. & GONÇALVES, F. 2012. Food habits and dietary overlap in a phyllostomid bat assemblage in the Pantanal of Brazil. *Acta Chiropterologica* 14:195-204.

NOWAK, R. M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. 1936 pp.

PAGLIA, A. P., FONSECA, G. A. B., RYLANDS, A. B., HERRMANN, G., AGUIAR, L. M. S., CHIARELLO, A. G., LEITE, Y. L. R., COSTA, L. P., SICILIANO, S., KIERULFF, M. C. M., MENDES, S. L., TAVARES, V. C., MITTERMEIER, R. A. & PATTON, J. L. 2012. *Lista anotada dos Mamíferos do Brasil / Annotated Checklist of Brazilian Mammals*. 2ª Edição / 2nd Edition. Conservation International, Arlington. 76 pp.

PALMEIRIM, J. M., GORCHOV, D. L. & STOLESON, S. 1989. Trophic structure of a Neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats? *Oecologia* 79:403-411.

PERACCHI, A. L., LIMA, I. P., REIS, N. R., NOGUEIRA, M. R., ORTÊNCIO FILHO, H. 2006. Ordem Chiroptera. Pp. 153-230 in Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A. & Lima, I. P. (Ed.). *Mamíferos do Brasil*. Nelio Roberto dos Reis, Londrina.

- PERACCHI, A. L., GALLO, P. H., DIAS, D., LIMA, I. P. & REIS, N. R. 2010. Ordem Chiroptera. Pp. 293-461 in Reis, N. R., Peracchi, A. L., Fregonezi, M. N. & Rossaneis, B. K. (Ed.). *Mamíferos do Brasil: Guia de Identificação*. Technical Books, Rio de Janeiro.
- PINTO, D. & ORTÊNCIO-FILHO, H. 2006. Dieta de quatro espécies de filostomídeos frugívoros (Chiroptera, Mammalia) do Parque Municipal do Cinturão Verde de Cianorte, Paraná, Brasil. *Chiroptera Neotropical* 12:274-279.
- POUGH, F. H., JANIS, C. M. & HEISER, J. B. 2008. *Vertebrate life*. Pearson Education, Upper Saddle River. 752 pp.
- POWELL, G. V. N. & BJORK, R. D. 2004. Habitat linkages and the conservation of tropical biodiversity as indicated by seasonal migrations of Three-wattled Bellbirds. *Conservation Biology* 18:500-509.
- QUESADA, M., SANCHEZ-AZOFEIFA, G. A., ALVAREZ-AÑORVE, M., STONER, K. E., AVILA-CABADILLA, L., CALVO-ALVARADO, J., CASTILLO, A., ESPÍRITO-SANTO, M. M., FAGUNDES, M., FERNANDES, G. W., GAMON, J., LOPEZARAIZA-MIKEL, M., LAWRENCE, D., MORELLATO, L. P. C., POWERS, J. S., NEVES, F. S., ROSAS-GUERRERO, V., SAYAGO, R. & SANCHEZ-MONTOYA, G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014–1024.
- REIS, N. R., PERACCHI, A. L., SEKIAMA, M. L. & LIMA, I. P. 2000. Diversidade de morcegos (Chiroptera, Mammalia) em fragmentos florestais no estado do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 17:697-704.
- REIS, N. R., PERACCHI, A. L., PEDRO, W. A. & LIMA, I. P. 2007. *Morcegos do Brasil*. Nelio Roberto dos Reis, Londrina. 253 pp.

- REIS, N. R., GALLO, P. H., PERACCHI, A. L., LIMA, I. P. & FREGONEZI, M. N. 2012. Sensitivity of populations of bats (Mammalia: Chiroptera) in relation to human development in northern Paraná, southern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 72:511-518.
- REIS, N. R.; FREGONEZI, M. N.; PERACCHI, A. L.; SHIBATTA, O. A. 2013a. *Morcegos do Brasil: Guia de Campo*. Technical Books, Rio de Janeiro. 252 pp.
- REIS, N. R., SARTORE, E. R., PERACCHI, A. L. & FREGONEZI, M. N. 2013b. Subfamília Stenodermatinae. Pp. 115-150 in Reis, N. R., Fregonezi, M. N., Peracchi, A. L. & Shibatta, O. A. (Ed.). *Morcegos do Brasil: Guia de Campo*. Technical Books, Rio de Janeiro.
- REISKIND, M. H. & WUND, M. A. 2009. Experimental assessment of the impacts of northern long-eared bats on ovipositing *Culex* (Diptera: Culicidae) mosquitoes. *Journal of Medical Entomology* 46:1037-1044.
- RICHARDSON, P. 2011. *Bats*. The Natural History Museum, Londres. 128 pp.
- ROUGHGARDEN, J. 1983. Competition and theory in community ecology. *American Naturalist* 122:583-601.
- SALSAMENDI, E., GARIN, I., AROSTEGUI, I., GOITI, U. & AIHARTZA, J. 2012. What mechanism of niche segregation allows the coexistence of sympatric sibling rhinolophid bats. *Frontiers in Zoology* 9:30.
- SARTORE, E. R. & REIS, N. R. 2012. Relacionando dieta e horários de captura entre duas espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae, Stenodermatinae). *Semina: Ciências Biológicas e da Saúde* 33:65-76.

- SARTORE, E. R. & REIS, N. R. 2013. Trophic niche of two sympatric frugivorous bat species in a periurban area of southern Brazil. *Mammalia* 77:141-148.
- SEKIAMA, M. L., ROCHA, V. J. & PERACCHI, A. L. 2013. Subfamília Carollinae. Pp. 107-114 in Reis, N. R., Fregonezi, M. N., Peracchi, A. L. & Shibatta, O. A. (Ed.). *Morcegos do Brasil: Guia de Campo*. Technical Books, Rio de Janeiro.
- SILVA, S. G. & ANACLETO, T. C. S. 2011. Diversidade de morcegos entre áreas com diferente grau de alteração na área urbana do município de Nova Xavantina, MT. *Chiroptera Neotropical* 17:1003-1012.
- SMYTHE, N. 1970. Relationships between fruiting seasons and seed dispersal methods in a neotropical forest. *The American Naturalist* 104:25-35.
- SMYTHE, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of Neotropical, terrestrial, frugivorous mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:169-188.
- THIES, W. & KALKO, E. K. V. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104:362-376.
- WENDELN, M. C., RUNKLE, J. R. & KALKO, E. K. V. 2000. Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica* 32:489-501.

ARTIGO

Coexistência de duas espécies simpátricas de morcegos frugívoros com alta similaridade trófica na Mata Atlântica do sul do Brasil

Coexistência de duas espécies simpátricas de morcegos frugívoros com alta similaridade trófica na Mata Atlântica do sul do Brasil

Eduardo Ribeiro Sartore; Nelio Roberto dos Reis

Abstract

O objetivo do trabalho foi avaliar a quantidade de alimento ingerida por *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium* e sua relação com a disponibilidade, além de analisar sobreposição trófica e como partilham os recursos; foi ainda amparado pelas seguintes questões: (1) há correlação entre alimento ingerido e disponível? (2) Há diferença na proporção de alimento ingerido em relação ao disponível assim como na quantidade de alimento consumido por cada espécie? O estudo foi conduzido no Parque Estadual Mata dos Godoy (23°26'53''S, 51°15'21''W), um fragmento florestal de 680 ha localizado ao norte do estado do Paraná, sul do Brasil. Foram estabelecidos quatro pontos de amostragem, durante quatro noites mensais e com quatro redes de neblina por noite durante seis horas após o anoitecer. Foi feita a mensuração da biomassa disponível de nove espécies de *Piper* e sete espécies de *Solanum*, assim como a biomassa consumida por *C. perspicillata* e *S. lilium*. Houve correlação positiva entre a biomassa consumida pelas duas espécies e a disponível de *Piper* e *Solanum*. A proporção do consumido pelo disponível apenas demonstrou diferença significativa para *S. lilium* entre os dois gêneros, sendo maior em *Solanum*. A quantidade de biomassa consumida foi diferente apenas para *P. umbellatum* e *P. glabratum*. Conclui-se que a disponibilidade de recursos tróficos e a quantidade que é consumido pelos indivíduos possivelmente permitem que ocorra a coexistência das duas espécies de morcegos estudadas, sendo que neste estudo, de forma geral, a diferença entre ambas reside no fato de que *C. perspicillata* consome majoritariamente duas espécies de *Piper* e *S. lilium* consome outras duas de mesmo gênero além de maior variedade de frutos de *Solanum*.

A coexistência entre duas ou mais espécies somente seria possível, segundo o modelo de Volterra, se houvesse ao menos uma diferença em seus nichos ecológicos (Armstrong & McGehee 1976, Jacobs & Barclay 2009, Levine & Hillerislambers 2009). Quanto mais essas espécies assemelham-se fenotipicamente umas às outras, menos notáveis suas divergências se tornam, pois ficam aquém de dimensões básicas do nicho como recursos tróficos, horário de

atividade, ocupação espacial ou morfologia corporal (Salsamendi *et al.* 2012, Sartore & Reis 2012). Se determinada diferenciação não ocorresse durante o processo evolutivo, essas espécies competiriam até que alguns indivíduos se comportassem de modo distinto e se extinguissem ou se tornassem mais sucedidos do que outros competidores, o que iniciaria a segregação do nicho através do tempo (Chesson 1991, Chase & Leibold 2003, Leibold & McPeck 2006), entretanto veja Bell (2001) para uma perspectiva neutra.

Morcegos frugívoros representam um grupo curiosamente importante para analisar coexistência, porque várias espécies coocorrem em um mesmo espaço e tempo e frequentemente partilham o alimento (Bernard 2002, Lopez & Vaughan 2007). Uma possível explicação a isso é a recente diversificação desse grupo, uma vez que a frugivoria especializada foi originada uma única vez – na família Phyllostomidae – considerando morcegos neotropicais (Datzmann *et al.* 2010), diferente de algumas espécies as quais consomem frutos de maneira oportunista (Fleming 1986, French 1997, Zortéa 2003). Os gêneros de planta *Cecropia*, *Ficus*, *Piper*, *Solanum* e *Vismia* constituem o núcleo da dieta – até o momento registrada – da maioria dos morcegos frugívoros da região Neotropical (Lobova *et al.* 2009), portanto, devido à baixa variedade da dieta comparada com a de outros grupos de mesma guilda (Fleming & Kress 2011), a sobreposição trófica seria esperada em muitas comunidades de morcegos. *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) e *Sturnira lilium* (Geoffroy, 1810) são espécies frugívoras similares em um contexto ecológico e morfológico, já que são classificadas em uma mesma classe de tamanho (Heithaus *et al.* 1975), têm um comportamento semelhante (Marinho-Filho & Sazima 1989) e apresentam vários recursos alimentares em comum (Marinho-Filho 1991, Munin *et al.* 2012). Entretanto, a literatura mostra que enquanto a primeira espécie alimenta-se mais frequentemente de frutos de *Piper* (Mello *et al.* 2004, Sekiama *et al.* 2013), a segunda o faz em *Solanum* (Zanon & Reis 2007, Mello *et al.* 2008). Com respeito à sobreposição trófica, a qual foi abordada qualitativamente

até o momento, seria interessante também entendê-la de maneira quantitativa, ou seja, questionar se haveria alguma diferença entre a quantidade de cada fruto ingerido por ambas as espécies. Este viés ainda não é precisamente testado em análises de sobreposição alimentar.

A disponibilidade de recursos também pode oferecer uma explicação à coexistência conjugada à sobreposição trófica qualitativa (Thomas 1984), especialmente para morcegos frugívoros semelhantes (Thies & Kalko 2004). Existe uma possibilidade de que a elevada oferta de alimento pode ser uma forma de se evitar competição, em um cenário onde duas ou mais espécies se alimentassem de um mesmo item em um mesmo espaço e tempo sem competir (Bonaccorso 1979, Aguirre *et al.* 2003, Sartore & Reis 2013).

Em virtude da dimensionalidade que a teoria de nicho pode expor para explicar diversidade ou coexistência, é difícil entender qual fator mais exprime sua segregação (Eklöf *et al.* 2013). Neste sentido, o objetivo do estudo foi avaliar a quantidade de alimento ingerido por *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium* e sua relação com a biomassa disponível, além de analisar sobreposição trófica e como partilham os recursos. As seguintes questões nortearam o desenvolvimento: (1) há correlação entre alimento consumido e disponível? (2) Existe diferença na proporção de alimento consumido em relação àquele disponível, assim como na quantidade de alimento ingerido por ambas as espécies de morcego?

Métodos

Área de estudo

Esse trabalho foi conduzido no Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG) (23°26'53''S, 51°15'21''W), um fragmento de floresta estacional semidecídua de 680 ha integrante do bioma Mata Atlântica. As amostragens foram realizadas precisamente na porção norte do parque, a qual é composta por terreno plano, solo profundo e árvores grandes como

Aspidosperma polyneuron e algumas espécies de figueiras (*Ficus*), além de *Euterpe edulis* e várias espécies de *Piper* e *Solanum*, principalmente ao longo das trilhas (Silveira 2006).

O PEMG localiza-se ao sul da região metropolitana de Londrina, norte do Paraná, sul do Brasil (Figura 1). O clima é subtropical úmido e há quatro estações bem definidas. A média anual de precipitação varia de 1400 a 1800 mm, de modo que dezembro, janeiro e fevereiro são os meses mais úmidos e junho, julho e agosto, os mais secos. A média anual de temperatura varia de 20 a 22°C (IAPAR 2012).

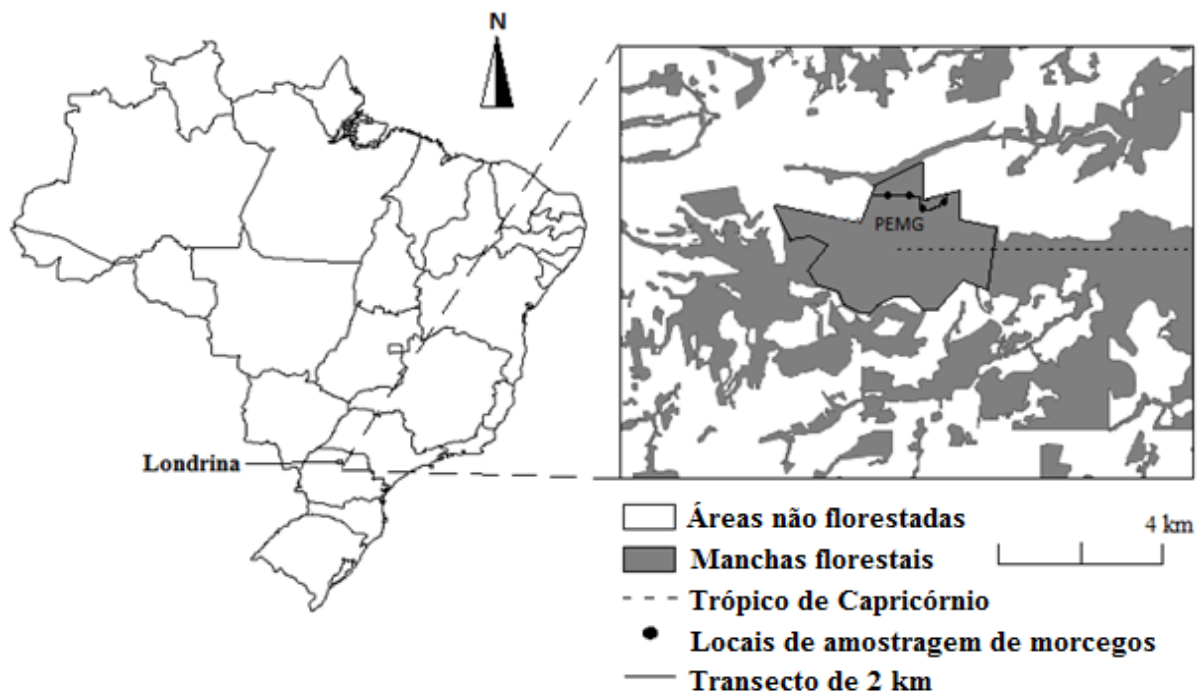


Figura 1 Localização da região metropolitana de Londrina e das áreas de amostragem de morcegos e plantas no Parque Estadual Mata dos Godoy (PEMG), norte do Paraná, sul do Brasil.

Disponibilidade de frutos

A fim de caracterizar a disponibilidade de frutos, foi estabelecido um transecto de aproximadamente dois quilômetros, o qual corresponde a um segmento de trilhas existente na porção norte do PEMG. Foram marcadas todas as espécies de *Piper* (*Piper aduncum* L., *Piper amalago* L., *Piper arboreum* Aubl., *Piper crassinervium* Kunth., *Piper gaudichaudianum* Kunth., *Piper glabratum* Kunth., *Piper hispidum* Sw., *Piper umbellatum* L. e *Piper* sp.) e *Solanum* (*Solanum americanum* Mill., *Solanum apiculatum* Sendtn., *Solanum australe* Morton., *Solanum caavurana* Vell., *Solanum capsicoides* All., *Solanum scuticum* M.Nee. e *Solanum* sp.) encontradas no transecto no alcance máximo de dois metros à direita e à esquerda floresta adentro (*Piper mollicomum* Kunth foi ignorada por dispor de baixo número amostral comparado ao das outras espécies). As plantas foram identificadas comparando-as aos espécimes do herbário da Universidade Estadual de Londrina (FUEL) e usando-se chaves de identificação. Ainda, contou-se, de todas as espécies, cada fruto maduro, uma vez ao mês, de julho de 2012 a junho de 2013.

Vinte frutos de cada espécie foram coletados como tamanho amostral para mensurar a massa média do fruto, assim como o número médio de sementes. No intuito de calcular a disponibilidade, formulou-se o seguinte: $BDi = CFi \times MFi$, onde BDi é a biomassa mensal disponível de cada espécie, CFi é o número mensal da contagem de frutos e MFi é massa do fruto maduro (Lima & Reis 2004).

Captura de morcegos e biomassa consumida de frutos

Foram utilizadas quatro redes de neblina de 9 x 2,5 m de extensão para capturar morcegos durante seis horas após o anoitecer, um método adequado para as espécies

estudadas (Esbérard & Bergallo 2005). O mesmo transecto amostrado para plantas foi usado para morcegos. Estabeleceu-se quatro dias de amostragem, cada um em um setor diferente, portanto o transecto foi dividido em quatro (Figura 1), garantindo-se a coesão entre a maioria dos dados de disponibilidade e consumo de frutos. Os dados de amostragem de morcegos foram somados, obtendo um valor único mensal, a fim de compará-los àqueles de plantas.

Após as capturas, os espécimes eram acondicionados em um saco de algodão por quarenta minutos e libertados posteriormente (Morrison 1980), o que permite obter as sementes em meio às fezes depositadas no saco. As sementes foram lavadas e triadas para que pudessem ser identificadas comparando-as com material de referência e, por fim, contou-se o número de sementes de cada amostra.

A fim de calcular a biomassa consumida, formulou-se o seguinte: $BC_i = (MF_i \times SA_i) / SF_i$, onde BC_i é a biomassa consumida por cada espécime, MF_i é a massa do fruto maduro, SA_i é o número de sementes da amostra retiradas das fezes e SF_i é o número de sementes do fruto correspondente (Lima & Reis 2004). Os valores de biomassa consumida por um indivíduo foram somados para que se pudesse obter um valor mensal para cada espécie de morcego.

Análise estatística

Regressões lineares simples foram feitas com a biomassa consumida por cada espécie de morcego, contra a biomassa disponível de cada gênero de planta, ambos os dados transformados em logaritmo. Foi feito o teste de correlação de Pearson ($\alpha = 0,05$) para as quatro variáveis apresentadas, em que r (coeficiente de correlação) significa quanto uma variável correlaciona-se à outra, dado como porcentagem (Gotelli & Ellison 2004). Com o propósito de testar se o coeficiente angular da reta (b , do modelo linear $y = a + bx$) é

significativamente diferente em cada modelo, foi também elaborada uma análise de covariância (ANCOVA) seguida de um teste de comparações múltiplas ($\alpha = 0,05$) efetuado automaticamente pelo pacote *smatr* do software R. Esta análise testa o quanto a variável dependente aumenta como o acréscimo da variável independente, o que indica quão dependente é a primeira variável da segunda (Snedecor & Cochran 1967, Huitema 1980). O coeficiente de determinação (r^2) foi também calculado e significa quanto da variação total é comum aos elementos que constituem os pares analisados, ou seja, quanto maior for o coeficiente (para valores entre 0 e 1), mais válida será a regressão (Gotelli & Ellison 2004).

A proporção de biomassa consumida em relação àquela disponível foi calculada e transformada em arco-seno, a qual significa quanto uma espécie de morcego consumiu em relação à quantidade disponível desse alimento. Foi testado se há diferença nessa proporção entre as duas espécies de morcegos e entre os dois gêneros de plantas para cada morcego. Para este fim, elaborou-se uma análise de variância unifatorial (ANOVA) seguida do teste *a posteriori* de Duncan ($\alpha = 0,05$), o qual demonstra a diferença por grupos através de comparações múltiplas (par a par) (Rosner 2010).

A diferença na quantidade de biomassa consumida de cada espécie de planta por ambos os morcegos foi testada também através de uma análise de variância unifatorial (ANOVA) seguida do teste *a posteriori* de Duncan ($\alpha = 0,05$) (Rosner 2010).

Para todas as análises, foi utilizado o software R 3.0.2.

Resultados

Com respeito à biomassa disponível, *Piper* demonstrou, no geral, os maiores valores comparado a *Solanum*, enquanto a proporção de espécies em frutificação foi similar para ambos os gêneros (Figura 2). *Solanum* exibiu o maior valor de disponibilidade, retratado

como um pico de frutificação, somente em setembro, quando *Piper* apresentou o menor número de espécies em frutificação. *Piper umbellatum* atingiu a maior taxa de disponibilidade no ano. *Piper hispidum* atingiu o maior valor da média de biomassa disponível, porém ao mesmo tempo com um elevado desvio padrão (Tabela 1).

Foram coletadas 160 amostras fecais de *Carollia perspicillata* e 111 de *Sturnira lilium*. Dentre todas as espécies estudadas, não foram obtidas amostras contendo sementes de *Piper crassinervium* nem de *Solanum caavurana*. *Piper* foi mais frequente na dieta de ambos os morcegos, comparado a *Solanum*. *Piper umbellatum* representou a maior porcentagem anual de biomassa consumida por *C. perspicillata*, enquanto para *S. lilium*, *P. amalago* o fez (Tabela 1). Para a primeira espécie, a maior média de biomassa consumida foi atingida em *P. glabratum*, enquanto para a segunda, em *P. amalago* (Tabela 1). *Sturnira lilium* também consumiu esporadicamente frutos de *Ficus adhatodifolia* Schott ex Spreng., *Ficus eximia* Schott e *Ficus monckii* Hassl., além de polpa de frutos grandes, como de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman.

De acordo com o teste de correlação de Pearson não houve significância somente entre *Solanum* e *C. perspicillata*, ao passo que houve entre os outros pares. O coeficiente angular da reta não foi diferente entre os modelos, isto é, todos os três modelos significativos tiveram uma inclinação da reta semelhante (Figura 3).

A proporção de biomassa consumida em relação àquela disponível não demonstrou diferença para cada gênero entre as duas espécies de morcego ($p > 0,05$) e nem entre ambos os gêneros para *C. perspicillata* ($p > 0,05$). Entretanto, houve diferença na proporção entre *Solanum* e *Piper* para *S. lilium* ($p < 0,05$).

Considerando a quantidade de biomassa consumida, houve diferença entre ambas as espécies de morcego somente para *P. glabratum* e *P. umbellatum* (Tabela 1). Isto significa que as demais espécies foram consumidas em quantidades semelhantes.

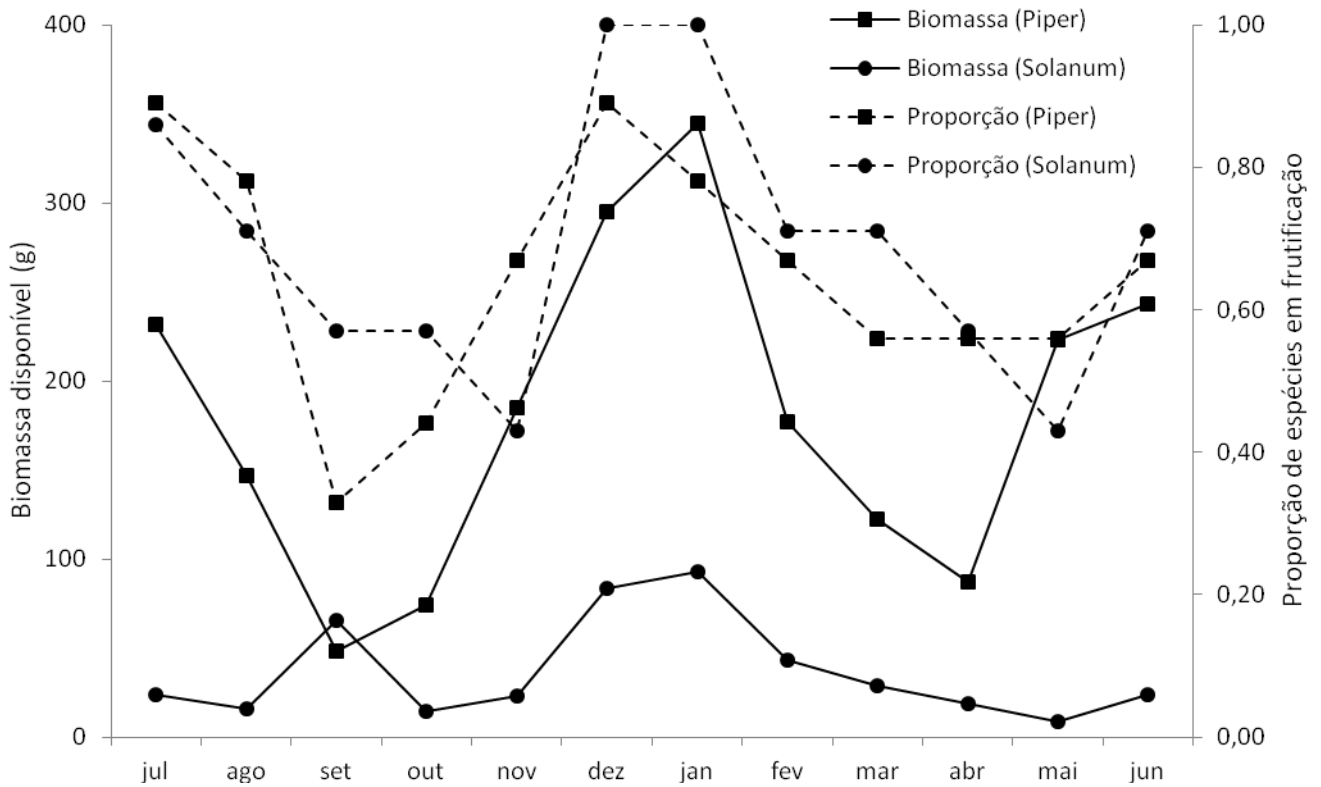


Figura 2 Biomassa disponível e proporção de espécies em frutificação de *Piper* (nove espécies) e *Solanum* (sete espécies) de julho de 2012 a junho de 2013 em um transecto de dois quilômetros no Parque Estadual Mata dos Godoy, norte do Paraná, sul do Brasil.

Tabela 1 Valores de biomassa disponível das espécies estudadas dos gêneros *Piper* e *Solanum* e biomassa consumida por *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium* ao longo de um ano (MBD = média de biomassa disponível \pm desvio padrão; PBD = porcentagem de biomassa disponível em relação ao total; N = número amostral; MBC = média de biomassa consumida; PBC = porcentagem de biomassa consumida em relação ao total; PCD = porcentagem de biomassa consumida em relação àquela disponível; p = valores de p (ANOVA, teste de Duncan) para diferenciar a quantidade de biomassa consumida entre as espécies de morcego.

	<i>Carollia perspicillata</i>							<i>Sturnira lilium</i>			p
	MBD (g)	PBD (%)	N	MBC (g)	PBC (%)	PCD (%)	N	MBC (g)	PBC (%)	PCD (%)	
<i>Piper</i>	241,91 \pm 201,56	83	142	1,01 \pm 0,36	86,4	2,2	77	0,83 \pm 0,32	62,2	1,2	0,63
<i>P. aduncum</i>	4,8 \pm 2,18	1,1	7	0,68 \pm 0,43	2,4	4,7	3	0,56 \pm 0,00	1,3	2	-
<i>P. amalago</i>	43,18 \pm 32,65	14,7	4	1,78 \pm 0,19	6,2	1	10	2,06 \pm 1,12	19,1	2,1	0,8
<i>P. arboreum</i>	9,11 \pm 7,37	3,4	21	0,49 \pm 0,27	8,6	5,4	5	0,47 \pm 0,28	3,3	1,5	1
<i>P. crassinervium</i>	14,91 \pm 13,38	2,8	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>P. gaudichaudianum</i>	13,81 \pm 7,85	6,3	26	0,58 \pm 0,26	12,2	4,2	8	0,84 \pm 0,14	3,9	10	0,82
<i>P. glabratum</i>	36,62 \pm 28,17	9,7	33	2,01 \pm 0,78	17,6	4	16	1,05 \pm 0,51	9,7	1,6	0,04*
<i>P. hispidum</i>	94,29 \pm 63,26	17,9	20	1,53 \pm 0,39	13,3	1,6	17	1,26 \pm 0,4	14,6	1,3	0,7
<i>P. umbellatum</i>	60,15 \pm 55,35	22,9	27	1,44 \pm 0,92	22,6	2,1	13	0,68 \pm 0,34	11	0,8	0,02*
<i>Piper</i> sp.	16,81 \pm 15,16	3,8	4	0,57 \pm 0,00	2	1,1	5	0,62 \pm 0,16	3	1,2	1
<i>Solanum</i>	63,69 \pm 36,08	17	21	0,49 \pm 0,07	13,6	1,7	34	0,52 \pm 0,2	37,8	3,6	0,9
<i>S. americanum</i>	7,6 \pm 7,14	2,6	2	0,03 \pm 0,00	0,1	0	3	0,08 \pm 0,07	0,4	0,2	-
<i>S. apiculatum</i>	14,3 \pm 11,52	3,8	2	0,53 \pm 0,00	1	0,5	8	0,57 \pm 0,23	6,6	2,8	-
<i>S. australe</i>	9,07 \pm 7,55	3,8	6	0,93 \pm 0,28	6	3,7	10	0,95 \pm 0,61	11	4,7	1
<i>S. caavurana</i>	5,4 \pm 2,32	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-
<i>S. capsicoides</i>	4,18 \pm 2,4	1,4	1	0,98 \pm 0,00	1,7	2,6	2	0,81 \pm 0,15	5,6	6,5	-
<i>S. scuticum</i>	10,25 \pm 14,35	3,6	5	0,5 \pm 0,1	2,3	1,4	6	0,92 \pm 0,19	10	4,8	0,99
<i>Solanum</i> sp.	2,16 \pm 1,02	0,6	5	0,47 \pm 0,12	2	6,6	5	0,35 \pm 0,16	3,2	8,1	1
Total	163,94 \pm 174,71	100 (2623,1 g)	160	0,75 \pm 0,21	100 (57,286 g)	2,2	111	0,67 \pm 0,26	100 (43,105 g)	1,6	0,86

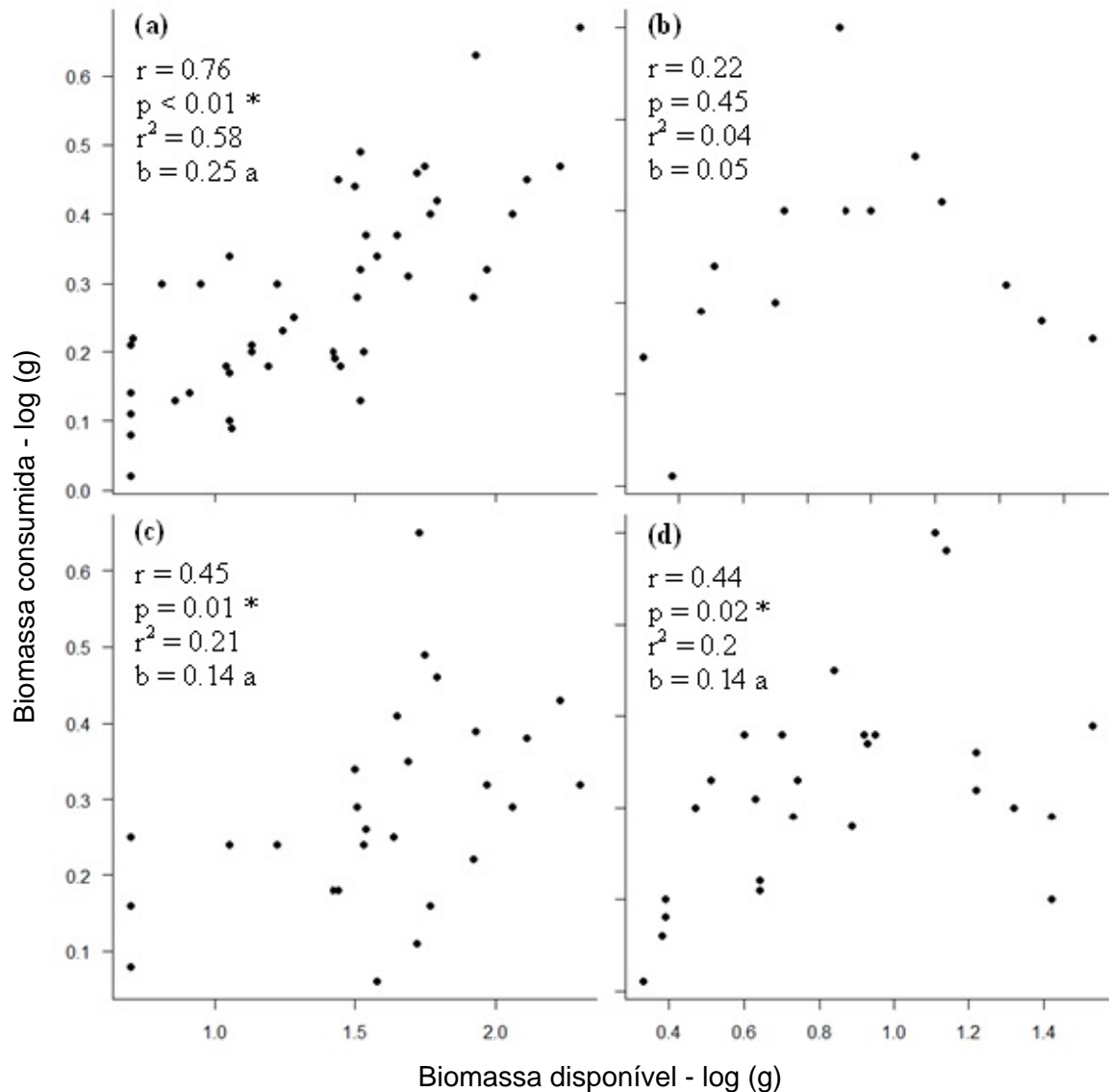


Figura 3 Regressão de biomassa disponível contra biomassa consumida – ambos os dados transformados em logaritmo – em um transecto de dois quilômetros no Parque Estadual Mata dos Godoy, norte do Paraná, sul do Brasil, onde: (a) *Carollia perspicillata*/Piper, (b) *C. perspicillata*/Solanum, (c) *Sturnira lilium*/Piper, (d) *S. lilium*/Solanum [r = coeficiente de correlação; p = significância da regressão ($\alpha = 0,05$); r^2 = coeficiente de determinação; b = coeficiente angular da reta; letras iguais após valor de b significam similaridade (não há diferença entre os grupos)].

Discussão

Alguns tipos de recursos tróficos exibem alta oferta de alimento em um curto período de tempo (*big bang resources*) e permitem espaço de forrageamento para mais do que uma espécie, consequência da maior disponibilidade espacial, assim as espécies não sobrepõem a mesma parte desta dimensão (Fleming 1985). De maneira geral, *Piper* se comportou dessa forma, pois a maioria das espécies estudadas deste gênero apresentou muitos frutos em um curto período de tempo e não o fez em alguns meses. Em contrapartida, baixa oferta de alimento, porém por todo um ciclo sazonal (*steady-state resources*), usualmente possui uma interação mais forte com o consumidor e seu uso por duas espécies semelhantes pode ser mais raro (Bonaccorso 1979). Para *Solanum*, esta parece ser uma estratégia mais comum, uma vez que houve poucos picos de frutificação, considerando as espécies estudadas. *Piper* demonstrou maior biomassa disponível ao longo do ano comparado a *Solanum*, em virtude de haver muitos indivíduos a mais do primeiro do que do segundo na área amostrada. Com respeito à proporção de espécies em frutificação, nota-se que há um tipo de alternância entre ambos os gêneros, mecanismo que provavelmente evita competição para potenciais dispersores de suas sementes (Janzen 1975, Howe & Smallwood 1982). Os dados de disponibilidade foram marcados por um alto valor de desvio padrão, próximo aos valores de média, em quase todas as espécies, o que presumivelmente ocorreu em razão dos picos de frutificação em alguns meses. Para a quantidade consumida de frutos, obteve-se, contrariamente, um baixo valor de desvio padrão comparado às médias, o que afirma que o consumo é homogêneo ao longo do ano, ou seja, não houve um uso extraordinário de um determinado item em um período específico por cada espécie.

Os dados de correlação entre biomassa consumida e disponível permitem afirmar, para o presente estudo, que as espécies forrageiam geralmente acompanhando a disponibilidade de frutos, isto é, quanto mais disponível o alimento for, mais as espécies se alimentarão dele, exceto *Carollia perspicillata* em relação a *Solanum*, modelo em que não houve significância, possivelmente devido à ingestão de frutos deste gênero por aquela espécie ter sido baixa e mais ocasional quando comparado a *Piper* (Marinho-Filho 1991). Não houve diferença entre os coeficientes angulares da reta e por isso, embora a biomassa consumida correlacione-se com biomassa disponível, nenhuma espécie é mais dependente do aumento da disponibilidade do que outra, ou seja, todas elas sujeitam-se igualmente ao acréscimo de alimento disponível. Portanto, se aquelas espécies acompanham a disponibilidade, elas podem consumir um mesmo item sem competir diretamente por ele, consoante à conjectura de que quanto maior for a oferta de alimento, mais baixa será a competição (Thies & Kalko 2004, Sartore & Reis 2013).

Considerando que não houve diferença na proporção de biomassa consumida em relação àquela disponível entre *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium*, sugere-se que estas espécies estejam partilhando recursos (Muller & Reis 1992), pois nenhuma delas investe no mesmo item mais do que outra. Além disso, de acordo com os dados, a quantidade de fruto ingerida por ambas as espécies é inexoravelmente mais baixa do que a produtividade de frutos pelas plantas. Por exemplo, elas consumiram juntas apenas 3,8% da quantidade disponível de frutos de *Piper* e *Solanum*, em conformidade com o esforço amostral. Isto possivelmente indica que a principal fonte de alimento de ambas as espécies de morcego parece ser suficiente a suas demandas na área estudada. Houve diferença apenas para *S. lilium* na proporção consumida em relação a disponível entre ambos os gêneros de planta, cujo valor foi maior em *Solanum*, o que pode ser explicado por sua menor oferta de alimento comparado a *Piper*. Assim, é esperado que *C. perspicillata* forrageie menos naquele gênero face à baixa

disponibilidade, o que evitaria competição, e desloque-se em busca de alimento alternativo (Heithaus & Fleming 1978, Mello *et al.* 2004).

A quantidade ingerida de biomassa de frutos foi diferente entre ambos os morcegos somente para *Piper umbellatum* e *P. glabratum*, plantas que exibiram muitos frutos mais do que uma vez no ano (*big bang resources*), como visto neste estudo. Estas espécies foram as mais comuns na dieta de *Carollia perspicillata* (a maior proporção consumida anual e a maior média, respectivamente), isto é, ambas as fontes de alimento possivelmente representam o núcleo da dieta desta espécie na área amostrada e o restante é consumido eventualmente quando há alto suprimento (Mello *et al.* 2004), retratando a condição mais econômica de sobrevivência (Ricklefs 2008). Para *Sturnira lilium*, *P. hispidum* e *P. amalago* foram as mais comuns na dieta, uma vez que compuseram a maior proporção consumida anual e a maior média, respectivamente, e, embora não tenha havido diferença na ingestão de frutos entre os dois pares de espécies, é possível sugerir complementariedade na dieta de ambas as espécies de morcego (Mello *et al.* 2011). Ademais, *S. lilium* pode ser menos dependente de determinadas plantas e ter hábitos alimentares mais generalistas do que *C. perspicillata*, posto que o primeiro possa evitar se alimentar do mesmo item que o segundo e investir ocasionalmente em recursos incomuns a sua dieta (Passos *et al.* 2003). Para *S. lilium*, forragear em plantas as quais estão sendo exploradas por seu potencial competidor seria menos adaptativo, e por isso observou-se diferença significativa na ingestão de frutos das plantas mais visitadas por *C. perspicillata*, o que impede a competição, além de que a primeira espécie é apta a procurar por outra fonte de alimento (Mello *et al.* 2008).

Coocorrência, um termo menos restritivo no qual espécies são encontradas em um mesmo espaço e tempo independentemente se persistirão ao longo do tempo nesta condição (Leibold & McPeck 2006), deve ser dissidente de coexistência, a qual implica segregação do nicho através de um período evolutivo, cenário onde espécies persistirão em um ambiente sem

se extinguirem (Chesson 2000). *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium* são frequentemente capturadas por quase toda a região Neotropical e em vários tipos de habitats, o que acarreta que dividem um ambiente permanentemente, ou seja, com populações estáveis, portanto provavelmente coexistem.

No início deste trabalho foram propostas algumas questões, as quais podem ser dirimidas de acordo com os dados obtidos: (1) há correlação entre alimento consumido e disponível? Observou-se que ambas as variáveis se correlacionam em *Sturnira lilium* com os dois gêneros de planta e em *Carollia perspicillata*, o fazem somente com *Piper*; (2) existe diferença na proporção de alimento consumido em relação àquele disponível? Entre as espécies de morcego não, mas houve em *Sturnira lilium* entre os dois gêneros; (3) há diferença na quantidade de alimento ingerido por ambas as espécies de morcego? Houve diferença somente para *Piper umbellatum* e *P. glabratum* e as demais espécies são supostamente consumidas em quantidades similares.

A dimensão trófica, a qual inclui disponibilidade de alimento, é capaz de explicar a segregação do nicho em *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium*, segundo os modelos apresentados, e este padrão possivelmente explica outras coocorrências de morcegos frugívoros, seguindo as teorias de nicho e de coexistência (Chesson 1991). Por conseguinte, a intensidade de frutificação é um fator funcional para casos de coexistência com nichos semelhantes como os observados neste estudo, ressaltando a riqueza de espécies de morcego na região Neotropical (Kunz & Pierson 1994, Reis *et al.* 2007), e a relativamente baixa variedade de itens alimentares em suas dietas (Lobova *et al.* 2009).

Apesar da ocorrência de sobreposição qualitativa, morcegos frugívoros podem coexistir em uma mesma área, e a quantidade de alimento que consomem, o que a princípio parece ser influenciada por flutuações na frutificação (Fleming 1981, Estrada & Coates-Estrada 2001), é muito importante para evitar a competição (Sartore & Reis 2012). Contudo,

tanto a teoria da competição quanto a teoria neutra exprime que os processos de coexistência e segregação do nicho nunca findam nem demonstram um padrão perfeito para a natureza (McGill 2003, Hubbell 2005). Portanto, os dados aqui apresentados ensejam uma explicação à coexistência de *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium* somente para o espaço e tempo estudados, uma vez que as espécies estão constantemente evoluindo e as mudanças ecológicas são diferentes entre os diversos tipos de ecossistemas. No entanto, as informações reveladas podem ser compartilhadas, ao menos parcialmente, para explicar tais processos em outras comunidades.

Referências

AGUIRRE, L. F., LENS, L., VAN DAMME, R. & MATTHYSEN, E. 2003. Consistency and variation in the bat assemblages inhabiting two forest islands within a neotropical savanna in Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 19:367-374.

ARMSTRONG, R. & MCGEHEE, R. 1976. Coexistence of species competing for shared resources. *Theoretical Population Biology* 9:317-328.

BELL, G. 2001. Ecology – neutral macroecology. *Science* 293:2413-2418.

BERNARD, E. 2002. Diet, activity and reproduction of bat species (Mammalia, Chiroptera) in Central Amazonia, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19:173-188.

BONACCORSO, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 24:359-408.

CHASE, J. M. & LEIBOLD, M. A. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago. 212 pp.

CHESSON, P. 1991. A need for niches. *Trends in Ecology and Evolution* 6:263.

CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343-366.

DATZMANN, T., VON HELVERSEN, O. & MAYER, F. 2010. Evolution of nectarivory in phyllostomid bats (Phyllostomidae Gray, 1825, Chiroptera, Mammalia). *BMC Evolutionary Biology* 10:165.

EKLÖF, A., JACOB, U., KOPP, J., BOSCH, J., CASTRO-URGAL, R., CHACOFF, N. P., DALSGAARD, B., SASSI, C., GALETTI, M., GUIMARÃES, P. R., LOMÁSCOLO, S. B., GONZÁLEZ, A. M. M., PIZO, M. A., RADER, R., RODRIGO, A., TYLIANAKIS, J. M., VÁZQUEZ, D. P. & ALLESINA, S. 2013. The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters* 16:577-583.

ESBÉRARD, C. E. L. & BERGALLO, H. G. 2005. Coletar morcegos por seis ou doze horas a cada noite? *Revista Brasileira de Zoologia* 22:1095-1098.

ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. 2001. Species composition and reproductive phenology of bats in a tropical landscape at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 17:627-646.

- FLEMING, T. H. 1981. Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia* 51:42-46
- FLEMING, T. H. 1985. Coexistence of five sympatric Piper (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology* 66:688-700.
- FLEMING, T. H. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategies in frugivorous bats. Pp. 105-118 in Estrada, A. & Fleming, T. H. (eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- FLEMING, T. H. & KRESS, W. J. 2011. A brief history of fruits and frugivores. *Acta Oecologica* 37:521-530.
- FRENCH, B. 1997. False vampires and other carnivores. *Bats* 15:11-14.
- GIANNINI, N. P. & KALKO, E. K. V. 2004. Trophic structure in a large assemblage of Phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105:209-220.
- GOTELLI, N. J. & ELLISON, A. M. 2004. *A primer of ecological statistics*. Sinauer Associates, Sunderland. 492 pp.
- HEITHAUS, E. R., FLEMING, T. H. & OPLER, P. A. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56:841-854.

HEITHAUS, E. R. & FLEMING, T. H. 1978. Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Ecological Monographs* 48:127-143.

HOWE, H. F. & SMALLWOOD, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:201-228.

HUBBEL, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19:166-172.

HUITEMA, B. E. 1980. *The analyses of covariance and alternatives*. John Wiley & Sons, Hoboken. 445 pp.

IAPAR – INSTITUTO AGRONÔMICO DO PARANÁ. 2012. Dados diários de Londrina. Available on: <http://www.iapar.br/modules/conteudo/conteudo.php?conteudo=1463>

JACOBS, D. S. & BARCLAY, R. M. R. 2009. Niche differentiation in two sympatric sibling bat species, *Scotophilus dinganii* and *Scotophilus mhlangani*. *Journal of Mammalogy* 90:879-887.

JANZEN, D. H. 1975. *Ecology of plants in the tropics*. Edward Arnold, London. 66 pp.

KRÜGER, F., HARMS, I., FICHTNER, A., WOLZ, I. & SOMMER, R. S. 2012. High trophic similarity in the sympatric North European trawling bat species *Myotis daubentonii* and *Myotis dasycneme*. *Acta Chiropterologica* 14:347-356.

KUNZ, T. H. & PIERSON, E. D. 1994. Bats of the World: an introduction. Pp. 1-46 in Nowak, R. W. (ed.). *Walker's bats of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

LEIBOLD, M. A. & MCPEEK, M. A. 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87:1399-1410.

LEVINE, J. M. & HILLERISLAMBERS, J. 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461:254-257.

LOBOVA, T. A., GEISELMAN, C. K. & MORI, S. A. 2009. *Seed dispersal by bats in the Neotropics*. New York Botanical Garden Press, New York. 465 pp.

LOPEZ, J. E. & VAUGHAN, C. 2007. Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 55:301-313.

LIMA, I. P. & REIS, N. R. 2004. The availability of Piperaceae and the search for this resource by *Carollia perspicillata* (Linnaeus) (Chiroptera, Phyllostomidae, Carollinae) in Parque Municipal Arthur Thomas, Londrina, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21:371-377.

MARINHO-FILHO, J. S. & SAZIMA, I. 1989. Activity patterns of six phyllostomid bat species in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 49:777-782.

MARINHO-FILHO, J. S. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7:59-67.

MCGILL, B. J. 2003. Does Mother Nature really prefer rare species or log-left-skewed SADs a sampling artefact? *Ecology Letters* 6:766-773.

MELLO, M. A. R., SCHITTINI, G. M., SELIG, P. & BERGALLO, H. G. 2004. Seasonal variation in the diet of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in an Atlantic forest area in southeastern Brazil. *Mammalia* 68:49-55.

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* 89:485-492.

MELLO, M. A. R., MARQUITTI, F. M. D., GUIMARÃES JR., P. R., KALKO, E. K. V., JORDANO, P., AGUIAR, M. A. M. 2011. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *Plos One* 6:1-10.

MORRISON, D. W. 1980. Efficiency of food utilization by fruit bats. *Oecologia* 45:270-273.

MULLER, M. F. & REIS, N. R. 1992. Partição de recursos alimentares entre quatro espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 9:345-355.

MUNIN, R. L., FISCHER, E. & GONÇALVES, F. 2012. Food habits and dietary overlap in a phyllostomid bat assemblage in the Pantanal of Brazil. *Acta Chiropterologica* 14:195-204.

PASSOS, F. C., SILVA, W. R., PEDRO, W. A. & BONIN, M. R. 2003. Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20:511-517.

REIS, N. R., PERACCHI, A. L., PEDRO, W. A. & LIMA I. P. 2007. *Morcegos do Brasil*. Nelio Roberto dos Reis, Londrina. 253 pp.

REIS, N. R., FREGONEZI, M. N., PERACCHI, A. L. & SHIBATTA, O. A. 2013. *Morcegos do Brasil: Guia de Campo*. Technical Books, Rio de Janeiro. 252 pp.

RICKLEFS, R. E. 2008. *The economy of nature*. W. H. Freeman and Company, New York. 700 pp.

ROSNER, B. 2010. *Fundamentals of biostatistics*. Cengage Learning, Stamford. 888 pp.

SALSAMENDI, E., GARIN, I., AROSTEGUI, I., GOITI, U. & AIHARTZA, J. 2012. What mechanism of niche segregation allows the coexistence of sympatric sibling rhinolophid bats. *Frontiers in Zoology* 9:30.

SARTORE, E. R. & REIS, N. R. 2012. Relacionando dieta e horários de captura entre duas espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae, Stenodermatinae). *Semina: Ciências Biológicas e da Saúde* 33:65-76.

- SARTORE, E. R. & REIS, N. R. 2013. Trophic niche of two sympatric frugivorous bat species in a periurbana area of southern Brazil. *Mammalia* 77:141-148.
- SEKIAMA, M. L., ROCHA, V. J. & PERACCHI, A. L. 2013. Subfamília Carollinae. Pp. 107-114 in Reis, N. R., Fregonezi, M. N., Peracchi, A. L. & Shibatta, O. A. (eds.). *Morcegos do Brasil: Guia de campo*. Technical Books, Rio de Janeiro.
- SIEMERS, B. M., GREIF, S., BORISSOV, I., VOIGT-HEUCKE, S. L. & VOIGT, C. C. 2011. Divergent trophic levels in two cryptic sibling bat species. *Oecologia* 166:69-78.
- SILVA, A. G., GAONA, O. & MEDELLÍN, R. A. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon forest, Mexico. *Journal of Mammalogy* 89:43-49.
- SILVEIRA, M. 2006. A vegetação do Parque Estadual Mata dos Godoy. Pp. 19-27 in Torezan, J. M. D. (ed.). *Ecologia do Parque Estadual Mata dos Godoy*. Itedes, Londrina.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, W. G. 1967. *Statistical methods*. Iowa State University Press, Ames. 593 pp.
- THIES, W. & KALKO, E. K. V. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104:362-376.

THOMAS, D. W. 1984. Fruit intake and energy budgets of frugivorous bats. *Physiological Zoology* 57:457-467.

ZANON, C. M. V. & REIS, N. R. 2007. Bats (Mammalia, Chiroptera) in the Ponta Grossa region, Campos Gerais, Paraná, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 24:327-332.

ZORTÉA, M. 2003. Reproductive patterns and feeding habits of three nectarivorous bats (Phyllostomidae: Glossophaginae) from the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Biology* 63:159-168.

CONCLUSÃO GERAL

Conclui-se que as espécies de morcegos frugívoros estudadas podem coexistir em uma mesma área ainda que apresentem sobreposição trófica - considerando que as dimensões espaciais e temporais também se sobrepõem muitas vezes – pois tanto o parâmetro quantitativo da dieta dessas espécies quanto a disponibilidade do alimento a ser consumido por elas são fatores que podem influenciar suas interações, principalmente competição por recursos. Como regra geral encontrada na área de estudo, *Carollia perspicillata* consome preferencialmente duas espécies do gênero *Piper* com maior frequência ao longo do ano, enquanto *Sturnira lilium* consome frequentemente outras duas espécies do mesmo gênero além de maior variedade de frutos de *Solanum*. De modo que essas circunstâncias parecem ser suficientes para diferenciar o nicho trófico das espécies e por consequência permitir a coexistência entre as mesmas.