

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



PATRÍCIA KERCHES ROGERI

**“ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL NO USO DO ESPAÇO EM
MORCEGOS FRUGÍVOROS”**

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) <u>PATRÍCIA KERCHES ROGERI</u> <u>Sérgio Furtado dos Reis</u> e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia para obtenção do Título
de Mestre em Ecologia

Orientador: Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis
Co-Orientador: Dr. Marco Aurelio Ribeiro de Mello

Campinas, 2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

R63e

Rogeri, Patrícia Kerches, 1986-
Especialização individual no uso do espaço em
morcegos frugívoros / Patrícia Kerches Rogeri. –
Campinas, SP: [s.n.], 2011.

Orientadores: Sérgio Furtado dos Reis.
Coorientador: Marco Aurelio Ribeiro de Mello.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Biologia.

1. Especialização individual (Ecologia). 2.
Forrageio. 3. Morcego. 4. Radiotelemetria. 5. Uso
do espaço. I. Reis, Sérgio Furtado dos, 1952-. II.
Mello, Marco Aurelio Ribeiro de. III. Universidade
Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em Inglês: Individual specialization in the use of space by frugivorous bats

Palavras-chave em Inglês:

Individual specialization (Ecology)

Foraging

Bats

Radio telemetry

Use of space

Área de concentração: Ecologia

Titulação: Mestre em Ecologia

Banca examinadora:

Sérgio Furtado dos Reis [Orientador]

Márcio Silva Araújo

Wesley Augusto Conde Godoy

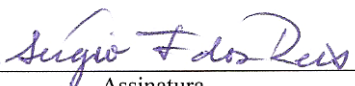
Data da defesa: 19-12-2011

Programa de Pós Graduação: Ecologia

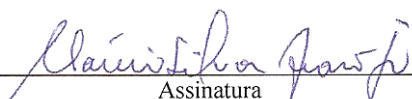
Campinas, 19 de dezembro de 2011

BANCA EXAMINADORA

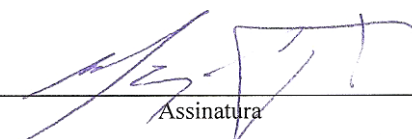
Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis (Orientador)


Assinatura

Prof. Dr. Márcio Silva Araújo


Assinatura

Prof. Dr. Wesley Augusto Conde Godoy


Assinatura

Prof. Dr. Augusto Shinya Abe

Assinatura

Prof. Dr. Paulo Roberto Guimarães Junior

Assinatura

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer aos meus pais, Norma e Silvio, e aos meus irmãos, Luciana e Renato, pelo amor e compreensão ao longo desses anos, e pela participação ativa neste projeto, que inclui trabalhos de campo e revisões de texto.

Agradeço aos meus amados Laila, Scoth, Tuca, Teca e Tico por alegrarem os meus momentos de estudo e pelas lições de convivência, e aos morcegos por me permitirem invadir suas intimidades. Tenho certeza de que não é nada cômodo usar uma mochila com uma antena, mas sei que fui compreendida por eles.

Agradeço aos meus “estagiários”, que hoje são meus amigos queridos, Renata, Débora, Livia, Lucas, Fabio, Caio e Vinicius. Obrigada pelas histórias de terror, “sim-não-irrelevante”, cantorias, lanches, noites de Resident Evil e, principalmente, pelo carinho.

Agradeço muito ao Dr. Reinaldo Teixeira pelo incentivo, por estar sempre disposto a ajudar, por acreditar em mim e em meu trabalho, pelas revisões, sugestões e discussões.

Agradeço imensamente ao Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis pela oportunidade e pelos estudos que foram fundamentais para a continuidade e conclusão do meu mestrado. Agradeço ao Dr. Márcio Araújo e ao Mathias Pires pelas discussões e sugestões.

E, finalmente, agradeço ao meu co-orientador Dr. Marco Mello pela confiança, orientação e pelo incentivo à pesquisa.

Agradeço ao Núcleo Luno de Apoio Didático pelo patrocínio fundamental. Este estudo foi financiado por meio de um auxílio a jovens pesquisadores, uma bolsa de iniciação científica e uma bolsa de treinamento técnico da Fapesp (processos 2006/00265-0, 2007/03405-0 e

2008/10940-2, respectivamente), uma bolsa de mestrado da Capes, e uma bolsa de pós-doutorado da Alexander von Humboldt Stiftung (Alemanha, processo 1134644).

RESUMO

Estudos recentes têm sugerido especialização individual no uso de diferentes recursos por populações de animais. Em paisagens heterogêneas, é provável que ocorra também especialização individual no uso do espaço. Para testar essa hipótese, estudei uma população do morcego frugívoro *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae) em uma área de cerrado no sudeste do Brasil. Testei também a previsão de que o uso das áreas pelos morcegos deve estar relacionado com a diferenças na distribuição espacial das principais plantas-alimento na área. Monitorei por radiotelemetria 13 indivíduos de *S. lilium* de junho a agosto de 2009 e de junho a agosto de 2010. Para medir a variação interindividual no uso do espaço, usei uma metodologia baseada em redes complexas. Com uma imagem de satélite de alta resolução da área de estudo, determinei 13 subáreas de acordo com o tipo predominante de habitat. Nessas subáreas, estimei a densidade das principais plantas-alimento de *S. lilium* e contei o número de pontos de atividade estimados para cada indivíduo. As áreas de uso totais estimadas variaram de 4 a 457 ha ($110 \pm 126,8$). Observei grande variação interindividual no uso de áreas nucleares de forrageio ($E = 0,80$; $P < 0,001$), porém sem agrupamento ou superdispersão ($C_{ws} = -0,115$; $P = 1$). A variação encontrada não foi explicada por sexo ou peso. Dois indivíduos concentraram sua atividade em subáreas com maior densidade de Solanaceae, quatro em subáreas com maior densidade de Piperaceae, e um em subáreas com maior densidade de Cecropiaceae. Estes resultados corroboram a hipótese de especialização individual no uso do espaço pela população de *S. lilium* estudada, estando a especialização aparentemente ligada à distribuição espacial das plantas-alimento. Essa variação interindividual pode ter consequências sobre a forma como morcegos *S.*

lilium prestam serviços ambientais de dispersão de sementes e conectam elementos de paisagens fragmentadas.

Palavras-chave: especialização individual, forrageio, morcegos, radiotelemetria, seleção de habitat, uso do espaço.

ABSTRACT

Recent studies have pointed out individual specialization in resource use in animal populations. In heterogeneous landscapes, there is probably also individual specialization in the use of space. To test this hypothesis, I studied a population of the frugivorous bat *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a cerrado area in southeastern Brazil. I also tested the prediction that the use of areas by bats should be related to differences in spatial distribution among the main food-plants. Thirteen *S. lilium* bats were radiotracked in June-August 2009 and June-August 2010. To measure individual specialization in space use I used an approach based on network theory. With a high-resolution satellite image of the study area, I determined 13 subareas according to predominant habitat type. In these subareas, I estimated the density of the main food-plants of *S. lilium* and counted the number of activity points estimated for each individual bat. The estimated total areas of use varied from 4 to 457 ha ($110 \pm 126,8$). I observed large interindividual variation in the use of core foraging areas ($E = 0,80$; $P < 0,001$) but no clustering or overdispersion ($C_{ws} = -0,115$; $P = 1$). The variation found was not explained by sex or weight. Two individuals concentrated their activity in subareas with higher density of Solanaceae, four in subareas with higher density of Piperaceae, and one in subareas with higher density of Cecropiaceae. These results corroborate the hypothesis of individual specialization in the use of space by the *S. lilium* population studied, which seems to be linked to uneven distribution of food-plants. This interindividual variation may affect the way *S. lilium* provides environmental services of seed dispersal and connect elements of fragmented landscapes.

Keywords: bats, foraging habitat, habitat selection, individual specialization, radiotelemetry, use of space.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	1
MÉTODOS	8
Área de estudo	8
Coleta de dados	9
Radiotelemetria	11
Definição dos tipos de habitats	14
Especialização individual	16
Disponibilidade de plantas-alimento	17
RESULTADOS	18
Morcegos capturados	18
Radiotelemetria	18
Especialização individual	27
Disponibilidade de plantas-alimento	27
DISCUSSÃO	28
CONCLUSÃO	35
REFERÊNCIAS	36

LISTA DE FIGURAS

1. O nicho de uma população (curva espessa) pode ser subdividido nos nichos de cada um dos indivíduos que a compõe. A amplitude do nicho total da população (*total niche width* - TNW) é a variância no uso do recurso por todos os indivíduos (curvas finas). $TNW = WIC + BIC$, onde WIC (*within-individual component* - seta pontilhada) é a média da amplitude dos nichos individuais e BIC (*between-individual component* - seta cinza) é a variância da média do uso do recurso entre os indivíduos. A: Em uma população de indivíduos generalistas, WIC representa a maior parte de TNW; B: a razão WIC/TNW é pequena em uma população de indivíduos especialistas. (Modificada a partir de Bolnick 2003); **pg 3.**

2. Um morcego da espécie *Sturnira lilium*. Foto: Marco A. R. Mello; **pg 7.**

3. A área de estudo no *campus* da Universidade Federal de São Carlos, sudeste do Brasil. (adaptado de Paese 1997); **pg.9.**

4. Os radiotransmissores (modelo BD-2N, Holohil Systems, Canadá) foram colados nas costas, entre as escapulas, em cada morcego da espécie *Sturnira lilium* monitorado. Foto: Renata Muylaert; **pg 12.**

5. Os radio-receptores (modelo Yaesu VR500, Wagener Telemetrieanlagen, Alemanha) usados na telemetria em campo eram compactos e possuíam uma antena H acoplada, facilitando o deslocamento dentro da mata. Foto: Marco A. R. Mello; **pg 12.**

6. A área de estudo na reserva da UFSCar, *campus* de São Carlos, foi dividida em 13 subáreas para a análise de especialização individual no uso do espaço por morcegos da espécie *Sturnira*

lilium, de acordo com as áreas nucleares de uso de cada indivíduo. Subárea 1 – Eucalipto; subárea 2 – Eucalipto; subárea 3 – Embrapa; subárea 4 – mata ciliar; subárea 5 – Mata Ciliar; subárea 6 – cerrado *sensu stricto*; subárea 7 – cerrado; subárea 8 – eucalipto; subárea 9 – estrada; subárea 10 – Parque Ecológico; subárea 11 – Bosque da UFSCar; subárea 12 – mata semidecídua; subárea 13 – mata semidecídua; **pg 15.**

7. Atividade do indivíduo 6 durante três dias de monitoramento representados cada um por cores diferentes, amarelo, rosa e verde. Mesmo com o abrigo diurno na área de mata ciliar, esse indivíduo teve a mesma área nuclear de atividade durante todas as noites; **pg. 20.**

8. Observando-se os pontos de atividade estimados por radiotelemetria para morcegos da espécie *Sturnira lilium* na imagem de satélite da área de estudo (Quickbird, 60 cm) na reserva da UFSCar, campus de São Carlos, SP, nota-se que os indivíduos diferiram entre si quanto aos habitats preferidos para forrageio. Os pontos e linhas em amarelo descrevem a atividade do indivíduo 12, enquanto em rosa está representado o indivíduo 11 e em vermelho o indivíduo 1. As áreas delimitadas pelas linhas grossas com linhas verticais representam os núcleos de atividade (Kernel 50%) e as linhas finas delimitam a área de atividade secundária (Kernel 95%). As coordenadas da grade estão em UTM; **pg 22.**

9. Observando-se os pontos de atividade estimados por radiotelemetria para morcegos da espécie *Sturnira lilium* na imagem de satélite da área de estudo (Quickbird, 60 cm) na reserva da UFSCar, campus de São Carlos, SP, nota-se que os indivíduos diferiram entre si quanto aos habitats preferidos para forrageio. Os pontos e linhas em amarelo descrevem a atividade do

indivíduo 9, em azul a do indivíduo 8, em lilás a do indivíduo 6 e em vermelho a do indivíduo 10. As áreas delimitadas pelas linhas grossas com linhas verticais representam núcleo de atividade (Kernel 50%) e as linhas finas delimitam a área de atividade secundária (Kernel 95%). As coordenadas da grade estão em UTM; **pg 23.**

10. Observando-se os pontos de atividade estimados por radiotelemetria para morcegos da espécie *Sturnira lilium* na imagem de satélite da área de estudo (Quickbird, 60 cm) na reserva da UFSCar, campus de São Carlos, SP, nota-se que os indivíduos diferiram entre si quanto aos habitats preferidos para forrageio. Os pontos e linhas em amarelo, atividade do indivíduo 5, em rosa do indivíduo 3 e em vermelho o indivíduo 4, e em azul do indivíduo 7. As áreas delimitadas pelas linhas grossas com linhas verticais representam núcleo de atividade (Kernel 50%) e as linhas finas delimitam a área de atividade secundária (Kernel 95%). As coordenadas da grade estão em UTM; **pg 24.**

11. Observando-se os pontos de atividade estimados por radiotelemetria para morcegos da espécie *Sturnira lilium* na imagem de satélite da área de estudo (Quickbird, 60 cm) na reserva da UFSCar, campus de São Carlos, SP, nota-se que os indivíduos diferiram entre si quanto aos habitats preferidos para forrageio. Os pontos e linhas em verde a atividade do indivíduo 2 e em vermelho a atividade do indivíduo 13. As áreas delimitadas pelas linhas grossas com linhas verticais representam núcleo de atividade (Kernel 50%) e as linhas finas delimitam a área de atividade secundária (Kernel 95%). As coordenadas da grade estão em UTM; **pg 25.**

LISTA DE TABELAS

1. Dados dos morcegos da espécie *Sturnira lilium* monitorados de junho a agosto de 2009 e de junho a agosto de 2010 na área de estudo na reserva da UFSCar, campus de São Carlos, SP; **pg 21.**
2. Pontos de atividade estimados para cada indivíduo da espécie *Sturnira lilium* e a densidade de plantas (indivíduos/250m²) em cada uma das subáreas; **pg 26.**

INTRODUÇÃO

A teoria de nicho (Leibold 1995) tem sido usada para estudar a ecologia de espécies como um todo ou de populações locais, tratando indivíduos coespecíficos como ecologicamente equivalentes. Por exemplo, a maioria dos modelos de competição intraespecífica, dinâmica predador-presa (Roughgarden 1979) e estrutura de teias tróficas supõem que indivíduos da mesma espécie atuam de maneira idêntica (Bolnick et al. 2003). Neste caso, os modelos de nicho partem do pressuposto de que, por exemplo, diferentes indivíduos de uma população têm a mesma chance de conseguirem um determinado recurso, independente de sexo, idade ou morfologia. Esse pressuposto de equivalência entre os elementos de um sistema foi formalizado por físicos e químicos, sendo usado na aproximação do campo médio e na lei de ação das massas (Murrel et al. 2004).

Assim, a aproximação do campo médio pressupõe que cada indivíduo de uma dada população ou espécie tem a mesma probabilidade de interagir com todos os outros indivíduos do mesmo sistema (Durrett e Levin 1994), utilizando os recursos de forma semelhante. Já a lei de ação das massas presume que organismos encontram uns aos outros em proporção às suas densidades espaciais médias, como moléculas de um gás ideal dentro de um recipiente adiabático (Murrel et al. 2004). A aproximação do campo médio tem servido muito bem à Ecologia nos últimos 80 anos (Murrel et al. 2004), ao simplificar a matemática e permitir a construção de modelos para estudar a estrutura e a dinâmica de sistemas complexos biológicos (May 1976).

Essa concepção de equivalência parece ser bastante útil para explicar e prever o comportamento de sistemas complexos físicos e químicos. No entanto, na Biologia, existem alguns casos nos quais a noção de equivalência não é adequada para interpretar e prever os

padrões observados. Por exemplo, Van Valen (1965) estudou a variação morfológica na largura do bico de espécies de pássaros em ilhas e no continente do Atlântico Norte. Ele propôs que a expansão do nicho da espécie na ausência de competidores interespecíficos foi alcançada devido ao aumento da variação entre os indivíduos no uso do recurso. Essa variação na forma de utilização dos recursos entre indivíduos de uma mesma população também já foi observada em moluscos (West 1986), lontras-marinhas (Estes et al. 2003), aves (Werner e Sherry 1987), vespas (Araújo e Gonzaga 2007) e peixes (Araújo et al. 2008) em diferentes partes do mundo. Estes estudos sugerem que os membros de uma mesma população consomem itens alimentares distintos ou em diferentes proporções mesmo quando a oferta de recurso é a mesma para todos os indivíduos. Bolnick et al. (2003) listaram 93 espécies de animais nas quais foi verificada variação entre indivíduos no uso do recurso e Araújo et al. (2011) aumentaram essa lista para 189 espécies.

Para entender melhor essa variação entre indivíduos, Roughgarden (1974) propôs que, supondo que os recursos no ambiente sejam ordenáveis em um único eixo, como por exemplo, o comprimento das presas, o nicho total da população (*total niche width* - TNW) é a variância no tamanho de todas as presas capturadas, que pode ser dividida em dois componentes: o componente intraindividual (*within-individual component* - WIC), que é a variância média dos recursos encontrados na dieta de cada indivíduo, e o componente interindivíduo (*between-individual component* - BIC), que é a variação entre as médias dos indivíduos. Desta forma, quando a variação entre os indivíduos é grande, BIC representa a maior parte de TNW, sendo a razão WIC/TNW pequena (Fig. 1). Usando essa ideia, Bolnick et al. (2003) definem como um

especialista individual um indivíduo cujo nicho é substancialmente mais estreito do que o nicho da sua população, devido a razões não atribuídas ao sexo, idade ou grupo morfológico.

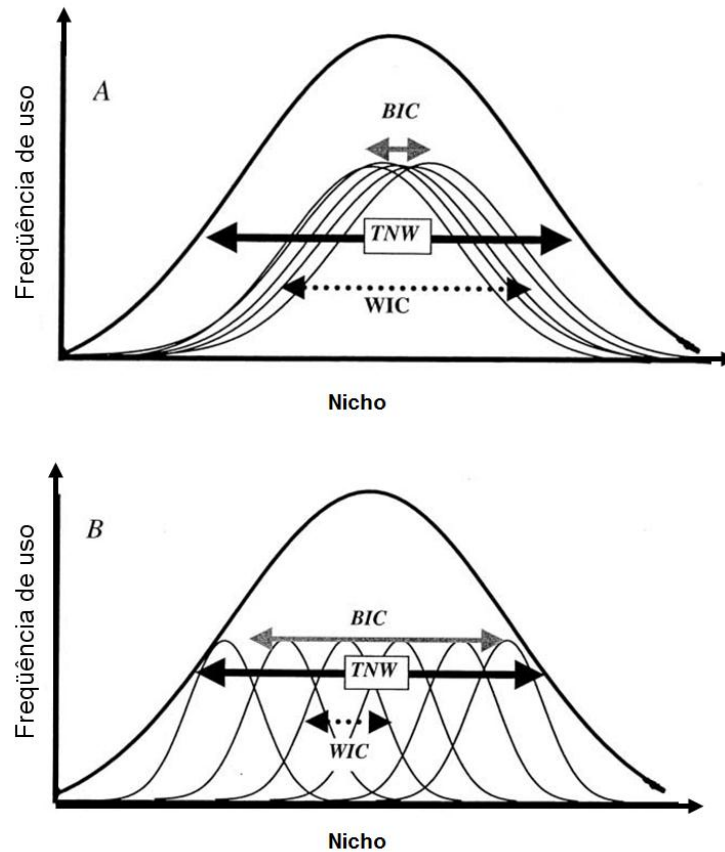


Figura 1: O nicho de uma população (curva espessa) pode ser subdividido nos nichos de cada um dos indivíduos que a compõe. A amplitude do nicho total da população (*total niche width* - TNW) é a variância no uso do recurso por todos os indivíduos (curvas finas). $TNW = WIC + BIC$, onde WIC (*within-individual component* - seta pontilhada) é a média da variância dos nichos individuais e BIC (*between-individual component* - seta cinza) é a variância entre as médias do uso do recurso dos indivíduos. A: Em uma população de indivíduos generalistas, WIC representa a maior parte de TNW; B: a razão WIC/TNW é pequena em uma população de indivíduos especialistas. (Modificada a partir de Bolnick *et al.* 2003).

Considerando essa variação observada entre os nichos de indivíduos de uma mesma população, estudos sobre especialização individual permitem entender melhor a complexidade das populações naturais e como ela emerge a partir da variabilidade e adaptabilidade dos diferentes organismos (Grimm e Railsback 2005). Quando ocorre especialização individual, indivíduos de uma mesma população tendem a diferir uns dos outros, mesmo que pertençam a um mesmo grupo etário, interagindo com o ambiente de forma diferente (Grimm e Railsback 2005).

Bolnick et al. (2003) sugerem que a especialização individual seja resultado de *trade-offs*. Os *trade-offs* são os mecanismos proximais mais plausíveis de limitação da amplitude do nicho de um indivíduo. Eles podem ser morfológicos, comportamentais ou fisiológicos (Bolnick et al. 2003). A ideia de *trade-off* é que um indivíduo, ao adotar uma estratégia (por exemplo especializado na presa A), perde habilidade para realizar eficientemente uma estratégia alternativa (capturar a presa B). Em tal situação, um generalista (que consome A e B) pode ser incapaz de realizar tão bem quanto os especialistas qualquer uma das duas estratégias, podendo, portanto, ser negativamente selecionado (Bolnick et al. 2003). É sabido que *trade-offs* ocorrem em vários aspectos do forrageio, como reconhecimento, captura e digestão da presa (Bolnick et al. 2003).

Os estudos sobre variação interindividual no uso de recursos geralmente abordam aspectos relacionados à dieta (e.g. Bolnick et al. 2003), embora trabalhos avaliando outros aspectos do nicho, como relação hospedeiro-parasita, seleção de habitat e exploração do ambiente, também já tenham sido feitos (Bolnick et al. 2003). Atualmente os estudos tendem a

diversificar os eixos de recursos abordados (Araújo et al. 2011), sendo que ainda hoje relativamente poucos estudos abordaram o uso do espaço.

Portanto, é importante estudar também como os indivíduos de uma mesma população diferem entre si no uso do espaço. A heterogeneidade espacial permite o aumento do número de espécies coexistentes em uma dada localidade, ao oferecer diferentes combinações possíveis de uso do habitat e dos recursos, possibilitando o estabelecimento e a manutenção de populações com diferentes conjuntos de interações (Durrett e Levin, 1994). Assim, torna-se importante entender a variação interindividual entre membros de uma população em função das condições do habitat. É necessário compreender de que forma diferentes membros de uma mesma população fazem uso do espaço. Alguns estudos observaram variação no uso do espaço entre os indivíduos de uma mesma população em mamíferos aquáticos (Carnivora, Mammalia) (e.g. Bradshaw et al. 2004, Chilvers 2008) e peixes (e.g. Morbey et al. 2006; Kobler et al. 2009; Hammerschlag-Peyer e Layman 2010).

Seria interessante testar a hipótese de especialização individual no uso do espaço também em organismos terrestres. Um bom modelo de estudo são os morcegos (Mammalia: Chiroptera), o segundo maior grupo de mamíferos em número de espécies, amplamente distribuído por todo o planeta (Simmons 2005). Atualmente são descritas 1.116 espécies de morcegos distribuídas em 18 famílias (Simmons 2005), das quais 172 espécies de nove famílias ocorrem no Brasil, compondo um terço da fauna de mamíferos do país (Reis et al. 2011). Os morcegos apresentam a maior diversidade de hábitos alimentares entre os mamíferos, podendo ser fitófagos (e.g. frugívoros, nectarívoros, polinívoros, folívoros ou granívoros), animalívoros (e.g. insetívoros,

carnívoros generalistas, piscívoros, ranívoros ou hematófagos) ou onívoros (que comem plantas e animais com frequência similar) (Kunz e Fenton 2003). Dentre os morcegos, a família Phyllostomidae, endêmica da Região Neotropical, é a que possui a maior diversidade de hábitos alimentares, destacando-se entre eles a frugivoria, que atingiu a mais alta especialização nas subfamílias Carolliinae, Rinophyllinae e Stenodermatinae (Rojas et al. 2011).

Dentre os morcegos da subfamília Stenodermatinae, a espécie *Sturnira lilium* (E. Geoffroy, 1810) ocorre desde o México e as Pequenas Antilhas até o nordeste da Argentina e o Uruguai (Simmons 2005), estando amplamente distribuída em todo o território brasileiro (Reis et al. 2011). Trata-se de um morcego de tamanho pequeno, com antebraço de 36,6 a 45,0 mm e peso em torno de 21 g (Gannon et al. 1989) (Fig.2). Embora o alimento principal dos morcegos *S. lilium* sejam os frutos do gênero *Solanum* (Solanaceae) (Lobova et al. 2009), há registro de mais de 80 espécies de plantas em sua dieta, incluindo principalmente frutos das famílias Piperaceae, Cecropiaceae e Moraceae (Mello et al. 2008a). Além de frutos, em algumas localidades *S. lilium* se alimenta também de pólen, néctar e insetos (Giannini 1999).

Os morcegos *S. lilium* possuem grande mobilidade e utilizam grandes áreas de forrageio durante a noite (Mello et al. 2008b). Loayza e Loiselle (2008) observaram sobreposição moderada nas áreas utilizadas por indivíduos de *S. lilium*, o que pode ser interpretado como um indício de diferenciação na utilização do ambiente entre indivíduos da mesma população. No entanto, Loayza e Loiselle (2008) não testaram formalmente essa variação interindividual. Essas evidências indicam que morcegos *S. lilium* têm grande potencial como modelos para testar variação interindividual no uso do espaço.



Figura 2: Um morcego da espécie *Sturnira lilium*. Foto: Marco A. R. Mello.

Portanto, considerando que a especialização individual é um fenômeno comum em diversas populações consideradas como generalistas (Bolnick et al. 2003) e que diferenças interindividuais no uso do espaço já foram descritas em outros animais (e.g. Chilvers 2008, Hammerschlag-Peyer e Layman 2010, Morbey et al. 2006), mas não em morcegos, animais voadores cujo deslocamento é menos limitado por barreiras físicas, testei no presente trabalho a

hipótese de especialização individual no uso dos habitats de forrageio em morcegos da espécie *S. liliu*. Além de testar a ocorrência desse fenômeno, procurei investigar alguns dos possíveis mecanismos que poderiam gerá-lo. Assim, testei a previsão de que a frequência de uso dos diferentes tipos de habitat por cada indivíduo diferia do esperado com base na disponibilidade local de habitats, e testei também a previsão de que os diferentes tipos de habitat diferiam entre si quanto à disponibilidade das principais famílias de plantas usadas como alimento por *S. liliu* (Solanaceae, Piperaceae e Cecropiaceae). Resultados de outro estudo feito na mesma área e com a mesma população serviram de base para a premissa de que haveria especialização individual na dieta de morcegos *S. liliu* (Muylaert 2011).

MÉTODOS

Área de estudo. – O presente estudo foi realizado em uma reserva de cerrado pertencente ao campus da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), São Carlos, SP, sudeste do Brasil (21°58' S, 47°52' W) (Fig. 3). A área é composta por um mosaico de vegetação natural, plantações e áreas antropogênicas. São ao todo 124,68 ha de vegetação de cerrado, 3,60 ha de matas galerias, 93,84 ha de eucaliptais com sub-bosque de cerrado, 222,73 ha de silvicultura de *Eucalyptus*, 8,39 ha de *Pinus* e 83,67 ha compostos por represas, trilhas e campos alterados (Paese 1997). O clima da região é classificado como Cwa (tropical de altitude) segundo o sistema de Köppen (CEPAGRI – UNICAMP). Existem duas estações bem definidas, uma chuvosa, normalmente entre os meses de outubro a março, e uma seca, de abril a setembro (Monteiro e Prado, 2006).

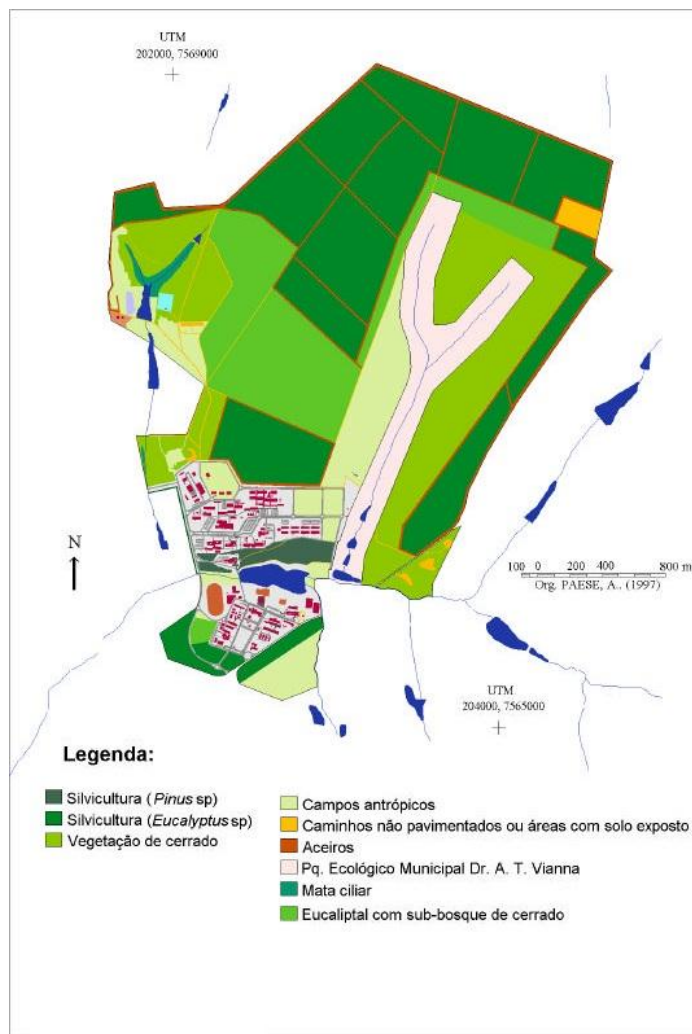


Figura 3 – A área de estudo no *campus* da Universidade Federal de São Carlos, sudeste do Brasil. (adaptado de Paese 1997).

Coleta de dados. - Para avaliar o uso do espaço pelos morcegos *S. lilium*, nos períodos de 25 de junho a 10 de agosto de 2009 e 25 de junho a 10 de agosto de 2010, usei a técnica de monitoramento por radiotelemetria. Os procedimentos usados em campo seguiram as “diretrizes para uso de mamíferos em pesquisa e ensino” dadas pela American Society of Mammalogy

(Gannon e Sikes 2007). O trabalho de campo foi autorizado através de uma licença de pesquisa (SISBIO nº 11093-2) e de uma licença de coleta permanente de morcegos (SISBIO nº 19335-1) dadas pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Também contei com uma aprovação dada pela Comissão de Ética em Experimentação Animal da UFSCar (nº 013/2007) e uma autorização de acesso à reserva dada pela Prefeitura Universitária da UFSCar (nº 022/07 DISG/PU).

Em cada período de amostragem, durante 10 noites de captura, que foram seguidas de aproximadamente duas semanas de monitoramento para cada uma, capturei os morcegos com redes-de-neblina (nylon, modelo 716/7P, 7 x 2,5 m; denier 70/2, malha 16 x 16 mm; Ecotone Inc., Polônia) na área de mata ciliar (subárea 5 da Fig. 6). Para cada morcego capturado realizei uma rotina de exames, medindo seu antebraço com paquímetro (resolução de 0,01 mm) e peso com dinamômetro portátil (resolução de 0,1 g) para auxiliar na identificação das espécies em campo. Identifiquei os morcegos capturados por meio de uma combinação de chaves taxonômicas (Emmons e Feer 1997, Gardner 2008, Vizotto e Taddei 1973), além de contar com a ajuda de outros especialistas em morcegos, principalmente Marcelo R. Nogueira (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro). Os espécimes-testemunho foram depositados na coleção mastozoológica do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (licença permanente SISBIO nº 19335-1). Como na área de estudo ocorrem duas espécies de *Sturnira*, *S. lilium* e *S. tildae*, baseei-me em diferenças de dentição e tamanho para identificá-las e trabalhar apenas com *S. lilium* (seguindo os caracteres sugeridos por Simmons & Voss 1998).

Radiotelemetria. - A fim de selecionar os indivíduos-alvo do estudo, determinei o sexo e a classe etária de cada morcego capturado, observando o grau de ossificação das epífises das falanges das asas (conforme Kunz 1988). Selecionei para a radiotelemetria os primeiros indivíduos capturados em cada noite, na tentativa de usar no estudo apenas indivíduos que ocupassem abrigos diurnos em uma mesma área relativamente pequena (a mata ciliar onde fiz as capturas), supondo assim que as diferenças observadas nas áreas usadas para forrageio não seriam um artefato causado por monitorar morcegos de populações diferentes. Por último, aderi ao dorso de cada morcego selecionado, entre os ossos da escápula (como indica a figura 4), um radiotransmissor miniaturizado (modelo BD-2N, Holohil Systems, Canadá) com cola veterinária (Vetbond™) (Fig.4). Os transmissores pesavam 0,9 gramas, menos do que 5% do peso total de cada indivíduo, respeitando a regra da carga máxima (Aldridge and Brigham 1988). Para captar os sinais dos transmissores em campo, usei um radio-receptor (modelo Yaesu VR500, Wagener Telemetrieanlagen, Alemanha) adaptado para telemetria, com uma antena H acoplada (Fig. 5).

Para localizar os abrigos diurnos, usei a técnica “*homing in on the animal*” (veja uma explicação detalhada em Mello 2010). O procedimento consistia em, durante o dia, procurar o sinal de cada animal próximo a sua área de captura. Quando o animal não era encontrado perto de onde fora capturado, eu percorria toda a área na tentativa de localizar o sinal, que com a proximidade da fonte emissora ficava mais forte, até por fim encontrar o local exato onde o animal estava abrigado. Realizei o monitoramento da atividade noturna usando a técnica de triangulação, com duas equipes trabalhando simultaneamente, cada uma com um radio-receptor, um radio HT para comunicação (modelo EP450, Motorola, Brasil) e um aparelho GPS (modelo



Figura 4: Os radiotransmissores miniaturizados (modelo BD-2NP, Holohil Systems, Canadá) foram colados nas costas, entre as escapulas, em cada morcego da espécie *Sturnira lilium* monitorado. Foto: Renata Muylaert.



Figura 5: Os radio-receptores (modelo Yaesu VR500, Wagener Telemetrieanlagen, Alemanha) usados na telemetria em campo eram compactos e possuíam uma antena H acoplada, facilitando o deslocamento dentro da mata. Foto: Marco A. R. Mello.

GPS Map 60cx, Garmin Inc., EUA). Monitorei cada morcego por aproximadamente uma semana, começando cerca de 30 min antes do pôr-do-sol e indo até 6 h depois, já que neste período os morcegos frugívoros tendem a apresentar maior atividade (Aguilar e Marinho-Filho 2004, Thies et al. 2006). Os transmissores possuíam sensores de posição, indicando se o morcego estava na vertical (pousado) ou na horizontal (em voo), o que nos permitiu diferenciar pontos de poleiros noturnos de pontos de movimento.

Realizei testes antes dos experimentos para estimar o erro médio dos pontos triangulados com relação à posição real dos transmissores. Os testes simularam a triangulação do sinal de um morcego em repouso. Um transmissor foi colocado parado em um lugar específico (marcado com um GPS) e duas equipes com os receptores, a uma distância de 200 metros do transmissor, marcaram os azimutes da bússola (direções geográficas) e as suas posições no GPS. A análise dos dados deste teste foi realizada da mesma forma como descrita a seguir para os dados reais. Para estimar o erro da triangulação com o equipamento usado e na área estudada, comparei as coordenadas obtidas por radiotelemetria com as coordenadas reais de onde estava o transmissor, obtidas no GPS. Assim, os testes indicaram erro médio ($\pm$ dp) de 19,7 m ($\pm$ 1,56, n = 5) para a triangulação feita com o receptor sozinho e parado.

Após correção da declinação magnética no programa GeoMag (Versão 3.0) dos azimutes obtidos com bússola em campo, analisei os dados brutos obtidos por radiotelemetria no software LOAS 2.8, e depois analisei os pontos de localização estimados no contexto de uma imagem de satélite (Quickbird, resolução de 60 cm) no software ArcView 3.2a, usando as extensões Animal Movements, Spatial Analyst e X-Tools. No ArcView, estimei as áreas de uso através do método

kernel e contei o número de pontos de repouso e atividade que se localizaram em cada subárea. O método kernel é considerado um dos mais acurados métodos estatísticos para se estimar a área de vida animal (Seaman et al. 1999). O método utiliza um grupo de funções de probabilidade de densidade (Worton 1989), chamado “kernels”, produzindo uma distribuição de utilização. A largura da base do kernel é o aspecto mais importante do estimador (Silverman, 1986), chamado de parâmetro de “suavização” do kernel, representada pela letra “h” (Worton 1989).

Comparei o tamanho das áreas de uso, distância linear máxima entre dois pontos de forrageio e a distância de comutação entre machos e fêmeas por meio de um teste t. O teste foi aplicado depois de verificada a homogeneidade de variância de Levene, devido ao número diferente de machos e fêmeas.

Definição dos tipos de habitats. – Usando a mesma imagem de satélite mencionada na seção anterior, dividi a área de amostragem em um total de 13 subáreas levando em consideração o tipo de cobertura predominante em cada uma, a distância entre elas e limites naturais ou artificiais (como rios, aceiros, estradas e cercas). Levei em consideração também as áreas nucleares de atividade dos morcegos (Fig.6). Desta forma a área total foi dividida em: duas áreas de Matas Ciliares, duas de Matas Semidecíduas, três de Plantações de Eucalipto, Parque Ecológico, Estrada, Embrapa, uma de Cerrado *Senso Stricto*, uma de uma área de cerrado mais aberta, com poucas árvores, e Bosque. As áreas de Mata Semidecídua não apresentam limites entre elas, por isso, o índice de especialização individual foi calculado com as duas sendo áreas diferentes (áreas

12 e 13 da fig. 6), e também formando apenas uma área. Isso foi feito, pois os morcegos utilizaram regiões diferentes dessa área de mata, no entanto, considerar como duas áreas depois da utilização dos morcegos é um problema de circularidade, então as duas formas foram calculadas.

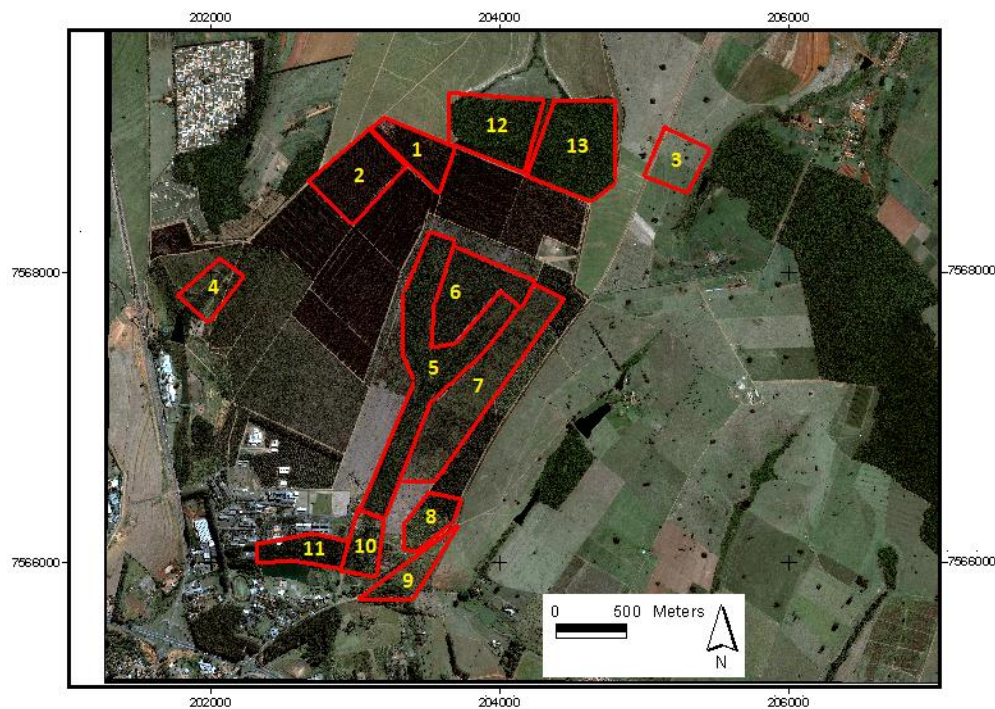


Figura 6: A área de estudo na reserva da UFSCar, *campus* de São Carlos, foi dividida em 13 subáreas para a análise de especialização individual no uso do espaço por morcegos da espécie *Sturnira lilium*, de acordo com as áreas nucleares de forrageio de cada indivíduo. Subárea 1 – eucaliptal; subárea 2 – eucaliptal; subárea 3 – Embrapa; subárea 4 – mata ciliar; subárea 5 – mata ciliar; subárea 6 – cerrado *sensu stricto*; subárea 7 – cerrado aberto; subárea 8 – eucaliptal; subárea 9 – estrada; subárea 10 – Parque Ecológico; subárea 11 – Bosque da UFSCar; subárea 12 – mata semidecídua; subárea 13 – mata semidecídua.

Especialização individual. – Primeiramente foi testada a influência de fatores que poderiam levar os indivíduos da população a utilizar o ambiente de forma diferente: idade, sexo e morfotipo (Bolnick et al. 2003). Para isso, houve um controle durante a seleção dos indivíduos que seriam marcados com radiotransmissores, sendo utilizados apenas adultos. Primeiro, como morcegos *S. lilium* não apresentam morfotipos diferentes (Gannon et al. 1989), esse fator pôde ser desconsiderado a priori. Para testar se o sexo e o peso tinham efeito sobre o uso do espaço, usei um modelo linear geral de efeitos mistos multivariado, com o arco seno da raiz quadrada dos dados de proporção das observações do uso do recurso de cada indivíduo como variáveis dependentes, sexo como fator fixo e o log do peso como covariável.

Depois disso, para testar a hipótese de especialização individual no uso do espaço na população de morcegos estudada, utilizei a abordagem de sobreposição de nichos individuais baseada na teoria de redes proposta por Araújo *et al.* (2008). Nesta abordagem, uma rede de sobreposição de nicho individual foi desenvolvida, na qual os elementos da rede (vértices) são os indivíduos de *S. lilium* monitorados, e as conexões entre eles (arestas) representam o grau de sobreposição do uso do recurso entre pares de indivíduos. A essas conexões são atribuídos pesos definidos pelo índice de Schoener (Schoener 1968), que varia de 0 a 1, e indica o grau de sobreposição do uso do recurso entre dois indivíduos, com zero indicando nenhuma sobreposição e 1 indicando sobreposição total. Assim, o grau de variação interindividual no uso do recurso em uma população pode ser quantificado como $E = 1 - \bar{w}_{ij}$. O índice E é o índice de variação interindividual no uso do recurso, e varia de 0 a 1, sendo que na ausência de variação, ele será 0, e irá aumentar em direção a 1 com o aumento da variação, e $\bar{w}_{ij}$ é a média da sobreposição no uso

do recurso entre cada par de indivíduo (Araújo et al. 2008). Além disso, é possível quantificar o grau de agrupamento entre os indivíduos que sobrepõe nichos com o índice C_{ws} , baseado no coeficiente de agregação amplamente usado em estudos de redes complexas, que compara a densidade total de conexões na rede como um todo com a densidade de conexões em volta de cada vértice (Nooy et al. 2005). O coeficiente de agrupamento varia de -1 a +1, sendo que, se o coeficiente tende a -1, há superdispersão no uso do recurso e que cada indivíduo usa uma única combinação de recursos. Em uma rede totalmente aleatória o coeficiente tende a zero, e ele tende a +1, se a população estiver organizada em subgrupos de indivíduos com nichos similares. Os índices de especialização individual (E) e agrupamento (C_{ws}) foram calculados no programa Dieta 1 (Araújo et al. 2008). A significância dos índices E e C_{ws} foi estimada através de um procedimento de Monte Carlo com 1.000 aleatorizações no programa Dieta 1 ($\alpha = 5\%$).

Para testar se havia relação entre a utilização das áreas e a disponibilidade de plantas-alimento, calculei primeiro se existe covariação na presença das plantas e, depois, a correlação entre a utilização das áreas por cada indivíduo e a densidade de cada família de plantas (Solanaceae, Piperaceae e Cecropiaceae) em cada uma das áreas.

Disponibilidade de plantas-alimento. - Para analisar a disponibilidade (presença e densidade de indivíduos) de plantas-alimento em cada subárea, demarquei 10 parcelas de 5 x 5 m em cada uma das áreas nucleares de atividade dos indivíduos estimadas por radiotelemetria e contei o número de plantas adultas das famílias Solanaceae, Piperaceae e Cecropiaceae nas parcelas. Selecionei essas três famílias de plantas porque são de longe as mais importantes na dieta de *S. lilium* (Mello

et al. 2008a, Lobova et al. 2009) e, portanto, deveriam ser as que têm maior influência sobre seu comportamento. Não obtive dados de plantas em apenas duas subáreas (mata semidecídua fora dos limites da UFSCar, em uma propriedade particular cujo proprietário não nos permitiu a entrada); em função disso, as excluímos da análise da correlação do uso das áreas com a densidade das plantas.

RESULTADOS

Morcegos capturados. – Em 10 noites, capturei ao todo 119 morcegos de 10 espécies e duas famílias (Phyllostomidae e Vespertilionidae): *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina*, *Lasiurus blossevilli*, *Myotis nigricans*, *Platyrrhinus lineatus*, *Pygoderma bilabiatum*, *Sturnira lilium* e *Sturnira tildae*. *S. lilium* foi a espécie mais capturada com 81 indivíduos, seguida por *C. perspicillata* com 13 indivíduos.

Radiotelemetria.– Cada uma das noites de captura foi seguida por duas semanas de monitoramento. Ao todo marquei 20 indivíduos de *S. lilium* com radiotransmissores, dos quais foi possível o monitoramento de apenas 13: nove fêmeas e quatro machos (Tabela 1). Os outros indivíduos não foram encontrados novamente após serem marcados e soltos. Quando isso ocorreu, novos indivíduos foram capturados e marcados com radiotransmissores.

Encontrei o abrigo diurno de todos os 13 indivíduos, sendo que 11 se abrigaram na mata ciliar onde tinham sido capturados (subárea 5). Dois indivíduos de *S. lilium* tiveram seus abrigos localizados em um fragmento de mata semidecídua fora da reserva da UFSCar, e outro em outra

área de mata ciliar (subárea 4). Oito morcegos utilizaram apenas um abrigo diurno, quatro utilizaram dois e um utilizou três.

A área total utilizada por cada indivíduo durante os sete dias de monitoramento (área de uso) variou de 3,57 a 456,77 ha (média 110 desvio padrão $\pm 126,8$; $n = 13$). A distância linear máxima entre dois pontos estimados para um mesmo indivíduo variou de 1.550 a 6.160 m ($2,860 \pm 1,370$ m; $n = 13$) e a distância máxima de comutação (distância entre o abrigo diurno e o ponto mais distante na área de forrageio) variou de 310 a 6.160 m ($2,300 \pm 1,450$ m; $n = 13$). Não houve diferença entre machos e fêmeas com relação à área de uso ($t = 1,06$; $P = 0,31$; g.l. = 10), à distância linear máxima ($t = 0,94$; $p = 0,36$; g.l. = 10) e à distância de comutação ($t = 1,2$; $P = 0,25$, g.l. = 10).

De forma geral, os indivíduos utilizaram diferentes áreas como suas áreas nucleares de atividade, sendo que alguns indivíduos utilizaram mais de uma área, enquanto outros utilizaram apenas uma (Fig. 8, 9, 10 e 11 e Tabela 2).

Observei também que cada indivíduo utilizou sempre as mesmas subáreas, na mesma ordem e nos mesmos horários, em noites consecutivas (Fig. 7).

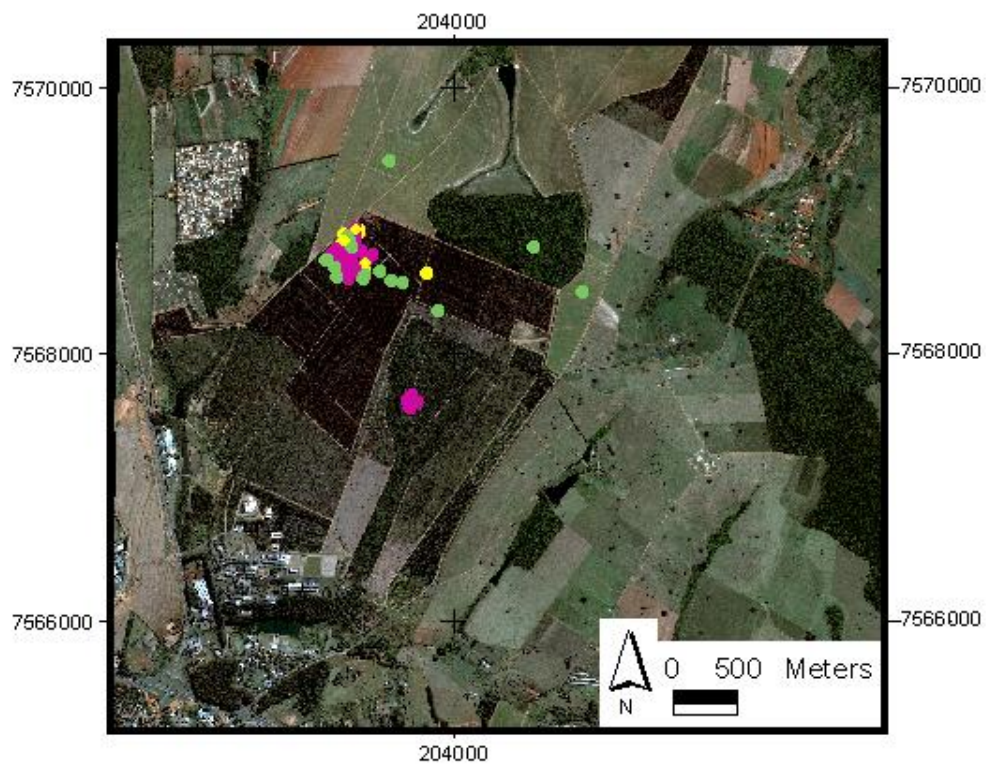


Figura 7: Atividade do indivíduo 6 durante três dias de monitoramento representados cada um por cores diferentes, amarelo, rosa e verde. Mesmo com o abrigo diurno na área de mata ciliar, esse indivíduo teve a mesma área nuclear de atividade durante todas as noites.

Tabela 1: Dados dos morcegos da espécie *Sturnira lilium* monitorados de junho a agosto de 2009 e de junho a agosto de 2010 na área de estudo na reserva da UFSCar, campus de São Carlos, SP.

Indivíduos	Sexo	Peso	Área utilizada (Kernel 95% - ha)	Maior distância linear (km)	Maior distância de comutação (km)	Pontos de atividade estimados	Número de abrigos noturnos	Número de abrigos diurnos	Ano de monitora mento
1	fêmea	21	187,19	2,57	2,47	66	14	1	2009
2	fêmea	21	87,37	1,55	1,52	10	1	1	2009
3	macho	22	150,38	2,14	2,06	36	13	1	2010
4	fêmea	21	244,35	4,29	3,37	84	27	3	2010
5	fêmea	22	90,68	1,76	1,42	34	7	1	2010
6	fêmea	23	21,96	6,16	6,16	120	25	1	2010
7	macho	22	41,89	3,11	1,87	163	14	2	2010
8	macho	20	32,29	1,60	0,75	21	15	1	2010
9	fêmea	22	26,81	1,79	1,60	76	12	1	2010
10	macho	21	3,57	1,60	0,31	23	8	2	2009
11	fêmea	20	24,34	3,09	2,56	64	16	2	2009
12	fêmea	22	456,77	3,98	3,21	36	12	2	2009
13	fêmea	21	62,54	3,66	2,64	111	29	1	2009

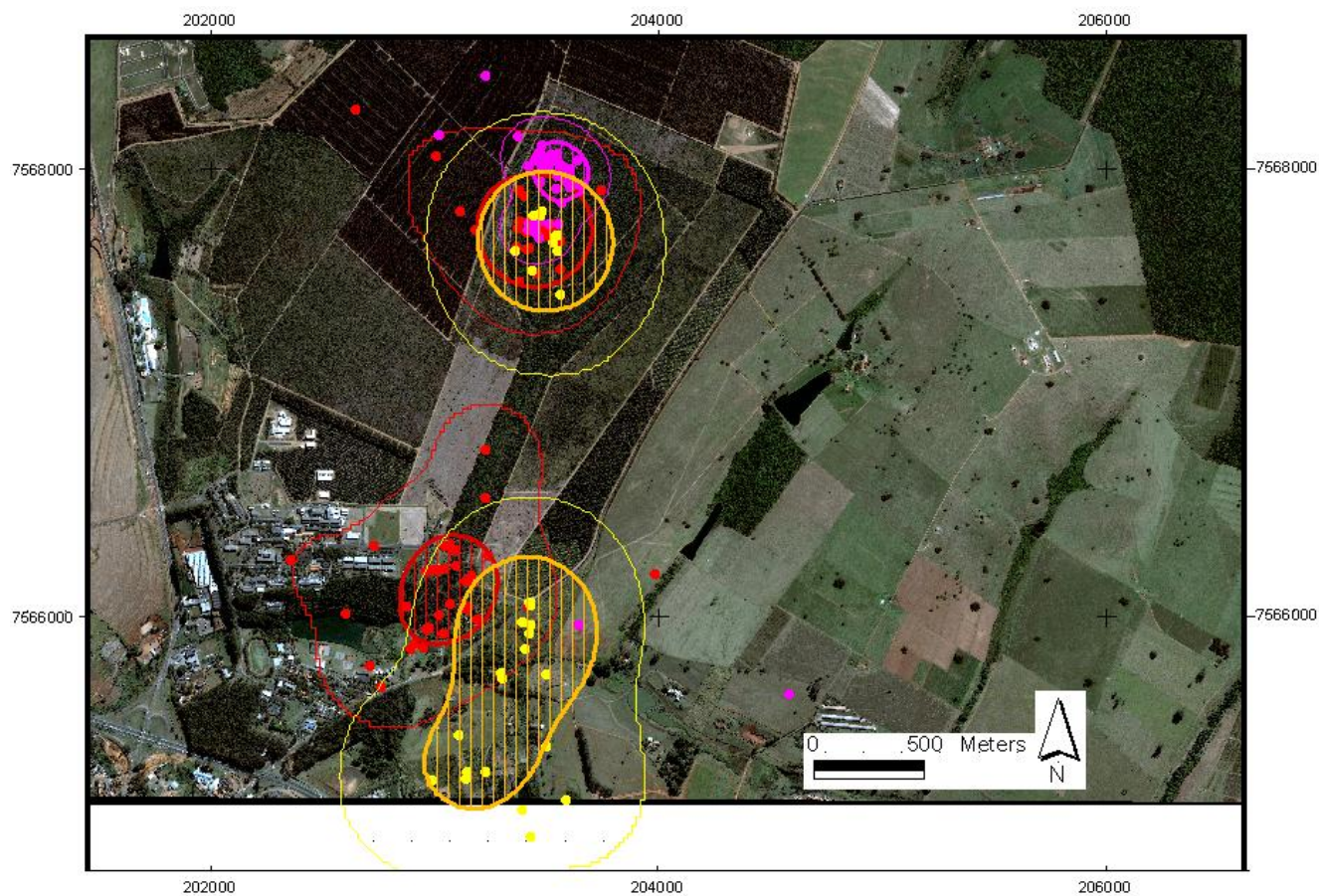


Figura 8: Observando-se os pontos de atividade estimados por radiotelemetria para morcegos da espécie *Sturnira lilium* na imagem de satélite da área de estudo (Quickbird, 60 cm) na reserva da UFSCar, campus de São Carlos, SP, sudeste do Brasil, nota-se que os indivíduos diferiram entre si quanto aos habitats preferidos para forrageio. Os pontos e linhas em amarelo descrevem a atividade do indivíduo 12, enquanto em rosa está representado o indivíduo 11 e em vermelho o indivíduo 1. As áreas delimitadas pelas linhas grossas com linhas verticais representam os núcleos de atividade (kernel 50%) e as linhas finas delimitam a área de atividade secundária (kernel 95%). As coordenadas da grade estão em UTM.

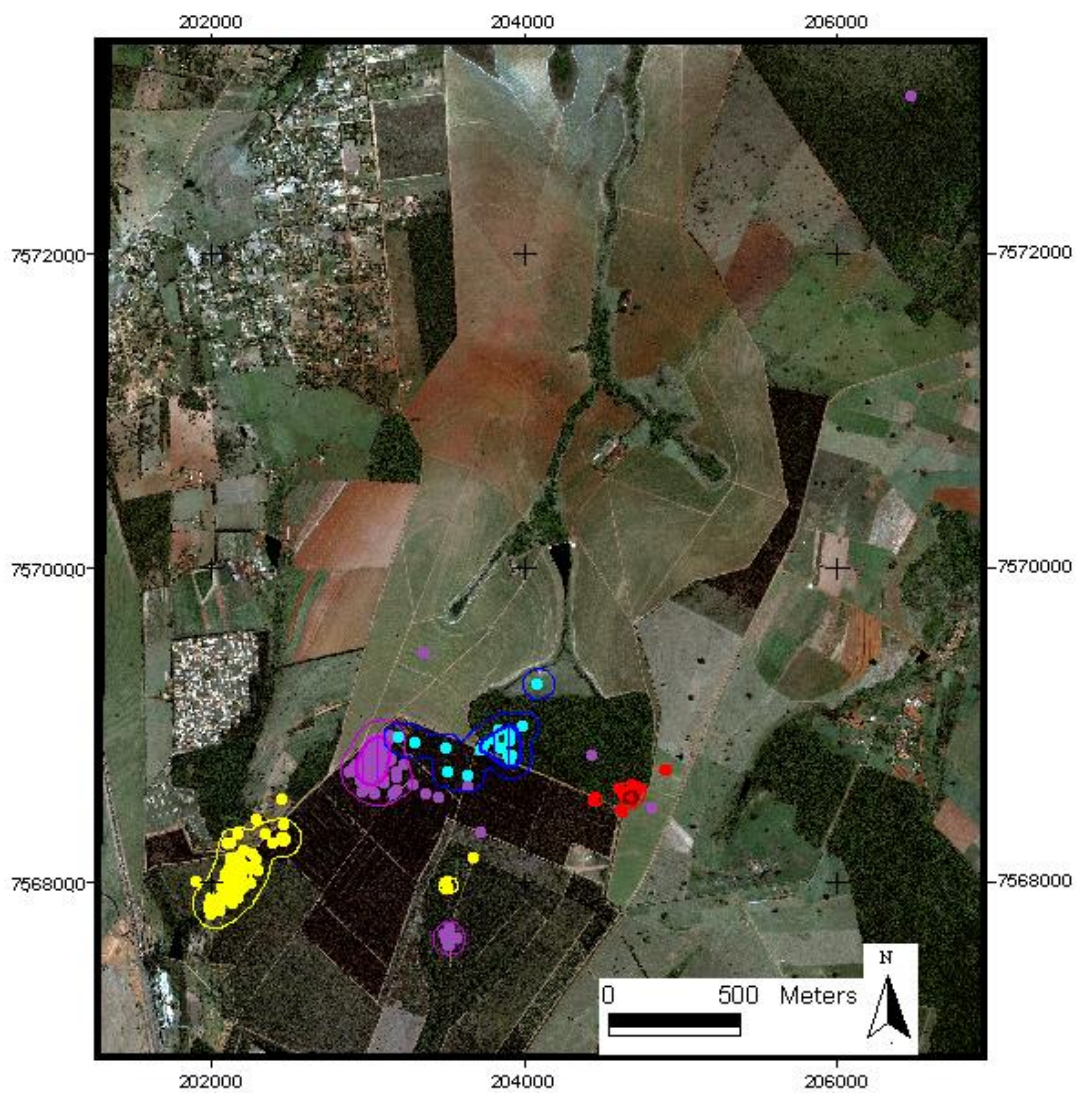


Figura 9: Observando-se os pontos de atividade estimados por radiotelemetria para morcegos da espécie *Sturnira lilium* na imagem de satélite da área de estudo (Quickbird, 60 cm) na reserva da UFSCar, campus de São Carlos, SP, sudeste do Brasil, nota-se que os indivíduos diferiram entre si quanto aos habitats preferidos para forrageio. Os pontos e linhas em amarelo descrevem a atividade do indivíduo 9, em azul a do indivíduo 8, em lilás a do indivíduo 6 e em vermelho a do indivíduo 10. As áreas delimitadas pelas linhas grossas com linhas verticais representam núcleo de atividade (kernel 50%) e as linhas finas delimitam a área de atividade secundária (kernel 95%). As coordenadas da grade estão em UTM.

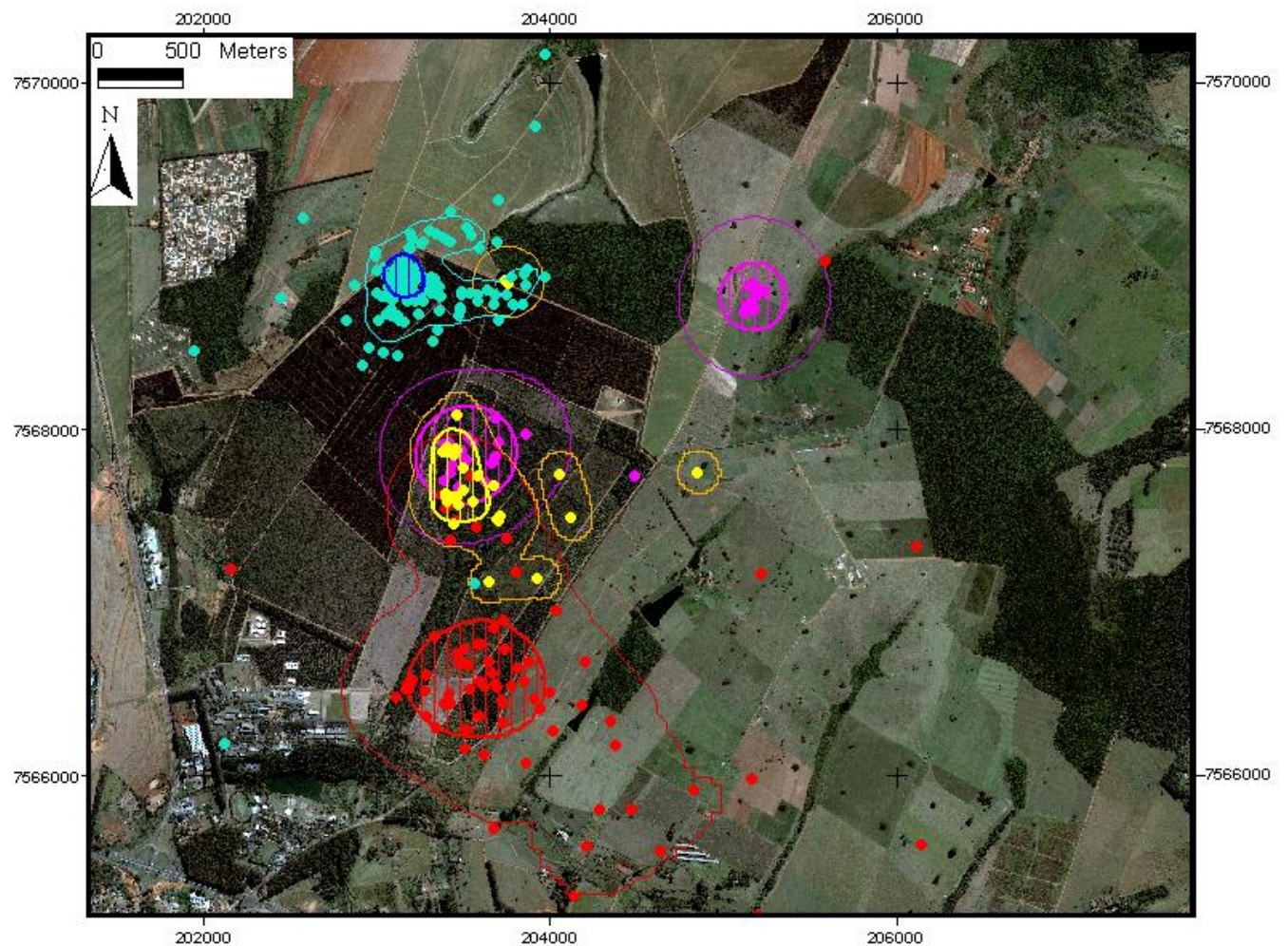


Figura 10: Observando-se os pontos de atividade estimados por radiotelemetria para morcegos da espécie *Sturnira lilium* na imagem de satélite da área de estudo (Quickbird, 60 cm) na reserva da UFSCar, campus de São Carlos, SP, sudeste do Brasil, nota-se que os indivíduos diferiram entre si quanto aos habitats preferidos para forrageio. Os pontos e linhas em amarelo, atividade do indivíduo 5, em rosa do indivíduo 3 e em vermelho o indivíduo 4, e em azul do indivíduo 7. As áreas delimitadas pelas linhas grossas com linhas verticais representam núcleo de atividade (kernel 50%) e as linhas finas delimitam a área de atividade secundária (kernel 95%). As coordenadas da grade estão em UTM.

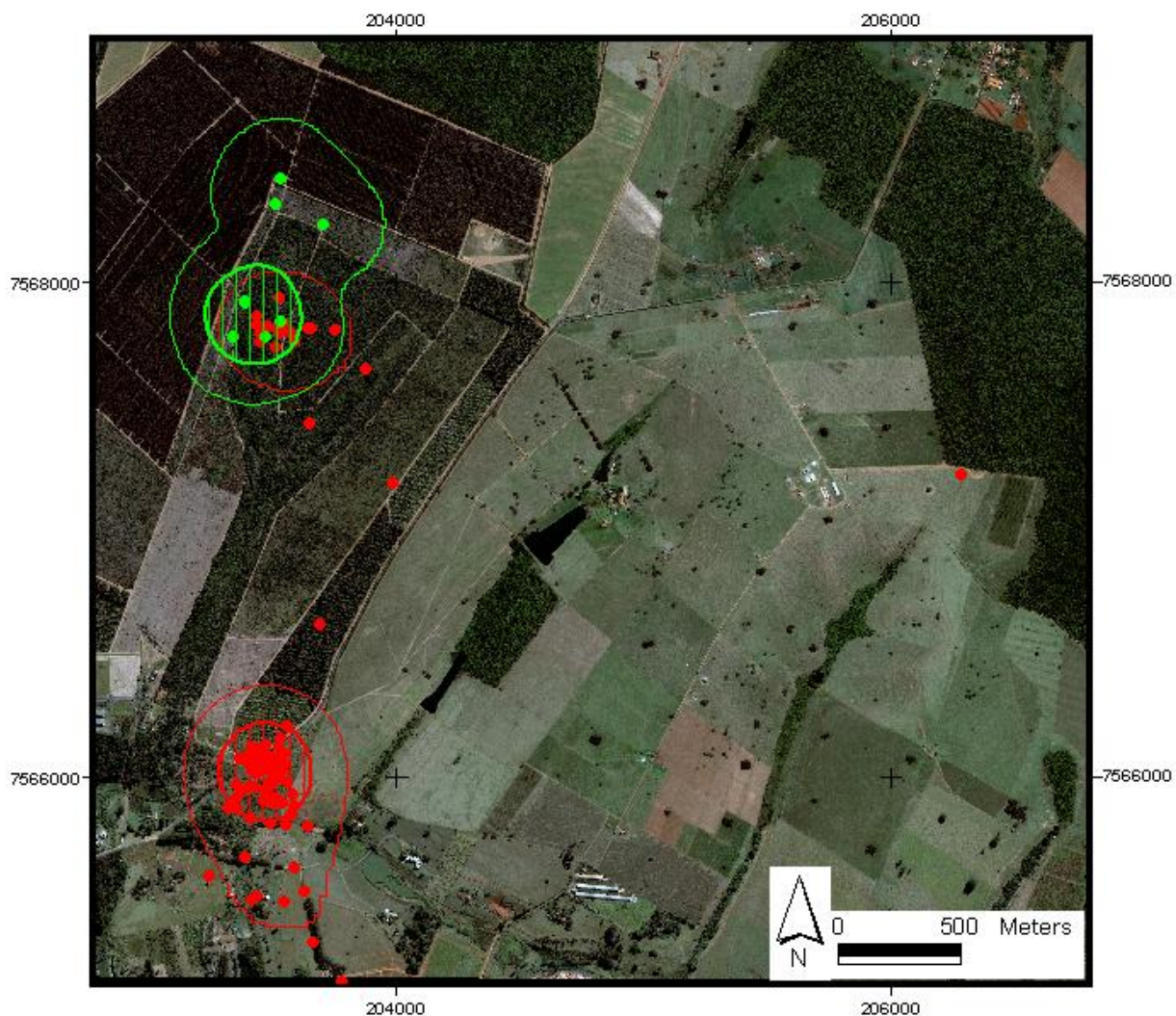


Figura 11: Observando-se os pontos de atividade estimados por radiotelemetria para morcegos da espécie *Sturnira lilium* na imagem de satélite da área de estudo (Quickbird, 60 cm) na reserva da UFSCar, campus de São Carlos, SP, sudeste do Brasil, nota-se que os indivíduos diferiram entre si quanto aos habitats preferidos para forrageio. Os pontos e linhas em verde a atividade do indivíduo 2 e em vermelho a atividade do indivíduo 13. As áreas delimitadas pelas linhas grossas com linhas verticais representam núcleo de atividade (kernel 50%) e as linhas finas delimitam a área de atividade secundária (kernel 95%). As coordenadas da grade estão em UTM.

Tabela 2. Pontos de atividade estimados para cada indivíduo da espécie *Sturnira lilium* e a densidade de plantas (indivíduos/250m²) em cada uma das subáreas.

Indivíduos	Eucalipto 1	Eucalipto 2	Pasto	Mata Ciliar 1	Mata Ciliar 2	Cerrado <i>senso</i> stricto	Cerrado aberto	Eucalipto 3	Estra da	Parque Ecológi co	Bosque	Mata Semi- decídua 1	Mata Semi- decídua 2
1	0	0	0	0	21	4	1	0	1	20	2	0	0
2	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	13	0	16	6	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	16	0	17	15	1	0	0	0	0
5	0	0	0	0	24	3	3	0	0	0	0	3	0
6	0	93	0	0	6	1	0	0	0	0	0	0	1
7	40	62	0	0	1	0	0	0	0	0	0	6	0
8	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	13	0
9	0	0	0	59	3	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	15
11	0	0	0	0	48	4	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	6	3	0	0	16	0	0	0	0
13	0	0	0	0	12	5	1	10	60	0	0	0	0
Solanaceae	38	42	15	15	0	0	0	18	15	2	1	-	-
Piperaceae	0	0	0	7	24	0	0	0	0	2	20	-	-
Cecropiaceae	0	0	2	26	1	0	12	1	0	0	1	-	-

Especialização individual. - A variação interindividual encontrada não foi explicada pelo sexo ou pelo peso (modelo misto: $df = 10$, $F = 3,02$, $p = 0,42$; peso: $df = 10$, $F = 2,7$, $b' = 0,965$, $p = 0,44$ sexo: $df = 10$, $F = 35,03$, $b' = 0,99$, $p = 0,12$). Observei um alto grau de variação interindividual no uso do espaço ($E = 0,8083$; $P < 0,001$), porém com ausência de agrupamento ou superdispersão ($C_{ws} = -0,1150$; $P = 1,0$). Quando o índice foi calculado juntando as áreas de Mata Semidecídua (12 e 13), ainda observei um alto índice de variação interindividual no uso do espaço ($E=0,7891$; $P<0,001$) e ausência de agrupamento ou superdispersão ($C_{ws}=-0,1555$).

Não houve covariação na presença das plantas ($r^2 = 0,0007$, $P=0,9387$; $r^2 = 0,1876$, $P = 0,1833$; $r^2 = 0,0116$ $P = 0,7528$). Apenas os indivíduos 6 e 7 (respectivamente $r^2 = 0,37$, $P = 0,04$; $r^2 = 0,74$, $P < 0,001$) tiveram maior atividade em subáreas com maior densidade de Solanaceae. Os indivíduos 2, 5, 10 e 11 (respectivamente: $r^2 = 0,52$, $P = 0,011$; $r^2 = 0,46$, $P = 0,02$; $r^2 = 0,523$, $P = 0,012$; $r^2 = 0,50$, $P = 0,014$) tiveram maior atividade em subáreas com maior densidade de Piperaceae. E o indivíduo 9 ($r^2 = 0,81$, $p < 0,001$) apresentou maior atividade em subáreas com maior densidade de Cecropiaceae.

Disponibilidade de plantas-alimento. - Apenas três subáreas, dentre as 11 avaliadas quanto à disponibilidade (presença de indivíduos) e densidade (indivíduos/m²) das plantas consumidas pelos morcegos, não continham plantas da família Solanaceae (Tabela 2). A família Piperaceae esteve presente em quatro subáreas e a família Cecropiaceae em seis. Áreas de eucalipto (Subárea 1 e 2) apresentaram a maior densidade de Solanaceae, enquanto a Mata Ciliar (subárea 5) e o Bosque (Subárea 11) apresentaram maior densidade de Piperaceae, e uma área próxima a outra Mata Ciliar (subárea 4) apresentou a maior densidade de Cecropiaceae.

DISCUSSÃO

Obtive neste estudo evidências de especialização individual no uso do espaço por morcegos frugívoros da espécie *Sturnira lilium*, já que indivíduos de uma mesma população estudada forragearam preferencialmente em diferentes habitats dentro da área de estudo. A hipótese de especialização individual é reforçada pelo fato de que as diferenças observadas não foram explicadas por morfotipo (que não varia na espécie), idade (só foram estudados adultos), sexo e nem peso, fatores que devem sempre ser testados (como sugerido por Bolnick et al. 2003). Além disso, os mecanismos que geram essa especialização individual no uso do espaço foram parcialmente desvendados: aparentemente, os indivíduos voam mais frequentemente sobre diferentes tipos de habitat, de acordo com a disponibilidade de plantas dos principais gêneros consumidos pela espécie (*Cecropia*, *Piper* e *Solanum*). Considerando que um estudo experimental feito na mesma área e com a mesma população de *S. lilium* detectou diferenças interindividuais nas preferências por frutos desses gêneros, pode-se supor que as diferenças interindividuais no uso do espaço estão ligadas a diferenças na dieta.

De maneira geral, os morcegos foram fiéis aos seus abrigos diurnos, localizados principalmente na mesma mata ciliar dentro de uma área de Cerrado onde foram capturados. A fidelidade aos abrigos diurnos não foi observada por Mello et al. (2008b) para a mesma espécie de morcego em uma área de Mata Atlântica. Essa fidelidade observada no presente estudo pode estar relacionada à grande heterogeneidade da área onde os morcegos foram monitorados, que faz com que as subáreas de mata, o principal habitat onde morcegos *S. lilium* encontram locais adequados aos seus abrigos diurnos (Evelyn e Stiles 2003), sejam proporcionalmente menos abundantes. Essa heterogeneidade de habitats difere das condições da área de estudo de Mello et

al. (2008b), que estava localizada em uma grande reserva contínua com mais de 40.000 ha de Mata Atlântica (Parque Estadual Intervales, SP). Assim, reforçamos a hipótese de que os morcegos *S. liliu*m sobrevoam diferentes áreas como plantações, cerrados, área urbana e áreas de mata, mas necessitam principalmente de matas para se abrigarem durante o dia.

Observei que cada morcego usou a mesma área principal em noites sucessivas, e que a maior parte dos indivíduos realizou a mesma trajetória nos mesmos horários durante todo o monitoramento. Loyaza e Loiselle (2008) obtiveram resultados similares, sugerindo que os morcegos utilizam as mesmas áreas sucessivamente até que acabe o recurso que estão usando em um determinado momento (estratégia de forrageio “central place”, Altringham 1996). A fidelidade às rotas de forrageio pode ser explicada pelo fato de os morcegos *S. liliu*m utilizarem plantas (principalmente das famílias Cecropiaceae, Solanaceae e Piperaceae) que desenvolvem estratégias de oferta de recurso do tipo “estado estável” (*steady state*, sensu Gentry 1974). As plantas que seguem essa estratégia oferecem reduzido número de frutos (ou flores) a cada noite por um longo período (vários meses). Com isso, os morcegos retornam às áreas de forrageio constantemente, já que poucos frutos amadurecem a cada noite (Thies e Kalko 2004). É possível que o aprendizado e a memorização dos locais de ocorrência das plantas que ofertam frutos ao longo dos meses sejam individualizados, conduzindo a diferenças entre a utilização das áreas.

Com relação à dispersão de sementes, os indivíduos, de modo geral, utilizaram uma vasta área e sobrevoaram grandes distâncias, assim como os *S. liliu*m avaliados por Mello et al. (2008b) e Loyaza e Loiselle (2008). O uso de grandes áreas de forrageio e poleiros de alimentação aumenta as chances de que as sementes dispersadas pelos morcegos cheguem a “locais seguros” que são favoráveis à germinação e ao estabelecimento das plântulas (Levin et al. 2003), fazendo

com que *S. liliun* sejam dispersores efetivos (*sensu* Fleming e Sosa 1994). No entanto, o sucesso do processo de dispersão depende da área utilizada e da distância percorrida por cada um dos indivíduos, em conjunto com a qualidade das áreas sobrevoadas e as necessidades das plantas dispersadas. Isso pode fazer com que diferentes indivíduos de morcegos possuam diferentes eficiências e efetividades como dispersores de sementes.

São poucos os trabalhos sobre especialização individual no uso do espaço (e.g. Fortuna et al. 2009). Uma das dificuldades encontrada ao se trabalhar com esse eixo de nicho é a forma de determinação das áreas. Se as áreas são determinadas antes da utilização pelos animais, encontramos um problema de circularidade metodológica, mas sem olhar para a utilização dos animais determinado as áreas a priori, perdemos algumas informações que sabemos que fazem parte da variação. Por exemplo, a utilização da áreas de mata semi-decídua: é evidente que os indivíduos estão utilizando a áreas de mata semi-decídua de forma muito diferente, já que um indivíduo utiliza a borda esquerda, e o outro a borda direita. Por esse problema, calculei dois índices de especialização, um considerando a mata semi-decídua como uma área só, e o outro considerando como duas áreas de acordo com o uso de dois morcegos. Observei um alto grau de especialização nos dois índices, mostrando que determinar as áreas de acordo com o uso pelos morcegos não influenciou no resultado.

Os indivíduos utilizaram as áreas de forrageio de forma diferente, com indivíduos se concentrando em áreas diferentes. Uma explicação para essa diferença na utilização de áreas de forrageio entre os indivíduos poderia ser o comportamento social. A territorialidade poderia explicar os padrões observados em alguns mamíferos, no entanto morcegos frugívoros não apresentam comportamentos de defesa agressiva de plantas-alimento (Altringham, 1996), isso

pode estar relacionado com a grande disponibilidade de alimento durante todo o ano (Mello et. al. 2008b). A territorialidade nos morcegos frugívoros ocorre dentro de refúgios diurnos e está mais relacionada à defesa de pontos específicos e parceiros sexuais do que aos alimentos (Altringham, 1996). Portanto, os resultados obtidos podem ser interpretados como evidência de especialização individual no uso do espaço por morcegos *S. lilium*. Bolnick et al. (2003) sugerem que a especialização individual seja resultado de *trade-offs* e é conhecido que *trade-offs* ocorrem em vários aspectos do forrageio, como reconhecimento da presa, captura e digestão (Bolnick et al. 2003). Assim alguns indivíduos de *S. lilium* podem ter mais facilidade para forragear e obter recurso em um tipo de habitat, ou habilidade para manipular e consumir os frutos, diferente dos outros indivíduos, o que causaria a variação observada.

Além desses *trade-offs*, a experiência e o aprendizado podem ser importantes fatores se o uso de recursos necessita de algum tipo de estratégia em especial (Werner e Sherry 1987). O aprendizado pode ser também passado de mãe para filho (Estes et al. 2003). Em morcegos, as mães podem levar os filhotes para forragear presos ao seu corpo (Fenton 1969). É possível que o filhote aprenda em quais áreas forragear durante a fase em que é carregado pela mãe. Para testar isso, seria necessária uma metodologia que permitisse acompanhar os morcegos por um período maior de tempo. A utilização das áreas durante noites seguidas também pode aumentar a especialização naquela área. Como demonstrado por Tinker et al. (2008) a especialização em tipos particulares de recursos leva ao aumento, ao longo do tempo, da eficiência na obtenção e processamento desses recursos.

Ao verificar a existência de relações entre a utilização das áreas e a disponibilidade de plantas-alimento, encontrei que alguns indivíduos, mas não todos, apresentam mais pontos de

atividade em áreas com Solanaceae, Piperaceae ou Cecropiaceae. Assim, a utilização das áreas pode estar relacionada com a disponibilidade de plantas alimento, não apenas Solanaceae, mas também Piperaceae e Cecropiaceae. Muylaert (2011) verificou experimentalmente que a maioria dos morcegos *S. lillium* da população estudada preferem comer frutos de espécies de Solanaceae, mas variam individualmente no consumo de frutos de espécies secundárias na dieta, no caso espécies de Cecropiaceae e Piperaceae. Dessa forma, provavelmente, a variação na dieta observada entre os indivíduos influencia diretamente na área de forrageio de cada indivíduo, de acordo com sua preferência por frutos secundários na dieta e a memorização e aprendizado das áreas fonte de tais frutos. Loayza e Loiselle (2008) também sugerem que a movimentação dos morcegos *S. lillium* esteja relacionada à distribuição agregada de suas plantas-alimento. Os indivíduos que não apresentaram relação com a disponibilidade de frutos podem ser mais generalistas no uso do recurso do que aqueles que apresentaram relação. Isso pode reforçar a ideia da presença de indivíduos especialistas e generalistas em uma mesma população (Bolnick et al. 2003).

Os morcegos podem utilizar as áreas na procura de outros recursos, como água, e até outros recursos alimentares complementares na dieta, tal como pólen e insetos (Gardner 1977, Fleming, 1988). Embora Herrera *et al.* (2001) tenham observado que um dieta exclusivamente frugívora é o suficiente para obter todas as necessidades energéticas e de nitrogênio, a possibilidade de utilização de outros recursos alimentares além de frutos não pode ser excluída. Segundo a Teoria do Forrageio Ótimo (MacArthur e Pianka 1966, Chaves e Alves 2010) os custos em termos energéticos envolvidos na procura, captura e manipulação do alimento não devem ser maiores que os benefícios energéticos embutidos nos itens alimentares. Assim, os

animais seriam conduzidos a tomar decisões ótimas, na aquisição de recursos, com efeito positivo em suas aptidões, culminando em um maior sucesso reprodutivo. Dessa forma, recursos com maior facilidade de aquisição e assimilação seriam preferidos pelos morcegos de maneira individualizada. Considerando ainda que, em habitats fragmentados, onde os recursos estão distribuídos em manchas, espécies frugívoras e nectarívoras particularmente, podem ser obrigadas a usarem todos os habitats disponíveis na busca de recursos necessários para suas sobrevivências (Bernard e Fenton 2003).

Ainda com relação à alimentação, a presença de metabólitos secundários tóxicos em frutos de Solanaceae (Cipollini e Levey, 1997) sugere que essa família tem dispersores relativamente especializados à digestão de seus frutos. Diferentes indivíduos de *S. lilium* podem metabolizar esses compostos secundários tóxicos de maneira distinta, já que indivíduos da mesma população podem ser fisiologicamente diferentes (Bolnick et al. 2003). Se isso realmente acontecer, essa poderia ser uma explicação para o padrão de escolha de frutos, assim como o das áreas com relação à disponibilidade de alimento; porém, essa hipótese ainda precisa ser testada em estudos futuros.

As implicações da especialização individual no uso do espaço ainda são pouco conhecidas. A variação em nível individual favorece a coexistência de um grande número de competidores intraespecíficos. A diferenciação no uso do espaço da mesma população provavelmente permite que os indivíduos utilizem a área de forma sustentável, já que as populações de morcegos chegam a milhares de indivíduos. Evolutivamente, em morcegos, é pouco provável que exista segregação entre os indivíduos que possa implicar em alguma modificação evolutiva (como sugerido para peixes por Araújo et al. 2008), pois eles têm o abrigo

diurno na mesma área e podem utilizar a mesma área de forrageio. Além disso, não observamos formação de grupos que utilizam as áreas da mesma forma.

Assim, as principais implicações podem estar relacionadas à dispersão de sementes e à conservação da espécie. Com relação à dispersão de sementes, os indivíduos utilizaram grandes áreas o que aumenta a chance de as plantas encontrarem locais propícios para a germinação e o estabelecimento, como o encontrado por Mello et al. (2008b). No meu trabalho, além de os morcegos utilizarem grandes áreas, eles utilizaram principalmente áreas de borda de mata, o que aumenta ainda mais as chances de as plantas dispersadas encontrarem locais propícios. No entanto, os indivíduos podem ter eficiência e efetividade como dispersores diferentes, fazendo com que alguns indivíduos sejam dispersores mais eficientes do que outros. Além disso, se diferentes indivíduos utilizam diferentes áreas, e essa diferença é consistente durante um período de tempo, pode ser que a dispersão da planta seja afetada, uma vez que cada morcego pode levar as sementes sempre para os mesmos lugares, diminuindo a amplitude espacial da dispersão e também influenciando no mecanismo de reprodução das plantas, já que iria beneficiar a troca genética entre plantas de áreas específicas. Sabe-se da importância dos morcegos em áreas fragmentadas como “elos móveis” (Lundberg e Moberg 2003), permitindo com que as espécies que eles dispersam mantenham contato reprodutivo com as mesmas espécies em outros fragmentos (Henry et al. 2007). Se os indivíduos estão conectando os fragmentos de forma diferente, essa conectividade pode afetar o fluxo gênico das plantas de uma forma diferente do que ao se considerar apenas os indivíduos como equivalentes. Além disso, encontrei evidências de que os morcegos utilizaram diferentes áreas, o que implica que os projetos de conservação devem levar em consideração a heterogeneidade da paisagem. Manter um fragmento e não outro

pode selecionar indivíduos dentro da população e diminuir a variabilidade dentro dela (Hammerschlag-Peyer e Layman 2010).

CONCLUSÃO

Obtive evidências de especialização individual no uso de habitats de forrageio por morcegos frugívoros da espécie *S. liliu*m. Essa especialização pode estar relacionada diretamente a diferenças na abundância das principais espécies de frutos consumidos por *S. liliu*m, e, indiretamente, à especialização individual nas preferências alimentares desses morcegos. A especialização observada pode ser resultado de *trade-offs* e de aprendizado, como os filhotes que poderiam aprender a utilizar as áreas com suas mães, porém essas hipóteses não foram testadas no presente estudo. Essa variação interindividual podem ter consequências sobre a forma como morcegos *S. liliu*m prestam serviços ambientais de dispersão de sementes e conectam elementos de paisagens fragmentadas, já que a seleção de habitats para onde cada indivíduo carrega as sementes dos frutos consumidos determina em grande parte sua eficiência como dispersor.

REFERÊNCIAS¹:

-
- Aguiar LMS, Marinho Filho J. 2004. Activity patterns of nine phyllostomid bat species in a fragment of the Atlantic Forest in Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba 21 (2): 385-390.
- Aldridge HDJN, Brigham RM. Load carrying and maneuverability in an insectivorous bat: a test of the 5% “rule” of radio-telemetry. *Journal of Mammalogy*. 1988. 69:379- 382.
- Altringham JD. *Bats: Biology and Behaviour*. Oxford: Oxford University Press; 1996.
- Araújo MS, Gonzaga MO. Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2007; 61: 1855-1863.
- Araújo MS, Guimarães Jr. PR, Svanbäck R, Pinheiro A, Guimarães PR, Reis SF, Bolnick DI. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology*. 2008. 89:1981–1993.
- Araújo MS, Bolnick DI, Laymen CA. The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*. 2011. 14: 948–958.
- Bernard E, Fenton MB. Batmobility and roosts in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 2003. 35: 262–277.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*. 2003; 161: 1-28

¹ Formatadas de acordo com as normas do International Committee of Medical Journal Editors (Vancouver), de 2004.

- Bolnick D I, Svanbäck R, Araújo MS, Persson L. Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 2007.104:10075-10079.
- Bradshaw C.J, Hingell MA, Sumner MD, Michael KJ. Loyalty pays: potential life history consequences of fidelity to marine foraging regions by southern elephant seals. *Animal Behaviour*. 2004; 68: 1349–1360.
- CEPAGRI- Clima dos Municípios Paulistas - Centro de pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas a Agricultura – Unicamp [acesso 2011 Out 15]. Disponível em: <http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html>.
- Chaves F G, Alves MAS. Teoria do forrageamento ótimo: premissas e críticas em estudos com aves. *Oecologia Australis* 2010. 14: 369-380.
- Chilvers BL. Foraging site fidelity of lactating New Zealand sea lions. *Journal of Zoology*. 2008; 276: 28–36.
- Cipollini ML, Levey DJ. Why are some fruits toxic? Glykoalkaloids in *Solanum* and fruit choice by vertebrates. *Ecology* 1997. 78(3):782-798.
- Durrett R, Levin SA. The importance of being discrete (and spatial). *Theoretical Population Biology*. 1994; 46: 363-394.
- Emmons L H, Feer F. Neotropical rainforest mammals: a field guide. Chicago: The University of Chicago Press. 1997. 396 p.

- Estes JA, Riedman ML, Staedler MM, Tinker MT, Lyon BE. Individual Variation in Prey Selection by Sea Otters: Patterns, Causes and Implications. *The Journal of Animal Ecology*. 2003; 72(1): 144-155
- Evelyn MJ, Stiles DA. Roosting Requirements of Two Frugivorous Bats *Sturnira lilium* and *Arbiteus intermedius*) in Fragmented Neotropical Forest. *Biotropica* 2003. 35(3):405-418.
- Fenton MB. The carrying of young by females of three species of bats. *Canadian Journal of Zoology*, 1969, 47:(1) 158-159
- Fleming TH. The short-tailed fruit bat. Chicago, The University of Chicago Press. 1988.
- Fleming T H, Sosa VJ. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on reproductive success of plants. *Journal of Mammalogy* 1994; 75:845-851.
- Fortuna MA, Popa-Lisseanu AG, Ibanez C, Bascompte J. The roosting spatial network of a bird-predator bat. *Ecology* 2009; 90: 934-944.
- Gannon MR, Willig MR, Jones Jr JK. *Sturnira lilium*. *Mammalian Species*. 1989; 333: 1-5.
- Gannon WL, Sikes RS. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*. 2007; 88:809-823.
- Gardner AL. Feeding habits. *In*: Baker, RJ, Jones JK, Carter DC eds., *Biology of bats of the new world family Phyllostomatidae, Part II*, Texas: Special Publication Museum Texas Technical University 1977; 293-350.
- Gardner A L. *Mammals of South America: Volume I. Marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Gardner, A. L. (ed.), University of Chicago Press, Chicago. 2008. 690 pp.
- Giannini NP. Selection of diet and elevation by sympatric species of *Sturnira* in an Andean rainforest. *Journal of Mammalogy*. 1999; 80(4): 1186-1195.

- Gentry AH. Flowering Phenology and Diversity in Tropical Bignoniaceae. *Biotropica*. 1974. 6: 64-68.
- Grimm V, Railsback SF. Individual-based Modelling and Ecology. Princeton: Princeton University Press; 2005.
- Hammerschlag-Peyer CP, Layman CA. Specialization in individual-level movement patterns of snapper in Bahamian wetlands. *Marine Ecology Progress Series*. 2010; 415:211 -220.
- Henry M, Pons JM, Cosson JF. Foraging behaviour of a frugivorous bat helps bridge landscape connectivity and ecological processes in a fragmented rainforest. *Journal of Animal Ecology*. 2007. 76: 801-813
- Herrera M., LG; Hobson, K.A.; Manzo A., A; Estrada B., D.; Sanchez-Cordero, V.; Mendez C. G rman. 2001. The Role of Fruits and Insects in the Nutrition of Frugivorous Bats: Evaluating the Use of Stable Isotope Models. *Biotropica*, 33(3): 520-528.
- Kobler A, Klefoth T, Mehner T, Arlinghaus R. Coexistence of behavioural types in an aquatic top predator: a response to resource limitation? *Oecologia*. 2009; 161: 837-847.
- Kunz TH. Ecological and behavioral methods for the study of bats. Washington: Smithsonian Institution Press. 1988.
- Kunz TH, Fenton MB. Bat Ecology. The University of Chicago Press. 2003.
- Leibold MA. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 1995; 76: 1371-1382.
- Levin SA, Muller-Landau HC, Nathan R, Chave J. The ecology and evolution of seed dispersal: a theoretical perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2003. 34:575-604.

- Loayza AP, Loiselle BA. Preliminary Information on the Home Range and Movement Patterns of *Sturnira lilium* (Phyllostomidae) in a Naturally Fragmented Landscape in Bolivia. *Biotropica*. 2008; 40(5): 630–635
- Lobova TA, Geiselman CK, Mori SA. Seed dispersal by bats in the Neotropics. New York: New York Botanical Garden Press. 2009. 465 p.
- Lundberg J, Moberg F. Mobile link organisms and ecosystem functioning: implications for ecosystem resilience and management. *Ecosystems* 2003; 6: 0087-0098.
- MacArthur RH, Pianka ER. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 1966, 100: 603-609.
- May RM. Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 1976; 261: 459-467.
- Mello MAR. 2010. Radiotelemetria aplicada a estudos sobre morcegos. In: Reis NL, Peracchi AL, Rossaneis BK, Fregonezi MN, editors. Técnicas de estudo aplicadas aos mamíferos silvestres brasileiros. Rio de Janeiro: Technical Books Editora. p 70-88.
- Mello MAR, Kalko EKV, Silva WR. Diet and abundance of the bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a Brazilian montane Atlantic forest. *Journal of Mammalogy*. 2008a; 89(2): 485-492.
- Mello MAR, Kalko EKV, Silva WR. Movements of the bat *Sturnira lilium* and its role as a seed disperser of Solanaceae in the Brazilian Atlantic forest. *Journal of Tropical Ecology*. 2008b; 24: 225-228.

- Monteiro JAF, Prado CHBA. 2006. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. *Photosynthetica* 44: 39-45.
- Morbey YE, Addison YE, Shuter BJ, Vascotto K. Within-population heterogeneity of habitat use by lake trout *Salvelinus namaycush*. *Journal of Fish Biology*. 2006; 69: 1675–1696
- Murrell DJ, Dieckmann U, Law R. On moment closures for population dynamics in continuum space. *Journal of Theoretical Biology* 2004; 229: 421-432.
- Muylaert RL. Especialização individual na dieta do morcego frugívoro *Sturnira lilium* (Mammalia: Chiroptera). [BSc]. BSc. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos. Departamento de Botânica. 2011
- Nooy W, Mrvar A, Batagelj V. 2005. Exploratory social network analysis with Pajek. New York: Cambridge University Press. 334 p.
- Paese A. Caracterização e análise ambiental do campus da Universidade Federal de São Carlos (UFSCar), São Carlos, SP. [DSc]. DSc. São Carlos: Universidade Federal de São Carlos. Departamento de Hidrobiologia. 1997.
- Powell RA 1993 Animal Home Ranges and Territories and Home Ranges Estimators. In: L. Boitani & T. K. Fuller (Edts.), *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences* (pp. 65-110). Columbia University Press, New York. 1993.
- Reis NL, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP. Mamíferos do Brasil. Londrina: Editora. 439 p. 2011.
- Rojas D, Vale Á, Ferrero V, Navarro L. 2011. When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Molecular Ecology*

20:2217–2228.

Roughgarden J. Niche Width: Biogeographic Patterns Among Anolis Lizard Populations. *The American Naturalist*. 1974; 108: 429-442.

Roughgarden J. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. New York: Macmillan, 1979.

Silverman B W. *Density estimation for statistics and data analysis*. Chapman & Hall, London, United Kingdom. 1986.

Simmons NB. *Ordem Chiroptera*. In: Wilson DE, Reeder DM, editors. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. 2005. p.312-529

Simmons NB, Voss RS. The mammals of Paracou, French Guiana: a Neotropical lowland rainforest fauna - Part 1: Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237.1998.

Schoener TW. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49:704-726. 1968.

Thies W, Kalko EKV, Schnitzler HU. Influence of environment and resource availability on activity patterns of *Carollia castanea* (Phyllostomidae) in Panama. 2006. *Journal of Mammalogy* 87.

Thies W, Kalko EKV. 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.

Tinker M T, Bentall G, Estes JA. Food limitation leads to behavioral diversification and dietary

- specialization in sea otters. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 2008. 105:560-565.
- Van Valen L. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. The American Naturalist. 1965. 99: 377-390
- Vizotto LD, Taddei VA. Chave para determinação de quirópteros brasileiros. São José do Rio Preto: Editora da Universidade Estadual de São Paulo. 1973. 72 p.
- West L. Interindividual variation in prey selection by the snail *Nucella* (= *Thais*) *emarginata*. Ecology. 1986; 67: 798-809.
- Werner TK, Sherry TW. Behavioral feeding specialization in *Pinaroloxias inornata*, the Darwin's finch' of Cocos Island, Costa Rica. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1986; 84 : 5506-5510.
- Worton B J. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. Ecology 1989: 70, 164-168.