



RAFAEL DE SOUZA LAURINDO

BAT-FRUIT NETWORKS IN THE NEOTROPICAL REGION

LAVRAS - MG

2019

RAFAEL DE SOUZA LAURINDO

BAT-FRUIT NETWORKS IN THE NEOTROPICAL REGION

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Ecossistemas Fragmentados e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

Dr. Renato Gregorin

Orientador

Dr. Jeferson Vizentin-Bugoni

Coorientador

LAVRAS - MG

2019

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Laurindo, Rafael de Souza.

Bat-fruit networks in the Neotropical region / Rafael de Souza

Laurindo. - 2019.

83 p. : il.

Orientador(a): Renato Gregorin.

Coorientador(a): Jeferson Vizentin-Bugoni.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2019.

Bibliografia.

1. Frugivoria. 2. Redes complexas. 3. Fragmentação. I.
Gregorin, Renato. II. Vizentin-Bugoni, Jeferson. III. Título.

RAFAEL DE SOUZA LAURINDO

BAT-FRUIT NETWORKS IN THE NEOTROPICAL REGION

REDES DE INTERAÇÃO MORCEGO-FRUTO NA REGIÃO NEOTROPICAL

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Ecossistemas Fragmentados e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 25 de fevereiro de 2019.

Dr. Lucas del Bianco Faria

Dr. Marcelo Passamani

Dr. Rodrigo Fagundes Braga

Dr. Tadeu José de Abreu Guerra

Dr. Renato Gregorin

Orientador

Dr. Jeferson Vizentin-Bugoni

Coorientador

LAVRAS - MG

2019

AGRADECIMENTOS

A Universidade Federal de Lavras e ao setor de Ecologia pela oportunidade de realização do mestrado.

Ao Prof. Renato Gregorin pela orientação, apoio e confiança em meu trabalho e também pelos valiosos conselhos, uteis para vida acadêmica e fora dela.

Ao Dr. Jeferson Vizentin-Bugoni por aceitar o pedido de coorientação, pelas inúmeras revisões, ideias e críticas que contribuíram de forma substancial para qualidade da tese.

A todos os professores do programa de Ecologia da UFLA, pelo conhecimento transmitido durante as disciplinas e pela disposição em auxiliar nas dúvidas.

Aos companheiros de Laboratório, Rodrigo, Matheus, Lilith, Gabi, Leticia, e aqueles tantos outros que passaram pelo LADISMA a todo o pessoal da Ecologia.

Ao companheiro de campo Matheus Mancini por aguentar firme e com disposição durante as gélidas noites na Mantiqueira, as longas caminhadas no Trabiju, e tantos outros desafios. Também ao amigo Leonardo Marin que me acompanhou nos últimos campos

Aos amigos Roberto Leonan Morim Novaes e Renan França pelo estímulo a começar a trabalhar com morcegos, pelos diversos campos que realizamos juntos, discussão durante artigos e projetos e por toda ajuda durante esses anos.

Ao amigo Davi Tavares pela paciência e imensa ajuda na parte estatística.

A minha esposa Patrícia e minha filha Valentini pelo apoio e confiança durante o projeto e também pela compreensão durante as ausências mensais. Aos meus familiares pelo incentivo durante esses quatro anos de doutorado.

À Débora Mascarenhas da RPPN Fazenda Renópolis, à prefeitura de Pindamonhangaba (Parque Municipal Trabiju), prefeitura de São José dos Campos (Parque Natural Municipal Augusto Ruschi), ao Exército Brasileiro e a IMBel, pela permissão de coleta nas áreas sob sua responsabilidade e pelo apoio logístico

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

A todos que de alguma forma contribuíram para o desenvolvimento dessa tese.

RESUMO

O estudo de interações ecológicas, principalmente mutualísticas, através da abordagem de redes permitiu um rápido avanço no entendimento de como esses sistemas estão estruturados a nível de comunidade, sendo possível descrever padrões e conhecer seus determinantes. Apesar do grande número de estudos investigando diferentes aspectos da ecologia de redes, alguns táxons, como por exemplo morcegos permaneceram relativamente pouco estudado. Morcegos desempenham um papel fundamental no funcionamento dos ecossistemas tropicais, dispersando sementes de centenas de espécies de plantas, principalmente de estágios iniciais de sucessão florestal. Nesse sentido essa tese busca aumentar o entendimento de como as redes morcego-fruto respondem à perda de habitat e quais os fatores determinantes do papel que as espécies desempenham nesse sistema. No capítulo 1 nós comparamos a estrutura e composição das redes morcego-frutos em áreas de floresta contínua e fragmentada utilizando um conjunto de dados de 14 redes de interação morcego-fruto na Floresta Atlântica. Apesar de nossos resultados demonstrarem não haver mudanças significativas na estrutura nas redes entre esses dois ambientes, nós encontramos uma menor riqueza de frutos consumidos por morcegos em fragmentos florestais, o que pode ter impacto negativo na dinâmica e funcionamento dos ecossistemas. A similaridade na estrutura das redes entre os dois ambientes pode ser atribuída ao núcleo da rede ser composto por poucas espécies de morcegos que são capazes de ocupar tanto áreas contínuas como perturbadas, o que mantendo a estrutura da rede similar. No segundo capítulo da tese, nós ampliamos nosso conjunto de dados, utilizando 20 redes (dados primários e secundários) do México ao sul do Brasil e avaliamos a importância da abundância das espécies e de traços ecológicos como determinantes no papel desempenhado por estas nas redes de interação morcego-fruto. Nossos resultados demonstram que a abundância tem uma maior importância do que traços biológicos como determinantes nas interações morcego-fruto. Nós atribuímos a esse resultado o fato de todas as redes apresentarem de duas a três espécies superabundantes que interagem com um maior número de plantas do que as outras espécies registradas na rede.

Palavras-chave: Frugivoria. Redes mutualísticas. Fragmentação. Abundância

ABSTRACT

The study of ecological interactions, mainly mutualistic, using a network approach has resulted in rapid advancements in understanding how these systems are structured at the community level, making it possible to describe patterns and know their determinants. Despite the large number of studies that have investigated different aspects of ecological networks, some taxa are still relatively poorly studied, for example, bats. Bats play a fundamental role in the functioning of tropical ecosystems by dispersing the seeds of hundreds of plant species, mainly those of initial stages of forest succession. In this sense, this thesis seeks to increase what is known about bat-fruit networks responding to a loss of habitat and the factors that determine the role the species play in these system. In the first chapter, we compare the structure and composition of bat-fruit networks in areas of continuous and fragmented forest using a data set of 14 bat-fruit interaction networks in the Atlantic Forest. Although our results demonstrate there are no significant changes in the structure of the networks of these environments, we encountered a lower richness of fruits consumed by bats in fragmented forests, which could have a negative impact on the dynamics and functioning of the ecosystems. The similar network structure of the two environments can be attributed to the core of the network being composed of a few bat species that can occupy both continuous and disturbed areas, thus maintaining the similarity. In the second chapter of the thesis, we increase the data set to 20 networks (primary and secondary data), from Mexico to southern Brazil, and evaluate the importance of species abundance and ecological traits as determinants in the role bat species play in bat-fruit interactions. Our results demonstrate that abundance is more important than biological traits as a determinant in bat-fruit interactions. We attribute this result to the fact that all the networks have two or three superabundant species that interact with more plants than other species in the network.

Keywords Frugivory. Mutualistic network. Fragmentation. Abundance.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE.....	8
1. INTRODUÇÃO.....	9
INTRODUÇÃO GERAL.....	9
REFERÊNCIAS.....	12
SEGUNDA PARTE - ARTIGOS.....	13
ARTIGO 1 - THE EFFECTS OF HABITAT LOSS ON BAT-FRUIT NETWORKS.....	13
ARTIGO 2 – DETERMINANTES DO PAPEL DOS MORCEGOS EM REDES DE DISPERSÃO DE SEMENTES: ABUNDÂNCIA MAIS IMPORTANTE QUE TRAÇOS ECOLÓGICOS.....	47
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	83

PRIMEIRA PARTE

1. INTRODUÇÃO

INTRODUÇÃO GERAL

Em comunidades ecológicas as espécies estabelecem múltiplas interações, formando complexas redes, que a muito tempo desperta o interesse de pesquisadores. Darwin (1859) se mostra fascinado como diferentes espécies dependem uma das outras de forma tão complexa e descreve essa teia de interações como um “*entangled bank*”. Algumas dessas associações trazem benefícios para ambos os envolvidos (mutualismos), como por exemplo um animal que se alimenta de um fruto e conseqüentemente dispersa as sementes dessa planta (HOWE; SMALLWOOD, 1982). Essas redes de interações desempenham um papel essencial na estabilidade dos ecossistemas e na manutenção da biodiversidade (BASTOLLA et al., 2009; TYLIANAKIS et al., 2010).

Pesquisadores têm utilizado ferramentas da teoria redes, o que propiciou um enorme avanço nas últimas décadas, na compreensão de como estão estruturados esses sistemas mutualísticos a nível de comunidade (BASCOMPTE; JORDANO, 2007; JORDANO, 1987). A partir da descrição da topologia de diferentes redes, foram revelados a existência de alguns padrões consistentes em diferentes sistemas ao longo do espaço e do tempo (BASCOMPTE et al., 2003; BASCOMPTE; JORDANO, 2007; OLESEN et al., 2007). Dentre eles destacam-se: a presença de uma estrutura aninhada, onde as espécies especialistas (com poucas interações) interagem com espécies generalistas que também interagem entre si que concentram o maior número de interações (BASCOMPTE et al., 2003; BASCOMPTE; JORDANO, 2007); a divisão das redes em módulos, que são sub-comunidades dentro da rede, formado por espécies que interagem mais entre si do que com outras espécies (DONATTI et al., 2011); a distribuição assimétrica das interações, na qual uma espécie de frugívoro depende fortemente de uma espécie de plantas, enquanto essa espécie de planta depende fracamente do frugívoro, e vice-versa (VÁZQUEZ, 2005) e a presença de poucas espécies altamente generalistas concentrando a maior parte das interações (PALACIO; VALDERRAMA-ARDILA; KATTAN, 2016).

A descrição da estrutura de diferentes redes mutualísticas através de um amplo conjunto de métricas melhorou a compreensão de como impactos antrópicos, como a perda e fragmentação de habitats, afeta esses sistemas, pois foi possível comparar a estrutura das redes ao longo de gradientes antrópicos e naturais (LAURINDO et al., 2018; PASSMORE et al., 2012; TRAVESET et al., 2018). Contudo até o momento os resultados tem sido idiossincráticos, enquanto uma grande parte dos estudos indica que a perda de habitat pode

afetar de forma negativa a estrutura das redes, causando o decréscimo do aninhamento, aumento da modularidade e extinção de interações especializadas (ALBRECHT et al., 2014; DE ASSIS BOMFIM et al., 2018; TRAVESET et al., 2018), outros estudos tem encontrado similaridades na estrutura das redes localizadas em fragmentos florestais em comparação à floresta contínua, sugerindo que essas interações são resistentes às mudanças na paisagem (FAYLE et al., 2015; PASSMORE et al., 2012). Esses resultados, em parte, são reflexo de características do táxon estudado, por exemplo, a rede aves-fruto são sensíveis a mudanças na paisagem, principalmente devido a extinção de frugívoros obrigatórios de grande porte (BOMFIM et al., 2018), enquanto redes formiga-planta tem se mostrado mais resistentes (FAYLE et al., 2015; PASSMORE et al., 2012). Porém para outros sistemas, como interações morcego-fruto, esses processo não foi explicitamente investigado até o momento.

Neste contexto, no primeiro capítulo da tese avaliamos pela primeira vez o efeito da redução de habitat na topologia das redes de interações morcego-fruto na Mata Atlântica Brasileira. Especificamente, testamos se a perda de habitats afeta a estrutura das redes de interação e se há mudanças na identidade taxonômica das espécies-chave entre os ambientes. Nós não encontramos mudanças significativas na estrutura, na especialização e na identidade taxonômica das espécies de morcegos que compõem o núcleo das redes nos dois ambientes, porém descobrimos que a riqueza de plantas que compõem a dieta dos morcegos diminui substancialmente em florestas contínuas e fragmentadas e identificamos mudanças na identidade das plantas que compõem o núcleo das redes em cada ambiente.

Os resultados obtidos no capítulo 1, evidenciam que tanto em ambientes fragmentados como floresta contínua algumas poucas espécies de morcegos concentram a maior parcela das interações e com isso desempenham papéis centrais, contribuindo de forma desproporcional para estruturação da rede. Sendo assim, a presença dessas espécies pode ser um fator-chave para manter a estruturação das redes em ambientes perturbados. Porém ainda é pouco compreendido quais fatores influenciam no papel que uma espécie desempenha na rede. Estudos recentes mostram que distintos fatores, como por exemplo, a abundâncias das espécies (i.e. ‘neutralidade’ ou ‘processos neutros’; VÁZQUEZ; CHACOFF; CAGNOLO, 2009) ou traços ecológicos (i.e. processos baseados em nicho; (VIZENTIN-BUGONI; MARUYAMA; SAZIMA, 2014), são determinantes para definir o papel que uma espécie desempenha na rede (SCHLEUNING et al., 2014; SEBASTIÁN-GONZÁLEZ, 2017). Sendo assim, no capítulo 2 nós testamos o papel da abundância e de traços ecológicos (grau de frugivoria, peso, forma da asa) como determinante no papel que

as espécies desempenham nas redes morcego-fruto em toda região neotropical. Nossos resultados destacam que a abundância relativa dos animais em cada comunidade foi mais importante que os traços biológicos para definir o papel das espécies dos morcegos nas redes de dispersão de sementes. Essas diferenças podem ser atribuídas a características específicas do táxon estudado, como por exemplo, a variabilidade interespecífica na morfologia de frutos e nos aparatos bucais de dispersores, que podem gerar um maior ou menor número de restrições às interações, além da distribuição da abundância relativa das espécies. Recomendamos investigar os determinantes em diferentes táxons e também em regiões distintas para uma melhor compreensão de quais fatores influenciam nas interações par-a-par.

REFERÊNCIAS

- ALBRECHT, J. et al. Correlated loss of ecosystem services in coupled mutualistic networks. **Nature Communications**, v. 5, n. 1, dez. 2014.
- BASCOMPTE, J. et al. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n. 16, p. 9383–9387, 5 ago. 2003.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 38, n. 1, p. 567–593, dez. 2007.
- BASTOLLA, U. et al. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. **Nature**, v. 458, n. 7241, p. 1018–1020, abr. 2009.
- DE ASSIS BOMFIM, J. et al. Local extinctions of obligate frugivores and patch size reduction disrupt the structure of seed dispersal networks. **Ecography**, v. 41, n. 11, p. 1899–1909, nov. 2018.
- DARWIN, C. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. **John Murray**, London. 1859
- DONATTI, C. I. et al. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms: Modularity in a seed dispersal network. **Ecology Letters**, v. 14, n. 8, p. 773–781, ago. 2011.
- FAYLE, T. M. et al. An ant–plant by-product mutualism is robust to selective logging of rain forest and conversion to oil palm plantation. **Oecologia**, v. 178, n. 2, p. 441–450, jun. 2015.
- HOWE, H. F.; SMALLWOOD, J. Ecology of Seed Dispersal. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 13, n. 1, p. 201–228, nov. 1982.
- JORDANO, P. Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. **The American Naturalist**, v. 129, n. 5, p. 657–677, 1987.
- LAURINDO, R. S. et al. The effects of habitat loss on bat-fruit networks. **Biodiversity and Conservation**, 6 dez. 2018.
- OLESEN, J. M. et al. The modularity of pollination networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 50, p. 19891–19896, 11 dez. 2007.
- PALACIO, R. D.; VALDERRAMA-ARDILA, C.; KATTAN, G. H. Generalist Species Have a Central Role In a Highly Diverse Plant-Frugivore Network. **Biotropica**, v. 48, n. 3, p. 349–355, maio 2016.
- PASSMORE, H. A. et al. Resilient Networks of Ant-Plant Mutualists in Amazonian Forest Fragments. **PLoS ONE**, v. 7, n. 8, p. e40803, 9 ago. 2012.
- SCHLEUNING, M. et al. Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. **Ecology Letters**, v. 17, n. 4, p. 454–463, abr. 2014.
- SEBASTIÁN-GONZÁLEZ, E. Drivers of species' role in avian seed-dispersal mutualistic networks. **Journal of Animal Ecology**, v. 86, n. 4, p. 878–887, jul. 2017.
- TRAVESET, A. et al. Effects of habitat loss on the plant-flower visitor network structure of a dune community. **Oikos**, v. 127, n. 1, p. 45–55, jan. 2018.
- TYLIANAKIS, J. M. et al. Conservation of species interaction networks. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2270–2279, out. 2010.
- VÁZQUEZ, D. P. Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions? **Oikos**, v. 108, n. 2, p. 421–426, fev. 2005.
- VÁZQUEZ, D. P.; CHACOFF, N. P.; CAGNOLO, L. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. **Ecology**, v. 90, n. 8, p. 2039–2046, ago. 2009.
- VIZENTIN-BUGONI, J.; MARUYAMA, P. K.; SAZIMA, M. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1780, p. 20132397–20132397, 19 fev. 2014.

SEGUNDA PARTE - ARTIGOS

ARTIGO 1 - THE EFFECTS OF HABITAT LOSS ON BAT-FRUIT NETWORKS

**ARTIGO FORMATADO DE ACORDO COM BIODIVERSITY AND
CONSERVATION**

The effects of habitat loss on bat-fruit networks

Rafael S. Laurindo, Roberto Leonan M. Novaes, Jeferson Vizentin-Bugoni, and Renato Gregorin

R. S. Laurindo (rafaelslaurindo@gmail.com), *Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, CP 3037, CEP 37200-000, Lavras, Minas Gerais, Brazil.* <https://orcid.org/0000-0002-9326-3509>

R. L. M. Novaes, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Biologia Evolutiva, Av. Carlos Chagas Filho 373, CEP 21941-902, Rio de Janeiro, Brazil. – J. Vizentin-Bugoni, Department of Natural Resources and Environmental Sciences, University of Illinois at Urbana-Champaign, Turner Hall, 1102 S Goodwin Ave, Urbana, Illinois, USA

Biodiversity and Conservation

First Online: 06 December 2018

<https://doi.org/10.1007/s10531-018-1676-x>

Abstract

Habitat loss and fragmentation typically lead to species loss and, consequently, changes in the structure and stability of interaction networks. These changes may lead to important limitation of crucial ecosystems services such as seed dispersal. Here, we compared the spatial structure and species composition of bat-fruit interaction networks in continuous and fragmented forests based on the compilation of 14 datasets from the highly diverse and threatened Atlantic Forest sites in Brazil. As predicted, the number of bat-dispersed species was reduced in fragmented forests. Surprisingly, in both continuous and fragmented forests, bat-fruit networks were nested and modular and presented high complementary specialization. Bat species from genera *Artibeus*, *Carollia*, and *Sturnira*, as well as five plant genera (*Cecropia*, *Ficus*, *Piper*, *Solanum*, and *Vismia*) played a central role in both continuous and fragmented forests, revealing small effects of habitat loss on the phylogenetic identity of core species. These bats are considerably tolerant to habitat loss and may support seed dispersal of they preferred plants also in fragmented forests, which explains the similarities of the networks between continuous and fragmented forests. In addition, these key plants provide food resources continuously throughout the year, which facilitates the persistence of seed disperser bats year-round in the community. Although our results indicate that habitat loss had little influence on the structure of the bat-fruit interactions, we evidenced that fragmentation reduces the number of resources consumed and dispersed by bats, which may have negative impacts on forest dynamics and ecosystem functioning.

Keywords - Atlantic rainforest, habitat disturbance, interaction networks, species roles

Acknowledgments

RSL and RLMN are grateful to the Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES, Brazil) for the PhD scholarships. We thank Stephen Tyndel for valuable suggestions on the manuscript.

Introduction

The effects of habitat loss on the biodiversity are complex and include changes in species abundance and distribution which, in turn, may lead to variations on assemblage composition, resource fluctuations, population declines, and local extinctions (Green et al. 2005; Tschardt et al. 2005). Besides that, the effects of local extinctions due to habitat loss may have indirect and insidious effects on other crucial dimensions of the biodiversity such as interspecific interactions via secondary extinctions, e.g. loss of species dependent on the initially extinct species (Janzen 1974). Despite the potential impacts on ecosystem functioning and services for human populations (Morris 2010), the consequences of landscape changes on interactive assemblages remain poorly understood (Albrecht et al. 2014; Traveset et al. 2017).

Seed dispersal by animals is a mutualistic interaction ubiquitous in most ecosystems and comprises a significant proportion of species, especially in tropical regions (Fleming and Kress 2013; Dalsgaard et al. 2017). The reciprocal dependence between plants and their dispersers constitute complex interaction networks whose structural patterns may be associated with the stability of a system and its responses to environmental disturbances (Fortuna and Bascompte 2006; Menke et al. 2012). For example, nested structure of interactions implies in the existence of a core of generalist species which interacts with other generalist partners and to which the more specialized species tend to attach (Bastolla et al. 2009). In addition, higher stability is expected in networks with high interaction redundancy (e.g., low specialization and high connectivity) in which frugivores feed on a wide array of fruits, and plants interact with various dispersers (Jordano 2000). The high redundancy in interactive partners decreases the mutual dependence between pairs of species, reducing the probability of secondary extinctions (Tylianakis et al. 2010). Moreover, it is known that specialists are generally more prone to extinction due to habitat loss, while generalist species, which often play key roles on the structure and dynamics of the network, tend to be less affected (Newbold et al. 2013; Palacio et al. 2016).

Few studies have addressed the impacts of habitat loss on the structure of mutualistic plant-animal networks to date, and they present idiosyncratic results from distinct taxa and communities (Fortuna and Bascompte 2006; Mello et al. 2011; Albrecht et al. 2014; Revilla et al. 2015; Traveset et al. 2017). Overall, most studies indicate that habitat loss negatively affects the structure of networks, leading to a decrease in species richness, nestedness, and the loss of specialized interactions (Spiesman and Inouye 2013; Revilla et al. 2015; Traveset et al. 2017; Bomfim et al. 2018). However, in some systems such as mutualistic ant-plant interactions, the network structure was found to be similar in fragmented and

continuous forests, what potentially indicates high resistance or resilience to habitat loss (Passmore et al. 2012; Fayle et al. 2015). In relation to seed dispersal interactions, bird-fruit networks located along forest edges were shown to be more connected, nested, and robust to species extinctions than those inside forests (Menke et al. 2012). On the other hand, Bomfim et al. (2018) reported that loss of native habitat affects the integrity and resilience of bird-fruit networks.

Beyond the effects on the structure of mutualistic networks (Fortuna and Bascompte 2006; Revilla et al. 2015; Traveset et al. 2017), habitat loss may impact plant-frugivore interactions by (i) altering fruit removal rates, (ii) reducing the availability of resources (both fruits and dispersers), and (iii) altering the composition of plants and animal assemblages (Silva and Tabarelli 2000; Staggemeier and Galetti 2007; Uriarte et al. 2011). Although all these pathways may cause loss of interactions, their relative importance for networks disassembling remains poorly understood for plant-seed disperser interactions, especially for bats and their foodplants.

Bats play a key role in the functioning of tropical ecosystems, acting as seed dispersers of multiple plant species (Lobova et al. 2009), which often exhibit adaptations for their dispersal (e.g., chiropterochory; see Van der Pijl 1972). Despite their importance in tropical ecosystems, bat-fruit networks have been relatively poorly studied. Forest fragmentation and habitat reduction were shown to cause declines in abundance or local extinction of some bat species (Rocha et al. 2017), but many species of frugivore bats feed on pioneer plants common in both secondary forest and forest edges, making them relatively tolerant to habitat loss (Muylaert et al. 2016; Oliveira et al. 2017). This tolerance to habitat loss may be a key factor in maintaining the structural stability of bat-fruit networks in degraded environments, but this remains untested.

Here, we present the first quantitative study to look at the effects of habitat reduction resulting from forest fragmentation on the structure of bat-fruit interaction networks in tropical forests. Using a dataset of interactions from the Atlantic Forest in Brazil, we tested whether continuous and fragmented forests present differences in (1) the structure of the bat-fruit interaction networks and (2) the taxonomic and phylogenetic identity of the key species for both bats and plants. We expect less complex networks in fragmented forests, presenting reduced bat and plant richness which would lead interactions to be more randomly established among the persisting partners and, therefore, networks are expected to present low specialization, modularity, and nestedness than the continuous areas (Revilla et al. 2015; Bomfim et al. 2018). We expect habitat loss to have no influence on the taxonomic and phylogenetic identities of both

bats and their resources because frugivore bats are known to occur in both continuous and fragmented areas (Muyllaert et al. 2016; Oliveira et al. 2017) and they present consistent association to certain groups of plants (Lobova et al. 2009; Saldaña-Vázquez et al. 2013).

Methods

Data survey and categorization

We compiled 14 quantitative datasets of bat-fruit interactions from the Brazilian Atlantic Forest (Table 1 and Appendix 1 in the Supplementary material) based on the literature search. This ecosystem is a global hotspot for both biodiversity and conservation (Myers et al. 2000) but has been reduced to less than 10% of its original coverage in the last 500 years, leading to highly fragmented landscapes with endangered species often confined in forest patches or within few larger legally protected areas (Ribeiro et al. 2009).

To compile networks, we performed searches (last search on July 2017) on the Web of Science (webofknowledge.com/), Scientific Electronic Library Online (scielo.org/), Science Direct (sciencedirect.com/), Scopus (scopus.com/home.uri), SpringerLink (link.springer.com/), Wiley Online Library (onlinelibrary.wiley.com/), Google Scholar (scholar.google.com/) and CAPES's thesis dataset (capes.gov.br/servicos/banco-de-teses). The latter repository encompasses virtually all theses and dissertations funded by the main Brazilian scientific funding agencies (CAPES and CNPq). Our search included combinations of the following keywords (both in English and Portuguese): Atlantic Forest, bats, Brazil, Chiroptera, forest patch, frugivory, interaction network, and seed dispersal. Since seasonality can influence phenology and bat-fruit interactions (Laurindo et al. 2017; Ferreira et al. 2017) we only considered studies sampling both dry and wet seasons.

Each of the 14 datasets was categorized as either continuous forest or fragmented forest. We defined continuous forest as forested areas greater than 1,000 ha and fragmented forest as areas composed of one or more forest fragments between 200 and 500 ha, isolated by a matrix composed of pastures, crop fields, or urban areas. The lack of accurate geographical coordinates in the original publications, and the time interval between the data collection in the field and the present hampered more accurate quantification of the level of fragmentation in the studied areas (e.g., forest coverage measured using GIS).

All studies quantified interactions based on seeds found in fecal samples of bats captured using mist nets. All datasets used in this study include frequency of interactions, estimated as the number of fecal samples in which seeds of a given plant species were present. To construct the matrices, the interaction intensity (I) was defined using the following:

$$I = \left(\frac{O_{yx}}{S_y} \right) \times 100$$

where I is the interaction intensity, O_{yx} is the number of samples of a bat y with the presence of seeds of a plant x ; and S_y is the total number of samples collected for a bat species y . Thus, interaction intensity is the proportion of samples of a bat species in which a given plant species was present. This accounts for differences in the number of samples collected for bat species and improves comparisons among species within a community and among communities.

Analysis

We used six complementary metrics to describe the network structures: number of bat species (N_{bats}), number of fruit species consumed by bats (N_{plants}), total richness (N_{nets}), nestedness, modularity and specialization. All metrics were calculated using intensity of interaction as described above. In order to test the robustness of our findings, we re-calculated each metric using untransformed matrices, where interaction intensities were estimated as the number of samples of a bat species in which a given plant species was present (Supplementary material, Table S2 and S3). Because results were consistent regardless of the matrix transformation used (compare Table 2 and Table S3), we present here only the former.

Nestedness was estimated with the metric WNODF, which calculates the non-overlap and decreasing fill of quantitative matrices (Almeida-Neto and Ulrich 2011). In a nested matrix, the most specialized species interact with subsets of resources used by more generalist species. WNODF values range from zero (non-nested) to 100 (perfectly nested). Modularity (Q) was estimated using the optimization QuanBiMo algorithm (Dormann and Strauss 2014). A matrix is modular when subsets of species interact more with each other than with other species in the network, forming modules relatively independent in the community. The modularity ranges from zero (no module division) to 1 (maximum modularity). Since this is an optimization algorithm, values of modularity can vary between different runs, so for each network we repeated the analysis 10 times and selected the highest value obtained. We quantified the number of modules present in a network based on the highest value obtained. We also calculated the complementary specialization using the metric H_2' for quantitative matrices (Blüthgen et al. 2006). This index estimates the niche partition among all species in the network based on the complementary distribution of interactions between available partners. It ranges from 0 (no specialization) to 1 (perfect specialization). Significance of WNODF, Q and H_2' was estimated by

comparing the observed values with the 95% confidence interval obtained from 1,000 random networks created using the *vaznull* null model. This null model maintains the same number of interactions per species and network connectance than the observed matrix (Vázquez et al. 2007).

Because nestedness, modularity, and specialization metrics can be influenced by differences in network dimensions and sampling effort, raw values are not directly comparable across studies. In order to control for those possible differences, we used Δ -scores that is the difference between the observed and the mean value obtained by the null model above. Thus, Δ -score represent how much an observed structure deviates from the expected structure by random (Dalsgaard et al. 2017).

To identify core species in each network, we use untransformed matrices and followed Dáttilo et al. (2013), using the formula:

$$G_c = \frac{(k_i - k_{mean})}{\sigma_k}$$

where k_i is the average number of links of a bat or plant species (i), k_{mean} is the average number of links to all bats or plants species present in the network, and σ_k is the standard deviation of the number of links across all bats or plants species in a network. We consider core species those with $G_c > 1$, which indicates that the species is involved in more interactions than the average in a particular community and, therefore, occupies a central position in the network.

Differences in network structure between the continuous or fragmented communities were tested using one-way ANOVA for N_{plants} , N_{nets} , $\Delta WNODF$, ΔQ , ΔH_2 , or its non-parametric equivalent, the Mann-Whitney test, for N_{bats} . Homoscedasticity and normality were tested *a priori* using Levene and Shapiro-Wilk tests, respectively. All network metrics and null models were performed using the *bipartite* package (Dormann et al. 2009) in the R software (R Development Core Team 2008).

Results

In partial corroboration to our predictions, networks in continuous forests had higher fruit richness but similar number of bat species than fragmented forests (Fig. 1). Specifically, average bat species richness was 8 ± 2.3 and 7 ± 1.3 species (mean \pm SD), while fruit species richness was 20 ± 6.5 and 12 ± 2.6 (mean \pm SD) species in continuous and fragmented forests, respectively (Supplementary material, Table S1). Contrary to our prediction, networks were structurally complex and similar among areas. Ten out of 14 networks were nested, with similar nestedness in continuous and fragmented forests ($WNODF = 15.96 \pm 4.80$ vs. 17.44 ± 4.47 , respectively; Fig 2A, 2B and Table 2). All networks were modular, presenting from

three to six modules. However, there was no difference in the overall modularity between continuous and fragmented forests ($Q = 0.54 \pm 0.08$ vs. 0.51 ± 0.06 , respectively). Also, all networks were highly and similarly specialized ($H_2' = 0.70 \pm 0.14$ in continuous forests vs. 0.69 ± 0.07 in fragmented forests; Table 2). All observed and standardized values, as well as significance and confidence intervals, are presented in the Table S1 (see supplementary material).

As predicted, there were no remarkable differences in the taxonomic identity (species and above species levels) of bat species playing core roles in the networks in continuous and fragmented forests. All networks had core roles played by one or two of the following species: *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, and *Sturnira lilium*, except a network in which *Sturnira tildae* were the core species (Supplementary material, Table S4). *C. perspicillata* was the core species in 4 out of 7 networks in continuous forests, while it was the core species in only one out of 7 networks in fragmented areas. In respect to plant, we identified 29 species playing core roles. All 29 species (or morphotypes) belong to only five genera: *Cecropia*, *Ficus*, *Piper*, *Solanum*, and *Vismia* (Supplementary material, Table S5). Contrary to our prediction, the taxonomic identity of the core plants varied between continuous and fragmented forests, with few species (e.g., *Ficus insipida* and *Cecropia pachystachya*) playing core roles in both fragmented and continuous forests. On the other hand, the phylogenetic identity (e.g., families) of core species was consistent between environments, with Moraceae, Piperaceae, Solanaceae, and Urticaceae present in both continuous and fragmented forests. The only exception was Hypericaceae that was core only in continuous forest (Supplementary material, Table S5).

Seeds of species belonging to 16 and 11 plant families were found on fecal samples of bats in continuous and fragmented forests, respectively. Seeds of Araceae, Clusiaceae, Fabaceae, Humiriaceae, Malpighiaceae, Mimosaceae, and Passifloraceae were found exclusively in fecal samples from continuous forests, while seeds of Caricaceae and Muntingiaceae were found only on fecal samples from forest fragments (supplementary material, Table S5).

Discussion

Despite the higher number of plant species and, consequently, larger bat-fruit interaction networks in the continuous forests, both continuous and fragmented forests presented nested and modular structures, as well as high complementary specialization. These results indicate that habitat loss may affect species numbers and assemblage composition while the overall bat-fruit network structure remains considerably

stable (Fortuna and Bascompte 2006; Bastolla et al. 2009). Furthermore, phylogenetic identities of bats and plants that composed the core of the seed dispersal networks were remarkably consistent between habitats. This result is probably associated with the resistance and resilience of the core species to habitat loss. These species are able to keep associations with their specific partners despite the disturbance, which leads to similar network structures in areas with distinct disturbance levels.

Artibeus, *Carollia*, and *Sturnira* bats played a central role in bat-fruit networks in both continuous and fragmented forests, and seem to tolerate habitat disturbance (Muylaert et al. 2016). Indeed, species of these genera (particularly *A. lituratus*, *C. perspicillata*, and *S. lilium*) interact with many partners and/or connect different modules within networks (Mammott et al. 2004; Christianou and Ebenman 2005). This means that network cohesion is largely dependent on these species and their extinction would lead to significant changes in network structure and likely decreasing seed dispersal (Costa et al. 2016; Palacio et al. 2016).

Species of *Cecropia*, *Ficus*, *Piper*, *Solanum*, and *Vismia* were the core plants in the bat-fruit networks. The importance of these plant species in the diet of Neotropical bats is already well documented (Lobova et al. 2009; Saldaña-Vázquez et al. 2013). Like the core bat species, these particular plants are tolerant or early colonizers of disturbed environments (Fleming et al. 1993; Souza and Lorenzi 2008). Moreover, there was little change in the phylogenetic identity of the core species between forest categories. However, *Piper* and *Vismia* species played core roles more often in continuous forest. On the other hand, *Solanum* species played core roles similarly in both environments and the pervasive importance of these species is likely due to their capacity to colonize forests in earlier successional stages and persist in the community over the next successional stages (Guariguata and Ostertag 2011; Coelho et al. 2011)

Despite these minor changes in the phylogenetic identity of core species across environments, neither network structure nor the associated bat assemblage was deeply affected by disturbance since the five core plant genera (*Cecropia*, *Ficus*, *Piper*, *Solanum*, and *Vismia*) are commonly found in different proportions in the diet of frugivore bats. Thus, this small group of highly connected plant species is important to maintain the modularity and structural stability of the network in face of habitat loss (Bascompte et al. 2003).

All of the analyzed networks had high complementary specialization as a result of genus-genus associations between bats and plants. In fact, previous studies have provided empirical and experimental

evidence that certain bats prefer fruits of specific plants (e.g., *Carollia* prefers *Piper*, *Sturnira* prefers *Solanum*, and *Artibeus* prefers *Ficus* and *Cecropia*) (Andrade et al. 2013). This suggests a narrow trophic niche partition within trophic level for both bats and plant species, which could decrease interspecific competition and favor the coexistence of multiple species in each assemblage (Marinho-Filho 1991), as well as increase the functional complementarity in the system (Zapata-Mesa et al. 2017; Blüthgen and Klein, 2011).

We also found modular networks in both environments, meaning that subgroups of species interact more among themselves than with other species within the network. The genus-genus associations between bats and plants (Andrade et al. 2013) discussed above can have a strong influence on the formation of these modules, since phylogenetically close species (e.g., same genus) are expected to interact with a set of phylogenetically close partners (Gomez et al. 2010). The high cohesion within modules in the network promote resilience to species loss, since redundant interactions within module would buffer co-extinctions (Bezerra et al. 2009) or even limit the spreading of the effects of species lost to the entire network which, on the contrary, is restricted to the module to which the extinct species belong. In addition, it is possible that the maintenance of modularity in disturbed environments facilitates the recolonization by early lost species, which can reattach to their former modules.

Although there were few changes in the network structure between continuous and fragmented forests, habitat loss decreases the consumption of fruits of several plant families (e.g., Araceae, Clusiaceae, Fabaceae, Humiriaceae, Malpighiaceae, Mimosaceae, and Passifloraceae). The decrease in foodplant richness in fragmented areas may lead to the hyperdominance of pioneer species and, therefore, cause reduction in plant diversity and changes in the forest structure (Silva and Tabarelli 2000; Lima and Mariano-Neto 2014). In fact, habitat loss has been shown to decrease plant richness in communities and also cause a pronounced reduction in the diversity of zoochorous and late successional species (Arroyo-Rodriguez et al. 2013; Pessoa et al. 2017).

Conclusions

In sum, we have shown that bat-fruit interaction networks have a similar structure in continuous and fragmented Atlantic forests. These networks are modular, nested and present high complementary specialization, suggesting that they are considerably stable and resilient to habitat disturbance. This stability likely occurs because the networks' cores are composed of few bat species that are capable of

living in both continuous and fragmented forests, and are able to fly long distances from roosts to foraging areas. This result reinforces the key role of bats in natural regeneration processes, especially early stages by facilitating seed dispersal into degraded habitats. On the other hand, habitat loss causes a reduction in the bat-dispersed plant richness, which can have negative effects on local forest dynamics and ecosystem functioning. Finally, as the datasets explored in this study encompassed high spatial and temporal heterogeneity, we encourage further research incorporating more details of landscape complexity (e.g., percentage of vegetation cover, patches connectivity, number and shape of forest fragments), in order to disentangle the multiple facets of habitat loss on the structure and dynamics of multispecies interactive assemblages.

References

- Albrecht J, Berens DG, Jaroszewicz B, Selva N, Brandl R, Farwig N (2014) Correlated loss of ecosystem services in coupled mutualistic networks. *Nat Commun* 5:a3810. <http://doi.org/10.1038/ncomms4810>
- Almeida-Neto M, Ulrich, W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. – *Environ Modell Softw* 26:173–178. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2010.08.003>
- Andrade TY, Thies W, Rogeri PK, Kalko EK, Mello MA (2013) Hierarchical fruit selection by Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *J Mammal* 94:1094–1101. <https://doi.org/10.1644/12-MAMM-A-244.1>
- Arroyo-Rodríguez V, Rös M, Escobar F, Melo FP, Santos BA, Tabarelli M, Chazdon, R (2013) Plant β -diversity in fragmented rain forests: testing floristic homogenization and differentiation hypotheses. – *J Ecol* 101:1449–1458. <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks *Proc Natl Acad Sci U.S.A* 100:9383–9387. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12153>
- Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-Garcia A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458:1018–1020. <http://doi.org/10.1038/nature07950>
- Bezerra EL, Machado IC, Mello MA (2009) Pollination networks of oil-flowers: A tiny world within the smallest of all worlds. *J Anim Ecol* 78:1096–1101. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01567.x>
- Blüthgen N, Klein AM (2011) Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic Appl Ecol* 12:282–291. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.11.001>

- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6:a9. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Bomfim JA, Guimarães PR, Peres CA, Carvalho G, Cazetta E (2018) Local extinctions of obligate frugivores and patch size reduction disrupt the structure of seed dispersal networks. *Ecography* (published online first). <http://doi.org/10.1111/ecog.03592>
- Christianou M, Ebenman B (2005) Keystone species and vulnerable species in ecological communities: strong or weak interactors? – *J Theor Biol* 235:95–103. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2004.12.022>
- Coelho GC, Rigo MDS, Libardoni JB, Oliveira RD, Benvenuti-Ferreira G (2011). Understory structure in two successional stages of a Semi-deciduous Seasonal Forest remnant of Southern Brazil. *Biota Neotrop* 11(3), 63-74. <http://doi.org/10.1590/S1676-06032011000300004>
- Costa FV, Mello MA, Bronstein JL, Guerra TJ, Muylaert RL, Leite AC, Neves FS (2016) Few Ant species play a central role linking different plant resources in a network in rupestrian grasslands. *PLoS One* 11(12), e0167161. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167161>
- Dalsgaard B, Schleuning M, Maruyama PK et al (2017) Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary specialization in avian plant–frugivore interaction systems. *Ecography* 40:1395-1401. <https://doi.org/10.1111/ecog.02604>
- Dáttilo W, Guimarães PR, Izzo TJ (2013) Spatial structure of ant–plant mutualistic networks. *Oikos* 122:1643-1648. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x>
- Dormann CF, Strauss R (2014) A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. – *Meth Ecol Evol* 5:90–98. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12139>
- Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber B (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecol J.* 2:7–24. <https://doi.org/10.2174/1874213000902010007>
- Fayle TM, Edwards DP, Foster WA, Yusah KM, Turner EC (2015) An ant–plant by-product mutualism is robust to selective logging of rain forest and conversion to oil palm plantation. *Oecologia* 178:441–450. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3208-z>
- Ferreira DF, Rocha R, López-Baucells A, Farneda FZ, Carreiras J, Palmeirim JM, Meyer CF (2017) Season-modulated responses of Neotropical bats to forest fragmentation. *Ecol Evol* 7:4059-4071. <https://doi.org/10.1002/ece3.3005>
- Fleming TH, Venable DL, Herrera LGM (1993) Opportunism vs. specialization: the evolution of dispersal strategies in fleshy-fruited plants. *Vegetatio* 107:107–120. <https://doi.org/10.1007/BF00052215>

- Fleming TH, Kress WJ (2013) *The ornaments of life: coevolution and conservation in the tropics*.
University of Chicago Press, Chicago.
- Fortuna MA, Bascompte J (2006) Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks.
Ecol Lett 9:281–286. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00868.x>
- Gómez JM, Verdú M, Perfectti F (2010) Ecological interactions are evolutionarily conserved across the
entire tree of life. *Nature* 465(7300): 918. <http://doi.org/10.1038/nature09113>
- Green RE, Cornell SJ, Scharlemann JP, Balmford A (2005) Farming and the fate of wild nature. *Science*
307:550–555. <http://doi.org/10.1126/science.1106049>
- Guariguata MR, Ostertag R (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and
functional characteristics. *Forest Ecol Manag* 148: 185-206. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00535-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00535-1)
- Janzen, D H(1974) The deflowering of Central America. *Nat Hist* 83:48–53.
- Jordano, P (2000) Fruits and frugivory. In: Fenner M. (ed) *Seeds: the ecology of regeneration in plant
communities*. CABI, pp 125–166.
- Laurindo RS, Gregorin R, Tavares DC (2017) Effects of biotic and abiotic factors on the temporal
dynamic of bat-fruit interactions. *Acta Oecol* 83:38-47.
- Lima MM, Mariano-Neto E (2014) Extinction thresholds for Sapotaceae due to forest cover in Atlantic
Forest landscapes. *Forest Ecol Manag* 312: 260–270. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.003>
- Lobova TA, Geiselman CK, Mori SA (2009) *Seed dispersal by bats in the Neotropics*. New York
Botanical Garden Press, Ney York City.
- Marinho-Filho JS (1991) The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food
plants in Brazil. *J Trop Ecol* 7:59-67. <https://doi.org/10.1017/S0266467400005083>
- Mello MAR., Marquitti FMD, Guimarães PR, Kalko EKV, Jordano P, Aguiar MAM (2011) The
modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat–and bird–fruit
networks. *Oecologia* 167:131-140. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1984-2>
- Memmott J, Waser NM, Price MV (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc
Royal Soc B* 271:2605–2611. <http://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>
- Menke S, Böhning-Gaese K, Schleuning M (2012) Plant–frugivore networks are less specialized and
more robust at forest–farmland edges than in the interior of a tropical forest. *Oikos* 121:1553-
1566. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20210.x>

- Morris RJ (2010) Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philos Trans Royal Soc B* 265:3709–3718.
<http://doi.org/10.1098/rstb.2010.0273>
- Muylaert RL, Stevens RD, Ribeiro MC (2016) Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado-forest landscapes. *Ecol Appl* 26:1854–1867. <https://doi.org/10.1890/15-1757.1>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <http://doi.org/10.1038/35002501>
- Newbold T, Scharlemann JP, Butchart SH, Şekercioğlu ÇH, Alkemade R, Booth H, Purves DW (2013) Ecological traits affect the response of tropical forest bird species to land-use intensity. *Proc Royal Soc B* 280:e20122131. <http://doi.org/10.1098/rspb.2012.2131>
- Oliveira HF, Camargo NF, Gager Y, Aguiar LM (2017) The response of bats (Mammalia: Chiroptera) to habitat modification in a Neotropical savannah. *Trop Conserv Sci* 10:1–14.
<https://doi.org/10.1177/1940082917697263>
- Palacio RD, Valderrama-Ardila C, Kattan GH (2016) Generalist species have a central role in a highly diverse plant–frugivore network. *Biotropica* 48:349–355. <https://doi.org/10.1111/btp.12290>
- Passmore HA, Bruna EM, Heredia SM, Vasconcelos HL (2012) Resilient networks of ant–plant mutualists in Amazonian forest fragments. *PLoS One* 7:e40803.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040803>
- Pessoa MS, Rocha-Santos L, Talora DC, Faria D, Mariano-Neto E, Hambuckers A, Cazetta E (2017) Fruit biomass availability along a forest cover gradient. *Biotropica* 49(1):45–55.
<https://doi.org/10.1111/btp.12359>
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing.
- Revilla TA, Encinas-Viso F, Loreau M (2015) Robustness of mutualistic networks under phenological change and habitat destruction. *Oikos* 124:22–32. <https://doi.org/10.1111/oik.01532>
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, Ponzoni FJ, Hirota MM (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. – *Biol Conserv* 142:1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Rocha R., López-Baucells A, Farneda FZ, Groenenberg M, Bobrowiec PE, Cabeza M, Palmeirim JM, Meyer, C. F. (2017) Consequences of a large-scale fragmentation experiment for Neotropical bats:

- disentangling the relative importance of local and landscape-scale effects. *Landscape Ecol* 32:31–45. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0425-3>
- Saldaña-Vázquez RA, Sosa VJ, Iñiguez-Dávalos LI, Schondube JE (2013) The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat–plant interactions. *J Mammal* 94:632–639. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-A-370.1>
- Silva JM, Tabarelli M (2000) Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404:72–74. <http://doi.org/10.1038/35003563>
- Souza VC, Lorenzi H (2008) *Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira*. – Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Spiesman BJ, Inouye BD (2013) Habitat loss alters the architecture of plant–pollinator interaction networks. – *Ecology* 94:2688–2696. <https://doi.org/10.1890/13-0977.1>
- Staggemeier VG, Galetti M (2007) Impacto humano afeta negativamente a dispersão de sementes de frutos ornitócoricos: uma perspectiva global. *Rev Bras Ornitol* 15:281–287.
- Traveset A, Castro-Urgal R, Rotllàn-Puig X, Lázaro A (2017) Effects of habitat loss on the plant–flower visitor network structure of a dune community. *Oikos* 127(1): 45-55. <https://doi.org/10.1111/oik.04154>
- Tscharntke T, Klein AM, Kruess A, Steffan-Dewenter I, Thies C (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecol Lett* 8:857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Tylianakis JM, Laliberté E, Nielsen A, Bascompte J (2010) Conservation of species interaction networks. *Biol Conserv* 143: 2270–2279. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.004>
- Uriarte M, Anciães M, Silva MT, Rubim P, Johnson E, Bruna EM (2011) Disentangling the drivers of reduced long-distance seed dispersal by birds in an experimentally fragmented landscape. *Ecology* 92: 924–937. <https://doi.org/10.1890/10-0709.1>
- Van der Pijl L (1972) *Principles of dispersal in higher plants*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- Vázquez DP, Melián CJ, Williams NM, Blüthgen N, Krasnov BR, Pouli R (2007) Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116(7): 1120-1127. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15828.x>

Zapata-Mesa N, Montoya-Bustamante S, Murillo-García OE (2017) Temporal variation in bat-fruit interactions: Foraging strategies influence network structure over time. *Acta Oecol.* 85:9-17.
<https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.09.003>

Table 1. Datasets of bat-fruit networks from the Atlantic Forest, Brazil, used in this study.

Dataset	Localities	Coordinates	Category	Author
1	Rio Piracicaba, Antônio Dias, Minas Gerais, Brazil	19°40'S, 42°55'W	Fragmented	Garcia et al. (2000)
2	RPPN Fazenda Lagoa, Monte Belo, Minas Gerais, Brazil	21°24'S, 46°15'W	Fragmented	Laurindo et al. (2017)
3	Parque Florestal São Marcelo, Mogi-Guaçú, São Paulo, Brazil	22°23'S, 46°49'W	Fragmented	Silveira (2011)
4	Reserva de Santa Genebra, Campinas, São Paulo, Brazil	22°44'S, 47°06'W	Fragmented	Faria (1996)
5	Fazenda Experimental Edgárdia, Botucatu, São Paulo, Brazil	22°48'S, 48°24'W	Fragmented	Carvalho (2008)
6	Fazenda Lageado, Botucatu, São Paulo, Brazil	22°50'S, 48°26'W	Fragmented	Hayashi (1996)
7	Rio Ivaí, Doutor Camargo, Paraná, Brazil	23°33'S, 52°13'W	Fragmented	Brito et al. (2010)
8	Reserva Natural Vale, Linhares, Espírito Santo, Brazil	19°09'S, 40°04'W	Continuous	Lima et al. (2016)
9	Parque Estadual Rio Doce, Minas Gerais, Brazil	19°44'S, 42°32'W	Continuous	Tavares et al. (2007)
10	RPPN Feliciano Miguel Abdala, Caratinga, Minas Gerais, Brazil	19°50'S, 41°50'W	Continuous	Aguiar and Marinho- Filho (2007)
11	Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brazil	21°42'S, 43°54'W	Continuous	Mello et al. (2014)
12	Parque Natural Municipal do Curió, Paracambi, Rio de Janeiro, Brazil	22°35'S, 43°41'W	Continuous	Gomes (2013)
13	Parque Estadual de Intervales, Ribeirão Grande, São Paulo, Brazil	24°16'S, 48°24'W	Continuous	Passos et al. (2003)
14	Reserva Natural Salto Morato, Guaraqueçaba, Paraná, Brazil	25°10'S, 48°15'W	Continuous	Munster (2008)

Table 2. Analyses of variance (one-way ANOVA) comparing network structure metrics between continuous and fragmented forests. Each forest category had six networks. Significant differences are in bold. Interaction matrices used here had interaction intensities estimated the proportion of samples of a bat species in which a given plant species.

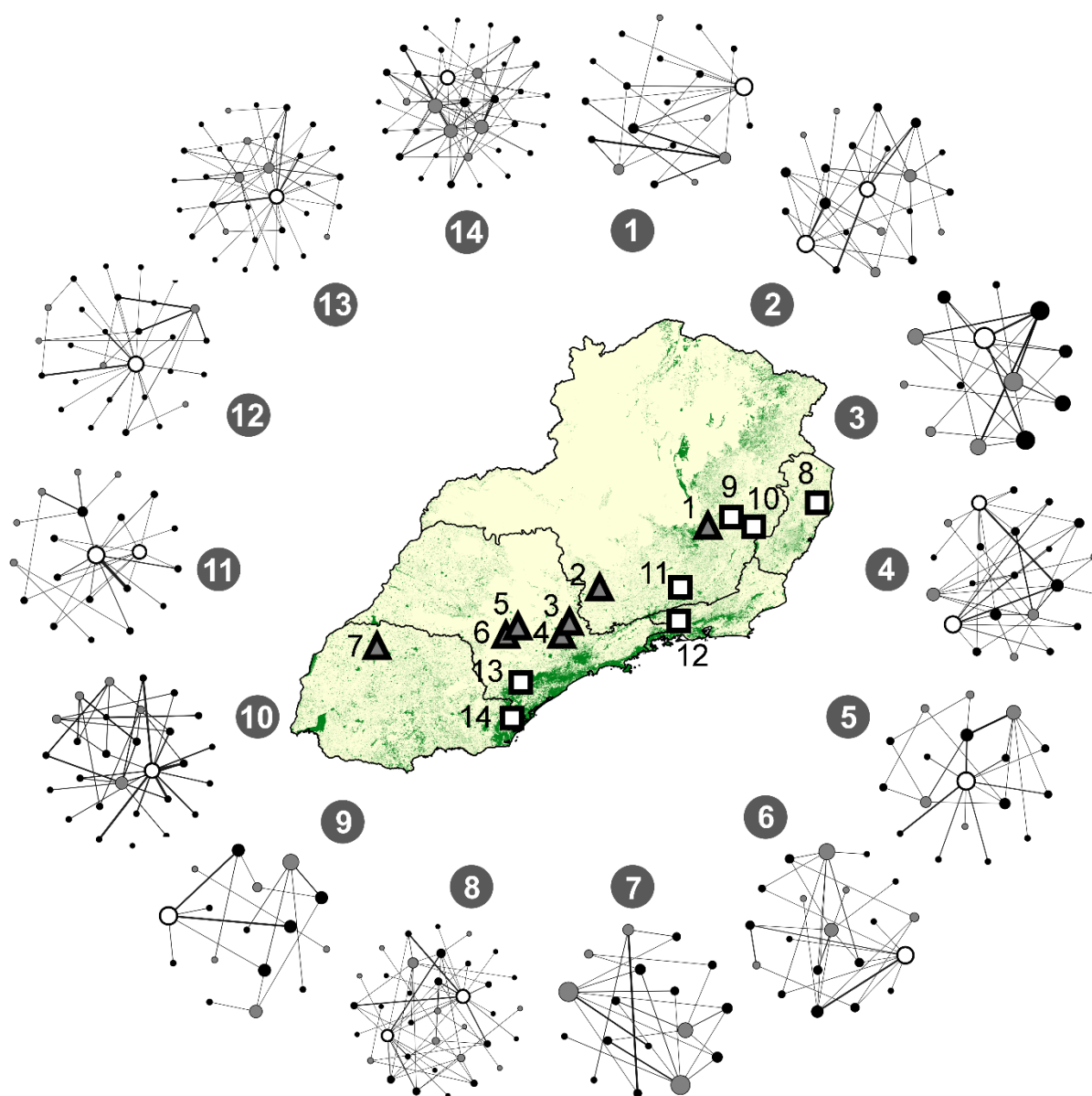
*For N_{bat} we used the non-parametric Mann-Whitney test.

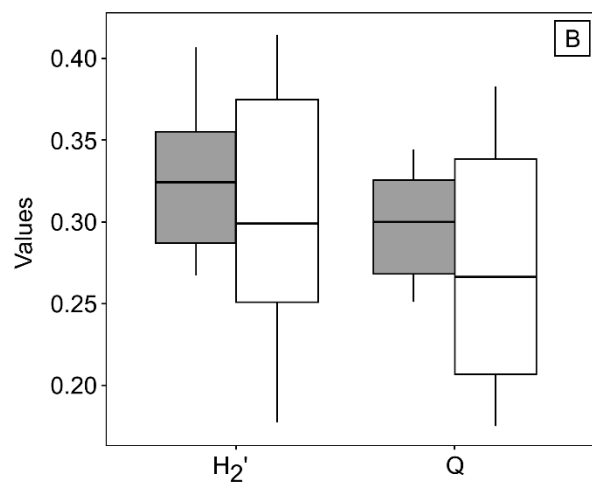
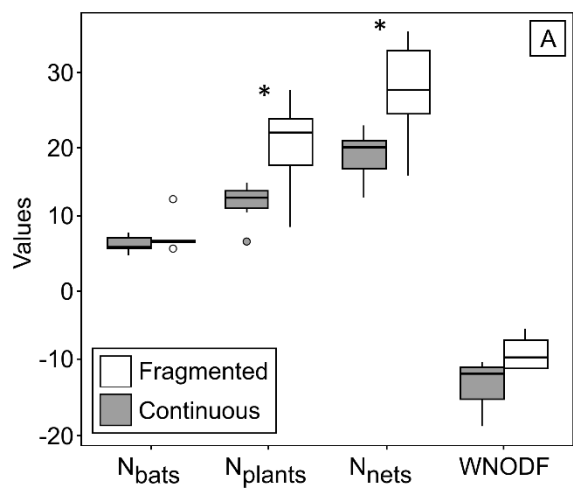
Statistics	<i>F</i> -value	<i>p</i> -value
N_{bat} *	13.5	0.50
N_{plant}	9.33	0.01
N_{net}	9.34	0.01
ΔWNODF	4.99	0.06
ΔQ	0.49	0.49
ΔH_2	0.28	0.60

Figures Captions

Figure 1. Bat-fruit mutualistic networks in fragmented (gray triangles) and continuous (white squares) forests. Core (red) and peripheral (blue) bat species interacting with fruits of plants species (black) in fragmented (1-7) and continuous (8-14) forests in the Atlantic Rainforest, Brazil. Details of the localities, see Table 1.

Figure 2. Box-plot of (A) bat richness (N_{bats}), fruit richness consumed by bats (N_{plants}), total richness (N_{nets}) and Δ -nestedness (WNODF), and (B) Δ -complementary specialization (H_2') and Δ -modularity (Q) in bat-fruit networks from fragmented and continuous forests in the Atlantic Rainforest. Asterisks indicate significant differences ($P < 0.05$).





Supplementary material

Appendix 1. References of the datasets of bat-fruit networks from the Atlantic Forest, Brazil, used in this study.

- Aguiar LMS, Marinho-Filho JS (2007) Bat frugivory in a remnant of Southeastern Brazilian Atlantic forest. – *Acta Chiropterol* 9:251–260. [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2007\)9\[251:BFIARO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2007)9[251:BFIARO]2.0.CO;2)
- Brito J E C et al. (2010) Abundância e frugivoria da quiropterofauna (Mammalia, Chiroptera) de um fragmento no noroeste do Estado do Paraná, Brasil. – *Acta Scient. Biol Sci* 32:265–271. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsoci.v32i3.5351>
- Carvalho MCD (2008) Frugivoria por morcegos em Floresta Estacional Semidecídua: dieta, riqueza de espécies e germinação de sementes após passagem pelo sistema digestivo. Universidade Estadual de São Paulo, São Paulo.
- Faria DM (1996) Uso de recursos alimentares por morcegos fillostomídeos fitófagos na Reserva de Santa Genebra, Campinas, São Paulo. Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Garcia QS et al. (2000) Seed dispersal by bats in a disturbed area of southeastern Brazil. – *Rev Biol Trop* 48:125–128.
- Gomes LAC (2013) Morcegos Phyllostomidae (Mammalia, Chiroptera) em um remanescente de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil: composição de espécies, sazonalidade e frugivoria. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Hayashi MM (1996) Morcegos frugívoros em duas áreas alteradas da fazenda Lageado, Botucatu, Estado de São Paulo. Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Botucatu.
- Laurindo RS. et al. (2017) Effects of biotic and abiotic factors on the temporal dynamic of bat-fruit interactions. – *Acta Oecol.* 83:38–47. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.06.009>
- Lima IP et al. (2016) Frugivoria e dispersão de sementes por morcegos na Reserva Natural Vale, Sudeste do Brasil. – In: Rolim SG, Menezes LFT, Srbek-Araujo AC (eds.), *Floresta Atlântica de Tabuleiro: diversidade e endemismos na Reserva Natural Vale*. Editora Rupestre, CIDADE? pp. 433–452.
- Mello RDM et al. (2014) Frugivory by Phyllostomidae bats in a montane Atlantic Forest, southeastern Minas Gerais, Brazil. *Ecotropica* 20:65–73.
- Munster LC (2008) Dieta de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae) na Reserva Natural do Salto Morato. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.
- Passos F C et al. (2003) Frugivoria em morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. *Rev Bras Zool* 20:511–517. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752003000300024>
- Silveira Met al. (2011) Frugivory by phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera) in a restored area in Southeast Brazil. *Acta Oecol* 37:31-36. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.11.003>
- Tavares VC et al. (2007) The bat communities (Chiroptera) of the Parque Estadual do Rio Doce, a large remnant of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Lundiana* 8:35–47.

Table S1. Observed (obs) and standardized (Δ -score) metrics describing bat-fruit interaction networks. Number of species of bats (N_{bats}), number of fruit species (N_{plants}), network size (N_{nets}), nestedness (WNODF), modularity (Q), number of modules (No), and complementary specialization (H_2). Confidence intervals (CI) and significance values, ns = not significant, ** = $p < 0.01$, and *** = $p < 0.001$ are also presented. Interaction matrices used here had interaction intensities estimated the *proportion of samples* of a bat species in which a given plant species was present. Localities and other information on each dataset are available in Table 1.

Dataset	N_{bat}	N_{plant}	N_{net}	WNODF(obs)	Δ WNODF	CI 2.5%	CI 97.5%	Q(obs)	Δ Q	No	CI 2.5%	CI 97.5%	H_2' (obs)	$\Delta H_2'$	I.C.2.5%	I.C.97.5%
1	6	14	20	19.701**	-9.93	22.3	38.2	0.519***	0.321	5	0.143	0.28	0.710***	0.368	0.242	0.455
2	8	14	22	17.924 ^{ns}	-2.63	13.75	27.86	0.568***	0.27	4	0.159	0.275	0.825***	0.294	0.379	0.7
3	6	7	13	19.958**	-11.47	22.03	40.74	0.455***	0.3	5	0.115	0.22	0.717***	0.343	0.265	0.496
4	8	14	22	15.896***	-14.91	22.49	40.17	0.535***	0.331	6	0.159	0.255	0.693***	0.324	0.288	0.463
5	6	12	18	21.356**	-10.55	23.71	39.93	0.569***	0.344	5	0.164	0.31	0.723***	0.279	0.32	0.574
6	7	13	20	37.685 ^{ns}	-10.5	35.18	63.79	0.380***	0.266	4	0.07	0.17	0.563***	0.407	0.084	0.252
7	5	11	16	10.307**	-18.73	15.35	41.66	0.552***	0.251	5	0.247	0.366	0.662***	0.267	0.333	0.489
8	13	23	36	21.961**	-5.25	22.06	31.99	0.564***	0.331	5	0.17	0.303	0.711***	0.385	0.288	0.435
9	7	9	16	12.865**	-9.23	12.27	33.62	0.533***	0.175	3	0.253	0.473	0.805***	0.23	0.427	0.717
10	7	21	28	29.139**	-6.74	30.99	40.1	0.385***	0.179	4	0.17	0.252	0.410***	0.177	0.178	0.296
11	7	14	21	9.95***	-10.6	13.75	27.86	0.601***	0.266	4	0.244	0.43	0.742***	0.299	0.32	0.574
12	6	22	28	22.918 ^{ns}	2.19	16.82	24.95	0.675**	0.347	7	0.253	0.361	0.783***	0.365	0.356	0.476
13	7	25	32	27.368 ^{ns}	1.19	20.79	31.36	0.532***	0.234	4	0.231	0.374	0.666***	0.271	0.31	0.484
14	7	28	35	15.823***	-10.64	19.91	34.52	0.524***	0.383	4	0.104	0.192	0.828***	0.414	0.299	0.522

Table S2. Observed (obs) and standardized (Δ -score) values of metrics describing bat-fruit interaction networks. Number of species of bats (N_{bats}), number of fruit species (N_{plants}), network size (N_{nets}), nestedness (WNODF), modularity (Q), number of modules (No), and complementary specialization (H_2). Interaction matrices used here had interaction intensities estimated the *number of samples* of a bat species in which a given plant species was present. Confidence intervals (CI) and significance values, ns = not significant, ** = $p < 0.01$, and *** = $p < 0.001$ are also presented. Localities and other information on each dataset are available in Table 1.

Dataset	WNODF(obs)	Δ WNODF	CI 2.5%	CI 97.5%	Q(obs)	Δ Q	No	CI 2.5%	CI 97.5%	H_2' (obs)	$\Delta H_2'$	I.C.2.5%	I.C.97.5%
1	22.16 ^{ns}	5.39	6.99	27.28	0.401 ^{ns}	-0.02	4	0.235	0.533	0.389	-0.007	0.334	0.506
2	24.85**	-15.91	27.87	52.82	0.436***	0.217	3	0.157	0.33	0.25	0.489	0.163	0.276
3	47.96*	-16.91	47.22	78.7	0.192***	0.096	4	0.041	0.147	0.184	0.095	0.06	0.139
4	21.98***	-17.25	26.96	53.31	0.353**	0.183	3	0.139	0.293	0.367	0.162	0.163	0.264
5	27.98***	-22.38	34.97	64.19	0.303***	0.172	4	0.095	0.26	0.373	0.204	0.092	0.186
6	25.9***	-16.82	28.87	55.79	0.446***	0.247	4	0.116	0.29	0.51	0.319	0.146	0.25
7	11.38**	-16.28	13.89	42.43	0.526***	0.225	4	0.23	0.466	0.652	0.303	0.226	0.389
8	26.59***	-15.85	33.67	51.78	0.421***	0.246	4	0.13	0.239	0.486	0.307	0.137	0.211
9	21.05*	-13.87	17.82	49.71	0.391**	0.15	2	0.174	0.541	0.543	0.206	0.164	0.381
10	28.69**	-12.03	28.3	52.09	0.196***	0.05	4	0.113	0.181	0.394	0.219	0.089	0.27
11	21.03**	-20.38	27.75	54.83	0.359***	0.19	4	0.116	0.326	0.456	0.245	0.131	0.227
12	24.42 ^{ns}	-7.43	21.86	43.05	0.38***	0.117	4	0.197	0.371	0.418	0.135	0.211	0.314
13	10.56***	-21.17	22.96	39.33	0.49***	0.227	2	0.226	0.56	0.753	0.383	0.167	0.347
14	30.07***	-13.31	35.87	51.8	0.418***	0.233	4	0.133	0.23	0.411	0.234	0.154	0.223

Table S3. Analysis of variance (one-way ANOVA) comparing network structure metrics between continuous and fragmented forests. Each forest category had six networks. Interaction matrices where interaction intensities were estimated as the *number of samples* of a bat species in which a given plant species was present.

Statistics	F-value	p-value
ΔWNODF	0.65	0.4
ΔQ	0.21	0.6
ΔH_2	0.11	0.7

Table S4. Values of the core-periphery analysis (Dáttilo et al. 2013) of the bat species that compose each bat–fruit interaction network (numbered from 1 to 14). The values in bold indicate $G_c > 1$. Locality and other information on datasets are available in Table 1. Quantitative data matrix

Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Artibeus fimbriatus</i>	—	-0.609	—	—	—	—	0.087	—	-0.264	-0.527	-0.659	-0.485	0.527	-1.169
<i>Artibeus lituratus</i>	1.779	1.556	1.253	1.686	0.000	0.897	0.964	1.620	1.588	-0.281	-0.659	0.127	—	0.567
<i>Artibeus obscurus</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.130	—	-0.527	—	—	-0.241	-0.425
<i>Artibeus planirostris</i>	—	—	—	—	-0.659	—	-0.789	—	—	—	—	—	-0.856	—
<i>Artibeus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carollia perspicillata</i>	0.374	0.473	0.716	-0.112	1.648	-0.672	-1.227	2.258	0.971	1.935	1.099	1.967	0.219	0.567
<i>Chiroderma doriae</i>	—	-0.879	—	-1.011	—	-0.986	—	—	-0.882	—	—	—	—	—
<i>Chiroderma villosum</i>	—	—	—	—	—	—	—	-0.720	—	—	—	—	—	—
<i>Dermanura cinerea</i>	—	—	—	—	—	—	—	-0.720	—	—	—	—	—	-1.418
<i>Dermanura gnoma</i>	—	—	—	—	—	—	—	-0.720	—	—	—	—	—	—
<i>Glossophaga soricina</i>	—	—	-0.895	-0.712	—	-0.358	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phyllostomus discolor</i>	—	—	—	-1.011	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phyllostomus hastatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	-0.720	—	—	—	—	—	—
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	-0.749	-0.067	0.179	0.487	-0.659	0.583	—	—	-0.882	-1.020	-0.439	—	—	—
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	-0.749	-0.879	—	—	—	—	—	-0.081	-0.882	—	-0.659	-0.485	—	—
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	—	-0.879	—	-0.412	-0.989	-0.986	—	—	—	—	—	—	-0.856	—
<i>Rhinophylla pumilio</i>	—	—	—	—	—	—	—	0.982	—	—	—	—	—	—
<i>Sturnira lilium</i>	0.093	1.285	0.179	1.086	0.659	1.525	0.964	-0.294	0.353	0.703	1.759	-0.485	1.911	0.815
<i>Sturnira tildae</i>	—	—	—	—	—	—	—	-0.720	—	—	—	—	-0.702	1.063
<i>Uroderma magnirostrum</i>	—	—	—	—	—	—	—	-0.720	—	—	—	—	—	—
<i>Vampyressa pusilla</i>	-0.749	—	-1.432	—	—	—	—	-0.294	—	-0.281	-0.439	-0.638	—	—

<i>Ficus</i> sp. 2 (4)	—	—	—	-1.071	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ficus</i> sp. 1 (5)	—	—	—	—	1.563	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ficus</i> sp. 1 (7)	—	—	—	—	—	—	1.089	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ficus</i> sp. 1 (8)	—	—	—	—	—	—	—	1.396	—	—	—	—	—	—
<i>Ficus</i> sp. 2 (8)	—	—	—	—	—	—	—	0.842	—	—	—	—	—	—
<i>Ficus</i> sp. 3 (8)	—	—	—	—	—	—	—	-0.818	—	—	—	—	—	—
<i>Ficus</i> sp. 1 (9)	—	—	—	—	—	—	—	—	1.054	—	—	—	—	—
<i>Ficus</i> sp. 1 (10)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-1.101	—	—	—	—
<i>Ficus</i> sp. 1 (11)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-1.040	—	—	—
<i>Ficus</i> sp. 1 (12)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.557	—	—
<i>Ficus</i> sp. 1 (13)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.839	—
<i>Ficus</i> sp. 1 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.881
<i>Maclura tinctoria</i>	—	—	—	-1.071	—	—	1.089	—	—	—	—	—	—	—
Unidentified sp. 1 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.352
Muntingiaceae														
<i>Muntingia calabura</i>	—	—	—	-0.357	—	-0.996	—	—	—	—	—	—	—	—
Myrtaceae														
<i>Psidium</i> sp. 1 (1)	0.503	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Psidium</i> sp. 2 (1)	0.503	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Psidium</i> sp. 1 (8)	—	—	—	—	—	—	—	-0.818	—	—	—	—	—	—
Unidentified sp. 1 (8)	—	—	—	—	—	—	—	-0.818	—	—	—	—	—	—
Passifloraceae														
<i>Passiflora elegans</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.881
Piperaceae														
<i>Ottonia</i> sp. 1 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.881
<i>Piper amalago</i>	—	—	—	-0.357	-0.781	-0.996	-0.242	—	—	1.211	—	—	—	—
<i>Piper arboreum</i>	—	—	—	0.357	-0.781	—	—	—	-0.843	—	—	0.557	—	—

<i>Piper aduncum</i>	0.503	-0.333	-0.085	—	—	—	-1.574	—	—	0.055	—	—	-0.919	—
<i>Piper cernuum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.557	—	—
<i>Piper crassinervium</i>	—	—	—	—	—	0.622	—	—	—	2.368	—	—	—	—
<i>Piper dilatatum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.919	—
<i>Piper gaudichaudianum</i>	—	—	—	—	—	0.622	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper hispidinervum</i>	—	—	—	—	0.000	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper hoffmanseggianum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.557	—	—
<i>Piper lindbergii</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.587
<i>Piper mollicomum</i>	—	-1.112	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.804	—	—
<i>Piper umbelatum</i>	—	0.445	-1.278	—	—	—	—	—	—	—	—	0.557	—	—
<i>Piper richardiifolium</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.000	—	—	—
<i>Piper rivinoides</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.557	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (1)	0.503	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (2)	—	0.445	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 2 (2)	—	0.445	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 3 (2)	—	-0.333	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (4)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 2 (4)	—	—	—	0.357	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 3 (4)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (5)	—	—	—	—	-0.781	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (6)	—	—	—	—	—	-0.996	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (7)	—	—	—	—	—	—	1.089	—	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (8)	—	—	—	—	—	—	—	0.842	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 2 (8)	—	—	—	—	—	—	—	-0.818	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 3 (8)	—	—	—	—	—	—	—	-0.818	—	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (9)	—	—	—	—	—	—	—	—	1.054	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 2 (9)	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.843	—	—	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (10)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.055	—	—	—	—

<i>Piper</i> sp. 1 (11)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.000	—	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (12)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.557	—	—
<i>Piper</i> sp. 2 (12)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.557	—	—
<i>Piper</i> sp. 3 (12)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.557	—	—
<i>Piper</i> sp. 4 (12)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.557	—	—
<i>Piper</i> sp. 1 (13)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.000	—
<i>Piper</i> sp. 1 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.970
<i>Piper</i> sp. 2 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.821
<i>Piper</i> sp. 3 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.970
<i>Piper</i> sp. 4 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.970
<i>Piper</i> sp. 5 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.970
<i>Piper</i> sp. 6 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.970
<i>Piper</i> sp. 7 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.970
<i>Piper</i> sp. 8 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.264
Rosaceae														
<i>Eriobotrya japonica</i>	—	—	—	—	—	-0.186	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rubus brasiliensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.919	—
Solanaceae														
<i>Aureliana</i> sp. 1 (13)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.919	—
<i>Dyssochroma viridiflorum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.000	—	—	—
<i>Solanum aequale</i>	—	—	—	-1.071	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum americanum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.804	—	—
<i>Solanum asperolanatum</i>	—	—	—	—	—	—	-1.574	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum atropurpureum</i>	—	—	—	—	-0.781	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum cinnamomeum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.919	—
<i>Solanum erianthum</i>	—	—	—	—	—	2.241	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum granuloseprosum</i>	—	—	—	2.499	2.345	—	—	—	—	—	-1.040	—	—	—
<i>Solanum mauritianum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.000	—	—	—

<i>Solanum megalochiton</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.919	—
<i>Solanum odoriferum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.557	—	—
<i>Solanum paniculatum</i>	—	1.223	—	—	—	-0.996	—	—	—	—	—	-0.557	—	—
<i>Solanum paranaense</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.919	—
<i>Solanum pseudoquina</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.000	—	—	—
<i>Solanum rufescens</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.919	—
<i>Solanum sanctae-catharinae</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.839	—
<i>Solanum scuticum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.919	-0.264
<i>Solanum subsylvestris</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.00	—
<i>Solanum swartzianum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.000	—	0.000	—
<i>Solanum variabile</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.919	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (1)	-0.670	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 2 (1)	-0.670	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 3 (1)	-0.670	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 4 (1)	0.503	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (2)	—	-0.333	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 2 (2)	—	-1.112	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 3 (2)	—	-1.112	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (3)	—	—	1.107	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (5)	—	—	—	—	0.000	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (7)	—	—	—	—	—	—	-0.242	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (8)	—	—	—	—	—	—	—	1.396	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 2 (8)	—	—	—	—	—	—	—	0.8427	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 3 (8)	—	—	—	—	—	—	—	-0.818	—	—	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (10)	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.843	-1.101	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 2 (10)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-1.101	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 3 (10)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.055	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 4 (10)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-1.101	—	—	—	—

<i>Solanum</i> sp. 5 (10)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-1.101	—	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (11)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-1.101	-1.040	—	—	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (12)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.557	—	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (13)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.919	—
<i>Solanum</i> sp. 1 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.881
<i>Solanum</i> sp. 2 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.881
<i>Solanum</i> sp. 3 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.264
<i>Solanum</i> sp. 4 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.881
<i>Solanum</i> sp. 5 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.264
<i>Solanum</i> sp. 6 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.881
<i>Solanum</i> sp. 7 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.264
<i>Solanum</i> sp. 8 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-0.881
<i>Vassobia breviflora</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.000	—
Unidentified sp. 1 (8)	—	—	—	—	—	—	—	-0.818	—	—	—	—	—	—
Urticaceae														
<i>Cecropia pachystachya</i>	—	2.002	1.107	-0.357	0.000	—	-0.242	2.504	1.054	0.0550	—	2.167	0.000	0.970
<i>Cecropia glaziovii</i>	2.851	—	—	—	—	—	—	—	-0.843	0.0550	0.000	0.804	0.919	0.970
<i>Cecropia hololeuca</i>	—	—	—	-0.357	—	—	—	-0.264	-0.843	-1.101	—	-0.557	—	—
<i>Cecropia</i> sp. 1 (5)	—	—	—	—	0.000	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cecropia</i> sp. 1 (6)	—	—	—	—	—	0.622	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cecropia</i> sp. 1 (7)	—	—	—	—	—	—	-0.242	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cecropia</i> sp. 1 (8)	—	—	—	—	—	—	—	1.396	—	—	—	—	—	—
Unidentified														
Species 1 (3)	—	—	-1.278	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Species 1 (5)	—	—	—	—	0.000	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Species 1 (6)	—	—	—	—	—	-0.186	—	—	—	—	—	—	—	—
Species 1 (10)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1.211	—	—	—	—

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28

ARTIGO 2 – DETERMINANTES DO PAPEL DOS MORCEGOS EM REDES DE DISPERSÃO DE SEMENTES: ABUNDÂNCIA MAIS IMPORTANTE QUE TRAÇOS ECOLÓGICOS

Drivers of bats roles in seeds dispersal networks: abundances more important than ecological traits

Rafael de Souza Laurindo^{1*}, Matheus Mancini¹, Jeferson Vizentin-Bugoni², Davi Tavares Castro³, Rodrigo Mello Macedo² e Renato Gregorin¹

ARTIGO FORMATADO DE ACORDO COM A REVISTA OIKOS (Versão Preliminar)

29 RESUMO

30 As interações estabelecidas entre frugívoros e frutos são influenciadas por múltiplos
31 fatores, sendo reconhecida a importância da abundância e dos atributos ecológicos das
32 espécies na estruturação das redes de mutualísticas. Enquanto traços atuam permitindo
33 ou restringindo as interações par-a-par, as abundâncias regulam as probabilidades de
34 encontro entre espécies, sendo esperado que as espécies mais abundantes interajam com
35 mais parceiros e com maior frequência. Porém a importância relativa desses dois
36 mecanismos (abundância e traços) como determinantes do papel que as espécies
37 desempenham nas redes de dispersão de sementes permanece pouco explorado. Neste
38 estudo nos utilizamos 20 redes de interação morcego-fruto na região neotropical para
39 avaliar como a abundância e os traços ecológicos influenciam o papel (conectora dentro
40 do seu módulo ou entre diferentes módulos) que a espécie desempenha na rede. Nossos
41 resultados evidenciam a importância da abundância como determinante do papel das
42 espécies de morcegos em redes de dispersão de sementes. Nós atribuímos a esse resultado
43 o fato de todas as redes morcego-fruto apresentarem de duas a três espécies
44 superabundantes, de frugívoros primários ou secundários, que interagem com um maior
45 número de plantas do que as outras espécies que compõem a rede. Também destacamos
46 que a pequena variação dos traços morfológicos dos morcegos podem diminuir a
47 ocorrência de interações proibidas devido a incompatibilidade morfológica, tornando
48 traços morfológicos menos influentes sobre as interações neste sistema.

49

50 **Palavras-chave** Processos neutros, processos de nicho, frugivoria.

51

52

53

54 **INTRODUÇÃO**

55 Em comunidades ecológicas, espécies interagem umas com as outras de forma complexa,
56 formando redes de interações (Bascompte Jordano 2007; Hagen et al. 2012, Dáttilo et al.
57 2016). Múltiplos processos definem a estrutura dessas redes e o papel desempenhado
58 pelas espécies nas comunidades (e.g. Vázquez et al. 2009, Vizentin-Bugoni et al. 2014,
59 Sebastián-González 2017). Em redes mutualísticas envolvendo plantas e frugívoros
60 dispersores de sementes., em geral, poucas espécies concentram a maior parcela das
61 interações e desempenham papéis centrais, contribuindo de forma desproporcional para
62 estruturação da rede, enquanto a maior parte são consideradas especialistas e tendem a ter
63 papéis menos centrais na rede, e.g. periféricas (Domínguez-García and Muñoz 2015,
64 Mello et al. 2015, Palacio et al. 2016). Distintos fatores (e.g. abundâncias, traços
65 ecológicos) influenciam no papel que uma espécie desempenha na rede (Schleuning et al.
66 2014, Sebastián-González 2017) porém ainda é pouco compreendido a contribuição de
67 cada um desses fatores para os distintos sistemas de dispersão de sementes (Chamberlain
68 and Holland 2009, Winfree et al. 2014, Mello et al. 2015, Gonzalez and Loiselle 2016,
69 Sebastián-González 2017).

70 Abundâncias e traços ecológicos são mecanismos não-mutualmente exclusivos
71 reconhecidamente determinantes a estrutura de redes mutualísticas (e.g. Vázquez et al.
72 2009). Enquanto atributos biológicos (i.e morfológicos, fisiológicos ou comportamentais)
73 atuam permitindo ou restringindo as interações par-a-par (processos baseado no nicho,
74 Maruyama et al. 2014, Vizentin-Bugoni et al. 2014), abundâncias regulam as
75 probabilidades de encontro entre espécies, nos quais as espécies abundantes irão interagir
76 com mais parceiros e com maior frequência, independentemente de suas diferenças
77 comportamentais e fenotípicas (Chamberlain and Holland 2009, Vázquez et al. 2009,
78 Winfree et al. 2014). Os traços ecomorfológicos mais comumente utilizados para explicar

79 o papel funcional que dispersores desempenham na rede são grau de frugivoria que
80 normalmente é dividido em classes de acordo com a porcentagem de frutos encontrados
81 na dieta (i.e frugívoros obrigatórios, secundários ou oportunistas) e massa corporal
82 (Chamberlain e Holland 2009; Sebastián-González 2017), sendo que a importância de
83 cada traço difere entre os sistema e táxon estudado.

84 O papel funcional que uma espécie desempenha em redes mutualísticas pode ser
85 definido em pelo menos duas categorias baseado na sua contribuição para manter a coesão
86 entre diferentes módulos ou a coesão da rede como um todo: 1) *module hubs* são espécies
87 altamente conectadas dentro do seu módulo, as quais promovem a resiliência do módulo
88 à perda de espécies (Bezerra et al. 2009) e 2) conectoras da rede, as quais conectam
89 diferentes módulos e consequentemente desempenham um importante papel na
90 manutenção da coesão da rede (Donatti et al. 2011). Sendo assim, é importante conhecer
91 os atributos que determinam o papel-chave que essas espécies desempenham nas redes
92 de dispersão de sementes para compreender e mitigar possíveis impactos de sua perda.

93 Morcegos são importantes dispersores de sementes na Região Neotropical,
94 interagindo com centenas de espécies de plantas (Lobova 2009). Além dos frugívoros
95 obrigatórios, espécies de outras guildas tróficas, como por exemplo, insetívoros,
96 nectarívoros e carnívoros também se alimentam de frutos em diferentes proporções
97 (Munin et al. 2012, Sarmiento et al. 2014). A participação de frugívoros obrigatórios e
98 não-obrigatórios, que apresentam uma considerável variação nos traços ecológicos e
99 morfológicos, aumenta a diversidade funcional das redes morcego-fruto (Sarmiento et al.
100 2014, Mello et al. 2015). Outra característica das redes morcego-fruto é a ocorrência de
101 poucas espécies hiper-abundantes ocupando posições centrais enquanto a maioria das
102 espécies são periféricas (Laurindo et al. 2018), contudo ainda permanecem desconhecidos
103 os determinantes do papel das espécies de morcegos nas redes de dispersão de sementes.

104 Aqui investigamos como abundância e traços ecomorfoógicos influenciam no
105 papel funcional exercido por morcegos em redes de dispersão de sementes. Utilizando 20
106 comunidades na região Neotropical, testamos qual dessas variáveis exerce maior
107 contribuição para determinar o papel das espécies em redes de dispersão de sementes.
108 Nós esperamos que a abundância seja o principal fator para determinar o papel que as
109 espécies de morcegos desempenham nas redes de dispersão de sementes, isto porque as
110 redes morcego-fruto apresentaram poucas espécies superabundantes que concentram a
111 maior parte das interações (Laurindo et al. 2018). Por outro lado, nós também esperamos
112 que entre os traços ecológicos avaliados nesse estudo o grau de frugivoria exerça
113 influencia no papel das espécies, porque frugívoros obrigatórios tem maior dependência
114 de frutos se comparado a frugívoros não obrigatórios que se alimentam de frutos como
115 uma forma de complementar sua dieta (Mello et al. 2015). Nós esperamos uma menor
116 contribuição dos traços morfológicos como determinantes do papel das espécies devido
117 a menor variabilidade interespecífica nos traços morfológicos entre os morcegos
118 frugívoros (Murillo-García and De la Vega 2018)

119

120 **MATERIAIS E MÉTODOS**

121 **Conjunto de dados**

122 Nós compilamos e analisamos 20 redes de interação morcegos-fruto na Região
123 Neotropical (Apêndice 1), distribuídas do México ao Brasil. Foram utilizadas seis redes
124 compiladas por Laurindo et al. (2018) e outros dez conjuntos de dados foram obtidos em
125 repositórios online, utilizando a combinações das seguintes palavras-chave (em inglês e
126 português): morcegos, frugivoria, dieta, rede de interação e dispersão de sementes: Web
127 of Science (webofknowledge.com), Scientific Electronic Library Online (scielo.org),
128 Science Direct (sciencedirect.com), Scopus (scopus.com), SpringerLink

129 (link.springer.com), Wiley (onlinelibrary.wiley.com), Google Scholar
130 (scholar.google.com) e conjunto de dados de tese da CAPES
131 (capes.gov.br/servicos/banco-de-teses).

132 Adicionalmente, outras quatro redes foram obtidas por meio de trabalho de campo
133 realizado entre outubro de 2015 e dezembro de 2017, em quatro sítios na Área de Proteção
134 Ambiental (APA) Serra da Mantiqueira, estado de São Paulo, Brasil (Appendix 2). Em
135 cada sítio, os morcegos foram capturados em duas campanhas de seis noites utilizando
136 oito redes de neblina de 12 x 3 metros. Cada sítio foi amostrado por 12 noites, sendo seis
137 na estação chuvosa e seis na seca. As amostras fecais foram coletadas diretamente nos
138 sacos de pano, onde os morcegos são colocados após a captura. As amostras foram
139 acondicionadas em tubos plásticos individualizados contendo glicerina para posterior
140 triagem e identificação das sementes contidas.

141 **Redes de interações quantitativas**

142 Todos os conjuntos de dados usados neste estudo reportam frequências de
143 interações, estimada como o número de amostras fecais em que as sementes de uma dada
144 espécie de planta estavam presentes. Para construir as matrizes de interações, a
145 intensidade de interação (I_{ij}) foi definida como a proporção de amostras de uma espécie
146 de morcego j em que uma determinada espécie de planta i esteve presente. Essa medida
147 leva em consideração, portanto, diferenças no número de unidades amostrais coletadas
148 para as diferentes espécies de morcegos, constituindo uma medida relativa comparável
149 entre espécies dentro de uma comunidade e entre comunidades.

150 **Papel das espécies na rede**

151 Para definir os papéis das espécies, primeiro calculamos as métricas z e c
152 ponderadas para cada rede, ou seja, ao invés dos valores serem computados com base no
153 número de links os cálculos são baseado na intensidade de interação. A primeira métrica

154 calculada, z , é o número padronizado de interações que uma espécie i realiza dentro do
 155 seu próprio módulo em comparação com outras espécies que ocupam este módulo. A
 156 métrica z é definida como:

$$157 \quad z = \left(\frac{K_{ij} - \bar{K}_j}{SD_{K_j}} \right) \times 100$$

158 onde K_{ij} é o número de ligações (grau) da espécie i com outras espécies em seu
 159 próprio módulo k , e \bar{K}_j e SD_{K_j} são, respectivamente, a média e desvio padrão do grau
 160 dentro de todas as espécies do módulo k (Guimerà e Amaral 2005, Guimerà et al. 2007,
 161 Olesen et al. 2007).

162 A segunda métrica calculada, c , representa a contribuição da espécie para a
 163 conectividade entre módulos e é definida como:

$$164 \quad c = 1 - \sum_{t=1}^{Nm} \left(\frac{k_{it}}{k_i} \right)^2$$

165 onde k_i é grau da espécie i e k_{it} é o número de links de i para espécies no módulo
 166 t . Os valores de c são próximos de 1 quando os links são distribuídos aleatoriamente entre
 167 todos os módulos e 0 se todos os links estiverem dentro de um único módulo (Guimerà e
 168 Amaral 2005, Olesen et al. 2007).

169 Espécies com altos valores de c e z são consideradas generalistas e possuem
 170 muitas interações em toda a rede, tendo um importante papel seja conectando espécies
 171 dentro de módulos ou ligando diferentes módulos. Por outro lado, espécies com baixos
 172 valores de c e z são consideradas espécies periféricas.

173 **Traços ecomorfológicos**

174 Baseado em classificações prévias de grau de frugivoria dos morcegos na Região
 175 Neotropical (Mello et al. 2014; Fleming e Kress 2013, Lobova et al. 2009) classificamos
 176 as espécies de cada rede em: (1) espécies que se alimentam de frutos ocasionalmente
 177 (filostomídeos da sub-família *Phyllostomidae*), (2) espécies que tem frutos como

178 alimento secundário (subfamília *Glossophaginae* e *Lonchophyllinae*) e (3) o frugívoros
179 obrigatórios altamente dependentes de frutos (subfamílias *Carollinae* e
180 *Stenodermatinae*). O segundo traço utilizado foi massa corpórea, sendo este um
181 importante atributo para moldar as interações animal-fruto (Jordano 1995), pois ela
182 representa a demanda energética absoluta que os indivíduos necessitam para suas
183 atividade (Soriano, 2000). O terceiro traço utilizado foi relacionado à forma da asa, e nós
184 utilizamos a medida de aspecto da asa (*aspect ratio*), que é calculada dividindo o quadrado
185 da envergadura da asa pela área da mesma. Esta medida é relacionada ao uso do habitat
186 e reflete no tipo de forrageamento e dieta das espécies de morcegos. Altos valores
187 indicam asas estreitas, maior eficiência aerodinâmica e menor custo de energia durante o
188 voo (Marinello and Bernard 2014).

189 Os dados de abundâncias relativas foram extraídos das publicações compiladas e
190 se referem a proporção de indivíduos de uma dada espécie em relação ao seu número total
191 de indivíduos capturados, usando redes de neblina. Os dados sobre peso e aspecto da asa
192 foram obtidos na literatura (Marinello and Bernard 2014, García-García et al. 2014) ou
193 no banco de dados do Laboratório de Diversidade e Sistemática de Mamíferos da
194 Universidade Federal de Lavras (LADISMA).

195 **Análise de dados**

196 Antes das análises estatísticas foi realizada a exploração dos dados a fim de avaliar a
197 distribuição, presença de outliers, colinearidade e interdependência entre as amostras
198 (Zuur et al. 2010). Para explorar a distribuição e correlação entre as métricas de rede (c e
199 z) e abundância de morcegos, nível de especialização, peso e formato de asa utilizamos a
200 Análise de Componentes Principais (PCA) generalizada para dados com variáveis
201 contínuas, categóricas e ordinais mistas (Hill e Smith 1976, Dray e Dufour 2007). A
202 correlação entre as métricas de rede c e z foi avaliada usando o coeficiente de correlação

203 de Spearman, sendo considerada baixa (Spearman's $r = 0.20$, $P=0.001$). A colinearidade
204 entre as variáveis preditoras (abundância de morcegos, o nível de especialização, o peso
205 e forma da asa) foram avaliados usando o fator de inflação da variância (VIF), sendo
206 consideradas correlacionadas no caso de $VIF > 3$ (Tavares et al. 2016). As variáveis
207 preditoras apresentaram $VIF < 1.34$, não sendo consideradas correlacionadas.

208 Para determinar os fatores mais importantes que influenciam o papel que as espécies
209 desempenham na rede (métrica c e z) usamos o método *Random Forests*. Os valores de c
210 e z foram considerados variáveis resposta em dois diferentes modelos; 1) com abundância
211 de morcego, nível de especialização, peso, forma da asa, incluída como preditores e 2)
212 incluímos outras variáveis que podem influenciar nas métricas c e z , sendo elas, a
213 identidade taxonômica (espécie), latitude da rede e a identidade da rede (Veja Material
214 Suplementar; Figura S1). Mais especificamente, os escores de importância foram
215 calculados através da simulação de árvores de classificação condicional para estimar a
216 importância de cada variável preditiva em relação à variável dependente (Hothorn et al.
217 2006). Os valores de todas as variáveis foram estimados com base nas permutações da
218 área sob a curva (AUC), indicada para dados desbalanceados (Janitza et al. 2013). As
219 variáveis são consideradas significativas se o seu valor for maior que o valor absoluto da
220 variável com o menor valor (Lee et al. 2015)

221 Para avaliar o efeito da abundância relativa das espécies de morcegos e traços
222 ecomorfoógicos (nível de especialização, peso e forma da asa) sobre c e z , utilizamos
223 modelos mistos usando os Mínimos Quadrados Generalizados (GLS). Seguindo
224 (González-Castro et al. 2015), nós consideramos o GLS mais apropriado porque os
225 valores das métricas de rede não seguem uma distribuição de dados que poderia atender
226 a suposições estatísticas (não normalidade e heterocedasticidade dos resíduos) de outras
227 técnicas, como modelos mistos lineares generalizados e modelos mistos aditivos

228 generalizados (Zuur et al., 2009). Devido à presença da mesma espécie em múltiplas
229 comunidades, a identidade das espécies foi incluída como um termo de correlação nos
230 modelos para considerar os efeitos intragrupos na variável resposta (Pinheiro e Bates,
231 2000). O efeito dos preditores nas variáveis resposta foi considerado significativo quando
232 $P < 0.05$. O ajuste do modelo foi validado por meio de uma inspeção visual da normalidade
233 residual e homocedasticidade (Zuur et al. 2010). As análises foram realizadas no software
234 R versão 3.4.3, usando o pacote "ade4" para o PCA (Dray and Dufour 2007) 'party' para
235 estimar escores de importância das variáveis e "nlme" para ajuste de GLS.

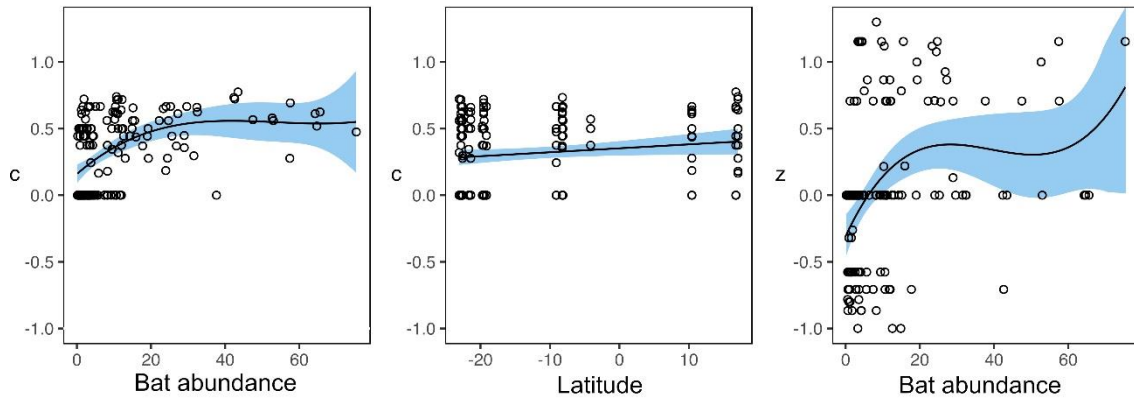
236 **RESULTADOS**

237 Nós analisamos o papel de 46 espécies de morcegos em 20 redes de interações
238 morcego-fruto compiladas de toda a região Neotropical. O valor médio da métrica c foi
239 de 0.32 (máximo = 0.77 e mínimo = 0 SD = 0.27), enquanto z apresentou um valor médio
240 de -0.0003 (máximo = 1.30 e mínimo = -1.37, SD = 0.61).

241 Os dois primeiros eixos da Análise de Componentes Principais para dados
242 contínuos e categóricos mistos explicaram juntos 49,52% da variabilidade nos dados,
243 incluindo métricas c e z e traços ecológicos (Figura 1). Ambas as métricas de rede estão
244 fortemente correlacionadas com a abundância de morcegos, sendo que, altos valores de c
245 e z , em geral, foram associados à alta abundância de frugívoros especialistas, como
246 *Artibeus toltecus*, *A. jamaicensis* e *Carollia castanea*, e também de frugívoros
247 secundários com *Glossophaga morenoi* e *G. soricina*, enquanto valores baixos dessas
248 métricas estão relacionados à alta abundância de espécies de morcegos frugívoros
249 oportunistas como *Lophostoma silvicolum*, *Trachops cirrhosus* e *Trinycteris nicefori*
250 (Figura 1).

z	Intercept	0.10	0.62	0.88
	Abundância	0.01	0.00	< 0.01
	Grau de Frugivoria	0.15	0.08	0.07
	Aspecto da Asa	-0.10	0.09	0.28

269
270



271
272
273
274

Figura 2. Respostas e intervalor de confiança de 95% (áreas sombreadas) das métricas e z para a abundância de espécies de morcegos e latitude.

275 **Discussão**

276 Estudos recentes indicam que os traços funcionais, em especial grau de frugivoria
 277 seria o principal determinante dos papéis desempenhados por espécies em redes de
 278 dispersão de sementes (Sarmiento et al. 2014, Mello et al. 2015, Sebastián-González
 279 2017). Nossas análises utilizando um amplo conjunto de dados de interações morcego-
 280 fruto na região neotropical, por outro lado revelam o papel exercido pela abundância.
 281 Esse resultado concorda com estudos realizados com redes mutualísticas planta-
 282 polinizador (Winfree et al. 2014), formiga-planta (Chamberlain et al. 2010) e de dispersão
 283 de sementes por aves (Donoso et al. 2017) o que sugere que a neutralidade (Vázquez et
 284 al. 2007, 2009) é o principal processo para estruturar as interações entre as espécies de
 285 morcegos e frutos na região Neotropical. A importância da abundância ou dos atributos
 286 biológicos para determinar a ocorrência das interações pode estar relacionado a
 287 características específicas do táxon, Vizentin-Bugoni et al. (2018) propõe a hipótese do
 288 *neutral-niche continuum model*, na qual a diversidade de características funcionais da
 289 comunidade pode determinar a importância de cada processo (neutralidade ou nicho).

290 Nós destacamos que o forte papel exercido pela abundância dos dispersores nas
291 interações entre pares era esperado em nosso sistema, em parte, pelo fato das redes
292 morcego-fruto apresentaram poucas espécies superabundantes e amplamente distribuídas
293 que chegam a corresponder a 70-80% de todos os indivíduos da rede, enquanto a maioria
294 das espécies são raras (Apêndice 3). Sendo assim, é esperado que essas espécies interajam
295 com um maior número de plantas, desempenhem um papel mais importante na rede
296 (Vázquez et al. 2007). É provável que em sistemas com uma menor variação entre a
297 abundância das espécies, aumente também a possibilidade de identificar interações
298 proibidas devido a incompatibilidades morfológicas ou na distribuição temporal
299 (*phenological overlap*), o que pode evidenciar uma maior importância dos traços
300 (Vizentin-Bugoni et al. 2014).

301 Não encontramos relação entre os traços ecomorfológicos e o papel que as
302 espécies desempenham nas redes, o que pode ser associado à baixa variabilidade
303 interespecífica nos traços morfológicos entre os morcegos frugívoros (Murilo-Garcia and
304 De la vega, 2018). Em aves, grupo com uma grande variação em traços fenotípicos tais
305 como largura e comprimento do bico, forma da asa e massa corporal (Kissling et al. 2009,
306 Sebastián-González 2017). o acoplamento morfológico (e.g. diâmetro do fruto e largura
307 do bico de aves) é considerado um importante determinante das interações ave-fruto
308 (Jordano et al., 2009; González-Castro et al. 2015). Essa explicação é coerente com a
309 hipótese do neutral-niche *continuum* model que prevê elevada importância relativa das
310 abundâncias em sistemas nos quais a diversidade funcional é reduzida e portanto existem
311 menos oportunidades para restrições impostas por desacoplamentos nos atributos e
312 distribuições espaço-temporais entre possíveis parceiros (Vizentin-Bugoni et al. 2018)

313 Diferente de sistemas mais especializados como polinizador-planta, onde traços
314 morfológicos exercem um importante papel na estruturação das interações devido a

315 acoplamento morfológico (Vizentin-Bugoni et al. 2014, Sazatornil et al. 2016), as redes
316 morcego-fruto são mais generalizadas (Munin et al. 2012, Laurindo et al. 2017). Apesar
317 das preferências alimentares (Andrade et al. 2013) é comum morcegos frugívoros
318 compartilharem recursos alimentares, isto porque, as plantas quiroptecóricas não impõem
319 restrições morfológicas ao acesso de diferentes espécies espécies. Munin et al (2012) em
320 seu estudo relata o consumo de *Ficus* por oito espécies de morcegos, sendo cinco
321 frugívoros primários, um frugívoro secundário e dois frugívoros oportunistas.

322 A baixa correlação entre espécies conectoras de módulos e espécies *hubs* do
323 módulo indica a baixa redundância entre os papéis exercidos pelas espécies de morcegos
324 nas redes. Isso sugere que diferentes espécies desempenham os papéis de manter a coesão
325 dentro módulo ou ligar os módulos que compõe a rede. Uma das possíveis implicações
326 dessa complementaridade é importante para manter a robustez da rede no caso de extinção
327 de espécies. Por exemplo, a extinção de uma espécie responsável por conectar diferentes
328 módulos (alto valor de c) pode aumentar a modularidade da rede já que a conexão entre
329 módulos seria comprometida, mas teria um impacto menor na estrutura interna de cada
330 módulo (Donatti et al. 2011). Por outro lado, a extinção de uma espécie responsável por
331 manter a coesão dentro módulo (alto valor de z), pode fazer com que seu módulo seja
332 fragmentado ou perdido, tendo, porém, um impacto menor na estrutura geral da rede
333 (Donatti et al. 2011). Frugívoros primários, principalmente do gênero *Artibeus*, tiveram
334 grande importância para manter a coesão da maioria das redes atuando na ligação de
335 módulos, enquanto frugívoros secundários do gênero *Glossophaga* frequentemente
336 desempenharam o papel de manter a coesão dentro do módulo.

337 A latitude apresentou uma influência significativa na espécies que conectam módulos,
338 Dalsgaard et al. (2017) trabalhando com redes aves-frutos, encontrou uma maior
339 proporção de frugívoros obrigatórios que compartilham uma grande diversidade de

340 frutos, formando redes mais generalizadas na região tropical do que em altas latitudes. É
341 esperado que mudanças na especialização influenciem o papel que as espécies
342 desempenham nas redes, o maior número de frugívoros generalistas na região tropical
343 pode refletir em uma maior riqueza de espécies-chaves, mantendo as redes mais coesas e
344 mais difíceis de serem fragmentadas no caso de perda de espécies (Olesen et al. 2007,
345 Donatti et al. 2011).

346 Em resumo nossos resultados destacam a importância da abundância para definir o papel
347 das espécies de morcegos em redes de dispersão de sementes na região Neotropical. Nós
348 atribuímos a esse resultado o fato de todas as redes apresentarem de duas a três espécies
349 superabundantes que interagem com um maior número de plantas do que as outras
350 espécies registradas na rede. A importância da abundância e dos traços biológicos como
351 determinantes das interações mutualísticas e do papel que as espécies desempenham nas
352 redes varia entre distintos sistemas. Essas diferenças podem ser atribuídas a
353 características específicas do táxon estudado, como por exemplo, a variabilidade
354 interespecífica na morfologia de frutos e nos aparatos bucais de dispersores, que podem
355 gerar um maior ou menor número de restrições, além da distribuição da abundância
356 relativa das espécies. Sendo assim é necessário investigar os determinantes em diferentes
357 táxons e também em regiões distintas.

358

359 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 360 Baker, R. J. et al. 2012. Molecular time scale of diversification of feeding strategy and
361 morphology in New World leaf-nosed bats (Phyllostomidae): a phylogenetic perspective.
362 In *Evolutionary History of Bats: Fossils, Molecules and Morphology* (eds G. F. Gunnell
363 and N. B. Simmons), pp. 385–409. Cambridge University Press, Cambrid
364 Andrade, T. Y. et al. 2013. Hierarchical fruit selection by Neotropical leaf-nosed bats
365 (Chiroptera: Phyllostomidae). - *J. Mammal.* 94: 1094–1101.
- 366 Bascompte, J. and Jordano, P. 2007. Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of
367 Biodiversity. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 567–593.

- 368 Bezerra, E. L. S. et al. 2009. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the
369 smallest of all worlds: Pollination networks of oil-flowers. - *J. Anim. Ecol.* 78: 1096–
370 1101.
- 371 Chamberlain, S. A. and Holland, J. N. 2009. Body size predicts degree in ant-plant mutualistic
372 networks. - *Funct. Ecol.* 23: 196–202.
- 373 Chamberlain, S. A. et al. 2010. Do extrafloral nectar resources, species abundances, and body
374 sizes contribute to the structure of ant–plant mutualistic networks? - *Oecologia* 164:
375 741–750.
- 376 Dalsgaard, B. et al. 2017. Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary
377 specialization in avian plant-frugivore interaction systems. - *Ecography* 40: 1395–1401.
- 378 Domínguez-García, V. and Muñoz, M. A. 2015. Ranking species in mutualistic networks. - *Sci.*
379 *Rep.* 5:8182.
- 380 Donatti, C. I. et al. 2011. Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and
381 underlying mechanisms: Modularity in a seed dispersal network. - *Ecol. Lett.* 14: 773–
382 781.
- 383 Dray, S. and Dufour, A.-B. 2007. The **ade4** Package: Implementing the Duality Diagram for
384 Ecologists. - *J. Stat. Softw.* 22:1-20.
- 385 García-García, J. L. et al. 2014. Ecological Traits of Phyllostomid Bats Associated with
386 Sensitivity to Tropical Forest Fragmentation in Los Chimalapas, Mexico. - *Trop.*
387 *Conserv. Sci.* 7: 457–474.
- 388 Gonzalez, O. and Loiselle, B. A. 2016. Species interactions in an Andean bird–flowering plant
389 network: phenology is more important than abundance or morphology. - *PeerJ* 4: e2789.
- 390 González-Castro, A. et al. 2015. Relative importance of phenotypic trait matching and species'
391 abundances in determining plant–avian seed dispersal interactions in a small insular
392 community. - *AoB PLANTS.* 7.
- 393 Guimerà, R. and Nunes Amaral, L. A. 2005. Functional cartography of complex metabolic
394 networks. - *Nature* 433: 895–900.
- 395 Guimerà, R. et al. 2007. Module identification in bipartite and directed networks. - *Phys. Rev. E*
396 76: 036102.
- 397 Hill, M. O. and Smith, A. J. E. 1976. Principal Component Analysis of Taxonomic Data with
398 Multi-State Discrete Characters. - *Taxon* 25: 249.
- 399 Hothorn, T. et al. 2006. Unbiased Recursive Partitioning: A Conditional Inference Framework. -
400 *J. Comput. Graph. Stat.* 15: 651–674.
- 401 Janitza, S. et al. 2013. An AUC-based permutation variable importance measure for random
402 forests. - *BMC Bioinformatics* 14: 119.
- 403 Laurindo, R. de S. et al. 2017. Effects of biotic and abiotic factors on the temporal dynamic of
404 bat-fruit interactions. - *Acta Oecologica* 83: 38–47.
- 405 Laurindo, R. S. et al. 2018. The effects of habitat loss on bat-fruit networks. - *Biodivers.*
406 *Conserv.* in press.

- 407 Lee, T. M. et al. 2015. Predictors of public climate change awareness and risk perception around
408 the world. - *Nat. Clim. Change* 5: 1014–1020.
- 409 Marinello, M. M. and Bernard, E. 2014. Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative
410 and qualitative analysis with implications for habitat use. - *Can. J. Zool.* 92: 141–147.
- 411 Mello, M. A. R. et al. 2015. Keystone species in seed dispersal networks are mainly determined
412 by dietary specialization. - *Oikos* 124: 1031–1039.
- 413 Munin, R. L. et al. 2012. Food Habits and Dietary Overlap in a Phyllostomid Bat Assemblage in
414 the Pantanal of Brazil. - *Acta Chiropterologica* 14: 195–204.
- 415 Murillo-García, O. and De la vega, M. 2018. Divergence, Convergence and Phenotypic
416 Diversity of Neotropical Frugivorous Bats. - *Diversity* 10: 100.
- 417 Olesen, J. M. et al. 2007. The modularity of pollination networks. - *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104:
418 19891–19896.
- 419 Palacio, R. D. et al. 2016. Generalist Species Have a Central Role In a Highly Diverse Plant-
420 Frugivore Network. - *Biotropica* 48: 349–355.
- 421 Sarmiento, R. et al. 2014. Partitioning of seed dispersal services between birds and bats in a
422 fragment of the Brazilian Atlantic Forest. - *Zool. Curitiba* 31: 245–255.
- 423 Sazatornil, F. D. et al. 2016. Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and
424 the assembly of mutualistic hawkmoth-plant networks (D Stouffer, Ed.). - *J. Anim.*
425 *Ecol.* 85: 1586–1594.
- 426 Schleuning, M. et al. 2014. Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity
427 in weighted seed-dispersal networks (J Gomez, Ed.). - *Ecol. Lett.* 17: 454–463.
- 428 Sebastián-González, E. 2017. Drivers of species' role in avian seed-dispersal mutualistic
429 networks (M Rodriguez-Cabal, Ed.). - *J. Anim. Ecol.* 86: 878–887.
- 430 Tavares, D. C. et al. 2016. Environmental Predictors of Seabird Wrecks in a Tropical Coastal
431 Area (D Hyrenbach, Ed.). - *PLOS ONE* 11: e0168717.
- 432 Vázquez, D. P. et al. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological
433 networks. - *Oikos* 116: 1120–1127.
- 434 Vázquez, D. P. et al. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal
435 mutualistic networks. - *Ecology* 90: 2039–2046.
- 436 Vizentin-Bugoni, J. et al. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden
437 links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. - *Proc. R.*
438 *Soc. B Biol. Sci.* 281: 20132397–20132397.
- 439 Vizentin-Bugoni, J. et al. 2018. Plant-Pollinator Networks in the Tropics: A Review. - In:
440 Dáttilo, W. and Rico-Gray, V. (eds), *Ecological Networks in the Tropics*. Springer
441 International Publishing, pp. 73–91.
- 442 Winfree, R. et al. 2014. Species Abundance, Not Diet Breadth, Drives the Persistence of the
443 Most Linked Pollinators as Plant-Pollinator Networks Disassemble. - *Am. Nat.* 183:
444 600–611.

445 Zuur, A. F. et al. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems:
446 Data exploration. - *Methods Ecol. Evol.* 1: 3–14.

447

448

449

450

451

452

453

454

455

456

457

458

459

460

461

462

463

464

465

466

467

468

469

470

471

472

473

474

475

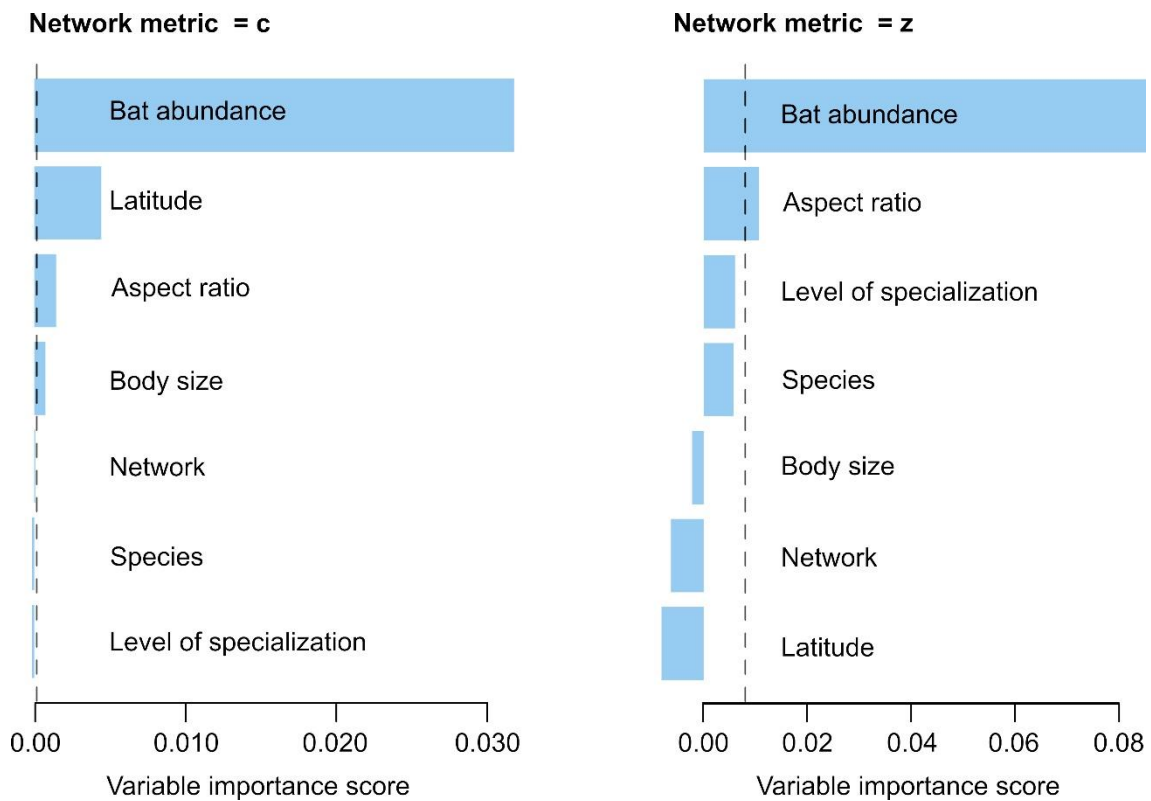
476

477

478

Supplementary material

479 **Figure S1** Figura 2. Ordenação das variáveis segundo sua importância relativa, estimada
 480 pelo método de random forests, para prever as métricas da rede de frutos do morcego
 481 (c e z). As variáveis significativamente importantes são as que cortam a linha tracejada.
 482



483

484

485

486

487

488

489

490

491

492

493

494

495

496

497

498

499

500

501

502

503

504

505

506

507

508

509
510
511
512
513
514

Appendix 1. References of the datasets of bat-fruit networks used in this study.

516

517 Aguiar L, Marinho-Filho J. 2007. Bat frugivory in a remnant of Southeastern Brazilian
518 Atlantic forest. *Acta Chiropterologica*, 9(1), 251-260.

519 Bezerra J.P. 2017 Utilização de recursos alimentares por morcegos fitófagos e influência
520 na dispersão de sementes em um remanescente de floresta estacional semidecidual
521 montana no semiárido brasileiro. UFRPE. Dissertação

522 Faria DM 1996 Uso de recursos alimentares por morcegos filostomídeos fitófagos na
523 Reserva de Santa Genebra, Campinas, São Paulo. Universidade Estadual de
524 Campinas, Campinas.

525 Gomes LAC 2013 Morcegos Phyllostomidae (Mammalia, Chiroptera) em um
526 remanescente de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil: composição de espécies,
527 sazonalidade e frugivoria. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Rio de
528 Janeiro

529 Laurindo RS, Tavares DC, Gregorin R. (2017) Effects of biotic and abiotic factors on the
530 temporal dynamic of bat-fruit interactions. *Acta Oecol.* 83:38–47.
531 <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.06.009>

532 Lopez JE, Vaughan C. 2007 Food niche overlap among neotropical frugivorous bats in
533 Costa Rica. *Rev Biol Trop.* 55:301-13.

534 Lou S, Yurrita CL. 2005. Análisis de nicho alimentario en la comunidad de murciélagos
535 frugívoros de Yaxhá, Petén, Guatemala. *Acta zoológica mexicana*, 21:83-94.

536 Mello RDM, Nobre PH, Manhães MA, Pereira LC. (2014) Frugivory by Phyllostomidae
537 bats in a montane Atlantic Forest, southeastern Minas Gerais, Brazil. *Ecotropica*
538 20:65–73.

539 Munin RL, Fischer E, Gonçalves F. 2012. Food habits and dietary overlap in a
540 phyllostomid bat assemblage in the Pantanal of Brazil. *Acta Chiropterologica*,
541 14:195-204. <https://doi.org/10.3161/150811012X654871>

542 Novoa S, Cadenillas R, Pacheco V. 2011. Dispersión de semillas por murciélagos
543 frugívoros en bosques del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes, Perú.
544 *Mastozoología neotropical*, 18:81-93.

545 Pedro WA. 1992. Estrutura de uma taxocenose de morcegos da Reserva do Panga
546 (Uberlândia, MG), com ênfase nas relações tróficas em Phyllostomidae
547 (Mammalia: Chiroptera). Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
548 Dissertação

549 Preciado-Benítez O, Gómez y Gómez B, Navarrete-Gutiérrez DA, Horváth A. 2015.
550 The use of commercial fruits as attraction agents may increase the seed dispersal

551 by bats to degraded areas in Southern Mexico. *Tropical Conservation Science*,
552 8:301-317. <https://doi.org/10.1177/194008291500800203>

553 Silva ALM. 2007. Comunidades de morcegos na caatinga e brejo de altitude, no
554 Agreste de Pernambuco. Universidade Brasília. Dissertação.

555 Tavares VC et al. (2007) The bat communities (Chiroptera) of the Parque Estadual do Rio
556 Doce, a large remnant of Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Lundiana* 8:35–47.

557 Sarmiento R, Alves-Costa CP, Ayub A, Mello MAR. 2014. Partitioning of seed dispersal
558 services between birds and bats in a fragment of the Brazilian Atlantic Forest.
559 *Zoologia* (Curitiba), 31:245-255. [http://dx.doi.org/10.1590/S1984-](http://dx.doi.org/10.1590/S1984-46702014000300006)
560 [46702014000300006](http://dx.doi.org/10.1590/S1984-46702014000300006)

561

562

563

564

565

566

567

568

569

570

571

572

573

574

575

576

577

578

579

580

581

582

583

584

585

586

587

588 **Appendix 2**

589 Dataset de interação morcego-fruto obtidos no município de Piquete/SP (coordenadas -
590 22.599; -45.221).

	Carollia_perspiciata	Sturnira_lilium	Artibeus_itoratus	Artibeus_fimbriatus	Pygoderma_bilabiatum	Platyrrhinus_lineatus	Platyrrhinus_recifinus	Glossophaga_soricina	Vampyressa_pusilla
Cecropia_glaziovii	0	8.69	15	33.33	33.33	40	0	0	0
Cecropia_pachystachya	0	4.34	25	33.33	0	0	0	0	0
Piper_aduncum	22.72	0	0	0	16.66	0	0	0	0
Piper_umbellatum	27.27	13.04	0	0	0	0	0	40	0
Piper_sp3	13.63	8.69	0	0	0	0	0	0	0
Piper_sp4	4.54	0	0	0	0	0	0	0	0
Solanum_americanum	0	13.04	0	0	0	0	0	0	0
Solanum_sp2	13.63	39.13	25	0	16.66	0	50	0	0
Solanum_sp3	0	4.34	0	0	0	0	0	0	0
Ficus_gomelleira	0	0	5	0	0	20	50	0	100
Vismia_0	4.34	8.69	0	0	0	0	0	0	0
N_Indenticada	0	0	5	33.33	0	20	0	0	0

591

592

593

594

595

596

597

598

599

600

601

602

603

604

605

606 Dataset de interação morcego-fruto obtidos no município de São José dos Campos/SP
 607 (Coordenadas: -23.072; -45.932).

	Artibeus_lituratus	Sturnira_lilium	Carollia_perspicillata	Pygoderma_bilabiatum	Artibeus_planirostris	Glossophaga_soricina	Platyrrhinus_lineatus
piper_sp1	18.18	4.76	41.66	0	0	0	0
Piper_mollicomum	0	0	25	0	0	14.28	0
Piper_gaudichaudianum	0	14.28	8.33	0	0	28.57	0
piper_sp4	0	0	8.33	0	0	0	0
cecropia_glaziovii	27.27	28.57	0	0	75	0	66.66
figus_gomelleira		14.28	0	0	0	0	0
figus_sp2	0	0	0	0	25	0	0
Fabaceae_sp	0	4.76	8.33	0	0	0	0
Solanum_americanum	0	9.52	0	100	0	0	0
Solanum_granulosoleprosum	18.18	23.80	0	0	0	0	0
solanum_sp3	9.09	0	0	0	0	0	0

608

609

610

611

612

613

614

615

616

617

618

619

620
621
622
623
624
625
626
627
628
629
630
631
632
633
634
635

Dataset de interação morcego-fruto obtidos no Parque municipal Trabiju no município de Pindamonhangaba/SP (Coordenadas: -22.841; -45.521).

	<i>Carollia_perspiciata</i>	<i>Artibeus_lituratus</i>	<i>Artibeus_planirostri</i>	<i>Patyrrhinus_lineatus</i>	<i>Glossophaga_soricina</i>	<i>Sturnira_lillium</i>	<i>Phyllostomus_hastatus</i>
Piper_sp1	18.91	0	0	0	0	0	0
Piper_arboreum	32.43	8.33	0	0	0	0	0
Piper_mollicomum	8.1	0	0	0	0	0	0
Piper_sp4	10.81	4.16	0	0	20	0	100
Piper_sp5	8.1	0	28.57	0	0	10	0
Fabaceae_sp	2.7	0	0	0	0	0	0
cecropia_glaziovii	0	20.83	28.57	0	0	0	0
ficus_gomelleira	0	8.33	28.57	0	0	0	0
Ficus_sp2	0	12.5	0	25	0	0	0
Solanum_sp1	5.4	8.33	0	0	0	30	0
Solanum_americanum	0	8.33	0	0	0	30	0
Solanum_granulosoleprosum	0	0	0	0	0	0	0
Solanum_sp4	0	0	0	0	0	0	0
Aracea_sp	0	4.16	0	0	0	0	0
Vismia_sp1	0	4.16	0	0	0	0	0

636

637

638

639

640 Dataset de interação morcego-fruto obtidos na RPPN Renópolis no município de Santo
 641 Antônio do Pinhal/SP, coordenadas: -22.804; -45.625.

	Anoura_geoffroyi	Carollia_perspicillata	Glossophaga_soricina	Platyrrhinus_lineatus	Sturnira_lilium	Artibeus_planirostri
Cecropia_glaziovii	0	0	0	75	6.66	100
Ficus_sp1	0	0	0	25	0	0
Solanum_sp1	0	0	0	0	26.66	0
Solanum_paniculatum	0	12.5	0	0	13.33	0
Piper_aduncum	11.11	12.5	28.57	0	0	0
Piper_mollicomum	0	37.5	28.57	0	13.33	0
Piper_sp3	0	0	0	0	13.33	0
N_identificada	11.11	0	0	0	0	0

642

643

644

645

646

647

648

649

650

651

652

653

654

655

656

657

658
659
660
661
662
663
664
665
666

Appendix 3 – Dados de abundancia relativa, grau de frugivoria, métricas c e z, massa corporal, aspecto da asa, de todas as espécies analisadas. Latitude de cada rede utilizada nas análises.

Espécies	Abundancia	Grau de Frugivoria	c	z	Massa Corporal	Aspecto da Asa	Rede	Latitude
<i>Artibeus lituratus</i>	12.0155	3	0.375	0.707	70	6.253	Aguiar et al. (2007)	- 19.72722222 22222
<i>Artibeus fimbriatus</i>	3.1008	3	0	0	65.5	6.36		- 19.72722222 22222
<i>Artibeus obscurus</i>	3.4884	3	0	0	48	6.44		- 19.72722222 22222
<i>Carollia perspicillata</i>	64.7287	3	0.519	0	16	6.22		- 19.72722222 22222
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	1.9380	3	0	0	24	7.48		- 19.72722222 22222
<i>Sturnira lilium</i>	12.0155	3	0.498	-0.707	22	6.27		- 19.72722222 22222
<i>Vampyressa pusilla</i>	2.7132	3	0.375	0	9	6.11		- 19.72722222 22222
<i>Artibeus lituratus</i>	10.231	3	0.57	0.866	70	6.253	Bezerra (2017)	- 8.247938888 88889
<i>Artibeus fimbriatus</i>	27.233	3	0.612	0.866	65.5	6.36		- 8.247938888 88889
<i>Artibeus planirostris</i>	4.179	3	0.444	-0.866	64	6.4		- 8.247938888 88889

<i>Carollia perspicillata</i>	28.963	3	0.357	0.707	16	6.22	-	8.247938888 88889	
<i>Glossophaga soricina</i>	3.890	2	0.5	-0.577	11	6.47	-	8.247938888 88889	
<i>Phyllostomus discolor</i>	1.585	1	0	-0.577	40	6.93	-	8.247938888 88889	
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	4.467	3	0.444	1.154	24	7.48	-	8.247938888 88889	
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	1.729	3	0.444	-0.866	20	8.08	-	8.247938888 88889	
<i>Sturnira lilium</i>	17.723	3	0.37	-0.707	22	6.27	-	8.247938888 88889	
<i>Artibeus lituratus</i>	52.693	3	0.58	1	70	6.253	Faria (2006)	-22.82222222	
<i>Chiroderma doriae</i>	2.108	3	0	0	34	7.11		-22.82222222	
<i>Carollia perspicillata</i>	8.197	3	0.375	0	16	6.22		-22.82222222	
<i>Glossophaga soricina</i>	3.279	2	0	-1	11	6.47		-22.82222222	
<i>Phyllostomus discolor</i>	2.810	1	0	-0.707	40	6.93		-22.82222222	
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	12.412	3	0.5	0	24	7.48		-22.82222222	
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	6.323	3	0.666	0	22.5	6.3		-22.82222222	
<i>Sturnira lilium</i>	12.178	3	0.718	0.707	22	6.27		-22.82222222	
<i>Artibeus lituratus</i>	57.443	3	0.277	1.154	70	6.253		Gomes (2013)	-22.6
<i>Artibeus fimbriatus</i>	5.663	3	0	-0.577	65.5	6.36			-22.6
<i>Carollia perspicillata</i>	31.553	3	0.296	0	16	6.22	-22.6		
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	3.398	3	0	-0.577	20	8.08	-22.6		
<i>Sturnira lilium</i>	0.162	3	0	0	22	6.27	-22.6		
<i>Vampyressa pusilla</i>	1.780	3	0	0	9	6.11	-22.6		
<i>Artibeus lituratus</i>	32.353	3	0.66	0	70	6.253	Laurindo et al	-	21.40859031 66667

<i>Artibeus fimbriatus</i>	2.731	3	0.5	-0.707	65.5	6.36	-	21.40859031 66667
<i>Chiroderma doriae</i>	0.420	3	0	0	34	7.11	-	21.40859031 66667
<i>Carollia perspicillata</i>	13.025	3	0.277	0	16	6.22	-	21.40859031 66667
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	2.311	3	0.625	0.707	24	7.48	-	21.40859031 66667
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	1.050	3	0	0	20	8.08	-	21.40859031 66667
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	0.630	3	0	-0.707	22.5	6.3	-	21.40859031 66667
<i>Sturnira lilium</i>	47.479	3	0.567	0.707	22	6.27	-	21.40859031 66667
<i>Artibeus lituratus</i>	1.299	3	0.611	-0.577	70	6.253		10.431231
<i>Artibeus jamaicensis</i>	10.390	3	0.666	1.12	64	6.05		10.431231
<i>Chiroderma villosum</i>	1.181	3	0	-0.8	24	6.36		10.431231
<i>Carollia perspicillata</i>	15.939	3	0.437	0.22	16	6.22		10.431231
<i>Carollia castanea</i>	23.967	3	0.185	0.71	13	5.2		10.431231
<i>Carollia sowelli</i>	24.439	3	0.278	1.077	17.5	5.83		10.431231
<i>Dermanura sp</i>	8.264	3	0.639	-0.636				10.431231
<i>Glossophaga commissarisi</i>	9.681	2	0.625	1.154	10.8	5.79		10.431231
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	0.590	2	0	-0.577	8			10.431231
<i>Phylloderma stenops</i>	0.236	1	0	0	48	6.22		10.431231
<i>Uroderma bilobatum</i>	0.826	3	0.444	-0.707	16	6.3		10.431231
<i>Vampyressa pusilla</i>	0.472	3	0.5	-1.371	9	6.11		10.431231
<i>Vampyressa nymphaea</i>	1.181	3	0.64	0.707	7	5.93		10.431231
<i>Platyrrhinus helleri</i>	1.535	3	0	-0.32	17.56	6.46		10.431231

Lopez and Vaughan (2007)

<i>Artibeus lituratus</i>	11.907	3	0.64	0.866	70	6.253	Lou and Yurrita (2005)	17.06944444 44444
<i>Artibeus intermedius</i>	17.531	3	0.693	0.866	65			17.06944444 44444
<i>Artibeus jamaicensis</i>	10.665	3	0.74	0	64	6.05		17.06944444 44444
<i>Chiroderma villosum</i>	0.219	3	0.444	0	24	6.36		17.06944444 44444
<i>Carollia perspicillata</i>	8.254	3	0.18	-0.866	16	6.22		17.06944444 44444
<i>Carollia brevicauda</i>	5.844	3	0.165	0.866	15	6.13		17.06944444 44444
<i>Dermanura</i>	19.576	3	0.402	-0.866				17.06944444 44444
<i>Glossophaga soricina</i>	4.237	2	0.375	-0.866	11	6.47		17.06944444 44444
<i>Platyrrhinus helleri</i>	0.584	3	0.5	-0.866	17.56	6.46		17.06944444 44444
<i>Sturnira lilium</i>	19.284	3	0.277	0.866	22	6.27		17.06944444 44444
<i>Uroderma bilobatum</i>	1.899	3	0.722	0	16	6.3		17.06944444 44444
<i>Artibeus lituratus</i>	8.130	3	0	0	70	6.253	Mello et al. (2014)	-21.7
<i>Artibeus fimbriatus</i>	0.542	3	0	0	65.5	6.36		-21.7
<i>Carollia perspicillata</i>	9.485	3	0.345	0	16	6.22		-21.7
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	11.111	3	0.5	0	24	7.48		-21.7
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	2.168	3	0	0	20	8.08		-21.7
<i>Sturnira lilium</i>	65.583	3	0.625	0	22	6.27		-21.7
<i>Vampyressa pusilla</i>	2.981	3	0	0	9	6.11		-21.7
<i>Artibeus lituratus</i>	3.571	3	0.375	0	70	6.253	Munin et al. (2012)	- 19.56666666 66667
<i>Artibeus jamaicensis</i>	57.563	3	0.693	0.707	64	6.05		- 19.56666666 66667
<i>Carollia perspicillata</i>	1.471	3	0.5	0	16	6.22		- 19.56666666 66667
<i>Glossophaga soricina</i>	10.294	2	0.625	0	11	6.47		- 19.56666666 66667

<i>Lophostoma silvicolum</i>	3.046	1	0.66	0	30	5.28	-	19.566666666666667
<i>Phyllostomus discolor</i>	1.050	1	0	-0.707	40	6.93	-	19.566666666666667
<i>Phyllostomus hastatus</i>	0.840	1	0.5	0	85	7.12	-	19.566666666666667
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	11.029	3	0.611	0	24	7.48	-	19.566666666666667
<i>Sturnira lilium</i>	11.134	3	0.72	0	22	6.27	-	19.566666666666667
<i>Artibeus fraterculus</i>	54.215	3	0.524	1	26		-	4.147777777777778
<i>Artibeus jamaicensis</i>	2.810	3	0.5	0	64	6.05	-	4.147777777777778
<i>Carollia perspicillata</i>	2.314	3	0.571	0	16	6.22	-	4.147777777777778
<i>Carollia brevicauda</i>	8.264	3	0.375	0	15	6.13	-	4.147777777777778
<i>Glossophaga soricina</i>	14.876	2	0.5	-1	11	6.47	-	4.147777777777778
<i>Platyrrhinus matapalensis</i>	0.661	3	0	0	20		-	4.147777777777778
<i>Sturnira luisi</i>	16.860	3	0.42	0	12		-	4.147777777777778
<i>Artibeus lituratus</i>	1.053	3	0	-0.577	70	6.253	-	19.155555555555556
<i>Artibeus planirostris</i>	4.211	3	0	1.154	64	6.4	-	19.155555555555556
<i>Chiroderma doriae</i>	2.105	3	0	-0.577	34	7.11	-	19.155555555555556
<i>Carollia perspicillata</i>	28.947	3	0.448	0.132	16	6.22	-	19.155555555555556

Novoa et al (2011)

Pedro 1992

<i>Glossophaga soricina</i>	11.579	2	0	-1.059	11	6.47	-	19.15555555 55556		
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	25.263	3	0.666	0	24	7.48	-	19.15555555 55556		
<i>Sturnira lilium</i>	26.842	3	0.37	0.927	22	6.27	-	19.15555555 55556		
<i>Artibeus lituratus</i>	2.878	3	0	0	70	6.253	Preciado-Benítez et al. (2015)	16.76166666 66667		
<i>Artibeus jamaicensis</i>	43.453	3	0.775	0	64	6.05		16.76166666 66667		
<i>Artibeus phaeotis</i>	1.439	3	0	0	12.45	5.89		16.76166666 66667		
<i>Artibeus toltecus</i>	24.029	3	0.666	0	15	5.85		16.76166666 66667		
<i>Carollia sowelli</i>	23.309	3	0.65	1.12	17.5	5.83		16.76166666 66667		
<i>Carollia subrufa</i>	0.719	3	0	0	18.2	5.52		16.76166666 66667		
<i>Choeroniscus godmani</i>	0.144	2	0	0	11.3	6.07		16.76166666 66667		
<i>Glossophaga morenoi</i>	2.302	2	0.444	0	10.8	5.97		16.76166666 66667		
<i>Sturnira lilium</i>	0.863	3	0	-0.32	22	6.27		16.76166666 66667		
<i>Sturnira ludovici</i>	0.863	3	0.375	-0.8	20.1	5.97		16.76166666 66667		
<i>Artibeus lituratus</i>	10.2632	3	0.625	0.216	70	6.253		Silva 2007	-	8.204656417 11116
<i>Artibeus fimbriatus</i>	42.3684	3	0.734	0	65.5	6.36			-	8.204656417 11116
<i>Artibeus planirostris</i>	3.5526	3	0.666	-0.783	64	6.4	-		8.204656417 11116	
<i>Carollia perspicillata</i>	15.1316	3	0.656	0	16	6.22	-		8.204656417 11116	
<i>Glossophaga soricina</i>	8.2895	2	0	1.3	11	6.47	-		8.204656417 11116	
<i>Phyllostomus discolor</i>	0.5263	1	0	-0.783	40	6.93	-		8.204656417 11116	

<i>Platyrhynchus lineatus</i>	9.2105	3	0	0	24	7.48	-	8.204656417 11116
<i>Sturnira lilium</i>	10.6579	3	0.617	0	22	6.27	-	8.204656417 11116
<i>Artibeus lituratus</i>	3.412	3	0	0	70	6.253	-	8.145472222 22222
<i>Artibeus fimbriatus</i>	12.580	3	0.444	-1	65.5	6.36	-	8.145472222 22222
<i>Artibeus planirostris</i>	29.638	3	0.666	0	64	6.4	-	8.145472222 22222
<i>Carollia perspicillata</i>	8.102	3	0.561	0	16	6.22	-	8.145472222 22222
<i>Glossophaga soricina</i>	15.565	2	0.56	1.154	11	6.47	-	8.145472222 22222
<i>Lonchophylla mordax</i>	6.397	2	0.5	-0.577	9		-	8.145472222 22222
<i>Platyrhynchus lineatus</i>	19.190	3	0.5	1	24	7.48	-	8.145472222 22222
<i>Sturnira lilium</i>	1.066	3	0	0	22	6.27	-	8.145472222 22222
<i>Trachops cirrhosus</i>	4.051	1	0	-0.577	35	5.83	-	8.145472222 22222
<i>Artibeus lituratus</i>	24.706	3	0.56	1.154	70	6.253	-	19.48333333 33333
<i>Artibeus fimbriatus</i>	9.412	3	0.5	-0.577	65.5	6.36	-	19.48333333 33333
<i>Chiroderma doriae</i>	1.176	3	0	0	34	7.11	-	19.48333333 33333
<i>Carollia perspicillata</i>	37.647	3	0	0.707	16	6.22	-	19.48333333 33333
<i>Platyrhynchus lineatus</i>	10.588	3	0	-0.577	24	7.48	-	19.48333333 33333

Silva 2007

Tavares et al. (2007)

<i>Platyrhinus recifinus</i>	4.706	3	0	0	20	8.08	-	19.48333333 33333
<i>Sturnira lilium</i>	11.765	3	0	-0.707	22	6.27	-	19.48333333 33333
<i>Carollia perspicillata</i>	25.625	3	0.444	0.701	16	6.22	-	22.59999232 70988
<i>Sturnira lilium</i>	32.5	3	0.625	0	22	6.27	-	22.59999232 70988
<i>Artibeus lituratus</i>	15	3	0.56	0.783	70	6.253	-	22.59999232 70988
<i>Artibeus fimbriatus</i>	5	3	0	0.783	65.5	6.36	-	22.59999232 70988
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	3.125	3	0.666	-1.305	22.5	6.3	-	22.59999232 70988
<i>Platyrhinus lineatus</i>	1.875	3	0.444	-0.261	24	7.48	-	22.59999232 70988
<i>Platyrhinus recifinus</i>	3.75	3	0.5	0	20	8.08	-	22.59999232 70988
<i>Glossophaga soricina</i>	10.625	2	0	-0.707	11	6.47	-	22.59999232 70988
<i>Vampyressa pusilla</i>	2.5	3	0	0	9	6.11	-	22.59999232 70988
<i>Anoura geoffroyi</i>	10	2	0	0	15	6.5	-	22.80460931 84388
<i>Carollia perspicillata</i>	19	3	0.444	0	16	6.22	-	22.80460931 84388
<i>Glossophaga soricina</i>	3	2	0	0	11	6.47	-	22.80460931 84388
<i>Platyrhinus lineatus</i>	3	3	0	0.707	24	7.48	-	22.80460931 84388
<i>Sturnira lilium</i>	53	3	0.56	0	22	6.27	-	22.80460931 84388

Piquete/SP (dados primários)

São Antônio do Pinhal/SP (dados primários)

<i>Artibeus planirostris</i>	12	3	0	-0.707	64	6.4	-	22.80460931 84388	
<i>Artibeus lituratus</i>	22.22222222	3	0.56	0.707	70	6.253	-	23.07222922 7528	
<i>Sturnira lilium</i>	42.59259259	3	0.722	-0.707	22	6.27	-	23.07222922 7528	
<i>Carollia perspicillata</i>	11.11111111	3	0.32	0.707	16	6.22	-	23.07222922 7528	
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	3.703703704	3	0	0	22.5	6.3	-	23.07222922 7528	
<i>Artibeus planirostris</i>	7.407407407	3	0	0.707	64	6.4	-	23.07222922 7528	
<i>Glossophaga soricina</i>	7.407407407	2	0	-0.707	11	6.47	-	23.07222922 7528	
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	5.555555556	3	0	-0.707	24	7.48	-	23.07222922 7528	
<i>Carollia perspicillata</i>	64.28571429	3	0.612	0	16	6.22	-	22.84155017 44786	
<i>Artibeus lituratus</i>	10.71428571	3	0.716	0.707	70	6.253	-	22.84155017 44786	
<i>Artibeus planirostris</i>	3.571428571	3	0	-0.707	64	6.4	-	22.84155017 44786	
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	4.464285714	3	0	0	24	7.48	-	22.84155017 44786	
<i>Glossophaga soricina</i>	1.785714286	2	0	0	11	6.47	-	22.84155017 44786	
<i>Sturnira lilium</i>	14.28571429	3	0.444	0	22	6.27	-	22.84155017 44786	
<i>Phyllostomus hastatus</i>	0.892857143	1	0	0	85	7.12	-	22.84155017 44786	
<i>Carollia perspicillata</i>	75.37473233	3	0.475	1.154	16	6.22	Sarmento et al	-	9.090564727 7832

<i>Rhinophylla_p umilio</i>	3.74732334	3	0.244	1.154	9.5	6.2	- 9.090564727 7832
<i>Artibeus fimbriatus</i>	3.319057816	3	0.375	1.154	65.5	6.36	- 9.090564727 7832
<i>Artibeus lituratus</i>	2.569593148	3	0.5	-0.577	70	6.253	- 9.090564727 7832
<i>Artibeus cinereus</i>	5.032119914	3	0.666	0	17	6.19	- 9.090564727 7832
<i>Trachops cirrhosus</i>	1.605995717	1	0.666	-0.577	35	5.83	- 9.090564727 7832
<i>Artibeus planirostris</i>	1.605995717	3	0	-0.577	64	6.4	- 9.090564727 7832
<i>Artibeus obscurus</i>	1.82012848	3	0.5	0	48	6.44	- 9.090564727 7832
<i>Glossophaga soricina</i>	1.284796574	2	0.5	-0.577	11	6.47	- 9.090564727 7832
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	0.749464668	3	0	-0.577	24	7.48	- 9.090564727 7832
<i>Trinycteris nicefori</i>	0.535331906	1	0	-0.577	8.2	5.94	- 9.090564727 7832
<i>Phyllostomus elongatus</i>	2.355460385	1	0	0	42	6.6	- 9.090564727 7832

667

668

669

670

671

672

673

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Essa tese teve como objetivo central o estudo dos padrões e processos que determinam as interações morcego-frutos na região tropical. No capítulo 1 demonstrou-se que a estrutura das redes morcego-fruto na Floresta Atlântica do Sudeste brasileiro se mantém similar tanto em ambientes preservados (acima de 1000ha) como em fragmentos florestais menores (menos que 500ha). As redes apresentam uma estrutura aninhada, modular e com alta especialização complementar em ambos os ambientes. Atribui-se a esse resultado a presença de um núcleo generalista formado por poucas espécies de plantas e morcegos que estão presentes nos dois ambientes e contribuem para manutenção do padrão estrutural da rede. Contudo destaca-se os efeitos negativos da perda de habitat nas interações morcego-fruto, como por exemplo, a dieta mais restrita de morcegos em ambientes fragmentados, consequentemente, uma menor riqueza de sementes são dispersas nesses ambientes, o que a médio e longo prazo pode resultar em impactos negativos na dinâmica florestal e no funcionamento do ecossistema.

No capítulo 2 analisou-se 20 redes de interação morcego-fruto da região tropical, com o objetivo de avaliar a importância de traços ecomorfológicos e da abundância das espécies como determinantes do papel que cada espécie desempenha na rede. Demonstrou-se que a abundância das espécies é o principal determinante do papel funcional das espécies nas redes morcego-fruto. Sendo o fator mais importante tanto para as espécies que atuam como conectoras de diferentes módulos da rede, como espécies que atuam como conectoras dentro do seu módulo. Atribuiu-se a esse resultado o fato de todas as redes morcego-fruto apresentarem de duas a três espécies frugívoras primárias ou secundárias superabundantes, e destaca-se a menor variabilidade dos traços morfológicos dos morcegos filostomídeos em comparação com outros táxons, como aves frugívoras e nectarívoras. A menor variabilidade dos traços morfológicos podem diminuir a ocorrência de interações proibidas devido a incompatibilidade morfológica, tornando traços morfológicos menos influentes sobre as interações neste sistema. Esta explicação é coerente com a hipótese do *neutral-niche continuum model* que prevê elevada importância relativa das abundâncias em sistemas nos quais a diversidade funcional é reduzida contudo essa hipótese ainda carece de testes empíricos.

Por fim os resultados aumentam o conhecimento sobre como estão organizadas as redes de interações morcego-fruto e como esse sistema responde a perda de habitat, além de demonstrar a importância da abundância das espécies para manter a organização da rede.