



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ – UESC
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE – PPGE CB

SÉRGIO LOPES DE OLIVEIRA

INFLUÊNCIA DE FATORES LOCAIS E DA PAISAGEM SOBRE A DIVERSIDADE
DE MORCEGOS FILOSTOMÍDEOS E SEU PAPEL NA PREDÇÃO DE
ARTRÓPODES

ILHÉUS-BAHIA
2021

SÉRGIO LOPES DE OLIVEIRA

**INFLUÊNCIA DE FATORES LOCAIS E DA PAISAGEM SOBRE A DIVERSIDADE
DE MORCEGOS FILOSTOMÍDEOS E SEU PAPEL NA PREDACÃO DE
ARTRÓPODES**

Tese apresentada à universidade Estadual de Santa Cruz, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Linha de pesquisa: Ecologia e conservação de comunidades, ecossistemas e paisagens.

Orientadora: Dra. Camila Righetto Cassano

Co-orientadora: Dra. Deborah Maria de Faria

**ILHÉUS-BAHIA
2021**

SÉRGIO LOPES DE OLIVEIRA

**INFLUÊNCIA DE FATORES LOCAIS E DA PAISAGEM SOBRE A DIVERSIDADE
DE MORCEGOS FILOSTOMÍDEOS E SEU PAPEL NA PREDACÃO DE
ARTRÓPODES**

Tese apresentada à universidade Estadual de Santa Cruz, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Ilhéus, 30 de Julho de 2021.

Dra. Camila Righeto Cassano
UESC/DCB
(Orientadora)

Dr. Neander Marcel Heming
UESC/DCB

Dra. Marlon Zortéa
UFJ

Dr. Pavel Dodonov
UFBA

Dr. Ricardo Rocha
Universidade do Porto

**ILHÉUS-BAHIA
2021**

Dedico este trabalho ao ensino público brasileiro,
responsável por toda minha trajetória acadêmica,
da alfabetização ao doutorado.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente à minha família, pelo apoio recebido durante essa trajetória. Em especial a minha mãe, que mesmo sem compreender a dimensão do mundo acadêmico, sempre esteve oferecendo suporte para que eu me mantivesse firme nessa caminhada. Aos meus irmãos, que sempre foram minha inspiração (pra vida) e me dão suporte em todas as minhas decisões. Agradeço também à minha orientadora, Dra. Camila Cassano, que acreditou no potencial do meu trabalho e muito me ensinou sobre ecologia, cabucas, ética e responsabilidade. Camila, obrigado por todo suporte que recebi mesmo nas situações adversas que ocorreram durante essa caminhada. Agradeço também a todos os professores do PPGECB e do Laboratório de Ecologia Aplicada a Conservação (LEAC) por todo o aprendizado adquirido, em especial a Dra. Deborah Faria, minha co-orientadora que esteve sempre disposta a resolver problemas, esclarecer dúvidas e apontar saídas. Agradeço também ao Dr. Christoph Meyer, que aceitou contribuir com esse trabalho mesmo à distância, em função da Pandemia de Covid-19. Foi um grande aprendizado adquirido com essa parceria, mesmo não acontecendo da forma prevista.

Agradeço imensamente a todas as pessoas que me ajudaram em campo durante esses anos. Foram dias e noites de muito trabalho cansativo e que eu não conseguiria sem a ajuda de vocês. Aos meus colegas e amigos de projeto ECO-nomia das Cabucas e aos colegas de turma que estiveram presentes me oferecendo ajuda em campo: Álvaro Garcia, Ilana Araújo, Júlia Cabral, Maísa Matuoka, Rebeca, Karla, Sueli, Clemensou, Letícia e Maicon. Em especial agradeço a Enée Gottschalk que esteve presente em grande parte das noites de coleta, e que compartilhou vários momentos comigo, desde os perrengues até às situações inusitadas que só quem executa um trabalho de campo consegue compreender. Ao Rúbens (Rubinho), meu grande parceiro dos campos diurnos e detentor de conhecimento invejável sobre fauna e flora da região. Muito obrigado! Incluo aqui a ajuda recebida dos trabalhadores locais que se dispuseram a me ajudar diariamente durante a fase do experimento em campo, aos proprietários das fazendas que, além de permitir o trabalho na propriedade, sempre foram muito solícitos. Agradeço também aos estagiários: Alexandre, Lucas e Lorena que me deram um grande suporte com as atividades de campo e laboratório.

Agradeço também aos meus grandes amigos das Humanas que se esforçaram para viver “um dia de Biólogo” (ou mais) e conhecer o universo dos morcegos só para socorrer um amigo: Juliane Leite e Urbano, muito obrigado!!!

Gostaria de agradecer as pessoas que de alguma forma contribuíram com as análises estatísticas, tarefa árdua e cansativa pra mim: Pavel Donodov, Luis Magnago e principalmente ao meu amigo Hugo Costa, a quem eu recorri em inúmeros momentos de desespero.

Agradeço também aos meus amigos que me deram suporte em vários momentos durante essa jornada, desde os momentos felizes, até aqueles desesperadores, incluindo também as revisões de texto: Ana Carla (Cacá) Hugo, Igor e Urbano, o fardo para manter a sanidade mental ficou mais leve com vocês por perto. Muito obrigado, meus amigos!!!

Por fim, agradeço à Agência de Fomento a Pesquisa da Bahia - FAPESB, pela bolsa recebida durante o doutorado. A Rufford Foundation e UESC (Propp), pelos financiamentos recebidos para executar as etapas e de campo e compra de materiais.

À todos que de alguma forma contribuíram para o desenvolvimento desse trabalho, mas não foram citadas: muito obrigado!

INFLUÊNCIA DE FATORES LOCAIS E DA PAISAGEM SOBRE A DIVERSIDADE DE MORCEGOS FILOSTOMÍDEOS E SEU PAPEL NA PREDAÇÃO DE ARTRÓPODES

RESUMO

Habitats florestais tropicais têm sofrido constantes reduções pela exploração humana por diferentes tipos de usos da terra, as chamadas matrizes, resultando em uma grande perda da biodiversidade. A qualidade dessas matrizes influenciam fortemente os efeitos da perda e fragmentação de habitat sobre as espécies de morcegos e os processos biológicos desempenhados por elas, como a predação de artrópodes. Nesse contexto destacam-se as agroflorestas de cacau, consideradas como ambientes não nativos amigáveis à diversidade biológica, essencialmente para os morcegos. As agroflorestas de cacau no sul Bahia apresentam como característica marcante os diferentes cenários de paisagem na qual estão inseridas, e também a variada intensidade de manejo local do sistema. Nesse cenário, esse trabalho tem por objetivo investigar como as características da paisagem e do manejo local das agroflorestas influenciam a diversidade de morcegos e o seu papel no controle de artrópodes. O primeiro capítulo investiga como a paisagem pode influenciar os padrões de ocorrência dos morcegos filostomídeos e seu potencial de consumo de artrópodes, medido pelo Índice de Defaunação (ID), na Mata Atlântica brasileira. A riqueza de espécies e ID foram calculados usando uma compilação de registros de morcegos na Mata Atlântica ao longo de 20 anos e a ocorrência potencial dos morcegos (IUCN). Foi quantificada também a cobertura vegetal, o tipo dominante e a heterogeneidade da matriz em paisagens circulares em torno de cada local de amostragem das assembleias de morcegos. Foi identificado um efeito significativo e negativo da heterogeneidade da matriz no ID, e um efeito positivo e significativo da cobertura florestal na riqueza de morcegos insetívoros. O segundo capítulo busca entender como os fatores de manejo local das agroflorestas de cacau e da paisagem influenciam a diversidade funcional de morcegos. Foi feita captura de morcegos em 21 fazendas de agroflorestas de cacau com diferentes percentuais de floresta na paisagem e calculadas métricas relacionadas à diversidade de espécies de morcegos: Índice de Simpson, Diversidade Funcional e Dispersão de Traços Funcionais; ao manejo local: abundância das árvores e estratificação vertical; e à paisagem: cobertura florestal, heterogeneidade da paisagem, densidade de borda de floresta e matriz dominante na paisagem. Encontramos uma relação negativa da heterogeneidade da paisagem com a diversidade de Simpson e Diversidade Funcional. Agroflorestas inseridas em paisagens dominadas por pastagens apresentou relação negativa entre cobertura florestal e Diversidade Funcional. A dispersão de traços funcionais foi afetada positivamente pela intensidade do manejo local das agroflorestas. Dentro das agroflorestas, morcegos animalívoros e com maior manobrabilidade são mais afetados por características do manejo das agroflorestas enquanto que espécies fitófagas são afetadas positivamente por características da paisagem. O terceiro capítulo avalia o papel dos morcegos no controle de artrópodes dentro das agroflorestas de cacau através de um experimento de exclusão de predador. Cacaueiros foram isolados por uma rede de pesca em nove agroflorestas de cacau durante seis semanas. Foi identificado que a exclusão de morcegos modifica de forma geral a comunidade de artrópodes dentro dos sistemas

agrofloretais de cacau, e é apontado como o principal fator sobre os artrópodes total e as ordens Araneae, Diptera e Orthoptera. Para a espécie praga *Percolaspis ornata*, a exclusão de morcegos apresenta um efeito conjunto com a cobertura florestal. De forma geral, os resultados indicam que a paisagem pode influenciar a diversidade de morcegos e que características locais das agroflorestras são responsáveis por manter espécies sensíveis a perda de habitat, como as animalívoras, e que os morcegos são importantes controladores de artrópodes dentro dos sistemas agrofloretais de cacau no sul da Bahia.

INFLUENCE OF LOCAL AND LANDSCAPE FACTORS ON THE DIVERSITY OF PHYLLOSTOMID BATS AND THEIR ROLE IN ARTHROPOD PREDATION

ABSTRACT

Tropical forest habitats have suffered constant reductions from human exploitation for different land uses, the called matrices, resulting in a great deal of biodiversity loss. The quality of these matrices strongly influences the effects of habitat loss and fragmentation on bat species and the biological processes performed by them, such as arthropod predation. In this context, cocoa agroforestry stands out, considered as non-native environments friendly to biological diversity, essentially for bats. Cocoa agroforestry in southern Bahia has as a striking feature the different landscape scenarios in which they are inserted, and also the varied intensity of local management of the system. In this scenario, this work aims to investigate how the characteristics of the landscape and the local management of agroforestry influence the diversity of bats and their role in the control of arthropods. The first chapter investigates how the landscape can influence the patterns of occurrence of leaf-nosed bats and their potential arthropods consumption, measured by the Defaunation Index (DI), in the Brazilian Atlantic Forest. Species richness and DI were calculated using a compilation of bat records in the Atlantic Forest over 20 years and the potential occurrence of bats (IUCN). Forest cover, dominant type and matrix heterogeneity in circular landscapes around each sampling site of bat assemblages were also quantified. A significant and negative effect of matrix heterogeneity on DI, and a positive and significant effect of forest cover on insectivorous bat richness were identified. The second chapter seeks to understand how the local management factors of cocoa agroforests and the landscape influence the functional diversity of bats. Bats were captured in 21 cocoa agroforestry farms with different percentages of forest cover in the landscape and then calculate the metrics related to: 1. Bat species diversity: Simpson's Index, Functional Diversity and Dispersion of Functional Traits; 2. Local management: abundance of trees and vertical stratification; and 3. Landscape: forest cover, landscape heterogeneity, edge density (forest), and matrix dominant in the landscape. We found a negative relationship of landscape heterogeneity with Simpson's diversity and Functional Diversity. Agroforests inserted in landscapes dominated by pastures showed a negative relationship between forest cover and Functional Diversity. The dispersion of functional traits was positively affected by the intensity of local agroforestry management. Within cocoa agroforests, animalivorous bats with greater maneuverability are more affected by local management characteristics, while phytophagous species are affected by landscape characteristics. The third chapter assesses the role of leaf-nosed bats in controlling arthropods within cocoa agroforests through a predator exclusion experiment. Cocoa trees were isolated by a fishing net in nine cocoa agroforests for six weeks. It was identified that bat exclusion generally modifies the arthropod community within cocoa agroforestry systems, and is pointed out as the main factor on total arthropods and the orders Araneae, Diptera, and Orthoptera. For the pest species *Percolaspis ornata*, bat exclusion has a joint effect with forest cover in the landscape. Overall, the results indicate that landscape can influence bat diversity and that local characteristics of cocoa agroforestry are responsible for

maintaining species sensitive to habitat loss, such as animalivorous, and that bats are important arthropod controllers within agroforestry systems of cocoa in southern Bahia.

Sumário	
INTRODUÇÃO	12
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	15
CAPITULO I	16
Landscape influence on ecosystem functions performed by leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Brazilian Atlantic Forests	16
ABSTRACT	17
1. Introduction	18
2. Material and Methods	18
2.1. Phyllostomid bats assemblage	20
2.2. Landscape and patch metrics	20
2.3. Data analysis	21
2.3.1. Defaunation index	21
2.3.2. Model Selection	22
3. Results	23
4. Discussion	25
5. Conclusion	27
6. References	29
Appendix A – Bat assemblages	33
Appendix B – Importance value	41
Appendix C – Regression and Defaunation Index	43
CAPÍTULO II	45
Diversidade funcional de morcegos filostomídeos em sistemas agroflorestais de cacau: efeitos do manejo local e da paisagem	46
1. Introdução	46
2. Material e Métodos	50
2.1. Área de estudo	50
2.2. Amostragem de morcegos e traços funcionais	52
2.3. Estrutura local da vegetação	53
2.4. Descritores da paisagem	54
2.5. Análise de dados	54
3. Resultados	57

3.1. Respostas à estrutura local da vegetação e paisagem.....	57
3.2. Relação entre traços funcionais e variáveis ambientais	59
4. Discussão	62
5. Conclusão	67
6. Referencias bibliograficas.....	68
MATERIAL SUPLEMENTAR	74

CAPÍTULO III 80

A influência de morcegos e características locais e da paisagem sobre artrópodes em agroflorestas de cacau no sul da Bahia..... 81

1. Introdução.....	81
2. Material e Métodos.....	84
2.1. Área de estudo.....	84
2.2. Amostragem de morcegos	86
2.3. Experimento de exclusão de morcegos, amostragem e identificação de artrópodes.....	86
2.4. Descritores locais e da paisagem	87
2.5. Análise de dados	88
3. Resultados	89
4. Discussão	93
4.1. Resposta geral dos artrópodes.....	93
4.2. Efeito sobre grupos taxonômicos	94
4.3. Efeito sobre fitófagos	95
5. Conclusões.....	96
6. Referências bibliográficas.....	97
Material suplementar	101

CONSIDERAÇÕES FINAIS..... 104

INTRODUÇÃO

Os morcegos são animais voadores que pertencem à classe *Mammalia*, ou seja, também são mamíferos, mas dentre os mamíferos são os únicos que apresentam voo verdadeiro. As espécies de todo o globo terrestre pertencem a ordem Chiroptera e esta é dividida em duas subordens, chamadas de Yinpterochiroptera e Yangochiroptera, sendo a última, a única ordem presente nas Américas (TEELING et al., 2005). Especificamente no Brasil, existem 181 espécies de morcegos já catalogadas, pertencentes a 68 gêneros e nove famílias, sendo a família Phyllostomidae a mais rica e diversa, com 43 gêneros e 93 espécies (GARBINO et al., 2020). Além de serem os únicos mamíferos voadores, os morcegos, essencialmente os neotropicais, ou seja, os que vivem exclusivamente nos continentes americanos, curiosamente apresentam o mais diversificado hábito alimentar. Eles se alimentam tanto de recursos vegetais, como sementes, frutos, pólen e néctar, quanto de recursos animais, abrangendo pequenos e grandes invertebrados, pequenos vertebrados e até sangue (REIS et al., 2007). Esses animais desempenham inúmeros papéis ecológicos essenciais para a manutenção dos ecossistemas do qual fazem parte. Eles são responsáveis por polinização e dispersão de sementes de diversas plantas e também atuam como controladores de insetos, incluindo algumas pragas agrícolas.

Espécies terrestres, incluindo os morcegos, têm sofrido grandes ameaças devido a mudanças no uso e ocupação do solo, essencialmente pela substituição de habitats nativos por sistemas agrícolas e pastagens para atender à demanda da população humana por alimento e matéria-prima (GRANTHAN et al., 2020). A fragmentação de habitat, que é a ruptura de grandes habitats nativos em pequenas manchas separadas por outros tipos de uso do solo, gera paisagens cada vez mais distintas das naturais e oferece diferentes riscos aos morcegos, a depender do tipo de ocupação do solo. Enquanto sistemas agrícolas podem beneficiar espécies insetívoras, os morcegos trazem riscos de extinção a espécies dependente de florestas, ao passo que ambientes urbanos favorecem algumas espécies menos exigentes quanto ao recurso alimentar. Diante desse cenário de fragmentação das florestas e substituição de habitat nativos por diferentes usos do solo, a Mata Atlântica brasileira merece uma atenção especial. A Mata Atlântica é tida como um dos *hotspots* globais da biodiversidade, isto é, uma região que abriga uma imensa biodiversidade, mas está ameaçada pelo avanço do desmatamento para diversos usos (MYERS et al., 2000).

Essencialmente no sul da Bahia, a Mata Atlântica tem um dos maiores índices de matas preservadas e divide espaço com sistemas agroflorestais de cacau, sendo essas agroflorestas consideradas como ambientes não naturais amigáveis à biodiversidade. As agroflorestas de cacau, tradicionalmente chamadas de *cabruças*, mantêm uma grande quantidade de árvores nativas para sombrear a plantação de cacau. Os sistemas agroflorestais de cacau, apesar de manterem essa característica comum, se diferem quanto à quantidade de árvores nativas mantidas no sistema, assim como pela inserção de espécies exóticas com intuito de fornecer o sombreamento aos cacaueiros, que são fatores dependentes da intensidade de manejo do sistema agroflorestal (CASSANO et al., 2009). Além das características de manejo, as agroflorestas de cacau estão inseridas em diferentes contextos de paisagem, isto é, são rodeadas por diferentes tipos de uso do solo, incluindo agricultura, pastagens, silvicultura e fragmentos florestais. Essas características locais e da paisagem são fatores que interferem tanto na diversidade de espécies que ocupam os sistemas agroflorestais, quanto nos processos ecológicos em que essas espécies atuam dentro das agroflorestas de cacau.

O controle natural de insetos, incluído pragas agrícolas, é um dos processos ecológicos naturais que podem ser desempenhados por morcegos em sistemas agroflorestais. Estudos em diferentes sistemas agroflorestais de cacau e café têm indicado que os morcegos são responsáveis por controlar diferentes tipos de insetos (MAAS et al., 2016). Eles podem reduzir a quantidade de insetos ao ponto de aumentar a produtividade de determinadas culturas, porém ainda pouco é conhecido sobre a forma que esses animais reduzem insetos dentro dos sistemas agroflorestais. Entender como os diferentes contextos de paisagem, assim como o manejo local dos sistemas agroflorestais atuam sobre os morcegos, e como isso interfere na redução de insetos, pode ajudar na tomada de decisão a respeito da conservação de morcegos. Questões importantes sobre a preservação da Mata Atlântica e sistemas agroflorestais de cacau como um sistema amigável à biodiversidade poderão ser consideradas, em conjunto, no que tange ao uso e à ocupação racional do solo atrelada à conservação da biodiversidade.

Diante do exposto, essa tese tem como objetivo responder questões relacionadas à forma como uso e ocupação do solo, assim como o manejo dos sistemas agroflorestais de cacau podem atuar sobre a diversidade de morcegos e, conseqüentemente, sobre a predação de artrópodes desempenhada por eles. Para responder as questões acima, a tese está dividida em três capítulos:

1. Influência da paisagem nas funções ecossistêmicas desempenhadas por morcegos filostomídeos (Chiroptera: Phyllostomidae) na Mata Atlântica brasileira. (*Landscape influence on ecosystem functions performed by leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in brazilian Atlantic forests.*)

2. Diversidade funcional de morcegos filostomídeos em sistemas agroflorestais de cacau: efeitos do manejo local e da paisagem.

3. A influência de morcegos e características locais e da paisagem sobre artrópodes em agroflorestas de cacau no sul da Bahia.

O capítulo 1 segue formatado segundo normas da revista *Acta oecológica*, o qual será submetido para publicação, e os capítulos 2 e 3 seguem formatação da ABNT, segundo normas da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CASSANO, C. R.; SCHROTH, G.; FARIA, D.; DELABIE, J. H. C.; BEDE, L. 2009. Landscape and farm scale management to enhance biodiversity conservation in the cocoa producing region of southern Bahia, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, [s. l.], v. 18, n. 3, p. 577–603.
- GARBINO, G.S.T., GREGORIN, R., LIMA, I.P., LOUREIRO, L., MORAS, L.M., MORATELLI, R., NOGUEIRA, M.R., PAVAN, A.C., TAVARES, V.C., PERACCHI, A.L. 2020. Updated Checklist of Brazilian bats: versão 2020. Comitê da Lista de Morcegos do Brasil – CMLB. Sociedade Brasileira para o Estudo de Quirópteros (Sbeq). <https://www.sbeq.net/lista-de-especies>
- GRANTHAM HS, et al. . 2020. Anthropogenic modification of forests means only 40% of remaining forests have high ecosystem integrity. *Nat. Commun.* **11**, 5978. (10.1038/s41467-020-19493-3)
- MAAS, B. et al., 2016. Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry landscapes. *Biological Reviews*, v. 91, n. 4, p. 1081–1101
- MYERS, N., R. A. MITTERMEIER, C. G., MITTERMEIER, G. A. B., FONSECA & J. KENT. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858
- REIS, N. R.; PERACCHI, A. L.; PEDRO, W. A. & LIMA, I. P. 2007. *Morcegos do Brasil*. Londrina, N. R. Reis. 253p
- TEELING, E.C., SPRINGER, M.S., MADSEN, O., BATES, P., O’BRIEN, S.J., MURPHY, W.J. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*. 5;307(5709):580–584

CAPITULO I

Landscape influence on ecosystem functions performed by leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Brazilian Atlantic Forests

Landscape influence on ecosystem functions performed by leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Brazilian Atlantic Forests.

Sérgio Lopes de Oliveira^{ab*}, Deborah M. Faria^{ab}, Camila Righeto Cassano^{ab}

^a Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade – Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Ilhéus-Itabuna, km 16, Salobrinho, 45662-000, Ilhéus, Bahia, Brazil.

^b Applied Conservation Ecology Lab, – Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Ilhéus-Itabuna, km 16, Salobrinho, 45662-000, Ilhéus, Bahia, Brazil.

* Correspondence Author. E- mail: sergiobiolopes@gmail.com

ABSTRACT

Understanding the effects of habitat loss on communities is essential for biodiversity conservation and maintenance of ecosystem services. Considering that bats are efficient consumers of arthropods, including insects of economic interest, knowledge on how local and landscape factors influence bat assemblages may provide the basis for enhancement of key ecosystem functions, such as natural control of arthropods. Based on the species richness (total and insectivorous) and on the Defaunation Index (DI), defined as the loss or depletion of an animal species attribute, we investigated how the landscape can influence patterns of leaf-nosed bats and their potential of arthropod consumption in the Brazilian Atlantic Forest. We calculated species richness and ID using a compilation of bat records in the Atlantic Forest over 20 years (focal assemblage) and IUCN's potential occurrence polygons (reference assemblies used in ID). We quantified the vegetation cover, the dominant type and the heterogeneity of the matrix within circular landscapes around each sampling site of the focal assemblies. Of a total of 205 sampling sites available in the compilation, 104 were included in the analyzes, most of them in the southeast of the Atlantic Forest, with agriculture as the dominant non-natural matrix. We found a significant and negative effect of matrix heterogeneity on ID, and a positive and significant effect of forest cover on the richness of insectivorous bats. The results highlight the importance of forest remnants in fragmented landscapes in the Brazilian Atlantic Forest for leaf-nosed bats

Key words: Defaunation; Atlantic Forest; Ecosystem service; Insect control;

1. Introduction

The increasing demand from the ever-growing human population has led to unprecedented loss of native habitats. This is particularly evident in tropical forests that, despite concentrating the largest share of the terrestrial species diversity, are disappearing at a rapid pace (Granthan et al., 2020; Robertson e Swinton, 2005). With the shrinkage of remaining forests, native species are increasingly exposed to land mosaics where forest patches remain immersed within human-modified land uses. These matrix habitats naturally select the local species, eroding biodiversity (Boscolo et al., 2016; Defries et al., 2010, Kupfer et al., 2006).

Matrix quality and composition strongly influence the effects of habitat loss and fragmentation over the native biota. The more similar to the original habitat, the less negative are the effects of habitat loss and fragmentation on the forest-dependent biota (Kupfer et al., 2006). For instance, matrices formed by perennial systems can contribute to the maintenance of biodiversity, given the permeability and capacity to provide resources to native species (Ferreira et al., 2018; Tschardtke et al., 2005). Furthermore, by assisting on species persistence, certain types of matrices can favor the maintenance of key ecological processes that provide benefits to human society, the so-called ecosystems services (Ruppert and Duncan, 2017; Tschardtke et al., 2005).

Biological pest control figures among the benefits to humans delivered by ecosystems (Constanza et al. 2017), resulting from trophic interactions driven by invertebrates and vertebrates (Williamms-Guillén et al., 2015). This service can have a high economic value, such as bat-related pest control, globally estimated at billions of dollars a year (Maine and Boyles, 2015); a value that may be even higher, since it is underestimated in several parts of the globe, including large regions occupied by tropical forests (Aguiar and Antonini, 2008). Bats are considered the main nocturnal predators of arthropods, with a high potential to control agricultural pests (Leelapaibul et al., 2005). In Brazil, it has been estimated that a single colony of bats (one million individuals) consume about 7 tons of insects per night (Benvindo-Souza et al., 2021). Among the hundreds of bat species that consume arthropods, the leaf-nosed bats (those belonging to the Phyllostomidae family) deserve particular attention due to their wide variety of foraging strategies, including prey capture straight from the foliage (gleaning). Some gleaning bats, as those belonging to phyllostominae subfamily, can capture prey in the understory of forests, on the ground or even on tree branches, and can feed on tiny insects or even large invertebrates, given the range of shapes and sizes of the species

(Denzinger and Schnitzler, 2013; Kalko, 1998). Even though leaf-nosed bats are not
35 exclusively insectivorous, several species rely on arthropods as an important diet item (Reis et
al., 2013). This justifies efforts to understand factors associated with the maintenance of leaf-
nosed bats in human-modified landscapes, where the ecosystem service provided by them can
have relevant economic impacts.

Land use change and agricultural intensification are likely to reduce the abundance and
40 richness of habitat specialists, while favoring habitat generalists (Williams-Guillén et al.,
2016). As forest dependent species, gleaning bats should be particularly vulnerable to
deforestation, although the presence of more complex agricultural landscapes, still comprising
patches of natural habitats amidst diverse crop systems, might mitigate the loss of native
remnants (Williams-Guillén et al., 2016). Quantifying the diversity of gleaning bats as a
45 function of landscape parameters may allow us to understand how land use changes might
affect arthropod predation and, to some extent, the potential of pest control. Alternatively, the
loss of this service can be estimated using the defaunation index, a metric that quantifies the
loss or depletion of a species attribute in a biological community by comparing the
composition of current and historical assemblages, giving greater weight to species that have
50 the attribute of interest (Giacomini and Galetti, 2013), in this case, the extent of arthropod
consumption.

The Brazilian Atlantic Forest, one of the 25 global biodiversity hotspots, is home to
numerous species that are threatened by habitat loss (Myers et al., 2000). Currently, only 12%
of its original cover remains intact, but highly fragmented and surrounded by different types
55 of matrices (Ribeiro et al., 2009). Despite the pronounced habitat loss and fragmentation, this
biome concentrates a high bat diversity: 104 species, 55 of which belong to the
Phyllostomidae family (Muylaert et al., 2017). In this study, we used secondary data on the
occurrence of Phyllostomidae species in the Atlantic Forest to evaluate the influence of
habitat loss, matrix heterogeneity and type of dominant matrix on the diversity of bat
60 assemblages and their ecological traits. Specifically, we tested if the more forested landscapes
and the landscapes with more heterogeneous and with low contrasting matrices will: 1.
positively affect the richness of most sensitive species such as the forest, insectivorous species
(i.e. gleaners) and, as a consequence; 2. decreases the defaunation level of arthropod
consumers (treated here as insectivorous bats). We also tested the response of Phyllostomid
65 richness to the same landscape characteristics, expecting no overall change since species with

different feeding habits and habitat specificity may respond differently (some positively and some negatively) to these changes in the landscape.

2. Material and Methods

2.1. Phyllostomid bats assemblage

70 This work was carried out with data made available in a compilation of bat records in the Atlantic Forest biome until the year 2015 (Muylaert et al., 2017). Only studies with captures made exclusively with mist nets were included, as it represents the most applied method in bats research in Brazil. From the available records, we used only those for the Phyllostomidae family that could have information checked through published papers, theses
75 and dissertations, thus excluding data from scientific collections and/or unpublished. The choice of leaf-nosed bats is justified by being the best sampled by mist nets and by presenting a subgroup of secretive arthropod consumers understudied: the gleaners. We only used data collected over 20 years, from 1996 to 2015. Furthermore, we excluded data with no available information on sampling effort or sampling year, and those outside the limits of the Brazilian
80 Atlantic Forest. Individuals with undetermined identification were removed from the database used for the present study. Following the exclusion criteria, we have records of 54 species distributed in 105 bat assemblages, belonging to 50 different studies (Figure 1; Table A1 – Appendix A).

2.2. Landscape and patch metrics

85 We calculated three landscape metrics (percentage of forest cover, type of dominant matrix and matrix heterogeneity), based on land use maps (source: MapBiomias; mapbiomas.org) from the year each assemblage was sampled. We used maps of 18 different years to assure that the metrics could more accurately represent the reality the landscape around sampling sites at the time the samples occurred. For studies with sampling periods
90 longer than 12 months we chose the year with the longest sampling time.

Because different bat species appear to respond to different landscape sizes (Ferreira et al., 2017; Mendes et al., 2017), we initially quantify the forest cover in four circular landscapes around the sampling sites, with radii of 500, 800 1100 and 1400 m. The landscape size used in subsequent analyzes was determined from the result of simple regressions of total
95 richness and Defaunation Index (DI) as a function of the percentage of forest cover in the landscape of each radii. The landscape with the strongest relationship ($> R^2$) was selected, as suggested by Fahrig (2013). Then we calculated the forest cover within the limits of this

circular landscape and categorized the matrix types according to the classes available on MapBiomas website: 1. pasture; 2. agriculture (annual and perennial agriculture, semi-perennial agriculture and silviculture); 3. mosaic (agriculture and pasture where it is not possible to distinguish the types of agriculture nor the limits of each one); and 4. urban (urban infrastructure). The native habitats (forest formation, savanna formation and mangrove) were grouped as forest. We determined the type of matrix as the class occupying the highest percentage of the landscape when the landscape harbored less than 50% forest cover. Landscapes comprising $\geq 50\%$ forest cover were treated as a control because connectivity starts to decrease when forest cover occupies less than $\sim 50\%$ of the landscape, independently of the patch arrangement (With and King, 1999). We calculated the matrix heterogeneity by the Shannon Diversity index [Exp. (H')], considering only the anthropogenic environments once the amount of forest was used to compose the control sites of the study. Therefore, heterogeneity values – measured as Shannon's index – are lower for those landscapes containing matrices highly dominated by a single type of modified habitat and higher if a variety of modified habitats are present. The amount forest cover and matrix types were calculated in the QGIS 3.4 software (QGIS Team Developer, 2018). We used the diversity function of the Vegan package (Oksanen et al. 2016) in R 3.6.3 (R Core Team 2020) to calculate matrix heterogeneity. We tested the correlation among all variables using Pearson's correlation.

2.3. Data analysis

2.3.1. Defaunation index

We used the Defaunation Index (DI) proposed by Giacomini and Galetti (2013). This index is a weighted measure of dissimilarity between a focal assemblage (current) and a reference or historical assemblage and measures the loss or decrease of any attribute of animal species. This index varies from 0, when the assemblages are completely similar, to 1, when they are completely dissimilar. This index compares the composition of two different assemblages giving greater weight to the species that have the attribute of interest, which substantially differentiates the DI from the most widespread comparisons, such as species richness and diversity indexes (Giacomini and Galetti, 2013).

We generated the current assemblages from data compiled by Muylaert et al. (2017), following the criteria described in item “2.1. Phyllostomid bats assemblage” above. To obtain the reference assemblages, we use the information on the potential occurrence of species made available by IUCN (2016), including species with potential occurrence in a radius of

1500 m from each sampling sites, using the QGIS software (QGIS Team Developer, 2018). To assign weights to the species that have the attribute of interest, each species received an importance value (ω) according to its diet (d) (considering the consumption of arthropods) and body mass (m) as described: $\omega = d * (\bar{m}/100)$. The values attributed to the diet were:
 135 frugivore / omnivore = 1; nectarivore = 2; insectivore / frugivore = 3; carnivore / insectivore = 4 and exclusive insectivore = 5 (Table B1 – Appendix B). The inclusion of each species in one of these categories was based on specialized literature that makes available the relative importance of type food resource of the species (Wilman et al., 2014), with adaptations based on the authors' prior knowledge. We extracted the average values of the biomass of each
 140 species from Gonçalves et al. (2018). We calculated the DI following Giacomini and Galetti (2013), using the equation:

$$DI = \sum_{k=1}^S \omega_k (N_{k,r} - N_{k,f}) / \sum_{k=1}^S \omega_k (N_{k,r} + N_{k,f})$$

Where: $N_{k,r}$ is the density of species k in the reference assemblage;
 $N_{k,f}$ is the density of species k in the focal assemblage;
 145 S is the total number of species;
 k is the identification of a species (k = 1, 2, ..., S);
 ω é is the Importance value of each species in the assemblage

Because the data from Muylaert et al. (2017) originated from studies with different sampling
 150 efforts, we preferred to use the presence/absence of species in the assemblages instead of its density, an adaptation proposed by Giacomini and Galetti (2013).

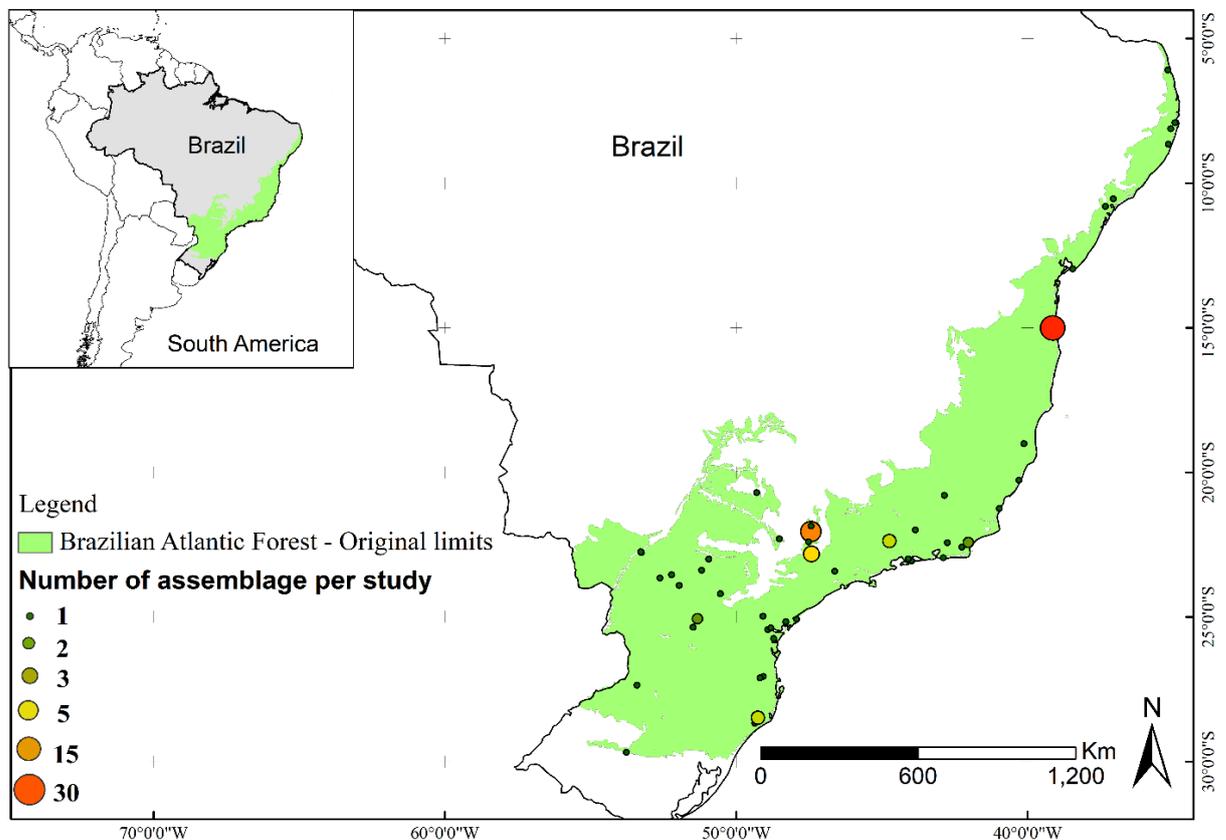
2.3.2. Model Selection

We built generalized linear models (GLM) to test whether the total richness, the richness of gleaners bats and DI responds to variation on the percentage of forest cover, type
 155 of dominant matrix in the landscape and matrix heterogeneity. For each response variable, we built eight models: three containing one predictive variable (forest cover, dominant matrix, or matrix heterogeneity [Exp.(H')]), four with the combinations between them (additive model), and one reference model (constant). Models were ranked based on Akaike's Information Criteria (AIC). We considered as plausible those models with $\Delta AICc < 2$, and determined the
 160 "best model" choosing the most parsimonious model ($<$ number of parameters) among them. We used the function *betareg()*, with the logit link function, of package *betareg* to model the DI because it is a positive discrete variable between 0 and 1, Binomial negative distribution to model total richness and because show overdispersion and Poisson with the log link function of gleaners bats. For the variable dominant matrix, forest (i.e. sites with $>$ 50% of

165 forest cover) was fixed as the intercept, so that the effect of matrices could be compared with
 170 the landscapes majorly composed by the natural habitat.

3. Results

We observed a stronger response of DI and total richness within landscapes of 1400 m
 170 and 800 m, respectively (Table C1 – Appendix C). Because de DI was the focus of this study,
 we adopted the 1400 m as the spatial scale used in the selection and models.



175 **Figure 1.** Distribution of 105 assemblages of leaf-nosed bats along the Brazilian Atlantic Forest considering the central coordinate of the 50 analyzed studies.

On average, forests covered 59% of the landscape within sampling sites, ranging from 0
 to 100%. Forest was the dominant class in 59% of the landscapes (N = 62), followed by the
 matrices: agriculture (N = 18), pasture (N = 10), mosaic (pasture/agriculture) and urban area
 180 (both with N = 7). Despite the pervasive representation of forest habitats in our landscapes,
 only 3.8% of our landscapes were comprised exclusively by forests, summing a total of 615

hectares of forest at the time of the study. The matrix heterogeneity in the landscapes (Exp.[H']) ranged from 1 to 3.61, with mean = 1.89 (SD \pm 0.54).

Total Phillostomid richness varied from 1 to 37 species per assemblage. The species with the highest number of records were *Carollia perspicillata* and *Artibeus lituratus*, both considered frugivore/omnivore, present in 88% and 83% of the assemblages, respectively. By contrast, five species were recorded in only one assemblage: three insectivores (*Glyphonycteris daviesi*, *Glyphonycteris sylvestris* and *Macrophyllum macrophyllum*), one insectivore/frugivore (*Phylloderma stenops*) and one nectarivore (*Lichonycteris degener*). The DI had an average of 0.60, SD (\pm 0.19) (Table C2 – Appendix C).

Total species richness was not explained by our independent variable as the reference model was the most parsimonious among the selected models (Table 2). The most parsimonious model explaining the richness of insectivorous (here interpreted as the “best model”) accounted a positive effect for the forest cover (Table 2, Figure 2a). For DI, the most parsimonious model accounted a negative effect for heterogeneity of matrix (Table 2, Figure 2b).

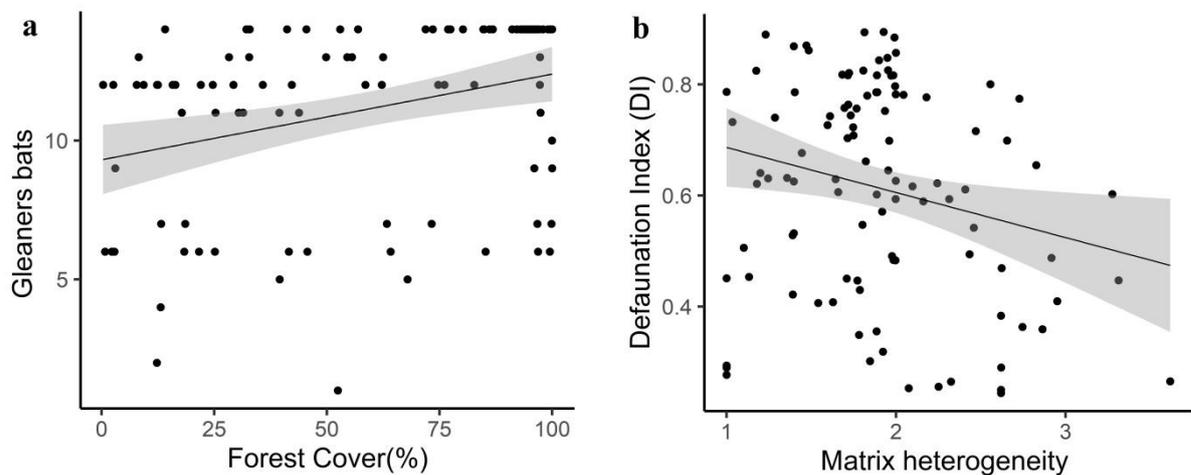


Figure 2. (a) Positive effect of the amount of forest cover on the richness gleaners bats in sites along the Brazilian Atlantic Forest. (b) negative effect of the matrix heterogeneity on Defaunation Index (DI) in sites along the Brazilian Atlantic Forest.

Models	Forest Cover	Matrix Heterogeneity	dAICc	df	Weight
Total Richness					
Null	-	-	0	2	0.338
Insectivorous richness					
Cov	0.095**	-	0	2	0.562
Cov+MHet	0.084**	-0.029	1.2	3	0.296
Defaunation Index (DI)					
MHet	-	-0.182*	0	3	0.512
Cov+MHet	0.057	-0.162*	1.6	4	0.228
Signif.code	0****	0.001***	0.01**	0.05'	0.1''

Table 2. Result of the models' selection of the effect of forest cover, matrix heterogeneity and dominant matrix type on general bat richness, richness of gleaners bats and Defaunation Index (DI) in assemblages located along the Brazilian Atlantic Forest. The most parsimonious (< number of parameters) among the plausible ($\Delta AICc < 2$) models are highlighted in bold. Non-plausible models ($\Delta AICc > 2$) have been removed from the table. Cov: Forest cover; Mat: Matrix, MHet: Matrix heterogeneity [Exp.(H')], Null: Reference model (constant).

4. Discussion

Worldwide, bats are important predators of arthropods, naturally controlling potential agricultural pests (Kunz et al. 2011, Maas et al., 2015). The delivery of such key service can be gradually eliminated with the disappearance of bat species and their habitats (Williams-Guillén et al., 2016). While our results showed that forest cover does not explain the variation in the total richness of leaf-nosed bats, it positively affected the richness of the subset of insectivorous species. In addition, matrix heterogeneity negatively affects ID. Contrary to what we predicted, we did not find an effect of the matrix type on any response variable here assessed, indicating the pervasive role of both landscape-scale forest amount and matrix heterogeneity on the diversity patterns herein investigated.

It is well established that the loss of forest cover significantly and adversely affects the diversity of many biological groups (Estavillo et al., 2013), with most pronounced negative effects reaching forest specialists (Farneda et al., 2015). According to our predictions, the total richness of leaf-nosed bats in the Atlantic Forest was not influenced by the amount of landscape-scale forest cover, but insectivorous bats did, suggesting the loss of species sensitive to the reduction of native habitat in the landscape as already pointed out by previous studies (García-Morales et al, 2013). Insectivorous bats are generally more dependent on forests, or negatively affected by human actions, which make them more sensitive to conversion and habitat loss (Wilson et al., 1996). By contrast, when compared with

animalivorous species, frugivorous and omnivorous bats tend to be more suitable to explore degraded environments including agricultural matrices, due to the high availability of resources. (Meyer et al., 2016). In general, landscapes with greater coverage of remaining habitats are able to maintain a wider range of habitat-dependent species, while those habitat
235 generalists may not respond or even increase their diversity in more disturbed scenarios (Morante-Filho et al., 2015). As a result of such compensatory dynamics – the concomitant decrease of habitat specialist while increasing the generalists – the amount of forest habitats may not serve as a good predictor of overall diversity for some biological groups (see Morante-Filho et. 2015, 2017), and it seems the case for bats in the present study. While
240 landscape-scale deforestation decreases the representation of the insectivorous subset, the matrix heterogeneity in the landscape seems to intensify the loss of species. More studies must focus on the type of matrix surrounding the fragments to better understand how the different types of agriculture influence the diversity of the assemblages and select the functional attributes of the species that persist in the anthropized landscapes. The
245 advancement of remote sensing technology may allow, in the future, a more realistic representation of the different uses of the land and, thus, of the implications of the matrices on biodiversity and ecosystem services.

We identified here that matrix heterogeneity reduces the defaunation levels of bat insectivory in anthropogenic landscapes. Thus, although the richness of insectivorous bats
250 significantly decreases in more deforested landscapes, the loss of a trait in the assemblage – i.e. the capacity to consume arthropods - can be mitigated by more heterogeneous matrices. It is important, however, to understand that the rationale behind the defaunation approach includes the premise that even species that are not exclusively insectivorous can exert an influence on arthropod predation and, possibly, on the control of such prey items. Also, it
255 relies on the assumption that, for the total set of phyllostomid species, body mass is the second most important attribute determining this function. In other words, we assumed that a large frugivore / omnivore and a small insectivore can perform similar arthropod control. Previous studies have already pointed out that species with more generalist diets, such as omnivorous and frugivorous, are likely to explore a higher variety of habitat types, often
260 benefiting from anthropized and/or fragmented environments (Farneda et al., 2015; Garcia-Morales et al., 2013). Because gleaners bats richness was not positively affected by matrix heterogeneity (on the contrary, we found a negative but weak effect), the decreasing defaunation levels here observed are most likely due to the more opportunities found by

generalist species, not specialized in arthropods consumption. A further consideration
265 regarding the DI is the reconstruction of historical assemblages based on IUCN species
occurrence polygons. While being widely used as a reference for the probability of occurrence
or defaunation studies (e.g. Bogoni et al., 2018; Bovendorp et al., 2018; Ferreira et al., 2018),
the IUCN polygons do not always reflect the reality of species distribution and should be used
sparingly when correction options are not available.

270 Tropical forests, like the Atlantic Forest, have been gradually losing habitats, with the
replacement of native habits by different types of matrices, according to the region's historical
occupation and economic potential (Young, 2006). Ensuring patches of native habitat amid
the unnatural matrix, as well as maintaining wildlife friendly matrices when the forest
reduction in the landscape is greater than 50%, are a way to minimize the negative impacts of
275 habitat loss and fragmentation. Understanding the dynamics of bats in the current scenario of
reduction of natural areas becomes extremely necessary for decision making to maintain the
diversity of species and ecosystem services performed by the group, such as the natural
control of insects considered as potential agricultural pests. Pest control by bats is an
ecosystem service of great economic value, estimated annually at more than one billion
280 dollars in maize crops all over the world (Maine and Boyles, 2015), but it is still little studied
in Brazil (Aguiar and Antonini, 2008).

5. Conclusion

We have shown that overall richness of Phyllostomid assemblages do not respond to
forest cover, matrix heterogeneity or dominant type of matrix in Atlantic Forest landscapes,
285 but sub-sets of these assemblages do respond, with potential implications to the delivery of
pest control service by bats. Lower richness of highly insectivorous bats (the gleaners) are
registered in forest remnants in deforested landscapes, but the overall consumption of
arthropods may be retained in these landscapes if anthropogenic land uses are diverse.
According to the hypothesis raised, our results show that the defaunation levels of leaf-nosed
290 insectivory bats increase in landscapes featuring more homogeneous matrices, but we were
not able not clarify the type of dominant land use has a direct influence on this process. The
lack of more detailed knowledge about the diet of bats, especially the consumption of
arthropods of economic interest for agriculture, limits more refined analyses, whose results
may differ from those presented here. . We emphasize that it is extremely important to
295 differentiate, within agriculture, the different types of crops, whether annual or perennial,
monocultures or agroforestry, as well as delimiting the types and limits of habitats included in

the mosaics to understand which ones have the greatest potential for species conservation. Given the economic importance of the ecosystem service of pest control demonstrated in some regions of the globe, studies focusing on insectivorous bats in tropical regions are extremely important. New empirical studies are encouraged to quantify the values of the ecosystem service provided by leaf-nosed bats, as well as to understand the possible losses caused by the disappearance of the processes carried out by these species.

Acknowledgments

Funding: This work was supported by the Research Support Foundation of the State of Bahia - PAFESB - through the scholarship granted to the doctoral student.

6. References

- Aguiar, L.M.S., Antonini, Y., 2008. Diet of two sympatric insectivorous bats (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Cerrado of Central Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 25, 28–31.
 310 <https://doi.org/10.1590/S0101-81752008000100005>
- Andrén, H., & Andrén, H. 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*, 71(3).355. doi:10.2307/3545823
- Bogoni, J.A., Pires, J.S.R., Graipel, M.E., Peroni, N., Peres, C.A., 2018. Wish you were here: How defaunated is the Atlantic Forest biome of its medium- to large-bodied mammal fauna? *PLoS One* 13, 1–23. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204515>
 315
- Boscolo, D., Alves Ferreira, P., Elsinor Lopes, L., 2016. Da matriz à matiz: em busca de uma abordagem funcional na Ecologia de Paisagens. *Filos. e História da Biol.* 11, 157–187.
- Bovendorp, R.S., Brum, F.T., McCleery, R.A., Baiser, B., Loyola, R., Cianciaruso, M. V.,
 320 Galetti, M., 2018. Defaunation and fragmentation erode small mammal diversity dimensions in tropical forests. *Ecography (Cop.)*. 41, 1–13.
<https://doi.org/10.1111/ecog.03504>
- Clark, D.R. 1988. How sensitive are bats to insecticides? *Wildl. Soc. B.* 16, 399–403.
- Costanza, R., Groot, R., Braat, L., Kubiszewski, I., Fioramonti, L., Sutton, P., Farber, S., and
 325 Grasso, M. 2017. Twenty years of ecosystem services: How far have we come and how far do we still need to go? *Ecosystem Services* 28,1–16.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.09.008>
- Defries, R.S., Rudel, T., Uriarte, M., Hansen, M., 2010. Deforestation driven by urban population growth and agricultural trade in the twenty-first century. *Nat. Geosci.* 3, 178–
 330 181. <https://doi.org/10.1038/ngeo756>
- Denzinger, A., schnitzler, H.U., 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology*, v. 4 n. 164, p. 1–16. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00164>
- Estavillo, C., Pardini, R., Rocha, P.L.B., 2013. Forest loss and the biodiversity threshold: An evaluation considering species habitat requirements and the use of matrix habitats. *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082369>
 335
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *J. Biogeogr.* 40, 1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*

- 340 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Farneda, F.Z., Rocha, R., López-Baucells, A., Groenenber, M., Silva, I., Palmeirim, J.M.,
Bobrowiec, P. E. D., Meyer, C. F. J., 2015. Trait-related responses to habitat fragmentation
in Amazonian bats. *Journal of App. Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12490>
- Faria, D., Paciencia, M.L.B., Dixo, M., Laps, R.R., Baumgarten, J., 2007. Ferns, frogs, lizards,
345 birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes
in the Atlantic Forest, Brazil. *Biodivers. Conserv.* 16, 2335–2357.
<https://doi.org/10.1007/s10531-007-9189-z>
- Ferreira, A.S., Peres, C.A., Bogoni, J.A., Cassano, C.R., 2018. Use of agroecosystem matrix
habitats by mammalian carnivores (Carnivora): a global-scale analysis. *Mamm. Rev.* 48,
350 312–327. <https://doi.org/10.1111/mam.12137>
- Ferreira, D.F., Rocha, R., López-Baucells, A., Farneda, F.Z., Carreiras, J.M.B., Palmeirim, J.M.,
Meyer, C.F.J., 2017. Season-modulated responses of Neotropical bats to forest
fragmentation. *Ecol. Evol.* 7, 4059–4071. <https://doi.org/10.1002/ece3.3005>
- García-Morales, R., Badano, E. I., Moreno, C. E., 2013. Response of Neotropical Bat
355 Assemblages to Human Land Use. *Conserv. Biology.* 00. 0.
<https://doi.org/10.1111/cobi.12099>
- Ghanem, S.J., Voigt, C.C. 2013. Defaunation of tropical forests reduces habitat quality for seed-
dispersing bats in W estern A mazonia: an unexpected connection via mineral licks. *Anim.*
Cons. 17, 44-51. <https://doi.org/10.1111/acv.12055>
- 360 Giacomini, H.C., Galetti, M., 2013. An index for defaunation. *Biol. Conserv.* 163, 33–41.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.007>
- Grantham HS, et al. 2020. Anthropogenic modification of forests means only 40% of remaining
forests have high ecosystem integrity. *Nat. Commun.* 11, 5978. (10.1038/s41467-020-
19493-3)
- 365 Guanziroli, C.E., Cardim, S.E.C.S. Novo retrato da agricultura familiar: o Brasil redescoberto.
INCRA, Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária, 2000.
- IUCN. Spatial data download. 2016. Em: [http://www.iucnredlist.org/technicaldocuments/
spatial-data#mammals](http://www.iucnredlist.org/technicaldocuments/spatial-data#mammals). (Accessado 10 de Outubro de 2018).
- Kalka, M., Kalko, E.K. V, 2006. Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous
370 insects: Diet of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. *J. Trop. Ecol.* 22, 1–10.
<https://doi.org/10.1017/S0266467405002920>
- Kalko, E.K.V. 1998. Organisation and diversity of tropical bat communities through space and
time. *Zoology*,

- Kimberly willianms-Guillén; Elissa Olimpi, Bea Mass, P.J.T.R.A., 2015. Bats in the
 375 Anthropogenic matrix: Challenges and opportunities for the conservation of chiroptera and
 their escosystem services in agricultural landscap, in: *Bats in the Anthropocene:
 Conservation of Bats in a Changing World*. pp. 1–606. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-25220-9>
- Kupfer, J.A., Malanson, G.P., Franklin, S.B., 2006. Not seeing the ocean for the islands: The
 380 mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Glob. Ecol.
 Biogeogr.* 15, 8–20. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00204.x>
- Leelapaibul, W., Bumrungsri, S., Pattanawiboon, A., 2005. Diet of wrinkle-lipped free-tailed bat
 (*Tadarida plicata* Buchannan, 1800) in central Thailand: insectivorous bats potentially act as
 biological pest control agents. *Acta Chiropterologica* 7, 111–119.
 385 [https://doi.org/10.3161/1733-5329\(2005\)7\[111:dowfbt\]2.0.co;2](https://doi.org/10.3161/1733-5329(2005)7[111:dowfbt]2.0.co;2)
- Maas, B. et al., 2016. Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry
 landscapes. *Biological Reviews*, v. 91, n. 4, p. 1081–1101,
- Maine, J.J., Boyles, J.G., 2015. Bats initiate vital agroecological interactions in corn. *Proc. Natl.
 Acad. Sci.* 112, 12438–12443. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505413112>
- 390 Martini, A.M.Z., Fiaschi, P., Amorim, A.M., Paixão, J.L. Da, 2007. A hot-point within a hot-
 spot: A high diversity site in Brazil’s Atlantic Forest. *Biodivers. Conserv.* 16, 3111–3128.
<https://doi.org/10.1007/s10531-007-9166-6>
- Mendes, P., With, K.A., Signorelli, L., De Marco, P., 2017. The relative importance of local
 versus landscape variables on site occupancy in bats of the Brazilian Cerrado. *Landsc. Ecol.*
 395 32, 745–762. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0483-6>
- Morante-Filho, J.C., Faria, D., Mariano-Neto, E., Rhodes, J., 2015. Birds in anthropogenic
 landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic
 Forest. *PLoS One* 10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128923>
- Muylarte et al., 2017. ATLANTIC BATS: a dataset of bat communities from the Atlantic Forests
 400 of South America. *Ecology*, 98(12), 3227
- Myer, C.F.J; Struebig,M., Willing,M.R. 2016. *Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in
 a Changing World*Chapter: 4Publisher: SpringerEditors: Christian C. Voigt, Tigga Kingston
 Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000.
 Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
 405 <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R,
 O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P.,Stevens M.H.H, Szoecs, E., Wagner, H., 2018.

Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-2.

- 410 Paglia, A.P., Fonseca, G.A.B., Rylands, A.B., Herrmann, G., Aguiar, L.M.S., Chiarello, A.G.,
Leite, Y.L.R., Costa, L.P., Siciliano, S., Kierulff, M.C.M., Mendes, S.L., Tavares, V.C.,
Mittermeier, R.A. & Patton J.L. 2012. Annotated Checklist of Brazilian Mammals. 2 ed
Occasional Papers in Conservation Biology, Arlington, .n.6. p.1-82,
- Reis, N.R., Fregonezi, M.N., Peracchi, A.L. & Shibatta, O.A. 2013. *Morcegos do Brasil: guia de
campo*. 1.ed. Rio de Janeiro: Technical books.
- 415 Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J., Hirota, M.M., 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>
- Robertson, G.P., Swinton, S.M., 2005. Robertson and Swinton 2005 Reconciling ag productivity.
420 *Front. Ecol. Environ.* 3, 38–46. <https://doi.org/10.1890>
- Ruppert, J., Duncan, R.G., 2017. Defining and characterizing ecosystem services for education:
A Delphi study. *J. Res. Sci. Teach.* <https://doi.org/10.1002/tea.21384>
- SOS Mata Atlântica. 2017. Relatório anual de atividades 2017. Em:
425 https://www.sosma.org.br/wp-content/uploads/2018/10/AF_RA_SOSMA_2017 (Acessado
em 01 de dezembro de 2018).
- Stahlschmidt, P., Brühl C.A. 2012. Bats at risk? Bat activity and insecticide residue analysis of
food items in an apple orchard. *Environ Toxicol Chem* 31,1556–1563.
<https://doi.org/10.1002/etc.1834>
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape
430 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>
- Young, C.E.F., 2006. Desmatamento e desemprego rural na Mata Atlântica Deforestation and rural unemployment in the Atlantic
Forest. *FLoresta e Ambient.* 13, 75–88.
- 435 Wilson, D.E., Ascorra, C.F., Solari, S., 1996. Bats as indicators of habitat disturbance. *Manu
Biodivers. Southeast. Peru* 613–626
- With K.A., King, A. W. 1999. Dispersal success on fractal landscapes: a consequence of
lacunarity thresholds. *Landsc. Ecol.* 14, 73-82. <https://doi.org/10.1023/A:1008030215600>

Appendix A – Bat assemblages

Table A1. List of assemblages of leaf-nosed bats from the Brazilian Atlantic Forest used in this work and their respective references.

Assemblages' identification	References
bat1001	Alves, L. D. A. 2008. Estrutura da comunidade de morcegos (Mammalia: Chiroptera) do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, São Paulo, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.
bat1002	Althoff, S. L. 2007. A Comunidade de quirópteros, sua biologia e ecologia no Parque Natural Municipal Nascentes do Garcia, Estado de Santa Catarina, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
bat1003	Barros, M. A. S., C. M. G. Morais, B. M. B. Figueiredo, G. B. de Moura-Júnior, F. F. S. Ribeiro, D. M. A. Pessoa, F. Ito, and E. Bernard. 2017. Bats (Mammalia, Chiroptera) from the Nísia Floresta National Forest, with new records for the state of Rio Grande do Norte, northeastern Brazil. <i>Biota Neotropica</i> 17:e20170351.
bat1004	Bernardi, I. P., J. M. D. Miranda, J. Sponchiado, E. Grotto, F. F. Jacomassa, E. M. Teixeira, S. H. Roani, and F. C. Passos. 2009. Morcegos de Frederico Westphalen, Rio Grande do Sul, Brasil (Mammalia: Chiroptera): riqueza e utilização de abrigos. <i>Biota Neotropica</i> 9:349–354.
bat1005	Bianconi, G. V., S. B. Mikich, and W. A. Pedro. 2004. Diversidade de morcegos (Mammalia, Chiroptera) em remanescentes florestais do município de Fênix, noroeste do Paraná, Brasil. <i>Revista Brasileira de Zoologia</i> 21:943–954.
bat1006	Bosco-Breviglieri, C. P. 2008. Diversidade de morcegos (Chiroptera
bat1007	Brito, J. E. C. 2011. Morcegos do parque estadual do pico Marumbi: frugivoria e germinação de sementes. Universidade Federal do Parana.
bat1008	Brito, J. E. C., J. Gazarini, and C. H. Zawadzki. 2010. Abundância e frugivoria da quiropterofauna (Mammalia, chiroptera) de um fragmento no noroeste do Estado do Paraná, Brasil. <i>Acta Scientiarum - Biological Sciences</i> 32:265–271.
bat1011	Carvalho, F., and J. J. Zocche. 2007. Morcegos (Mammalia
bat1016	Reis, N. R., A. L. Peracchi, I. P. de Lima, and W. A. Pedro. 2006. Riqueza de especies de morcegos (Mammalia, Ciroptera) em dois diferentes habitats, na regioao centro-sul do Parana, sul do Brasil. <i>Revista Brasileira de Zoologia</i> 23:813–816.
bat1017	Evangelista, T. H. C. S. 2009. Diversidade De Morcegos (Mammalia, Chiroptera) No Fragmento Urbano Da Mata Do Cascão - 19 Bc, Salvador, Bahia. Pages 1–3Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil.

	Ecology 22:531–542.
bat1036	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1037	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1038	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1039	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1040	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1041	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1042	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1043	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1044	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1045	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1046	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1047	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1048	Faria, D. M. 2006. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic Forest, Brazil. <i>Journal of Tropical Ecology</i> 22:531–542.
bat1049	Félix, J. S. 2003. Is the area of the Arthur Thomas park, with its 82.72 ha, sufficient to maintain viable chiropteran populations? <i>Chiroptera Neotropical</i> 7:129–133.
bat1050	Gallo, P., N. R. dos Reis, F. R. Andrade, and I. G. De Almeida. 2010. Bats (Mammalia : Chiroptera) in native and reforested areas. <i>International Journal of Tropical Biology</i> . 58:1311–1322.
bat1051	Lourenço, E. C., L. M. Costa, R. M. Silva, and C. E. L. Esbérard. 2010. Bat diversity of Ilha da Marambaia, Southern Rio de Janeiro State, Brazil (Chiroptera, Mammalia). <i>Brazilian Journal</i>

	of Biology 70:511–519.
bat1052	Miranda, J. M. D., and L. Zago. 2015. Assembleia de morcegos em remanescente de floresta ombrófilas mista no planalto de Guarapuava, Paraná, Brasil. <i>Mastozoología Neotropical</i> 22:55–62.
bat1054	Munster, L. C. 2011. Padrão De Atividade E Utilização De Recursos Alimentares Por Morcegos Frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae) Em Uma Região Ao Sul Da Mata Atlântica. Universidade Federal do Parana.
bat1055	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1056	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1057	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1058	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1059	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1060	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1061	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1062	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1063	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1064	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1065	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1066	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1067	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.

bat1068	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1069	Muylaert, R. L., R. D. Stevens, and M. C. Ribeiro. 2016. Threshold effect of habitat loss on bat richness in cerrado- forest landscapes. <i>Ecological Applications</i> 26:1854–1867.
bat1070	de Oliveira, C. C. N. 2010. Estudo da comunidade de morcegos em fragmentos remanescentes de floresta Atlantica do litoral sul do estado de Pernambuco. Universidade Federal de Pernambuco.
bat1071	Nobre, P. H., A. D. S. Rodrigues, I. D. A. Costa, A. E. D. S. Moreira, and H. H. Moreira. 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. <i>Biota Neotropica</i> 9:151–156.
bat1074	Oprea, M., P. Mendes, T. B. Vieira, and A. D. Ditchfield. 2009. Do wooded streets provide connectivity for bats in an urban landscape? <i>Biodiversity and Conservation</i> 18:2361–2371.
bat1075	Ortêncio-Filho, H., and N. R. Reis. 2009. Species richness and abundance of bats in fragments of the stationnal semidecidual forest, Upper Paraná River, southern Brazil. <i>Brazilian Journal of Biology</i> 69:727–734.
bat1076	Ortêncio-Filho, H., N. R. dos Reis, D. Pinto, R. Anderson, D. A. Testa, and M. A. Marques. 2005. Levantamento dos morcegos (Chiroptera, Mammalia) do parque municipal do Cinturão Verde de cianorte, Paraná, Brasil. <i>Chiroptera Neotropical</i> 11:211–215.
bat1080	Pedrozo, A. R., L. A. C. Gomes, and W. Uieda. 2016. Quiropterofauna da Fazenda Santo Antônio dos Ipês, Jaú , estado de São Paulo, Brasil Material e Métodos Área de estudo. <i>Biotemas</i> 29:97–107.
bat1084	da Silva, H. C. S. S. 2009. Comunidade de morcegos, interacoes com flores e estratificacao vertical em Mata Atlantica do sul do Brasil. Universidade Estadual de Campinas.
bat1095	Morais, M. A. C. de. 2013. Redes de neblina e armadilhas luminosas, uma nova proposta ao estudo de Quirópteros. São Paulo State University (UNESP).
bat1108	Weber, M., A. Forest, M. D. M. Weber, J. L. Steindorff, and D. Arruda. 2011. Resources partitioning in a fruit bat community of the southern Atlantic Forest , Brazil Resources partitioning in a fruit bat community of the
bat1109	Bortolotti, V. F. de C. 2015. Riqueza, abundância e dieta de morcegos (CHIROPTERA) em floresta de eucaliptos.
bat1126	Database on bat diversity from the Ecological Synthesis Lab. Mello, M. A. R. 2009. Temporal variation in the organization of a Neotropical assemblage of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). <i>Acta Oecologica</i> 35:280–286. Baptista, M., and M. A. R. Mello. 2001. Preliminary inventory of the bat species of the Poco das Antas Biological Reserve, RJ. <i>Chiroptera Neotropical</i> 7:133–135.
bat1127	Database on bat diversity from the Ecological Synthesis Lab. Mello, M. A. R., and G. M. Schittini. 2007. Ecological analysis

	of three bat assemblages from conservation units in the lowland Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. <i>Chiroptera Neotropical</i> 11:206–210.
bat1128	Database on bat diversity from the Ecological Synthesis Lab. Mello, M. A. R., and G. M. Schittini. 2007. Ecological analysis of three bat assemblages from conservation units in the lowland Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. <i>Chiroptera Neotropical</i> 11:206–210.
bat1130	Gomes, L. A. C., A. C. S. Maas, M. A. Martins, A. R. Pedrozo, R. M. De Araújo, and A. L. Peracchi. 2015. Morcegos em área de restinga de unidade de conservação no estado do Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. <i>Neotropical Biology and Conservation</i> 11:31–37.
bat1134	Gruener, C. G., F. Dallacorte, S. L. Althoff, and L. Sevegnani. 2012. Efeito da fragmentação florestal sobre as comunidades de morcegos (Mammalia, Chiroptera) do município de Blumenau, Santa Catarina, Brasil. <i>Revista de Estudos Ambientais</i> 14:6–19.
bat1135	Gruener, C. G., F. Dallacorte, S. L. Althoff, and L. Sevegnani. 2012. Efeito da fragmentação florestal sobre as comunidades de morcegos (Mammalia, Chiroptera) do município de Blumenau, Santa Catarina, Brasil. <i>Revista de Estudos Ambientais</i> 14:6–19.
bat1136	Gruener, C. G., F. Dallacorte, S. L. Althoff, and L. Sevegnani. 2012. Efeito da fragmentação florestal sobre as comunidades de morcegos (Mammalia, Chiroptera) do município de Blumenau, Santa Catarina, Brasil. <i>Revista de Estudos Ambientais</i> 14:6–19.
bat1138	Rubio, M. B. G., L. H. Varzinczak, I. P. Bernardi, F. C. Passos, and J. M. D. Miranda. 2014. Bats from two sites of the Parana State coastal area , southern Brazil. <i>Chiroptera Neotropical</i> 20:1255–1263.
bat1140	de Oliveira, N. Y. K. 2010. Estrutura de comunidade, reprodução e dinâmica populacional de morcegos (mammalia, chiroptera) na reserva natural do Salto Morato, Guaraqueçaba, Paraná. <i>Dissertação (Mestrado):</i> 1–109.
bat1143	Arnone, I. S., and F. C. Passos. 2007. Estrutura de comunidade da quiropterofauna (Mammalia, Chiroptera) do Parque Estadual de Campinhos, Paraná, Brasil. <i>Revista Brasileira de Zoologia</i> 24:573–581.
bat1144	Carvalho, F., M. E. Fabián, and J. O. Menegheti. 2013. Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. <i>Zoologia</i> 30:491–498.
bat1145	Carvalho, F., M. E. Fabián, and J. O. Menegheti. 2013. Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. <i>Zoologia</i> 30:491–498.
bat1146	Carvalho, F., M. E. Fabián, and J. O. Menegheti. 2013. Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. <i>Zoologia</i> 30:491–498.

bat1147	de França Souza, R., R. L. Morim Novaes, A. C. Siqueira, C. Sauwen, G. Jacob, C. E. Lopes Santos, S. Felix, E. Ribeiro, C. Sant'Anna, D. Vrcibradic, L. Dos Santos Avilla, I. Sbragia, and R. T. Santori. 2015. Morcegos (Mammalia, Chiroptera) em remanescente de Floresta Atlantica, Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. <i>Neotropical Biology and Conservation</i> 10:9–14.
bat1148	Angelo, F., M. Soares, C. Eduardo, B. Pinto, M. Regina, and D. M. Daher. 2017. Bats (Mammalia: Chiroptera) from a remnant of Atlantic Forest in Pernambuco , northeastern Brazil. <i>Revista Brasileira de Zoociencias</i> 18:53–66.
bat1149	Martins, M. A., W. D. De Carvalho, D. Dias, D. D. S. França, M. B. De Oliveira, and A. L. Peracchi. 2015. Bat Species Richness (Mammalia, Chiroptera) Along an Elevational Gradient in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. <i>Acta Chiropterologica</i> 17:401–409.
bat1150	Martins, M. A., W. D. De Carvalho, D. Dias, D. D. S. França, M. B. De Oliveira, and A. L. Peracchi. 2015. Bat Species Richness (Mammalia, Chiroptera) Along an Elevational Gradient in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. <i>Acta Chiropterologica</i> 17:401–409.
bat1151	Martins, M. A., W. D. De Carvalho, D. Dias, D. D. S. França, M. B. De Oliveira, and A. L. Peracchi. 2015. Bat Species Richness (Mammalia, Chiroptera) Along an Elevational Gradient in the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. <i>Acta Chiropterologica</i> 17:401–409.
bat1158	Jacomassa, F. A. F. 2015. <i>Reprodutiva De Morcegos Em Áreas</i> . São Paulo State University UNESP.
bat1159	Jacomassa, F. A. F. 2015. <i>Reprodutiva De Morcegos Em Áreas</i> . São Paulo State University UNESP.
bat1160	Jacomassa, F. A. F. 2015. <i>Reprodutiva De Morcegos Em Áreas</i> . São Paulo State University UNESP.
bat1161	Jacomassa, F. A. F. 2015. <i>Reprodutiva De Morcegos Em Áreas</i> . São Paulo State University UNESP.
bat1162	Jacomassa, F. A. F. 2015. <i>Reprodutiva De Morcegos Em Áreas</i> . São Paulo State University UNESP.
bat1185	Lins Luz, J., L. Moraes, E. Captivo, L. A. Costa, and C. E. L. Esbérard. 2009. Bats from the Restinga of Praia das Neves, state of Espírito Santo, Southeastern Brazil. <i>Check List</i> 5:364–369.
bat1190	Esbérard, C. E. L. 2009. Capture sequence and relative abundance of bats during surveys. <i>Zoologia</i> 26:103–108.
bat1193	Bertola, P. B., C. C. Aires, S. E. Favorito, G. Graciolli, M. Amaku, and R. Pinto-Da-Rocha. 2005. Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) parasitic on bats (Mammalia: Chiroptera) at Parque Estadual da Cantareira, São Paulo, Brazil: Parasitism rates and host-parasite associations. <i>Memorias do Instituto Oswaldo Cruz</i> 100:25–32.
bat1194	Brito, D. de V., and A. Bocchiglieri. 2012. Comunidade de morcegos (Mammalia, Chiroptera) no Refúgio de Vida Silvestre Mata do Junco, Sergipe, nordeste do Brasil. <i>Biota Neotropica</i>

	12:254–262.
bat1197	Mikalauskas, J. S. 2007. Diversidade, dieta e reprodução de morcegos (Mammalia, Chiroptera) da Serra de Itabaina, Sergipe. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.
bat1198	do Nascimento, M. C., R. Stumpp, and G. Lessa. 2013. Bats (Mammalia: Chiroptera) of Mata do Paraiso research station, Vicoso, Minas Gerais, Brazil. <i>Check List</i> 9:1406–1409.
bat1200	Ortêncio-Filho, H., T. E. Lacher, and L. C. Rodrigues. 2014. Seasonal patterns in community composition of bats in forest fragments of the Alto Rio Paraná, southern Brazil. <i>Studies on Neotropical Fauna and Environment</i> 49:169–179.
bat1201	Pereira, L. de A. 2016. Uso do Espaço por morcegos em Floresta Ombrófila Mista no Sul do Brasil. Universidade Federal do Paraná.
bat1202	Pereira, L. de A. 2016. Uso do Espaço por morcegos em Floresta Ombrófila Mista no Sul do Brasil. Universidade Federal do Paraná.
bat1204	da Silva, L. A. M., and A. M. I. de Farias. 2004. Quiropteroфаuna (Mammalia: Chiroptera) da estacao ecologica de Caetes, Paulista, Pernambuco. <i>Revista Nordestina de Biologia</i> 18:55–61.

Appendix B – Importance value

Table B1. Importance value the bat species, based on the guilds and biomass of each one there, used for calculating the Defaunation Index.

Specie	Diet type	Diet value	Biomass	Importance value	Specie	Diet type	Diet value	Biomass	Importance value
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Frugivore/omnivore	1	9.49	1.09	<i>Lonchophylla peracchii</i>	Nectarivore	2	8.38	2.08
<i>Vampyressa pusilla</i>	Frugivore/omnivore	1	10.98	1.11	<i>Choeroniscus minor</i>	Nectarivore	2	9.5	2.10
<i>Dermanura gnoma</i>	Frugivore/omnivore	1	13.71	1.14	<i>Glossophaga soricina</i>	Nectarivore	2	10.26	2.10
<i>Dermanura cinerea</i>	Frugivore/omnivore	1	13.82	1.14	<i>Anoura caudifer</i>	Nectarivore	2	11.68	2.12
<i>Carollia brevicauda</i>	Frugivore/omnivore	1	14.88	1.15	<i>Anoura geoffroyi</i>	Nectarivore	2	15.69	2.16
<i>Platyrrhinus helleri</i>	Frugivore/omnivore	1	15.14	1.15	<i>Tonatia saurophila</i>	insectivore/frugivore	3	24.5	3.25
<i>Carollia perspicillata</i>	Frugivore/omnivore	1	16.32	1.16	<i>Tonatia bidens</i>	insectivore/frugivore	3	27.45	3.27
<i>Uroderma magnirostrum</i>	Frugivore/omnivore	1	16.5	1.17	<i>Lophostoma silvicolum</i>	insectivore/frugivore	3	32.08	3.32
<i>Uroderma bilobatum</i>	Frugivore/omnivore	1	18	1.18	<i>Phyllostomus discolor</i>	insectivore/frugivore	3	37.36	3.37
<i>Artibeus concolor</i>	Frugivore/omnivore	1	19.5	1.20	<i>Phyllostomus elongatus</i>	insectivore/frugivore	3	44	3.44
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	Frugivore/omnivore	1	20.8	1.21	<i>Phylloderma stenops</i>	insectivore/frugivore	3	70.94	3.71
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	Frugivore/omnivore	1	20.97	1.21	<i>Trachops cirrhosus</i>	carnivore/insectivore	4	34.55	4.35
<i>Sturnira lilium</i>	Frugivore/omnivore	1	21.27	1.21	<i>Chrotopterus auritus</i>	carnivore/insectivore	4	91.05	4.91
<i>Sturnira tildae</i>	Frugivore/omnivore	1	23.55	1.24	<i>Micronycteris schmidtorum</i>	Insetívoro	5	6.5	5.07
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	Frugivore/omnivore	1	24.09	1.24	<i>Micronycteris megalotis</i>	Insetívoro	5	7.13	5.07
<i>Chiroderma villosum</i>	Frugivore/omnivore	1	25.88	1.26	<i>Micronycteris microtis</i>	Insetívoro	5	7.15	5.07
<i>Chiroderma doriae</i>	Frugivore/omnivore	1	32.91	1.33	<i>Micronycteris minuta</i>	Insetívoro	5	7.83	5.08
<i>Vampyroides caraccioli</i>	Frugivore/omnivore	1	35	1.35	<i>Trinycteris nicefori</i>	Insetívoro	5	8.3	5.08
<i>Artibeus obscurus</i>	Frugivore/omnivore	1	39.13	1.39	<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	Insetívoro	5	9	5.09
<i>Artibeus planirostris</i>	Frugivore/omnivore	1	45.18	1.45	<i>Lampronnycteris brachyotis</i>	Insetívoro	5	11.33	5.11
<i>Artibeus fimbriatus</i>	Frugivore/omnivore	1	58.91	1.59	<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	Insetívoro	5	12.5	5.13
<i>Artibeus lituratus</i>	Frugivore/omnivore	1	73.47	1.73	<i>Micronycteris hirsuta</i>	Insetívoro	5	12.5	5.13
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Frugivore/omnivore	1	98.35	1.98	<i>Lophostoma brasiliense</i>	Insetívoro	5	13.32	5.13
<i>Lichonycteris obscura</i>	Nectarivore	2	2	2.02	<i>Mimon crenulatum</i>	Insetívoro	5	13.9	5.14

<i>Lonchophylla bokermanni</i>	Nectarivore	2	5	2.05	<i>Lonchorhina aurita</i>	Insetívoro	5	17.37	5.17
<i>Lichonycteris degener</i>	Nectarivore	2	8	2.08	<i>Mimon bennettii</i>	Insetívoro	5	24.13	5.24
<i>Lonchophylla mordax</i>	Nectarivore	2	8.13	2.08	<i>Glyphonycteris daviesi</i>	Insetívoro	5	25.7	5.26

Appendix C – Regression and Defaunation Index

Table C1. Regressions values (R²) between species richness e Defaunation Index with forest cover in four landscape sizes around sampling sites of leaf-nosed bats from the Brazilian Atlantic Forest.

Landscape	500 m	800 m	1100 m	1400 m
Richness - R ²	0,0024	0,0039	0,0036	0,0026
Defaunation Index - R ²	0,0039	0,0052	0,0075	0,0104

Table C2. Defaunation index calculated for 105 assemblages of leaf-nosed bats in the Brazilian Atlantic Forest.

Assemblages	Defaunation Index	Assemblages	Defaunation Index	Assemblages	Defaunation Index
bat1001	0.258581912	bat1043	0.815740985	bat1109	0.630588426
bat1002	0.23207718	bat1044	0.884083274	bat1126	0.472341434
bat1003	0.526766976	bat1045	0.775421416	bat1127	0.624313248
bat1004	0.238546346	bat1046	0.709910303	bat1128	0.635932997
bat1005	0.394810203	bat1047	0.816922967	bat1130	0.791561724
bat1006	0.406771353	bat1048	0.840218819	bat1134	0.414612532
bat1007	0.371069217	bat1049	0.350880657	bat1135	0.521618779
bat1008	0.6170394	bat1050	0.431241202	bat1136	0.625911448
bat1011	0.87316606	bat1051	0.334914529	bat1138	0.477220541
bat1016	0.752361623	bat1052	0.774313194	bat1140	0.260227193
bat1017	0.728126242	bat1054	0.247464292	bat1143	0.482167675
bat1019	0.760391342	bat1055	0.59425557	bat1144	0.403329609
bat1020	0.849611865	bat1056	0.718659511	bat1145	0.244258816
bat1021	0.716912651	bat1057	0.592036095	bat1146	0.265678465
bat1022	0.811605019	bat1058	0.808569179	bat1147	0.280706668
bat1023	0.738147625	bat1059	0.686814726	bat1148	0.395272638
bat1024	0.700398319	bat1060	0.705231156	bat1149	0.533868956
bat1025	0.596184971	bat1061	0.768018089	bat1150	0.607020706
bat1026	0.769023441	bat1062	0.64837458	bat1151	0.862253917
bat1027	0.888250015	bat1063	0.855508021	bat1158	0.837000261
bat1028	0.80731981	bat1064	0.632513638	bat1159	0.574984699
bat1029	0.732751112	bat1065	0.42095412	bat1160	0.664462768
bat1030	0.80731981	bat1066	0.429636997	bat1161	0.81041529
bat1031	0.816232646	bat1067	0.641781892	bat1162	0.687439127
bat1032	0.744793702	bat1068	0.579294982	bat1185	0.624486609
bat1033	0.563907139	bat1069	0.587632611	bat1190	0.240857862
bat1034	0.775421416	bat1070	0.343466231	bat1193	0.501976715
bat1035	0.787036623	bat1071	0.486657659	bat1194	0.521422452
bat1036	0.80731981	bat1074	0.589016621	bat1197	0.576834722
bat1037	0.87846147	bat1075	0.328568651	bat1198	0.696106752
bat1038	0.888837697	bat1076	0.444145446	bat1200	0.289838252
bat1039	0.776096091	bat1080	0.429732541	bat1201	0.435377334

bat1040	0.775421416	bat1084	0.297856125	bat1202	0.781222527
bat1041	0.784076915	bat1095	0.474390827	bat1204	0.599118523
bat1042	0.740908219	bat1108	0.311135238		

CAPÍTULO II

Diversidade funcional de morcegos filostomídeos em sistemas agroflorestais de cacau: efeitos do manejo local e da paisagem

Sérgio L. Oliveira¹, Christoph F.J. Meyer², Deborah M. Faria¹, Fábio Z. Farneda³, Camila R. Cassano¹

¹ Universidade Estadual de Santa Cruz -Uesc

² University of Salford

³ Universidade Federal de Santa Maria

1. Introdução

Habitats florestais tropicais têm sofrido constantes reduções por diferentes formas de exploração do uso da terra, principalmente pela expansão agropecuária, sendo essas modificações da cobertura e uso da terra as principais causas da perda da biodiversidade global (CURTIS et al., 2018; GIBBS et al., 2010). Por sua vez, a perda da biodiversidade pode levar à ruptura de processos ecológicos essenciais para manutenção autônoma dos ambientes remanescentes (NEWBOLD et al., 2015), podendo comprometer a viabilidade dos sistemas produtivos no longo prazo. Formas de cultivo mais sustentáveis, como os Sistemas Agroflorestais (SAFs), têm sido difundidas como estratégia para conter o avanço da degradação ambiental (BONAZZI PIASENTIN; HIROO SAITO; BAHIA CRUZ DAS ALMAS, 2014; PERFECTO; VANDERMEER, 2008). Sistemas agroflorestais sombreados por árvores nativas contribuem para manutenção de biodiversidade em paisagens antropizadas e, conseqüentemente, para a manutenção de processos ecológicos dirigidos pela biota (BHAGWAT et al., 2008). Alguns estudos apontam, no entanto, que o manejo desses SAFs e a paisagem no seu entorno interferem na biodiversidade associada ao plantio (CASSANO; BARLOW; PARDINI, 2014; CLOUGH et al., 2009; FERREIRA et al., 2020).

No que se refere ao manejo local, as agroflorestas podem apresentar diferenças estruturais na vegetação, resultantes da quantidade e diversidade de árvores que sombreiam a cultura de interesse do sistema (CASSANO et al., 2009; SCHROTH; HARVEY, 2007). Em agroflorestas de cacau, o manejo das árvores que sombreiam a cultura é caracterizado pela seleção das espécies e quantidade das árvores nativas que serão mantidas (sistema tradicional – cabruca) e também pelo plantio de espécies exóticas, como *Erythrina sp.* e *Hevea brasiliensis*, fatores que interferem na incidência de luz sobre os cacauzeiros e também no potencial uso econômico direto, como as seringueiras (PIASENTIN; SAITO, 2014). Nos sistemas tradicionais, a redução na densidade de árvores e o incremento de espécies exóticas são consideradas duas formas de intensificação do manejo (TSCHARNTKE et al., 2011), que podem acontecer isolada ou simultaneamente. Além disso, os sistemas com maior intensificação de manejo tendem a ter maior adensamento dos estratos inferiores (composto

predominantemente por cacauzeiros) (CASSANO; BARLOW; PARDINI, 2014). Em conjunto estas modificações implicam em uma variação na densidade de folhagem nos estratos verticais do sistema agroflorestral, com consequências para a mobilidade da fauna arborícola e aérea, assim como na disponibilidade de recursos.

O contexto da paisagem no qual esses sistemas estão inseridos pode ser crucial para manter tanto a diversidade de espécies quanto as funções desempenhadas por elas (PERFECTO; VANDERMEER, 2008). A quantidade de floresta remanescente na paisagem tem se mostrado uma das características mais determinantes nas assembleias de espécies nativas registradas em agroflorestas de cacau. Para as aves, a quantidade de floresta na paisagem aumenta a abundância de espécies florestais e a riqueza e abundância de espécies frugívoras dentro dos sistemas agroflorestais, enquanto que para mamíferos não voadores de médio e grande porte essa relação é dependente do manejo, afetando negativamente a riqueza de espécies em sistemas tradicionais e positivamente em sistemas intensificados (CABRAL; FARIA; MORANTE-FILHO, 2021; FERREIRA et al., 2020). Para morcegos, a quantidade de florestas na paisagem aumenta a riqueza de espécies em sistemas agroflorestas de cacau, enquanto as agroflorestas inseridas em paisagens com menor quantidade de floresta apresentaram maior abundância (FARIA et al., 2006, 2007). Em ambientes naturais, algumas espécies podem responder positivamente a paisagens alteradas, como espécies mais generalistas, enquanto outras respondem negativamente a perda de floresta na paisagem, e essa resposta parece estar ligada a características das espécies, comumente tratada como traços funcionais (FARNEDA et al., 2015; GARCÍA-MORALES et al., 2016; GARCÍA-MORALES; BADANO; MORENO, 2013). Para morcegos, ambientes urbanos e suburbanos favorecem espécies com maior massa corporal e alta carga alar, enquanto ambientes florestais estão relacionados a espécies menores com baixa carga alar (CASTILLO-FIGUEROA; PÉREZ-TORRES, 2021), que tendem a ter maior manobrabilidade em ambientes verticalmente mais complexos. Dessa forma, paisagens antropizadas podem favorecer grupos de espécies em função dos traços funcionais que elas apresentam, os quais estão relacionados ao tipo ambiente que domina essa paisagem.

Estudos recentes têm focado a investigação do efeito de características do habitat e da paisagem não apenas sobre a diversidade taxonômica, mas também sobre a diversidade funcional de um determinado grupo biológico (COELHO et al., 2018; FARNEDA et al., 2015; MATUOKA; BENCHIMOL; MORANTE-FILHO, 2020). Essa investigação, que associa os traços funcionais das espécies ao funcionamento do ecossistema, está cada vez

mais difundida, pois permite estabelecer relações entre perturbações ambientais e os processos ecológicos que são determinados pelas características das espécies, e não apenas pela identidade das mesmas (CASTILLO-FIGUEROA; PÉREZ-TORRES, 2021; GARCÍA-MORALES et al., 2016; GÓMEZ-ORTIZ; MORENO, 2017). Um traço funcional é definido como uma característica da espécie que pode modular um processo ecológico ou desempenho de um organismo dentro de um determinado habitat. A investigação de traços funcionais presentes nos organismos de uma comunidade ajuda a entender como esta comunidade responde a processos de mudança no habitat ou na paisagem (CASTILLO-FIGUEROA; PÉREZ-TORRES, 2021; MLAMBO, 2014).

As características ambientais são apontadas como um dos fatores determinantes na diversidade funcional para diversos grupos biológicos, mas há uma variação no padrão de acordo com as características das espécies. Para aves, a diversidade funcional de grupos florestais e não florestais responderam de forma diferente à quantidade de floresta na paisagem, enquanto para mamíferos terrestres a heterogeneidade do ambiente (altitude e sazonalidade da temperatura) foi apontada como determinante na diversidade funcional (GÓMEZ-ORTIZ; DOMINGUEZ-VEGA; MORENO, 2017; MATUOKA; BENCHIMOL; MORANTE-FILHO, 2020). Moir et al., (2021) apontaram que para uma assembleia de morcegos na África do Sul a borda das floretas afeta positivamente a diversidade funcional de morcegos e que espécies insetívoras maiores são mais vulneráveis à fragmentação do habitat. Nesse aspecto, os morcegos filostomídeos (Ordem Chiroptera, Família Phyllostomidae) são um grupo com grande potencial de avaliação dos efeitos da mudança da paisagem, já que formam um grupo funcionalmente diverso que desempenha distintos papéis nos ecossistemas, atuando como polinizadores, dispersores de sementes e controladores de artrópodes (KALKO; HANDLEY JR.; HANDLEY, 1996).

Estudos em agroflorestas de cacau no sul da Bahia, Brasil, apontam grande abundância e riqueza de espécies de morcegos filostomídeos nesses sistemas, porém os mecanismos que explicam esse padrão ainda se mantêm desconhecidos (FARIA, 2006; FARIA; BAUMGARTEN, 2007). Espécies como as dos gêneros *Carollia* e *Artibeus*, parecem se beneficiar de paisagens ou habitats fragmentados e antropizados, enquanto outras são mais vulneráveis e sensíveis às alterações no ambiente (FARNEDA et al., 2015; GARCÍA-MORALES et al., 2016). Frente a este conhecimento prévio, as agroflorestas de cacau sul baianas, tradicionalmente conhecidas como *cabruças*, podem ser analisadas para responder a perguntas sobre como os morcegos filostomídeos respondem à intensificação do manejo local,

assim como à paisagem no entorno, baseadas nos seus traços funcionais. A região sul da Bahia abriga remanescentes da Mata Atlântica, uma das florestas tropicais mais ricas e ameaçadas do mundo, assim como uma grande quantidade de agroflorestas de cacau em diferentes tipologias, desde as cabruças - que por definição mantêm pelo menos 20 árvores nativas por hectare, mas que pode chegar a ter 170 -, até as que apresentam árvores exóticas para sombreamento dos cacauzeiros (CASSANO et al., 2009; MARTINI et al., 2007; BAHIA, 2014; PIASENTIN; SAITO, 2014). Além disso, as agroflorestas de cacau do sul da Bahia estão inseridas em contextos diversos de uso do solo, podendo ser o elemento dominante da paisagem, ou fazer parte de paisagens dominadas por florestas ou pastagens (CASSANO et al., 2009).

Neste trabalho, buscamos entender como o manejo local e a paisagem que circundam as agroflorestas de cacau influenciam a diversidade taxonômica e funcional de morcegos filostomídeos. Utilizamos registros de morcegos capturados em 21 agroflorestas de cacau para testar as hipóteses de que: 1. A cobertura florestal e heterogeneidade da paisagem não influenciam a riqueza de morcegos, mas afetam a abundância geral e a diversidade de Simpson e funcional. Consideramos que a perda de florestas e substituição de habitats nativos acarretam em redução de espécies mais sensíveis à perda de habitat e facilitam a chegada de espécies mais tolerantes, resultando numa compensação da riqueza e aumento da abundância, visto que espécies mais tolerantes tendem a ser mais abundantes. Adicionalmente, este incremento de espécies mais tolerantes tende a diminuir a diversidade de Simpson e funcional pela alta abundância de espécies generalistas no uso de habitat e dieta, e perda das espécies mais sensíveis e que apresentam traços mais distintos (CASTILLO-FIGUEROA; PÉREZ-TORRES, 2021; FARNEDA et al., 2015); 2. O manejo local afeta positivamente a abundância de morcegos e negativamente a diversidade funcional, mas não influencia na riqueza de espécies. Espécies com menor manobrabilidade podem se beneficiar de habitats verticalmente mais simples (agroflorestas com maior intensidade de manejo e menos folhagem nos estratos superiores da vegetação), já que há menos obstáculos de voo nesses ambientes facilitando maior atividade dessas espécies, ao passo que ambientes verticalmente mais complexos (com mais folhagem nos estratos superiores da vegetação) podem ser ocupados por espécies com maior manobrabilidade, como as espécies mais sensíveis e raras, mantendo os traços funcionais dessas espécies, como menor razão do aspecto da asa que permite maior manobrabilidade de voo (CASTILLO-FIGUEROA; PÉREZ-TORRES, 2021; FARNEDA et al., 2015). Perguntas sobre como as agroflorestas de cacau auxiliam na

manutenção dos processos ecológicos desempenhados por morcegos e também como a paisagem interfere nesses processos poderão ser respondidas para auxiliarem no processo de tomada de decisão no que diz respeito a uso do solo aliado a conservação dos morcegos.

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

Conduzimos este estudo em fazendas com sistemas agroflorestais de cacau localizadas no sul da Bahia e distribuídas em três regiões que se diferem quanto a montante de cobertura florestal e de sistemas agroflorestais de cacau na paisagem, sendo: 1. Região com domínio de sistemas agroflorestais de cacau e pequenos fragmentos florestais - I (Município de Uruçuca - 14 ° 35 ' 35"S e 39 ° 17'04"W); 2. Região com domínio de grandes fragmentos florestais – U (Município de Una - 15 ° 17'36 " S e 39 ° 04'31"W); e 3. Região com domínio de pastagem com poucos sistemas agroflorestais de cacau e fragmentos florestais - B (Município de Belmonte - 15 ° 51'47 " S e 38 ° 52'58"W). O clima é do tipo Af na classificação de Köppen, quente e úmido, com temperatura média anual de 25°C e precipitação pluvial de 1200-1800 mm (MORI et al., 1983). Usamos um mapeamento digital prévio, feito a partir de imagens de satélite de alta resolução (Landsat de 2011, QuickBird [J1] e WorldView, de 2011; RapidEye, de 2009-2010), na escala 1:10.000, cobrindo uma área total de 4.548 km² na região sul da Bahia, que diferencia tipos de vegetação e uso da terra, sendo os principais: floresta nativa em três estágios sucessionais (inicial, médio e avançado), restinga arbórea, agrofloresta de cacau, pastagens, agricultura, plantações de eucalipto e seringa. Tendo este mapeamento como base, usamos o software livre QGIS (QGIS Development Team, versão 3.18.3) para calcular a porcentagem de cobertura florestal nativa (vegetação florestal inicial, média e avançada, e restinga arbórea) em uma paisagem circular de raio de 2 km ao redor de 80 pontos georreferenciados, localizados em sistemas agroflorestais de cacau previamente identificados por pesquisadores do Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação (LEAC-UESC). Em seguida, selecionamos aleatoriamente um conjunto de sete pontos em cada região, com pelo menos 2 km de distância entre si, cobrindo o maior range possível do gradiente de cobertura florestal na paisagem dentro de cada região. Estes percentuais foram ajustados após visitas *in loco* e consultas a imagens do Google Earth disponíveis no ano 2019 e ao final, a cobertura florestal no entorno dos 21 pontos selecionados para realização do estudo variou entre 4 a 75% (Figura 1).

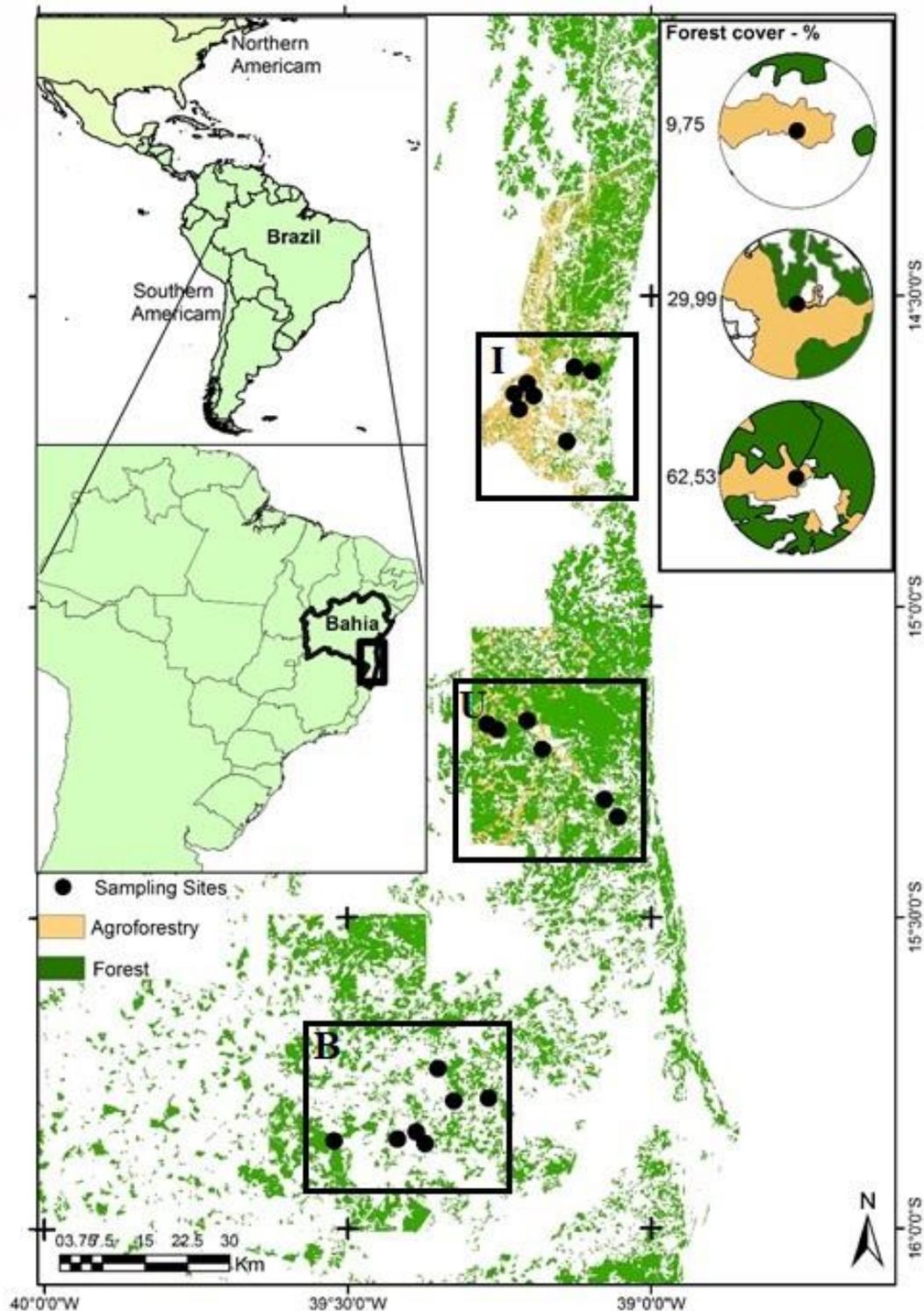


Figura 1. Distribuição dos sítios amostrais localizados em agrofloresta de cacau, distribuídos em três regiões com distintos contextos de uso da terra no sul da Bahia, Brasil. Ao norte (I) predominam sistemas agroflorestais de cacau e pequenos fragmentos florestais, na região mais abaixo (U) os sítios encontram-se inseridos em uma região com grandes fragmentos florestais e ao sul (B) há o domínio de pastagem com poucos sistemas agroflorestais de cacau e fragmentos florestais.

2.2. Amostragem de morcegos e traços funcionais

Para captura de morcegos, instalamos dez redes de neblina (12 m de comprimento, 2,5 m de altura, malha 31 mm) de forma contínua, dentro de cada sistema agroflorestral. As redes foram abertas por dois dias consecutivos em cada sítio, durante quatro horas a partir do entardecer. Este esforço foi repetido no mesmo sítio por mais uma vez, com pelo menos 30 dias de intervalo, totalizando quatro noites de amostragem por sítio e 84 noites no estudo todo. As capturas ocorreram entre os meses de setembro de 2018 e agosto de 2020 totalizando um esforço amostral de 4800 m²*h por sítio, e 100.800 m²*h no estudo todo (ver STRAUBE; BIANCONI, 2002).

Cada indivíduo capturado foi identificado ao nível de espécie - a partir de chaves de identificação (REIS et al., 2017; LIM; ENGSTROM, 2001) - e teve seus dados biométricos e reprodutivos anotados. Ao término deste processo cada indivíduo recebeu uma marcação com caneta de tinta temporária, no plagiopatágio direito, para permitir a identificação de recapturas em uma mesma campanha, sendo soltos no final de cada noite de amostragem. As licenças para captura dos morcegos foi devidamente obtida no Comitê de Ética no Uso dos Animais da Universidade Estadual de Santa Cruz, CEUA/UESC (026/17) e no Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio – Sisbio 63117-1).

Entre os traços funcionais utilizados, consideramos características relacionadas aos processos ecológicos desempenhados pelos morcegos, como consumo de artrópodes, dispersão de sementes e polinização, e às respostas das espécies à perda e fragmentação do habitat (FARNEDA et al., 2015; MEYER; KALKO, 2008). Tais características são ligadas à capacidade das espécies fornecerem serviços ecossistêmicos e de responderem a processos de modificação do habitat (LUCK et al., 2012; MEYER; KALKO, 2008), são portanto ligadas à capacidade de provisão de serviços em paisagens antropizadas. Seleccionamos seis traços funcionais extraídos de Farneda et al., (2018): (1) nível trófico (animalívoros ou fitófagos), que reflete a partição de recursos dentro de uma assembleia de morcegos; (2) massa corporal, que está relacionada com a partição de nicho e, quando associada a outras características, como a carga alar e razão do aspecto, indica também o estrato de forrageio. Morcegos menores e com asas mais largas consegue forragear em todos os estratos verticais de um ambiente; (3) nível de especialização da dieta (baixa, intermediária e alta), que está relacionada com risco de extinção para espécies insetívoras e associação a florística do ambiente para morcegos frugívoros; (4) estratificação vertical (sub-bosque, dossel e

oportunista), que está relacionada com a especialização no uso de habitats; (5) razão do aspecto da asa, que é a largura da asa em relação ao comprimento corpo e está relacionada com a eficiência e velocidade do voo, assim como com a manobrabilidade de voo dos morcegos. Espécies com menor razão do aspecto da asa, ou seja, asas mais largas têm voos mais lentos e apresentam maior manobrabilidade e (6) carga alar, definida como a relação entre massa corporal e área da asa, e reflete a velocidade do voo e também a capacidade de carregar itens durante o voo (CASTILLO-FIGUEROA; PÉREZ-TORRES, 2021). Nossas análises foram restritas a espécies da família Phyllostomidae por ser a família melhor amostrada com o método de redes-de-neblina (KALKO; HANDLEY JR.; HANDLEY, 1996).

2.3. Estrutura local da vegetação

Estabelecemos uma parcela de 100 x 25 m (0,25 ha) em cada sitio amostral, a fim de obter descritores da estrutura local da vegetação. Dentro de cada parcela medimos: 1. Abundância de árvores nativas e exóticas vivas (exceto o cacauero) com diâmetro à altura do peito (DAP) ≥ 10 cm; 2. Estratificação vertical. Esta estratificação descreve a densidade de folhagem em diferentes estratos (alturas) da vegetação. Para descrevê-la, estimamos o comprimento (em cm) ocupado pela folhagem ao longo de uma linha vertical imaginária em oito classes de estratos (classe 1: 0-1m; classe 2: 1-2m; classe 3: 2-3m; classe 4: 3-4m; classe 5: 4-5m; classe 6: 5-10m; classe 7: 10-15m; classe 8 > 15m), em cinco pontos aleatórios dentro da parcela e calculamos o valor médio do comprimento ocupado pela folhagem em cada estrato. Posteriormente os valores médios para cada estrato foram utilizados para ordenar os sítios amostrais em uma Análise de Componentes Principais (PCA), obtendo-se um eixo (PC2) positivamente associado ao aumento da folhagem nos estratos superiores e negativamente associado ao aumento da folhagem nos estratos inferiores da vegetação (para mais detalhes da PCA ver Figura S1, S2 e Tabela S2, Material Suplementar). Usamos o segundo eixo (22.8% de explicação) como uma variável síntese do perfil da vegetação local. Esta variável representa a complexidade vertical da agrofloresta de cacau baseada na densidade folhagem vegetal no estrato vertical (considerados obstáculos de voo) e reflete a intensificação de manejo agroflorestral. Sistemas com maior intensificação de manejo apresenta menor quantidade de árvores (nativas e exóticas) que fornecem sombreamento, e consequentemente menor densidade de folhagem nos estratos verticais mais altos, apresentando menor complexidade da estrutura vertical no sistema (ver Clough et al., 2011).

2.4. Descritores da paisagem

Para descrever a paisagem no entorno dos sítios amostrais, agrupamos os diferentes usos do solo em: 1. Agricultura, não podendo diferenciar os tipos de cultura; 2. Agroflorestas de cacau, que inclui plantações sombreadas de cacau sem diferenciar o sistema tradicional (cacau-cabruca) de plantios sombreados por árvores exóticas; 3. Silvicultura, que inclui áreas de eucalipto e seringal; 4. Floresta, que inclui diferentes estágios de floresta nativa (inicial, médio e avançado) e restinga arbórea; 5. Pasto, que inclui pastagem limpa (predominam gramíneas) e pasto sujo (predomínio de gramíneas com presença de pequenos arbustos); e 6. Outros, que inclui usos da terra que cobrem pequenas extensões territoriais e que, conseqüentemente, exercem pouca influência na fauna amostrada. Em seguida, delimitamos seis tamanhos de paisagem no entorno de cada sítio amostral (raios 500, 800 1100, 1400, 1700 e 2000 m) e quantificamos a cobertura florestal (área coberta pela classe Floresta) em cada um deles. A porcentagem da cobertura florestal das paisagens em diferentes escalas foi utilizada para identificar o tamanho da paisagem que possui maior relação com as variáveis respostas (seguindo HUAIS, 2018) para, em seguida, extrair as demais métricas de paisagem na escala mais apropriada. Esta análise multi-escala demonstrou que a paisagem circular de 1100 m de raio foi a escala mais adequada para três variáveis respostas testadas (ver Tabela S3, Material Suplementar para resultados da análise multi-escala), sendo esta a escala adotada para extração das métricas.

Além da variável cobertura florestal, utilizamos outras três métricas para descrever a composição (entropia de Shannon e classe dominante) e configuração (densidade de bordas de floresta) da paisagem. A entropia de Shannon mede a heterogeneidade de uma paisagem baseada na diversidade (número de classes e suas extensões totais) de usos da terra, assumindo valores maiores para paisagens mais heterogêneas. A classe dominante descreve o uso do solo que ocupa a maior proporção da paisagem. A densidade de borda de floresta, que é calculada pela soma da borda de todas as manchas de floresta dividida pelo tamanho total da paisagem, descreve a fragmentação e/ou irregularidade no formato das manchas de floresta remanescentes na paisagem. Todas as métricas foram obtidas através do pacote Landscape Metrics no software livre R v.4.0.2 (R-Development Core Team 2020).

2.5. Análise de dados

Utilizamos parte da abordagem proposta por Ricotta et al., (2016) para quantificar a diversidade funcional e taxonômica e parte da abordagem proposta por Scheiner et al., (2017)

para calcular a dispersão dos traços funcionais nas comunidades. Calculamos a diversidade funcional e a dispersão dos traços funcionais utilizando a matriz de distância que minimiza as diferenças na correlação entre a dissimilaridade de cada traço, ou grupos de traços, e a dissimilaridade multi-traços (DE BELLO et al., 2021). A matriz foi obtida com a função “gawdis” no pacote de mesmo nome. Calculamos a diversidade taxonômica pela riqueza observada e pelo índice de Simpson (D), e a diversidade funcional pelo índice de diversidade quadrática de Rao Q (FDQ). Os dois índices são baseados na abundância relativa das espécies. O índice FDQ é calculado pela dissimilaridade funcional média entre pares de indivíduos da comunidade selecionados aleatoriamente (BOTTA-DUKÁT, 2005). Calculamos a dispersão de traços funcionais com o índice qD(TM). Essa métrica é determinada pela dispersão de espécies no espaço dos traços funcionais e mede o número efetivo de espécies funcionalmente distintas. Seus valores podem variar entre 1 e a riqueza total de espécies em uma comunidade e combina diversidade Hill, traços e média de distância. Quando todas as espécies são igualmente distintas no espaço de traços funcionais, qD(TM) representará a riqueza total da comunidade (SCHEINER et al., 2017). Todas as variáveis (dependentes e independentes) utilizadas na seleção de modelos estão disponíveis na tabela S4 do Material Suplementar.

Construímos Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMM) para avaliar a influência da paisagem e do manejo local das agroflorestas de cacau sobre as diferentes dimensões de diversidade das comunidades de morcegos. Excluímos um sítio amostral nessa etapa por ser o único a apresentar silvicultura como classe de uso do solo dominante na paisagem, o que poderia trazer vieses aos ajustes de modelos. Consideramos os descritores de paisagem (cobertura florestal, densidade de borda de floresta, heterogeneidade da paisagem e matriz dominante) e manejo local (estratificação vertical e número de árvores de sombreamento) como variáveis preditoras e a abundância total, riqueza, Índice de Diversidade de Simpson (D), diversidade funcional (FDQ) e dispersão de traços funcionais (qDTM) como variáveis resposta em cada um dos modelos. Utilizamos GLMM dado o aninhamento dos sítios amostrais em três regiões, sendo a região considerada como variável de efeito aleatório dentro dos modelos.

Todas as variáveis preditoras não-categórica foram padronizadas para remover a variação dos dados em função da escala de cada uma (transformação Z). Testamos a multicolinearidade das variáveis preditoras por meio do fator de inflação da variância (vif) e mantivemos todas as variáveis com $vif < 3$ (ZUUR et al., 2009).

Para as variáveis de contagem (abundância total e riqueza) utilizamos família Poisson, e testamos a existência de overdispersão com a função “check_overdispersion” do pacote *Performance*. A abundância apresentou overdispersão e então construímos modelos com família Binomial Negativa para essa variável. Para os modelos com as demais variáveis (D, Q, e qDTM) utilizamos família gaussiana e posteriormente os validamos visualmente quanto à homogeneidade, normalidade e independência (ZUUR et al., 2009). Utilizamos o método de seleção reversa, iniciando com um modelo completo, ou seja, com todas as covariáveis predictoras e excluindo uma única variável por vez até que todas as covariáveis remanescentes no modelo apresentassem valores de $p \leq 0,05$, com base no teste de razão de verossimilhança (ZUUR et al., 2009).

Testamos as relações entre variáveis ambientais e traços funcionais das espécies por meio de análise multivariada RLQ e *Fourth-corner* (DOLÉDEC et al., 1996; DRAY et al., 2014). Estas análises consistem em relacionar três matrizes de dados: 1. Seis variáveis ambientais nos 20 sítios amostrais (R); 2. Abundância das 23 espécies nos 20 sítios amostrais (L); 3. Os traços funcionais das 23 espécies estudadas (Q), maximizando a covariância entre sítios e espécies. A tabela de espécies L foi analisada por uma análise de correspondência (CA) e as tabelas R e Q por uma análise de componentes principais de Hill-Smith (PCA) para dados mistos, quantitativos e qualitativos (HILL; SMITH, 1976). As tabelas R, L e Q estão disponíveis no Material Suplementar (Tabelas S1, S4 e S5, Material Suplementar).

Seguimos a abordagem recomendada por Dray et al. (2014) na aplicação dos testes do *Fouth-corner* para a análise RLQ, que permite quantificar e testar estatisticamente as relações entre variáveis ambientais e os traços das espécies. Essa abordagem combina um modelo que liga as matrizes de ocorrência das espécies (L) e os traços funcionais (Q) e testa a hipótese nula de que a distribuição de espécies não é influenciado pelas condições ambientais (modelo 2), com outro modelo (modelo 4) que liga as matrizes de ocorrência de espécies (L) e variáveis ambientais (R) e testa a hipótese nula de que a composição de espécies não é influenciado pelos traços da espécie (DRAY et al., 2014). A significância da relação entre características das espécies e variáveis ambientais foi avaliada com base em teste de Monte-Carlo com 49999 permutações (Modelo 6). Todas as análises foram feitas utilizando o software livre R v.4.0.2 (R-Development Core Team 2020).

3. Resultados

Capturamos um total de 2396 morcegos distribuídos em 35 espécies de quatro famílias distintas, limitando nossa análise as 23 espécies da família Phyllostomidae, das quais tínhamos os dados dos traços funcionais (FARNEDA et al., 2018). Em média, observamos uma riqueza de $10 \pm 2,5$ (média \pm desvio padrão) espécies por sítio, variando entre 6 e 15. As espécies mais abundantes foram *Carollia perspicillata* (48 ± 33 indivíduos por sítio) e *Artibeus planirostris* (23 ± 25), ambas capturadas em todos os sítios. *Micronycteris microtis* (2 indivíduos) e *Mesophylla macconnelli* (1) foram as menos abundantes, registradas em apenas um sítio cada (Tabela S4, Material Suplementar).

3.1. Respostas à estrutura local da vegetação e paisagem

Nenhuma das variáveis preditoras ou suas combinações explicou a variação da riqueza e abundância de morcegos entre os sítios. A diversidade de Simpson foi afetada negativamente pela heterogeneidade da paisagem, representada pela entropia de Shannon (Figuras 2a e 3a). A Diversidade funcional foi afetada negativamente pela heterogeneidade da paisagem (entropia de Shannon), pela cobertura florestal e pelas classes de uso do solo dominante na paisagem pastagem e agroflorestal (Figuras 2b e 3b), sendo observado um efeito combinado da cobertura florestal com a classe de uso do solo dominante na paisagem. Especificamente, a diversidade funcional respondeu negativamente à cobertura florestal em sítios inseridos em paisagens com domínio de pastagens e cabruças, mas não em sítios inseridos em paisagens dominadas por florestas (Figura 3c). A dispersão de traços funcionais foi afetada positivamente pela estratificação vertical dentro das cabruças, ou seja, há uma maior dispersão dos atributos funcionais com o aumento da densidade de folhagem nos estratos superiores e redução da densidade da folhagem nos estratos inferiores das agroflorestas (Figuras 2c e 3d).

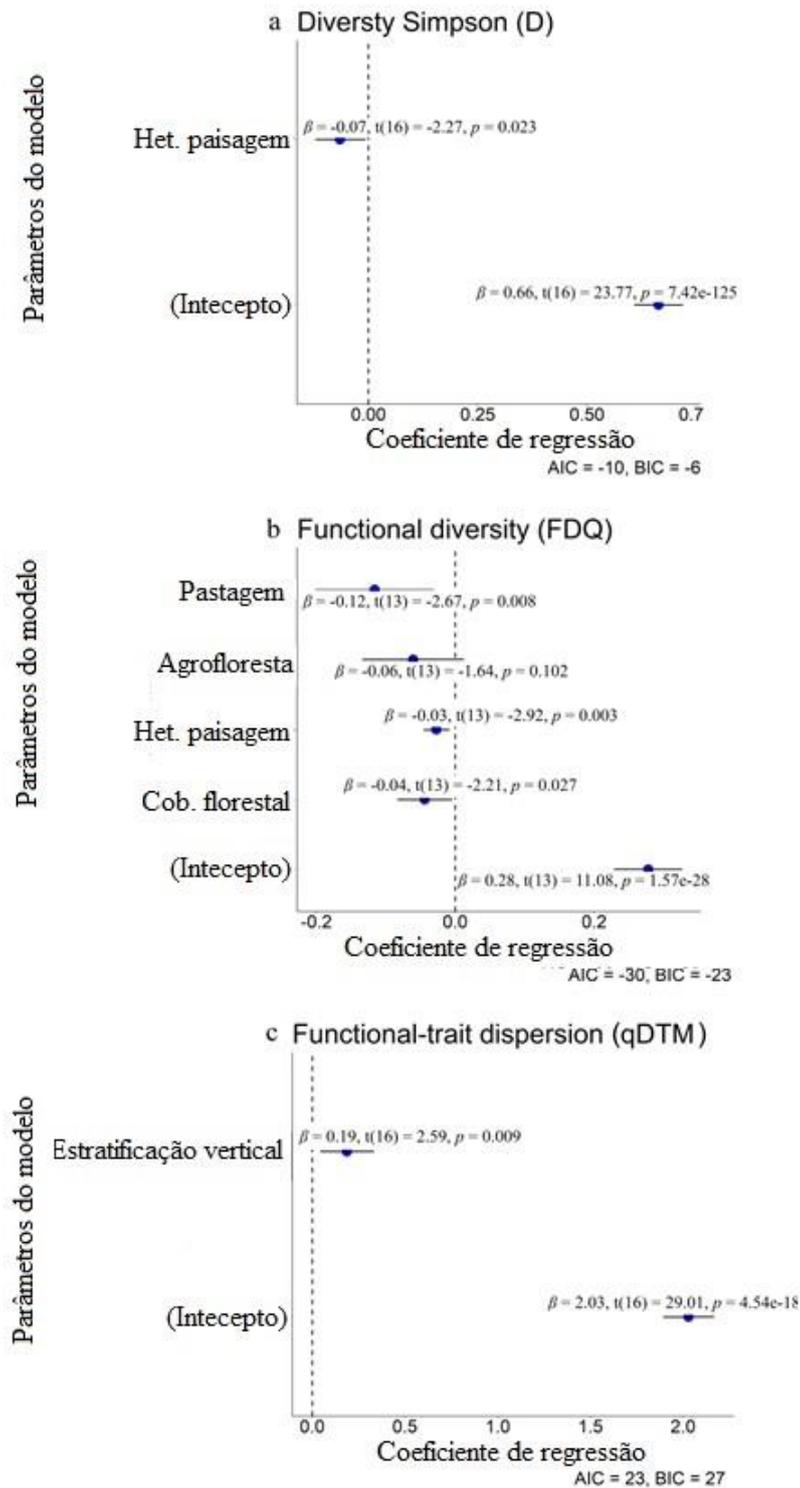


Figura 2. Parâmetros dos modelos ajustados pelo método reverso para: a. Diversidade de Simpson (D) - $D \sim \text{heterogeneidade da paisagem} + (1 \mid \text{região})$, b. Diversidade funcional (FDQ) - $Q \sim \text{cobertura florestal} + \text{heterogeneidade da paisagem} + \text{classe} + (1 \mid \text{região})$, c. Dispersão de traços funcionais (qDTM) - $qDTM \sim \text{estratificação} + (1 \mid \text{região})$.

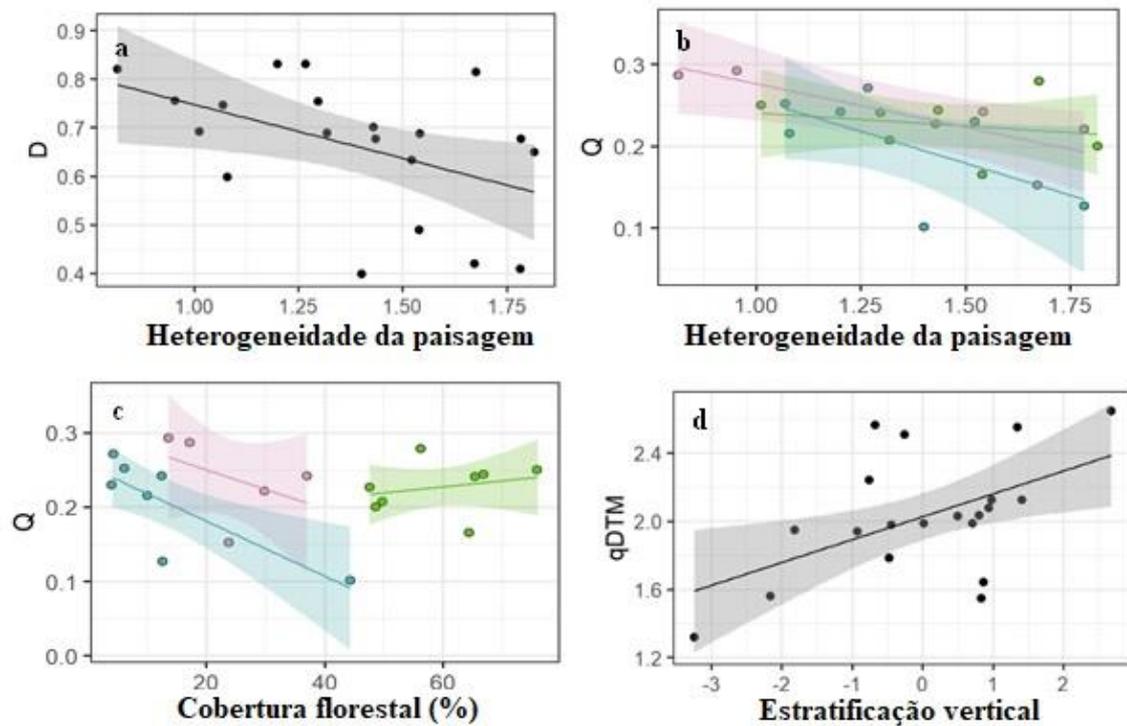


Figura 3. Relações entre diferentes dimensões de diversidade de morcegos filostomídeos amostrados em 20 sítios de agroflorestal de cacau no sul da Bahia, Brasil, e variáveis ambientais: (a) Diversidade de Simpson D e Heterogeneidade da paisagem (entropia da Shannon); (b) Diversidade de Funcional Q Heterogeneidade da paisagem (entropia da Shannon); (c) Diversidade funcional Q e cobertura florestal e (d); Dispersão de traços funcionais qDTM e estratificação vertical (densidade da vegetação nos estratos verticais). Paisagens com predominância de classes de floresta, agroflorestas cacau e pastagens são representadas nas cores em verde, rosa e azul, respectivamente. As áreas mais claras representam os intervalos de confiança

3.2. Relação entre traços funcionais e variáveis ambientais

O primeiro eixo da análise RLQ foi responsável por 80,4 % da co-inércia total (ou seja, ligação entre os traços funcionais e variáveis ambientais) e o segundo eixo explicou 11.6 % da co-inércia (Tabela 1). Os dois primeiros eixos representaram 63.9 % da correlação expressa no primeiro eixo na CA da composição de espécies (tabela L), e 64.2 % e 97.6 % da variância total expressa para o primeiro eixo na PCA Hill-Smith das variáveis ambientais (tabela R) e traços funcionais (tabela Q), respectivamente (Tabela 1), indicando variabilidade em valores de características de espécies em todos os sítios amostrados.

Na ordenação RLQ, as paisagens com maior heterogeneidade, densidade de borda de florestas e classes dominantes pastagem e agrofloresta de cacau formaram um grupo distinto em relação às paisagens com maior cobertura florestal e classe dominante. Tanto a cobertura

florestal quanto a classe floresta estão do mesmo lado da maioria das espécies de morcegos, ao longo do primeiro eixo da PCA, indicando uma relação mais estreita entre o aumento da riqueza e fragmento e cobertura florestal, não identificada pela seleção de modelos. Espécies fitófagas, em geral, apresentaram relação com a abundância de árvores no ambiente. As fitófagas com especialização de dieta intermediária e que usam o sub-bosque para forrageamento apresentaram relação com paisagens mais heterogêneas, com domínio de pasto ou cabruças, já as espécies animalívoras apresentaram relação maior com paisagens dominadas por fragmentos florestais (Figura S3, Material suplementar).

Tabela 1. Resultados da análise RLQ usando variáveis ambientais e traços funcionais das espécies. (a) Autovalores (% da co-inércia total) para os primeiros dois eixos. Ordenações das tabelas R, L e Q (PCA, CA e PCA, respectivamente). (b) Resumo da análise RLQ: autovalores e porcentagem da co-inércia total contabilizada pelos dois primeiros eixos RLQ, covariância e correlação (% de variância) com a análise de correspondência da matriz L e variância projetada (% variância) com as matrizes R e Q

	Eixo1 (%)	Eixo 2 (%)
(a)		
R PCA	1.96 (28.04)	1.42 (20.38)
L CA	0.22 (29.56)	0.12 (16.39)
Q PCA	3.08 (38.53)	2.16 (27.05)
(b)		
RLQ Auto-valores (eixos)	0.34 (80.44)	0.04 (11.63)
Covariância	0.58	0.22
Correlação: L	0.30 (63.91)	0.13 (38.12)
Variância projetada: R	1.25 (64.02)	2.59 (75.59)
Variância projetada: Q	3.00 (97.61)	5.07 (96.79)

As variáveis ambientais apresentaram dois grupos distintos na ordenação da PCA ao longo do eixo RLQ1 enquanto os traços funcionais se mostraram em um único grupo ao longo do mesmo eixo (Figura 4).

O teste de significância RLQ por permutação mostra que embora a análise aponte uma relação entre a distribuição de espécies e as variáveis ambientais assim como entre composição de espécies e traços funcionais, elas não apresentam significância (modelo 2, $p = 0,19$ e modelo 4, $p = 0,34$). O modelo 6, que permite combinar os testes dos modelos 2 e 4 e corrigir o erro tipo I também não apresentou significância (Tabela S6 Material Suplementar).

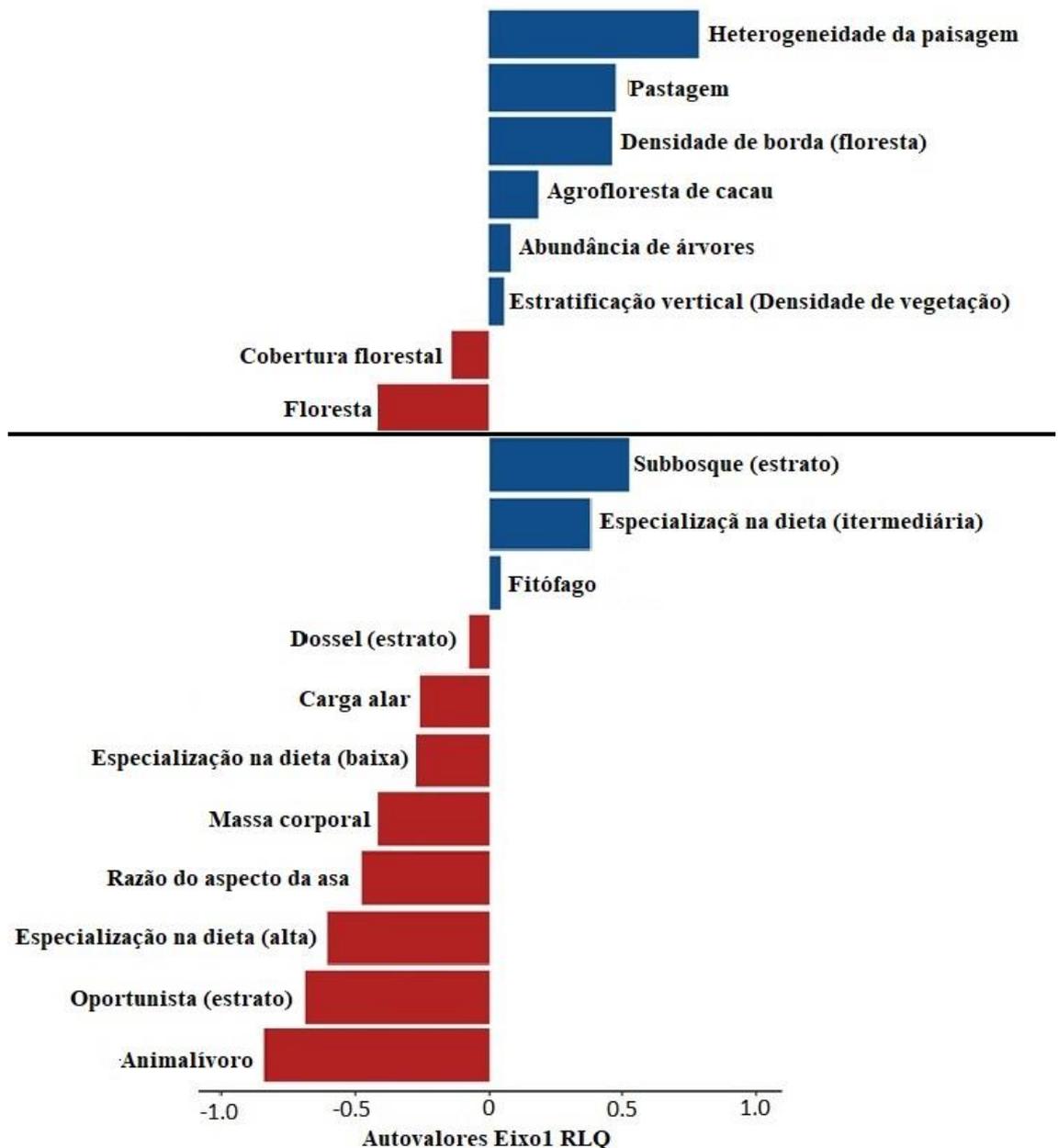


Figura 4. Gráfico do resumo da análise RLQ relacionando variáveis ambientais (superior) e traços funcionais (inferior) ao longo do eixo 1 RLQ. Barras em azul representam valores positivos e barras em vermelho valores negativos.

A análise *fourth-corner* aponta que a massa corporal, razão do aspecto da asa, especialização alta da dieta e uso oportunista dos estratos verticais estão relacionadas com Eixo1 das variáveis ambientais indicando que a medida que o a paisagem vai sendo fragmentada e dominada por habitats não nativos há uma diminuição desses atributos dentro da comunidade de morcegos. A especialização baixa da dieta apresentou relação positiva com o Eixo2, representada por paisagens dominadas por cabruças. Já os traços especialidade intermediária de dieta e estratificação vertical oportunista apresentam relação positiva com

paisagens mais heterogêneas e dominadas por pastagens e cabrucas. Dentre as variáveis ambientais, a heterogeneidade da paisagem foi a única a apresentar relação positiva com ou o Eixo1 dos traços funcionais (Figura 5).

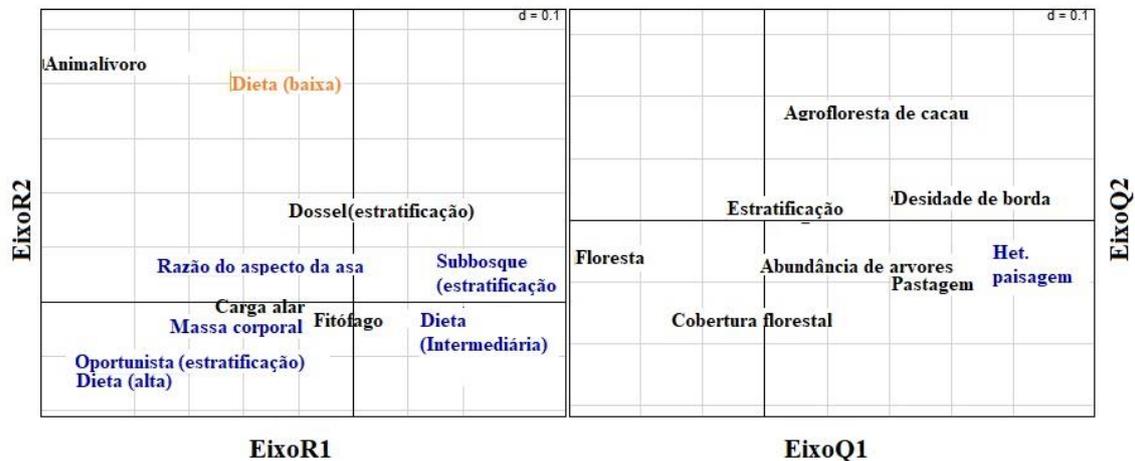


Figura 5. Interação encontrada pela análise *Fourth-corner* entre: a. Traços funcionais das espécies e os dois primeiros eixos da ordenação das variáveis ambientais; b. Variáveis ambientais e os dois primeiros eixos da ordenação dos traços funcionais. Variáveis em azul representam relação com o eixo 1 e em laranja representa relação com eixo 2.

4. Discussão

Nosso estudo mostra como o manejo local das agroflorestas e a paisagem no entorno desses sistemas afetam a comunidade de morcegos e sua funcionalidade ecológica, e corrobora com outros trabalhos sobre a importância de considerar atributos funcionais das espécies nos estudos ecológicos (CASTILLO-FIGUEROA; PÉREZ-TORRES, 2021; FARNEDA et al., 2015; MEYER; KALKO, 2008). Não encontramos relação direta da riqueza e abundância total de morcegos com o manejo local dos sistemas agroflorestais de cacau e paisagem, mas identificamos que a diversidade de Simpson e funcional são afetadas por diferentes fatores na escala de paisagem, enquanto a dispersão dos traços funcionais, ou seja, o número efetivo de espécies funcionalmente distantes em uma comunidade de morcegos em sistemas agroflorestais de cacau, é afetada principalmente por atributos de manejo local.

Mudanças e intensificação do uso do solo podem implicar em perda de espécies mais dependentes de habitats nativos e ganho de espécies mais adaptadas a ambientes antropizados, tendo então um efeito compensatório, sem alteração na riqueza de espécies (GARCÍA-MORALES; BADANO; MORENO, 2013). Conforme esperado, este parece ser o caso para as assembleias de morcegos amostradas no presente estudo. Porém, nossos resultados

apontam que esse efeito compensatório não atua da mesma forma sobre a diversidade medida pelo Índice de Simpson, existindo uma perda de diversidade taxonômica medida por este índice em paisagens mais heterogêneas. A heterogeneidade da paisagem medida por nós indica que em paisagens mais heterogêneas existe uma maior diversidade de habitats, incluindo habitats alterados (pastagens, agricultura, silvicultura). Esses ambientes são mais propensos a abrigar espécies menos sensíveis a alterações, como as frugívoras, aumentando a abundância dessas espécies em detrimento das espécies mais sensíveis, como as animalívoras. Esta combinação de respostas das duas medidas de diversidade utilizadas sugere que a principal variação nas assembleias se dá pelo aumento da abundância de algumas espécies mais adaptadas a ambientes perturbados e redução da abundância das menos adaptadas, reduzindo a equabilidade entre as abundâncias relativas. Por exemplo, a espécie *Carollia perspicillata* foi a mais abundante em grande parte dos sítios, seguindo padrão de outros estudos em agroflorestas de cacau (FARIA et al., 2007; FARIA; BAUMGARTEN, 2007), porém sua abundância relativa foi maior nos sítios localizados em paisagens mais heterogêneas.

Assim como a diversidade medida pelo índice de Simpson, a diversidade funcional diminui com o aumento da heterogeneidade da paisagem. Uma alta diversidade funcional (medida pela entropia quadrática de Rao) prevê uma alta dissimilaridade de traços funcionais entre as espécies e uma abundância de espécies não concentrada em determinadas funções, representadas pelos traços funcionais (RAO, 1982; RICOTTA et al., 2016). Dessa forma, a perda de espécies raras, que apresentam traços funcionais distintos, ou o aumento da abundância de algumas espécies comuns, com traços semelhantes, em uma comunidade pode implicar em uma menor diversidade funcional na comunidade (BOTTA-DUKÁT, 2005; RICOTTA et al., 2016). Esse desbalanço entre a abundância das espécies mais tolerantes, que tendem a ter traços semelhantes como nível trófico e estratificação vertical, e a abundância das espécies mais sensíveis, que geralmente apresentam traços mais distintos e estão muitas vezes ausentes em ambientes perturbados, reflete diretamente na diversidade funcional por nós calculada. Em resumo, as paisagens mais heterogêneas no nosso estudo tendem a ter maior quantidade de habitats alterados, afetando negativamente a diversidade funcional de morcegos nos sistemas agroflorestais de cacau.

A diversidade funcional dentro das agroflorestas de cacau também apresentou uma relação negativa com a quantidade de cobertura florestal na paisagem para paisagens

dominadas por agroflorestas ou pastagens. Esta relação, contrária ao esperado inicialmente, pode ser explicada pelo aumento da abundância de espécies fitófagas nas paisagens com quantidades intermediárias de floresta, espécies estas que se beneficiam em paisagem fragmentadas (FARNEDA et al., 2015). Em agroflorestas localizadas em paisagens dominadas por florestas, a diversidade funcional se manteve estável, o que pode ser um indicativo de que essas paisagens conseguem manter habitats diversificados para as mais diferentes espécies, incluindo as dependentes de habitats menos perturbados. Por fim, a diversidade funcional foi menor em agroflorestas localizadas em paisagens dominadas por pastagens quando comparadas àquelas dominadas por agroflorestas de cacau ou florestas. Áreas abertas, como as pastagens, favorecem espécies com menor manobrabilidade, ou seja, que apresentam asas mais estreitas (maior razão do aspecto da asa), como a espécie hematófaga *Desmodus rotundus*, em detrimento de outras espécies que estão ligadas a ambientes com vegetação arbórea, como os insetívoros catadores (CASTILLO-FIGUEROA; PÉREZ-TORRES, 2021). Essa relação encontrada pode ser explicada pela mobilidade das espécies mais tolerantes que podem ocupar tanto fragmentos florestais existentes na paisagem, usando esses ambientes para abrigo, quanto áreas abertas e alteradas, usando essas áreas abertas para deslocamento e forrageamento enquanto que espécies mais sensíveis a alterações ficam restritas aos fragmentos florestais quando estes estão em menor proporção na paisagem. Espécies mais tolerantes apresentam, em geral, maior abundância, o que reflete diretamente na diversidade funcional calculada por nós.

Muitos morcegos filostomídeos têm como característica de uso de habitat a adaptação ao ambiente de acordo com a estrutura da vegetação, abrigo e disponibilidade de recursos alimentares (KALKO, 1998; MEYER; KALKO, 2008). Identificamos que espécies fitófagas, com especialização intermediária da dieta e que usam predominantemente o sub-bosque ou usam o estrato vertical de forma oportunista, como *C. perspicillata*, *Rhinophylla pumilio* e *Sturnira sp.*, podem se beneficiar da substituição de habitats nativos quando há uma maior heterogeneidade na paisagem em detrimento das espécies animalívoras, como *Chrotopterus auritus* (BOBROWIEC; GRIBEL, 2010; FARNEDA et al., 2015; GARCÍA-MORALES; BADANO; MORENO, 2013; MEYER; KALKO, 2008). Registramos as espécies animalívoras *Chrotopterus auritus* e *Lophostoma silvicolum*, que são mais dependentes de habitats nativos, exclusivamente em sítios com menor heterogeneidade da paisagem, o que pode ajudar a explicar a relação encontrada entre diversidade funcional e heterogeneidade da paisagem. É importante ressaltar que, embora a heterogeneidade da paisagem possa indicar

relação com espécies mais tolerantes a alterações no habitat, ela não nos dá uma resposta clara sobre quais tipos de uso do solo beneficiariam essas espécies. Neste estudo, dentre os tipos de uso do solo que identificamos na paisagem, as florestas, as agroflorestas de cacau, a silvicultura e potencialmente a agricultura, apresentam características que favorecem espécies fitófagas, como diversificados recursos vegetais para alimentação e um ambiente de sub-bosque para forrageamento. Dessa forma, uma maior heterogeneidade na paisagem implica em mais ambientes que favorecem essas espécies menos exigentes quanto ao uso de habitat e apresenta traços funcionais semelhantes, como o nível trófico.

Dentro das agroflorestas de cacau, a dispersão de traços funcionais (equivalente ao número efetivo de espécies funcionalmente distintas) aumenta de acordo com densidade de vegetação nos estratos verticais do sistema agroflorestal de cacau. A estrutura vertical está relacionada com especialização de uso do habitat e com a morfologia das asas dos morcegos, já que espécies com maior manobrabilidade se deslocam melhor em ambientes com maior quantidade de obstáculos e conseguem utilizar todos os estratos verticais do ambiente (FARNEDA et al., 2015; GREGORIN et al., 2017; OLAYA-RODRÍGUES; PEREZ-TORRES; LONDOÑO-MURCIA, 2019). Em uma agrofloresta de cacau a densidade de folhagem nos estratos verticais aumenta conforme a altura dos estratos e reflete uma menor intensidade de manejo (Ver Figura S1, Material Suplementar). Ambientes verticalmente mais complexos oferecem maior quantidade de microhabitats com diferentes recursos alimentares e maior número e forma de abrigos, o que provavelmente explica a diversidade de hábitos de forrageio por diferentes espécies nesses ambientes (KALKO; HANDLEY JR.; HANDLEY, 1996; SILVA et al., 2020). Esses ambientes verticalmente mais complexos exigem maior manobrabilidade de voo por morcegos, característica de espécie com asas mais estreitas, como os insetívoros catadores. Em morcegos frugívoros, a manobrabilidade está relacionada com a maior diversidade de frutos consumidos pelas espécies, que podem ser alcançados em todos os estratos do habitat (CASTILLO-FIGUEROA; PÉREZ-TORRES, 2021). O aumento da dispersão de traços funcionais encontrado pode ser explicado principalmente pelo incremento tanto de espécies insetívoras catadoras, como *C. auritus*, *L. silvicolum*, *Micronycteris microtis* e *Minon crenulatum*, quanto de algumas espécies frugívoras que conseguem fazer o uso efetivo de vários estratos verticais mesmo em ambientes complexos, como *Mesophylla macconnelli*, que possuem asas mais largas e só foram registradas em sítios com valores de estratificação positivos, ou seja, com maior densidade de vegetação nos estratos verticais mais altos. Esse resultado pode ser um indicativo de que algumas espécies,

como as insetívoras catadoras, podem se manter em paisagens antropizadas desde que se conserve algumas características na estrutura vertical no ambiente, como acontece nos sistemas agroflorestais de cacau tradicionais, que mantêm muitas árvores nativas no sistema para sobrear os cacauzeiros, favorecendo a permanência de uma maior estratificação vertical quando comparados a sistemas de silvicultura e agricultura. Espécies que são mais adaptadas a voos em ambientes mais complexos, apresentam maior risco de extinção (FARNEDA et al., 2015; JONES; PURVIS; GITTLEMAN, 2003; MEYER; KALKO, 2008) e os resultados encontrados por nós, evidenciam a importância dos sistemas agroflorestais de cacau, essencialmente os com menor intensidade de manejo, para conservação de morcegos filostomídeos, essencialmente os insetívoros catadores.

Encontramos uma relação positiva dos traços funcionais de morcegos: nível trófico (fitófagos), especialização de dieta (intermediária) e uso dos estratos verticais (sub-bosque) com atributos ambientais relacionados a habitats e paisagens mais antropizadas, enquanto que os demais traços funcionais dos morcegos foram relacionados com habitats e paisagens menos antropizadas (Figura 4). Esses resultados demonstram, por exemplo, que espécies animalívoras e com uma alta especialização na dieta e com menor mobilidade estão mais relacionadas com ambientes florestais e são mais sensíveis a processos de mudança de habitat, enquanto as espécies fitófagas com especialização de dieta intermediária e com maior mobilidade sofrem menos com impactos de modificação de habitats, relação já apontada em estudos anteriores (FARNEDA et al., 2015; MEYER; KALKO, 2008). Encontramos também uma relação negativa dos traços razão do aspecto da asa, massa corporal, estratificação vertical (oportunista) e alta especialização na dieta com o gradiente de modificação da paisagem indicando que espécies com maior massa corporal e asas mais estreitas, ou seja, como menor mobilidade e especialistas na dieta como os insetívoros catadores, tendem a ser mais sensíveis a modificações da paisagem, enquanto que espécies com traços de especialização intermediária na dieta e uso predominante de sub-bosque tendem a se adaptar melhor a estas modificações. Essa relação pode explicar a alta riqueza e abundância de morcegos encontradas dentro dos sistemas agroflorestais de cacau (FARIA et al., 2007; FARIA; BAUMGARTEN, 2007). Esses sistemas, embora não sejam habitats naturais, mantêm muitas características que se assemelham ao de um habitat nativo, como estruturação vertical e diversidade de espécies vegetais (CASSANO et al., 2009). Por consequência, oferecem diversificados tipos de abrigos e recursos alimentares, sendo então considerados como habitats não naturais amigáveis para biodiversidade de morcegos por suprir exigência

tanto das espécies mais sensíveis, quanto das mais tolerantes. Encontramos também uma relação positiva entre o traço especialização da dieta (baixa) com as paisagens dominadas por agroflorestas de cacau e negativa com a cobertura florestal. Isto indica que embora esses ambientes consigam manter espécies com maior exigência de habitats, como as insetívoras catadoras, provavelmente pela estratificação vertical, as espécies com menor exigência alimentar tendem a ser as mais beneficiadas, resultando em uma alta abundância de espécies frugívoras mantendo uma alta riqueza dos insetívoros catadores.

5. Conclusão

As espécies de morcegos filostomídeos respondem de forma diferente tanto ao manejo dos sistemas agroflorestrais de cacau quanto a características da paisagem na qual os sistemas estão inseridos, gerando respostas distintas para as diferentes métricas de diversidade taxonômica e funcional utilizadas. A resposta das espécies está relacionada aos traços funcionais das mesmas. Espécies fitófagas de sub-bosque são mais tolerantes a modificações na paisagem, e tendem a se tornar altamente dominantes nas comunidades de morcegos presentes em sistemas agroflorestrais envolvidos por paisagens mais heterogêneas e paisagens dominadas por pastagens ou agroflorestas, mas com quantidade intermediária de florestas. Já as espécies animalívoras com especialização na dieta são mais sensíveis a modificações na estrutura vertical do sistema. Essas respostas indicam que dependendo da intensidade de manejo e também da paisagem em que estão inseridas, as agroflorestas de cacau funcionam como um habitat não nativo amigável para manutenção da biodiversidade de morcegos neotrópicos e conseguem manter espécies com diferentes exigências de habitat, o que os tornam indispensáveis nas tomadas de decisões a respeito da conservação de morcegos.

6. Referencias bibliográficas

- BHAGWAT, S. A.; WILLIS, K. J.; BIRKS, H. J. B.; WHITTAKER, R. J. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? **Trends in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 23, n. 5, p. 261–267, 2008.
- BOBROWIEC, P. E. D.; GRIBEL, R. Effects of different secondary vegetation types on bat community composition in Central Amazonia, Brazil. **Animal Conservation**, [s. l.], v. 13, n. 2, p. 204–216, 2010.
- BONAZZI PIASENTIN, F. I.; HIROO SAITO, C.; BAHIA CRUZ DAS ALMAS, Da. Os diferentes métodos de cultivo de cacau no sudeste da Bahia, Brasil: aspectos históricos e percepções The different methods of cocoa farming in southeastern Bahia, Brazil: historical aspects and perceptions. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Hum.**, [s. l.], v. 9, n. 1, p. 61–78, 2014.
- BOTTA-DUKÁT, Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. **Journal of Vegetation Science**, [s. l.], v. 16, n. 5, p. 533, 2005.
- CABRAL, J. P.; FARIA, D.; MORANTE-FILHO, J. C. Landscape composition is more important than local vegetation structure for understory birds in cocoa agroforestry systems. **Forest Ecology and Management**, [s. l.], v. 481, n. August 2020, 2021.
- CASSANO, C. R.; BARLOW, J.; PARDINI, R. Forest loss or management intensification? Identifying causes of mammal decline in cacao agroforests. **Biological Conservation**, [s. l.], v. 169, p. 14–22, 2014.
- CASSANO, C. R.; SCHROTH, G.; FARIA, D.; DELABIE, J. H. C.; BEDE, L. Landscape and farm scale management to enhance biodiversity conservation in the cocoa producing region of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, [s. l.], v. 18, n. 3, p. 577–603, 2009.
- CASTILLO-FIGUEROA, D.; PÉREZ-TORRES, J. On the development of a trait-based approach for studying neotropical bats. **Papeis Avulsos de Zoologia**, [s. l.], v. 61, p. 0–4, 2021.
- CLOUGH, Y.; DWI PUTRA, D.; PITOPANG, R.; TSCHARNTKE, T. Local and landscape factors determine functional bird diversity in Indonesian cacao agroforestry. **Biological Conservation**, [s. l.], v. 142, n. 5, p. 1032–1041, 2009. Disponível em:

<<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.027>>

- COELHO, E. D. R.; PAGLIA, A. P.; VIANA-JUNIOR, A. B.; FALCÃO, L. A. D.; FERREIRA, G. B. Species Richness, Abundance and Functional Diversity of a Bat Community along an Elevational Gradient in the Espinhaço Mountain Range, Southeastern Brazil. **Acta Chiropterologica**, [s. l.], v. 20, n. 1, p. 129–138, 2018.
- CURTIS, P. G.; SLAY, C. M.; HARRIS, N. L.; TYUKAVINA, A.; HANSEN, M. C. Classifying drivers of global forest loss. **Science**, [s. l.], v. 361, n. 6407, p. 1108–1111, 2018.
- DE BELLO, F.; BOTTA-DUKÁT, Z.; LEPŠ, J.; FIBICH, P. Towards a more balanced combination of multiple traits when computing functional differences between species. **Methods in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 12, n. 3, p. 443–448, 2021.
- DOLÉDEC, S.; CHESSEL, D.; TER BRAAK, C. J. F.; CHAMPELY, S. Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method. **Environmental and Ecological Statistics**, [s. l.], v. 3, n. 2, p. 143–166, 1996.
- DRAY, S.; CHOLER, P.; DOLÉDEC, S.; PERES-NETO, P. R.; THUILLER, W.; PAVOINE, S.; TER BRAAK, C. J. F. Combining the fourth-corner and the RLQ. **Ecological Society of America**, [s. l.], v. 95(1), n. 1, p. 14–21, 2014.
- FARIA, D. Phyllostomid bats of a fragmented landscape in the north-eastern Atlantic forest, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, [s. l.], v. 22, n. 5, p. 531–542, 2006.
- FARIA, D.; BAUMGARTEN, J. Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, [s. l.], v. 16, n. 2, p. 291–312, 2007.
- FARIA, D.; LAPS, R. R.; BAUMGARTEN, J.; CETRA, M. Bat and bird assemblages from forests and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic Forest of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, [s. l.], v. 15, n. 2, p. 587–612, 2006.
- FARIA, D.; PACIENCIA, M. L. B.; DIXO, M.; LAPS, R. R.; BAUMGARTEN, J. Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, [s. l.], v. 16, n. 8, p. 2335–2357, 2007.

- FARNEDA, F. Z.; ROCHA, R.; LÓPEZ-BAUCELLS, A.; GROENENBERG, M.; SILVA, I.; PALMEIRIM, J. M.; BOBROWIEC, P. E. D.; MEYER, C. F. J. Trait-related responses to habitat fragmentation in Amazonian bats. **Journal of Applied Ecology**, [s. l.], v. 52, n. 5, p. 1381–1391, 2015.
- FARNEDA, F. Z.; ROCHA, R.; LÓPEZ-BAUCELLS, A.; SAMPAIO, E. M.; PALMEIRIM, J. M.; BOBROWIEC, P. E. D.; GRELE, C. E. V.; MEYER, C. F. J. Functional recovery of Amazonian bat assemblages following secondary forest succession. **Biological Conservation**, [s. l.], v. 218, n. December 2017, p. 192–199, 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.036>>
- FERREIRA, A. S.; PERES, C. A.; DODONOV, P.; CASSANO, C. R. Multi-scale mammal responses to agroforestry landscapes in the Brazilian Atlantic Forest: the conservation value of forest and traditional shade plantations. **Agroforestry Systems**, [s. l.], v. 94, n. 6, p. 2331–2341, 2020. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s10457-020-00553-y>>
- GARCÍA-MORALES, R.; BADANO, E. I.; MORENO, C. E. Response of Neotropical Bat Assemblages to Human Land Use. **Conservation Biology**, [s. l.], v. 27, n. 5, p. 1096–1106, 2013.
- GARCÍA-MORALES, R.; MORENO, C. E.; BADANO, E. I.; ZURIA, I.; GALINDO-GONZÁLEZ, J.; ROJAS-MARTÍNEZ, A. E.; ÁVILA-GÓMEZ, E. S. Deforestation impacts on bat functional diversity in tropical landscapes. **PLoS ONE**, [s. l.], v. 11, n. 12, p. 1–16, 2016.
- GIBBS, H. K.; RUESCH, A. S.; ACHARD, F.; CLAYTON, M. K.; HOLMGREN, P.; RAMANKUTTY, N.; FOLEY, J. A. Tropical forests were the primary sources of new agricultural land in the 1980s and 1990s. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, [s. l.], v. 107, n. 38, p. 16732–16737, 2010.
- GÓMEZ-ORTIZ, Y.; DOMINGUEZ-VEGA, H.; MORENO, C. E. Spatial variation of mammal richness, functional and phylogenetic diversity in the Mexican Transition Zone. **Community Ecology**, [s. l.], v. 18, n. 2, p. 121–127, 2017.
- GÓMEZ-ORTIZ, Y.; MORENO, C. E. Functional diversity in animal communities: A review with emphasizes on vertebrates. **Animal Biodiversity and Conservation**, [s. l.], v. 40, n. 2, p. 165–174, 2017.

- GREGORIN, R.; BERNARD, E.; LOBÃO, K. W.; OLIVEIRA, L. F.; MACHADO, F. S.; GIL, B. B.; TAVARES, V. D. C. Vertical stratification in bat assemblages of the Atlantic Forest of south-eastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, [s. l.], v. 33, n. 5, p. 299–308, 2017.
- HILL, M. O.; SMITH, A. J. E. Principal Component Analysis of Taxonomic Data With Multi-State Discrete Characters. **Taxon**, [s. l.], v. 25, n. 2–3, p. 249–255, 1976.
- HUAIS, P. Y. multifit: an R function for multi-scale analysis in landscape ecology. **Landscape Ecology**, [s. l.], v. 33, n. 7, p. 1023–1028, 2018. Disponível em: <<https://doi.org/10.1007/s10980-018-0657-5>>
- JONES, K. E.; PURVIS, A.; GITTLEMAN, J. L. Biological correlates of extinction risk in bats. **American Naturalist**, [s. l.], v. 161, n. 4, p. 601–614, 2003.
- KALKO, E. K. V. **Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time**, 1998.
- KALKO, E. K. V.; HANDLEY JR., C. O.; HANDLEY, D. Organization e diversity long term for Neotropical bat community. In: CODY, M. L.; SMALLWOOD, J. A. (Eds.). **Long-Term Studies of Vertebrate Communities**. San Diego: Academic press, 1996. p. 503–553.
- LIM, B. K.; ENGSTROM, M. D. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in Iwokrama Forest, Guyana, and the Guianan subregion: Implications for conservation. **Biodiversity and Conservation**, [s. l.], v. 10, n. 4, p. 613–657, 2001.
- LUCK, G. W.; LAVOREL, S.; MCINTYRE, S.; LUMB, K. Improving the application of vertebrate trait-based frameworks to the study of ecosystem services. **Journal of Animal Ecology**, [s. l.], v. 81, n. 5, p. 1065–1076, 2012.
- MARTINI, A. M. Z.; FIASCHI, P.; AMORIM, A. M.; PAIXÃO, J. L. Da. A hot-point within a hot-spot: A high diversity site in Brazil's Atlantic Forest. **Biodiversity and Conservation**, [s. l.], v. 16, n. 11, p. 3111–3128, 2007.
- MATUOKA, M. A.; BENCHIMOL, M.; MORANTE-FILHO, J. C. Tropical forest loss drives divergent patterns in functional diversity of forest and non-forest birds. **Biotropica**, [s. l.], v. 52, n. 4, p. 738–748, 2020.
- MEYER, C. F. J.; KALKO, E. K. V. Assemblage-level responses of phyllostomid bats to

- tropical forest fragmentation: Land-bridge islands as a model system. **Journal of Biogeography**, [s. l.], v. 35, n. 9, p. 1711–1726, 2008.
- MLAMBO, M. C. Not all traits are “functional”: Insights from taxonomy and biodiversity-ecosystem functioning research. **Biodiversity and Conservation**, [s. l.], v. 23, n. 3, p. 781–790, 2014.
- MOIR, M.; RICHARDS, L. R.; RAMBAU, R. V.; CHERRY, M. I. moir_et_al_2020 (1).pdf. **Journal of Biogeography**, [s. l.], 2021.
- MORI, S. A.; BOOM, B. M.; DE CARVALHO, A. M.; DOS SANTOS, T. S. Southern Bahian moist forests. **The Botanical Review**, [s. l.], v. 49, n. 2, p. 155–232, 1983.
- NEWBOLD, T.; HUDSON, L. N.; HILL, S. L. L.; CONTU, S.; LYSENKO, I.; SENIOR, R. A.; BÖRGER, L.; BENNETT, D. J.; CHOIMES, A.; COLLEN, B.; DAY, J.; DE PALMA, A.; DÍAZ, S.; ECHEVERRIA-LONDOÑO, S.; EDGAR, M. J.; FELDMAN, A.; GARON, M.; HARRISON, M. L. K.; ALHUSSEINI, T.; INGRAM, D. J.; ITESCU, Y.; KATTGE, J.; KEMP, V.; KIRKPATRICK, L.; KLEYER, M.; CORREIA, D. L. P.; MARTIN, C. D.; MEIRI, S.; NOVOSOLOV, M.; PAN, Y.; PHILLIPS, H. R. P.; PURVES, D. W.; ROBINSON, A.; SIMPSON, J.; TUCK, S. L.; WEIHER, E.; WHITE, H. J.; EWERS, R. M.; MACE, G. M.; SCHARLEMANN, J. P. W.; PURVIS, A. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. **Nature**, [s. l.], v. 520, n. 7545, p. 45–50, 2015.
- OLAYA-RODRÍGUES, M. H.; PEREZ-TORRES, J.; LONDOÑO-MURCIA, M. C. Use of forest strata by bats according to wing morphology and habitat complexity in a fragment of tropical dry forest (Colombia). **Barbastella**, [s. l.], v. 12, n. 1, 2019.
- PERFECTO, I.; VANDERMEER, J. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: A new conservation paradigm. **Annals of the New York Academy of Sciences**, [s. l.], v. 1134, p. 173–200, 2008.
- PIASENTIN, F. B.; SAITO, C. H. Os diferentes métodos de cultivo de cacau no sudeste da Bahia, Brasil: Aspectos históricos e percepções. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi: Ciências Humanas**, [s. l.], v. 9, n. 1, p. 61–78, 2014.
- RAO, R. Diversity and Dissimilarity. **Theoretical population biology**, [s. l.], v. 21, n. 1, p. 24–43, 1982. Disponível em: <https://ac.els-cdn.com/0040580982900041/1-s2.0-0040580982900041-main.pdf?_tid=f24f6d3a-94c8-4de7-b11e-

b2c826a3e726&acdnat=1542633469_d6b4b2341bd4b5b7747b44028003340d>

- REIS, N.R.; PERACCHI, A.L.; BATISTA, C.B.; LIMA, I.P. ; PEREIRA, A.D. História Natural dos Morcegos Brasileiros Chave de Identificação de Espécies. 1. ed. Rio de Janeiro: Technical Books Editora Ltda, 2017. v. 1. 416p
- RICOTTA, C.; DE BELLO, F.; MORETTI, M.; CACCIANIGA, M.; CERABOLINI, B. E. L.; PAVOINE, S. Measuring the functional redundancy of biological communities: a quantitative guide. **Methods in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 7, n. 11, p. 1386–1395, 2016.
- SCHEINER, S. M.; KOSMAN, E.; PRESLEY, S. J.; WILLIG, M. R. Decomposing functional diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, [s. l.], v. 8, n. 7, p. 809–820, 2017.
- SCHROTH, G.; HARVEY, C. A. Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: An overview. **Biodiversity and Conservation**, [s. l.], v. 16, n. 8, p. 2237–2244, 2007.
- SILVA, I.; ROCHA, R.; LÓPEZ-BAUCCELLS, A.; FARNEDA, F. Z.; MEYER, C. F. J. Effects of forest fragmentation on the vertical stratification of neotropical bats. **Diversity**, [s. l.], v. 12, n. 2, 2020.
- STRAUBE, F.; BIANCONI, G. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. **Chiroptera Neotropical**, [s. l.], v. 8, n. 1/2, p. 150–152, 2002.
- TSCHARNTKE, T.; CLOUGH, Y.; BHAGWAT, S. A.; BUCHORI, D.; FAUST, H.; HERTEL, D.; HÖLSCHER, D.; JUHRBANDT, J.; KESSLER, M.; PERFECTO, I.; SCHERBER, C.; SCHROTH, G.; VELDKAMP, E.; WANGER, T. C. Multifunctional shade-tree management in tropical agroforestry landscapes - A review. **Journal of Applied Ecology**, [s. l.], v. 48, n. 3, p. 619–629, 2011.
- ZUUR, A. F.; IENO, E. N.; WALKER, N. J.; SAVELIEV, A. A.; SMITH, G. M. Reviewer: Aaron Christ Alaska Department of Fish and Game Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. **JSS Journal of Statistical Software**, [s. l.], v. 32, n. November, p. 2–4, 2009.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1. Traços funcionais das espécies de morcegos filostomídeos capturados nos 20 sítios de agrofloresta de cacau em três regiões no sul da Bahia, Brasil. Utilizada para cálculo das métricas de diversidade funcional (FDQ e qDTM) e também para análise RLQ (Tabela Q). Dados extraídos de Farneda et al, 2018. Consultar para maiores detalhes.

Espécies	Nível trófico	Massa corporal (log)	Especialização dieta	Estratificação vertical	Razão aspecto da asa	Carga alar
<i>Anoura caudifer</i>	Fitófago	2.208	Intermediária	Oportunista	6.6	46.98
<i>Artibeus lituratus</i>	Fitófago	4.212	Intermediária	Dossel	6.25	38.8
<i>Artibeus obscurus</i>	Fitófago	3.694	Alta	Oportunista	6.59	35.76
<i>Artibeus planirostris</i>	Fitófago	3.932	Alta	Oportunista	6.33	41.18
<i>Carollia perspicillata</i>	Fitófago	2.779	Intermediária	Sub-bosque	5.86	38.81
<i>Chrotopterus auritus</i>	Animalívoro	4.32	Baixa	Sub-bosque	4.67	26.64
<i>Dermanura cinerea</i>	Fitófago	2.351	Alta	Dossel	6.19	39.04
<i>Desmodus rotundus</i>	Animalívoro	3.35	Alta	Sub-bosque	7.28	39.84
<i>Glossophaga soricina</i>	Fitófago	1.974	Baixa	Dossel	6.65	38.61
<i>Lophostoma brasiliense</i>	Animalívoro	2.468	Intermediária	Sub-bosque	5.24	33.65
<i>Lophostoma silviculum</i>	Animalívoro	3.603	Intermediária	Sub-bosque	5.46	33.54
<i>Mesophylla macconnelli</i>	Fitófago	2.015	Intermediária	Dossel	6.05	41.67
<i>Micronycteris microtis</i>	Animalívoro	1.775	Intermediária	Sub-bosque	5.97	31.43
<i>Mimon crenulatum</i>	Animalívoro	2.534	Intermediária	Sub-bosque	6.18	27.59
<i>Phylloderma stenops</i>	Fitófago	3.85	Baixa	Sub-bosque	6.44	32.54
<i>Phyllostomus discolor</i>	Animalívoro	3.572	Baixa	Dossel	7.06	40.4
<i>Phyllostomus elongatus</i>	Animalívoro	3.622	Baixa	Sub-bosque	6.41	33.63
<i>Phyllostomus hastatus</i>	Animalívoro	4.543	Baixa	Dossel	7.43	39.89
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Fitófago	2.262	Intermediária	Oportunista	6.25	40.54
<i>Sturnira lilium</i>	Fitófago	3.035	Intermediária	Oportunista	6.47	39.43
<i>Sturnira tildae</i>	Fitófago	3.186	Intermediária	Oportunista	6.05	41.88
<i>Trachops cirrhosus</i>	Animalívoro	3.653	Baixa	Sub-bosque	6.07	31.55
<i>Uroderma bilobatum</i>	Fitófago	2.95	Baixa	Dossel	6.32	41.2

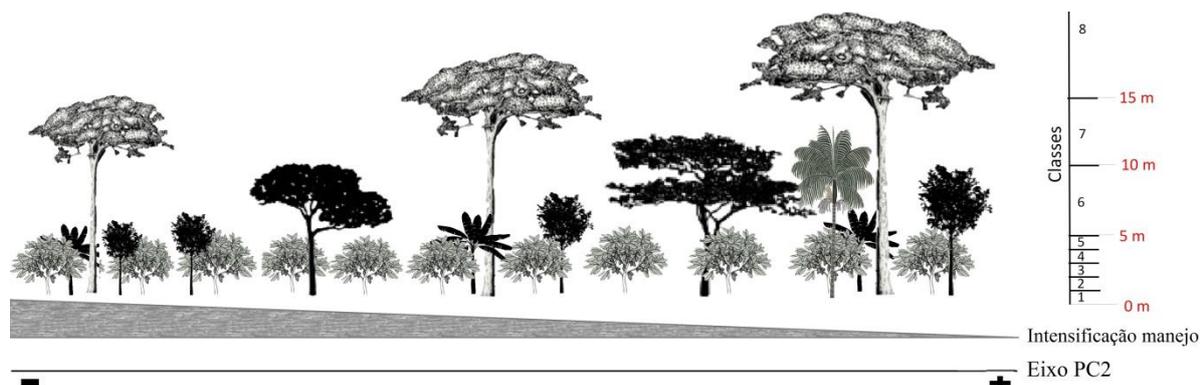


Figura S1. Esquema que representa a intensificação do manejo (mais intensificado à esquerda e menos intensificado à direita), as classes de estrato da vegetação (escala à direita) utilizadas para cálculo da estratificação vertical (eixo PC2) positivamente associado ao aumento da folhagem nos estratos superiores e negativamente associado ao aumento da folhagem nos estratos inferiores da vegetação.

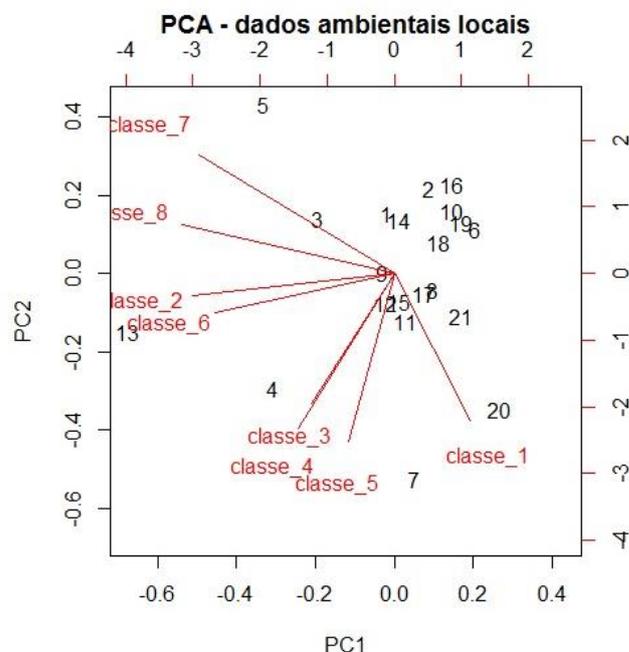


Figura S2. Análise de Componentes Principais realizada com média do comprimento ocupado pela folhagem ao longo de uma linha vertical imaginária em oito classes de altura (classe 1: 0-1m; classe 2: 1,1-2m; classe 3: 2,1-3m; classe 4: 3,1-4m, classe 5: 4,1-5m; classe 6: 5,1-10m; classe 7: 10,1-15m, classe 8: >15,1m). Ver texto “Estrutura local da vegetação” no documento principal para mais detalhes da análise.

Tabela S2. Desvio padrão e porcentagem de explicação dos oito eixos encontrados para PCA da estratificação vertical nos sítios de agroflorestas de cacau no sul da Bahia.

PCA – Estratificação vertical	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
Desvio padrão	1.728	1.352	1.114	0.999	0.618	0.528	0.433	0.302
Porporção da variância	0.373	0.228	0.155	0.124	0.047	0.034	0.023	0.011
Proporção acumulada	0.373	0.602	0.757	0.882	0.930	0.965	0.988	1

Tabela S3. Análise multi-escala para as variáveis riqueza (S), diversidade de Simpson (D), diversidade quadrática de Rao Q (FDQ) e dispersão de trações funcionais em função da cobertura florestal, medida em seis paisagens circulares com raios variando de 500 a 2000 m. Esta análise segue método proposto por Huais (2018) no qual as relações são testadas por regressões lineares: $\ln(x \sim \text{cobertura florestal})$.

Escala da paisagem (m)	R2	Estimates	p-values
Riqueza (S)			
500	0.00021	-0.00155	0.951669
800	0.013503	-0.01233	0.625637
1100	0.055188	-0.02554	0.318767
1400	0.050835	-0.02567	0.339186
1700	0.049107	-0.02626	0.347751
2000	0.037584	-0.02397	0.412795
Diversidade Simpson (D)			
500	0.0004	-0.00012	0.933316
800	0.001409	-0.00022	0.875148
1100	0.014979	-0.00072	0.607229
1400	0.010466	-0.00063	0.667786
1700	0.010388	-0.00065	0.668959
2000	0.013041	-0.00077	0.631664
Div. Funcional (FDQ)			
500	0.00002	-0.00001	0.983599
800	0.00195	-0.00010	0.853341
1100	0.02156	-0.00032	0.536705
1400	0.01931	-0.00032	0.559016
1700	0.02191	-0.00036	0.533442
2000	0.02950	-0.00043	0.469015
Dispersão traços funcionais (qDTM)			
500	0.09297	-0.00457	0.19116
800	0.08149	-0.00425	0.222463
1100	0.13075	-0.00551	0.117228
1400	0.10034	-0.00506	0.173589
1700	0.09495	-0.00512	0.186241
2000	0.09720	-0.00541	0.180861

Valores em negrito representam o maior valor de R2

Tabela S4. Tabela contendo as coordenadas e região dos 20 sítios de agroflorestas de cacau no sul da Bahia e os respectivos valores das variáveis preditoras e respostas utilizadas na seleção de modelos: Abundância, riqueza (S), diversidade de Simpson (D), Diversidade Funcional (Q), dispersão de traços funcionais (qDTM) de morcegos filostomídeos. Variáveis em negrito foram utilizadas para análise RLQ (Tabela R).

Sítios	Região	X	Y	Abundância morcegos	S	D	Q	qDTM	Dens. borda	Cob. florestal %	Het. Paisagem	Estratificação	Abund. árvores	Classe dominante
B1	B	465176	8253694	116	15	0.745	0.252	2.076	15.486	6.376	1.069	0.944	57	Pasto
B10	B	471297	8254136	44	10	0.831	0.242	2.549	14.846	12.604	1.201	1.343	14	Pasto
B2	B	462388	8259441	85	12	0.409	0.127	1.642	12.480	12.796	1.783	0.862	68	Pasto
B5	B	458553	8248148	70	9	0.633	0.229	1.947	4.811	4.236	1.523	-1.809	18	Pasto
B7	B	455235	8246896	61	10	0.831	0.271	2.643	5.529	4.526	1.267	2.673	28	Pasto
B8	B	460146	8246066	101	14	0.599	0.215	1.986	10.249	10.052	1.080	0.705	22	Pasto
B9	B	444078	8246532	87	6	0.398	0.101	1.317	19.097	44.318	1.401	-3.242	26	Pasto
I1	I	476707	8376735	97	10	0.821	0.287	2.509	62.451	17.314	0.816	-0.259	13	Agrofloresta
I10	I	489582	8383516	171	14	0.691	0.250	1.986	70.446	75.972	1.012	0.013	18	Floresta
I3	I	478136	8381338	33	8	0.687	0.241	2.125	75.241	37.044	1.543	0.983	4	Agrofloresta
I4	I	475836	8379499	180	11	0.756	0.292	2.239	52.241	13.707	0.955	-0.758	28	Agrofloresta
I8	I	485122	8371030	118	10	0.676	0.244	1.782	93.280	66.698	1.435	-0.473	24	Floresta
I9	I	486477	8384224	139	11	0.753	0.240	1.938	57.899	65.379	1.297	-0.929	19	Floresta
IA	I	479250	8379129	223	13	0.419	0.152	1.548	71.152	23.928	1.672	0.839	18	Agrofloresta
U1	U	494113	8304169	116	8	0.677	0.221	1.976	34.535	29.896	1.785	-0.446	21	Agrofloresta
U11	U	472855	8319751	67	10	0.700	0.227	2.124	52.898	47.655	1.430	1.415	24	Floresta
U3	U	471044	8320705	69	8	0.689	0.207	2.030	33.688	49.799	1.319	0.499	17	Floresta
U4	U	480820	8316261	115	11	0.650	0.200	2.035	68.955	48.710	1.816	0.800	9	Floresta
U7	U	478133	8321326	39	6	0.489	0.165	1.560	44.487	64.363	1.541	-2.156	33	Floresta
U8	U	491744	8307281	215	13	0.814	0.279	2.562	29.186	56.246	1.676	-0.677	19	Floresta

Tabela S5. Abundância das espécies de morcegos filostomídeos registradas nos 20 sítios de agroflorestas de cacau no sul da Bahia. (Tabela L – análise RLQ).

	<i>Anoura caudifer</i>	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Artibeus obscurus</i>	<i>Artibeus planirostris</i>	<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Chrotopterus auritus</i>	<i>Dermanura cinerea</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Glossophaga soricina</i>	<i>Lophostoma brasiliense</i>	<i>Lophostoma silviculum</i>	<i>Mesophylla macconnelli</i>	<i>Micronycteris microtis</i>	<i>Mimon crenulatum</i>	<i>Phylloderma stenops</i>	<i>Phyllostomus discolor</i>	<i>Phyllostomus elongatus</i>	<i>Phyllostomus hastatus</i>	<i>Rhinophylla pumilio</i>	<i>Sturnira lilium</i>	<i>Sturnira tildae</i>	<i>Trachops cirrhosus</i>	<i>Uroderma bilobatum</i>
B1	0	17	2	47	29	1	1	1	1	2	0	0	0	1	0	0	0	1	2	8	1	0	2
B10	0	5	1	5	14	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	3	2	0	7
B2	0	4	2	3	65	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	2	1	2	0	2
B5	0	3	2	11	40	0	1	5	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
B7	0	2	4	16	13	1	9	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	8
B8	1	1	3	13	62	1	3	4	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	4	0	0	5
B9	1	0	0	0	66	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	13	0	0	0	1
I1	0	0	9	22	22	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	19	0	0	0	16	2	0	3
I10	0	1	8	84	41	0	7	0	5	0	3	0	0	1	1	7	0	1	9	2	0	0	1
I3	0	0	1	2	17	0	4	0	5	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0
I4	1	8	3	61	57	0	1	0	24	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	1	0	1	8
I8	0	2	5	40	53	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	5	0	0	3	4	0	0	4
I9	0	6	17	48	45	0	5	1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7	5	0	0	2
IA	2	3	6	23	168	0	6	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	1	0	6	3
U1	0	12	4	15	61	0	14	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	6
U11	0	1	0	2	34	0	6	0	9	0	0	0	0	0	0	0	2	1	5	1	0	0	6
U3	0	0	4	3	35	0	5	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13	0	1	0	3
U4	0	2	2	10	65	0	5	0	3	0	0	0	0	0	1	2	0	0	14	4	0	0	7
U7	0	0	1	1	27	0	6	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
U8	0	6	5	67	48	0	10	0	19	1	0	0	0	0	1	2	0	5	28	2	0	0	21

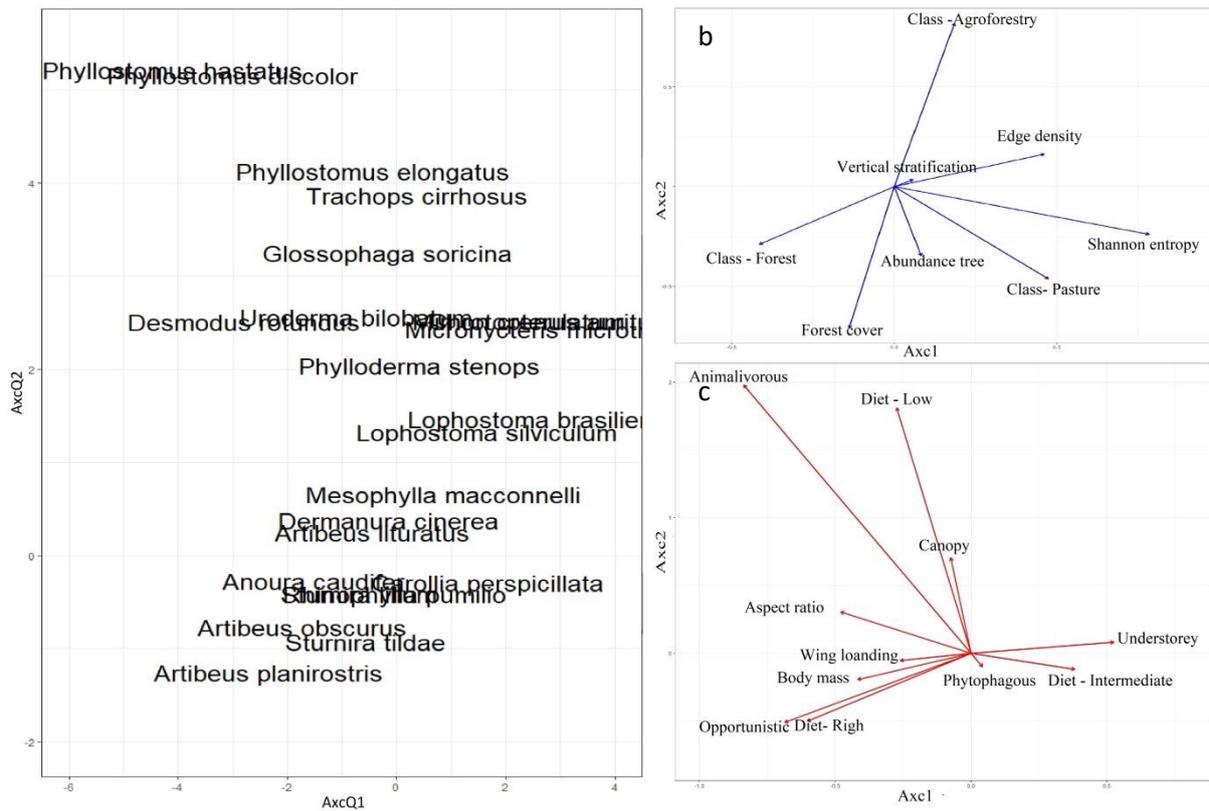


Figura S3. Resultados dos dois primeiros eixos da análise RLQ: a. Análise de correspondência das espécies; b. Análise de Componentes Principais (PCA Hill-Smith) para variáveis ambientais; c. Análise de Componentes Principais (PCA Hill-Smith) para traços funcionais.

Tabela S6. Resultados dos modelos 2, 4 e 6 para o teste de significância RLQ.

Test	Obs	Std.Obs	Alter	P value
Model 2	0.427015	0.574485	Greater	0.26
Model 4	0.427015	1.025317	Greater	0.15
Model 6	0.427015	0.589275	Greater	0.25

CAPÍTULO III

A influência de morcegos e características locais e da paisagem sobre artrópodes em agroflorestas de cacau no sul da Bahia

Sergio Lopes de Oliveira, Deborah Faria, Camila Righetto Cassano

1. Introdução

Frente ao avanço da substituição de habitats nativos por diferentes usos da terra, sistemas agroflorestais tradicionalmente implementados para plantio de cacau e café são apontados como agroecossistemas promissores para conciliar produção agrícola e conservação de diversidade biológica (SCHROTH et al., 2004). Ao abrigar espécies ou grupos de espécies chave, estas agroflorestas auxiliam na manutenção de processos ecológicos tais como chuva de sementes de árvores nativas intermediada por aves (ARAÚJO-SANTOS et al., 2021), controle de artrópodes efetuado por aves, formigas e morcegos (CASSANO et al., 2016b; GRAS et al., 2016; MAAS et al., 2016), e também na. Entretanto, a intensificação do manejo das agroflorestas com sombreamento diversificado implica muitas vezes no raleamento das árvores nativas que sombreiam os cacauzeiros ou substituição de espécies nativas por exóticas, o que pode reduzir seu valor como habitat para muitas espécies e, conseqüentemente, limitar os processos ecológicos existentes no sistema (CASSANO et al., 2009; FERREIRA et al., 2018; SCHROTH et al., 2011; SCHROTH; HARVEY, 2007). Muitos desses processos ecológicos resultam em serviços ecossistêmicos, que são definidos como benefícios diretos e indiretos à população humana (RUPPERT; DUNCAN, 2017a), como o controle de pragas agrícolas e a estocagem de carbono (DENMEAD et al., 2017; MAAS et al., 2016b; SCHROTH et al., 2015).

Apesar das agroflorestas de cacau abrigarem uma alta diversidade biológica para muitos grupos, como os morcegos (FARIA et al., 2007; FARIA; BAUMGARTEN, 2007), os processos ecológicos desempenhados pelas espécies nativas ainda são pouco estudados. Morcegos são conhecidos por realizar processos de polinização, dispersão de sementes e redução de população de insetos em sistemas naturais (HUMPHREY; BONACCORSO; ZINN, 1983). Estudos indicam o potencial dos morcegos no controle de artrópodes em sistemas agrícolas e agroflorestais, incluindo o controle de espécies consideradas praga, podendo ter resultados na produtividade desses sistemas (DENMEAD et al., 2017; GRAS et al., 2016; KIMBERLY WILLIAMS-GUILLÉN; ELISSA OLIMPI, BEA MASS, 2015). Esse controle de artrópodes promovido por morcegos ou outros predadores, conhecido como controle top-down, tem sido configurado como um serviço ecossistêmico relevante para a produção de alimentos e melhoria das condições ambientais (RUPPERT; DUNCAN, 2017b).

Um exemplo do valor do serviço de predação de insetos foi apontado por um estudo na Tailândia, onde uma única espécie de morcego evita perda na produção de arroz controlando sua principal praga, resultando em uma economia anual de 1,2 milhão de dólares (WANGER et al., 2014). Já em uma agrofloresta de cacau na Indonésia o serviço ecossistêmico de predação de artrópodes foi estimado para aves e morcegos em conjunto, estimando uma economia de 730 dólares por hectare/ano (MAAS; CLOUGH; TSCHARNTKE, 2013).

Apesar do potencial controle de artrópodes desempenhado por morcegos em geral, pouco se sabe sobre o controle exercido por morcegos filostomídeos (HUMPHREY; BONACCORSO; ZINN, 1983; KALKA; KALKO, 2006), um grupo (família Phyllostomidae) restrito à região Neotropical. Os morcegos filostomídeos apresentam a maior diversificação alimentar entre todas as famílias de morcegos do mundo, com espécies especializadas em consumo de recursos vegetais como néctar e frutos, e recursos animais, como sangue, artrópodes e até pequenos vertebrados (KALKO; HANDLEY JR.; HANDLEY, 1996; KALKO, 1997). Os filostomídeos insetívoros (subfamília Phyllostominae) apresentam uma vasta dieta alimentar, tendo espécies exclusivamente insetívoras, como *Miconictoris* spp., até espécies que são tidas como onívoras, como *Phyllostomus hastatus*, que se alimenta de insetos e parte de flores ou frutos, variando o recurso a depender da disponibilidade sazonal (CARVALHO, 1961). Espécies dessa subfamília tem a capacidade de capturar presas no sub-bosque de florestas, pousadas no chão ou em galhos de árvores (hábito de forrageio denominado catador), e podem se alimentar de minúsculos insetos ou até mesmo de grandes invertebrados, visto a amplitude de formas e tamanhos das espécies (DENZINGER; SCHNITZLER, 2013; KALKO, 1998).

Um número crescente de trabalhos tem avaliado o efeito do controle top-down desempenhado por morcegos em sistemas agrícolas por meio de experimentos de exclusão de predadores (MAAS et al., 2019). No entanto, a maior parte desses estudos contabiliza o efeito dos morcegos em geral por meio da comparação dos artrópodes presentes em árvores com exclusão de predadores contra árvores controle, sem conhecer a diversidade ou abundância dos morcegos, sobretudo dos insetívoros catadores que podem ter papel relevante dentro de sistemas agroflorestais (MAAS et al., 2015). Além disso, o controle top-down geralmente é calculado sobre grandes grupos taxonômicos, o que dificulta avaliar com precisão o papel dos morcegos sobre o controle biológico de insetos de interesse econômico ou sobre a produtividade do cultivo agrícola (CASSANO et al., 2016a; DENMEAD et al., 2017; MAAS et al., 2015).

Agroflorestas se diferenciam pela forma e intensidade de manejo, como o sombreamento local proporcionado por árvores nativas e exóticas, e também pelo contexto da paisagem em que estão inseridas (CASSANO et al., 2009; PERFECTO; VANDERMEER, 2008; PIASENTIN; SAITO, 2014). Esses fatores locais e da paisagem influenciam diretamente a fauna de artrópodes e conseqüentemente a pressão predatória sobre os diferentes grupos de artrópodes (BIANCHI; BOOIJ; TSCHARNTKE, 2006; GRAS et al., 2016). O sombreamento é apontado por alguns estudos como fator local que influencia a taxa de predação de artrópodes em agrossistemas de cacau e café (JOHNSON; KELLERMANN; STERCHO, 2010; MAAS; CLOUGH; TSCHARNTKE, 2013). No contexto de paisagem, a presença de habitat nativo e a diversidade de habitats disponíveis podem afetar o controle top-down ao influenciar os predadores e/ou presas presentes nos sistemas. Fragmentos florestais foram considerados importantes na taxa de predação de artrópodes, mas os efeitos sobre os artrópodes presentes localmente se diferenciam quando os predadores (aves e morcegos) são avaliados separadamente (JOHNSON et al., 2009; MAAS; CLOUGH; TSCHARNTKE, 2013). A heterogeneidade da paisagem reflete os distintos tipos de habitats existentes na paisagem que podem influenciar os diferentes grupos de artrópodes (SCHMIDT et al., 2008; SMITH; SCHMITZ, 2016). Paisagens mais complexas e com maior percentual de habitats nativos são apontadas como um fator relevante na taxa supressão de pragas por aumentar a abundância de predadores naturais (BIANCHI; BOOIJ; TSCHARNTKE, 2006).

Neste estudo, avaliamos o potencial controle de artrópodes por morcegos por meio de um experimento de exclusão realizado em agroflorestas de cacau com diferentes intensidades de sombreamento e localizadas em contextos de paisagem distintos. Testamos o efeito da exclusão dos morcegos sobre as ordens de artrópodes mais comuns, sobre fitófagos das ordens Hemiptera e Coleoptera e sobre uma espécie considerada praga ao cacau (*Percolaspis ornata*), considerando o efeito aditivo de variáveis locais (sombreamento e abundância de morcegos insetívoros catadores) e da paisagem (cobertura florestal e heterogeneidade). Com base na literatura científica, esperamos que: 1. O aumento da cobertura florestal e da heterogeneidade da paisagem afetem positivamente a abundância dos artrópodes por oferecerem maior quantidade de habitats e recursos aos diferentes grupos no entorno dos sítios amostrais; 2. O maior sombreamento local nas agroflorestas de cacau, resultante de uma maior densidade ou maior tamanho das árvores que sombreiam a plantação, afete positivamente a abundância dos artrópodes sobre os cacauzeiros por promover maior quantidade de micro-habitats e maior oferta de recursos. 3. O incremento de morcegos

insetívoros catadores tenha influência negativa sobre grupos de artrópodes, sobretudo aqueles compostos por organismos de maior porte. Esse último efeito é esperado pela seleção de presas por morcegos que conseguem detectar melhor presas maiores que estão em repouso pela vibração emitida por elas (DENZINGER; SCHNITZLER, 2013).

2. Material e Métodos

2.1. Área de estudo

Executamos este trabalho em fazendas de produção de cacau cultivado em sistema agroflorestal no sul da Bahia. O clima da região é quente e úmido, apresenta temperatura média e precipitação pluvial anuais de 25°C e 1200-1800 mm, respectivamente, e se caracteriza como tipo Af, segundo a classificação de Köppen (MORI et al., 1983).

Partimos de um conjunto de 21 sítios amostrais em cabruças previamente selecionados para o desenvolvimento de inventário de morcegos (ver capítulo 2) em três regiões: 1. Região dominada por sistemas agroflorestais de cacau - I (Município de Uruçuca - 14 ° 35 ' 35"S e 39 ° 17'04"W); 2. Região dominada por fragmentos florestais – U (Município de Una - 15 ° 17'36 " S e 39 ° 04'31"W); e 3. Região dominada por pastagem - B (Município de Belmonte - 15 ° 51'47 " S e 38 ° 52'58"W). Diferenciamos os tipos de uso da terra em floresta nativa, agrofloresta de cacau, pastagens e agricultura, partindo de um mapeamento digital feito com imagens de satélite de alta resolução (Landsat de 2011, QuickBird [J1] e WorldView, de 2011; RapidEye, de 2009-2010) na escala 1:10.000, cobrindo uma área total de 4.548 km² na região cacauzeira do sul da Bahia. Em seguida, calculamos a porcentagem da cobertura florestal em um raio de 500 m no entorno de cada sítio amostral, utilizando o software livre QGIS (QGIS Development Team, versão 3.18.3). Por fim, selecionamos nove entre os 21 sítios iniciais, com pelo menos 2 km de distância entre si, contemplando as três regiões do estudo a fim de manter um gradiente de cobertura florestal na paisagem (Figura 1).

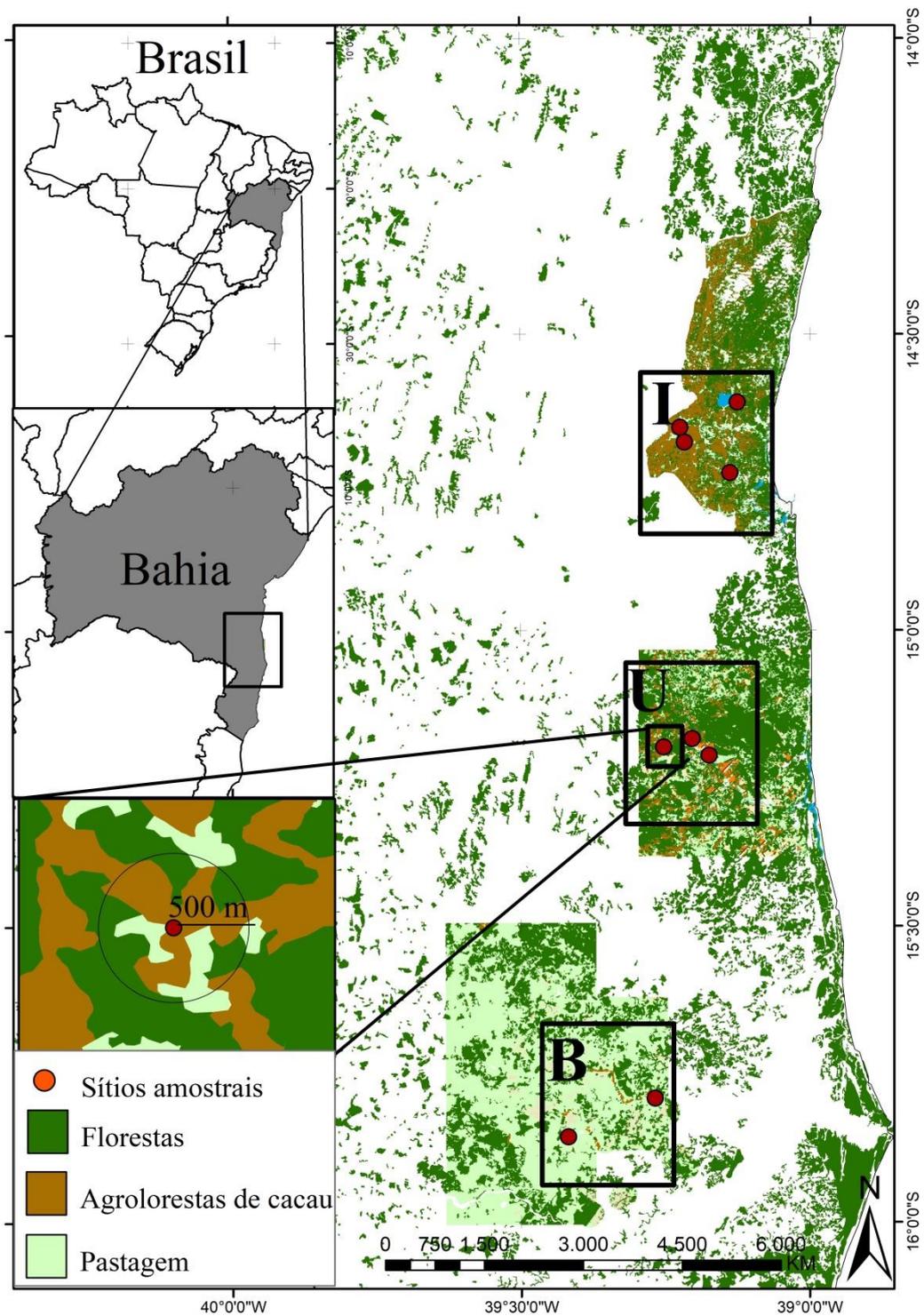


Figura 1. Localização dos sítios amostrais em agrofloresta de cacau, distribuídos em três regiões com distintos contextos de uso da terra no sul da Bahia, Brasil. Ao norte (I) predominam sistemas agroflorestais de cacau e pequenos fragmentos florestais, na região mais abaixo (U) os sítios encontram-se inseridos em paisagens com grande fragmentos florestais e ao sul (B) há o domínio de pastagem com poucos sistemas agroflorestais de cacau e fragmentos florestais.

2.2. Amostragem de morcegos

Para estimar a abundância de morcegos insetívoros catadores (subfamília Phyllostominae), realizamos capturas de morcegos entre os meses de setembro de 2018 e agosto de 2020, utilizando dez redes de neblina (12 m de comprimento, 2,5 m de altura, malha 31 mm) em cada agrofloresta de cacau. As redes foram abertas no crepúsculo e permaneceram abertas por 4 horas durante dois dias consecutivos. As capturas foram repetidas em cada sítio amostral, com mesmo esforço de redes e horas, com intervalo mínimo de 30 dias, totalizando quatro noites por sítio, 36 noites no estudo. O esforço amostral do estudo foi de 43.200 m²*h, sendo 4.800 m²*h em cada sítio (ver STRAUBE; BIANCONI, 2002). Os morcegos capturados foram identificados em campo seguindo Reis et al., 2017 e Lim & Engstrom, 2001, e soltos ao final de cada noite. Para permitir a identificação de recapturas em uma mesma campanha, os animais foram marcados com caneta de tinta temporária no plagiopatágio direito antes da soltura. As licenças para captura dos morcegos e artrópodes foi devidamente obtida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio – Sisbio 63117-1) e pelo Comitê de Ética no Uso dos Animais da Universidade Estadual de Santa Cruz, CEUA/UESC (026/17).

2.3. Experimento de exclusão de morcegos, amostragem e identificação de artrópodes

Para o experimento de exclusão de morcegos, estabelecemos uma parcela de 100 x 25 m em cada sítio amostral e, a partir do centro de cada parcela, estabelecemos três blocos amostrais circulares de 10 m de raio, com distância mínima de 30 m entre si. Em cada bloco, selecionamos aleatoriamente dois indivíduos de *Theobroma cacao* para o experimento, sendo um utilizado como controle e outro para aplicação do tratamento de exclusão de morcegos. No total, 54 cacauzeiros foram utilizados no experimento, sendo 27 no grupo tratamento de exclusão de morcegos, e 27 no tratamento controle.

Os cacauzeiros selecionados para receber o tratamento de exclusão foram isolados, na base do caule, com uma faixa de tecido lambuzada com graxa, a fim de impedir a presença de formigas predadoras de artrópodes. Posteriormente as árvores foram cobertas com uma rede de pesca feita de nylon com malha 4 x 4 cm (Figura 2a). O tamanho da malha impediu o acesso dos morcegos a todas as partes da planta, mas permitiu a entrada dos artrópodes. As redes de isolamento foram colocadas diariamente ao pôr-do-sol e retiradas na manhã seguinte, permitindo acesso de outros predadores de hábito diurno, inclusive aves, durante seis semanas consecutivas.

Para a coleta dos artrópodes, foram estendidos quatro lençóis brancos de 1 x 1 m cada, embaixo de cada cacauieiro utilizado no experimento (Figura 2b). Em seguida, foi pulverizado Deltametrina (2,5%) em toda a extensão do cacauieiro com a utilização de um pulverizador costal. Após 15 minutos, os galhos do cacauieiro foram chacoalhados a fim de maximizar a coleta (adaptado de Denmead *et al.*, 2016) e em seguida, todos os artrópodes caídos sobre os lençóis foram coletados e acondicionados em potes contendo álcool 70% para posterior identificação. Todos os artrópodes foram identificados até o nível de ordem no laboratório de Zoologia de Invertebrados da Universidade estadual de Santa Cruz (UESC). Para as ordens Hemiptera e Coleoptera a identificação foi posteriormente refinada ao nível de família (nível taxonômico que permite inferência do hábito alimentar), e os organismos destas ordens considerados praga do cacauieiro foram identificados ao nível de espécie. Estas últimas identificações foram realizadas no Laboratório de Taxonomia de Insetos da Universidade de São Paulo (USP), na Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” (ESALQ).

Medidas de altura e diâmetro a 30 cm do solo foram extraídas de todas as árvores utilizadas no experimento a fim de contabilizar o volume da árvore que foi usado para cálculo da abundância relativa dos artrópodes coletados. O volume do cacauieiro foi calculado pela fórmula:

$$V = \left(\frac{\pi * D^2}{4}\right) \div H$$

onde D e H são diâmetro e altura do cacauieiro, respectivamente. Embora seja uma medida de volume do tronco, esta estimativa é considerada proporcional ao volume da árvore como um todo (Campos e Leite, 2017). A abundância relativa dos artrópodes foi calculada pela fórmula:

$$Ab_{rel} = \frac{Ab_{obs}}{V}$$

onde Ab_{obs} é a abundância observada para cada ordem e V é o volume do cacauieiro.

2.4. Descritores locais e da paisagem

Definimos um buffer de 500 m de raio a partir do ponto amostral em cada agroflorestal para caracterizar a paisagem. Este tamanho de raio foi escolhido por ser uma escala comumente utilizada em estudos com objetivo de analisar o efeito da paisagem sobre artrópodes (*e.g.* (PREVIATI; ANNA FANO; LEIS, 2007; SCHMIDT *et al.*, 2008; SCHMIDT; TSCHARNTKE, 2005; SMITH; SCHMITZ, 2016). Dentro desta área definida,

calculamos a cobertura florestal e a heterogeneidade da paisagem, definida pela entropia de Shannon que assume que paisagens mais heterogêneas (*i.e.* maior diversidade de classes considerando a extensão total de cada classe na paisagem) terão maior valor de entropia.

Medimos o sombreamento do sistema agroflorestal de cacau dentro de cada uma das parcelas estabelecidas nos sítios amostrais. Fotografamos o dossel das árvores acima dos cacauzeiros em cinco pontos ao longo do eixo central desta parcela, distanciados a 20 m entre si, a 1,30 m do solo. Sempre que necessário, folhagens de cacauzeiros foram afastadas para realização das fotos do dossel. As fotografias foram realizadas com celular e analisadas quanto ao percentual de sombreamento através do aplicativo Gap Light Analysis Mobile App (GLAMA para Android). O aplicativo permite utilizar fotografias sem a necessidade de uma lente “olho-de-peixe” e calcula o percentual de pixels ocupados/livres dentro de uma esfera pré-determinada e padronizada para todas as fotos a serem analisadas. Uma média simples das cinco fotografias foi utilizada como percentual de sombreamento de cada sítio.



Figura 2. Fotos do experimento de exclusão de morcegos mostrando (a) a rede de exclusão sobre um cacauzeiro e (b) lençóis estendidos abaixo de um cacauzeiro para coleta de artrópodes.

2.5. Análise de dados

Construímos modelos lineares generalizados mistos (GLMM) para relacionar as variáveis preditoras com a variação da abundância dos artrópodes nos cacauzeiros. Usamos as variáveis preditoras: tratamento (controle e exclusão de morcegos), abundância de morcegos insetívoros catadores (subfamília Phyllostominae), sombreamento local, porcentagem cobertura florestal na paisagem e heterogeneidade da paisagem (entropia de Shannon). Como variável resposta, usamos o logaritmo da abundância relativa de: artrópodes total, nove ordens de artrópodes (ordens que continham ao menos 40 indivíduos, excluindo-se Collembola por ser um grupo predominantemente de solo, coletado acidentalmente nos lençóis), coleópteros

fitófagos, hemípteros fitófagos, coleópteros + hemípteros fitófagos, *Percolaspis Ornata* (única espécie praga com mais de 40 indivíduos nas amostragens). As fazendas e os blocos foram tratados como variáveis de efeito aleatório. Padronizamos as variáveis preditoras contínuas pela transformação Z para que a variação dos dados em função da escala não interferisse nos resultados das análises. (Tabela 1, Material Suplementar).

Construímos, no total, seis modelos, sendo um modelo contendo apenas o tratamento como variável preditora, e quatro modelos combinando tratamento a outra variável preditora (modelos aditivos) e um modelo constante. Os modelos que apresentaram valor de $dAICc < 2$ foram considerados como plausíveis e os modelos mais parcimoniosos (com menor número de variáveis) foram considerados os melhores modelos. Os modelos foram construídos utilizando a função *lme* do pacote *nlme* e a seleção de modelos com a função *AICctab* do pacote *bbmle*, ambos utilizando o software livre R v.4.0.2 (R-Development Core Team 2020).

Utilizamos também a análise *procrustes* que é uma rotação de matriz que encontra a similaridade máxima e minimiza a soma das diferenças quadradas entre duas matrizes, neste caso, a média da abundância relativa das nove ordens de artrópodes nos tratamentos controle e exclusão de morcegos. Em resumo a análise compara a ordenação de duas matrizes, com uma escala uniforme, rotacionando a ordenação da segunda matriz (tratamento exclusão de morcegos) e apresenta: a correlação entre as duas ordenações, a significância do teste e um gráfico, que permitem testar e visualizar a diferença entre as comunidades analisadas (PERES-NETO; JACKSON, 2001). A hipótese nula é que as comunidades de artrópodes dos grupos controle e exclusão de morcegos não são correlacionadas. Para essa análise, construímos duas matrizes com a média da abundância relativa das ordens para cada sítio amostral nos cacauzeiros dos tratamentos controle e exclusão de morcegos. A análise foi feita com as funções *cca()* e *protest()*, ambas do pacote *vegan* com 10.000 permutações utilizando o software livre R v.4.0.2 (R-Development Core Team 2020).

3. Resultados

Foram coletados 1601 artrópodes distribuídos em 25 ordens, dos quais analisamos 1472 artrópodes de nove ordens distintas, sendo 801 do tratamento de exclusão de morcegos e 671 do controle. Nove ordens (com 801 indivíduos no tratamento de exclusão de morcegos e 671 no controle) foram registradas com mais de 40 indivíduos e puderam ser incluídas nas

análises. Dentre elas, Araneae e Orthoptera foram as mais abundantes, com 433 e 188 indivíduos coletados, respectivamente, e Lepidoptera e Psocoptera foram as menos abundantes, com 49 e 76 indivíduos coletados, respectivamente (Tabela S1, Material suplementar).

A variação da abundância relativa das ordens Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera Lepidoptera, Psocoptera e Thysanoptera, além dos fitófagos (Hemiptera e Hemiptera+Coleoptera) não foi explicada por nenhuma das variáveis preditoras nem da combinação entre elas.

Para a abundância relativa dos artrópodes (abundância de todas as ordens) e para as ordens Aranea, Diptera e Orthoptera, o modelo mais parcimonioso inclui a exclusão de morcegos como variável explicativa (Figuras 3a, 3b, 3c e 3d, respectivamente). Para os grupos funcionais coleopteros fitófagos e a espécie praga *P. ornata*, o modelo mais parcimonioso inclui efeito positivo da cobertura florestal sobre a abundância relativa dos grupos (Figuras 4a e 4b respectivamente). Os valores dos parâmetros de todos os modelos selecionados estão descritos na Tabela 2.

A análise *procrustes* mostrou que a composição das ordens artrópodes encontradas nos cacauzeiros dos grupos controle e exclusão de morcegos apresentam uma relação moderada (53%) e não significativa ($p = 0,18$). Esse resultado evidencia a diferença na composição dos artrópodes nos cacauzeiros dos tratamentos controle e exclusão de morcegos, apontando para comunidades mais similares entre os sítios considerando apenas as árvores com tratamento da exclusão de morcegos (Figura 5).

Tabela 2. Tabela com todos os parâmetros dos modelos selecionados ($dAIC \leq 2$) para abundância relativa dos diferentes grupos de artrópodes estudados nas agroflorestas de cacau no sul da Bahia. Em negrito está o modelo considerado mais parcimonioso para cada grupo. Exc.Mor.: Exclusão de Morcegos; Cob.Fl.: Cobertura florestal; Somb.: Sombreamento local; Het.Pais.: Heterogeneidade da paisagem (entropia de Shannon); Ab.Mor.Ins.: Abundância de morcegos insetívoros (subfamília Phyllostominae).

MODELOS	Exc.Mor.	Cob.Fl.	Somb.	Het.Pais.	Ab.Mor.Ins.	dAIC	df
Artrópodes - total							
Exc.Mor	0,46**	-	-	-	-	0	5
Exc.Mor +Het.Pais.	0,46**	-	-	-0,41	-	1,0	6
Exc.Mor+ Ab.Mor.Ins	0,46**	-	-	-	0,32	1,9	5
Araneae							
Exc.Mor	0,44**	-	-	-	-	0	5
Exc.Mor +Het.Pais.	0,44**	-	-	-0,36	-	1,4	6
Exc.Mor+ Ab.Mor.Ins	0,44**	-	-	-	0,34	1,6	6
Exc.Mor+Cob.	0,44**	0,32	-	-	-	1,8	6
Diptera							
Exc.Mor +Ab.Mor.Ins	0,38*	-	-	-	0,42.	0	6
Exc.Mor	0,38*	-	-	-	-	0,9	5
Exc.Mor.+Cob	0,38*	-0,35	-	-	-	1,8	6
Orthoptera							
Exc.Mor +Het.Pais.	0,40**	-	-	-0,40.	-	0	6
Exc.Mor	0,40**	-	-	-	-	0,9	5
Percolaspis ornata							
Exc.Mor.+Cob.Fl.	0,40.	0,37*	-	-	-	0	6

Significância: <0,001***; <0,005***; <0,01**; <0,05**.

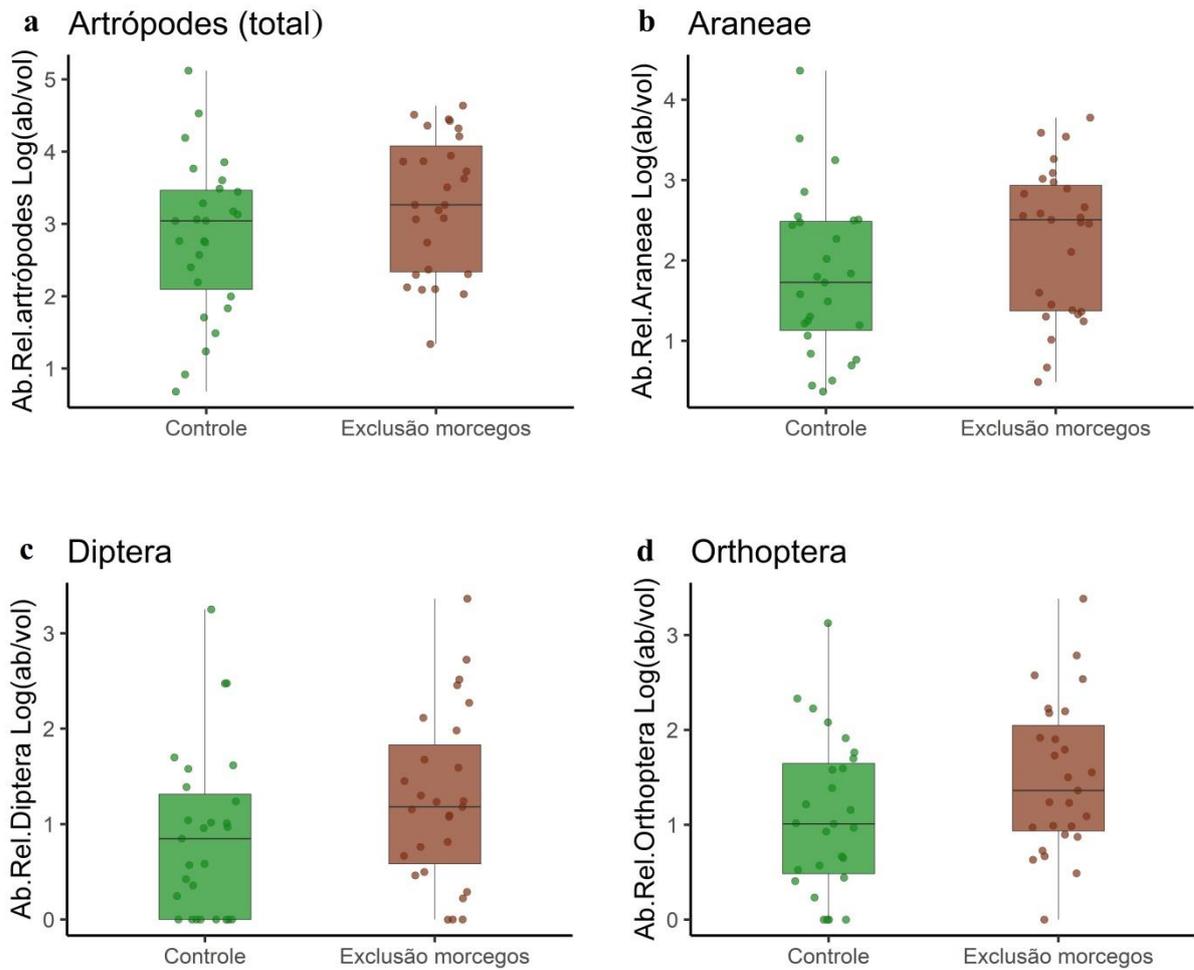


Figura 3. Boxplot evidenciando a diferença da abundância relativa encontrada entre os tratamentos controle e exclusão de morcegos em agroflorestas de cacau no sul da Bahia para: (a) artrópodes (total); (b) ordem Araneae; (c) ordem Diptera e (d) ordem Orthoptera.

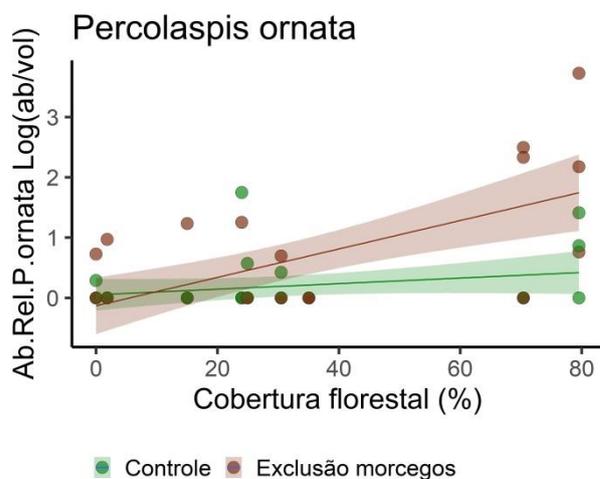


Figura 4. Relação positiva encontrada entre a cobertura florestal e a abundância relativa da espécie praga *Percolaspis ornata* (Coleoptera) no tratamento exclusão morcegos em agroflorestas de cacau no sul da Bahia.

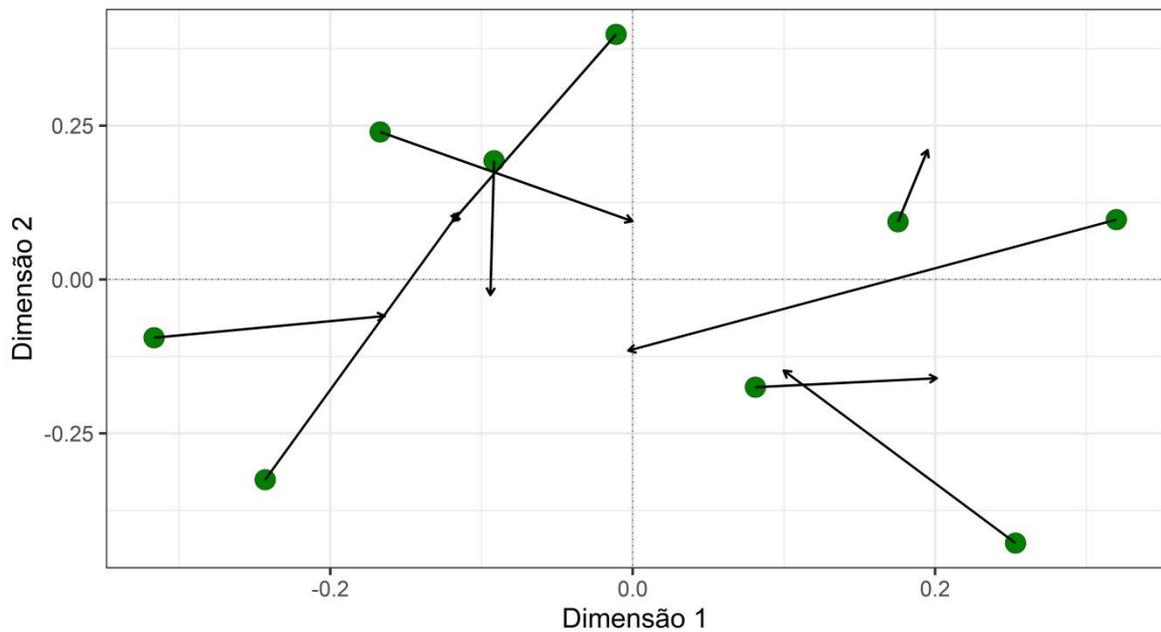


Figura 5. Rotação entre as matrizes de abundância relativa das ordens de artrópodes nos tratamentos controle e exclusão de morcegos, gerada pela análise *procrustes* a partir das matrizes de correspondência (CA) dos respectivos grupos. Os círculos verdes representam a comunidade de artrópodes das árvores do tratamento controle e a ponta da seta indica a rotação da matriz para a comunidade de artrópodes das árvores do tratamento exclusão de morcegos em cada sítio de agrofloresta de cacau no sul da Bahia.

4. Discussão

4.1. Resposta geral dos artrópodes

Embora alguns estudos já tenham investigado o efeito da exclusão de morcegos sobre sistemas agroflorestais de cacau (CASSANO et al., 2016a; MAAS et al., 2015), nosso estudo apresenta uma nova abordagem ao avaliar simultaneamente o efeito dos morcegos insetívoros catadores, do sombreamento local e de características da paisagem sobre diferentes grupos de artrópodes, incluindo uma espécie considerada praga para o cacau. Evidenciamos que a exclusão de morcegos aumenta significativamente a abundância de algumas ordens de artrópodes e que a espécie praga *Percolaspis ornata* (fitófaga) responde de forma diferente, sendo também afetada por características da paisagem. Nossos resultados apontam ainda que na ausência dos morcegos as comunidades de artrópodes em agroflorestas de cacau podem ser muito mais similares entre si.

Apesar de evidenciarmos a pressão dos morcegos sobre os artrópodes, não identificamos o efeito direto da abundância de morcegos insetívoros catadores sobre os artrópodes como esperávamos. Os morcegos insetívoros catadores apresenta, naturalmente,

baixa taxa de captura (MEDELLÍN; EQUIHUA; AMIN, 2000), o que dificulta identificar o efeito desses morcegos sobre algum grupo de artrópode. Potencialmente, outros morcegos como os insetívoros aéreos, que capturam presas diminutas em pleno voo, como os dípteros, podem oferecer alguma pressão predatória sobre os artrópodes mesmo dentro das agroflorestas de cacau. A quantificação e identificação dessas espécies de morcegos tornam-se fundamentais para identificar o grupo ou espécie responsável por essa pressão predatória ou se as espécies de morcegos atuam de forma complementar no controle top-down de artrópodes. Consideramos necessária uma abordagem conjunta entre amostragem de morcegos com redes-de-neblina no sub-bosque da agrofloresta e gravadores de ultrassons para identificar os papéis isolados dos morcegos insetívoros catadores e os insetívoros aéreos para diferenciar os papéis de cada subgrupo dos morcegos sobre a predação de artrópodes.

4.2. Efeito sobre grupos taxonômicos

Identificamos aumento da abundância de três ordens de artrópodes (Araneae, Diptera e Orthoptera) quando os morcegos foram excluídos, o que reforça a importância dos morcegos no processo ecológico de controle *top-down* de artrópodes dentro dos sistemas agroflorestais, como já reportado em outros estudos (CASSANO et al., 2016a; DENMEAD et al., 2017; KARP; DAILY, 2013; MAAS et al., 2015). Resultados similares para aranhas foram apontados por Karp & Daily (2014) em estudo em sistema agroflorestal de café e Grass et al., (2016) em agroflorestas de cacau, que identificaram um aumento significativo de aranhas ocasionadas pela exclusão dos morcegos, enquanto que Cassano et al., (2016) identificou aumento em aranhas quando aves foram excluídas juntamente com morcegos. Alguns trabalhos sugerem que na ausência de morcegos, os mesopredadores, como as aranhas, tornam-se mais abundantes, podendo desempenhar similar pressão predatória, como os morcegos, sobre determinados grupos de artrópodes (CASSANO et al., 2016; MAAS et al., 2016).

A pressão de predação de artrópodes por morcegos pode variar em função do tamanho, anatomia e hábito da presa, tendo maior impacto em grupos de hábito noturno (KALKA; KALKO, 2006). Gras et al., (2016) apontaram que morcegos exerceram maior pressão predatória sobre aranhas de maior porte. Nossos resultados não evidenciam preferência de presas por morcegos em função do tamanho, já que os dípteros, em geral, são animais de pequeno porte quando comparados aos ortópteros. O hábito das espécies da ordem Orthoptera pode explicar o resultado encontrado por nós. Embora algumas espécies de grande impacto

econômico em plantações sejam de hábito diurno, como os gafanhotos, muitas outras têm hábito preferencialmente noturno, como os grilos e paquinhos (IMENES; IDE, 2002). Nossos resultados pode indicar que, essencialmente dentro dos sistemas agroflorestais de cacau, a maior parte das espécies dessa ordem seja em sua maioria de hábito noturno o que as colocam em situação de maior vulnerabilidade diante da predação por morcegos. Identificar e categorizar as espécies por hábito e/ou guilda pode melhorar substancialmente as respostas da pressão de predação dos morcegos sobre as diferentes ordens ou grupos funcionais de artrópodes.

4.3. Efeito sobre fitófagos

Encontramos uma relação positiva da cobertura florestal com a espécie *Percolaspis ornata*, considerada praga para cacau e, em ambos os casos, um efeito da exclusão de morcegos apenas quando combinado com esta variável. Segundo a literatura, artrópodes fitófagos, como coleópteros, são afetados principalmente por fatores relacionados à vegetação, incluindo a quantidade de cobertura vegetal na paisagem e o estágio sucessional do habitat, sendo mais abundantes em florestas primárias e mais diversa em florestas secundárias (SÁNCHEZ-REYES et al., 2019). O aumento da abundância de *P. ornata* com o aumento da cobertura florestal na paisagem indica que plantas em geral podem ter uma maior pressão de consumo por este grupo nas paisagens com mais habitat nativo, podendo ter implicações econômicas nas agroflorestas de cacau. No entanto, os morcegos parecem atenuar os efeitos desse aumento da abundância de *P. ornata* em função do aumento da cobertura florestal na paisagem, oferecendo maior pressão de predação em paisagens com maior quantidade de cobertura florestal.

Conhecida popularmente como vaquinha-verde, a espécie *P. ornata* se alimenta da folha jovem do cacau, podendo também atacar os frutos, causando perfurações. Essa espécie apresenta uma correlação da densidade populacional com a emissão de novas folhas pela planta, e em alta densidade pode acarretar prejuízos à produção do cacau (MELLO; GROSS, 2013; SANCHEZ, 2011). Identificar os fatores que interferem em espécies pragas ou potencialmente danosas para uma cultura é o primeiro passo para poder estimar o valor econômico do serviço ambiental prestado pelos morcegos. Apesar de a literatura citar *P. ornata* como uma praga para o cacau (MELLO; GROSS, 2013; SANCHEZ, 2011), não encontramos estudos que calculam o prejuízo econômico decorrente da ação dessa espécie, o que impossibilita qualquer inferência sobre o ganho resultante de seu controle.

5. Conclusões

Evidenciamos nesse trabalho que embora exista uma pressão de predação de morcegos sobre os artrópodes, essa relação é dependente da ordem dos artrópodes e de sub-grupos (funcionais ou taxonômicos) dentro das ordens. Apesar de demonstrar o controle realizado pelos morcegos, não encontramos evidências de o incremento da abundância de morcegos insetívoros catadores reduza a abundância de artrópodes em sistemas agroflorestais de cacau. Além disso, não descartamos a hipótese de que o incremento de algumas espécies de morcegos (especialmente as estritamente insetívoras) possa afetar negativamente a abundância de grupos específicos de artrópodes. Identificamos também que a cobertura florestal na paisagem pode ser determinante na abundância de artrópodes fitófagos, incluindo espécies de interesse econômico para o cacau, e que o controle exercido pelos morcegos é mais acentuado em paisagens com maior cobertura florestal na paisagem. Nossos resultados chamam a atenção para a necessidade de estudos que compatibilizem experimentos de exclusão com identificações taxonômicas mais detalhadas dos artrópodes, possibilitando a identificação de grupos funcionais e espécies potencialmente pragas. Adicionalmente, quantificar o valor econômico do serviço ecossistêmico efetuado pelos morcegos nos sistemas agroflorestais, através da produtividade auxilia na compreensão do papel dos morcegos na promoção de serviços ecossistêmicos dentro de sistemas agroflorestais.

6. Referências bibliográficas

- ARAÚJO-SANTOS, I. et al. Seed rain in cocoa agroforests is induced by effects of forest loss on frugivorous birds and management intensity. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 313, n. September 2020, 2021.
- BIANCHI, F. J. J. A.; BOOIJ, C. J. H.; TSCHARNTKE, T. Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: A review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 273, n. 1595, p. 1715–1727, 2006.
- CARVALHO, C. T. Sobre os hábitos alimentares de Phillostomídeos (Mammalia, Chiroptera). **Revista de Biología Tropical**, v. 9, n. 1, p. 53–60, 1961.
- CASSANO, C. R. et al. Landscape and farm scale management to enhance biodiversity conservation in the cocoa producing region of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 18, n. 3, p. 577–603, 2009.
- CASSANO, C. R. et al. Bat and bird exclusion but not shade cover influence arthropod abundance and cocoa leaf consumption in agroforestry landscape in northeast Brazil. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 232, p. 247–253, 2016a.
- CASSANO, C. R. et al. Bat and bird exclusion but not shade cover influence arthropod abundance and cocoa leaf consumption in agroforestry landscape in northeast Brazil. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 232, p. 247–253, 16 set. 2016b.
- DENMEAD, L. H. et al. The role of ants, birds and bats for ecosystem functions and yield in oil palm plantations. **Ecology**, v. 98, n. 7, p. 1945–1956, 1 jul. 2017.
- DENZINGER, A.; SCHNITZLER, H. U. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. **Frontiers in Physiology**, v. 4 JUL, n. July, p. 1–16, 2013.
- FARIA, D. et al. Ferns, frogs, lizards, birds and bats in forest fragments and shade cacao plantations in two contrasting landscapes in the Atlantic forest, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 8, p. 2335–2357, 2007.
- FARIA, D.; BAUMGARTEN, J. Shade cacao plantations (*Theobroma cacao*) and bat conservation in southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 2, p. 291–312, 2007.
- FERREIRA, A. S. et al. Use of agroecosystem matrix habitats by mammalian carnivores (Carnivora): a global-scale analysis. **Mammal Review**, v. 48, n. 4, p. 312–327, 2018.
- GRAS, P. et al. How ants, birds and bats affect crop yield along shade gradients in tropical cacao agroforestry. **Journal of Applied Ecology**, v. 53, n. 3, p. 953–963, 2016.
- HUMPHREY, S. R.; BONACCORSO, F. J.; ZINN, T. L. **Guild Structure of Surface-**

Gleaning Bats in PanamaSource: **Ecology**. [s.l: s.n.].

IMENES, S. D. L.; IDE, S. Principais Grupos de Insetos Pragas em Plantas de Interesse Econômico. **Biológico**, v. 64, p. 235–238, 2002.

JOHNSON, M. D. et al. Effects of shade and bird exclusion on arthropods and leaf damage on coffee farms in Jamaica's Blue Mountains. **Agroforestry Systems**, v. 76, n. 1, p. 139–148, 2009.

JOHNSON, M. D.; KELLERMANN, J. L.; STERCHO, A. M. Pest reduction services by birds in shade and sun coffee in Jamaica. **Animal Conservation**, v. 13, n. 2, p. 140–147, 2010.

KALKA, M.; KALKO, E. K. V. Gleaning bats as underestimated predators of herbivorous insects: Diet of *Micronycteris microtis* (Phyllostomidae) in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, v. 22, n. 1, p. 1–10, 2006.

KALKO, E. K.; HANDLEY JR., C. O.; HANDLEY, D. Organization e diversity long term for Neotropical bat community.pdf. In: **Studies of Vertebrate Communities**. [s.l: s.n.].

KALKO, E. K. V. **1997 Kalko - Diversity in Tropical Bats.pdf**BonnTropical Biodiversity and Systematics, , 1997.

KALKO, E. K. V. **Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time****Zoology**, 1998.

KARP, D. S.; DAILY, G. C. Cascading effects of insectivorous birds and bats in tropical coffee plantations. **Ecology**, v. 95, n. 4, p. 1065–1074, 2013.

KIMBERLY WILLIAMSON-GUILLÉN; ELISSA OLIMPI, BEA MASS, P. J. T. R. A. Bats in the Anthropogenic matrix: Challenges and opportunities for the conservation of chiroptera and their ecosystem services in agricultural landscape. In: **Bats in the Anthropocene: Conservation of Bats in a Changing World**. [s.l: s.n.]. p. 1–606.

MAAS, B. et al. Avian species identity drives predation success in tropical cacao agroforestry. **Journal of Applied Ecology**, v. 52, n. 3, p. 735–743, 1 jun. 2015.

MAAS, B. et al. Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry landscapes. **Biological Reviews**, v. 91, n. 4, p. 1081–1101, 2016a.

MAAS, B. et al. Bird and bat predation services in tropical forests and agroforestry landscapes. **Biological Reviews**, v. 91, n. 4, p. 1081–1101, 1 nov. 2016b.

MAAS, B. et al. Experimental field enclosure of birds and bats in agricultural systems — Methodological insights, potential improvements, and cost-benefit trade-offs. **Basic and Applied Ecology**, v. 35, p. 1–12, 2019.

MAAS, B.; CLOUGH, Y.; TSCHARNTKE, T. Bats and birds increase crop yield in tropical agroforestry landscapes. **Ecology Letters**, v. 16, p. 1480–1487, 2013.

- MEDELLÍN, R. A.; EQUIHUA, M.; AMIN, M. A. Bat diversity and abundance as indicators of disturbance in neotropical rainforest. **Conservation Biology**, v. 14, n. 6, p. 1666–1675, 2000.
- MELLO, D.; GROSS, E. **Guia de manejo do agroecossistema cacau cabruca**. [s.l: s.n.].
- PERES-NETO, P. R.; JACKSON, D. A. How well do multivariate data sets match? The advantages of a procrustean superimposition approach over the Mantel test. **Oecologia**, v. 129, n. 2, p. 169–178, 2001.
- PERFECTO, I.; VANDERMEER, J. Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: A new conservation paradigm. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1134, p. 173–200, 2008.
- PIASENTIN, F. B.; SAITO, C. H. Os diferentes métodos de cultivo de cacau no sudeste da Bahia, Brasil: Aspectos históricos e percepções. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi: Ciências Humanas**, v. 9, n. 1, p. 61–78, 2014.
- PREVIATI, E.; ANNA FANO, E.; LEIS, M. Arthropods Biodiversity in Agricultural Landscapes: Effects of Land Use and Anthropization. **Italian Journal of Agronomy**, v. 2, n. 2, p. 135, 30 jun. 2007.
- RUPPERT, J.; DUNCAN, R. G. **Defining and characterizing ecosystem services for education: A Delphi study** *Journal of Research in Science Teaching*, 2017a.
- RUPPERT, J.; DUNCAN, R. G. Defining and characterizing ecosystem services for education: A Delphi study. **Journal of Research in Science Teaching**, v. 54, n. 6, p. 737–763, 2017b.
- SÁNCHEZ-REYES, U. J. et al. Successional and seasonal changes of leaf beetles and their indicator value in a fragmented low thorn forest of northeastern Mexico (Coleoptera, Chrysomelidae). **ZooKeys**, v. 2019, n. 825, p. 71–103, 2019.
- SANCHEZ, S. E. M. **CACAU E GRAVIOLA Descrição e Danos das Principais Pragas-de-Insetos**. Ilhéus: Editus, 2011.
- SCHMIDT, M. H. et al. Contrasting responses of arable spiders to the landscape matrix at different spatial scales. **Journal of Biogeography**, v. 35, n. 1, p. 157–166, jan. 2008.
- SCHMIDT, M. H.; TSCHARNTKE, T. The role of perennial habitats for Central European farmland spiders. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 105, n. 1–2, p. 235–242, jan. 2005.
- SCHROTH, G. et al. **Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes**. Washington: Island Press, 2004.
- SCHROTH, G. et al. **Conservation in tropical landscape mosaics: The case of the cacao landscape of southern Bahia, Brazil** *Biodiversity and Conservation*, jul. 2011.

SCHROTH, G. et al. Contribution of agroforests to landscape carbon storage. **Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change**, v. 20, n. 7, p. 1175–1190, 2015.

SCHROTH, G.; HARVEY, C. A. Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: An overview. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 8, p. 2237–2244, 2007.

SMITH, J. R.; SCHMITZ, O. J. Cascading ecological effects of landscape moderated arthropod diversity. **Oikos**, v. 125, n. 9, p. 1261–1272, 1 set. 2016.

STRAUBE, F.; BIANCONI, G. Sobre a grandeza e a unidade utilizada para estimar esforço de captura com utilização de redes-de-neblina. **Chiroptera Neotropical**, v. 8, n. 1/2, p. 150–152, 2002.

WANGER, T. C. et al. Bat pest control contributes to food security in Thailand. **Biological Conservation**, v. 171, p. 220–223, 2014.

Material suplementar

Tabela S1. Tabela contendo a região, blocos e tratamentos usados no experimento de exclusão de morcegos nos nove sítios de agroflorestas de cacau no sul da Bahia, os respectivos valores das abundâncias dos artrópodes em cada tratamento e variáveis preditoras utilizadas na seleção de modelos. Tratamento C: Controle; Tratamento EM: Exclusão de morcegos.

Região	Sítio	Bloco	Tratamento	Volume cacaueiro	Araneae	Coleoptera	Diptera	Thysanoptera	Psocoptera	Hymenoptera	Orthoptera	Hemiptera	Lepidoptera	Coleoptera fitófagos	Hemiptera fitófagos	Fitofago (Col+Hem)	Total	Ab. Morcegos Insetívoros	Cobertura (500 m)	Sombreamento local	Heterogeneidade paisagem
B	B10	1	C	2.07	18	1	8	0	2	10	12	14	0	0	10	10	65	1	0	59.64	0.99
B	B10	1	EM	1.87	23	2	20	0	3	7	15	7	1	2	0	2	78	1	0	59.64	0.99
B	B10	2	C	2.99	8	2	4	0	0	3	9	7	0	1	5	6	33	1	0	59.64	0.99
B	B10	2	EM	1.64	22	1	4	0	4	1	4	4	0	1	4	5	40	1	0	59.64	0.99
B	B10	3	C	3.21	8	3	13	0	1	7	7	11	1	0	8	8	51	1	0	59.64	0.99
B	B10	3	EM	0.96	7	1	11	1	14	5	8	2	1	0	0	0	50	1	0	59.64	0.99
B	B7	1	C	2.33	9	2	1	20	0	2	9	5	1	2	2	4	49	1	1.83	79.41	1.09
B	B7	1	EM	1.59	1	0	2	5	0	2	1	2	0	0	2	2	13	1	1.83	79.41	1.09
B	B7	2	C	2.18	11	3	4	3	0	6	2	5	0	2	0	2	34	1	1.83	79.41	1.09
B	B7	2	EM	2.44	8	5	8	1	0	5	6	5	0	5	4	9	38	1	1.83	79.41	1.09
B	B7	3	C	6.31	12	2	5	1	0	1	6	1	0	0	0	0	28	1	1.83	79.41	1.09
B	B7	3	EM	4.02	12	1	1	0	0	6	14	6	0	0	5	5	40	1	1.83	79.41	1.09
I	I1	2	EM	0.79	9	2	5	1	0	15	4	0	2	2	0	2	38	20	24.00	48.20	1.25
I	I1	1	EM	0.28	12	0	4	0	0	4	8	0	1	0	0	0	29	20	24.00	48.20	1.25
I	I1	1	C	0.24	6	1	6	0	0	1	2	0	0	0	0	0	16	20	24.00	48.20	1.25
I	I1	2	C	0.42	1	3	0	0	0	3	1	0	1	2	0	2	9	20	24.00	48.20	1.25
I	I1	3	EM	0.68	11	1	6	0	0	2	2	1	0	0	1	1	23	20	24.00	48.20	1.25
I	I1	3	C	0.62	7	2	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	13	20	24.00	48.20	1.25

I	I4	1	EM	0.41	8	2	3	1	0	9	5	1	2	1	1	2	31	16	15.00	45.45	1.02
I	I4	1	C	0.18	6	1	2	0	0	2	4	2	0	0	2	2	17	16	15.00	45.45	1.02
I	I4	2	C	0.56	3	0	1	0	0	4	1	0	0	0	0	9	16	15.00	45.45	1.02	
I	I4	3	EM	0.43	8	4	12	0	0	6	2	3	1	0	0	36	16	15.00	45.45	1.02	
I	I4	2	EM	0.50	6	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	11	16	15.00	45.45	1.02	
I	I4	3	C	0.45	5	0	5	0	0	0	0	1	0	0	0	11	16	15.00	45.45	1.02	
I	I8	1	C	1.30	3	1	0	3	36	1	2	1	1	0	0	48	5	70.38	55.78	1.33	
I	I8	1	EM	0.26	9	3	0	0	0	1	1	6	3	3	6	9	23	5	70.38	55.78	1.33
I	I8	2	C	0.42	7	1	0	1	0	0	3	1	1	1	0	14	5	70.38	55.78	1.33	
I	I8	2	EM	0.42	9	5	0	0	0	5	5	5	0	4	3	7	29	5	70.38	55.78	1.33
I	I8	3	C	0.44	5	1	2	0	0	2	2	0	0	0	0	12	5	70.38	55.78	1.33	
I	I8	3	EM	0.45	5	1	1	5	2	1	7	0	0	0	0	22	5	70.38	55.78	1.33	
I	I9	1	C	0.50	6	2	0	3	4	1	2	4	0	0	1	1	22	1	79.54	56.52	0.94
I	I9	1	EM	0.87	15	1	1	7	0	4	5	0	0	1	0	1	33	1	79.54	56.52	0.94
I	I9	2	C	0.32	25	2	0	3	0	1	3	13	7	1	6	7	54	1	79.54	56.52	0.94
I	I9	2	EM	0.25	9	3	1	0	0	2	2	3	0	3	3	6	20	1	79.54	56.52	0.94
I	I9	3	C	1.45	5	3	0	0	1	3	1	0	0	2	0	2	13	1	79.54	56.52	0.94
I	I9	3	EM	0.51	13	25	1	0	0	0	3	3	2	25	2	27	47	1	79.54	56.52	0.94
U	U11	3	EM	0.71	2	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	6	3	35.04	68.06	1.49	
U	U11	3	C	1.74	2	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	6	3	35.04	68.06	1.49	
U	U11	1	C	3.03	2	0	0	0	0	3	0	1	0	0	0	6	3	35.04	68.06	1.49	
U	U11	2	C	3.59	2	1	1	3	0	0	2	0	0	0	0	9	3	35.04	68.06	1.49	
U	U11	2	EM	1.21	3	0	3	4	0	1	2	0	0	0	0	13	3	35.04	68.06	1.49	
U	U11	1	EM	1.05	1	1	1	2	0	1	1	0	1	0	0	8	3	35.04	68.06	1.49	
U	U2	1	C	1.29	6	3	1	1	0	1	1	3	1	2	2	4	17	6	24.94	31.03	2.44
U	U2	1	EM	3.09	9	1	2	0	0	2	0	10	1	0	1	1	25	6	24.94	31.03	2.44
U	U2	2	C	0.61	4	3	1	0	0	1	1	2	2	2	2	4	14	6	24.94	31.03	2.44
U	U2	2	EM	0.68	8	0	3	0	0	1	1	1	4	0	1	1	18	6	24.94	31.03	2.44
U	U2	3	C	1.99	2	1	6	0	0	1	1	0	0	1	0	1	11	6	24.94	31.03	2.44

U	U2	3	EM	3.41	6	0	2	0	0	0	3	1	1	0	0	0	13	6	24.94	31.03	2.44
U	U7	1	C	4.48	2	0	11	3	1	9	0	2	0	0	2	2	28	0	30.47	50.51	1.97
U	U7	1	EM	1.77	7	2	4	12	3	2	3	3	2	2	0	2	38	0	30.47	50.51	1.97
U	U7	2	C	1.14	12	1	2	4	1	15	2	11	6	1	9	10	54	0	30.47	50.51	1.97
U	U7	2	EM	1.87	20	0	5	2	2	5	2	10	3	0	3	3	49	0	30.47	50.51	1.97
U	U7	3	C	3.80	5	5	2	7	1	5	1	2	0	2	1	3	28	0	30.47	50.51	1.97
U	U7	3	EM	2.98	8	6	1	0	0	1	5	6	3	3	3	6	30	0	30.47	50.51	1.97

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho evidenciou que fatores locais e da paisagem influenciam de forma distinta as diferentes espécies de morcegos filostomídeos e que, dentro de agroflorestas de cacau os morcegos exercem um papel relevante na predação de artrópodes. A riqueza geral de morcegos filostomídeos não responde à cobertura florestal da paisagem, seja em escala local, como nas paisagens de agroflorestas de cacau do sul da Bahia, ou em escala mais ampla, como Mata Atlântica brasileira. Enquanto algumas espécies mais sensíveis à perda de habitat são afetadas negativamente com a perda de cobertura florestal, espécies mais tolerantes podem se beneficiar de ambientes antropizados, resultando em uma compensação na riqueza total dos morcegos filostomídeos.

O estudo apontou que morcegos insetívoros catadores são mais sensíveis à perda de florestas e são afetados negativamente pela perda da cobertura florestal na paisagem. Apesar de paisagens mais florestadas manterem maior riqueza de morcegos insetívoros catadores, o consumo de insetos por esse grupo de morcegos não se mostrou dependente da quantidade de cobertura florestal na paisagem, mas sim da diversidade de matrizes nas paisagens onde os fragmentos florestais estão inseridos.

Para os sistemas agroflorestais de cacau, os resultados mostram que as espécies de morcegos fitófagas de sub-bosque são mais tolerantes a modificações na paisagem, e tendem a se tornar altamente dominantes nas comunidades de morcegos em sistemas agroflorestais envoltos por paisagens mais heterogêneas ou dominadas por pastagens. Já as espécies animalívoras com especialização na dieta são mais sensíveis a modificações na estrutura vertical do sistema agroflorestal. Essas respostas indicam que, dependendo da intensidade de manejo e também da paisagem em que estão inseridas, as agroflorestas de cacau funcionam como um habitat não nativo amigável para manutenção da biodiversidade de morcegos filostomídeos e conseguem manter espécies com diferentes exigências de habitat.

Apesar de não encontrar relação entre os morcegos insetívoros catadores e a abundância dos artrópodes nos cacauzeiros, os resultados indicam que os morcegos, em geral, apresentam um papel significativo na redução de artrópodes dentro das agroflorestas de cacau, inclusive de uma espécie praga do cacauzeiro. A intensidade da pressão sobre essa espécie praga é positivamente relacionada com a quantidade de floresta na paisagem.

Os resultados deste trabalho evidenciam a necessidade de uma abordagem funcional que possibilite entender melhor os mecanismos envolvidos nos processos ecológicos que vão além da identidade taxonômica das espécies.