



THAIS STEFANSKI CHAVES

**PADRÕES DE ATIVIDADE DE MORCEGOS INSETÍVOROS AÉREOS NO LIMITE
SUL DA MATA ATLÂNTICA: INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS METEOROLÓGICAS
E DO HABITAT**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de Concentração: Biodiversidade
Orientador: Maria João Ramos Pereira
Coorientador: Gabriel Selbach Hofmann

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

PORTO ALEGRE

2017

**PADRÕES DE ATIVIDADE DE MORCEGOS INSETÍVOROS AÉREOS NO LIMITE
SUL DA MATA ATLÂNTICA: INFLUÊNCIA DE VARIÁVEIS METEOROLÓGICAS
E DO HABITAT**

THAIS STEFANSKI CHAVES

Aprovada em ____ de _____ de _____.

Prof^ª. Dr^ª. Ludmilla M.S. Aguiar (Programa de Pós-Graduação em Zoologia – UnB)

Prof^ª. Dr^ª. Sandra Maria Hartz (Programa de Pós-Graduação em Ecologia – UFRGS)

Prof^ª. Dr^ª. Laura Verrastro (Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal – UFRGS)

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço imensamente ao Paulo Bobrowiec, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, pelo empréstimo dos gravadores que me acompanharam no campo durante alguns meses e possibilitaram que este trabalho pudesse acontecer. Muito obrigada!

Agradeço também a toda a equipe do ICMBio dos Parques Nacionais dos Aparados da Serra e Serra Geral, que deram todo o apoio logístico e incondicional para viabilizar esta pesquisa. Mais do que isso, muito obrigada por fazerem os momentos de trabalho se tornarem sempre muito divertidos (e às vezes inusitados), fazendo com que os campos fossem o momento mais esperado do mês! Obrigada também aos guias locais de Praia Grande, que me conduziram pelos caminhos mais lindos que já vi, entre os monumentais cânions do Itaimbezinho, que vistos de baixo se tornavam ainda mais gigantes (e frios). Muito obrigada a todos pela experiência e conhecimento que compartilharam comigo.

Adri, minha morceguita companheira, não tenho palavras pra agradecer tudo o que aprendi contigo, tanto sobre os morcegos quanto sobre a vida! Muito obrigada pela paciência (em primeiro lugar), pela companhia nos campos e pela parceria até debaixo da água congelante do Rio do Boi em pleno junho! E obrigada por cada sorriso que eu consegui arrancar de ti, não que fosse muito difícil, mas me fazia muito bem!

Danizinha e Lana, as duas outras componentes do meu “quartito” fantástico! Muito obrigada pela amizade nesses dois anos, pela companhia nos campos também e pelas incontáveis risadas de perder o fôlego, que fizeram esses anos passarem voando que nem um morceguinho de áreas abertas... Bem rápido!

Cíntia, querida! Entrou na minha vida no momento certo... Obrigada pela ajuda com a parte cansativa de transformar planilhas intermináveis nos dados que compuseram este trabalho. E sempre com muita delicadeza e carinho, muito obrigada!

À minha família, pai, mãe e Thayane, a quem dedico este trabalho e ao Marcelo, agradeço infinitamente pelo apoio nos momentos difíceis, vocês foram as minhas raízes, que me mantiveram em pé e forte. Amo vocês!! (Mãe, agora sim está pronto!)

E um agradecimento muito especial aos meus orientadores, Maria João e Gabriel, pela orientação e o por acreditaram em mim mais do que eu mesma em alguns momentos. Muito obrigada por me apresentarem esses assuntos que hoje me cativam, obrigada por tudo o que vocês me ensinaram e que fizeram por mim, me incentivando em todos e principalmente nos últimos meses. Não tenho palavras para agradecer o quanto me fizeram crescer tanto profissionalmente, quanto pessoalmente.

A todo o pessoal do BiMa Lab, agradeço pela companhia, pelos chimas e cafés e por tornarem muito agradáveis os meus momentos no mestrado!

E por último, mas não menos importante, muito obrigada ao PPG Biologia Animal e a UFRGS pela estrutura proporcionada para a realização do meu trabalho e ao CNPq pela bolsa que me foi concedida.

Muito obrigada a todos!!!

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	6
LISTA DE TABELAS	8
RESUMO	9
Abstract	11
INTRODUÇÃO	13
Objetivos	22
METODOLOGIA	23
Área de estudo.....	23
Coleta de dados de atividade de morcegos.....	25
Coleta de dados meteorológicos.....	25
Análise dos dados.....	26
RESULTADOS.....	31
<i>Diversidade e atividade de morcegos</i>	31
<i>Padrões de atividade: guildas</i>	32
<i>Padrões de atividade: tamanhos corporais</i>	38
<i>Relação dos índices de atividade com clima e paisagem</i>	41
DISCUSSÃO.....	42
<i>Padrões de atividade: guildas</i>	42
<i>Padrões de atividade: tamanhos corporais</i>	45
CONCLUSÃO	46
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	48
ANEXOS.....	58

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Representação esquemática da zona termoneutra endotérmica. Adaptado de Pough et al. (2003). 15
- Figura 2: Classificação do habitat de forrageio de morcegos de acordo com o uso do espaço: aberto, borda ou fechado. Adaptado de Denzinger e Schnitzler (2013). 18
- Figura 3: Exemplos de espectrogramas de chamados de ecolocalização (esquerda) e tipos de asas (direita) de morcegos de A) espaço aberto (*Cynomops sp.*); B) borda (*Myotis sp.*); e C) espaço fechado (*Thyroptera sp.*). No espectrograma o eixo das abscissas corresponde ao tempo, a escala temporal não é equivalente entre as figuras A, B e C. 20
- Figura 4: Localização da área de estudo, nos Parques Nacionais de Aparados da Serra e Serra Geral. Os pontos de amostragem do planalto se situam nos arredores dos cânions Itaimbezinho e Fortaleza (entre 921 e 1027 metros de altitude) e os pontos de amostragem da parte baixa se situam no interior do cânion Itaimbezinho (entre 120 e 346 metros de altitude). Apenas um ponto foi amostrado fora dos limites dos Parques. 26
- Figura 5: Sonograma mostrando uma passagem completa (navegação + aproximação da presa) e um chamado de alimentação (chamado terminal, quando a presa é capturada). No eixo horizontal o tempo em segundos, e no eixo vertical frequência em kHz. À esquerda o espectro de potência: (frequência em kHz x energia em V) e acima o oscilograma (tempo em s x energia em V). 28
- Figura 6: Atividade (a) e Atividade alimentar (b) de morcegos pequenos (MP), morcegos grandes (MG), morcegos forrageadores de borda (MB) e morcegos forrageadores de espaço aberto (MA) em cada tipo de ambiente (campo/floresta) na parte alta (entre 921 e 1027 metros de altitude) e na parte baixa (entre 120 e 346 metros de altitude) da área de estudo. N= número absoluto de passagens (a) e de chamados de alimentação (b). 34
- Figura 7: Padrões de atividade de morcegos forrageadores de borda (A=passagens, B=chamados de alimentação) e morcegos forrageadores de espaço aberto (C=passagens e D=chamados de alimentação). A área das barras representa a proporção de passagens e chamados de alimentação registrados durante a noite. As cores das barras representam a proporção de atividade e de atividade

alimentar em cada classe térmica. A proporção é expressa pelos valores de cada círculo interno. O vetor de cada gráfico representa a média circular do horário de atividade e o intervalo de confiança (95%) em cada situação. N: número registros de passagens ou chamados de alimentação. Vetor médio e desvio circular padrão são apresentados abaixo de cada gráfico..... 36

Figura 8: Proporção de tempo em que cada classe de temperatura (A, B, C D) e de umidade relativa do ar (E, F, G, H) estiveram disponíveis (barras pretas) e a proporção de passagens (A, C, E, G) e chamados de alimentação (B, D, F, H) registrados para morcegos forrageadores de bordas (MB), morcegos forrageadores de espaço aberto (MA), morcegos pequenos (MP) e morcegos grandes (MG). 37

Figura 9: Padrões de atividade de morcegos pequenos (A=passagens, B=chamados de alimentação) e morcegos grandes (C=passagens e D=chamados de alimentação). A área das barras representa a proporção de passagens e chamados de alimentação registrados durante a noite. As cores das barras representam a proporção de atividade e de atividade alimentar em cada classe térmica. A proporção é expressa pelos valores de cada círculo interno. O vetor de cada gráfico representa a média circular do horário de atividade e o intervalo de confiança (95%) em cada situação. N: número registros de passagens ou chamados de alimentação. Vetor médio e desvio circular padrão são apresentados abaixo de cada gráfico. 39

Figura 10: Tendência da redução da atividade dos morcegos com diferentes tamanhos corporais em função das temperaturas mínimas registradas na área de estudo, com base nos registros de passagens de morcegos pequenos (MP) e morcegos grandes (MG). Linhas verticais: ótimos de atividade. Flechas indicam a temperatura estimada a limitar a atividade de morcegos grandes e pequenos..... 40

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1: Lista de gêneros detectados na área de estudo, com indicação dos gêneros que foram utilizados nas análises de atividade por tamanho e guilda. Atividade absoluta por gênero (número total de passagens e chamados de alimentação). 32
- Tabela 2: Resultados dos testes U^2 Watson contrastando a atividade (PA = passagens) e a atividade alimentar (CA = chamados de alimentação) de morcegos forrageadores de espaço aberto (Aberto) com morcegos forrageadores de borda (Borda) e de morcegos grandes e pequenos entre 18h e 06h. Parte superior da matriz contém valores de probabilidades, enquanto a parte inferior apresenta os respectivos escores dos testes..... 35
- Tabela 3: Resumo dos modelos lineares generalizados melhores ranqueados e modelos selecionados (em cinza, $\Delta AIC < 2$) para explicar a atividade de morcegos. Variáveis preditoras: Tmin=temperatura mínima; Tmin2=temperatura mínima ao quadrado; Umid=umidade média; Umid2=umidade média ao quadrado; alt=altitude categórica (alto ou baixo); f_cat=paisagem categórica (floresta ou campo)..... 41

RESUMO

Os padrões de atividade de muitas espécies de morcegos têm sido frequentemente associados à disponibilidade de alimento, à estrutura da vegetação e ao clima. Usualmente há maior atividade em áreas com maior disponibilidade de recursos alimentares e em ambientes que permitem maior facilidade de deslocamento. Em geral, a atividade de morcegos reduz em períodos com temperaturas extremas, sabendo-se que a redução da atividade de morcegos durante períodos frios está relacionada tanto com questões fisiológicas associadas ao balanço entre produção e perda de calor, quanto com ciclos reprodutivos das espécies. Sendo assim, o objetivo geral deste trabalho é avaliar a influência de variáveis meteorológicas e do habitat sobre os padrões de atividade de morcegos em uma região de clima temperado do Brasil. A avaliação da atividade dos morcegos foi realizada entre janeiro e maio de 2016, por meio de monitoramento acústico. Para relacionar a atividade dos morcegos com as condições meteorológicas locais, sensores de temperatura e umidade conectados a *data loggers* foram instalados perto de cada detector de ultrassom. O número de passagens de morcegos e o número de chamados de alimentação foram comparados entre guildas de uso do espaço – morcegos forrageadores de áreas abertas e morcegos forrageadores de bordas – e entre tamanhos – morcegos pequenos (entre 4g e 8g) e morcegos grandes (entre 30g e 35g). O local onde se registrou maior atividade de morcegos foi uma área aberta em meio a um contínuo de Floresta Ombrófila Densa, localizado em baixa altitude e maiores níveis de atividade de alimentação foram registrados em locais próximos a fontes de água. O padrão de atividade diferiu significativamente entre as guildas: morcegos forrageadores de espaço aberto apresentaram os maiores níveis de atividade concentrados nas primeiras horas da noite e em temperaturas entre 12°C e 16°C, enquanto os forrageadores de borda mantiveram atividade razoavelmente constante ao longo da noite e entre 16°C e 20°C. Um possível aumento da densidade de insetos em estratos altos ao anoitecer pode otimizar o sucesso de captura dos forrageadores de espaços abertos de tal forma que possibilitaria a concentração da atividade neste período. O padrão de atividade de morcegos grandes e pequenos também diferiu significativamente: a atividade de morcegos grandes ocorreu em temperaturas mais baixas do que a de morcegos pequenos. Como esperado, a temperatura de atividade de morcegos

grandes foi mais baixa do que a de morcegos pequenos. Estimou-se, que a temperatura que limita a atividade de morcegos grandes é mais baixa do que a temperatura que limita a atividade dos morcegos pequenos. Isto é uma consequência esperada em razão da maior inércia térmica de animais de maior tamanho corporal, desse modo a temperatura crítica mínima dos morcegos grandes deve ser sempre menor do que a dos morcegos pequenos. A temperatura e o habitat parecem explicar os padrões de atividade tanto de morcegos forrageadores de espaço aberto e de borda, quanto de diferentes tamanhos corporais em um clima temperado mesotérmico no Brasil.

Palavras chave: Atividade, Bioclimatologia, Chiroptera, Endotermia, Temperatura, Umidade

ABSTRACT

The activity patterns of many bat species have often been associated with food availability, vegetation structure and climate. There is usually more activity in areas with higher availability of food resources, and in landscapes that allow greater ease of commuting. The activity is generally reduced in periods with more extreme temperatures, and it is known that the reduction of bat activity during cold periods is related both to physiological issues associated to the balance between production and heat loss, and to the reproductive cycles of the species'. Therefore, the general objective of this work is to evaluate the influence of meteorological and habitat variables on the pattern of bat activity in a temperate region of Brazil. The evaluation of bat activity was carried out between January and May 2016, through acoustic monitoring. To relate bat activity to local weather conditions, temperature and humidity sensors connected to data loggers were installed near each ultrasound detector. The number of bat passes and the number of feeding buzzes were compared between guilds of space use – open and edge foragers bats – and between different body sizes – small bats (between 4g and 8g) and large bats (between 30g and 35g). The area where the largest bat activity was recorded was a continuous area of Dense Ombrophylous Forest, located at low altitude, and the highest feeding activity was recorded in sites near water sources. The activity pattern differed significantly among guilds: open-space foraging bats registered the highest activity levels concentrated in the early hours of the night and were active at lower temperatures, while edge-space foragers maintained activity reasonably constant throughout the night, though focusing their activity at higher temperatures. A possible increase in insect density in high strata at dusk can optimize the success of capture of open space foragers in such a way that would allow the concentration of activity in this period. The pattern of activity of large and small bats also differed significantly: large bats were more frequently recorded at lower temperatures than small bats. As expected, the activity of large bats occurred at lower temperatures than that of small bats. It was estimated that the limiting temperature to the activity of the large bats is lower than that to small bats. This is an expected consequence because of the greater thermal inertia of animals of larger body size, thus the minimum critical temperature of large bats should always be smaller than that of small bats. Temperature and

habitat seem to explain the activity patterns of both foraging bats of open space and border, and of different body sizes in a temperate mesothermic climate in Brazil.

Key-words: Activity, Bioclimatology, Chiroptera, Endothermia, Temperature, Humidity

INTRODUÇÃO

A temperatura ambiental é um fator determinante na existência dos animais endotérmicos – mamíferos e aves – os quais mantêm a temperatura corporal constantemente elevada por meio de ajustes de produção e perda de calor (Pough et al. 2003). A característica que permite aos mamíferos manterem uma atividade autossustentável por longos períodos de tempo é o metabolismo aeróbio, que é essencialmente mantido pela alimentação e que permite conservar a temperatura corporal estável (Pough et al. 2003). O processo que controla a temperatura dos organismos endotérmicos é a termorregulação de modo que a energia térmica é obtida por processos metabólicos (Silva e Maia 2013) como a produção de calor derivada da taxa metabólica em repouso, a síntese de moléculas e proteínas a partir da ingestão de alimentos e da atividade muscular (Pough et al. 2003). Desta forma, enquanto há alimento disponível em abundância, os endotérmicos são muito eficientes em processar a energia e nutrientes dos alimentos para investir em termorregulação, crescimento e reprodução (Pough et al. 2003; Zubaid et al. 2006; Kronfeld-Schor e Dayan 2013).

A estabilidade térmica corporal interna confere grandes benefícios aos endotérmicos, os quais têm capacidade de ocupar regiões com as temperaturas mais extremas (entre -40°C e 70°C), mantendo suas funções enzimáticas totalmente operantes, tendo a capacidade de resistir ao congelamento e se tornando independentes da atividade exclusivamente diurna (Crompton et al. 1978; Bennett e Ruben 1979; Pough et al. 2003). Contudo, esses benefícios apresentam um custo energético elevado aos endotérmicos, que necessitam de até dez vezes mais energia do que os ectotérmicos para manterem sua temperatura interna constante (Bennett e Ruben 1979; Pough et al. 2003). Endotérmicos dependem ainda de adaptações fisiológicas e mecanismos de termorregulação que variam de acordo com a espécie, a

quantidade de isolamento térmico e o tamanho corporal, em cada ambiente (Pough et al. 2003).

De maneira geral, animais endotérmicos pequenos requerem maior dispêndio energético para manter sua temperatura corporal elevada e estável, pois a perda de calor se dá através de trocas da superfície corporal com o ambiente, enquanto a produção de calor depende fundamentalmente da massa interna de órgãos e músculos (Pough et al. 2003; Willmer et al. 2009). Assim, os grandes endotérmicos apresentam uma menor razão superfície/massa corporal em comparação com os pequenos, o que reduz a exposição à perda de calor e, em paralelo, aumenta a capacidade de produzi-lo (Kunz e Fenton 2003; Pough et al. 2003). Desta maneira, os grandes endotérmicos possuem uma maior inércia térmica (propriedade associada ao tamanho do corpo) em relação aos pequenos, podendo ser considerados organismos mais eficientes na conservação do calor interno, especialmente quando submetidos a baixas temperaturas ambientais (Willmer et al. 2005; Cain et al. 2006). À medida que o tamanho corporal diminui a taxa de perda de calor e a taxa metabólica aumentam, de modo que as necessidades alimentares específicas proporcionais ao tamanho também são maiores, ou seja, a taxa metabólica basal por unidade de massa corporal dos animais menores é exponencialmente superior à de animais maiores (McNab 1988; Zubaid et al. 2006). Dessa forma, mesmo uma pequena variação na temperatura ambiente pode representar um grande desafio para animais pequenos (Zubaid et al. 2006).

Existe uma faixa de temperatura ambiente na qual os mamíferos regulam a sua temperatura corporal sem mudanças na produção metabólica de calor, ou na perda de calor por evaporação, mantendo um metabolismo de repouso em um ambiente térmico ótimo – a zona termoneutra (Eagan et al. 2001; Pough et al. 2003; Silva e Maia 2013) (Figura 1). Nessa faixa,

os animais podem ajustar seu ganho ou perda de calor através de ajustes comportamentais (aumento ou redução da atividade; comportamentos mais gregários levando a mudanças microclimáticas), mudanças posturais (como encolher-se ou esticar-se), ou por adaptações fisiológicas como, por exemplo, a circulação em contracorrente presente nos mamíferos em que há troca de calor do sangue arterial para o sangue venoso, reduzindo assim a perda de calor pelas extremidades (Pough et al. 2003; Willmer et al. 2005; Feldhamer, G. et al. 2007).

Para além da zona termoneutra, encontram-se as temperaturas críticas (Figura 1), abaixo ou acima das quais os animais precisam necessariamente ativar mecanismos metabólicos e/ou fisiológicos – com conseqüente aumento do gasto energético e uso das reservas de água – para produção ou dissipação de calor, visando à manutenção temperatura interna (Pough et al. 2003). Desta forma, o balanço entre aquisição de alimento e gasto energético é crucial para atividade, comportamento e fisiologia de todas as espécies animais (Zubaid et al. 2006; Kronfeld-Schor e Dayan 2013).

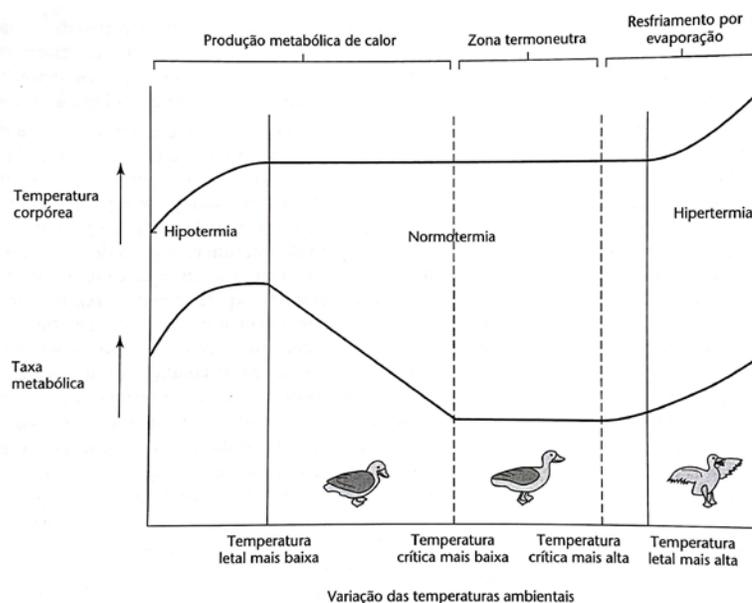


Figura 1: Representação esquemática da zona termoneutra endotérmica. Adaptado de Pough et al. (2003).

Os morcegos (Chiroptera) são uma ordem altamente diversa entre os mamíferos, apresentando o maior número de espécies (cerca de 1300 atualmente descritas) logo após Rodentia (com cerca de 2300 espécies atualmente descritas) (Nowak e Paradiso 1983; Emmons e Feer 1997; Eisenberg e Redford 1999; Wilson e Reeder 2005). A capacidade de voo batido, única entre os mamíferos, é provavelmente uma das razões principais pela sua ampla distribuição por todo o planeta, abrangendo todos os continentes (exceto as regiões polares e algumas ilhas isoladas) e os mais diversos tipos de habitats.

Morcegos participam de importantes processos ecológicos como polinização, dispersão de sementes e realizam um grande número de serviços ecossistêmicos (Constantine 1970; Simmons 2005; Jones et al. 2009; Boyles et al. 2011; Kunz et al. 2011). Com efeito, Chiroptera apresenta a maior diversidade alimentar entre os mamíferos, com uma dieta que inclui insetos, frutas, néctar, sangue e pequenos vertebrados como peixes, anfíbios, roedores e até mesmo outros morcegos (Norberg e Rayner 1987; Patterson et al. 2003). Assim, os morcegos se constituem em importantes controladores de pragas agrícolas, dispersores de sementes e polinizadores (Jones et al. 2009; Boyles et al. 2011; Kunz et al. 2011; Ghanem e Voigt 2012; Maine e Boyles 2015; Voigt e Kingston 2015). Morcegos insetívoros caçam milhões de insetos por ano, alguns dos quais são importantes pragas agrícolas, estimando-se que contribuam com serviços ecossistêmicos na casa dos bilhões de dólares só na América do Norte (Boyles et al. 2011; Maine e Boyles 2015). Ao dispersarem sementes, inclusive de várias espécies de plantas com interesse econômico como a palmeira-juçara (fonte do palmito e açaí da Mata Atlântica), o agave-azul (usada na base de fabricação de tequila), café, figueiras, diversas frutas comestíveis, plantas ornamentais, entre muitas outras, atuam

intensamente na regeneração florestal (Kunz et al. 2011). Os morcegos também são potencial fonte de dispersão de nutrientes, pois suas fezes (guano) são ricas em nitrogênio.

O Brasil é um dos países com maior riqueza de morcegos do mundo (Bernard et al. 2011; Solari et al. 2013; Ramirez-Chaves e Suárez-Castro 2014), sendo atualmente conhecidas 180 espécies para o país, distribuídas em nove famílias (Reis et al. 2017): Emballonuridae, Phyllostomidae, Mormoopidae, Noctilionidae, Furipteridae, Thyropteridae, Natalidae, Molossidae e Vespertilionidae. Paglia et al. (2012) sugerem que aproximadamente 25% da fauna de mamíferos brasileiros é composta por morcegos, embora com a ampliação dos levantamentos e pesquisa, além de novas revisões taxonômicas é provável que esta proporção aumente.

Aproximadamente 70% das espécies de quirópteros tem hábito insetívoro, entre eles aqueles que capturam as presas em pleno voo – podendo usar a asa ou o uropatágio (membrana da cauda); estes morcegos são chamados de insetívoros aéreos (Norberg e Rayner 1987). A abundância de insetos, a habilidade de detectar e capturar presas e o tipo de ecolocalização são fatores importantes na atividade de morcegos insetívoros (Aldridge e Rautenbach 1987). Esses fatores estão diretamente ligados com os diferentes usos do espaço de forrageamento, que por sua vez dependem de características ecomorfológicas dos morcegos (Aldridge e Rautenbach 1987; Norberg e Rayner 1987; Fenton 1990; Kalko 1995). Quando morcegos compartilham os mesmos recursos, e possuem as mesmas adaptações morfológicas e de ecolocalização, considera-se que pertencem à mesma guilda ou ao mesmo grupo funcional (ver Denzinger e Schnitzler 2013 para uma revisão).

Adaptações na morfologia da asa causam limitações mecânicas que levam o indivíduo a forragear em um ambiente ótimo com menor tempo e gasto de energia e maior sucesso de

captura em cada tipo de ambiente (Aldridge e Rautenbach 1987; Norberg e Rayner 1987). A morfologia da asa e o tipo de ecolocalização são parte do mesmo complexo adaptativo, e por essa razão os diferentes tipos de estratégia partilham características comuns na forma da asa e no tipo de pulsos de ecolocalização (Aldridge e Rautenbach 1987).

De maneira geral, os morcegos insetívoros podem ser classificados em três estratégias principais (Figura 2): (i) forrageadores de espaço aberto (*open-space foragers*), (ii) forrageadores de borda (*edge-space foragers*) e (iii) forrageadores de espaço fechado (*cluttered* ou *narrow-space foragers*) (Aldridge e Rautenbach 1987; Norberg e Rayner 1987; Fenton 1990; Kalko 1995; Denzinger e Schnitzler 2013).

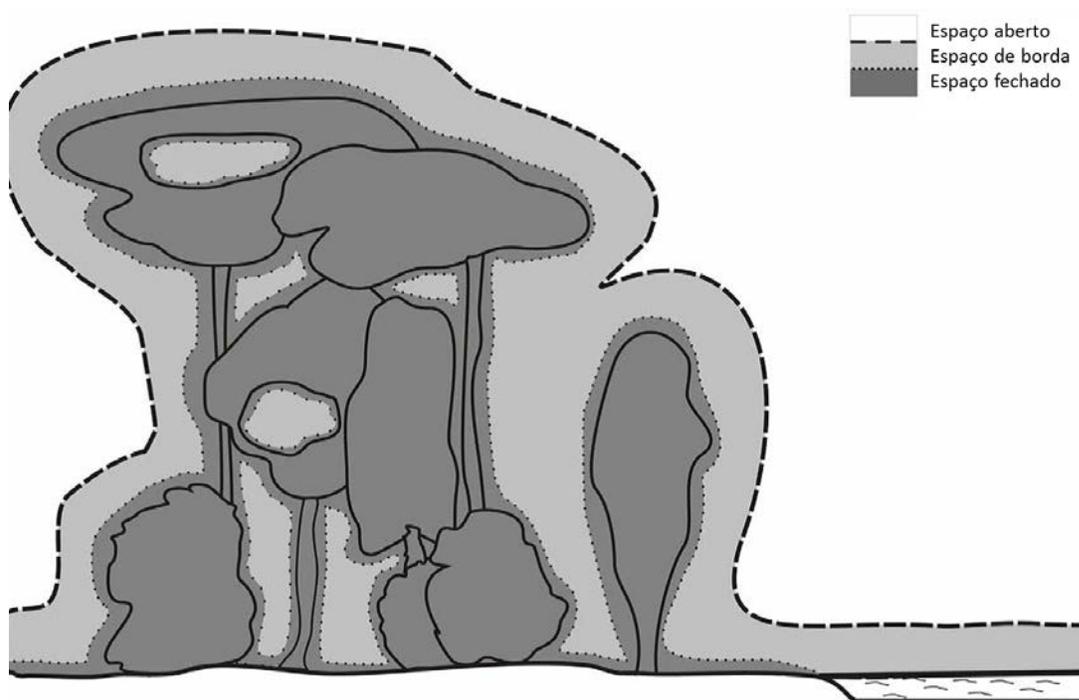


Figura 2: Classificação do habitat de forrageio de morcegos de acordo com o uso do espaço: aberto, borda ou fechado. Adaptado de Denzinger e Schnitzler (2013).

Forrageadores de espaço aberto

Forrageadores de áreas abertas são morcegos que usam espaços abertos para capturar suas presas no ar, normalmente em altitudes acima do dossel florestal. Possuem grande razão de aspecto da asa, ou seja, as asas são mais longas do que largas (Figura 3), permitindo voos rápidos e longos, mas com baixa manobrabilidade. Os pulsos de ecolocalização têm frequências baixas e com pequena largura de banda (pulsos do tipo CF ou qCF – *constant frequency or quasi-constant frequency*; Figura 3), que lhes permite detectar presas a grandes distâncias. As espécies de Molossidae são representantes típicas desta estratégia de forrageamento (Norberg e Rayner 1987).

Forrageadores de borda

Forrageadores de borda são os morcegos que caçam perto de bordas florestais, em aberturas entre a vegetação ou ainda sobre superfícies como a água ou próximos do solo. A asa possui uma maior dimensão e formato mais arredondado (Figura 3), o que lhes permite realizar um maior número de manobras sem acarretar em grande aumento do gasto energético. Adicionalmente, este formato de asa possibilita o forrageio em ambientes fechados. Normalmente, os morcegos forrageadores de borda são menores do que os forrageadores de áreas abertas, e quanto menor for a massa corpórea e a razão de aspecto, maior será a capacidade do morcego de voar em ambientes fechados. Outra característica deste grupo é a emissão de pulsos de ecolocalização de alta frequência e grande largura de banda (normalmente com um componente em frequência modulada – FM – seguido de uma componente qCF (Figura 3), o que possibilita a detecção das presas em distâncias mais curtas (Norberg e Rayner 1987; Schnitzler e Kalko 2001; Denzinger e Schnitzler 2013).

Forrageadores de espaço fechado

Forrageadores de espaço fechado são morcegos que se alimentam em estratos mais baixos do dossel e sub-bosque florestal, forrageando presas próximas ou pousadas sobre superfícies (e.g. vegetação ou o solo), ou ainda que se alimentam de frutas e flores; por este motivo são frequentemente denominados de morcegos catadores (*gleaning bats*). Estes morcegos possuem asas ainda mais largas e com maior área superficial do que os forrageadores de borda (Figura 3), o que possibilita um voo ainda mais manobrável para se desviarem da vegetação e evitar colisões. Os pulsos de ecolocalização destes morcegos também são de alta frequência e grande largura de banda (normalmente do tipo FM), o que possibilita a detecção a distâncias muito curtas. Praticamente todas as espécies de Phyllostomidae se incluem nesta guilda, que inclui ainda membros de outras famílias na região Neotropical, por exemplo alguns Vespertilionidae e *Pteronotus cf. parnelii* dentro de Mormoopidae (e.g. Denzinger e Schnitzler 2013).

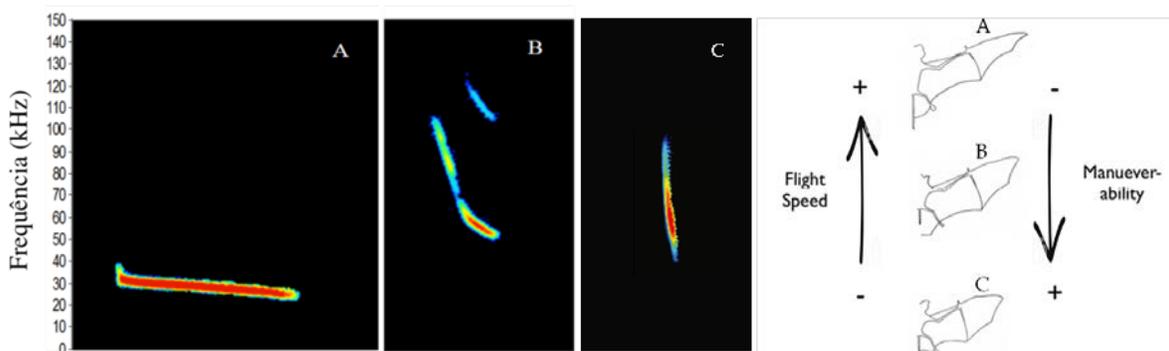


Figura 3: Exemplos de espectrogramas de chamados de ecolocalização (esquerda) e tipos de asas (direita) de morcegos de A) espaço aberto (*Cynomops sp.*); B) borda (*Myotis sp.*); e C) espaço fechado (*Thyroptera sp.*). No espectrograma o eixo das abscissas corresponde ao tempo, a escala temporal não é equivalente entre as figuras A, B e C.

Dentre os biomas do Brasil, a Mata Atlântica concentra o maior número de estudos de morcegos (Bernard et al. 2011). No entanto, estes estudos se concentram majoritariamente na Região Sudeste e em geral utilizam as redes de neblina como principal técnica de amostragem, resultando em um maior conhecimento de Phyllostomidae – família mais frequentemente capturada com este método e que inclui espécies de morcegos catadores, que utilizam fundamentalmente espaço fechado e pertencem a várias guildas alimentares (Marinho-Filho 1996; Portfors et al. 2000; Falcão et al. 2003; Esberard e Bergallo 2005; Tavares et al. 2007; Modesto et al. 2008; Nobre et al. 2009; Oprea et al. 2009; Moras et al. 2013; Stevens 2013). Os morcegos insetívoros aéreos representados nas restantes oito famílias de Chiroptera presentes no Brasil, apresentam grande diversidade na região Neotropical (Kalko et al. 2008), mas por serem capazes de detectar as redes de neblina por meio da sua acurada ecolocalização, tem seus hábitos em geral bem menos conhecidos que os das espécies de Phyllostomidae. Adicionalmente, muitas espécies de morcegos insetívoros aéreos voam acima do dossel das florestas, onde capturas com redes são impraticáveis (Kalko et al. 2008; Estrada-Villegas et al. 2010), o que torna o grupo subestimado na maior parte dos estudos.

O conhecimento a respeito da distribuição, ecologia e história de vida de grande parte dos morcegos insetívoros aéreos ainda é escasso no Brasil. Neste contexto, o monitoramento acústico é uma importante alternativa para a inclusão deste grupo nas amostragens de morcegos e deve ser empregado para complementar os estudos sobre diversidade, distribuição, padrões de atividade e uso de habitat por morcegos (O’Farrell e Gannon 1999; Ochoa G et al. 1999; MacSwiney G et al. 2008).

Os padrões de atividade de muitas espécies de morcegos têm sido frequentemente associados à disponibilidade de alimento, à estrutura da vegetação e ao clima (Sleep e

Brigham 2003; Kusch et al. 2004; Brooks 2009; Rainho et al. 2010). Usualmente há maior atividade em áreas com maior disponibilidade de recursos alimentares e em paisagens que permitem maior facilidade de deslocamento (Fukui et al. 2006; Brooks 2009; Hagen e Sabo 2011). Neste contexto, os habitats aquáticos são reconhecidamente utilizados por morcegos para deslocamento, por normalmente portarem uma baixa densidade de vegetação associada, além de representarem uma fonte de alimento e, obviamente, água (Grindal et al. 1999; Law e Chidel 2002; Brooks 2009; Hagen e Sabo 2011). Já as condições climáticas são responsáveis por determinarem a disponibilidade temporal e espacial dos recursos, favorecendo ou restringindo a maior abundância de flores, frutos e insetos ao longo das estações do ano. A redução da atividade de morcegos durante períodos frios está relacionada tanto com questões fisiológicas, quanto com ciclos reprodutivos das espécies (Turbill et al. 2003; Wojciechowski et al. 2007; Brooks 2009; Stawski 2010). Com efeito, a maioria dos estudos sobre padrões reprodutivos foi realizada na região temperada do hemisfério norte, onde há um padrão unimodal na oferta de alimento, correspondente em geral à primavera e verão boreais.

OBJETIVOS

O objetivo geral deste trabalho é avaliar a influência de variáveis climáticas e da paisagem sobre os padrões de atividade de morcegos em uma região de clima temperado do Brasil.

Objetivos específicos e predições:

a) avaliar a variação nos padrões de atividade de morcegos insetívoros aéreos em resposta à variação térmica nos seguintes casos: i) Atividade total, ii) Atividade por tamanho corporal e iii) Atividade por guildas.

Esperamos que haja diferenças de atividade em resposta à temperatura: i) menor nível de atividade em temperaturas mais baixas e ii) a redução de atividade será mais visível em tamanhos corporais menores e táxons de áreas abertas.

b) avaliar padrões de atividade de morcegos em diferentes composições da paisagem nos seguintes casos: i) atividade total e ii) atividade por guildas.

Espera-se que haja diferença de atividade associada à paisagem: i) maior atividade em áreas próximas a bordas florestais e, ii) em áreas de fisionomias mais heterogêneas maior atividade da guilda de morcegos forrageadores de borda.

METODOLOGIA

ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo se encontra dentro dos limites dos Parques Nacionais de Aparados da Serra (PNAS) e Serra Geral (PNSG), localizados nos municípios de Cambará do Sul, nordeste do Rio Grande do Sul, e em Jacinto Machado e Praia Grande, extremo sul do estado de Santa Catarina (Figura 4). A fisionomia da região é composta por três tipos de vegetação, onde os mosaicos de Mata com Araucária e Campos de Altitude (Floresta Ombrófila Mista) predominam nas áreas mais elevadas sobre o planalto (acima de 900 m) e áreas contínuas de Floresta Ombrófila Densa (Mata Atlântica *stricto sensu*) se localizam na parte baixa dos

parques a cerca de 100 m de altitude (Hasenack et al. 2009; Graeff 2015; Pillar e Lange 2015). Adicionalmente, a região caracteriza-se por possuir um relevo profundamente recortado por rios e nos limites abruptos do planalto aparecem escarpas formando paredões verticais (Hasenack et al. 2009), compondo uma paisagem de cânions. O Parque Nacional de Aparados da Serra, criado em 1959, localiza-se entre as coordenadas 29°05'S 50°00'W – 29°15'S 50°15'W e possui uma área de 10.250 ha. O Parque Nacional da Serra Geral foi criado em 1992 a partir da incorporação de áreas adjacentes ao PNAS, atualmente possui uma área de 17.300 há e têm como limites extremos as coordenadas 29°15' S 50°00' W e 29°25' S 50°15' W.

Nas áreas elevadas, o clima da Região Sul do Brasil é considerado o mais frio do Brasil, classificado como Cfb no sistema de Köppen (Moreno 1961; Nimer 1979; Wrege et al. 2012). O clima temperado é marcado pela precipitação bem distribuída ao longo do ano (média anual entre 1.750 e 2.252 mm) e pela estacionalidade térmica entre as diferentes estações, especialmente no que tange as temperaturas máximas e mínimas. Durante o trimestre de inverno – junho, julho e agosto – alguns anos incluindo o mês imediatamente anterior ao início do inverno (maio), o registro de temperaturas negativas é comum, havendo formação de geada e precipitação de neve em eventos mais rigorosos (Nimer 1979). O gradiente topográfico abrupto e a proximidade do Oceano Atlântico favorecem a formação de intensos nevoeiros, especialmente durante os meses de primavera e verão quando ventos de nordeste predominam no litoral e empurram a umidade do mar em direção das encostas do planalto; tal ocorre sobretudo nas proximidades dos vales de rios e interior dos cânions (Moreno 1961). Na parte baixa dos parques, localizada na planície costeira do sul do Brasil, as temperaturas são consideravelmente mais elevadas, embora a precipitação se mantenha elevada ao longo de

todo o ano (Nimer 1979). Assim, nesta porção da área de estudo predomina o clima Cfa da classificação climática de Köppen, com temperaturas médias mensais superiores a 22°C nos meses de verão (INMET 1992; Wrege et al. 2012).

COLETA DE DADOS DE ATIVIDADE DE MORCEGOS

A avaliação da atividade dos morcegos foi realizada durante os meses de janeiro a maio de 2016, por meio de monitoramento acústico com a utilização de detectores de ultrassom Song Meter 2 (SM2+) (Wildlife Acoustics, Inc.). Os detectores permaneceram ativos em campo durante todas as noites do período de amostragem. A atividade de morcegos foi registrada desde o por até ao nascer do Sol (18h00 – 06h00). Os detectores foram programados para gravar passivamente em tempo real a uma taxa de amostragem de 384 kHz, com filtro de elevadas frequências (*High Pass Filter*, de modo a reduzir a gravação de sons emitidos em frequências abaixo daquelas emitidas por morcegos), definido em fs/48, nível de gatilho para início de gravação (*Trigger Level*) em 12SNR, 32 Bits. Nove pontos foram amostrados na área do PNAS e do PNSG com distanciamento de pelo menos dois quilômetros entre si, incluindo fisionomias campestres e florestais tanto na parte baixa (planície costeira, entre 120 e 346 metros de altitude) quanto na parte alta (planalto, entre 921 e 1027 metros de altitude) dos parques (Figura 4).

COLETA DE DADOS METEOROLÓGICOS

Para relacionar a atividade de morcegos com as condições meteorológicas locais, junto de cada detector de ultrassom, foram instalados sensores de temperatura e umidade conectados

a *data loggers* (marca Alphatech, modelo Sensirion SHT11: resolução de 0.3°C e 5%, respectivamente). Estes *data loggers* foram programados para registrar temperatura e umidade relativa do ar a cada minuto e o seu relógio foi sincronizado com o dos detectores de ultrassons.

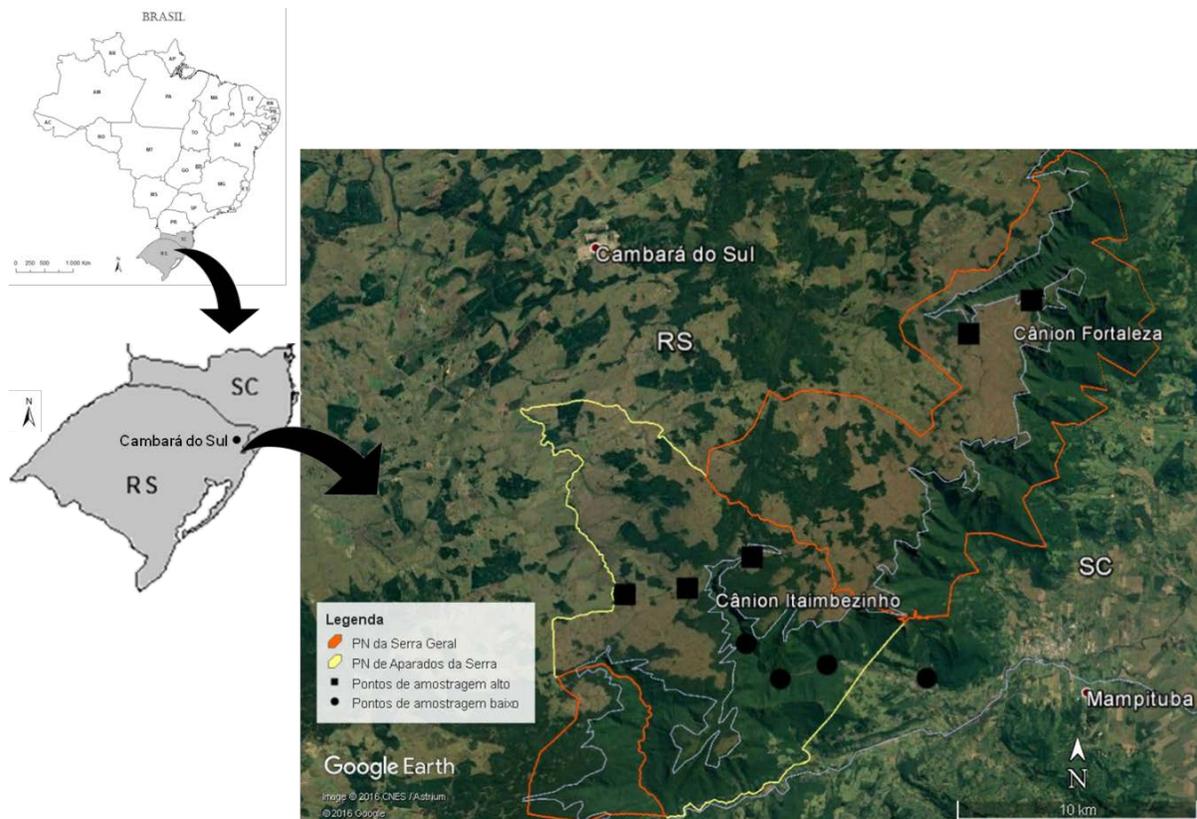


Figura 4: Localização da área de estudo, nos Parques Nacionais de Aparados da Serra e Serra Geral. Os pontos de amostragem do planalto se situam nos arredores dos cânions Itaimbezinho e Fortaleza (entre 921 e 1027 metros de altitude) e os pontos de amostragem da parte baixa se situam no interior do cânion Itaimbezinho (entre 120 e 346 metros de altitude). Apenas um ponto foi amostrado fora dos limites dos Parques.

ANÁLISE DOS DADOS

Identificação taxonômica de morcegos

A classificação taxonômica de morcegos foi realizada através de identificação automática supervisionada por meio da análise das gravações nos softwares SonoChiro 3.0 (SonoChiro Team 2013) e Avisoft SASLAB Pro 5.2.09 (Raimund Specht, Avisoft, Berlin, Germany). O método consiste na identificação automática das gravações, com base em uma coleção de referência, seguida da seleção e verificação manual das vocalizações que foram identificadas com um baixo grau de certeza (de acordo com a forma, a duração, frequência de máxima intensidade e frequências mínima e máxima dos pulsos – Figura 5). Os parâmetros das vocalizações para verificação manual foram obtidos a partir da literatura existente e de uma biblioteca pessoal de sons de morcegos do Brasil (M.J. Ramos Pereira, dados não publicados). As identificações foram realizadas até ao gênero na maior parte dos casos,. Gêneros não identificados, mas reconhecidamente distintos foram classificados em sonotipos.

Assim, para avaliar a relação da atividade com o clima e a paisagem (vide seção seguinte), foi calculado um índice que totalizava os chamados terminais por hora (índice de atividade alimentar) e outro que integrava o número de passagens da fase de navegação (número de passagens) a cada hora (índice de atividade). Neste contexto, que uma passagem de navegação (*bat pass*) consistia de uma série de pulsos de ecolocalização consecutivos, separados por um intervalo de pelo menos um segundo (Fenton 1970), quando os morcegos se deslocam ou procuram por presas (Figura 5). Os chamados terminais (*feeding buzzes*) foram considerados como séries rápidas de chamados de ecolocalização emitidos quando os morcegos realizam uma tentativa de forrageamento (Griffin et al. 1960) (Figura 5). Quando múltiplas passagens (*bat passes*) foram gravadas ao mesmo tempo, foram consideradas como uma passagem apenas.

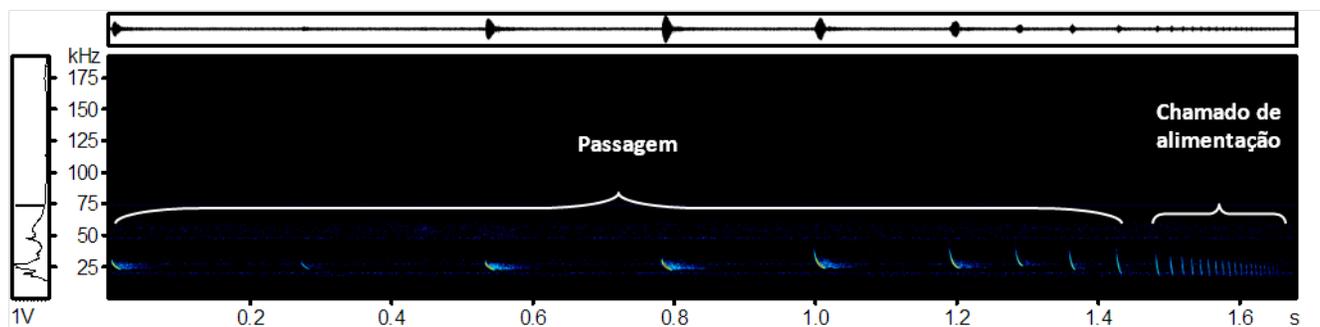


Figura 5: Sonograma mostrando uma passagem completa (navegação + aproximação da presa) e um chamado de alimentação (chamado terminal, quando a presa é capturada). No eixo horizontal o tempo em segundos, e no eixo vertical frequência em kHz. À esquerda o espectro de potência: (frequência em kHz x energia em V) e acima o oscilograma (tempo em s x energia em V).

Padrões de atividade

O número de passagens e o número de chamados de alimentação foram comparados entre uma guilda composta por morcegos forrageadores de borda (Vespertilionidae) e outra formada por morcegos forrageadores de espaço aberto (Molossidae) (Vaughan 1966; Fenton 1990; Kalko 1995; Voigt e Holderied 2012; Marinello 2014). O grupo de forrageadores de borda incluiu três gêneros e um sonotipo de Vespertilionidae: *Eptesicus*, *Lasiurus*, *Myotis* e Vespertilionidae sonotipo 1. Forrageadores de espaço aberto incluíram seis gêneros de Molossidae: *Cynomops*, *Eumops*, *Molossus*, *Nyctinomops*, *Promops* e *Tadarida*. Para testar de que forma as baixas temperaturas influenciam os padrões de atividade de diferentes tamanhos corporais, optou-se por separar dois grupos com base no tamanho corporal. Assim *Myotis* sp. e Vespertilionidae sonotipo 1 com massa corporal média entre 4 e 8g foram incluídos no grupo de morcegos pequenos, enquanto os gêneros *Cynomops* sp. e *Eumops* sp. com massa corporal

média entre 30 e 35g foram inseridas no grupo de morcegos grandes. Apesar de não ter sido possível a identificação precisa do gênero das gravações atribuídas a Vespertilionidae sonotipo 1, o seu padrão de ecolocalização era muito semelhante ao de espécies de *Myotis* ou *Roghessa* (em termos de tipo de pulso, largura de banda e frequência de máxima energia); por esse motivo foi assumido, com elevado grau de certeza, que pertenceria a um táxon com massa corporal equivalente à apresentada por esses gêneros no Brasil.

Além da massa corporal, obtida por meio de dados publicados e bases de dados pessoais (M.J. Ramos Pereira, dados não publicados) estes grupos foram classificados de acordo o tipo de pulso, largura de banda e frequência de máxima energia das vocalizações e também por possuírem maior grau de certeza nas identificações. Além disso, também foi analisada a atividade total, incluindo todas as passagens, fossem de navegação, aproximação ou alimentação de todas as guildas e tamanhos.

Os padrões de atividade foram avaliados por meio de análises circulares, usando o software Oriana (Kovach 2011). O teste U^2 de Watson foi utilizado para testar se o período de atividade entre as guildas (aberto/borda) e entre os diferentes tamanhos (pequenos/grandes) dos morcegos diferiam significativamente. Posteriormente, o teste U^2 de Watson foi novamente utilizado para avaliar se existia diferença significativa no padrão horário de passagens e de atividade alimentar dos diferentes grupos (pequenos/grandes e aberto/borda) eram emitidos. A relação entre i) passagens e ii) chamados de alimentação) e a temperatura do ar registrada a cada minuto foi espacializada nas barras de atividade do diagrama de rosas. Para facilitar a visualização optamos em agrupar a temperatura em seis classes térmicas distintas (< 8°C; 8°C a 11.9°C; 12°C a 15.9°C; 16°C a 19.9°C; 20°C a 23.9°C; e > 24°C). Finalmente, para avaliar se o total de registros de morcegos (passagens e chamados de

alimentação) foram proporcionais ao período de tempo em que estiveram expostos às seis classes térmicas, integramos o tempo em que a temperatura (registrada por cada *data logger*) se manteve em cada classe ao longo de todas as noites (18h00-06h00) de amostragem. Adicionalmente, repetimos esta mesma lógica considerando cinco intervalos de umidade relativa do ar (50%-60%, 60%-70%, 70%-80%, 80%-90% e >90%).

Com base nos índices de atividade, foi feito um gráfico da tendência de atividade (mais ativos/menos ativos) de morcegos grandes e pequenos em função da redução da temperatura, projetando a temperatura potencial que limitaria a atividade para cada classe de tamanho. Especificamente, foi construído um gráfico contendo o número de passagens que ocorreram em cada uma das temperaturas mínimas registradas por hora, ao qual se adicionou uma linha de tendência polinomial, pois sabemos que o ótimo de atividade dos animais, especificamente de endotérmicos, é unimodal, ou seja, segue em geral um polinômio de segundo grau.

Relação dos índices de atividade com clima e paisagem

A atividade (número de passagens por hora) e atividade alimentar (número de chamados de alimentação por hora) foram modeladas utilizando modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição Poisson, utilizando variáveis climáticas e classes de paisagem como variáveis preditoras. Usamos o Critério de Informação de Akaike de segunda ordem (AICc) e o coeficiente de determinação (R^2) para ranquear e selecionar os modelos, comparando modelos com todas as combinações possíveis das variáveis preditoras. O nível de apoio empírico do modelo pode ser considerado adequado quando a diferença de AIC (delta AIC) é menor do que 2 (Burnham e Anderson 2002). Dessa forma, todos os modelos que

apresentaram valores de delta AIC abaixo desse valor foram considerados bons modelos para explicar a relação entre a atividade e as variáveis preditoras.

As variáveis meteorológicas utilizadas foram: temperatura mínima registrada em cada hora (Tmin), umidade relativa do ar (média de cada hora – Umid) e temperatura mínima do ar e umidade relativa do ar média quadráticas de cada hora (Tmin² e Umid²). Da mesma forma que para o gráfico acima descrito de tendência de atividade, variáveis quadráticas foram utilizadas uma vez que ótimo de atividade dos animais, especificamente de endotérmicos, é unimodal, ou seja, segue em geral um polinômio de segundo grau em relação a variáveis climáticas. Categorias de fisionomia (floresta/campo) e altitude (alto/baixo) dos locais de instalação dos gravadores foram também consideradas como preditoras. Foram considerados como campo os locais onde havia o predomínio de áreas abertas e o gravador foi instalado em áreas sem cobertura de dossel. A altitude amostrada variou entre 120 e 346 metros na parte baixa (planície) e 921 e 1027 metros na parte de maior altitude (planalto) dos parques. Os modelos GLM foram executados no programa R, versão 3.3.2 (R Core Team 2016), usando os pacotes vegan (Oksanen et al. 2017) e MuMin (Barton 2013).

RESULTADOS

Diversidade e atividade de morcegos

Foi registrado um total de 3420 passagens de morcegos e 566 chamados de alimentação em 266 horas de gravação. Nove gêneros e um sonotipo foram encontrados em ambas as fisionomias – áreas de floresta e mosaico campo/floresta no PNAS e PNSG (Tabela

1). A área contínua de Floresta Ombrófila Densa, localizada no interior do cânion Itaimbezinho, foi o local onde se registrou maior atividade de morcegos, correspondendo a 54,5% do total de passagens. A maior parte dos chamados de alimentação foi registrada em locais próximos a fontes de água, como rios, córregos e banhados na parte alta dos parques (planalto).

Tabela 1: Lista de gêneros detectados na área de estudo, com indicação dos gêneros que foram utilizados nas análises de atividade por tamanho e guilda. Atividade absoluta por gênero (número total de passagens e chamados de alimentação).

	Tamanho		Guilda		Atividade	
	Pequeno	Grande	Espaço Aberto	Borda	Passagens	Chamados de alimentação
Molossidae						
<i>Cynomops</i> sp. Thomas 1920		X	X		915	48
<i>Eumops</i> sp. Miller 1906		X	X		256	8
<i>Molossus</i> sp. E. Geoffroy 1805			X		121	22
<i>Nyctinomops</i> sp. Miller 1902			X		678	122
<i>Promops</i> sp. Gervais 1856			X		115	7
<i>Tadarida</i> sp. Rafinesque 1814			X		91	15
Vespertilionidae						
<i>Eptesicus</i> sp. Rafinesque 1820				X	383	168
<i>Lasiurus</i> sp. Gray 1831				X	55	1
<i>Myotis</i> sp. Kaup 1829	X			X	234	10
Vespertilionidae sonotipo 1	X			X	572	165

Padrões de atividade: guildas

A maior parte da atividade registrada se deveu aos forrageadores de espaço aberto, que representaram 63,6% do total de passagens. O maior número de passagens ocorreu no interior do cânion Itaimbezinho (área contínua de floresta na parte baixa dos parques) (Figura 6) e os gêneros *Cynomops*, *Eumops* e *Nyctinomops* foram os que apresentaram maior atividade nesse

local (759, 177 e 484 passagens, respectivamente), correspondendo a aproximadamente 65% da atividade de forrageadores de espaço aberto. *Nyctinomops* sp. também apresentou atividade elevada (118 passagens) em uma área aberta do planalto e foi o gênero com maior atividade alimentar detectada entre os forrageadores de espaço aberto, apresentando 122 chamados de alimentação (55% do total da guilda). *Tadarida* foi o gênero com menor número de passagens, expressando apenas 2,7% da atividade de morcegos forrageadores de espaço aberto.

Forrageadores de borda corresponderam a 36,3% da atividade total (1244 passagens) e ocorreram em todos os tipos de ambientes, apresentando maior número de passagens e chamados de alimentação no planalto (Figura 6) e em locais próximos a fontes de água. Entre eles, Vespertilionidae sonotipo 1 teve maior atividade (46%) com grande número de passagens em área de borda. *Eptesicus* sp. apresentou maior número de passagens em área aberta e *Myotis* sp. em interior de floresta. *Lasiurus* sp. representou apenas 1,6% da atividade de forrageadores de borda, ocorrendo em área fechada e de borda. Juntos, Vespertilionidae sonotipo 1 e *Eptesicus* sp. representaram 57,4% da atividade alimentar 96,8% dos chamados de alimentação dos morcegos forrageadores de borda.

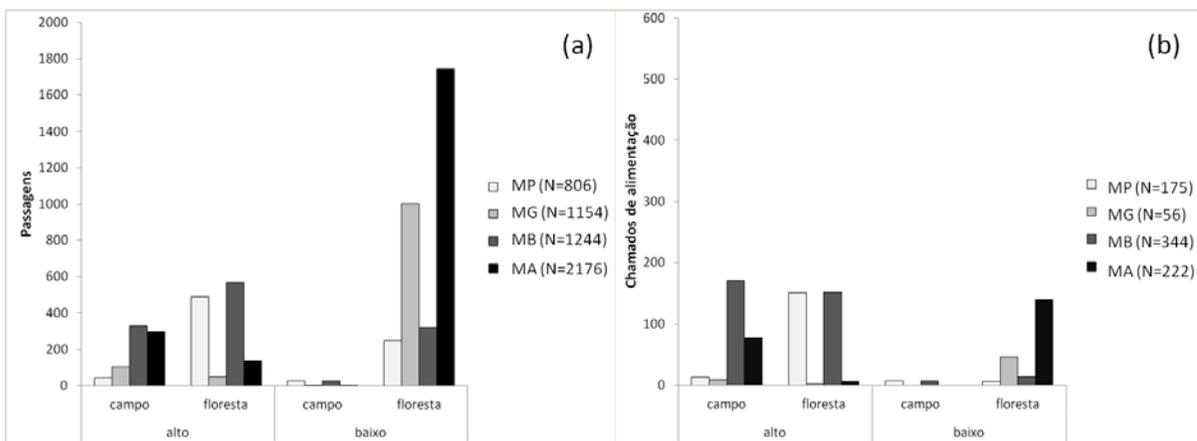


Figura 6: Atividade (a) e Atividade alimentar (b) de morcegos pequenos (MP), morcegos grandes (MG), morcegos forrageadores de borda (MB) e morcegos forrageadores de espaço aberto (MA) em cada tipo de ambiente (campo/floresta) na parte alta (entre 921 e 1027 metros de altitude) e na parte baixa (entre 120 e 346 metros de altitude) da área de estudo. N= número absoluto de passagens (a) e de chamados de alimentação (b).

O padrão de atividade de morcegos forrageadores de espaço aberto e de borda diferiu significativamente (Tabela 2). Morcegos forrageadores de áreas de borda tiveram atividade distribuída de forma mais equitativa ao longo da noite, embora a maior parte da atividade tenha sido registrada antes da meia-noite (Figuras 7A e 8A). Observaram-se picos de atividade alimentar entre as 21h e 22h e entre 23h e as 0h (Figuras 7B e 8B). Os maiores níveis de atividade foram registrados acima de 16°C, particularmente entre 16°C e 20°C, com esta faixa térmica também registrando o maior número de chamados de alimentação (Figura 8B), tanto em áreas abertas quanto florestadas.

Morcegos forrageadores de espaço aberto tiveram os maiores níveis de atividade concentrados nas primeiras horas da noite (vetor médio 20h50; Figura 7C). A faixa térmica com maior atividade se encontrou entre 12°C e 15.9°C (Figuras 7C e 8A), enquanto os registros de chamados alimentares foram mais frequentes em temperaturas mais altas (faixa entre 20°C e 24°C; Figuras 7B e 8B).

Tabela 2: Resultados dos testes U² Watson contrastando a atividade (PA = passagens) e a atividade alimentar (CA = chamados de alimentação) de morcegos forrageadores de espaço aberto (Aberto) com morcegos forrageadores de borda (Borda) e de morcegos grandes e pequenos entre 18h e 06h. Parte superior da matriz contém valores de probabilidades, enquanto a parte inferior apresenta os respectivos escores dos testes.

	CA Aberto	CA Borda	CA Grandes	CA Pequenos	PA Aberto	PA Borda	PA Grandes	PA Pequenos
CA Aberto	-----	< 0.001	< 0.05	< 0.001	< 0.01	< 0.001	< 0.01	< 0.001
CA Borda	1.306	-----	< 0.001	< 0.02	< 0.001	0.5>p>0.2	< 0.001	0.2>p>0.1
CA Grandes	0.215	1.134	-----	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
CA Pequenos	2.029	0.266	1.564	-----	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.005
PA Aberto	0.275	2.938	0.522	3.489	-----	< 0.001	0.2>p>0.1	< 0.001
PA Borda	1.332	0.101	1.047	0.558	5.947	-----	< 0.001	0.1>p>0.05
PA Grandes	0.269	3.042	0.452	3.585	0.127	5.181	-----	< 0.001
PA Pequenos	1.539	0.124	1.109	0.34	5.979	0.156	5.284	-----

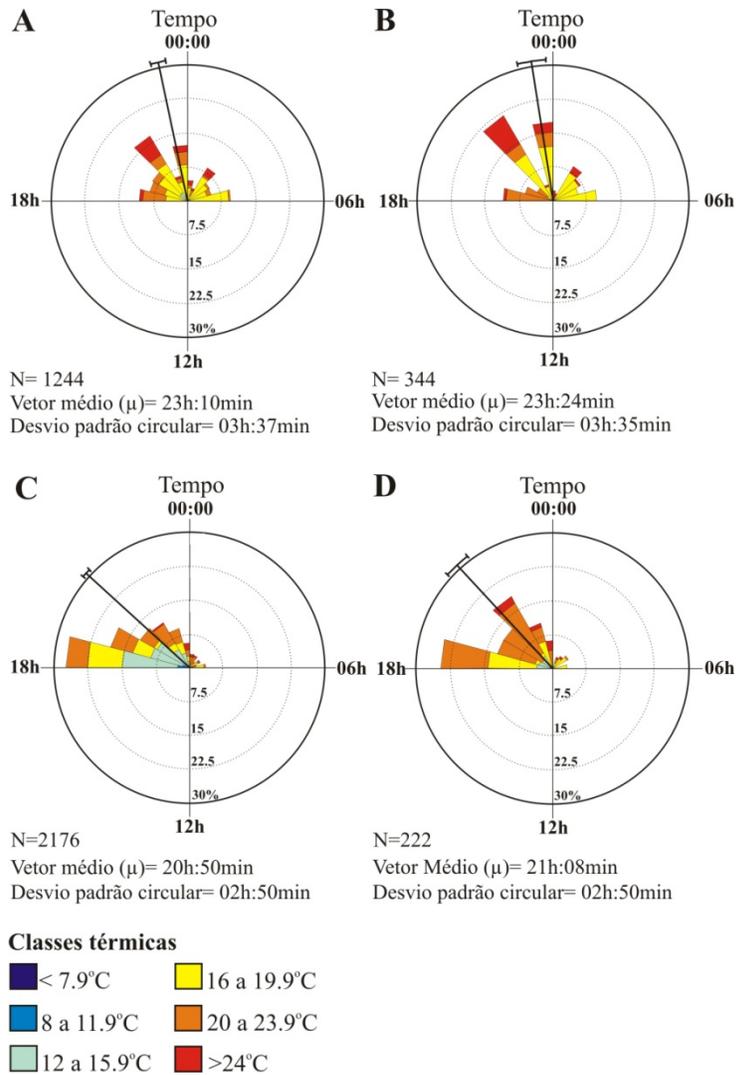


Figura 7: Padrões de atividade de morcegos forrageadores de borda (A=passagens, B=chamados de alimentação) e morcegos forrageadores de espaço aberto (C=passagens e D=chamados de alimentação). A área das barras representa a proporção de passagens e chamados de alimentação registrados durante a noite. As cores das barras representam a proporção de atividade e de atividade alimentar em cada classe térmica. A proporção é expressa pelos valores de cada círculo interno. O vetor de cada gráfico representa a média circular do horário de atividade e o intervalo de confiança (95%) em cada situação. N: número registros de passagens ou chamados de alimentação. Vetor médio e desvio circular padrão são apresentados abaixo de cada gráfico.

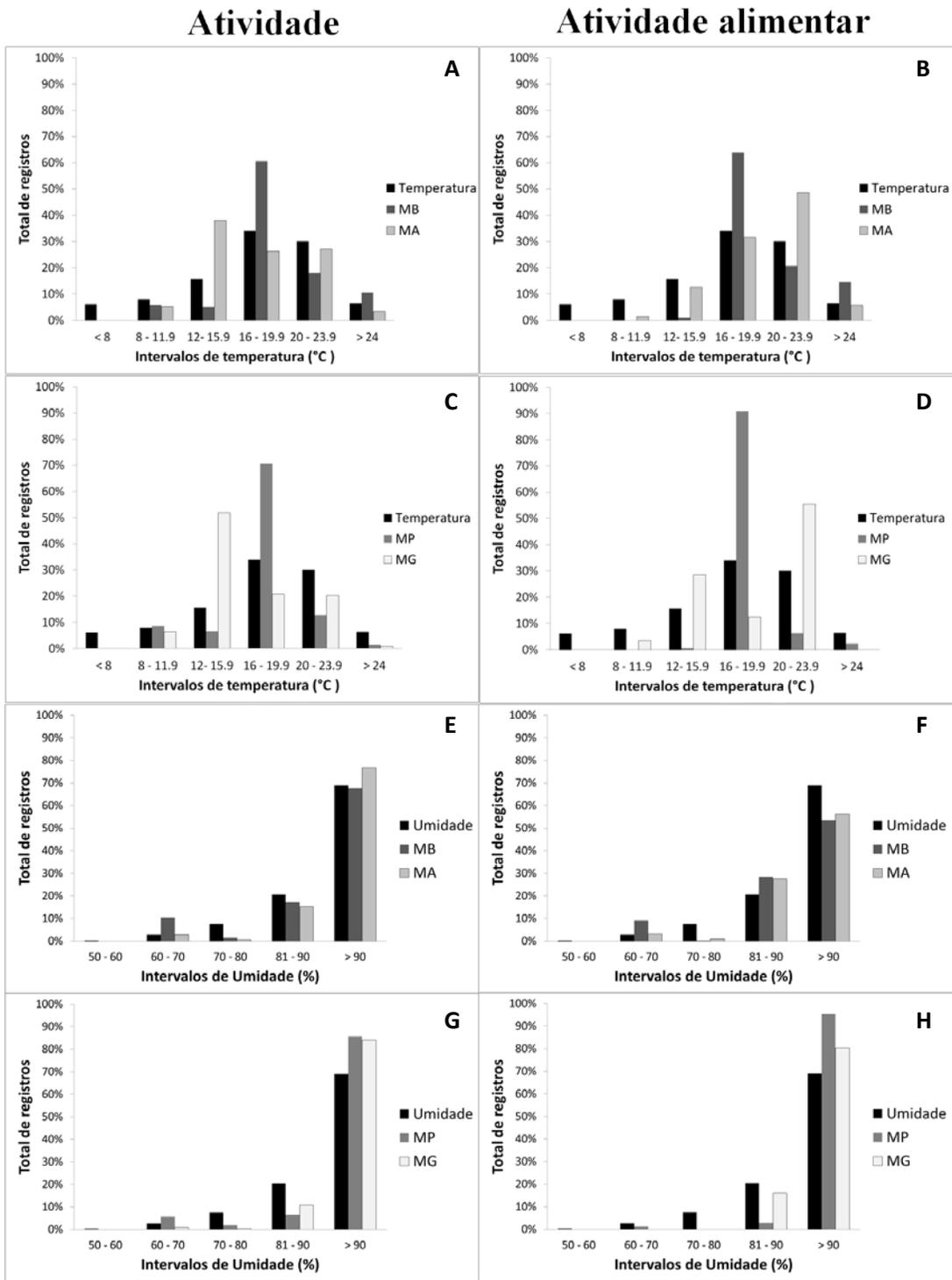


Figura 8: Proporção de tempo em que cada classe de temperatura (A, B, C D) e de umidade relativa do ar (E, F, G, H) estiveram disponíveis (barras pretas) e a proporção de passagens (A, C, E, G) e chamados de alimentação (B, D, F, H) registrados para morcegos forrageadores de bordas (MB), morcegos forrageadores de espaço aberto (MA), morcegos pequenos (MP) e morcegos grandes (MG).

Padrões de atividade: tamanhos corporais

Foram registradas 1154 passagens de morcegos grandes (33,7% do total de passagens), os quais tiveram 80% dos registros na área contínua de floresta no interior do cânion Itaimbezinho (parte baixa – Figura 4). *Cynomops* foi o gênero com maior atividade (915 passagens). Foram registradas 806 passagens de morcegos pequenos (23,5% do total de passagens), registradas tanto na parte baixa, quanto na parte alta dos parques. A maior atividade dos morcegos pequenos foi de Vespertilionidae sonotipo 1, com 472 passagens e 144 chamados de alimentação registrados em uma área de borda de floresta no planalto (Figura 4), próximo ao cânion Fortaleza.

O padrão de atividade de morcegos grandes e pequenos diferiu significativamente (Tabela 2). Morcegos pequenos foram mais frequentemente registrados em temperaturas mais elevadas do que morcegos grandes. A atividade de morcegos pequenos (tanto passagens quanto chamados de alimentação) ocorreu principalmente na faixa de 16°C a 19,9°C (Figuras 8A e 9A). Morcegos grandes por sua vez, tiveram um maior número de passagens registradas entre 12°C e 15,9°C (Figuras 9C), mesmo que outras faixas térmicas tenham ficado disponíveis por mais tempo (Figura 9A). Contudo, a atividade alimentar deste grupo ocorreu principalmente em temperaturas mais elevadas, entre 20°C e 23,9°C.

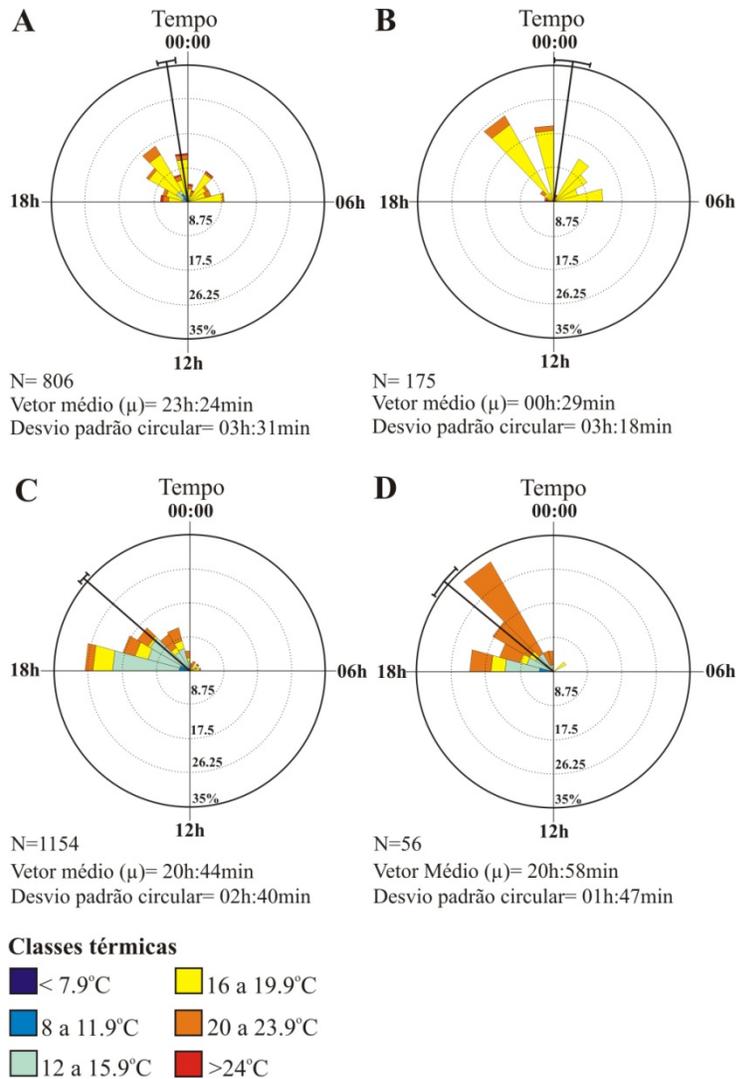


Figura 9: Padrões de atividade de morcegos pequenos (A=passagens, B=chamados de alimentação) e morcegos grandes (C=passagens e D=chamados de alimentação). A área das barras representa a proporção de passagens e chamados de alimentação registrados durante a noite. As cores das barras representam a proporção de atividade e de atividade alimentar em cada classe térmica. A proporção é expressa pelos valores de cada círculo interno. O vetor de cada gráfico representa a média circular do horário de atividade e o intervalo de confiança (95%) em cada situação. N: número registros de passagens ou chamados de alimentação. Vetor médio e desvio circular padrão são apresentados abaixo de cada gráfico.

Em geral a atividade dos morcegos ocorreu acima de 80% de umidade relativa do ar, sendo que 73% das passagens ocorreram acima de 90% de umidade (Figuras 8E, 8F, 8G e

8H). Morcegos pequenos tiveram uma redução de 92% na atividade alimentar abaixo de 90% de umidade (Figura 8H).

A temperatura do ar mínima absoluta registrada durante todo o período de amostragem foi -2°C , no entanto, os registros de atividade de morcegos iniciaram apenas a partir de 8°C . A temperatura mínima em que foram registradas passagens de morcegos pequenos foi $8,8^{\circ}\text{C}$ e de morcegos grandes foi $10,7^{\circ}\text{C}$. De acordo com a distribuição do número de passagens de morcegos grandes e pequenos pelas temperaturas mínimas registradas, observou-se uma tendência de que a atividade dos morcegos cesse entre 2°C e 4°C (Figura 10). Conforme essa tendência, a temperatura que limitaria a atividade de morcegos maiores seria mais baixa (em torno de 2°C) do que a temperatura que limitaria a atividade de morcegos pequenos (em torno de $3,2^{\circ}\text{C}$) (Figura 10).

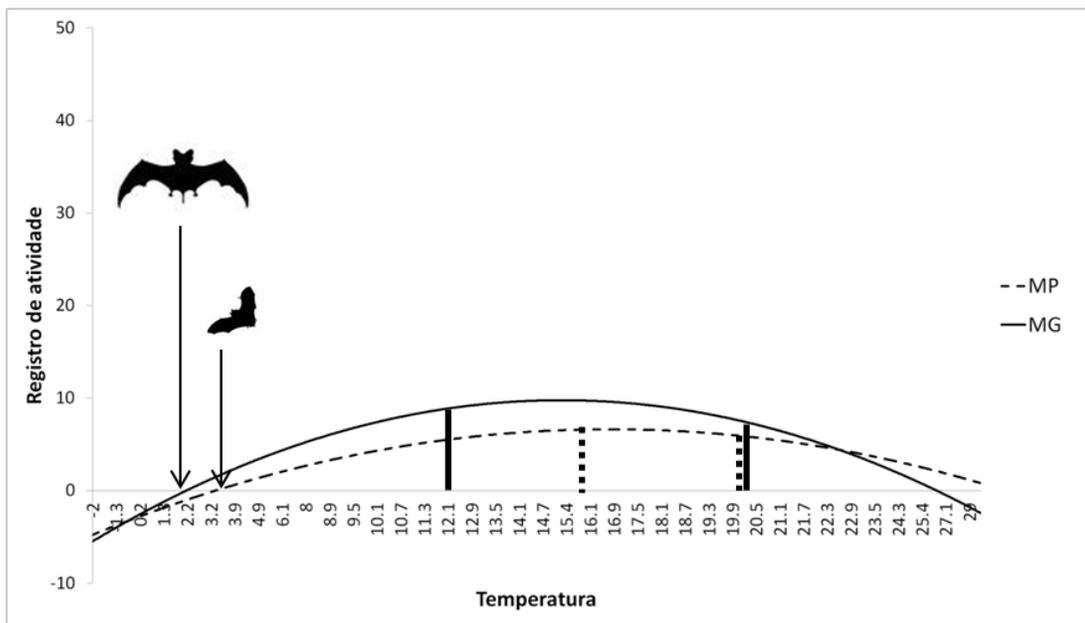


Figura 10: Tendência da redução da atividade dos morcegos com diferentes tamanhos corporais em função das temperaturas mínimas registradas na área de estudo, com base nos registros de passagens de morcegos pequenos (MP) e morcegos grandes (MG). Linhas verticais: ótimos de atividade. Flechas indicam a temperatura estimada a limitar a atividade de morcegos grandes e pequenos.

Relação dos índices de atividade com clima e paisagem

A atividade de morcegos, quer em termos de número de passagens, quer em termos de chamados de alimentação, para o total dos morcegos, morcegos pequenos e morcegos de borda é explicada pelas variáveis climáticas e pelas categorias de paisagem. Apenas atividade alimentar de morcegos grandes e de morcegos forrageadores de espaço aberto, não é influenciada significativamente pela paisagem (Tabela 3 e Anexo 1).

Os dados sugerem que existe uma relação entre atividade e temperatura (Figura 10), assim como entre atividade e umidade, mostrando que a atividade de morcegos apresenta um pico entre 16°C e 20°C e entre 80% e 99% de umidade relativa do ar, declinando para além dos limites desses intervalos. Adicionalmente, a atividade é significativamente superior nos pontos de baixa altitude em relação aos pontos mais altos e também é superior em áreas com maiores manchas florestais do que em áreas mais abertas.

Tabela 3: Resumo dos modelos lineares generalizados melhores ranqueados e modelos selecionados (em cinza, $\Delta AIC < 2$) para explicar a atividade de morcegos. Variáveis predictoras: Tmin=temperatura mínima; Tmin2=temperatura mínima ao quadrado; Umid=umidade média; Umid2=umidade média ao quadrado; alt=altitude categórica (alto ou baixo); f_cat=paisagem categórica (floresta ou campo).

Variáveis resposta	Modelo GLM	AICc	ΔAIC	weight	R ²
Atividade total	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	13182.5	0	1	0.117008
	Tmin + Tmin2 + Umid2 + alt + f_cat	13264.5	81.97	0	0.110967
Atividade aberto	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	9445.3	0	1	0.1085
	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + f_cat	9466.2	20.95	0	0.106176
Atividade borda	Tmin + Tmin2 + alt + f_cat	4337.6	0	0.414	0.314444
	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	4338.4	0.8	0.277	0.315047
	Tmin + Tmin2 + Umid + alt + f_cat	4339.6	2.02	0.15	0.314444
	Tmin + Tmin2 + Umid2 + alt + f_cat	4339.6	2.03	0.15	0.314444

Atividade grandes	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	5064.1	0	1	0.217152
	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt	5088.8	24.62	0	0.212622
Atividade pequenos	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	3020.5	0	1	0.377514
	Tmin + Tmin2 + Umid2 + alt + f_cat	3043.4	22.95	0	0.371427
Atividade alimentar total	Tmin + Umid + Umid2 + alt + f_cat	2515.2	0	0.545	0.252641
	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	2515.5	0.36	0.455	0.25321
	Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	2538.4	23.2	0	0.244884
Atividade alimentar aberto	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2	1235.2	0	0.474	0.118524
	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt	1236.6	1.31	0.246	0.119101
	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + f_cat	1237.1	1.82	0.191	0.118689
	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	1238.6	3.34	0.089	0.119101
Atividade alimentar borda	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	1345.1	0	0.389	0.442888
	Tmin + Umid + Umid2 + alt + f_cat	1345.7	0.55	0.295	0.441658
	Tmin + Tmin2 + Umid + alt + f_cat	1346	0.89	0.25	0.441469
	Tmin + Tmin2 + Umid2 + alt + f_cat	1348.7	3.59	0.065	0.440191
Atividade alimentar grandes	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt	433.8	0	0.369	0.128492
	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + f_cat	434.2	0.36	0.309	0.127649
	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	435.1	1.3	0.193	0.130275
	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2	436.5	2.71	0.095	0.117076
Atividade alimentar pequenos	Tmin + Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	751.6	0	0.688	0.536435
	Tmin + Umid + Umid2 + alt + f_cat	753.4	1.8	0.279	0.533701
	Tmin2 + Umid + Umid2 + alt + f_cat	757.7	6.06	0.033	0.530675

DISCUSSÃO

Padrões de atividade: guildas

A atividade dos morcegos em geral ocorreu de forma mais acentuada na primeira metade da noite, período em que usualmente os insetos também estão mais ativos e é quando há menor chance de predação (Appel et al. 2016). Especialmente a atividade dos morcegos forrageadores de áreas abertas, que pertencem à família Molossidae, foi notavelmente

acentuada nas primeiras horas da noite, durante o crepúsculo. Nesse período, a perda de calor acumulado ao longo do dia é mais intensa, e células de ar aquecido ascendem na atmosfera por convecção (Barry e Chorley 2009). Este ar ascendente pode carregar os insetos diurnos para altitudes elevadas, disponibilizando-os para serem predados pelos molossídeos, que voam acima do dossel de florestas (Chapman et al. 2003). Esse possível aumento da densidade de insetos em estratos altos poderia otimizar o sucesso de forrageio dos molossídeos de tal forma que possibilitaria a concentração da atividade neste período, oportunizando o repouso em torpor durante o restante da noite (e dia) (Voigt e Holderied 2012). Dessa forma, a seleção por temperaturas mais baixas do que a atividade de forrageamento pode significar uma busca por abrigos frios para entrada em torpor mais rapidamente, como forma de economizar energia (Barclay 1991; Hamilton e Barclay 1994).

À medida que a noite avança o ar junto ao solo se resfria rapidamente, especialmente nas noites de céu claro e nas áreas de altitudes mais elevadas, de forma que a convecção ascendente é fortemente reduzida pela homogeneização térmica da coluna de ar (Barry e Chorley 2009). Esta estabilidade da circulação poderia redirecionar os insetos novamente para estratos inferiores e, assim a atividade de forrageamento dos molossídeos se tornaria mais onerosa, impossibilitando-os no caso de precisarem ir em busca das presas em meio a vegetação, em razão do grande aumento de energia para realizar manobras entre a vegetação, quando suas asas são morfologicamente adaptadas para voos rápidos e com pouca manobrabilidade (Voigt e Holderied 2012). Em contrapartida, o possível redirecionamento dos insetos para estratos inferiores poderia beneficiar os vespertilionídeos, forrageadores de bordas, que dessa forma podem manter a atividade por mais tempo e não apenas restrito as primeiras horas da noite.

Morcegos insetívoros costumam usar trilhas e zonas ripárias para deslocamento, pois esses ambientes normalmente tem uma menor densidade vegetacional, formando corredores em meio à vegetação fechada, e assim facilitam a movimentação (Law e Chidel 2002; Sleep e Brigham 2003). Além disso, corpos d'água são de habitat de muitos insetos, aumentando a abundância e disponibilidade de presas para os morcegos (Belwood e Fenton 1976; Barclay 1991; Racey 1998; Fukui et al. 2006). Dessa forma, altos níveis de atividade de morcegos são encontradas no curso de rios. Esses fatores podem justificar os maiores níveis de atividade nas áreas próximas às fontes de água e, principalmente no interior do cânion, já que este proporciona a combinação de um rio com um grande espaço aberto em meio à floresta, favorecendo tanto o deslocamento quanto a atividade de forrageamento. Esse ambiente se mostra especialmente relevante para os forrageadores de áreas abertas, que tiveram maior atividade neste local, mesmo se situando em um contínuo de floresta densa.

O maior número de registros de passagens de morcegos foi registrado na parte baixa dos parques, o que é coerente com padrões de atividade de morcegos documentadas em outros estudos, (Barclay 1991; Grindal et al. 1999), fato que poderia estar relacionado com as temperaturas mais elevadas e potencial maior abundância de insetos (Grindal et al. 1999). Contraditoriamente, a maior parte dos chamados de alimentação foram registrados nas áreas mais elevadas dos parques. Este elevado número de registros ocorreu em um local perto de um banhado e entre duas manchas florestais, locais com maiores densidades de insetos. Além disso, o banhado por ser uma fonte de água sem movimento também pode ser um local conveniente para os morcegos beberem água (Grindal et al. 1999).

Padrões de atividade: tamanhos corporais

A relação da atividade de morcegos com a temperatura é um tema recorrentemente avaliado por estudos ecológicos, que veem demonstrando que os maiores níveis de atividade tendem a serem registrados em estações do ano com temperaturas mais elevadas, bem como durante as horas mais quentes do período noturno (O'Farrell e Bradley 1970; Brooks 2009). A temperatura pode influenciar indiretamente a atividade dos morcegos insetívoros pela menor abundância e disponibilidade dos insetos em baixas temperaturas ou diretamente pelas questões fisiológicas ou metabólicas (McCain 2007). Alguns autores sugerem que pequenos insetívoros têm baixa capacidade de regular a sua temperatura (McNab 1969), enquanto outros sugerem que a termorregulação ainda ocorre, porém a temperatura corporal é fortemente influenciada pela temperatura ambiental (Kronfeld-Schor e Dayan 2013), sendo senso comum o fato dos morcegos insetívoros entrarem facilmente em estado de torpor. Como esperado, atividade do grupo de morcegos grandes registrada neste estudo se deu em temperaturas mais baixas do que aquelas verificadas para o grupo de morcegos pequenos. Este fato é uma consequência esperada em razão da maior inércia térmica dos morcegos grandes, que possuem uma maior razão entre a massa corporal e sua área superficial do que os pequenos. Assim, espera-se que a temperatura mínima crítica dos morcegos grandes seja sempre mais baixa do que a dos morcegos pequenos. A ausência de registro de atividade de ambos os grupos em temperaturas inferiores a 8°C ao longo da amostragem, levanta a questão dos elevados requerimentos energéticos necessários para manutenção da atividade de morcegos em condições adversas, fazendo com que estes reduzam temporariamente as suas necessidades energéticas, e eventualmente entrem em estado de torpor (Kronfeld-schor e Dayan 2013). Provavelmente, esta suspensão da atividade deve estar relacionada à baixa

disponibilidade de presas, pois as chamadas de alimentação abaixo de 12°C foram muito raras. Em regiões frias de clima temperado do Hemisfério Norte, morcegos lidam com baixas temperaturas através da hibernação ou da migração (Barclay 1991; Nagel 1991; Genoud e Christe 2011). Contudo, a hibernação não é um comportamento conhecido para o Hemisfério Sul e casos de migração ainda são raros e pouco compreendidos (Marques et al. 2011). Genoud e Christe (2011) encontraram padrões de atividade inesperado para morcegos durante o inverno, com morcegos voando a temperaturas de -8°C, especulando que estes tenham abandonado um possível estado de dormência pela baixo isolamento térmico do abrigo que se encontravam. De todo modo, estes resultados reforçam a necessidade de estender a amostragem para o período de inverno na área de estudo, quando temperaturas mais baixas que 8°C são muito frequentes.

CONCLUSÃO

A atividade de morcegos insetívoros do sul da Mata Atlântica variou em função das variáveis meteorológicas e de habitat. A atividade parece ter uma relação quadrática com a temperatura, de modo que a faixa de temperaturas em que ocorreu maior atividade de morcegos foi entre 12°C e 20°C, temperaturas medianas dentro do intervalo total de temperaturas registradas. Conforme o esperado, a atividade de morcegos foi menor em temperaturas ambientais muito baixas e estimou-se que a limitação da atividade ocorra entre 2°C e 4°C. O padrão de atividade de morcegos pequenos foi significativamente diferente

daqueles com maior tamanho corporal, sendo que a temperatura de atividade de morcegos grandes é mais alta.

A temperatura e a paisagem parecem efetivamente definir os padrões de atividade de morcegos forrageadores de espaços abertos e de borda na região dos Aparados da Serra. Os cânions dessa região são um importante ambiente de forrageio e potencialmente um abrigo para processos de termorregulação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aldridge HDJN, Rautenbach IL (1987) Morphology, Echolocation and Resource Partitioning in Insectivorous Bats. *J Anim Ecol* 56:763–778. doi: 10.1644/11-MAMM-A-331.1
- Appel G, López-Baucells A, Magnusson WE, Bobrowiec PED (2016) Aerial insectivorous bat activity in relation to moonlight intensity. *Mamm Biol - Zeitschrift für Säugetierkd.* doi: 10.1016/j.mambio.2016.11.005
- Barclay RMR (1991) Population Structure of Temperate Zone Insectivorous Bats in Relation to Foraging Behaviour. *J Anim Ecol* 60:165–178. doi: 10.2307/5452
- Barry RG, Chorley RJ (2009) Atmosfera, tempo e clima. Bookman Editora
- Barton K (2013) MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.9. 5.
- Belwood JJ, Fenton MB (1976) Variation in the diet of *Myotis lucifugus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Can J Zool* 54:1674–1678. doi: 10.1139/z76-194
- Bennett A, Ruben J (1979) Endothermy and activity in vertebrates. *Science* 206:649–654. doi: 10.1126/science.493968
- Bernard E, Aguiar LMS, Machado RB (2011) Discovering the Brazilian bat fauna: A task for two centuries? *Mamm Rev* 41:23–39. doi: 10.1111/j.1365-2907.2010.00164.x
- Boyles JG, Cryan PM, McCracken GF, Kunz TK (2011) Economic Importance of Bats in Agriculture. *Science (80-)* 332:41–42. doi: 10.1126/science.1201366
- Brooks RT (2009) Habitat-associated and temporal patterns of bat activity in a diverse forest landscape of southern New England, USA. *Biodivers Conserv* 18:529–545. doi: 10.1007/s10531-008-9518-x
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Multimodel Inference: A Practical

Information-Theoretic Approach (2nd ed).

Cain JW, Krausman PR, Rosenstock SS, Turner JC (2006) Mechanisms of Thermoregulation and Water Balance in Desert Ungulates. *Wildl Soc Bull* 34:570–581. doi: 10.2193/0091-7648(2006)34[570:MOTAWB]2.0.CO;2

Chapman JW, Reynolds DR, Smith AD (2003) Vertical-Looking Radar: A New Tool for Monitoring High-Altitude Insect Migration. *Bioscience* 53:503. doi: 10.1641/0006-3568(2003)053[0503:VRANTF]2.0.CO;2

Constantine DG (1970) Bats in relation to health, welfare and economy of man. In: W. A. Wimsatt (ed) *Biology of bats*. Academic Press, New York, pp 319–449

Crompton AW, Taylor CR, Jagger JA (1978) Evolution of homeothermy in mammals. *Nature* 272:333–336.

Denzinger A, Schnitzler HU (2013) Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Front Physiol* 4 JUL:1–15. doi: 10.3389/fphys.2013.00164

Eagan CJ, Federation P, Greenleaf JE, et al (2001) Glossary of terms for thermal physiology.

Eisenberg JF, Redford KH (1999) *Mammals of the Neotropics: the central Neotropics*.

Emmons LH, Feer F (1997) Neotropical rainforest mammals - a field guide. *Physiol Zool* 63:1–330.

Esberard CEL, Bergallo HG (2005) Research on bats in the state of Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Mastozool Neotrop* 12:237.

Estrada-Villegas S, Meyer CFJ, Kalko EK V (2010) Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island system. *Biol Conserv* 143:597–608. doi: 10.1016/j.biocon.2009.11.009

- Falcão F de C, Rebêlo VF, Talamoni SA (2003) Structure of a bat assemblage (Mammalia, Chiroptera) in Serra do Caraça Reserve, South-east Brazil. *Rev Bras Zool* 20:347–350. doi: 10.1590/S0101-81752003000200027
- Feldhamer, G. L, Drickamer S, Vessey JM (2007) *Mammalogy: adaptation, diversity, ecology*. Johns Hopkins University Press
- Fenton MB (1990) The foraging behaviour and ecology of animal-eating bats. *Can J Zool* 68:411–422. doi: 10.1139/z90-061
- Fenton MB (1970) A technique for monitoring bat activity with results obtained from different environments in southern Ontario.
- Fukui D, Murakami M, Nakano S, Aoi T (2006) Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *J Anim Ecol* 75:1252–1258. doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01146.x
- Genoud M, Christe P (2011) Thermal energetics and torpor in the common pipistrelle bat, *Pipistrellus pipistrellus* (Vespertilionidae: Mammalia). *Comp Biochem Physiol - A Mol Integr Physiol* 160:252–259. doi: 10.1016/j.cbpa.2011.06.018
- Ghanem SJ, Voigt CC (2012) Increasing Awareness of Ecosystem Services Provided by Bats. *Adv Study Behav* 44:279–302. doi: 10.1016/B978-0-12-394288-3.00007-1
- Graeff O (2015) *Fitogeografia do Brasil: Bases e Conceitos*, 1º Edição. NAU Editora
- Griffin DR, Webster FA, Michael CR (1960) The echolocation of flying insects by bats. *Anim Behav* 8:141–154. doi: 10.1016/0003-3472(60)90022-1
- Grindal SD, Morissette JL, Brigham RM (1999) Concentration of bat activity in riparian habitats over an elevational gradient. *Can J Zool* 77:972–977. doi: 10.1139/z99-062
- Hagen EM, Sabo JL (2011) A landscape perspective on bat foraging ecology along rivers:

- Does channel confinement and insect availability influence the response of bats to aquatic resources in riverine landscapes? *Oecologia* 166:751–760. doi: 10.1007/s00442-011-1913-4
- Hamilton IM, Barclay RMR (1994) Patterns of daily torpor and day-roost selection by male and female big brown bats (*Eptesicus fuscus*). *Can J Zool* 72:744–749. doi: 10.1139/z94-100
- Hasenack H, Cordeiro JLP, Both R (2009) Unidades de paisagem.
- INMET (Instituto Brasileiro de Meteorologia) (1992) Normais Climatológicas do Brasil 1961-1990.
<http://www.inmet.gov.br/webcdp/climatologia/normais/imagens/normais/textos/apresentacao.pdf>. Accessed 20 Mar 2017
- Jones G, Jacobs DS, Kunz TH, et al (2009) Carpe noctem: The importance of bats as bioindicators. *Endanger Species Res* 8:93–115. doi: 10.3354/esr00182
- Kalko EK V (1995) Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six Neotropical sheath-tailed bats (*Emballonuridae*). *Ecol. Evol. Behav. Bats* 67:259–273.
- Kalko EK V, Estrada Villegas S, Schmidt M, et al (2008) Flying high - Assessing the use of the aerosphere by bats. *Integr Comp Biol* 48:60–73. doi: 10.1093/icb/icn030
- Kovach WL (2011) Oriana-circular statistics for windows, ver. 4. Kovach Comput. Serv. Pentraeth
- Kronfeld-schor N, Dayan T (2013) Thermal Ecology, Environments, Communities and Global Change: Energy Intake and Expenditure in Endotherms. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 44:461–480. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135917
- Kunz TH, de Torrez EB, Bauer D, et al (2011) Ecosystem services provided by bats. *Ann N Y*

- Acad Sci 1223:1–38. doi: 10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x
- Kunz TH, Fenton MB (2003) *Bat Ecology*. Chicago
- Kusch J, Wesber C, Idelberger S, Koob T (2004) Foraging habitat preferences of bats in relation to food supply and spatial vegetation structures in a western European low mountain range forest. *Folia Zool* 53:113–128.
- Law B, Chidel M (2002) Tracks and riparian zones facilitate the use of Australian regrowth forest by insectivorous bats. *J Appl Ecol* 39:605–617.
- MacSwiney G MC, Clarke FM, Racey PA (2008) What you see is not what you get: The role of ultrasonic detectors in increasing inventory completeness in Neotropical bat assemblages. *J Appl Ecol* 45:1364–1371. doi: 10.1111/j.1365-2664.2008.01531.x
- Maine JJ, Boyles JG (2015) Bats initiate vital agroecological interactions in corn. *Proc Natl Acad Sci* 112:201505413. doi: 10.1073/pnas.1505413112
- Marinello MM (2014) Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative. *Can J Zool* 92:141–147. doi: 10.1139/cjz-2013-0127
- Marinho-Filho J (1996) Distribution of Bats Diversity in the Southern and Southeastern Brazilian Atlantic Forest. *Chiropt Neotrop* 2:51–54.
- Marques RV, Vargas C, Missel S (2011) Mastofauna no Planalto das Araucárias, Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev Bras Biociências* 9:278–288.
- McCain CM (2007) Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Glob Ecol Biogeogr* 16:1–13. doi: 10.1111/j.1466-8238.2006.00263.x
- McNab BK (1988) Complications inherent in scaling the basal rate of metabolism in mammals. *Q Rev Biol* 63:25–54. doi: 10.1086/415715

- McNab BK (1969) The economics of temperature regulation in neotropical bats. *Comp Biochem Physiol* 31:227–268. doi: 10.1016/0010-406X(69)91651-X
- Modesto TC, Pessôa FS, Enrici MC, et al (2008) Mamíferos do Parque Estadual do Desengano, Rio de Janeiro, Brasil. *Biota Neotrop* 8:153–159. doi: 10.1590/S1676-06032008000400015
- Moras LM, Bernard E, Gregorin R (2013) Bat assemblages at a high-altitude area in the atlantic forest of southeastern brazil. *Mastozool Neotrop* 20:269–278.
- Moreno JA (1961) Clima do Rio Grande do Sul. *Secção Geogr* 42.
- Nagel (1991) How do bats chose optimal temperatures for hibernation? 99:323–326. doi: 0300-9629/9
- Nimer E (1979) Climatologia da região sul: Introdução à Climatologia Dinâmica - Subsídios à Geografia Regional do Brasil. *Climatol do Bras* 3–65.
- Nobre PH, Rodrigues A dos S, Costa I de A, et al (2009) Similaridade da fauna de Chiroptera (Mammalia), da Serra Negra, municípios de Rio Preto e Santa Bárbara do Monte Verde, Minas Gerais, com outras localidades da Mata Atlântica. *Biota Neotrop* 9:151–156. doi: 10.1590/S1676-06032009000300015
- Norberg UM, Rayner JM V. (1987) Ecological Morphology and Flight in Bats (Mammalia; Chiroptera): Wing Adaptations, Flight Performance, Foraging Strategy and Echolocation. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 316:335–427. doi: 10.1098/rstb.1987.0030
- Nowak RM, Paradiso JL (1983) *Walker's Mammals of the World*. 5th.
- O'Farrell MJ, Bradley WG (1970) Activity Patterns of Bats over a Desert Spring. *J Mammal* 51:18–26. doi: 10.2307/1378527
- O'Farrell MJ, Gannon WL (1999) A Comparison of Acoustic versus Capture Techniques for

- the Inventory of Bats. *J Mammal* 80:24–30. doi: 10.2307/1383204
- Ochoa G J, O’Farrell MJ, Miller BW (1999) Contribution of Acoustic Methods to the Study of Insectivorous Bat Diversity in Protected Areas from Northern Venezuela, Abstracts Presented at the 29th NA Symposium on Bat Research. *Bat Res. News* 40:184.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, et al (2017) Package “vegan” Community Ecology Package.
- Oprea M, Esbérard CEL, Vieira TB, et al (2009) Bat community species richness and composition in a restinga protected area in Southeastern Brazil. *Braz J Biol* 69:1073–1079. doi: 10.1590/S1519-69842009000500010
- Paglia AP, Fonseca GAB da, Rylands AB, et al (2012) Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil 2ª Edição.
- Patterson BD, Willig MR, Stevens RD (2003) Trophic strategies, niche partitioning, and patterns of ecological organization. In: *Bat Ecology*. pp 536–579
- Pillar VDP, Lange O (2015) Os Campos do Sul. Rede Campos Sulinos – UFRGS, Porto Alegre
- Portfors C V., Fenton MB, Aguiar LM de S, et al (2000) Bats from Fazenda Intervales, Southeastern Brazil: species account and comparison between different sampling methods. *Rev Bras Zool* 17:533–538. doi: 10.1590/S0101-81752000000200022
- Pough FH, Heiser JB, McFarland WN (2003) *A vida dos vertebrados*, 3rd edn. Atheneu São Paulo, São Paulo
- Racey PA (1998) The importance of the riparian environment as a habitat for British bats. In: Dunstone N, Gorman ML (eds) *Behaviour and ecology of Riparian mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 69–92

- Rainho A, Augusto AM, Palmeirim JM (2010) Influence of vegetation clutter on the capacity of ground foraging bats to capture prey. *J Appl Ecol* 47:850–858. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01820.x
- Ramirez-Chaves H, Suárez-Castro A (2014) Adiciones y cambios a la lista de mamíferos de Colombia: 500 especies registradas para el territorio nacional. *Mammal NOTES* 1:31–34.
- Reis NR, Peracchi AL, Batista CB, et al (2017) *História Natural dos Morcegos Brasileiros Chave de identificação de Espécies*, 1^o Edição. Technical Books, Rio de Janeiro
- Schnitzler H-U, Kalko EK V. (2001) Echolocation by Insect-Eating Bats. *Bioscience* 51:557. doi: 10.1641/0006-3568(2001)051[0557:EBIEB]2.0.CO;2
- Silva RG da, Maia ASC (2013) *Principles of Animal Biometeorology*. Springer Netherlands, Dordrecht
- Simmons NB (2005) EVOLUTION: Enhanced: An Eocene Big Bang for Bats. *Science* (80-) 307:527–528. doi: 10.1126/science.1108871
- Sleep DJH, Brigham RM (2003) An experimental test of clutter tolerance in bats. *J Mammal* 84:216–224. doi: 10.1644/1545-1542(2003)084<0216:AETOCT>2.0.CO;2
- Solari S, Muñoz-saba Y, Rodríguez-mahecha J V, et al (2013) Riqueza, Endemismo Y Conservación De Los Memíferos De Colombia. *Mastozool Neotrop* 20:301–365.
- Stawski C (2010) Torpor during the reproductive season in a free-ranging subtropical bat, *Nyctophilus bifax*. *J Therm Biol* 35:245–249. doi: 10.1016/j.jtherbio.2010.05.009
- Stevens RD (2013) Gradients of bat diversity in atlantic forest of South America: Environmental seasonality, sampling effort and spatial autocorrelation. *Biotropica* 45:764–770. doi: 10.1111/btp.12056
- Tavares VC, Perini FA, Lombardi JA (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.
- Team S (2013) Manual of SonoChiro 3.0. Biotope. Res. Dev. Biotope Soc. Mèze
- Turbill C, Law BS, Geiser F (2003) Summer torpor in a free-ranging bat from subtropical Australia. *J Therm Biol* 28:223–226. doi: 10.1016/S0306-4565(02)00067-0
- Vaughan TA (1966) Morphology and Flight Characteristics of Molossid Bats. *J Mammal* 47:249–260. doi: 10.2307/1378121
- Voigt CC, Holderied MW (2012) High manoeuvring costs force narrow-winged molossid bats to forage in open space. *J Comp Physiol B Biochem Syst Environ Physiol* 182:415–424. doi: 10.1007/s00360-011-0627-6
- Voigt CC, Kingston T (2015) Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World.
- Willmer P, Stone G, Johnston I (2005) Environmental physiology of animals.
- Wilson DE, Reeder DM (2005) Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference (3rd ed). Johns Hopkins University Press
- Wojciechowski MS, Jefimow M, Tegowska E (2007) Environmental conditions, rather than season, determine torpor use and temperature selection in large mouse-eared bats (*Myotis myotis*). *Comp Biochem Physiol - A Mol Integr Physiol* 147:828–840. doi: 10.1016/j.cbpa.2006.06.039
- Wrege MS, Steinmetz S, Reisser Junior C, Almeida IR de (2012) Atlas climático da Região Sul do Brasil: Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul, 2^a edição. Embrapa Clima Temperado, Brasília
- Zubaid A, McCracken GF, Kunz TH (2006) Functional and evolutionary ecology of bats.

ANEXOS

ANEXO - Tabela: Coeficientes e estimativas dos melhores modelos selecionados ($\Delta AIC = 0$ e $\Delta AIC < 2$) para explicar a atividade de morcegos. Nas colunas da direita apenas os modelos que tiveram ($\Delta AIC < 2$). Variáveis preditoras: Tmin=temperatura mínima a cada hora; Tmin2=temperatura mínima ao quadrado; Umid=média de umidade a cada hora; Umid2=umidade média ao quadrado; alt_cat=altitude categórica (baixo); f_cat=paisagem categórica (floresta).

		$\Delta AIC = 0$					$\Delta AIC < 2$						
	Independent variables	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
Atividade Total	(Intercept)	-21.1300	2.3650	-8.9330	<2e-16	***							
	Tmin	0.3831	0.0287	13.3540	<2e-16	***							
	Tmin2	-0.0101	0.0009	-11.7270	<2e-16	***							
	Umid	0.4608	0.0548	8.4120	<2e-16	***							
	Umid2	-0.0028	0.0003	-8.7430	<2e-16	***							
	alt_catbaixo	-1.0020	0.0420	-23.8530	<2e-16	***							
	f_catfloresta	1.2550	0.0555	22.6070	<2e-16	***							
Atividade de open	(Intercept)	-63.4500	4.4340	-14.3120	< 2e-16	***							
	Tmin	0.6589	0.0510	12.9140	< 2e-16	***							
	Tmin2	-0.0197	0.0015	-12.9530	< 2e-16	***							
	Umid	1.3670	0.1006	13.5820	< 2e-16	***							
	Umid2	-0.0079	0.0006	-13.9480	< 2e-16	***							
	alt_catbaixo	0.3640	0.0784	4.6420	0.0000	***							
	f_catfloresta	0.8315	0.0952	8.7370	< 2e-16	***							
Atividade de edge	(Intercept)	-2.3707	0.3110	-7.6220	0.0000	***	2.7240	2.7729	0.9820	0.3259			
	Tmin	0.2331	0.0349	6.6810	0.0000	***	0.2593	0.0426	6.0840	0.0000	***		
	Tmin2	-0.0033	0.0010	-3.4620	0.0005	***	-0.0041	0.0012	-3.3260	0.0009	***		
	Umid	-	-	-	-		-0.1231	0.0668	-1.8430	0.0653	.		
	Umid2	-	-	-	-		0.0007	0.0004	1.8380	0.0660	.		
	alt_catbaixo	-2.3849	0.0688	-34.6730	< 2e-16	***	-2.3624	0.0713	-33.1110	< 2e-16	***		
	f_catfloresta	1.4051	0.0779	18.0480	< 2e-16	***	1.3871	0.0789	17.5710	< 2e-16	***		

Atividade de grandes	(Intercept)	-145.0000	9.7600	-14.8600	< 2e-16	***										
	Tmin	1.2260	0.0905	13.5580	< 2e-16	***										
	Tmin2	-0.0407	0.0028	-14.6280	< 2e-16	***										
	Umid	3.0710	0.2180	14.0850	< 2e-16	***										
	Umid2	-0.0173	0.0012	-14.3700	< 2e-16	***										
	alt_catbaixo	0.8218	0.1357	6.0560	0.0000	***										
	f_catfloresta	0.8661	0.1719	5.0380	0.0000	***										
Atividade de pequenos	(Intercept)	-35.3600	5.9720	-5.9200	0.0000	***										
	Tmin	1.2170	0.1412	8.6190	< 2e-16	***										
	Tmin2	-0.0366	0.0042	-8.6850	< 2e-16	***										
	Umid	0.6282	0.1369	4.5900	0.0000	***										
	Umid2	-0.0039	0.0008	-4.9080	0.0000	***										
	alt_catbaixo	-2.2840	0.0893	-25.5890	< 2e-16	***										
	f_catfloresta	2.6890	0.1359	19.7830	< 2e-16	***										
Atividade alimentar total	(Intercept)	-40.4100	5.6770	-7.1180	0.0000	***	-37.7500	6.0590	-6.2310	0.0000	***					
	Tmin	0.2359	0.0170	13.9070	< 2e-16	***	0.3399	0.0878	3.8700	0.0001	***					
	Tmin2	-	-	-	-		-0.0029	0.0024	-1.2310	0.2182						
	Umid	0.7913	0.1296	6.1030	0.0000	***	0.7161	0.1430	5.0060	0.0000	***					
	Umid2	-0.0043	0.0007	-5.7160	0.0000	***	-0.0039	0.0008	-4.7610	0.0000	***					
	alt_catbaixo	-2.3180	0.1137	-20.3860	< 2e-16	***	-2.2660	0.1210	-18.7250	< 2e-16	***					
	f_catfloresta	0.6542	0.1066	6.1390	0.0000	***	0.6144	0.1104	5.5670	0.0000	***					
Atividade alimentar de open	(Intercept)	-71.0689	15.3220	-4.6380	0.0000	***	-68.6169	15.3607	-4.4670	0.0000	***	-71.1905	15.2969	-4.6540	0.0000	***
	Tmin	0.7746	0.1695	4.5690	0.0000	***	0.8371	0.1894	4.4210	0.0000	***	0.7870	0.1731	4.5460	0.0000	***
	Tmin2	-0.0182	0.0047	-3.8900	0.0001	***	-0.0200	0.0053	-3.8040	0.0001	***	-0.0186	0.0048	-3.8800	0.0001	***
	Umid	1.4605	0.3502	4.1710	0.0000	***	1.3978	0.3530	3.9600	0.0001	***	1.4616	0.3495	4.1820	0.0000	***
	Umid2	-0.0085	0.0020	-4.2920	0.0000	***	-0.0082	0.0020	-4.1170	0.0000	***	-0.0085	0.0020	-4.3080	0.0000	***
	alt_catbaixo	-	-	-	-		0.1571	0.1871	0.8400	0.4009		-	-	-	-	
	f_catfloresta	-	-	-	-		-	-	-	-		0.0791	0.1715	0.4610	0.6446	
Atividade	(Intercept)	-36.0078	6.9251	-5.2000	0.0000	***	-40.2600	6.4510	-6.2410	0.0000	***	-25.6084	2.9521	-8.6750	< 2e-	***

alimentar de edge	Tmin	0.7936	0.2561	3.0990	0.0019	**	0.4163	0.0340	12.2360	< 2e-16	***	1.0855	0.2102	5.1650	0.0000	***
	Tmin2	-0.0089	0.0059	-1.5080	0.1315	.	-	-	-	-	.	-0.0158	0.0047	-3.3730	0.0007	***
	Umid	0.4355	0.1867	2.3320	0.0197	*	0.6235	0.1443	4.3210	0.0000	***	0.1208	0.0146	8.3020	< 2e-16	***
	Umid2	-0.0018	0.0011	-1.6930	0.0904	.	-0.0029	0.0008	-3.4720	0.0005	***	-	-	-	-	.
	alt_catbaixo	-4.6757	0.2560	-18.2620	< 2e-16	***	-4.6520	0.2508	-18.5530	< 2e-16	***	-4.6835	0.2601	-18.0090	< 2e-16	***
	f_catfloresta	0.6780	0.1433	4.7310	0.0000	***	0.7518	0.1370	5.4890	0.0000	***	0.5872	0.1329	4.4180	0.0000	***
Atividade alimentar de grandes	(Intercept)	-223.3000	64.9600	-3.4380	0.0006	***	-237.100	64.8500	-3.6570	0.0003	***	-225.000	64.8600	-3.4690	0.0005	***
	Tmin	1.0490	0.3878	2.7050	0.0068	**	0.8920	0.3666	2.4330	0.0150	*	1.0010	0.3955	2.5320	0.0113	*
	Tmin2	-0.0309	0.0114	-2.7070	0.0068	**	-0.0260	0.0108	-2.4030	0.0162	*	-0.0293	0.0117	-2.5150	0.0119	*
	Umid	4.7420	1.4380	3.2970	0.0010	***	5.0730	1.4320	3.5410	0.0004	***	4.7860	1.4370	3.3300	0.0009	***
	Umid2	-0.0265	0.0079	-3.3530	0.0008	***	-0.0283	0.0079	-3.5970	0.0003	***	-0.0267	0.0079	-3.3880	0.0007	***
	alt_catbaixo	0.8069	0.4022	2.0060	0.0448	*	-	-	-	-	.	0.5139	0.5127	1.0020	0.3161	.
f_catfloresta	-	-	-	-	.	0.8296	0.4389	1.8900	0.0588	.	0.4729	0.5606	0.8440	0.3989	.	
Atividade alimentar de pequenos	(Intercept)	-254.5000	35.7000	-7.1290	0.0000	***	-255.700	36.3700	-7.0300	0.0000	***	-256.500	36.4800	-7.0290	0.0000	***
	Tmin	1.4540	0.7901	1.8400	0.0658	.	0.2673	0.0564	4.7420	0.0000	***	-	-	-	-	.
	Tmin2	-0.0329	0.0212	-1.5510	0.1210	.	-	-	-	-	.	0.0078	0.0015	5.3300	0.0000	***
	Umid	5.2240	0.7966	6.5580	0.0000	***	5.4520	0.7944	6.8630	0.0000	***	5.5040	0.7943	6.9290	0.0000	***
	Umid2	-0.0287	0.0044	-6.5690	0.0000	***	-0.0298	0.0043	-6.8590	0.0000	***	-0.0300	0.0043	-6.9260	0.0000	***
	alt_catbaixo	-4.6050	0.3356	-13.7200	< 2e-16	***	-4.9080	0.3057	-16.0580	< 2e-16	***	-5.0180	0.3112	-16.1260	< 2e-16	***
f_catfloresta	2.5860	0.2654	9.7440	< 2e-16	***	2.6330	0.2684	9.8110	< 2e-16	***	2.7030	0.2729	9.9060	< 2e-16	***	

