



Universidade Federal de Goiás  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução



Rafaela Gonçalves Almeida

**Relação entre capacidade de dispersão, tolerância ambiental e tamanho da  
distribuição geográfica em *Artibeus* (Mammalia, Chiroptera)**

Orientador: Prof. Dr. Paulo De Marco Júnior

Goiânia, Fevereiro de 2020

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR  
VERSÕES ELETRÔNICAS DE TESES E DISSERTAÇÕES  
NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

O conteúdo das dissertações e teses disponibilizados são de responsabilidade exclusiva dos autores. Ao encaminhar(em) o produto final, o autor e o orientador firmam o compromisso de que ele não contém nenhuma violação de quaisquer direitos autorais ou outro direito de terceiros.

1. Identificação do material bibliográfico:  **Dissertação**     **Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação:

Nome completo do autor: Rafaela Gonçalves Almeida

Título do trabalho: Relação entre capacidade de dispersão, tolerância ambiental e tamanho da distribuição geográfica em Artibeus (Mammalia, Chiroptera)

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento  **SIM**     **NÃO**<sup>1</sup>

Independente da concordância com a disponibilização eletrônica, é imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.

Rafaela Gonçalves Almeida  
Assinatura do(a) autor(a)<sup>2</sup>

Ciente e de acordo:

Paulo de Moura Júnior  
Assinatura do(a) orientador(a)<sup>2</sup>

Data: 05 / 03 / 2020

<sup>1</sup> Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. O documento não será disponibilizado durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente;
- Submissão de artigo em revista científica;
- Publicação como capítulo de livro;
- Publicação da dissertação/tese em livro.

<sup>2</sup> As assinaturas devem ser originais sendo assinadas no próprio documento, imagens coladas não serão aceitas.

Universidade Federal de Goiás  
Instituto de Ciências Biológicas  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução

Rafaela Gonçalves Almeida

**Relação entre capacidade de dispersão, tolerância ambiental e tamanho da  
distribuição geográfica em *Artibeus* (Mammalia, Chiroptera)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Goiás, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Evolução para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

Goiânia, Fevereiro de 2020

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

Gonçalves Almeida, Rafaela

Relação entre capacidade de dispersão, tolerância ambiental e tamanho da distribuição geográfica em *Artibeus* (Mammalia, Chiroptera) [manuscrito] / Rafaela Gonçalves Almeida. - 2020. 42 f.: il.

Orientador: Prof. Paulo De Marco Júnior.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Goiânia, 2020.

Bibliografia.

Inclui siglas, mapas, símbolos, gráfico, tabelas.

1. Dispersão. 2. Tolerância Ambiental. 3. Distribuição Geográfica. 4. Morcegos. I. De Marco Júnior, Paulo, orient. II. Título.

CDU 574



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO

Ata nº 170 da sessão de Defesa de Dissertação de **RAFAELA GONÇALVES ALMEIDA**, que confere o título de Mestre(a) em Ecologia e Evolução, na área de concentração em Ecologia e Evolução.

Ao/s **vinte e sete dias do mês de fevereiro de 2020**, a partir da(s) **10h**, no(a) **Auditório do ICB V**, realizou-se a sessão pública de Defesa de Dissertação intitulada **“Relação entre capacidade de dispersão, tolerância ambiental e tamanho da distribuição geográfica em Artibeus (Mammalia, Chiroptera)”**. Os trabalhos foram instalados pelo(a) Orientador(a), Professor(a) Doutor(a) **Paulo De Marco Junior - ICB/UFG**, com a participação dos demais membros da Banca Examinadora: Professor(a) Doutor(a) **Arthur Angelo Bispo de Oliveira - FL/UFG**, membro titular externo; cuja participação ocorreu através de videoconferência, Professor(a) Doutor(a) **José Alexandre Felizola Diniz Filho - Depto de Ecologia/ICB/UFG**, membro titular interno. Durante a arguição os membros da banca não fizeram sugestão de alteração do título do trabalho. A Banca Examinadora reuniu-se em sessão secreta a fim de concluir o julgamento da Dissertação, tendo sido(a) o(a) candidato(a) **aprovada** pelos seus membros. Proclamados os resultados pelo(a) Professor(a) Doutor(a) **Paulo De Marco Junior**, Presidente da Banca Examinadora, foram encerrados os trabalhos e, para constar, lavrou-se a presente ata que é assinada pelos Membros da Banca Examinadora, ao(s) **vinte e sete dias do mês de fevereiro de 2020**.

TÍTULO SUGERIDO PELA BANCA



Documento assinado eletronicamente por **Paulo De Marco Júnior**, Professor do Magistério Superior, em 27/02/2020, às 11:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **José Alexandre Felizola Diniz Filho**, Professor do Magistério Superior, em 27/02/2020, às 11:28, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Arthur Angelo Bispo De Oliveira**, Professor do Magistério Superior, em 27/02/2020, às 11:28, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.ufg.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.ufg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1182305** e o código CRC **D660EFBA**.

## **AGRADECIMENTOS**

Muitas pessoas de alguma forma estiveram presentes e me ajudaram durante o mestrado, e sou imensamente grata a cada uma delas. Mais especificamente, agradeço a minha família por ser minha base e meu lar. Agradeço ao Cristiano Filho por ter estado ao meu lado ao longo de toda essa jornada. Agradeço ao Pablo Henrique, pela amizade e suporte. Agradeço a meu orientador, Paulo De Marco, por me aceitar como aluna e me guiar ao longo desses dois anos. Agradeço a meu co-orientador, Fabrício Villalobos por me ouvir de forma empática e me acalmar quando ficava ansiosa, além, é claro, da contribuição extremamente positiva para o trabalho. Finalmente, agradeço a CAPES pela bolsa de mestrado, ao Programa de Pós Graduação em Ecologia e Evolução e a todos os meus professores.



C.H.G.M. ♀

*Dedico essa dissertação a uma menina que entrou na ecologia porque achou que a natureza era importante e deveria ser protegida. Essa menina se perdeu no caminho, por muito tempo por não saber o que fazer, apenas continuou andando na mesma trilha. Quando finalmente se percebeu em um caminho que não era seu, estava em meio a um mestrado, definhando por tal projeto demandar tanta energia. Apesar de ter finalmente percebido que precisava mudar o caminho, desistir de coisas em andamento sempre foi um desafio, e não era o que ela queria. Então continuou, e daqui a pouco receberá um diploma de mestre, apesar de pouco saber, sobre a vida. Dedico essa dissertação a menina que ainda deseja proteger a natureza, mas que precisa caminhar por outra trilha.*

## SUMÁRIO

ABSTRACT .....	2
INTRODUÇÃO GERAL .....	3
Relação entre capacidade de dispersão, tolerância ambiental e tamanho da distribuição geográfica em <i>Artibeus</i> (Mammalia, Chiroptera) .....	7
RESUMO .....	8
INTRODUÇÃO .....	9
MÉTODOS.....	12
RESULTADOS .....	19
DISCUSSÃO.....	23
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	26
LITERATURA CITADA.....	27

## ABSTRACT

The species' dispersal ability is related to several ecological processes, such as the establishment of new populations, and may be associated with species responses to environmental changes. However, direct measurements of this parameter are difficult to obtain, so that several studies use morphological data as surrogate of dispersal ability. In this study, we tested whether bat species of the genus *Artibeus* with greater dispersal ability have greater geographic distribution and tolerance limits. We used morphological data available in the literature, represented by forearm size, body weight, Relative Wing Loading (RWL) and Aspect Ratio (AR). We calculated the geographical range size for species with morphological data available in the literature. We estimated the limits of environmental tolerance through the Outlying Mean Index (OMI), based on the species geographical range and a set of environmental variables. We used Phylogenetic Generalized Least Squares models (PGLS) to control the phylogenetic effect in our analysis. Species with higher RWL showed higher environmental tolerances, while no morphological measures influenced the geographical range size or the environmental tolerance. High RWL values could facilitate individual's flight over long distances, exposing them to greater variations in environmental conditions, and leading to an increase in environmental tolerance. The low predictive power of the dispersal ability in relation to the area may be related to the variation of the environmental heterogeneity within the limits of the species distribution. Finally, we emphasize that the RWL can be a good dispersal ability surrogate, as it considers several morphological parameters of the *Artibeus*' species.

**KEYWORDS:** Dispersal, Environmental Tolerance, Geographical Range Size, Bats

## INTRODUÇÃO GERAL

A percepção de que a diversidade biológica é um recurso essencial para a sobrevivência humana e que ela deve ser protegida cresceu nas últimas décadas (Edwards and Abivardi 1998; Vodouhê et al. 2010). Com o intuito de proteger a biodiversidade e os recursos advindos delas, o planejamento e a criação de unidades de conservação foi se tornando cada vez mais valorizado (Margules and Pressey 2000; Drummond et al. 2009). No entanto, a velocidade com que a destruição de habitats está ocorrendo ultrapassa a velocidade com que novas áreas protegidas são criadas (Edwards and Abivardi 1998; Hoekstra et al. 2005; Watson et al. 2016). Essas áreas são frequentemente planejadas de uma forma estática, sem considerar possíveis mudanças no futuro (Lemieux and Scott 2005; Ferro et al. 2014). Em um cenário de mudanças climáticas, áreas atualmente protegidas podem perder sua efetividade em promover a conservação de diversas espécies (Araújo et al. 2004; Ferro et al. 2014). Além disso, devido às mudanças de uso de solo, as áreas com vegetação natural contínua se tornam cada vez mais fragmentadas e desconexas (Ribeiro et al. 2009; Haddad et al. 2015), dificultando a troca de material genético via dispersão, o que a longo prazo reduz a aptidão e a persistência das espécies. Todos esses desafios exigem que as medidas conservacionistas sejam resultado de planejamento sistemático capaz de gerar maior efetividade nas ações mesmo com recursos limitados.

As mudanças climáticas podem alterar a distribuição geográfica de áreas climaticamente adequadas (Dawson et al. 2011), o que pode causar uma disjunção entre as novas áreas adequadas e as áreas atualmente utilizadas. Assim, as espécies deverão se adaptar as novas condições ou então dispersar para novas áreas com um clima favorável para sua persistência. Nesse cenário, a persistência das espécies ao longo do tempo pode depender de diversos fatores atuando sinergicamente, como mudanças no uso do solo, interações bióticas (Pearson and Dawson 2003; Hortal et al. 2010), bem como características morfológicas e comportamentais das espécies. Muitas espécies podem ser consideradas mais sensíveis a exposição às mudanças

climáticas devido a restrições impostas pelos menores limites de tolerância ambiental e especificidades de uso de recursos. Se mudanças climáticas e mudanças de uso do solo podem restringir ou alterar as áreas adequadas para as espécies, a persistência regional da espécie pode depender da sua capacidade de dispersar para áreas climaticamente adequadas (Anderson 2013). Desse modo, espécies com maior capacidade de dispersão sofreriam menos esses impactos, enquanto espécies com baixa capacidade de dispersão podem ser perdidas.

A importância da dispersão para compreender a sensibilidade a mudanças ambientais também pode ser evidenciada em uma escala espacial mais fina, na qual a redução da diversidade de espécies é afetada por mudanças de uso do solo (Cosson and Pons 1999; García-Morales et al. 2016; Rodríguez-Echeverry et al. 2018). Isso acontece porque a eficiência da dispersão pode depender da configuração e da qualidade da matriz em uma paisagem (Anderson et al. 2007). Para que não haja limitações sobre a dispersão, a matriz que circunda os fragmentos florestais deve ser favorável para que os indivíduos encontrem habitats adequados para sua sobrevivência (Bernard and Fenton 2003). Durante o processo de dispersão, em uma paisagem muito fragmentada os indivíduos precisam percorrer longas distâncias ao longo de matrizes estruturalmente diferentes das manchas de habitats naturais (Prevedello and Vieira 2010) e/ou com pouca quantidade de habitat (Fahrig 2001, 2003). Consequentemente, adicionada a características físicas das espécies que limitam a capacidade de dispersão, as mudanças de uso do solo podem restringir a dispersão, aumentar a taxa de extinções locais e diminuir a diversidade de espécies.

O grupo Chiroptera está entre os mamíferos mais diversificados, representado por mais de 1300 espécies no mundo (Voigt and Kingston 2016) e apresentando baixa taxa reprodutiva (Barclay et al. 2004). Em geral, espera-se que as respostas adaptativas às mudanças climáticas no grupo sejam lentas (Sherwin et al. 2013), favorecendo que a dispersão a novas áreas ainda seja uma das melhores estratégias de persistência regional para os morcegos. Em ampla escala

espacial, muitos estudos avaliaram o padrão atual e futuro da distribuição de espécies de morcegos, e também apontaram áreas prioritárias para a conservação levando em conta as mudanças climáticas (Morueta-holme et al. 2010; Aguiar et al. 2016; Silva et al. 2018). No entanto, deve-se levar em consideração a capacidade de dispersão para avaliar a vulnerabilidade das espécies às mudanças climáticas de forma mais realista (Sherwin et al. 2013). E ainda, se as paisagens nas quais os indivíduos se encontram seria permeável, de modo a facilitar o processo de dispersão (Aguiar et al. 2016). A capacidade de dispersão pode ser, portanto, um traço ecológico importante que ajuda diretamente a prever não só a capacidade das espécies responderem as mudanças climáticas, mas também mudanças de uso do solo em escalas locais.

Lacunas de conhecimento sobre a distribuição (Wallaceana), identidade das espécies (Linneana) e sobre traços ecológicos (Raukæriana) estão entre as que podem causar maiores empecilhos ao desenvolvimento de avaliações mais efetivas da biodiversidade (Hortal et al. 2015). Em particular, lacunas de conhecimento sobre biologia e principalmente capacidade de dispersão de morcegos são os principais impedimentos para o desenvolvimento de uma avaliação mais realista da sensibilidade das espécies a perturbações ambientais. Para evidenciar essa dificuldade fizemos uma busca na literatura científica por meio do Web of Science e o Scopus, abrangendo o período de tempo de 1991 a 2017, utilizando o seguinte código de busca: ("dispersal" OR "long-distance movement") AND ("bat" OR "bats" OR "chiroptera"). A busca começa em 1991 devido à disponibilidade de resumos na plataforma Web of Science a partir desse ano, e termina em 2017 pois iniciamos a busca no início de 2018. Após a busca, lemos todos os resumos, selecionando trabalhos nos quais foi reportado algum comportamento de dispersão. Dos 955 resumos, apenas 161 pareciam conter as informações desejadas e desses apenas 29 possuem alguma evidência empírica de que houve dispersão. Mesmo nesses casos, os dados são indiretos e incompletos, oriundos principalmente de análises genéticas. Há uma falta de dados diretos sobre distância máxima de dispersão ou proporção de indivíduos

dispersantes. Além disso, considerando que existem 1300 espécies de morcegos hoje no mundo (Voigt and Kingston 2016), nosso levantamento mostrou alguma evidência de dispersão para apenas 23 espécies. Ou seja, as informações existentes sobre capacidade de dispersão não são capazes de representar de forma efetiva a diversidade de espécies e hábitos de morcegos

Diante dessa necessidade de entender a variação na capacidade de dispersão das espécies e a falta de dados diretos desse parâmetro, medidas indiretas devem ser úteis, tendo em vista a velocidade com que as alterações ambientais ocorrem. Dado que a capacidade de dispersão pode ser resultado de processos físicos como a estrutura corporal e a forma e tamanho de estruturas locomotoras, esses dados indiretos podem ser mais fáceis de serem medidos diretamente e utilizados como representantes da capacidade de dispersão. Nesse trabalho nós assumimos que esses traços morfológicos podem indicar capacidade de dispersão, e buscamos entender a relação entre essa variável e outros parâmetros macroecológicos como o tamanho da distribuição e a tolerância ambiental.

## **Relação entre capacidade de dispersão, tolerância ambiental e tamanho da distribuição geográfica em *Artibeus* (Mammalia, Chiroptera)\***

Rafaela Gonçalves Almeida<sup>1</sup> e Paulo De Marco Júnior<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Goiás, Brasil.

Autor para correspondência: pdemarcojr@gmail.com

\*Documento formatado seguindo as regras do periódico *Biodiversity and Conservation*.

## RESUMO

A capacidade de dispersão das espécies influencia diversos processos ecológicos, como o estabelecimento de novas populações, e pode estar associada às respostas das espécies a mudanças ambientais. No entanto, medidas diretas desse parâmetro são difíceis de serem obtidas, de modo que diversos estudos utilizam dados morfológico como representantes da capacidade de dispersão. Nesse estudo testamos se espécies de morcegos do gênero *Artibeus* com maiores capacidades de dispersão possuem distribuição geográfica e limites de tolerância maiores. Utilizamos dados morfológicos disponíveis na literatura, representados pelo tamanho do antebraço, peso corporal, *Relative Wing Loading* (RWL) e *Aspect Ratio*. Calculamos o tamanho da distribuição geográfica das espécies do gênero *Artibeus* que encontramos dados morfológicos disponíveis na literatura. Estimamos os limites de tolerância ambiental por meio do OMI, tendo como base a distribuição geográfica das espécies e um conjunto de variáveis ambientais. Utilizamos regressões filogenéticas para ajustar os modelos. Espécies com maiores RWL apresentaram maiores tolerâncias ambientais, enquanto todas as outras medidas morfológicas não influenciaram o tamanho da distribuição nem a tolerância ambiental. Valores altos de RWL poderiam facilitar o voo dos indivíduos para longas distâncias, expondo-os a maiores variações de condições ambientais, levando a um aumento da tolerância ambiental. O baixo poder preditivo da capacidade de dispersão em relação a área pode estar relacionado à variação da heterogeneidade ambiental dentro dos limites da distribuição das espécies. Por fim, ressaltamos que o RWL pode ser um bom representante da capacidade de dispersão, pois considera diversos parâmetros da morfologia das espécies de *Artibeus*.

**PALAVRAS-CHAVE:** Dispersão, Tolerância Ambiental, Distribuição Geográfica, Morcegos

## INTRODUÇÃO

Dispersão, como processo que afeta a demografia de populações naturais, pode ser definida como o movimento unidirecional de indivíduos para longe da sua origem (Stenseth and Lidicker 1992; Clobert et al. 2012). Diversos fatores podem motivar esse comportamento, sendo exemplos de fatores intrínsecos a busca por recursos e parceiros sexuais (Stenseth and Lidicker 1992; Long et al. 2008). Já os motivadores extrínsecos podem ser representados pela busca de um ambiente com condições mais favoráveis (Clobert et al. 2012), ou evitar interações interespecíficas negativas como competição e parasitismo (Stenseth and Lidicker 1992). Seja qual for o fator que motiva a dispersão, esse processo é essencial no resgate de populações em vias de extinção, estabelecimento de novas populações, e na sua diversificação genética (Trakhtenbrot et al. 2005; Kokko and López-Sepulcre 2006). Assim, a dispersão pode ser considerada um dos fatores capazes de promover a persistência das espécies em longo prazo (Lowe & Allendorf 2010; Trakhtenbrot *et al.* 2005), especialmente de populações isoladas geograficamente e geneticamente. Além disso, a dispersão possui implicações para a dinâmica de dispersão de propágulos (Holbrook and Smith 2000), epidemia de doenças (Kelly et al. 2010; Norquay et al. 2013), expansão de espécies invasoras (Mooney and Cleland 2001), respostas das espécies às mudanças climáticas (Schloss et al. 2012) e também na mudança da distribuição geográfica das espécies em longo prazo (Lester and Ruttenberg 2005; Brooker et al. 2007).

A capacidade de dispersão, definida como a distância real ou potencial percorrida por um típico dispersor (Lester et al. 2007), tem sido utilizada para explicar a variação do tamanho da distribuição geográfica entre espécies (Hansen 1980; Lester et al. 2007; Luo et al. 2019). Algumas hipóteses predizem uma relação entre capacidade de dispersão e tamanho da distribuição geográfica, como a hipótese do lugar de colonização e a hipótese da taxa de especiação (Lester et al. 2007). De acordo com a hipótese do lugar de colonização, espécies com baixa capacidade de dispersão podem ter áreas de distribuição restritas pelo fato de não

conseguirem colonizar áreas distantes de sua área de ocorrência (Hansen 1980). Já a hipótese da taxa de especiação prediz que *taxa* com capacidade de dispersão pequena tem maiores chances de passar pelo processo de especiação (Birand et al. 2011) e conseqüentemente manter uma distribuição geográfica restrita, uma vez que espécies mais jovens possuem menor tempo evolutivo para aumentar sua distribuição geográfica (Lester and Ruttenberg 2005; De Marco et al. 2008). Além disso, a tolerância ambiental das espécies, que representa uma medida de amplitude de nicho (Dolédec et al. 2000), também pode estar relacionada a dispersão (Birand et al. 2011). Espera-se que o processo de dispersão exponha os indivíduos a uma maior variação de condições ambientais, favorecendo o desenvolvimento de uma tolerância mais ampla ao clima. Dado que esse processo ocorre ao longo do tempo evolutivo, a idade das espécies pode influenciar sua tolerância ambiental, uma vez que espécies mais antigas podem ter sido expostas a uma maior variação de condições ambientais. Assim, as características das espécies que permitem ou restringem a capacidade de dispersão podem afetar a forma como as espécies estão distribuídas no espaço (Kokko and López-Sepulcre 2006), restringindo os lugares onde elas ocorrem (e. g. suas distribuições geográficas) e a faixa de condições ambientais que elas toleram (e. g. suas amplitudes de nicho).

As características morfológicas observadas nas espécies podem refletir processos ecológicos e evolutivos (Reilly and Wainwright 1994; Whitmee and Orme 2012). A relação entre morfologia e ecologia fica evidente em vertebrados capazes de voar. Existem vários tipos de voo, desde aqueles com custo energético mínimo até o voo ativo por meio do batimento de asas, conhecido como voo verdadeiro, presente apenas em aves e morcegos (Rayner 1988). O voo evoluiu com a combinação de vários parâmetros, como a forma da asa, peso corporal e estratégia de voo (Norberg 1994). A forma da asa, o tamanho corporal e a estratégia de voo adotada por cada espécie, estão relacionados às suas características de forrageamento e tipo de habitat preferencial (Norberg 1989; Marinello and Bernard 2015; Murillo-García and De la

vega 2018). De modo geral, o surgimento do voo em vertebrados aumentou a eficiência de forrageamento, permitindo a ampliação das áreas exploradas, o acesso a áreas antes inacessíveis (Norberg 1989), e ainda possibilitou a migração (Norberg 1994). Assim, a capacidade de voar significou um aumento da habilidade das espécies em atravessar barreiras geográficas, como água e desertos (Norberg 1989), implicando em um aumento da capacidade de dispersão dessas espécies.

Embora relações entre morfologia, ecologia e evolução sejam conhecida em aves (Hedenström 2002) e morcegos (Norberg and Rayner 1987), ainda não existem testes explícitos da relação entre morfologia da asa e a capacidade de dispersão para morcegos, como aqueles existentes para aves (e. g. Dawideit *et al.* 2009). Um dos estudos mais citados sobre a relação entre ecologia, morfologia e voo em morcegos identificou quais características da morfologia da asa descrevem espécies migratórias (Norberg and Rayner 1987). Baseado nesse estudo, medidas que relacionam a forma, o tamanho da asa e o peso corporal foram utilizadas por outros autores como indicador de maior capacidade de dispersão para morcegos (Taylor et al. 2012b; Luo et al. 2019). A associação entre características morfológicas da asa e capacidade de dispersão está baseada em uma premissa que frequentemente não está explícita na maioria dos estudos na área. Essa premissa é que a morfologia da asa afeta diretamente a eficiência de voo de longa duração. Morcegos necessitam realizar voos extensivos e com economia de energia, tanto na migração quanto no processo de dispersão. Assim, se pressupõe que a morfologia da asa de espécies que dispersam seja parecida com a morfologia de espécies migratórias, de modo que tanto morcegos migratórios quanto os que dispersam possuam capacidade de dispersão grande.

Morcegos possuem asas membranosas, cujo formato e o tamanho possuem muita variação (Taylor et al. 2012a), resultando em diferentes padrões de voo que podem ser associados à variação na capacidade de dispersão. O comportamento de dispersão em morcegos

é pouco conhecido (Moussy et al. 2013), apesar de existirem vários métodos para mensurá-lo, como marcação-recaptura, observação em abrigos, telemetria e análises genéticas. A telemetria é único método com medidas diretas sobre a capacidade de dispersão das espécies, em contrapartida, esse método possui altos custos logísticos (DeMay et al. 2015). Dado os custos logísticos altos associados aos dados diretos, é comum o uso da morfologia da asa como variável associadas à capacidade de dispersão nesse grupo (Meyer et al. 2008; Farneda et al. 2015; Luo et al. 2019). No entanto, ainda não está claro como diferentes características morfológicas da asa estão associadas a capacidade de dispersão, que por sua vez pode influenciar tanto a distribuição geográfica quanto a tolerância ao clima das espécies desse grupo. Assim, nesse trabalho partindo da premissa de que a morfologia da asa é um indicador da capacidade de dispersão, testamos se espécies de morcegos com maior capacidade de dispersão possuem distribuição geográfica e limites de tolerância maiores, controlando o possível efeito da idade das espécies nessas relações. Ainda, considerando que tanto a tolerância quanto o tamanho da distribuição geográfica podem variar conjuntamente ao longo do processo de dispersão (Olalla-Tárraga et al. 2019), testaremos se elas estão correlacionadas.

## **MÉTODOS**

### **Seleção das espécies de morcegos**

Morcegos da família Phyllostomidae são melhores estudados que outras espécies na região Neotropical e, conseqüentemente, podem ter mais dados disponíveis. Isso poderia ocorrer devido ao amplo uso de redes de neblina na maior parte dos estudos (Bergallo et al. 2003; García-Morales et al. 2016), método eficiente para capturar espécies do sub-bosque, como várias espécies da família Phyllostomidae, mas insuficiente para amostrar espécies de morcegos de outras famílias (Kalko et al. 1996). Considerando que Phyllostomidae possui muitas espécies, restringimos a busca por dados de morfologia da asa para a sub-família

Stenodermatinae, pois é a sub-família morfologicamente mais diversa de Phyllostomidae (Norberg and Rayner 1987), representada por 82 espécies (Rojas et al. 2016). Ao finalizarmos a busca na literatura disponível (ver abaixo) detectamos uma grande lacuna de conhecimento, de modo que os dados obtidos representavam apenas cerca de 42% da sub-família. Por fim, escolhemos o gênero *Artibeus* como grupo de interesse nesse estudo, pois apesar de não termos obtido dados para todas as espécies, a quantidade de dados para *Artibeus* corresponde a quase 70% (15 espécies) das espécies do gênero (22 espécies seguindo Rojas *et al.* 2016). Além disso, em uma análise filogenética prévia detectamos que as distâncias médias dos pares de espécies de *Artibeus* na filogenia não diferem do que deveria ser encontrado ao acaso. Para isso, utilizamos um índice de parentesco, o NRI da língua inglesa *Nearest Relative Index*, no qual valores positivos significam que as espécies são mais próximas do que o esperado ao acaso, enquanto valores negativos indicam que as espécies são mais distantes. Em nossa análise, utilizamos a função *ses.mpd* do pacote *picante* e encontramos um índice positivo, apesar de não diferir do acaso de acordo com o p-valor (NRI = 0.553, p-valor = 0.246). Podemos considerar então que as espécies utilizadas nas análises não estão agrupadas em subgrupos ao longo da filogenia e são representativas do gênero. Existe uma hipótese filogenética que trata *Artibeus* como um grupo polifilético, com as espécies de menor tamanho corporal sendo agrupadas no gênero *Demanura* e as de maior tamanho no gênero *Artibeus* (Owen 1987). No entanto, a filogenia mais recente (Rojas et al. 2016) mantém as espécies dos dois *taxa* agrupadas no gênero *Artibeus*, reconhecido como um grupo monofilético.

### **Traços morfológicos relacionados à capacidade de dispersão dos morcegos**

Alguns índices que combinam a peso corporal e medidas de variáveis morfológicas, como a área da asa (S) e o comprimento de uma ponta da asa até a ponta da outra asa (B) tem sido utilizados como preditores da capacidade de dispersão (Luo et al. 2019). Por exemplo, a

carga das asas (*Wing Loading*, WL) é obtido por meio da fórmula  $Mg/S$ , onde  $M$  é o peso corporal e  $g$  é a aceleração gravitacional (Norberg and Rayner 1987). Em morcegos, variações de peso nos indivíduos são comuns, inclusive durante o dia após eventos de forrageamento (Mcnab 1973). Essas diferenças no peso são refletidas no WL, assim para controlar essa possível fonte de variação obtivemos medidas de WL independentes do peso corporal (*Relative Wing Loading* - RWL) por meio da fórmula  $(Mg/S)/gM^{0.33}$  (Norberg et al. 2000). Já a razão de aspecto (*Aspect Ratio*, AR) é calculada usando a fórmula  $AR=B^2/S$  (Norberg and Rayner 1987). O WL é uma medida da área da asa em relação ao peso corporal, e o AR descreve o formato da asa (Norberg and Rayner 1987). Espécies com alto WL voam a altas velocidades enquanto que espécies com baixo WL possuem alta manobrabilidade e agilidade, e são capazes de fazer curvas em espaços menores em um tempo de resposta curto (Norberg and Rayner 1987). Valores de AR altos correspondem a asas longas e estreitas, de forma que há baixa perda de energia durante o voo (Norberg and Rayner 1987). Espécies de morcegos migratórias são caracterizadas por altos valores de WL e AR, sendo adaptadas para voos extensivos e com economia de energia (Norberg and Rayner 1987).

Por meio das bases de dados Web of Science, Scopus, e Google Acadêmico utilizando as palavras chaves (“Morcego\*” OR “bats” AND “morfologia da asa” OR “wing morphology” OR “wing loading” OR aspect ratio”) buscamos artigos nos quais os autores calcularam e disponibilizaram esses índices para as espécies de *Artibeus*, seja no texto principal do artigo ou no material suplementar. Quando disponíveis, obtivemos os dados de peso e antebraço nos mesmos artigos em que havia dados de AR, RWL ou WL. Como nem todos os artigos disponibilizavam esses dados, utilizamos dados de peso e antebraço de livros, uma vez que estes apresentam médias com medidas de vários lugares, sendo medidas mais representativas das espécies. Utilizamos os livros *Morcegos do Brasil* (Reis et al. 2007) e *Mammals of the Neotropics Volume 3* (Eisenberg and Redford 1989). Por fim, ainda buscamos medidas de peso

e antebráço em um artigo que compilou características morfológicas de mamíferos da Mata Atlântica (Gonçalves et al. 2018) e no *Mammalian Species* (<https://academic.oup.com/mspecies>), quando disponíveis para as espécies em estudo.

### **Distribuição Geográfica**

Calculamos o tamanho da distribuição geográfica das espécies de *Artibeus* a partir de polígonos produzidos e disponibilizados recentemente em um estudo que fez uma atualização dos mapas de distribuição de morcegos neotropicais da superfamília Noctilionoidea (Figura 1)(Rojas et al. 2018). Para obter as áreas de distribuição de forma mais precisa, utilizamos a projeção cônica equivalente de Albers e calculamos a área em quilômetros quadrados. Dado que dependendo da projeção escolhida, propriedades espaciais diferentes podem ser distorcidas, escolhemos a projeção de Albers, que mantém a área com valores próximos aos reais (Kimerling et al. 1995).

### **Tolerância Ambiental**

Estimamos os limites de tolerância ambiental a partir de um método que avalia a amplitude do nicho ecológico das espécies com base em suas respectivas distribuições geográficas (Outlying Mean Index, OMI) (Dolédec et al. 2000). Esse método estima um valor de tolerância ambiental para cada espécie em relação à amplitude de nicho total do conjunto das espécies estudadas. Por exemplo, se considerarmos a distribuição geográfica do gênero *Artibeus* é possível extrair um valor de amplitude de nicho para o gênero e, a partir disso, calcular a amplitude de nicho para cada espécie pertencente a esse gênero isoladamente. Isso é feito por meio de uma comparação entre a amplitude de nicho de cada espécie em relação ao gênero. Portanto, quanto maior a similaridade de nicho ecológico entre uma espécie e a totalidade de condições ambientais para todas as espécies, representada pelo gênero, maior será

o valor de tolerância ambiental estimado pelo índice. Essa análise requer dois conjuntos de dados: (i) registros de ocorrência das espécies; (ii) e as condições ambientais associadas a cada ponto respectivamente. No primeiro caso, extraímos pontos de ocorrência a partir do centroides de células com resolução de  $0.5^\circ$  (aproximadamente  $50 \text{ km}^2$ ) sobrepostas ao polígono de distribuição de cada espécie. Utilizamos esses centroides para extrair as informações das variáveis ambientais que caracterizariam a distribuição de cada espécie. Os mapas de variáveis ambientais que utilizamos foram os do *WorldClim Version 2* (Fick and Hijmans 2017) para a região neotropical com a resolução de  $0.16^\circ$ , a qual posteriormente reduzimos para  $0.5^\circ$ , para evitar a autocorrelação espacial associada a dados em uma resolução mais fina (Chou 1991; Crase et al. 2014). Todos esses procedimentos foram feitos no software R, e para calcular o OMI utilizamos a função *niche* do pacote *ade4* (Dray and Dufour 2007).

### **Idade das espécies**

Utilizamos uma árvore filogenética calibrada com registros fósseis da super família Noctilionoidea (Rojas et al. 2016) para obter a idade das espécies, comumente mensurada por meio do comprimento do ramo de cada espécie até o ancestral comum mais recente (e.g. Gaston & Blackburn 1997; Stevens 2011; Weber *et al.* 2014). O tamanho do comprimento do ramo corresponde a idade da espécie, de modo que espécies mais recentes possuem comprimentos menores e espécies mais antigas comprimentos maiores (Stevens 2011).

### **Análises dos dados**

Como discutido anteriormente sobre a falta de medidas diretas da capacidade de dispersão das espécies, utilizamos dados morfológicos como indicadores dessa variável. Comprimento do antebraço, peso, e a morfologia da asa (AR, RWL) foram as variáveis preditivas relacionadas às variáveis respostas distribuição geográfica e tolerância ambiental das

espécies de *Artibeus*. As unidades amostrais utilizadas nessa análise correspondem a espécies. Embora em análises prévias utilizando o NRI constatamos que as espécies de *Artibeus* consideradas nesse estudo são representativas do gênero e não pertencem apenas a agrupamentos específicos na filogenia, espécies que compartilham um ancestral em comum devem possuir características mais semelhantes. Deste modo, independente do padrão de agrupamento ao longo da filogenia, é necessário ajustar modelos que levem em consideração a autocorrelação dos resíduos devido às relações de ancestral-descendência (PGLS, da língua inglesa *Phylogenetic Generalized Least Squares*) (Garamszegi 2014). Esse procedimento é necessário uma vez que a autocorrelação filogenética das espécies resulta na violação do pressuposto de independência amostral de vários testes estatísticos (Garamszegi 2014), inclusive, regressões. Ajustamos os modelos de PGLS e em nossas análises utilizamos  $\lambda$  como medida de sinal filogenético, o qual varia de zero a um. Quando  $\lambda=0$  há ausência de sinal filogenético, enquanto  $\lambda=1$  significa que há forte sinal filogenético, resultando em autocorrelação interespecífica devido a filogenia (Garamszegi 2014).

Além do controle feito utilizando a filogenia, fizemos um segundo controle utilizando a idade das espécies, representada pelo comprimento dos ramos mensurados anteriormente. Uma vez que é necessário inserir a idade das espécies como variável no modelo, ela não pode apresentar colinearidade com os demais preditores. Nesse trabalho, constatamos que a idade está correlacionada com o peso ( $r\text{-pearson} = -0.86$ ,  $p\text{-valor} < 0.001$ ) e o antebrço das espécies ( $r\text{-pearson} = -0.83$ ,  $p\text{-valor} < 0.001$ ). Nesse caso, inserimos um termo de interação nas regressões em que o peso e o antebrço estavam presentes, de modo a controlar esse efeito. Fizemos todas as análises no *software* R, utilizamos a função *pgls* do pacote *caper*.



**Figura 1.** Distribuição geográfica das espécies de *Artibeus* na região Neotropical. Os limites das distribuições foram obtidos no trabalho de Rojas e colaboradores, 2018. A distribuição de *A. schwartzi*, corresponde a algumas ilhas dentro do quadrado em vermelho. Já a distribuição de *A. incommitatus* corresponde a uma pequena ilha, indicada pela seta em vermelho.

## RESULTADOS

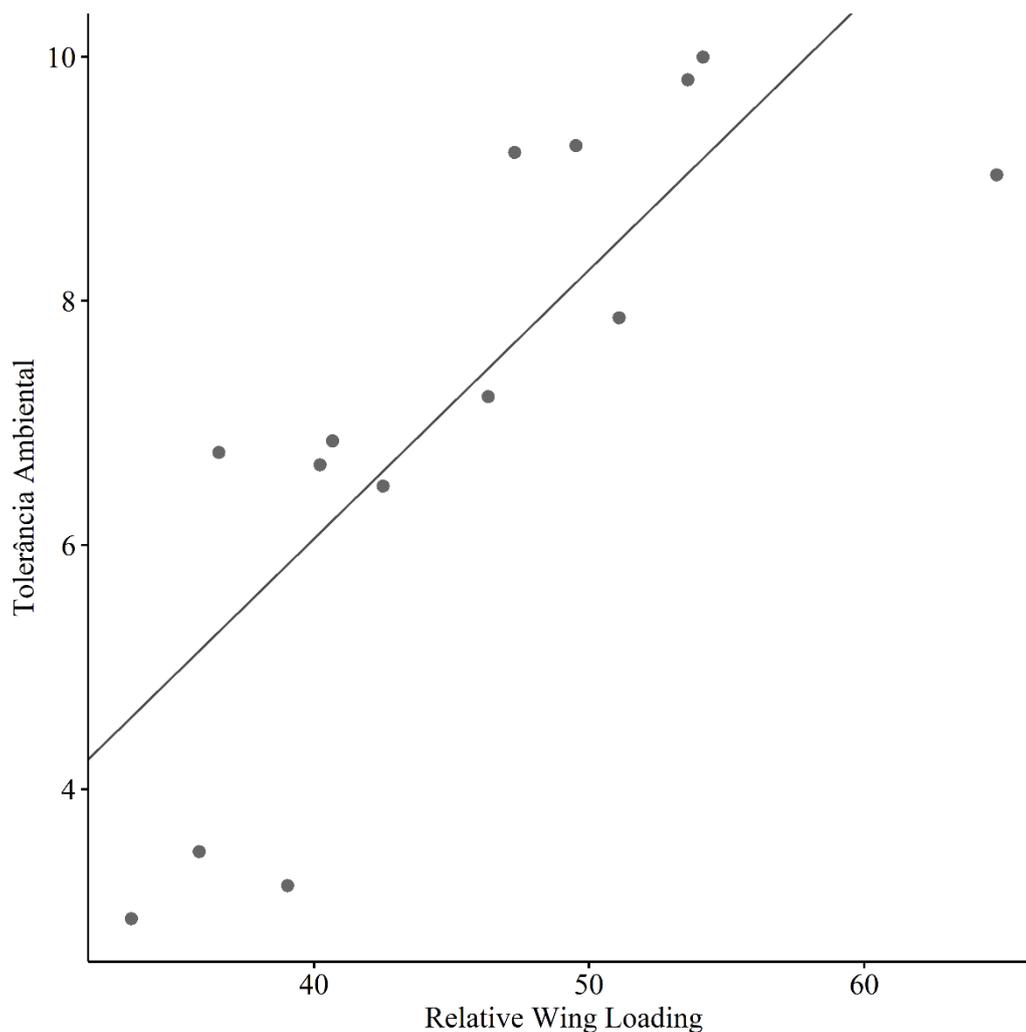
O tamanho da distribuição geográfica apresentou maior variação entre espécies do que a tolerância estimada pelo OMI (Tabela 1) e essas duas variáveis não estão correlacionadas para o conjunto das espécies de *Artibeus* ( $r$ -pearson = -0.138,  $p$ -valor = 0.637). O peso corporal foi a variável explanatória com maior variação, enquanto os valores de AR, RWL e antebraço (mm) foram mais homogêneos entre as espécies (Tabela 1). A grande variação entre espécies é parcialmente explicada pela existência de algumas observações mais discrepantes. Por exemplo, *Artibeus incommitatus* possui uma distribuição restrita, ocorrendo somente em uma ilha na América Central (Figura 1), assim, seus valores de tolerância (0,00) e a área de distribuição (0,01) foram os menores observados (Tabela 1). Considerando a existência de apenas uma amostra dessa espécie, ela foi excluída das análises em que a variável resposta era a tolerância.

Em todas as análises os  $\lambda$  obtidos nos modelos PGLS foram próximos a zero indicando ausência de autocorrelação interespecífica devido as relações filogenéticas. Esses resultados indicam a ausência de sinal filogenético nas variáveis estudadas, e favorecem a interpretação das espécies como independentes para nossas análises.

Espécies com maiores RWL apresentaram maiores tolerâncias ambientais, sendo essa a única relação significativa entre os modelos PGLS (Figura 2, Tabela 2). Assim, o antebraço, peso e AR não foram bons preditores para a tolerância ambiental (Tabela 2). Não encontramos relações entre os indicadores de capacidade de dispersão com o tamanho da distribuição geográfica das espécies (Tabela 2).

**Tabela 1.** Dados morfológicos brutos dos morcegos frugívoros do gênero *Artibeus* utilizados nesse trabalho, juntamente com os resultados dos cálculos do tamanho da distribuição geográfica (que corresponde ao logaritmo da área em km<sup>2</sup>) e da tolerância ambiental estimada pelo *Outlying Mean Index* (OMI). A última linha da tabela representa o coeficiente de variação de cada uma das variáveis, calculado como ( $CV = \frac{s}{\bar{x}} * 100$ ).

Espécies	Peso (g)	Antebraço (mm)	AR	RWL	Distribuição Geográfica (km <sup>2</sup> )	Tolerância Ambiental
<i>Artibeus aztecus</i>	23.63	43.37	6.42	64.82	5.782	9.03
<i>Artibeus cinereus</i>	12.72	40.18	6.19	39.04	6.635	3.21
<i>Artibeus concolor</i>	18.29	47.63	6.52	35.83	6.509	3.49
<i>Artibeus fimbriatus</i>	58.64	66.52	5.60	33.37	5.999	2.94
<i>Artibeus gnomus</i>	12.02	38.69	6.07	36.54	7.000	6.76
<i>Artibeus incomitatus</i>	13.44	39.30	6.29	49.52	0.845	0.00
<i>Artibeus intermedius</i>	53.88	63.32	6.40	54.13	5.958	10.00
<i>Artibeus jamaicensis</i>	48.51	61.25	6.73	51.09	6.192	7.86
<i>Artibeus lituratus</i>	66.63	70.83	6.58	46.33	7.128	7.22
<i>Artibeus obscurus</i>	38.45	59.76	6.55	40.22	7.039	6.66
<i>Artibeus phaeotis</i>	11.37	37.76	6.23	47.29	6.574	9.22
<i>Artibeus planirostris</i>	45.18	56.77	6.36	40.68	7.086	6.85
<i>Artibeus schwartzi</i>	60.00	66.20	6.20	42.51	3.843	6.48
<i>Artibeus toltecus</i>	14.61	39.28	6.23	53.59	5.929	9.81
<i>Artibeus watsoni</i>	13.44	39.30	6.29	49.52	5.744	9.27
Coef. Variação (%)	64.43	24.41	4.32	15.46	109.99	46.50



**Figura 2.** Regressão filogenética dos morcegos frugívoros do gênero *Artibeus*. Relação entre a tolerância ambiental estimada pelo OMI e a capacidade de dispersão representada pelo *Relative Wing Loading* (RWL).

De acordo com a análise OMI, as espécies com menor tolerância ambiental foram *A. incommitatus*, *A. fimbriatus*, *A. cinereus* e *A. concolor*. Já as espécies com as maiores tolerâncias, ocorrem em condições muito variadas, possuem uma amplitude grande de preferências ecológicas, sendo representadas nesse estudo por 70% das espécies. As espécies com as maiores tolerâncias foram *A. intermedius*, *A. toltecus*, *A. watsoni*, *A. phaeotis*, *A. aztecus*. As espécies com as três maiores distribuições geográficas, *A. lituratus*, *A. planirostris* e *A. obscuros*, possuem valores de tolerância médios.

**Tabela 2.** Resultados dos modelos de regressão controlando pela filogenia das espécies. Em cada modelo utilizamos a área ou a tolerância como variáveis resposta em função do RWL, AR, antebraço e o peso das espécies. Os resultados significativos estão destacados em negrito.

	Estimativa	Erro padrão	GL	Análise de variância			
				SQ	MSQ	F	p-valor
<b>Tolerância</b>							
Intercepto	-2.765	2.650	11	3.089	0.281		
<b>RWL</b>	<b>0.220</b>	<b>0.051</b>	<b>01</b>	<b>5.758</b>	<b>5.758</b>	<b>20.503</b>	<b>0.001</b>
Idade	-0.049	0.228	01	0.013	0.013	0.045	0.836
Intercepto	16.335	4.541	10	5.112	0.511		
Peso	-0.109	0.083	01	0.098	0.098	0.192	0.671
<b>Idade</b>	<b>-1.292</b>	<b>0.846</b>	<b>01</b>	<b>3.545</b>	<b>3.545</b>	<b>6.934</b>	<b>0.025</b>
Peso*Idade	-0.010	0.022	01	0.106	0.106	0.208	0.658
Intercepto	21.623	7.823	10	3.795	0.380		
Antebraço	-0.172	0.125	01	0.324	0.324	0.852	0.378
<b>Idade</b>	<b>-0.364</b>	<b>1.687</b>	<b>01</b>	<b>4.508</b>	<b>4.508</b>	<b>11.877</b>	<b>0.006</b>
Antebraço*Idade	-0.025	0.032	01	0.234	0.234	0.616	0.451
Intercepto	-9.897	13.726	11	7.943	0.722		
AR	3.031	2.098	01	2.144	2.144	2.969	0.113
Idade	-0.534	0.427	01	1.128	1.128	1.563	0.237
<b>Tamanho da Distribuição Geográfica</b>							
Intercepto	7.245	1.536	11	1.037	0.094		
RWL	-0.024	0.029	01	0.074	0.074	0.781	0.396
Idade	0.024	0.132	01	0.003	0.003	0.033	0.859
Intercepto	6.053	1.903	10	0.897	0.090		
Peso	0.015	0.035	01	0.048	0.048	0.539	0.480
Idade	0.205	0.355	01	0.020	0.020	0.228	0.644
Peso*Idade	-0.012	0.009	01	0.148	0.148	1.649	0.228
Intercepto	3.808	3.949	10	0.967	0.097		
Antebraço	0.044	0.063	01	0.025	0.025	0.261	0.621
Idade	0.894	0.851	01	0.001	0.001	0.008	0.931
Antebraço*Idade	-0.018	0.016	01	0.121	0.121	1.256	0.289
Intercepto	0.794	6.090	11	1.030	0.094		
AR	0.818	0.941	01	0.051	0.051	0.543	0.477
Idade	0.080	0.133	01	0.034	0.034	0.362	0.560

## DISCUSSÃO

Nesse trabalho testamos se atributos morfológicos associados a capacidade de dispersão estão relacionados a limites de tolerância mais amplos. Para *Artibeus* essa relação é positiva, de modo que espécies com maior RWL também apresentaram maiores valores de tolerância ambiental. Espécies com maiores RWL podem voar para longas distâncias com maior facilidade do que espécies com baixos RWL (Norberg and Rayner 1987) e, assim, poderiam ficar expostas a maiores variações de condições climáticas. É possível assumir que indivíduos com maior RWL e, por isso, com maior capacidade de dispersão, possam ter acessado mais áreas diferentes climaticamente durante o tempo evolutivo da espécie. A exposição a uma maior variedade de condições climáticas pode aumentar a chance de adaptação a essas condições (Stevens 1989), principalmente se considerarmos cenários de mudanças climáticas (Khaliq et al. 2014). Isso poderia levar a um aumento da tolerância ambiental nas espécies com esses traços morfológicos em relação àquelas que não os possuem. Outra consequência seria que espécies com maior tolerância ambiental pudessem ocorrer em extensas áreas geográficas, bem como pequenas áreas para espécies com baixa tolerância (Stevens 1989). No entanto, não encontramos relação entre a distribuição geográfica e a tolerância ambiental.

De modo geral, é esperado que grandes áreas tenham uma maior variação de condições ambientais, uma vez que é pouco provável que uma pequena área tenha uma grande variação nessas condições. Se espécies com ampla distribuição forem localmente adaptadas a características únicas do habitat, uma espécie com distribuição ampla poderia ter uma tolerância pequena (Gregory and Gaston 2000). Isso também seria possível em um sistema com ambientes extremamente homogêneos ambientalmente. No entanto, a região Neotropical é composta por inúmeras ecorregiões (Olson et al. 2001; Olson and Dinerstein 2002), que são limites regionais caracterizados por fauna, flora e condições ambientais específicas (Dinerstein et al. 1995). Uma

falta de relação entre a tolerância ambiental e o tamanho da distribuição geográfica seria possível em casos nos quais a maior parte das espécies em análise possuem ampla distribuição, de modo que a tolerância ambiental entre as espécies analisadas possuiria pouca variação. Essa possibilidade explicaria pelo menos parcialmente o padrão encontrado na distribuição das espécies de *Artibeus* nesse estudo. Uma grande parte das espécies tem uma distribuição bastante ampla na América do Sul (ver Figura 1). Por outro lado, existem espécies que, apesar de apresentar um tamanho de distribuição menor, ocupam uma área que avança por diferentes latitudes. Isso pode ser evidenciado por espécies na Mata Atlântica como *A. fimbriatus*. Variações latitudinais podem representar uma grande variação climática (Hawkins *et al.* 2003) e ajudariam a explicar o que foi observado. Por fim, as variações altitudinais podem também ajudar a contribuir na explicação desse resultado. Sabemos que variações de altitude pode gerar diferenças climáticas em pequenas distâncias (McCain 2007; Willig and Presley 2016). Assim, essas diferenças também podem contribuir para reduzir o efeito esperado de que áreas maiores tenham, intrinsecamente, maior variação ambiental.

De acordo com nossos resultados, a capacidade de dispersão parece não determinar o tamanho da distribuição geográfica em *Artibeus*, embora a capacidade de dispersão seja relacionada ao tamanho da distribuição geográfica em alguns grupos taxonômicos em pequenas escalas (Lester *et al.* 2007) e em morcegos insetívoros da família Vespertilionidae em escala global (Luo *et al.* 2019). Geralmente, morcegos da família Vespertilionidae possuem RWL menores do que morcegos da Família Phyllostomidae, no entanto, a variação do RWL em Vespertilionidae é maior, devido a um maior número de diferentes estratégias de voo (Norberg and Rayner 1987; Marinello and Bernard 2015). Mesmo apresentando maior variação no RWL, a relação entre capacidade de dispersão e distribuição geográfica em insetívoros da família Vespertilionidae apesar de ser positiva é fraca ( $R^2 = 0.069$ ) (Luo *et al.* 2019). Assim, o tamanho da distribuição geográfica pode ser influenciado por vários outros fatores, como a variabilidade

ambiental, requerimentos de nicho e mudanças em larga escala em habitats (Lester et al. 2007). Desse modo, sendo a capacidade de dispersão uma variável com baixo poder preditivo (Lester et al. 2007), e *Artibeus* tendo uma variação do RWL ainda menor do que a família Phyllostomidae, a probabilidade de encontrar uma relação entre o tamanho da distribuição geográfica e a capacidade de dispersão nesse grupo é muito baixa.

A baixa variação do RWL fica ainda mais evidente quando analisamos os hábitos de forrageamento das espécies. Espécies com valores de RWL e AR baixos utilizam o extrato abaixo da copa, o qual possui mais obstáculos, portanto elas possuem boa manobrabilidade e agilidade (Duya et al. 2017). Já as espécies com valores de RWL e AR altos utilizam a copa das árvores e são capazes de sustentar voos rápidos entre fragmentos (Norberg and Rayner 1987; Farneda et al. 2015; Duya et al. 2017). Valores intermediários conferem às espécies maior flexibilidade no uso do espaço e dos recursos (Marinello and Bernard 2015), característica observada em *Artibeus*, uma vez que as espécies desse gênero podem utilizar tanto a copa das árvores quanto extratos vegetais mais baixos (Norberg and Rayner 1987; Bernard 2002; Marciente et al. 2015), nos quais há uma maior abundância de frutos (Duya et al. 2017). Devido à disposição não uniforme dos recursos alimentares, muitas vezes os morcegos fazem voos longos entre os abrigos e as áreas de forrageamento (Bernard and Fenton 2003; Menezes et al. 2008; Cisneros et al. 2015) e podem carregar os frutos durante o voo (Norberg and Rayner 1987). Portanto, espera-se que eles apresentem adaptações morfológicas da asa para esse tipo de transporte (Jennings et al. 2004). As espécies nesse trabalho são frugívoras de médio e grande porte (Novaes et al. 2018), se alimentam principalmente na copa das árvores e utilizam bordas florestais e áreas abertas (Tavares 2013), caracterizadas por valores de RWL médios a altos. Dado às similaridades dessas características, as espécies de *Artibeus* analisadas nesse estudo possuem uma morfologia da asa parecida, e conseqüentemente, apresentam valores de RWL e AR com pouca variação.

Por fim, devemos considerar o alcance com que as variáveis utilizadas neste trabalho podem ser representantes substitutos da capacidade de dispersão. Medidas únicas de morfologia (antebraço, peso) não apresentaram relações com as variáveis respostas, o que pode ser refletido pela complexidade dos fatores que afetam a capacidade de dispersão. A morfologia da asa, mesmo que indiretamente, está associada à dispersão e tem sido utilizada em diversos estudos (Breuker et al. 2007; Dawideit et al. 2009; Sekar 2012; Luo et al. 2019). O RWL é um dos índices que tenta descrever a morfologia da asa e que considera tanto a forma e o tamanho da asa como o peso do indivíduo e a aceleração da gravidade (Norberg et al. 2000). Assim, RWL é uma medida mais elaborada que pode refletir de maneira mais completa a capacidade de dispersão das espécies, pois ao relacionar várias medidas morfológicas de um mesmo indivíduo, leva em consideração a grande diversidade dentro do grupo Chiroptera.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nossos resultados mostraram uma relação entre um indicador da capacidade de dispersão e a tolerância ambiental, em morcegos do gênero *Artibeus*. Entender a variação da capacidade de dispersão e como ela está relacionada com variáveis como o tamanho da distribuição geográfica e a tolerância ambiental das espécies pode melhorar as previsões dos impactos de alterações ambientais, auxiliando tomadores de decisão em ações para promover a conservação das espécies. No entanto, gostaríamos de enfatizar aqui que existe uma lacuna de conhecimento sobre o comportamento de dispersão em muitos grupos taxonômicos (Lester et al. 2007), inclusive em morcegos frugívoros. Nesse grupo, existe também uma enorme lacuna de dados sobre a morfologia da asa (Norberg & Rayner 1987). Assim, ressaltamos a necessidade de direcionar esforços para estudos básicos tanto com o intuito de descrever a morfologia de espécies, quanto para adquirir dados diretos sobre capacidade de dispersão. Desse modo, seria possível avaliar o quanto a morfologia da asa é capaz de explicar a capacidade de dispersão, e

consequentemente fornecer dados mais completos para estudos que buscam entender a importância da capacidade de dispersão em padrões ecológicos relevantes para persistência das espécies ao longo do tempo.

## LITERATURA CITADA

- Aguiar LMS, Bernard E, Ribeiro V, et al (2016) Should I stay or should I go? Climate change effects on the future of Neotropical savannah bats. *Global Ecology and Conservation* 5:22–33
- Anderson J, Rowcliffe JM, Cowlishaw G (2007) Does the matrix matter? A forest primate in a complex agricultural landscape. *Biological Conservation* 5:212–222
- Anderson RP (2013) A framework for using niche models to estimate impacts of climate change on species distributions. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1297:8–28
- Araújo MB, Cabeza M, Thuiller W, et al (2004) Would climate change drive species out of reserves? An assessment of existing reserve-selection methods. *Global Change Biology* 10:1618–1626
- Barclay RM, Ulmer J, Mackenzie CJ, et al (2004) Variation in the reproductive rate of bats. *Canadian Journal of Zoology*
- Bergallo HG, Esbérard CEL, Mello MAR, et al (2003) Bat Species Richness in Atlantic Forest : What Is the Minimum Sampling Effort ? *Biotropica* 35:278–288. <https://doi.org/10.1646/02033>
- Bernard E (2002) v19n1a16.pdf. Diet, activity and reproduction of bat species (Mammalia, Chiroptera) in Central Amazonia, Brazil
- Bernard E, Fenton MB (2003) Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in Central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 35:262–277
- Birand A, Vose A, Gavrilets S (2011) Patterns of species ranges , speciation , and extinction. *The American Naturalist* 179:
- Breuker CJ, Brakefield PM, Gibbs M (2007) The association between wing morphology and dispersal is sex-specific in the glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia* (Lepidoptera:

- Nymphalidae). *European Journal of Entomology* 445–452
- Brooker RW, Travis JM, Clark EJ, Dytham C (2007) Modelling species' range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology* 245:59–65
- Chou YE (1991) Chou Map Resolution and Spatial Autocorrelation. *Geographical Analysis* 23:
- Cisneros LM, Fagan ME, Willig MR (2015) Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions* 523–533
- Clobert J, Baguette M, Benton T, Bullock J (2012) *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press
- Cosson J, Pons J (1999) Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*
- Cruse B, Liedloff A, Vesik PA, et al (2014) Incorporating spatial autocorrelation into species distribution models alters forecasts of climate-mediated range shifts. *Global Change Biology* 1–14
- Dawideit BA, Phillimore AB, Laube I, et al (2009) Ecomorphological predictors of natal dispersal distances in birds. *Journal of Animal Ecology* 388–395
- Dawson TP, Jackson ST, House JJ, et al (2011) Beyond predictions: Biodiversity conservation in a changing climate. *Science* 332:53–58. <https://doi.org/10.1126/science.1200303>
- De Marco P, Diniz-filho AF, Bini LM (2008) Spatial analysis improves species distribution modelling during range expansion. *Biology Letters* 577–580
- DeMay SM, Rachlow JL, Waits LP, Becker PA (2015) Comparing telemetry and fecal DNA sampling methods to quantify survival and dispersal of juvenile Pygmy Rabbits. *Wildlife Society Bulletin* 39:413–421
- Dinerstein E, Olson DM, Graham DJ, et al (1995) *A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean*. The World Bank, Washington
- Dolédec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C (2000) Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology* 81:2914–2927
- Dray S, Dufour A (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram ecologists.

Journal of Statistical Software 22:

- Drummond JO, Franco JL, Ninis AB (2009) Current Status Brazilian Federal Conservation Units : A Historical Overview of their Creation and of their Current Status. *Environment and History* 15:463–491
- Duya MR, Fidelino J, Ong P (2017) Spatial heterogeneity of fruit bats in a primary tropical lowland evergreen rainforest in Northeastern Luzon , Philippines. *Acta Chiropterologica* 19:305–318
- Edwards PJ, Abivardi C (1998) The value of biodiversity: Where ecology and economy blend. *Biological Conservation* 83:239–246
- Eisenberg JF, Redford KH (1989) *Mammals of the Neotropics Volume 3*. University of Chicago Press
- Fahrig L (2001) How much habitat is enough ? *Biological Conservation* 100:65–74
- Fahrig L (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 487–515
- Farneda FZ, Rocha R, López-Baucells A, et al (2015) Trait-related responses to habitat fragmentation in Amazonian bats. *Journal of Applied Ecology* 1381–1391. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12490>
- Ferro VG, Lemes P, Melo AS, Loyola R (2014) The reduced effectiveness of protected areas under climate change threatens Atlantic Forest Tiger Moths. *PLoS ONE* 9:
- Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 4315:4302–4315
- Garamszegi Z (2014) *Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology concepts and practice*
- García-Morales R, Moreno CE, Badano EI, et al (2016) Deforestation impacts on bat functional diversity in tropical landscapes. *PLoS ONE* 1–16
- Gaston KJ, Blackburn TM (1997) Age, area and avian diversification. *Biological Journal of the Linnean Society* 239–253
- Gonçalves F, Bovendorp RS, Galetti M (2018) Atlantic Mammal Traits: a data set of morphological traits of mammals in the Atlantic Forest of South America. *Ecological*

- Society of America 99:2106. <https://doi.org/10.1002/ecy.2106>
- Gregory RD, Gaston KJ (2000) Explanations of commonness and rarity in British breeding birds: separating resource use and resource availability. *Oikos* 515–526
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J, et al (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Applied Ecology* 1–10
- Hansen TA (1980) Influence of larval dispersal and geographic distribution on species longevity in neogastropods. *Paleobiology* 6:193–207
- Hedenström A (2002) Aerodynamics, evolution and ecology of avian flight. *Trends in Ecology and Evolution* 17:415–422
- Hoekstra JM, Boucher TM, Ricketts TH, Roberts C (2005) Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 23–29
- Holbrook KM, Smith TB (2000) Seed dispersal and movement patterns in two species of *Ceratogymna* hornbills in a West African tropical lowland forest. *Oecologia* 249–257
- Hortal J, Bello F, Diniz-filho AF, et al (2015) Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 523–552
- Hortal J, Roura-Pascual N, Sanders NJ, Rahbek C (2010) Understanding (insect) species distributions across spatial scales. *Ecography* 2009–2011
- Jennings N V, Parsons S, Barlow KE, Gannon MR (2004) Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. *Acta Chiropterologica* 6:75–90
- Kalko EK V., Handley-Jr CO, Handley D (1996) Organization, Diversity, and Long-Term Dynamics of a Neotropical Bat Community. In: *Long-Term Studies of Vertebrate Communities*. pp 503–553
- Kelly AC, Mateus-pinilla NE, Douglas M, et al (2010) Utilizing disease surveillance to examine gene flow and dispersal in white-tailed deer. *Journal of Applied Ecology* 1189–1198
- Khaliq I, Hof C, Prinzinger R, et al (2014) Global variation in thermal tolerances and vulnerability of endotherms to climate change. *Proceedings of the Royal Society*
- Kimerling JA, Overton SW, White D (1995) Statistical comparison of map projection distortions within irregular areas. *Cartography and Geographic Information Systems* 37–41. <https://doi.org/10.1559/152304095782540348>

- Kokko H, López-Sepulcre A (2006) From individual dispersal to species ranges: perspectives for a changing world. *Science* 313:11–14
- Lemieux CJ, Scott DJ (2005) Climate change, biodiversity conservation and protected area planning in Canada. *The Canadian Geographer/Le Géographe canadien* 49:384–397
- Lester SE, Ruttenberg BI (2005) The relationship between pelagic larval duration and range size in tropical reef fishes: a synthetic analysis. *Proceedings of the Royal Society* 585–591
- Lester SE, Ruttenberg BI, Gaines SD, Kinlan BP (2007) The relationship between dispersal ability and geographic range size. *Ecology Letters* 745–758
- Long ES, Diefenbach DR, Rosenberry CS, Wallingford BD (2008) Multiple proximate and ultimate causes of natal dispersal in white-tailed deer. *Behavioral Ecology*
- Lowe WH, Allendorf FW (2010) What can genetics tell us about population connectivity? *Molecular Ecology* 3038–3051
- Luo B, Santana SE, Pang Y, et al (2019) Wing morphology predicts geographic range size in vespertilionid bats. *Scientific Reports* 1–6
- Marciente R, Bobrowiec PE, Magnusson WE (2015) Ground-vegetation clutter affects Phyllostomid bat assemblage structure in lowland Amazonian Forest. *PLoS ONE* 1–16
- Margules CR, Pressey RL (2000) Systematic conservation planning. *Nature* 405:243–253
- Marinello MM, Bernard E (2015) Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology*
- Mccain CM (2007) Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography* 1–13
- Mcnab BK (1973) Energetics and the distribution of vampires. *American Society of Mammalogists* 54:131–144
- Menezes LF, Duarte AC, Novaes RL, et al (2008) Deslocamento de *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818) (Mammalia, Chiroptera) entre ilha e continente no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Biota Neotropica*
- Meyer CF, Fründ J, Lizano WP, Kalko EK (2008) Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in Neotropical bats. *Journal of Applied Ecology* 381–391

- Mooney HA, Cleland EE (2001) The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:
- Morueta-holme N, Fløjgaard C, Svenning J (2010) Climate Change Risks and Conservation Implications for a Threatened Small-Range Mammal Species. *PLoS ONE* 5:
- Moussy C, Hosken DJ, Mathews F, et al (2013) Migration and dispersal patterns of bats and their influence. *Mammal Review* 43:183–195
- Murillo-García OE, De la vega M (2018) Divergence, convergence and phenotypic diversity of Neotropical frugivorous bats. *Diversity* 10–12
- Norberg U (1994) Wing design, flight performance and habitat use in bats Ulla Norberg. In: Wainwright PC, Reilly SM (eds) *Ecological morphology integrative organismal biology*. pp 205–239
- Norberg UM (1989) *Zoophysiology: vertebrate flight, mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution*
- Norberg UM, Brooke AP, Trehwella WJ (2000) Soaring and non-soaring bats of the family Pteropodidae (flying foxes, *Pteropus* spp.): Wing morphology and flight performance. *The Journal of Experimental Biology* 664:651–664
- Norberg UML, Rayner J (1987) Ecological morphology and flight in bats ( Mammalia ; Chiroptera ): wing adaptations , flight performance , foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences*
- Norquay KJO, Martinez-Nuñez F, Dubois JE, et al (2013) Long-distance movements of little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Journal of Mammalogy* 94:506–515
- Novaes RL, Laurindo RS, Dornas RA, et al (2018) On a collision course: the vulnerability of bats to roadkills in Brazil. *Mastozoología Neotropical* 25:115–128
- Olalla-Tárraga MÁ, Villalobos F, Amado TF, et al (2019) Biological traits, phylogeny and human footprint signatures on the geographical range size of passerines (Order Passeriformes) worldwide. *Global Ecology and Biogeography* 1–12
- Olson DM, Dinerstein E (2002) The global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89:199–224
- Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayake ED, et al (2001) *Terrestrial ecoregions of the world:*

A new map of life on Earth. *BioScience* 51:933–938

Pearson RG, Dawson TP (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology & Biogeography* 12:361–371

Prevedello JA, Vieira M V (2010) Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation* 1205–1223

Rayner JM V (1988) The evolution of vertebrate flight. *Biological Journal of the Linnean Society* 269–287

Reilly SM, Wainwright PC (1994) Conclusion: ecological morphology and the power of integration. In: Wainwright PC, Reilly SM (eds) *Ecological morphology integrative organismal biology*. pp 339–351

Reis NR, Peracchi AL, Wagner AP, Lima IP (2007) *Morcegos do Brasil*. Londrina

Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>

Rodríguez-Echeverry J, Echeverría C, Oyarzún L, Morales L (2018) Impact of land-use change on biodiversity and ecosystem services in the Chilean temperate forests. *Landscape Ecology* 33:439–453

Rojas D, Moreira M, Pereira MJR, et al (2018) Updated distribution maps for neotropical bats in the superfamily Noctilionoidea. *Ecology* 99:2404

Rojas DAR, Arsi OM, Dávalos LM (2016) Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) challenge a recent origin of extant Neotropical diversity. *Systematic Biology* 65:432–448

Schloss CA, Nuñez TA, Lawler JJ (2012) Dispersal will limit ability of mammals to track climate change in the Western Hemisphere. *Proceedings of the National Academy of Sciences*

Sekar S (2012) A meta-analysis of the traits affecting dispersal ability in butterflies: can wingspan be used as a proxy? *Journal of Animal Ecology* 174–184

Sherwin HA, Montgomery WI, Lundy MG (2013) The impact and implications of climate change for bats. *Mammal Review* 43:171–182

- Silva DC, Vieira TB, Silva JM, Faria K de C (2018) Biogeography and priority areas for the conservation of bats in the Brazilian Cerrado. *Biodiversity and Conservation* 27:815–828. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1464-z>
- Stenseth NC, Lidicker WZ (1992) *Animal dispersal: Small mammals as a model*. Springer Science & Business
- Stevens GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist* 133:240–256
- Stevens RD (2011) Relative effects of time for speciation and tropical niche conservatism on the latitudinal diversity gradient of phyllostomid bats. *Proceedings of the Royal Society* 2528–2536
- Tavares VC (2013) Phyllostomid bat wings from Atlantic Forest bat ensembles: an ecomorphological study. *Chiroptera Neotropical*
- Taylor GK, Carruthers AC, Hubel TY, Walker SM (2012a) Wing morphing in insects, birds and bats: Mechanism and function. In: John Wiley & Sons. *Morphing aerospace vehicles and structures*
- Taylor PJ, Goodman SM, Schoeman MC, et al (2012b) Wing loading correlates negatively with genetic structuring of eight afro-malagasy bat species ( Molossidae ). *Acta Chiropterologica* 14:53–62
- Trakhtenbrot A, Nathan R, Perry G, Richardson DM (2005) The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. 173–181
- Vodouhê FG, Coulibaly O, Adégbidi A, Sinsin B (2010) Forest policy and economics community perception of biodiversity conservation within protected areas in Benin. *Forest Policy and Economics* 12:505–512
- Voigt CC, Kingston T (2016) *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World*. Springer Open
- Watson JE, Jones KR, Fuller RA, et al (2016) Persistent disparities between recent rates of habitat conversion and protection and implications for future global conservation targets. *Conservation Letters* 9:413–421
- Weber MM, Stevens RD, Lorini ML, Grelle CE (2014) Have old species reached most

environmentally suitable areas? A case study with South American phyllostomid bats. *Global Ecology and Biogeography* 1–9

Whitmee S, Orme CD (2012) Predicting dispersal distance in mammals: a trait-based approach. *Journal of Animal Ecology*

Willig MR, Presley SJ (2016) Biodiversity and metacommunity structure of animals along altitudinal gradients in tropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 421–436