

# **Padrões geográficos das interações de morcegos filostomídeos no Cerrado e Pantanal**

George Camargo

Tese apresentada ao Programa de Pós-  
Graduação em Ecologia e Conservação,  
Centro de Ciências Biológicas e da  
Saúde, para obtenção do Título de  
**Doutor em Ecologia e Conservação**

Orientador: Dr. Erich Fischer



Universidade Federal de Mato Grosso do Sul  
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação

**Campo Grande MS**

**2014**

Ao meu filho Vinícius Davi Camargo

## CONTEÚDO

AGRADECIMENTOS.....	4
RESUMO .....	6
PALAVRAS-CHAVE .....	7
ABSTRACT .....	8
KEYWORDS .....	9
LISTA DE FIGURAS.....	10
LISTA DE TABELAS.....	12
INTRODUÇÃO .....	13
OBJETIVOS .....	19
MATERIAL E MÉTODOS .....	20
Região de Estudo.....	20
Bacias Hidrográficas dos Rios Miranda e Negro.....	22
A Fauna de Morcegos Regional.....	27
Coleta de Dados .....	28
Análise de Dados .....	29
Métricas.....	30
Seleção de Modelos .....	33
Alterações na Composição de Espécies .....	34
RESULTADOS .....	35
Padrões de Abundância e Riqueza de Espécies Interagentes .....	35
Morcegos.....	35
Padrões de Abundância e Riqueza de Sementes em Fezes de Morcegos .....	40
Padrões de Abundância e Riqueza de Dípteros em Morcegos .....	56
DISCUSSÃO .....	72
Morcegos e Plantas – Rede Mutualística .....	72
Morcegos e Dípteros – Rede Antagonística .....	77
CONCLUSÃO .....	81
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	83

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a Erich Fischer, mentor da ideia por trás deste trabalho, quem me apresentou um projeto muito semelhante ao que hoje apresento como trabalho concluído. A abordagem de redes de interações foi um grande desafio pessoal ao longo dos anos de doutorado. Foi um prazeroso processo de descobertas e aprendizado. Com Erich tenho trabalhado e discutido sobre os enigmas do Pantanal há quase 15 anos, alguns deles aqui revelados.

Na parte prática do trabalho, meu amigo Alan Fredy Eriksson foi fundamental. A agilidade e a iniciativa de Alan me passaram ânimo e motivação quando estas me faltavam. Alan também foi o grande responsável por toda a parte de triagem e identificação dos ectoparasitos. Bruna Monteiro e Vaneska Gomes, estagiárias do projeto, começaram costurando redes e foram pra campo comigo, mas foi com Alan que trabalharam incansavelmente e com quem aprenderam muito mais. Elice G. Manhães possuía experiência prévia na identificação de sementes em amostras fecais e me ajudou muito na triagem e identificação de sementes. Agradeço aos amigos Milton Longo e Roberto Munin por cederem dados adicionais de ectoparasitos e sementes, respectivamente.

Paulo Guimarães Jr. e Cecília Andreazzi tiveram um papel crucial na análise de dados. Sob as hipóteses de trabalho, Paulo idealizou e sugeriu o passo-a-passo das métricas e testes. Cecília elaborou e me ensinou as rotinas das análises.

Nos bastidores deste trabalho, muitas pessoas e algumas instituições me ajudaram. A começar pelos sítios de coleta, agradeço a ajuda e amizade de Lucas e Marina Leuzinger (Fazenda Barranco Alto – Pantanal Eco-Lodge) e de Lauro Davi (Estância Recanto das Águas). Agradeço também ao Sr. João Ildefonso e família

(Pousada Agupé) pela hospitalidade, ao Sr. Ricardo Bini, ao pessoal da Base de Estudos do Pantanal (UFMS) e à Convenção Batista de Mato Grosso do Sul (Acampamento Piraputanga). Renata S. de Souza (ICMBio) pela autorização para coleta de material biológico e à REPAMS pelo apoio.

Aos amigos e colegas da academia, Fernando Henrique M. Gonçalves, Luiz Felipe C. Carvalho, Nicolay L. Cunha, Alêny L. Francisco, Ingrid Belentani, em especial ao meu amigo Maurício Silveira (Ribeirão) pelas boas horas de campo, discussões e gargalhadas. Minhas amigas Liliana Piatti e Alêny L. Francisco tornaram as viagens e noites de coleta muito mais agradáveis. A todos eu agradeço por compartilhar comigo momentos deste trabalho. À minha família por acompanhar, mesmo que de longe, meus passos durante toda minha vida.

Agradeço finalmente à Coordenação do PPGEC, Gustavo Graciolli, Luiz Eduardo Tavares, Andréa Araujo e Rosilene Bejarano pela ajuda em todas as etapas do doutorado, a CAPES pela concessão da bolsa e ao CNPq pelo financiamento do projeto.

## RESUMO

Redes de interações ecológicas exibem padrões de conexão entre espécies conectadas a outras comunidades, permitindo inferências sobre processos ecológicos, estabilidade e resiliência de ecossistemas. Redes mutualísticas descrevem padrões de comunidades locais formando subconjuntos de comunidades ricas regionais, enquanto redes antagonísticas são caracterizadas por grupos coesos de espécies que interagem entre si, porém com raras interações entre os grupos. Ambas as redes de interações podem revelar aspectos ecológicos e evolutivos tanto das espécies interagentes quanto dos ecossistemas. Considerando que a região de Cerrado compreende ambientes antigos e mais previsíveis que os ambientes do Pantanal, os principais objetivos deste estudo foram descrever os padrões da estrutura e avaliar as diferenças geográficas das redes de interações mutualísticas entre morcegos filostomídeos e plantas quiropterofílicas (frutos), bem como das redes antagonísticas entre morcegos filostomídeos e dípteros ectoparasitas desses domínios, inseridos nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro. Especialização, aninhamento e modularidade foram as métricas de redes utilizadas. Foram registradas 11 espécies de morcegos interagindo com 22 de plantas, e 15 espécies de morcegos interagindo com 33 de ectoparasitos dípteros. As redes mutualísticas entre morcegos filostomídeos e plantas exibiram padrão aninhado, com baixos níveis de especialização e modularidade tanto no Cerrado quanto no Pantanal, em decorrência das diferenças na composição de espécies de plantas entre as bacias hidrográficas. As redes antagonísticas apresentaram topologia com certa modularidade e baixos níveis de especialização e aninhamento, com estruturas determinadas pelas diferenças entre os domínios fitogeográficos, quanto à composição de espécies de ambos os grupos, bem como das interações entre eles. No

Pantanal, as redes mutualísticas foram mais aninhadas, e as redes antagonísticas mais especializadas e modulares que as do Cerrado. Entre as bacias hidrográficas, a rede antagonística do Miranda foi mais especializada e modular que a do rio Negro. Interações mutualísticas respondem questões diferentes das interações antagonísticas, ambas embutidas de particularidades ecológicas e evolutivas, assim como os domínios fitogeográficos do Cerrado e do Pantanal. Apesar de não ser sido possível confirmar as diferenças esperadas entre esses domínios, devido justamente às diferenças temporais existentes também nas redes mutualísticas e antagonísticas, houve correspondência direta da métrica aninhamento com a dominância de espécies.

**PALAVRAS-CHAVE:** aninhamento, antagonismo, bacias hidrográficas, domínio fitogeográfico, ectoparasitos dípteros, especialização, frugivoria, modularidade, mutualismo, redes de interações ecológicas, seleção de modelos, substituição de espécies.

## ABSTRACT

Interactions of ecological networks exhibit patterns of species groups connected to other communities, supporting inferences on ecological processes, stability and resilience of ecosystems. Mutualistic networks describe patterns of local communities as subsets of regional rich communities, whereas antagonistic ones are characterized by cohesive groups of species which interact more with each other, than with species of other groups. Both interaction networks can reveal ecological and evolutionary aspects of interacting species and ecosystems. Regarding that Cerrado region comprises older and more predictable environments than those in Pantanal, the main objectives of this study were to describe the patterns of structure and evaluate geographical differences in the mutualistic networks between phyllostomid bats and plants (fruits), as well as antagonistic networks between phyllostomid bats and batflies in these domains, both inserted in watersheds of Miranda and Negro rivers. Specialization, nestedness and modularity metrics were used to analyze the networks. Eleven bat species interacting with 22 plants, and 15 bat species interacting with 33 dipteran ectoparasites were found. The mutualistic networks exhibited nested pattern, with low levels of specialization and modularity both in the Cerrado as the Pantanal, due to differences in the plant species composition and interactions themselves between watersheds. The antagonistic networks presented modular topology and low levels of specialization and nested, with structures determined by the differences between phytogeographical domains, related to species composition of both groups, as well as the interactions between them. In the Pantanal, the mutualistic networks were more nested, and the antagonistic ones were more specialized and modular than those found in Cerrado networks. Between watersheds, the antagonistic network

Miranda was more specialized and modular than the Negro river. Mutualistic and antagonistic networks respond different questions of interactions patterns, because both also carry ecological and evolutionary traits, as the Cerrado and Pantanal phytogeographical domains. Even it have not been possible to confirm the expected differences between these domains, precisely because of temporal differences existing also in mutualistic and antagonistic networks, there was direct correspondence between the nestedness metric and species dominance.

KEYWORDS: antagonism, dipteran ectoparasites, ecological networks, frugivory, phytogeographical domain, model selection, modularity, mutualism, nestedness, specialization, species turnover, watersheds.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localização dos sítios de coleta no Cerrado e Pantanal ao longo das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	21
Figura 2. Tipos de solos existentes na região de estudo, que inclui áreas da planície do Pantanal, do Cerrado (planalto) e das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	25
Figura 3. Tipos de vegetações existentes na região de estudo, que inclui áreas da planície do Pantanal, do Cerrado (planalto) e das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	26
Figura 4. Distribuição de abundância entre as espécies de morcegos filostomídeos registradas durante o período de estudo nas regiões do Cerrado e do Pantanal de Mato Grosso do Sul. ....	38
Figura 5. Curvas de rarefação de indivíduos pelas espécies de morcegos encontradas nos sítios amostrais do Cerrado e do Pantanal, Mato Grosso do Sul. ....	39
Figura 6. Nível de especialização das redes de interações entre morcegos e plantas nas regiões de Cerrado e do Pantanal (A) e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro (B), Mato Grosso do Sul. ....	43
Figura 7. Aninhamento das matrizes total e regionais dos domínios e bacias hidrográficas estudadas, com células em escala de cinza que representam a intensidade da interação baseada na frequência de registro. ....	45
Figura 8. Comparação entre os valores de aninhamento estimados pelos modelos I (A) e II (B) para as redes de interações entre morcegos e plantas nas regiões de Cerrado e do Pantanal, Mato Grosso do Sul. ....	46
Figura 9. Comparação entre os valores de aninhamento estimados pelos modelos I (A) e II (B) para as redes de interações entre morcegos e plantas nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	46
Figura 10. Valores de aninhamento estimados pelos modelos I (ER), modelo II (CE) e valores observados (AN) para as redes locais de interação no Cerrado e no Pantanal, bem como nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	47
Figura 11. Conectividade entre e dentro de módulos nas redes total e regionais de interações entre morcegos e plantas, identificadas as espécies periféricas, conectoras, conectoras de módulos e conectoras de redes (conforme Olesen et al. 2007) no Cerrado e no Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	53
Figura 12. Especialização das redes de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros no Cerrado e Pantanal (A), e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro (B), Mato Grosso do Sul. ....	58
Figura 13. Matrizes regionais das interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros Cerrado e Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	60
Figura 14. Matrizes locais das interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros Cerrado e Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	61
Figura 15. Matrizes regionais dos compartimentos (módulos em destaque) de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros no Cerrado e no Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	64

Figura 16. Matrizes locais dos compartimentos (módulos em destaque) de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros no Cerrado e no Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda, Mato Grosso do Sul.....	65
Figura 17. Módulos da rede total de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros da região de Cerrado e Pantanal de Mato Grosso do Sul.....	66
Figura 18. Módulos das redes de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros nas regiões de Cerrado e Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	67
Figura 19. Conectividade entre e dentro de módulos na rede total de interações entre morcegos e dípteros, identificadas as espécies periféricas, conectoras, conectoras de módulo e conectoras de rede (conforme Olesen et al. 2007) do Cerrado, do Pantanal e das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	68
Figura 20. Conectividade entre e dentro de módulos nas redes regionais de interações, identificadas as espécies periféricas, conectoras, conectoras de módulos e conectoras de rede (conforme Olesen et al. 2007) no Cerrado e no Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.....	69

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Região e descrição geográfica dos sítios amostrais estabelecidos no Cerrado e Pantanal ao longo das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. Demais localidades consideradas constam dos estudos de Longo (2009) e Munin (2011). .....	22
Tabela 2. Pareamento dos sítios amostrais para testar diferenças entre Pantanal, e Cerrado e entre as bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.....	29
Tabela 3. Espécies de morcegos filostomídeos e número de indivíduos capturados nos sítios amostrais estabelecidos nas regiões do Cerrado e do Pantanal de Mato Grosso do Sul. ....	37
Tabela 4. Frequência de interações entre morcegos filostomídeos e plantas (sementes consumidas) no Cerrado e Pantanal de Mato Grosso do Sul. ....	42
Tabela 5. Aninhamento das redes de interações entre morcegos e plantas do Cerrado e do Pantanal e das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	44
Tabela 6. Contribuição das espécies para o aninhamento das redes de interações nos domínios e bacias hidrográficas da região sul de Mato Grosso do Sul. ....	49
Tabela 7. Número provável de módulos e modularidade das redes de interação estudadas no Cerrado, no Pantanal e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	51
Tabela 8. Espécies conectoras, conectoras de rede e conectores modulares das redes de interação entre morcegos e plantas do Cerrado e do Pantanal e das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. (M) Espécie de morcego, (P) espécie de planta.....	52
Tabela 9. Valores de máxima verossimilhança e critério AIC para os modelos regionais hipotetizados. ..	54
Tabela 10. Substituição de espécies de morcegos, plantas e das interações específicas entre o Cerrado e o Pantanal e entre as bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	55
Tabela 11. Número de interações e distribuição de ectoparasitos dípteros pelas espécies de morcegos filostomídeos do Cerrado e do Pantanal de Mato Grosso do Sul.....	57
Tabela 12. Aninhamento das redes regionais de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitas dípteros no Cerrado e no Pantanal, bem como nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.....	59
Tabela 13. Aninhamento das redes locais de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitas dípteros no Cerrado e no Pantanal, bem como nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.....	59
Tabela 14. Número de módulos e modularidade das redes regionais de interação entre filostomídeos e dípteros no Cerrado e no Pantanal, Mato Grosso do Sul. ....	63
Tabela 15. Número de módulos e modularidade das redes locais de interação entre filostomídeos e dípteros no Cerrado e no Pantanal, Mato Grosso do Sul. ....	63
Tabela 16. Valores de máxima verossimilhança e critério AIC para os modelos regionais hipotetizados. ....	70
Tabela 17. Substituição de espécies de morcegos, ectoparasitos e das interações específicas entre o Cerrado e o Pantanal, e entre bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. ....	71

## INTRODUÇÃO

Redes de interações ecológicas resumem os padrões de conexão entre espécies componentes de comunidades focais, que por sua vez estão conectadas a outras comunidades. A formação de redes de interações ecológicas segue princípios observados em outros tipos de redes de interações em diferentes áreas, como economia, ciências sociais e comunicação (Dorogovtsev & Mendes 2002, Bascompte & Jordano 2006, Bustos et al. 2012). Entretanto, as redes ecológicas apresentam estrutura diversa de outras redes de interações, devido a restrições de ocorrência de determinadas conexões (interações proibidas), representadas por pares de espécies com características não complementares que impedem a interação (Jordano 1987, Fischer & Araujo 1995, Jordano et al. 2003, Thompson 2005, Rezende et al. 2007a, 2007b, Santamaría & Rodríguez-Gironés 2007). As propriedades das redes de interações, bem como a variação espacial e temporal destas propriedades, estão relacionadas a fatores evolutivos e ecológicos (Thompson 1982, 2005, Dunne et al. 2002), e os fatores que determinam os diferentes padrões nas estruturas das redes permitem inferências sobre a estabilidade e a resiliência de ecossistemas (Fortuna & Bascompte 2006, Bastolla et al. 2009). Redes de interações ecológicas são, portanto, parte essencial do conhecimento sobre a organização e manutenção da biodiversidade (Bascompte & Jordano 2006), além de importante ferramenta para o controle e restauração de sistemas naturais (Forup et al. 2008).

Contrastando com as redes complexas de interações tróficas tradicionalmente estudadas (Cohen 1978, Pimm et al. 1991, Pascual & Dunne 2006), redes mutualísticas (p. ex. polinizador-planta) e antagonísticas (p.ex., herbívoro-planta) são bipartidas em conjuntos de espécies que interagem apenas com as espécies do outro conjunto.

Recentemente, uma boa quantidade de novos estudos vem sendo dedicada ao conhecimento de redes mutualísticas, principalmente envolvendo espécies de plantas com animais polinizadores, dispersores de sementes ou formigas que conferem proteção contra herbívoros (Fonseca & Ganade 1996, Olesen & Jordano 2002, Araujo & Sazima 2003, Thompson 2005, Guimarães Jr. et al. 2006, Bascompte & Jordano 2006, Vázquez & Aizen 2006). A arquitetura redes mutualísticas geralmente apresentam estrutura aninhada devido a padrões assimétricos de interações organizadas em torno de um núcleo central de interações, i.e., todas as espécies generalistas interagem entre si e as especialistas interagem com as generalistas (Bascompte et al. 2003, Bascompte & Jordano 2006, Guimarães Jr. et al. 2006, Bascompte 2010). O aninhamento descreve comunidades locais pobres em espécies como subconjuntos adequados de comunidades ricas regionais (Patterson & Atmar 1986, Ulrich & Almeida-Neto 2012), aumentando sua robustez (Memmot et al. 2004, Mello et al. 2011), permitindo a co-existência de mais espécies (Bastolla et al. 2009) e, conseqüentemente, maior resistência a perturbações (Bascompte et al. 2003, Fortuna & Bascompte 2006, Jordano et al. 2006, Mello et al. 2011).

Como morcegos com dietas mais restritas se alimentam de um subconjunto de frutos também consumidos por espécies de morcegos com dieta mais ampla (Thies & Kalko 2004), o aninhamento é esperado em redes de interação entre morcegos e plantas (frutos), assim como baixa especialização e baixa modularidade, ou seja, morcegos de diferentes espécies se alimentam de subconjuntos de frutos similares (Mello et al. 2011).

Estudos sobre redes de interações antagonísticas do tipo parasita-hospedeiro ainda são poucos e incipientes, e desta forma, os padrões deste tipo de rede ainda

precisam ser clarificados. Os poucos estudos relatam padrões encontrados na estrutura de redes de interações entre metazoários gastrointestinais e peixes marinhos (Bellay et al. 2011), metazoários gastrointestinais e peixes de água doce (Vázquez et al. 2005, Vázquez et al. 2007), viscos e árvores (Genini et al. 2012), dípteros e aves neotropicais (Löwenberg-Neto 2008), dípteros e morcegos neotropicais (Patterson et al. 2009, Pilosof et al. 2012), e dípteros e mamíferos (Vázquez et al. 2005, Vázquez et al. 2007). A maioria destes estudos utilizou dados secundários para avaliar a estrutura das redes de interação. Redes antagonísticas parecem diferir das redes mutualísticas com respeito ao modo como a especialização está distribuída entre as espécies, uma vez que apresentam estrutura compartimentalizada (modular), caracterizada por grupos coesos de espécies que interagem entre si, porém com raras interações entre os grupos (Prado & Lewinsohn 2004, Bascompte & Jordano 2006, Nuismer & Thompson 2006).

Estudos específicos sobre a comunidade de morcegos e suas interações baseados na teoria de redes ainda são escassos. Com relação a redes mutualísticas, a exceção é o trabalho de Mello et al. (2011) que encontraram baixa especialização, alto aninhamento e alta modularidade em redes de interações entre morcegos e frutos no Brasil, Costa Rica e Peru. Quanto às redes antagonísticas, o único trabalho correlato é de Patterson et al. (2009), no qual foi relatado aninhamento de espécies de ectoparasitos em um conjunto restrito de espécies de morcegos, ainda que tal estrutura não tenha sido verificada quando eles restringiram as análises para hospedeiros primários, i.e., cuja alta frequência de infestação por parasitas é considerada como sinal co-evolutivo.

Fatores ambientais podem afetar a estrutura das redes de interações. Tanto em redes mutualísticas quanto em redes antagonísticas, distúrbios antrópicos ou mudanças climáticas podem afetar a riqueza e abundância de espécies interagentes, alterando a topologia das redes de interações (Patterson et al. 2009, Pilosof et al. 2012). A sazonalidade e o desmatamento afetam a oferta de frutos, com reflexos temporários ou permanentes na topologia das redes de interação planta-dispersor. Estes mesmos fatores também podem influenciar a abundância e a distribuição de animais hospedeiros, provocando alterações na estrutura das redes hospedeiro-parasita (Pilosof et al. 2012).

O Cerrado é uma das maiores e mais ricas savanas tropicais do mundo (Silva & Bates 2002), abrigando diversas fitofisionomias, como Cerrado *lato sensu*, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Estacional Decidual e de vegetação chaquenha (Prance & Schaller 1982). Com uma área de 1,86 milhões de km<sup>2</sup>, o Cerrado abriga 10 mil espécies de plantas, 199 mamíferos, 837 aves, 180 répteis, 150 espécies de anfíbios e mais de 1.200 espécies de peixes (Klink & Machado 2005). Apesar de reconhecidamente ser um centro de endemismos para diversos grupos na América do Sul, o Cerrado possui hoje menos da metade da sua vegetação natural, sendo apenas 5% dela protegida na forma de unidades de conservação (Klink & Machado 2005). As regiões de Cerrado localizadas no planalto que delimita o Pantanal apresentam pluviosidade de 1.000 a 1.600 mm ao ano e temperaturas médias entre 8 e 17°C no inverno, e entre 25 a 32°C no verão (PCBAP 1997). As características morfológicas, fisionômicas e florísticas que definem o Cerrado atual são resultado de eventos climáticos ocorridos no final do período Terciário e atingiram picos durante o Quaternário (Pinheiro & Monteiro 2010). Salvo controvérsias de magnitude, a hipótese

dos “Refúgios Pleistocênicos” preconiza que flutuações climáticas do Quaternário foram determinantes na especiação ocorrida nos Neotrópicos, por meio de sucessivos ciclos de expansão e retração da vegetação (Haffer 1969, mas veja Moritz et al. 2000). Os processos seletivos extensos como clima seco, características do solo e ocorrência de fogo foram os fatores que determinaram a composição atual da flora do Cerrado. Registros paleo-ambientais semelhantes à vegetação atual do Cerrado do Brasil central datam de 7.000 anos atrás (Ledru 2002, Ledru et al. 2006).

O Pantanal é uma das maiores áreas úmidas do mundo, com regime de cheias anuais em uma área de 140.000 km<sup>2</sup> de extensão, cuja planície de terras baixas drena as águas das regiões altas de Cerrado em seu entorno (Harris et al. 2005). Localizado na região central da América do Sul, o Pantanal é delimitado ao norte pelas depressões Cuiabana e do Alto Paraguai, ao sul pelo rio Apa, a leste pelas serras da Bodoquena e Maracaju, e a oeste pela região chaquenha (Amaral Filho 1986). O clima no Pantanal classificado como tropical (Aw de Köppen-Geiger), com forte continentalidade, determinando estações seca e úmida bem marcadas. A pluviosidade média anual varia de 1.000 a 1.400 mm, apresentando chuvas concentradas de novembro a março com picos em dezembro e janeiro (Allem & Valls 1987), e temperaturas médias que variam de 17°C no inverno a 29°C no verão (Alfonsi & Camargo 1986). O Pantanal apresenta uma das formações geológicas mais recentes do continente sul-americano (ca. 500 m.a.; Godoi Filho 1986). Historicamente, a região sul do Pantanal, em especial as bacias hidrográficas do Miranda e Aquidauana, passaram por uma grande seca há cerca de 4.000 anos (Assine & Soares 2004), entre o intervalo de 5.300 a 2.600 anos atrás (McGlue et al. 2012), pouco depois do período em que ocorreu a formação das savanas na região da Nhecolândia (ca. 11.400 a 4.600 anos atrás – Victoria et al. 1995).

No final do Holoceno (ca. 2.600 anos atrás) eventos fracos e esporádicos de inundação passaram a acontecer na bacia do alto rio Paraguai (BAP). Entretanto, o pulso de inundação propriamente dito (cf. Junk & Silva 2000), com cheias intensas e periódicas, começou a ocorrer apenas a cerca de 440 anos atrás (McGlue et al. 2012). Formada por elementos dos domínios fitogeográficos adjacentes, a composição e distribuição espacial das comunidades de plantas no Pantanal são controladas conjuntamente pela topografia, tipo de solo e, principalmente, pelo regime de inundação (Pinder & Rosso 1998). Tais condições favoreceram um mosaico de vegetação na planície pantaneira bem mais recente que as formações de Cerrado, ainda que grande parte da biota do Pantanal sul seja tenha sido colonizada e é composta atualmente de espécies tipicamente savânicas (Harris et al. 2005).

A ideia principal deste estudo foi testar se as redes de interações de morcegos filostomídeos são mais bem definidas estruturalmente no Cerrado que no Pantanal, devido ao diferente histórico ecológico e evolutivo entre esses dois domínios. Para tanto, foram utilizadas as métricas de redes mais bem conhecidas e comumente utilizadas: especialização, aninhamento e modularidade. No contexto apresentado, espera-se que as interações mutualísticas no Pantanal sejam mais fracas, com baixa especialização de frugívoros em determinados tipos de frutos, já que é um ambiente em permanente estágio inicial de sucessão ecológica devido aos pulsos anuais de inundação que favorecem espécies dominantes. Além disso, subconjuntos locais de espécies podem representar uma amostra fiel do que é possível encontrar ao longo desse ecossistema, apresentando alto aninhamento e baixa modularidade na rede regional. No Cerrado, um subconjunto local de espécies interagentes pode não apresentar uma amostra representativa do ecossistema, já que ele é composto de

várias fitofisionomias e centros de endemismos ao longo de sua extensão e, portanto, menor aninhamento das redes locais à rede regional. Adicionalmente, a maior riqueza de espécies de morcegos no Cerrado que no Pantanal dilui o efeito de dominância entre espécies de morcegos, sugerindo maior especialização das redes de interações, e consequentemente, maior modularidade. O mesmo padrão é esperado para as redes de interações antagonísticas, embora estas, assim como as mutualísticas possam ter trazido para o Pantanal relações evolutivas já estabelecidas anteriormente no Cerrado.

## OBJETIVOS

Os principais objetivos deste estudo foram descrever os padrões da estrutura e avaliar as diferenças geográficas das redes de interações mutualísticas entre morcegos filostomídeos e plantas (frutos), assim como das redes de interação antagonísticas entre morcegos filostomídeos e dípteros ectoparasitas entre o Cerrado e o Pantanal. Considerando que a região de Cerrado compreende ambientes antigos e mais previsíveis que ambientes do Pantanal, foram testadas as seguintes hipóteses: comparativamente às redes de interações mutualísticas e antagonísticas do Cerrado, as do Pantanal devem (1) ser menos complexas (menos espécies componentes e, portanto, menor número de interações possíveis), (2) apresentar menor nível de especialização, (3) apresentar maior magnitude de aninhamento e menor modularidade, e (4) serem menos variáveis localmente quanto à composição e à estrutura das redes de interações.

## MATERIAL E MÉTODOS

### **Região de Estudo**

Para este estudo foram determinados oito sítios amostrais para a coleta de dados, além da compilação de dados de estudos anteriores, que adicionou mais nove sítios amostrais (Longo 2009, Munin 2011) (Figura 1, Tabela 1). Os sítios amostrais foram estabelecidos em regiões do Cerrado (planalto) e do Pantanal (planície) (Figura 1, Tabela 1). Todos eles situam-se exclusivamente em vegetação de matas ciliares das bacias dos rios Negro e Miranda, que nascem no planalto e escoam pelo Pantanal até desembocarem no rio Paraguai (Figura 1). As amostragens incluíram a maior parte da variação espacial das comunidades em matas ciliares da porção sul da bacia hidrográfica do Alto Rio Paraguai em Mato Grosso do Sul (BAP). A localização geográfica, a região e a denominação de cada sítio estabelecido para coleta de dados inéditos estão descritas na Tabela 1. Sítios amostrais adicionais provieram dos estudos de Longo (2009) e Munin (2011). Ambos coletaram dados nas mesmas localidades, exceto pela Fazenda Rio Negro (Faz Rio Negro; Figura 1), que foi substituída pela Fazenda Campo Lourdes no segundo estudo (Campo Lourdes; Figura 1).

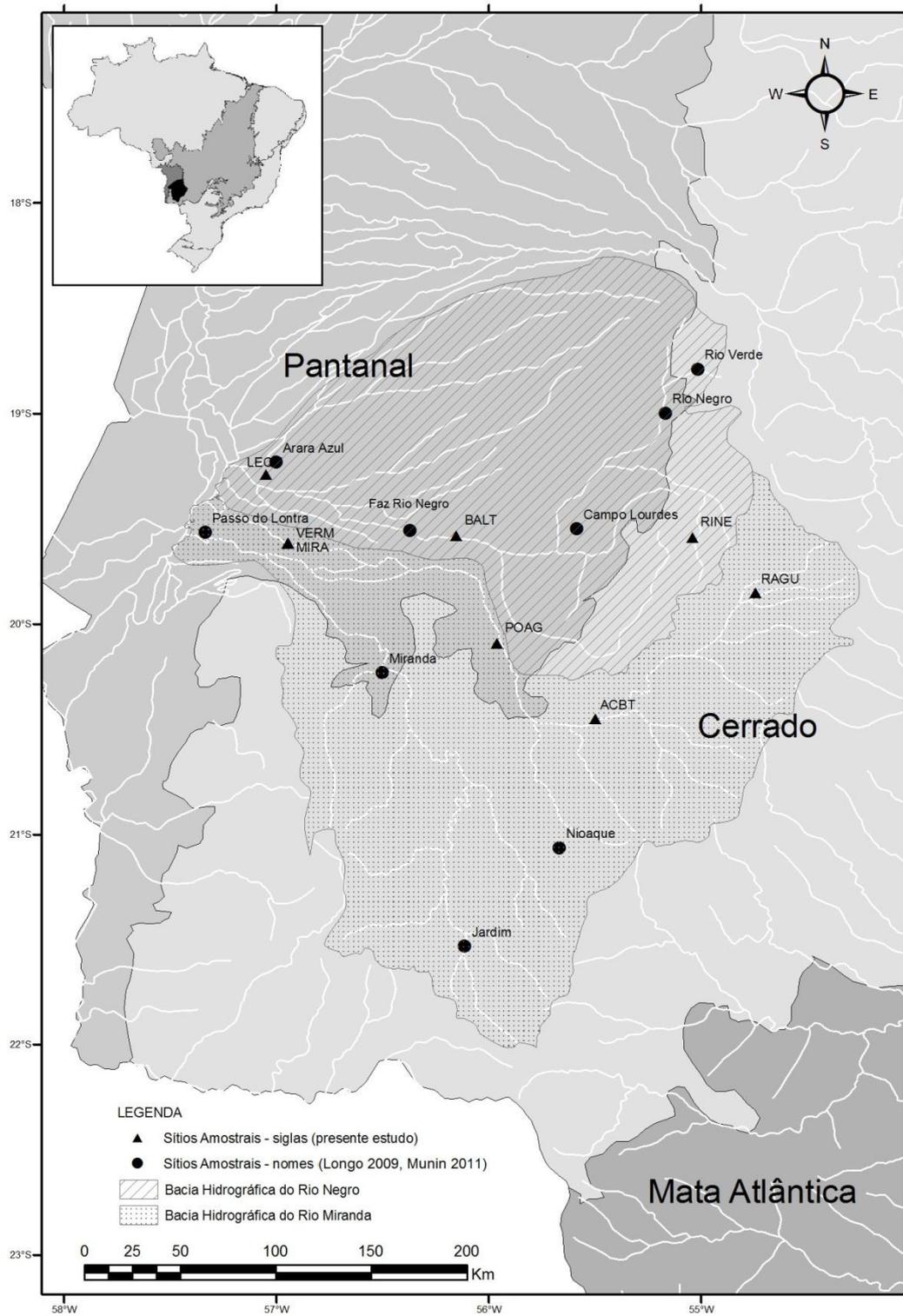


Figura 1. Localização dos sítios de coleta no Cerrado e Pantanal ao longo das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

Tabela 1. Região e descrição geográfica dos sítios amostrais estabelecidos no Cerrado e Pantanal ao longo das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. Demais localidades consideradas constam dos estudos de Longo (2009) e Munin (2011).

Localidade	Domínio	Bacia	Sítio	Longitude	Latitude	Altitude
Acampamento Batista	Cerrado	Miranda	ACBT	55° 29' 50"W	20° 27' 11"S	193,4
Base de Estudos do Pantanal	Pantanal	Miranda	MIRA	57° 00' 57"W	19° 35' 02"S	99,2
Estância Recanto das Águas	Cerrado	Miranda	RAGU	54° 44' 31"W	19° 51' 13"S	273,0
Pousada Aguapé	Pantanal	Miranda	POAG	55° 57' 41"W	20° 05' 42"S	129,8
Curva do Leque	Pantanal	Negro	LEQU	57° 11' 00"W	19° 15' 34"S	81,0
Fazenda Barranco Alto	Pantanal	Negro	BALT	56° 09' 18"W	19° 33' 56"S	110,2
Município de Rio Negro	Cerrado	Negro	RINE	55° 02' 21"W	19° 35' 30"S	302,3
Base de Estudos do Pantanal	Pantanal	Miranda	VERM	56° 56' 46"W	19° 37' 07"S	101,58

### Bacias Hidrográficas dos Rios Miranda e Negro

A bacia do rio Miranda possui quase 45 mil km<sup>2</sup> e abriga porções territoriais de 23 dos 78 municípios do estado de Mato Grosso do Sul (Ferraz 2006). O relevo da bacia do Miranda é marcado por contrastes entre as terras baixas e periodicamente inundáveis da planície do Pantanal e as terras altas do entorno, não inundáveis, constituídas de planaltos, serras e depressões (Pereira et al. 2004). As altitudes situam-se em torno de 400 a 500 metros junto à escarpa do planalto, chegando a 350 metros junto à depressão, quando então coalesce em alguns trechos. Na planície configura uma superfície baixa, com altimetria variando de 100 a 300 metros e dissecação incipiente originando modelados do tipo convexo e tabular, com predomínio de planissolos e solos aluviais (Pereira et al. 2004; Figura 2). A presença de rochas basálticas nos Piemontes da Serra de Maracaju proporciona grandes extensões de Latossolo Roxo eutrófico e Terra Roxa Estruturada eutrófica. Nas áreas próximas às nascentes do Rio Miranda, na Serra de Maracaju, a vegetação original é de Savana (Cerrado), incluindo Savana Densa (Cerradão) e Floresta Estacional (Figura 3). Nas planícies pantaneiras, a vegetação é de Savana Parque ou Estépica (Figura 3), com estrato gramíneo-lenhoso

predominante, que em sua maioria foi substituída por pastagens de gramíneas exóticas (Ferraz 2006). A vegetação denominada Savana Arbórea Densa (Cerradão) está presente em manchas isoladas na bacia. É uma formação de estrato denso de árvores baixas, xeromórficas, providas de grandes folhas coriáceas, perenes e casca corticosa (Pereira et al. 2004). A Savana Arbórea Aberta também recobre a bacia de forma descontínua, apresentando como principal característica um estrato graminóide que reveste o solo e que seca durante o período de estiagem.

A bacia do Rio Negro possui cerca de 37 mil Km<sup>2</sup> de área de drenagem e está inserida no megaleque fluvial do Taquari e coalesce, na sua borda sul, com os leques do Aquidauana e do Taboco (Facincani et al. 2006, Facincani 2007). O leque aluvial do rio Negro se desenvolveu sobre depósitos distais do megaleque, que ficaram preservados de maneira relictual na planície por pequenas lagoas de formas variadas, conhecidas como baías (lagoas de água doce) e salinas (lagoas de água alcalina), que são de ocorrência exclusiva nessa região chamada de Nhecolândia (PCBAP 1997). O rio Negro, que define o limite sul do megaleque do Taquari, apresenta ao longo de seu curso mudanças de estilo fluvial (Mendes & Assine 2010). O rio forma um cinturão de meandros na planície, responsável pela agradação de depósitos holocênicos, em contraposição aos depósitos predominantemente pleistocênicos dos leques adjacentes. Com 527 km de extensão, o Rio Negro nasce na Serra de Maracaju a 400 metros de altitude. A incidência da planície é maior que a do planalto nesta bacia, diferentemente da bacia do rio Miranda, onde há predominância de áreas altas de entorno do Pantanal. A parte de Cerrado (planalto) da bacia do rio Negro apresenta predominância de latossolos e solos litólicos, enquanto na planície do Pantanal predominam solos aluviais e areno-quartzosos profundos (Figura 2). A vegetação nas

partes altas da bacia do rio Negro apresenta predominância de vegetação arbórea densa, enquanto na planície predomina vegetação gramíneo-lenhosa e fisionomia de Savana-Parque (Figura 3).

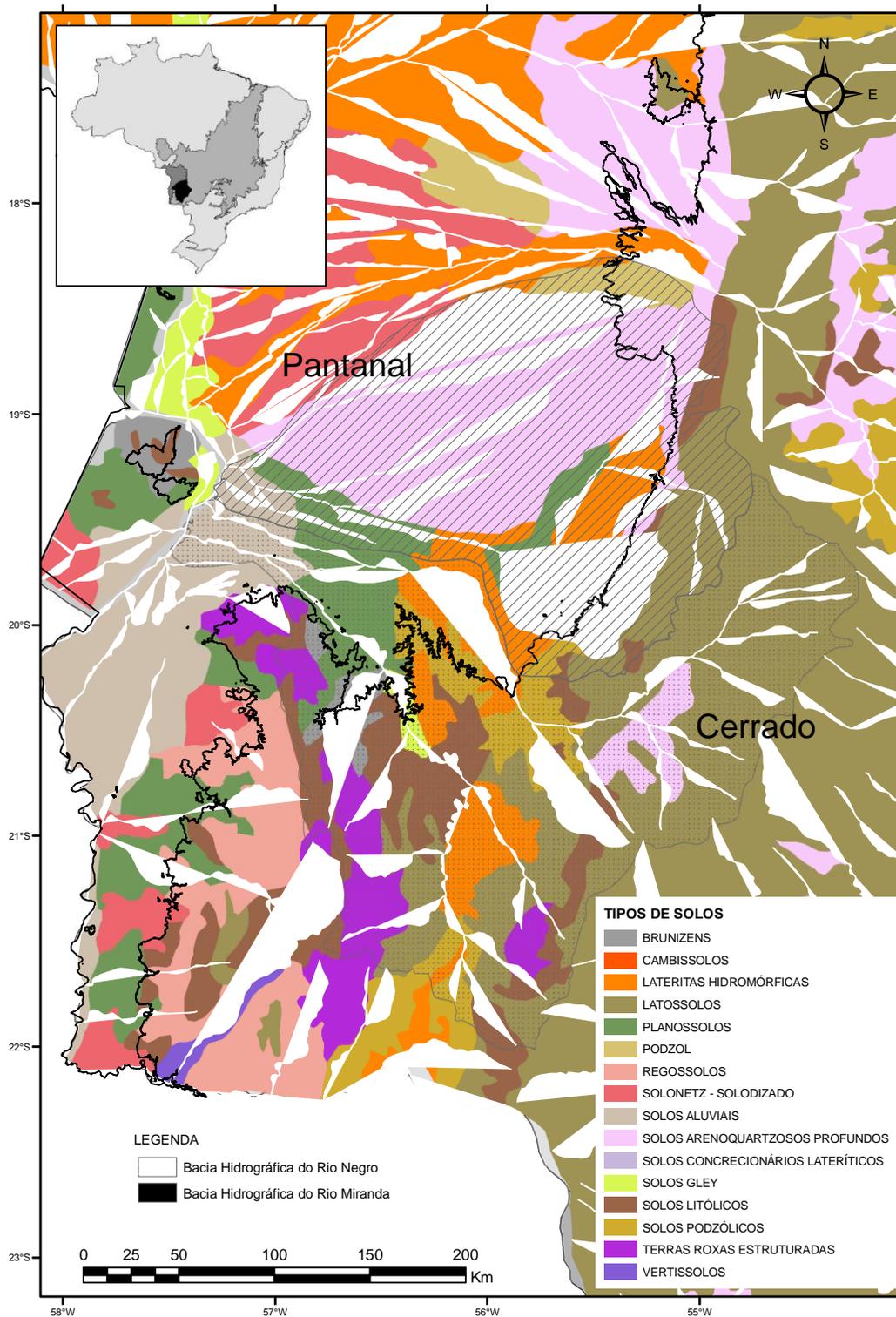


Figura 2. Tipos de solos existentes na região de estudo, que inclui áreas da planície do Pantanal, do Cerrado (planalto) e das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

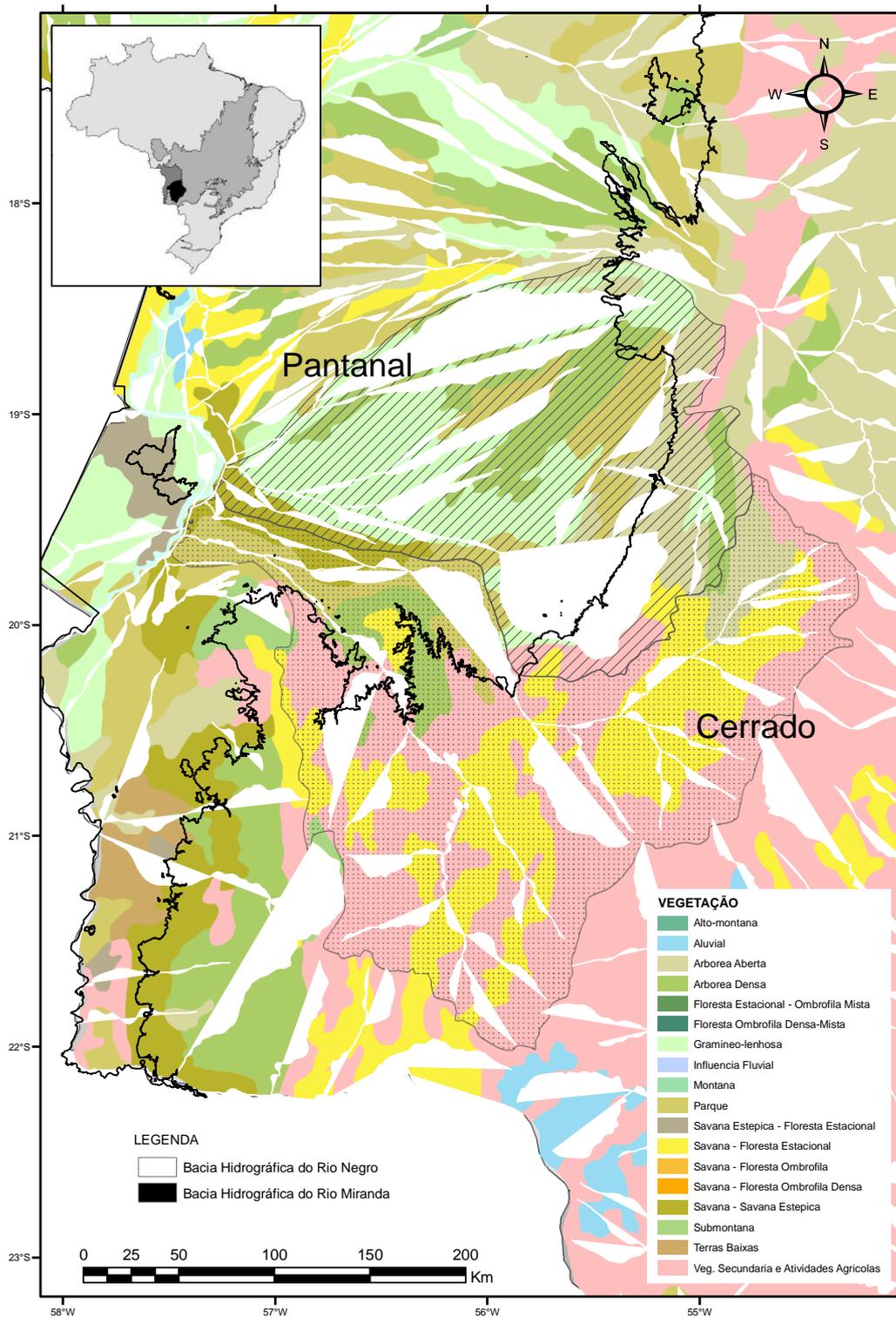


Figura 3. Tipos de vegetações existentes na região de estudo, que inclui áreas da planície do Pantanal, do Cerrado (planalto) e das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

## **A Fauna de Morcegos Regional**

A fauna de morcegos da região sul do Pantanal e áreas altas de entorno é relativamente bem conhecida. Dados disponíveis para o estado de Mato Grosso do Sul estão descritos em Leite et al. (1998), Taddei et al. (2000, 2003), Camargo & Fischer (2005), Gonçalves et al. (2007), Longo et al. (2007), Camargo et al. (2009), Cunha et al. (2009) e Teixeira et al. (2009). Trabalhos recentes de síntese de informações sobre a fauna de morcegos regional divergem quanto às considerações, e conseqüentemente, quanto ao número de espécies. Cáceres et al. (2008) reportaram a existência de 61 espécies no estado de Mato Grosso do Sul, enquanto Alho et al. (2011) consideraram a ocorrência de 56 espécies de morcegos no Pantanal sul e região de entorno, e concluíram que 66 espécies já foram registradas no Mato Grosso do Sul. Mais recentemente (E. Fischer et al., dados inéditos) listaram 74 espécies para as regiões de Cerrado e Pantanal de Mato Grosso do Sul. Dentre estas 74 espécies, 60 ocorrem no Cerrado e 57 ocorrem no Pantanal, sendo 42 delas pertencente à família Phyllostomidae, grupo focal do presente estudo. Cerca de 60% das espécies de morcegos filostomídeos se alimentam preferencialmente de frutos. Em adição à grande incidência do hábito frugívoro em filostomídeos, a alta especificidade de algumas famílias de moscas parasitas (Dick & Patterson 2007), tornam esses morcegos um grupo promissor para estudos de ambas as redes de interações, mutualísticas e antagonísticas.

## Coleta de Dados

As amostragens foram realizadas por meio de capturas de morcegos em redes-neblina, de duas ou três noites consecutivas por sítio, sempre em fase de lua nova ou quarto minguante. Cada sítio amostral foi visitado ao menos três vezes por ano. Em cada noite de coleta, de seis a oito redes-neblina de 12 x 2,6 m foram mantidas abertas durante seis horas a partir do anoitecer. Os morcegos capturados foram acondicionados e mantidos em sacos de pano por pelo menos 45 min. Após esse tempo, os morcegos capturados foram identificados por meio da inspeção de características morfológicas, medidas de massa e comprimento do antebraço, registro do sexo, da classe de idade e do estágio reprodutivo. Ectoparasitas dípteros encontrados na pelagem de cada morcego foram coletados manualmente, ou com auxílio de pinça, e depositados em tubos herméticos contendo álcool a 70%. As fezes encontradas no interior dos sacos foram acondicionadas e individualizadas em tubos herméticos contendo glicerina. Em seguida, os morcegos foram soltos no local da captura, exceto para alguns exemplares de cada espécie, que foram sacrificados para confirmação da identificação e depósito como testemunhos na coleção zoológica da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS). Em laboratório, tanto os ectoparasitas e as fezes foram triados e identificados com base nas coleções de referência da ZUFMS e do Herbário da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. Os dados de Longo (2009) e Munin (2011), incorporados ao presente trabalho, seguiram procedimentos idênticos de amostragens supracitados. Entre 2007 e 2008, Longo (2009) empreendeu esforço amostral total de 52.790 m<sup>2</sup>.h, distribuídos por 47 noites de coleta. No estudo de Munin (2011), os dados foram coletados em 96 noites de 2009 a 2010, totalizando 89.856 m<sup>2</sup>.h de esforço amostral total. No presente estudo, foram empreendidas

68.481 m<sup>2</sup>.h de rede, distribuídas por 46 noites entre 2010 e 2013. Dessa forma, os dados aqui considerados foram obtidos em 189 noites de capturas entre os anos de 2007 e 2013, em com o esforço amostral geral de 211.127 m<sup>2</sup>.h.

### Análise de Dados

Os dados foram descritos inicialmente em termos de padrões de riqueza e abundância, tanto de morcegos quanto de plantas e ectoparasitas pelos sítios de coleta. As propriedades das redes locais e regionais foram analisadas e comparadas utilizando-se as métricas especialização, aninhamento e modularidade. Essas métricas são amplamente utilizadas na literatura e possibilitam comparações com outros estudos (Dáttilo et al. 2013). As comparações foram realizadas por meio do teste *t* pareado, com os sítios amostrais da mesma bacia para testar diferenças entre o Pantanal e o Cerrado, e do mesmo domínio para testar diferenças entre as bacias hidrográficas do Miranda e do Negro, sem prejuízo em termos de graus de liberdade (Tabela 2). Para o pareamento foram consideradas as maiores e menores distâncias geográficas entre os sítios (Figura 1; Tabela 2).

Tabela 2. Pareamento dos sítios amostrais para testar diferenças entre Pantanal, e Cerrado e entre as bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

	Comparação entre Domínios (n=6)		Comparação entre Bacias (n=7)	
	<i>Cerrado</i>	<i>Pantanal</i>	<i>Miranda</i>	<i>Negro</i>
<i>Miranda</i>	Jardim	BEP/P.Lontra*	ACBT	RINE
	Nioaque	MIRA	<i>Cerrado</i> Jardim	Rio Verde
	ACBT	POAG	Nioaque	Rio Negro
<i>Negro</i>	Rio Verde	Arara Azul	BEP	LEQU
	Rio Negro	BALT	<i>Pantanal</i> MIRA	Arara Azul
	RINE	C.Lourdes/FRN**	Miranda	BALT
	-	-	POAG	Campo Lourdes

\*BEP (Base de Estudos do Pantanal - estudo de redes antagonísticas) é a mesma localidade que P. Lontra (Passo do Lontra - estudo de redes mutualísticas). \*\*Para o estudo de redes mutualísticas foi considerada a localidade Fazenda Campo Lourdes (C.Lourdes), substituída pela Fazenda Rio Negro (FRN) no estudo de redes antagonísticas.

## Métricas

### *Especialização (H2')*

O nível total de especialização de todas as espécies interagentes de uma rede de interação bipartida é descrito pelo índice  $H2'$ , i.e., o nível de especialização ou seletividade de uma rede bipartida inteira (Blüthgen et al. 2006). Ele descreve o quanto as interações observadas desviam das que seriam esperadas pelos totais marginais das espécies (soma qualitativa das linhas e das colunas de uma matriz de interações). Quanto mais seletivas forem as espécies, maior o  $H2'$  para a rede total. O índice de especialização  $H2'$  é derivado do índice  $d'$  que expressa o quanto é especializada uma espécie em determinado recurso. O índice  $d'$  é obtido pela distancia de Kulback-Leibler, como o índice de diversidade de Shannon (veja Blüthgen et al. 2006), e calcula o quão fortemente uma espécie desvia de uma amostragem aleatória de parceiros disponíveis; ele varia de zero (sem especialização) a um (especialista perfeito). Portanto, o índice  $H2'$  revela se uma rede de interações é especializada (valores próximos a um) ou generalizada (valores próximos a zero). Para o cálculo do  $H2'$ , as interações foram representadas pela frequência de ocorrência da interação em determinado sítio ou região, usando o pacote bipartite (Dormann et al. 2009) da programa R (R Development Core Team 2010; ver. 3.0.1).

### *Aninhamento*

O aninhamento das redes foi calculado pela métrica de aninhamento baseada na sobreposição e preenchimento decrescente (NODF – *Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill* - Almeida-Neto et al. 2008), com auxílio do programa ANINHADO (Guimarães Jr. & Guimarães 2006). Os valores de NODF variam de zero

(não aninhado) a 100 (perfeitamente aninhado). Para saber se os valores observados diferem dos estimados, o aninhamento de cada rede foi comparado com o de 1.000 redes estimadas por dois modelos nulos, aqui chamados de modelo I e modelo II (ER e CE do próprio ANINHADO, respectivamente). O modelo I atribui presenças aleatoriamente às células da matriz, ou seja, todas as células tem a mesma probabilidade de ser ocupadas. A probabilidade é estimada pelo número de presenças na matriz original dividido pelo número de células (linhas x colunas) (Bascompte et al. 2003). O modelo II propõe que a probabilidade de uma interação ocorrer é proporcional ao número de interações observadas entre os grupos de espécies envolvidos (morcegos e plantas). Basicamente, a probabilidade de cada célula ser ocupada é a média das probabilidades de ocorrência em suas respectivas linha e coluna (Bascompte et al. 2003). O modelo II foi priorizado, pois apresenta distribuição balanceada de erros estatísticos, enquanto o modelo I é propenso a erros tipo I (Rodríguez-Gironés & Santamaría 2006). Valores de  $p$  foram definidos como a proporção de matrizes aleatórias cujos valores de NODF foram iguais ou menores aos obtidos para as matrizes reais. Para comparações válidas entre as matrizes observadas, os valores de aninhamento foram padronizados quanto à riqueza de espécies, conectância e heterogeneidade de interações usando o *z-scores* (Ulrich et al. 2009). O *z-score* descreve o desvio do grau de aninhamento de uma rede real de interações de um valor de aninhamento esperado em redes que compartilham todos os atributos das redes reais preservados pelo modelo nulo. Dessa forma, os *z-scores* permitem investigar se os padrões observados na análise de valores brutos do aninhamento, realizada somente após o controle de todas as características, são preservados pelo modelo nulo (Almeida-Neto et al. 2008, Ulrich et al. 2009). Adicionalmente, a

contribuição de cada espécie para o aninhamento foi calculada por meio do somatório dos valores de pareamento entre linhas (morcegos) e entre colunas (plantas).

### *Modularidade*

A modularidade é uma compartimentalização, caracterizada por um grupo de espécies interagindo mais fortemente entre si (módulo) que com quaisquer outras espécies na rede, conferindo maior resistência e resiliência ao grupo de espécies (Pascual & Dunne 2006, Thébault & Fontaine 2010, Mello et al. 2011). Redes bipartidas entre plantas frutíferas e morcegos frugívoros são representadas por uma matriz de contingência onde as interações podem ser representadas qualitativamente (presença ou ausência) ou quantitativamente (frequência da interação). Os dados aqui considerados são quantitativos, embora algumas análises requeiram matrizes binárias, como a análise de aninhamento e o algoritmo de detecção de módulos (*Simulated Annealing* - SA, veja Guimerà & Amaral 2005). Este algoritmo identifica as regiões densas (módulos) mais significativos, resultando em módulos com significado potencialmente co-evolutivos (veja Thompson 2005) ou como centros de redes mutualísticas (Bascompte et al. 2003). Para testar se as matrizes reais são modulares foram simuladas 1.000 matrizes dos mesmos modelos nulos I e II supracitados, com o auxílio dos programas Modular (Marquitti et al. 2013) e Netcarto (Guimerà & Amaral 2005) com modificações que incluem teste de significância para modularidade. A classificação de espécies em periféricas, conectoras, conectoras de módulo e conectoras de rede seguiu os critérios estabelecidos por Olesen et al. (2007).

### Seleção de Modelos

Para testar a hipótese central deste estudo, de que as diferenças histórico-evolutivas entre o Cerrado e o Pantanal determinam a variação no padrão das interações entre morcegos e plantas e entre morcegos e ectoparasitas, foram idealizados três modelos probabilísticos baseados nas interações registradas entre todas as espécies (Modelo I: Matriz Total – MT), nas interações registradas no Cerrado e Pantanal (Modelo II: Matriz Cerrado – MC e Matriz Pantanal – MP) e nas interações identificadas nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro (Modelo III: Matriz Miranda – MM e Matriz Negro - MN). Em rotina desenvolvida no programa R (R Development Core Team 2010; ver. 3.0.1), as matrizes reais com dados de frequência de ocorrência foram transformadas em matrizes de probabilidade, cujos valores geraram sub-matrizes representativas das matrizes locais, em número e tamanho reais. A abordagem de máxima verossimilhança foi empregada para verificar se as propriedades das redes reproduzidas probabilisticamente representam as redes reais ou não. Dessa forma, as sub-matrizes geradas foram tomadas como amostras independentes para testar os modelos idealizados. Basicamente, foi realizada a simulação de amostras *a posteriori* a partir de amostras reais coletadas (*a priori*) pela função de verossimilhança (distribuição de probabilidades), cujos valores máximos (mais próximos dos reais) são determinados por otimização numérica (veja Hartig et al. 2011). O critério de informação de Akaike (AIC) conduziu a seleção do modelo que melhor correspondeu às matrizes empíricas. Baseado no conceito de entropia, o critério AIC oferece uma medida relativa das informações perdidas quando um determinado modelo é usado para descrever a realidade. Dentre os procedimentos de inferência estatística não-

determinística, a seleção de modelos permite escolher qual dentre várias hipóteses disputantes recebe o maior suporte dos dados.

#### Alterações na Composição de Espécies

Para avaliar mudanças na composição de espécies de morcegos, de plantas e das interações entre esses dois conjuntos, do Cerrado e para o Pantanal, assim como de uma bacia hidrográfica para outra, foi calculada a diversidade  $\beta$  entre os sítios amostrais a partir do índice de dissimilaridade de Jaccard. Para avaliar se a substituição de espécies e de interações é maior do que seria esperado ao acaso foram utilizados testes de permutação com 10.000 aleatorizações, conduzidas por uma rotina no programa R. Baseado na riqueza total de morcegos de cada região (diversidade  $\gamma$ ) foi calculada a diversidade  $\alpha$ ,  $\alpha_{\text{média}} = (\alpha_1 + \alpha_2 + \dots + \alpha_n)/n$ , onde  $\alpha_1$  é a riqueza de espécies de morcegos no sítio 1,  $\alpha_2$  no sítio 2 e assim sucessivamente até o total de sítios amostrais de cada região. Dessa forma, a diversidade  $\beta$  foi calculada a partir da diferença entre a diversidade  $\gamma$  e a diversidade  $\alpha$  média (Dáttilo et al. 2013). Este procedimento foi realizado para as espécies de morcegos, de plantas e para interações específicas (quadrinômios). Para avaliar se houve acréscimo de espécies de uma região para outra, as aleatorizações da classificação de espécies (presença ou ausência) foram feitas mantendo-se fixa a diversidade  $\gamma$ . Ao final de cada aleatorização, a riqueza de espécies estimada foi comparada com a riqueza real (Dáttilo et al. 2013).

## RESULTADOS

### Padrões de Abundância e Riqueza de Espécies Interagentes

#### Morcegos

Ao todo, foram considerados dados obtidos de 2.386 exemplares pertencentes a 19 espécies de morcegos filostomídeos. A distribuição das espécies de morcegos pelos sítios amostrais, bem como a abundância relativa e a abundância total de cada uma delas está ilustrada na Tabela 3. As espécies mais frequentes foram *Artibeus planirostris*, *Carollia perspicillata*, *Platyrrhinus lineatus* e *Glossophaga soricina*, todas com mais de 100 indivíduos capturados ao longo do estudo. *A. planirostris* e *C. perspicillata* foram registradas em todos os sítios amostrais, seguidas das espécies *Glossophaga soricina* e *Platyrrhinus lineatus*, que deixaram de ser encontradas em apenas um sítio (BALT/Pantanal) e em três sítios (Jardim/Cerrado, e Fazenda Rio Negro e LEQU, ambos no Pantanal), respectivamente (Tabela 3). As espécies menos frequentes foram *Chiroderma villosum*, *Micronycteris minuta*, *Mimon bennettii*, *Lophostoma brasiliense*, *Phyllostomus hastatus*, *Pygoderma bilabiatum*, todas com menos de seis indivíduos registrados e registros obtidos em menos de dois sítios amostrais (exceto *C. villosum* que foi encontrada em três localidades) (Tabela 3).

A diversidade de morcegos no Cerrado ( $H'=1,54$ ) foi maior que no Pantanal ( $H'=1,16$ ) (test  $t$  para diversidade de Shannon:  $t = 7,2942$ ;  $p < 0,05$ ). No Cerrado foram capturados 1.193 indivíduos pertencentes às 19 espécies, e os 1.194 morcegos capturados no Pantanal representaram 13 espécies de morcegos filostomídeos. A espécie *Carollia perspicillata* foi a segunda espécie mais abundante no Cerrado, mas apresentou abundância intermediária no Pantanal, onde ocupa o quinto lugar no ordenamento das espécies mais abundantes neste domínio.

*Artibeus planirostris* foi a espécie de morcego mais frequente (com quase 60% de todos os indivíduos capturados), respondendo por 52% dos registros no Cerrado e 67% no Pantanal (Figura 4). De forma geral, esta espécie também foi a mais abundante considerando cada sítio amostral separadamente, com exceção apenas dos sítios RAGU (onde foi menos capturada que *Carollia perspicillata* e *Sturnira lilium*) e RINE (onde *Glossophaga soricina* foi mais abundante) (Tabela 3). Estes dois sítios estão localizados no Cerrado de entorno (planalto), o primeiro na bacia do rio Miranda e o segundo na bacia do Negro.

Dentre as espécies que apresentaram abundância baixa-intermediária (entre 5 e 50 indivíduos capturados), o gênero *Anoura* foi restrito ao Cerrado e *Lophostoma silvicolum* foi mais frequente no Pantanal (Tabela 3; Figura 4). Dentre as espécies consideradas raras (representadas por menos de seis indivíduos), *Phyllostomus hastatus* e *Chiroderma villosum* ocorreram nos dois domínios, porém *Micronycteris minuta*, *Lophostoma brasiliense*, *Pygoderma bilabiatum* e *Mimon bennettii*, assim como as duas espécies de *Anoura*, foram registradas apenas em regiões de Cerrado (Tabela 3).

Tabela 3. Espécies de morcegos filostomídeos e número de indivíduos capturados nos sítios amostrais estabelecidos nas regiões do Cerrado e do Pantanal de Mato Grosso do Sul.

Espécies de Filostomídeos	Cerrado								Pantanal								Total	
	ACBT	Jardim	Miranda	Nioaque	RAGU	RINE	Rio Negro	Rio Verde	Arara Azul	BALT	BEP	C Lourdes	Faz R Negro	LEQU	MIRA	POAG		VERM
<i>Artibeus planirostris</i>	46	76	177	151	13	24	79	58	273	76	179	34	26	46	64	42	60	1424
<i>Carollia perspicillata</i>	33	8	64	64	29	20	37	25	1	1	6	1	2	1	2	11	2	307
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	6	6	4	10	2	6	10	4	32	0	45	2	8	29	51	4	14	233
<i>Glossophaga soricina</i>	3	0	5	8	3	36	7	14	1	65	3	4	0	0	1	19	4	173
<i>Artibeus lituratus</i>	1	5	9	3	1	1	1	1	1	12	3	0	0	0	3	0	7	48
<i>Sturnira lilium</i>	4	8	1	13	15	0	0	1	2	0	1	0	0	3	0	0	0	48
<i>Anoura caudifer</i>	8	0	0	5	1	11	13	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	43
<i>Lophostoma silvicolum</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	4	1	5	5	4	1	1	0	6	29
<i>Phyllostomus discolor</i>	0	0	8	1	0	7	0	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	22
<i>Desmodus rotundus</i>	0	0	1	4	0	0	2	1	0	2	0	0	2	1	2	0	1	16
<i>Platyrrhinus helleri</i>	3	0	0	1	0	2	0	1	0	2	0	0	1	0	0	2	0	12
<i>Chrotopterus auritus</i>	2	1	0	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	9
<i>Anoura geoffroyi</i>	2	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
<i>Micronycteris minuta</i>	2	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Phyllostomus hastatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	4
<i>Chiroderma villosum</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Lophostoma brasiliense</i>	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Pygoderma bilabiatum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Mimon bennettii</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>Riqueza de Espécies</b>	12	8	8	11	9	10	8	14	9	9	8	7	6	7	7	5	9	19
<b>Total de Indivíduos</b>	111	114	277	273	67	109	158	133	325	161	251	57	49	83	124	78	96	2386

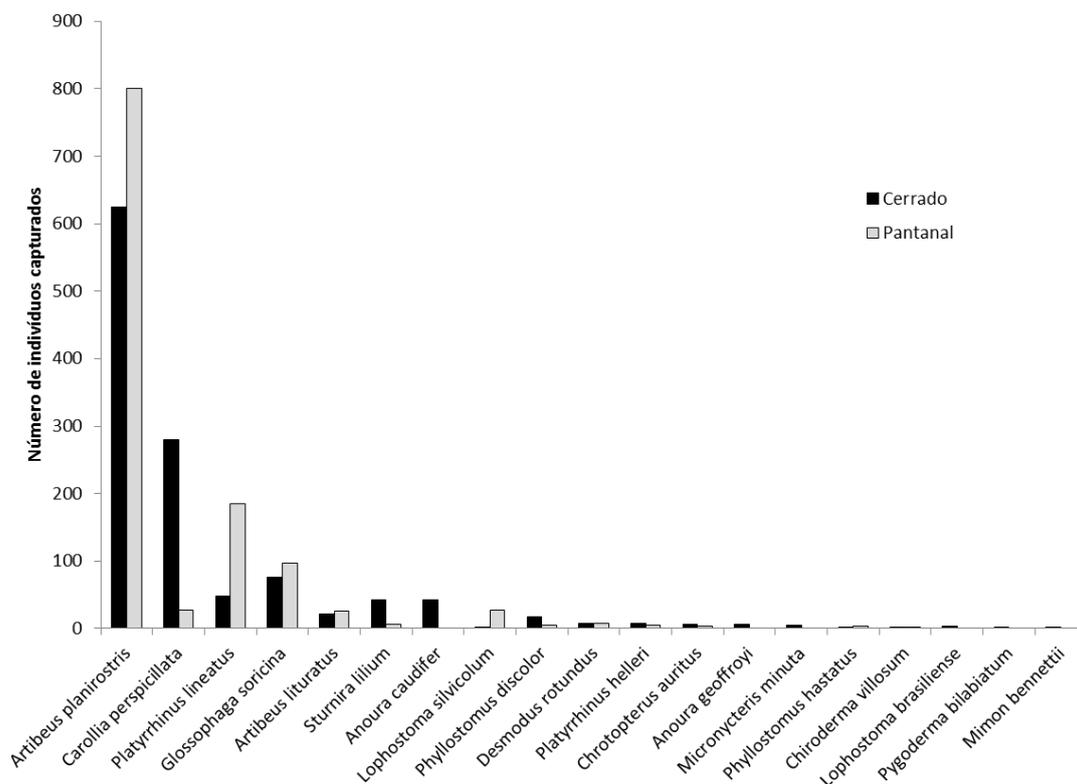


Figura 4. Distribuição de abundância entre as espécies de morcegos filostomídeos registradas durante o período de estudo nas regiões do Cerrado e do Pantanal de Mato Grosso do Sul.

As curvas de acumulação de espécies pelas regiões estudadas mostraram tendência à estabilização acima de dez espécies no Cerrado, e abaixo deste número no Pantanal (Figura 5). Os sítios amostrais que ilustram a afirmação anterior são Acampamento Batista (ACBT) e município de Rio Verde de Mato Grosso (Rio Verde) no Cerrado e, Passo do Lontra (BEP) e Pousada Aguapé (POAG) no Pantanal (Figura 5). Entretanto, o número de espécies de morcegos tendeu à estabilização abaixo de dez espécies no sítio Miranda (Cerrado). Com maior esforço amostral, é provável que espécies adicionais apareçam nos sítios Fazenda Barranco Alto (BALT) Vermelho

(VERM) do Pantanal, cujas curvas de acumulação de espécies permaneceram ascendentes (Figura 5).

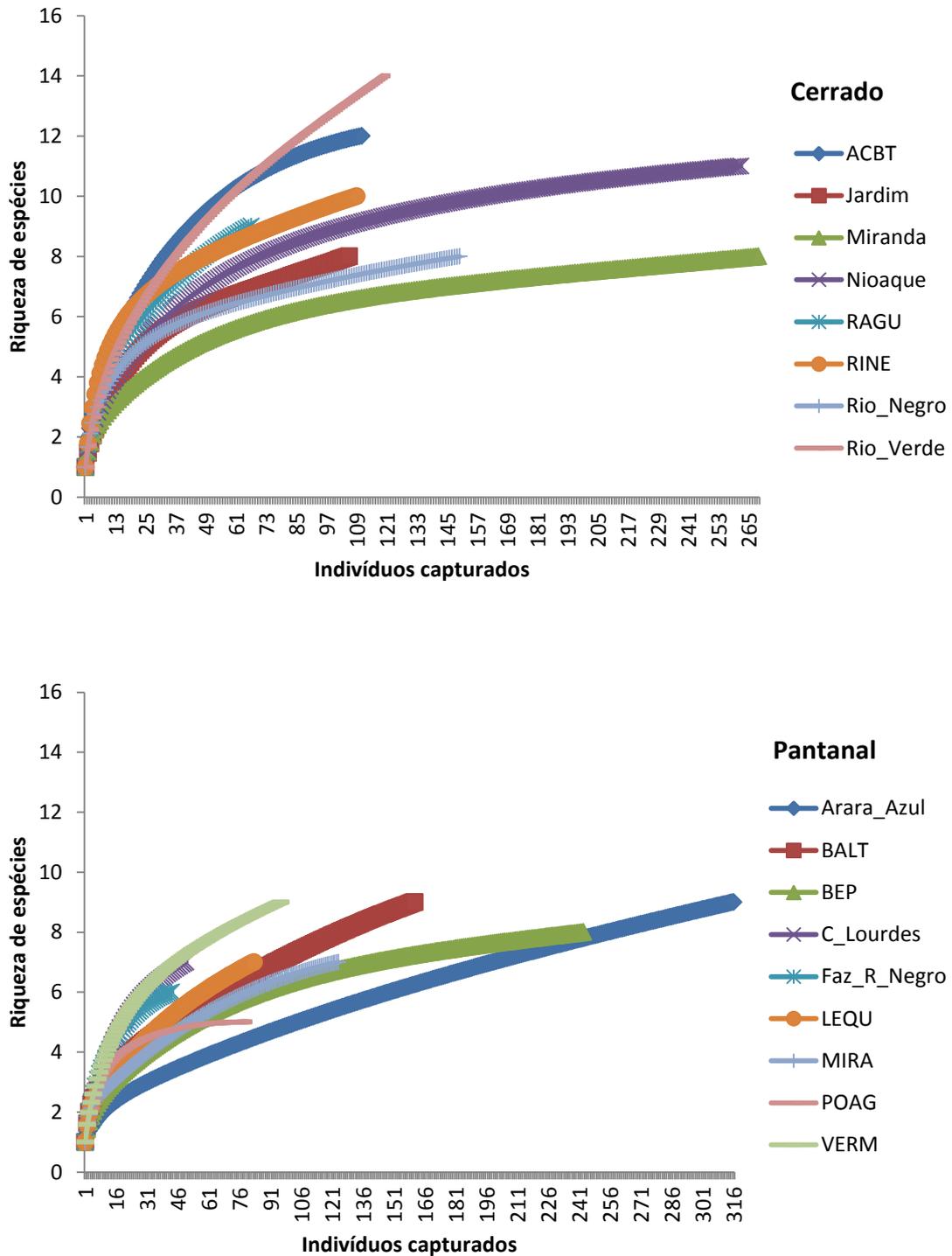


Figura 5. Curvas de rarefação de indivíduos pelas espécies de morcegos encontradas nos sítios amostrais do Cerrado e do Pantanal, Mato Grosso do Sul.

### Padrões de Abundância e Riqueza de Sementes em Fezes de Morcegos

Cerca de metade dos morcegos capturados chegaram a defecar enquanto cativos em sacos de pano, e pouco mais da metade dessas amostras fecais continham sementes, totalizando 494 amostras fecais com sementes identificadas (presente estudo, Munin 2011). Das 19 espécies de morcegos filostomídeos registradas, apenas 11 apresentaram sementes em amostras fecais, por meio das quais foram identificadas 22 espécies de plantas. Em geral, as espécies mais abundantes foram também as grandes consumidoras de frutos. *Carollia perspicillata* consumiu 17 das 22 de espécies de frutos, com predominância de espécies do gênero *Piper* (114 de de 139 registros; Tabela 4). Os morcegos *Artibeus planirostris*, *Sturnira lilium* e *Platyrrhinus lineatus* também apresentaram frugivoria rica em espécies, embora *S. lilium* não tenha sido abundante como as outras duas (Tabela 3, Tabela 4). A espécie *A. planirostris* consumiu mais frutos do gênero *Ficus* (158 de 241 registros), enquanto *P. lineatus* consumiu mais frutos da espécie *Cecropia pachystachya* (35 de 52 registros) (Tabela 4). Assim como *C. perspicillata*, *S. lilium* apresentou mais registros de sementes de *Piper* em suas fezes (10 de 22). Embora abundante, menos de 10% dos indivíduos capturados de *Glossophaga soricina* apresentaram sementes em suas fezes. Apesar do hábito nectarívoro, *G. soricina* consumiu frutos de sete espécies de plantas, sem aparente preferência entre eles (Tabela 4). Interações inesperadas, como a presença de sementes de *Piper aduncum* nas fezes de um indivíduo do morcego carnívoro *Chrotopterus auritus* e sementes de *Ficus crocata* nas fezes de um indivíduo do morcego insetívoro *Lophostoma silvicolum*, também ocorreram. Estas duas espécies,

bem como *Phyllostomus discolor*, consumiram frutos de apenas uma espécie de planta (Tabela 4).

As espécies de frutos mais frequentes nas fezes de morcegos filostomídeos foram *Cecropia pachystachya* (encontrada em 103 morcegos), *Ficus obtusifolia* (n=83), *Ficus crocata* (n=77) e *Piper aduncum* (n=71). Estas espécies também apresentaram maior número de espécies de morcegos consumidores. Sementes de *C. pachystachya* foram encontradas nas fezes de oito espécies de morcegos, *F. obtusifolia* em sete espécies de morcegos (Tabela 4). Sementes de *Ficus crocata* e *Piper aduncum* foram encontradas em seis espécies de morcegos, três delas em comum *Artibeus planirostris*, *C. perspicillata* e *G. soricina* (Tabela 4). Quatro espécies de plantas foram consumidas por apenas uma espécie de morcego: *Ficus calyptroceras* (n=1) e *Ficus insipida* (n=5) por *A. planirostris* e *Solanum pseudoquina* (n=1) e *Vismia* sp. (n=2) por *C. perspicillata*.

Tabela 4. Frequência de interações entre morcegos filostomídeos e plantas (sementes consumidas) no Cerrado e Pantanal de Mato Grosso do Sul.

<b>Espécies</b>	<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Artibeus planirostris</i>	<i>Sturnira lilium</i>	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	<i>Glossophaga soricina</i>	<i>Platyrrhinus helleri</i>	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Anoura caudifer</i>	<i>Chrotopterus auritus</i>	<i>Lophostoma silvicolum</i>	<i>Phyllostomus discolor</i>	<b>Interações</b>
<i>Cecropia pachystachya</i>	6	52	1	35	5	1	2	0	0	0	1	8
<i>Ficus obtusifolia</i>	0	67	1	7	3	3	1	1	0	0	0	7
<i>Ficus crocata</i>	1	62	0	3	2	0	6	0	0	3	0	6
<i>Piper aduncum</i>	53	1	10	0	4	0	0	2	1	0	0	6
<i>Ficus citrifolia</i>	3	29	1	3	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Maclura tinctoria</i>	0	3	2	1	0	1	0	0	0	0	0	4
<i>Banara arguta</i>	6	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Ficus sp.</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3
<i>Piper hispidum</i>	6	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	3
<i>Piper macedoi</i>	10	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Piper sp.2</i>	6	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3
<i>Ficus lushnathiana</i>	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Ficus pertusa</i>	0	9	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Piper angustifolium</i>	10	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Piper tuberculatum</i>	27	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
<i>Piper sp.1</i>	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Solanum paniculatum</i>	3	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Solanum sp.</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Ficus calyptroceras</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ficus insipida</i>	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Solanum pseudoquina</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Vismia sp.</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>Interações</b>	17	14	10	8	7	4	3	2	1	1	1	

### Especialização, Aninhamento e Modularidade

Quanto à especialização das redes de interação entre morcegos e plantas do Cerrado ( $0,48 \pm 0,13$ ;  $n = 6$ ) e do Pantanal ( $0,44 \pm 0,21$ ;  $n = 9$ ), não houve diferença significativa por meio do pareamento dos sítios amostrais na mesma bacia ( $t = -1,819$ ;  $p > 0,05$ ;  $n = 6$  pares; Figura 6A). O mesmo aconteceu entre as bacias hidrográficas do Miranda ( $0,53 \pm 0,16$ ;  $n = 8$ ) e do Negro ( $0,37 \pm 0,17$ ;  $n = 7$ ), com pares de sítios amostrais no mesmo domínio ( $t = 1,361$ ;  $p > 0,05$ ;  $n = 7$  pares) (Figura 6B).

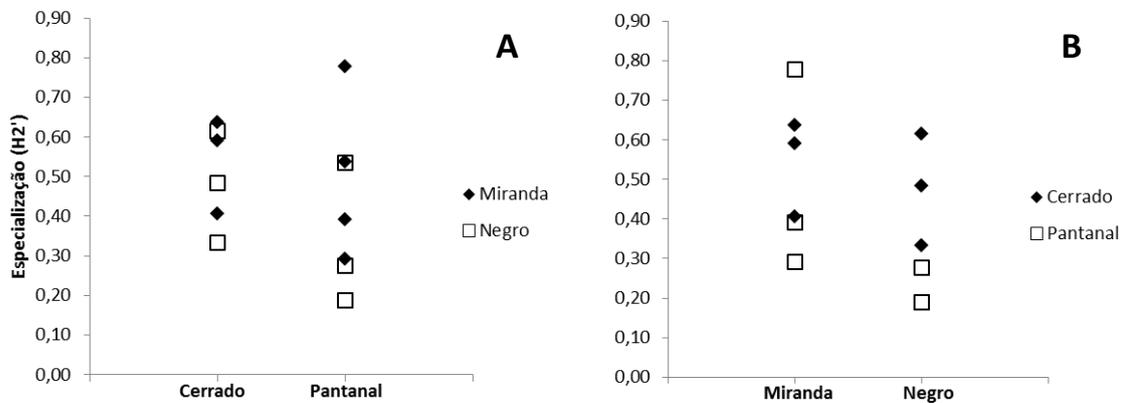


Figura 6. Nível de especialização das redes de interações entre morcegos e plantas nas regiões de Cerrado e do Pantanal (A) e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro (B), Mato Grosso do Sul.

Todas as redes regionais de interações apresentaram aninhamento (Tabela 5; Figura 7), porém as do Pantanal foram significativamente maiores que as do Cerrado, tanto para o modelo I ( $t = 4,874$ ;  $p < 0,05$ ;  $n = 6$  pares), quanto para o modelo II ( $t = 3,631$ ;  $p < 0,05$ ;  $n = 6$ ) (Figura 8). Entre as bacias hidrográficas, não houve diferença significativa de aninhamento entre os sítios amostrais das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, tanto para o modelo I ( $t = 1,197$ ;  $p > 0,05$ ;  $n = 7$  pares), quanto para o modelo II ( $t = 0,004$ ;  $p > 0,05$ ;  $n = 7$ ) (Figura 9). Os baixos valores de *z-scores* indicam o nível de discrepância entre as matrizes reais e estimadas (Tabela 5). Os maiores

valores de aninhamento (NODF) foram obtidos pelos morcegos (79,1) e pelas plantas (64,8), ambos no Pantanal (Tabela 5). Entretanto, dentre as redes locais de interação (sítios amostrais), RINE (no Cerrado do Negro) e Nioaque (no Cerrado do Miranda) apresentaram valores observados maiores do que o estimado pelos modelos nulos I e II (Figura 10), locais significativamente aninhados, enquanto POAG e VERM (ambos no Pantanal do Miranda) apresentaram valores inferiores do que os estimados pelos mesmos modelos (significativamente não aninhados) (Figura 10).

Tabela 5. Aninhamento das redes de interações entre morcegos e plantas do Cerrado e do Pantanal e das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

Região	Aninhamento	Aninhamento	Aninhamento	NODF(ER)	$p$ (ER)	NODF(CE)	$p$ (CE)	<i>z</i> score (CE)
	Morcegos	Plantas	Total					
<b>Cerrado</b>	66,85	59,45	60,49	36,94	0	44,08 ± 6,41	0,01	2,56
<b>Pantanal</b>	79,09	64,80	67,48	35,74	0	43,28 ± 8,09	0	2,99
<b>Miranda</b>	58,13	57,95	57,98	33,34	0	40,00 ± 5,71	0	3,15
<b>Negro</b>	41,55	48,1	46,50	21,72	0	28,31 ± 5,67	0	3,21
<b>Total</b>	67,48	62,24	63,25	30,14	0	38,42 ± 5,31	0	4,68

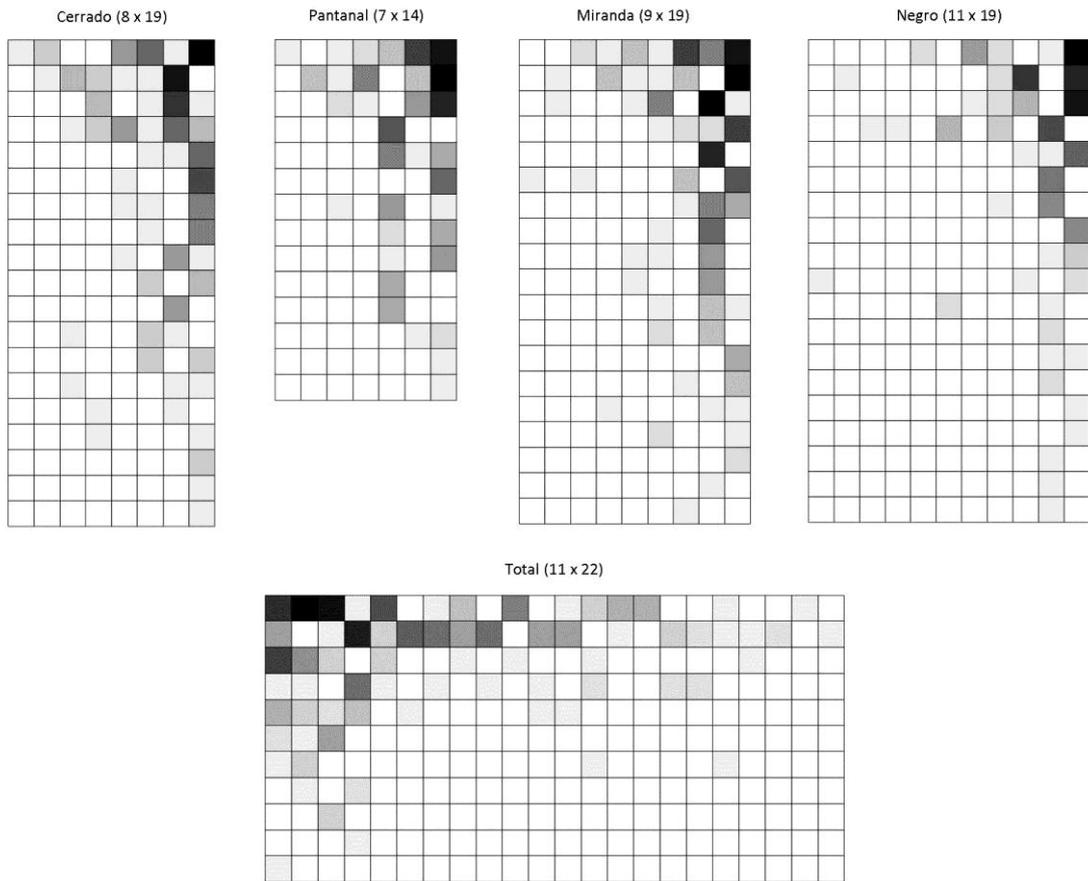


Figura 7. Aninhamento das matrizes total e regionais dos domínios e bacias hidrográficas estudadas, com células em escala de cinza que representam a intensidade da interação baseada na frequência de registro.

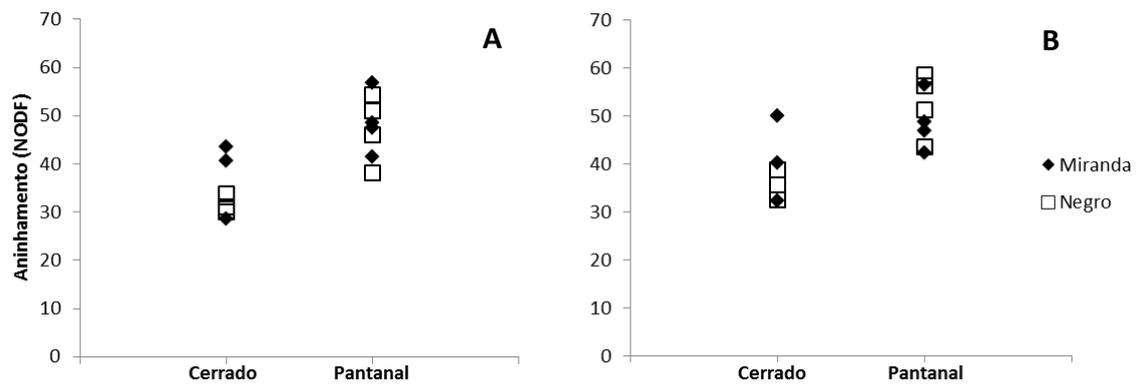


Figura 8. Comparação entre os valores de aninhamento estimados pelos modelos I (A) e II (B) para as redes de interações entre morcegos e plantas nas regiões de Cerrado e do Pantanal, Mato Grosso do Sul.

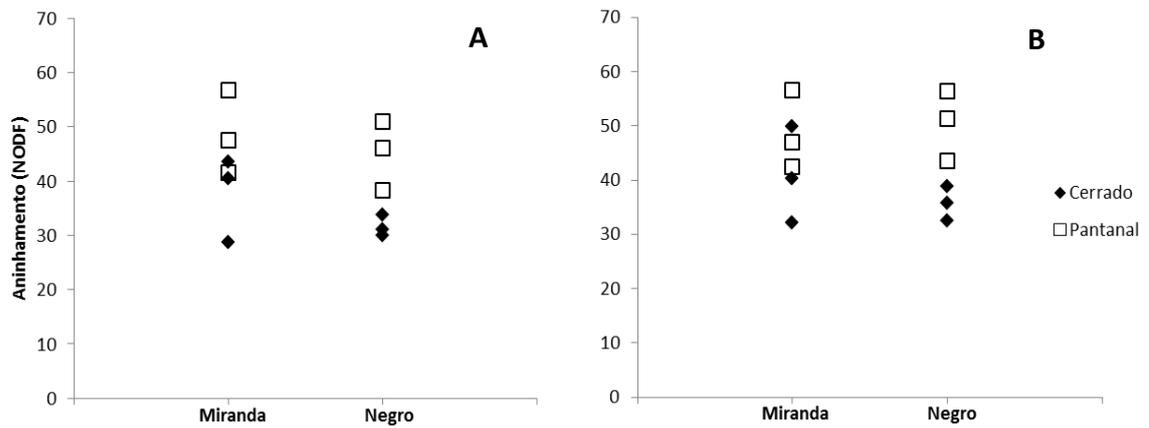


Figura 9. Comparação entre os valores de aninhamento estimados pelos modelos I (A) e II (B) para as redes de interações entre morcegos e plantas nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

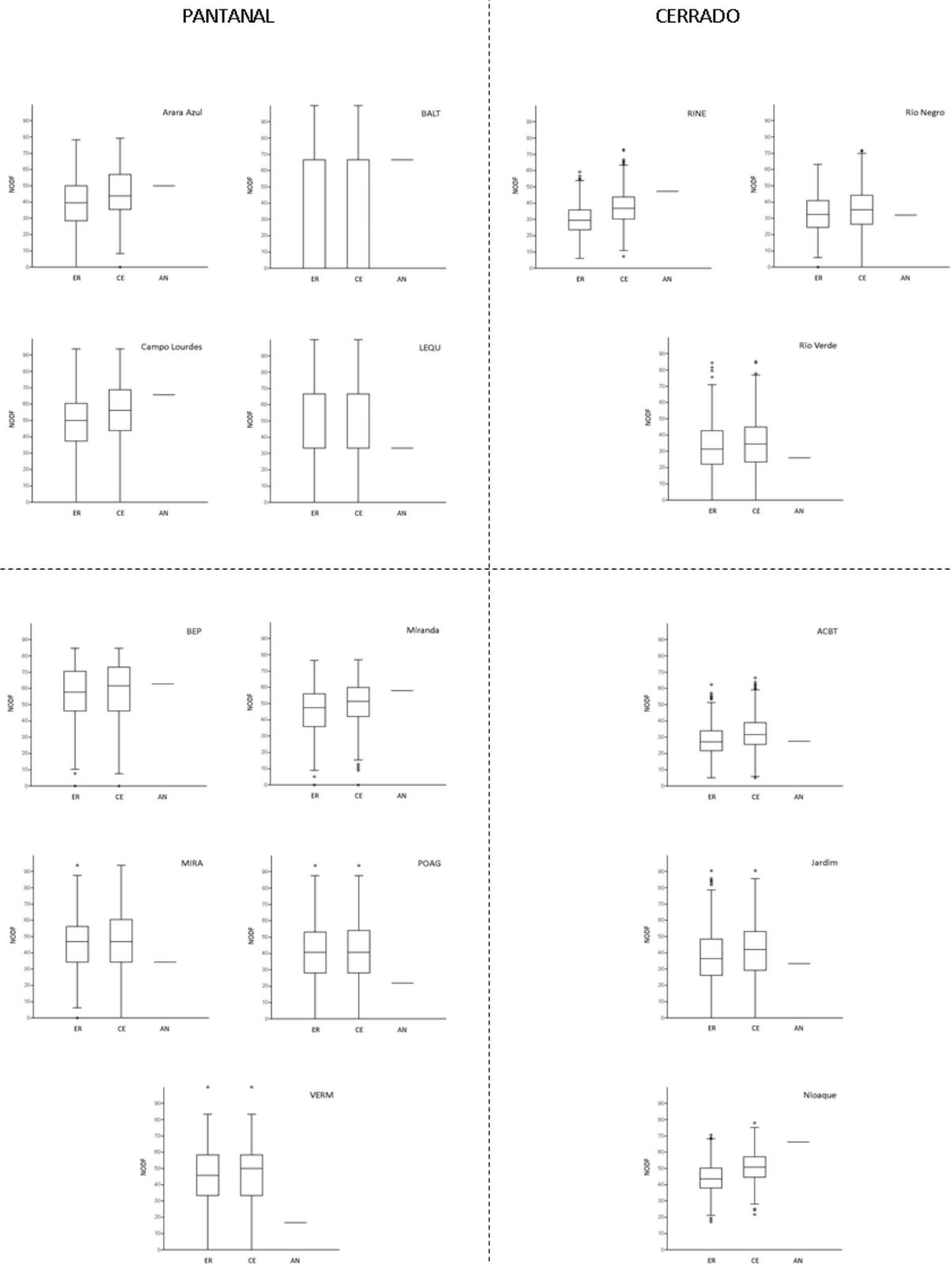


Figura 10. Valores de aninhamento estimados pelos modelos I (ER), modelo II (CE) e valores observados (AN) para as redes locais de interação no Cerrado e no Pantanal, bem como nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

Considerando toda a região de estudo (matriz total), o morcego *Artibeus planirostris* e planta *Cecropia pachystachya* foram as espécies que mais contribuíram para o aninhamento (88,3 e 96,9, respectivamente; Tabela 6). Esse padrão geral se repetiu no Pantanal, tanto para *A. planirostris* (93,8), quanto para *C. pachystachya* (98,5), porém no Cerrado, a primeira foi substituída por *Anoura caudifer* (68,8; Tabela 6). *A. planirostris* e *C. pachystachya* também foram as espécies que mais contribuíram para o aninhamento na bacia do Miranda (76,6 e 96,6, respectivamente; Tabela 6). Na bacia do Negro, *Glossophaga soricina* foi a espécie de morcego mais aninhadora (72,0), e *Ficus crocata* a espécie planta que mais contribuiu para o aninhamento (81,9; Tabela 6).

Tabela 6. Contribuição das espécies para o aninhamento das redes de interações nos domínios e bacias hidrográficas da região sul de Mato Grosso do Sul.

Morcegos	Domínios		Bacias		Total
	Cerrado	Pantanal	Miranda	Negro	
<i>Artibeus planirostris</i>	63,3	93,8	76,6	60,0	88,3
<i>Glossophaga soricina</i>	63,3	87,5	59,6	72,0	80,7
<i>Carollia perspicillata</i>	60,4	47,6	45,9	57,5	75,9
<i>Artibeus lituratus</i>	-	88,9	62,5	40,0	75,0
<i>Phyllostomus discolor</i>	-	83,3	-	30,0	70,0
<i>Sturnira lilium</i>	60,2	-	60,5	35,0	68,9
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	42,5	85,8	66,0	42,5	66,8
<i>Anoura caudifer</i>	68,8	-	56,3	30,0	60,0
<i>Platyrrhinus helleri</i>	46,9	-	58,3	20,0	56,7
<i>Chrotopterus auritus</i>	62,5	-	-	30,0	50,0
<i>Lophostoma silvicolum</i>	-	66,7	37,5	40,0	50,0
<b>Plantas</b>					
<i>Cecropia pachystachya</i>	88,9	98,5	96,6	36,6	96,9
<i>Ficus citrifolia</i>	49,5	76,9	85,2	79,6	84,5
<i>Piper aduncum</i>	67,6	38,5	80,2	54,6	80,6
<i>Ficus crocata</i>	78,2	62,6	40,7	81,9	77,4
<i>Solanum pseudoquina</i>	66,7	-	-	38,9	71,4
<i>Vismia</i> sp.	66,7	-	-	38,9	71,4
<i>Piper macedoi</i>	50,0	-	66,7	38,9	69,1
<i>Banara arguta</i>	-	87,2	66,7	-	66,7
<i>Ficus lushnathiana</i>		76,9	55,6	72,2	64,3
<i>Ficus obtusifolia</i>	55,6	64,1	67,0	38,0	63,2
<i>Piper</i> sp.2	44,4	83,3	41,7	72,2	62,7
<i>Ficus</i> sp.	60,2	-	54,6	-	58,7
<i>Ficus calyptroceras</i>	-	61,5	-	38,9	57,1
<i>Ficus insipida</i>	87,0	61,5	55,6	38,9	57,1
<i>Piper hispidum</i>	55,6	-	49,1	38,9	54,0
<i>Maclura tinctoria</i>	60,2	57,7	50,0	31,5	53,2
<i>Ficus pertusa</i>	35,2	61,5	52,8	38,9	47,6
<i>Piper angustifolium</i>	36,1	38,5	47,2	38,9	47,6
<i>Piper</i> sp.1	55,6	-	55,6	44,4	47,6
<i>Solanum paniculatum</i>	50,0	-	47,2	-	47,6
<i>Piper tuberculatum</i>	55,6	38,5	55,6	52,8	45,2
<i>Solanum</i> sp.	66,7	-	33,3	38,9	45,2

As redes regionais não foram modulares, indicando a ausência ou baixa probabilidade de existirem subgrupos coesos dentro das redes de interações estudadas (Tabela 7). Mesmo assim, rede mais modular foi a da bacia do rio Negro, com modularidade de 0,43, cinco módulos prováveis e nenhuma espécie conectora, e a menos modular foi a rede de interações do Cerrado (0,28; Tabela 7). A espécie *Carollia perspicillata* foi a única espécie conectora de módulo (bacia do Negro) e as demais foram periféricas (Tabela 8; Figura 11). Esta espécie também foi a única conectora de rede (Cerrado), e uma espécie conectora no Cerrado e na bacia do Miranda. *Artibeus planirostris* exerce papel de espécie conectora no Cerrado, no Pantanal e na bacia do Miranda, mas não apresentou essa função na bacia do Negro (Tabela 8). *Sturnira lilium*, espécie conectora no Cerrado e na rede total, e *Glossophaga soricina*, conectora na rede total são as outras duas espécies de morcegos que apareceram como conectoras na análise de modularidade (Tabela 8).

Quanto às plantas, *Cecropia pachystachya* foi a espécie mais importante em termos de conexões modulares, pois tem função conectora na rede total e nas regiões do Cerrado e do Miranda (Tabela 8). Na bacia do Negro não houve espécies de morcego ou de planta que atuaram como conectora ou conectora de rede (Tabela 8). No Pantanal, *Cecropia pachystachya* não desempenha funções de conexão modular, papel exercido por *Banara arguta* e *Piper* sp. 2. Em geral, espécies do gênero *Ficus* são importantes conectoras em toda a região estudada, em especial *Ficus obtusifolia* no Cerrado e na bacia do Miranda e *Ficus crocata* no Cerrado (Tabela 8). Plantas do gênero *Piper* também foram conectoras da rede total, em especial *Piper angustifolium* na bacia do Miranda e *Piper* sp. 2 no Pantanal. (Tabela 8). Diferenças regionais marcantes no que se refere à riqueza de espécies conectoras foram encontradas entre

o Cerrado (três espécies de morcegos e quatro espécies de plantas) e o Pantanal (uma espécie de morcego e duas de plantas) e entre as bacias do Miranda (duas espécies de morcegos e quatro espécies de plantas) e do Negro (nenhuma espécie de morcego ou de planta). Quanto à matriz total de interação, a espécie de morcego (*Glossophaga soricina*) e duas espécies de plantas (*Maclura tinctoria* e *Piper aduncum*), apesar de não terem aparecido como conectoras de módulo ou de rede, assim como as demais espécies listadas, são importantes num contexto regional mais amplo, pois constam como espécies conectoras da rede total (Tabela 8).

Tabela 7. Número provável de módulos e modularidade das redes de interação estudadas no Cerrado, no Pantanal e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

<b>Regiões</b>	<b>Nº Módulos</b>	<b>Modularidade</b>	<b>p (ER)</b>	<b>p (CE)</b>
Cerrado	4	0,28	0,86	0,73
Pantanal	3	0,32	0,82	0,67
Miranda	4	0,30	0,93	0,74
Negro	5	0,43	0,73	0,59
<b>Total</b>	4	0,29	1,00	0,89

Tabela 8. Espécies conectoras, conectoras de rede e conectores modulares das redes de interação entre morcegos e plantas do Cerrado e do Pantanal e das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul. (M) Espécie de morcego, (P) espécie de planta.

	Conectoras	Conectoras da rede	Conectoras modulares
Cerrado	<i>Artibeus planirostris</i> (M)		
	<i>Carollia perspicillata</i> (M)		
	<i>Sturnira lilium</i> (M)		
	<i>Cecropia pachystachya</i> (P)	<i>Carollia perspicillata</i> (M)	
	<i>Ficus citrifolia</i> (P)		
	<i>Ficus crocata</i> (P)		
Pantanal	<i>Ficus obtusifolia</i> (P)		
	<i>Artibeus planirostris</i> (M)		
	<i>Banara arguta</i> (P)		
Miranda	<i>Piper sp.2</i> (P)		
	<i>Artibeus planirostris</i> (M)		
	<i>Carollia perspicillata</i> (M)		
	<i>Cecropia pachystachya</i> (P)		
	<i>Ficus obtusifolia</i> (P)		
	<i>Ficus sp.</i> (P)		
Negro	<i>Piper angustifolium</i> (P)		
			<i>Carollia perspicillata</i> (M)
Total	<i>Artibeus planirostris</i> (M)		
	<i>Carollia perspicillata</i> (M)		
	<i>Glossophaga soricina</i> (M)		
	<i>Sturnira lilium</i> (M)		
	<i>Cecropia pachystachya</i> (P)		
	<i>Ficus crocata</i> (P)		
	<i>Ficus obtusifolia</i> (P)		
	<i>Ficus sp.</i> (P)		
	<i>Maclura tinctoria</i> (P)		
	<i>Piper aduncum</i> (P)		
<i>Piper sp.2</i> (P)			

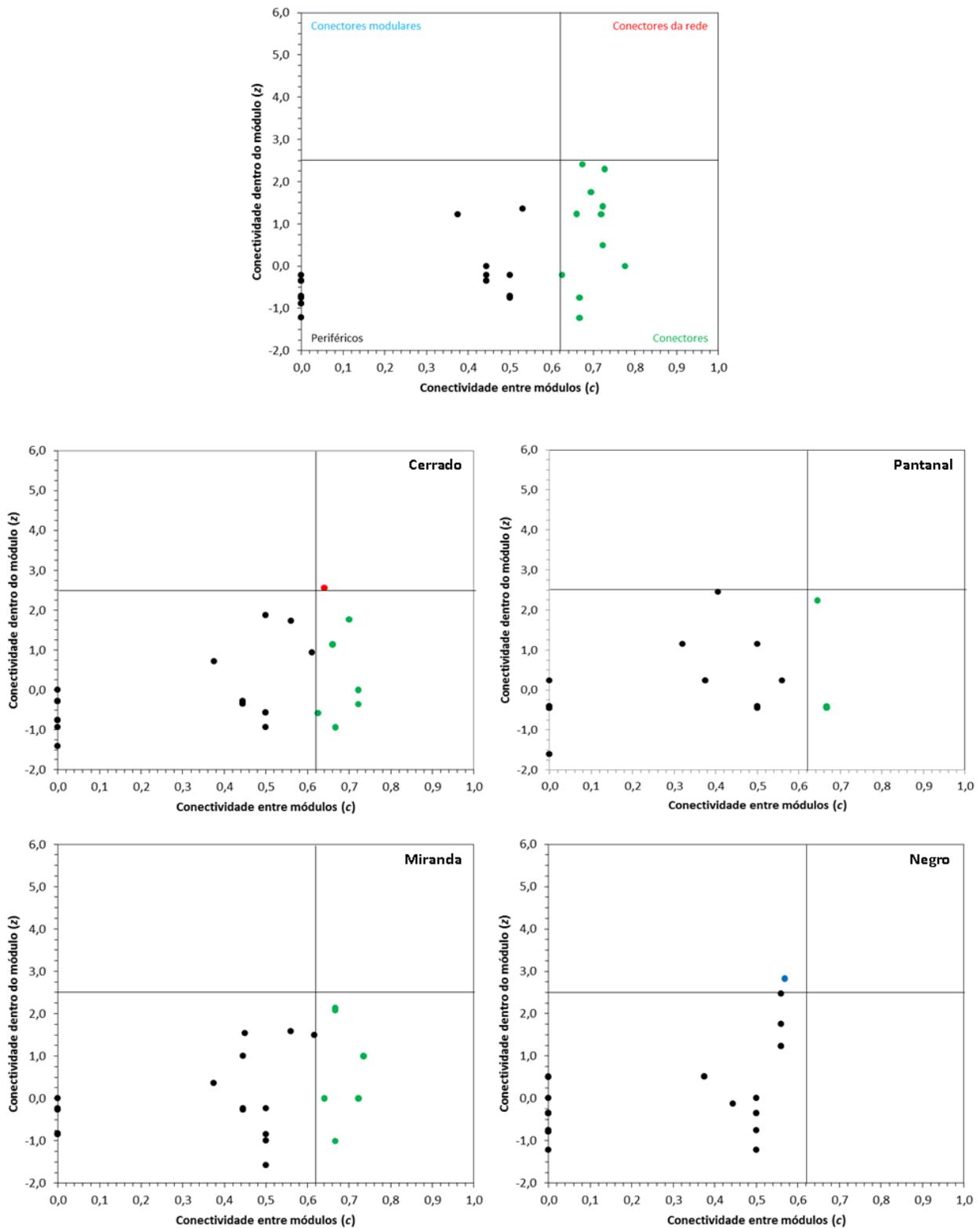


Figura 11. Conectividade entre e dentro de módulos nas redes total e regionais de interações entre morcegos e plantas, identificadas as espécies periféricas, conectoras, conectoras de módulos e conectoras de redes (conforme Olesen et al. 2007) no Cerrado e no Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

Os valores de máxima verossimilhança encontrados indicam que as matrizes locais não se ajustam muito bem aos modelos testados. Entretanto, o Modelo III se mostrou melhor que os demais, indicando que as bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro explicam melhor a estrutura observadas nas redes locais (Tabela 9).

Tabela 9. Valores de máxima verossimilhança e critério AIC para os modelos regionais hipotetizados.

Modelo	Verossimilhança	Parâmetros	AIC
I – Total	-963,42	1	1928,8
II – Regional Domínios	-840,19	2	1684,4
III – Regional Bacias	-698,54	2	1401,1

A análise de substituição de espécies, que pode ocorrer de uma rede regional para outra, mostrou-se significativamente maior para plantas ( $p < 0,05$ ) e para as interações específicas (quadrinômios) ( $p < 0,05$ ) entre o Cerrado e Pantanal (Tabela 9). Não houve resultados significativos para a substituição de espécies de morcegos entre os domínios e bacias hidrográficas estudadas (Tabela 10).

Tabela 10. Substituição de espécies de morcegos, plantas e das interações específicas entre o Cerrado e o Pantanal e entre as bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

<b>Grupo</b>	<b>Região</b>	<b>Comparação</b>	<b>Substituição observada</b>	<b>Substituição esperada</b>	<b>p (observada &lt; esperada)</b>
<b>Morcegos</b>	Domínios	Cerrado-Cerrado	0,5051587	0,5686254	0,9145
		Cerrado-Pantanal	0,5500000	0,5328164	0,3223
		Pantanal-Pantanal	0,4592593	0,5335042	0,8872
	Bacias	Miranda-Miranda	0,5070767	0,5328711	0,6754
		Miranda-Negro	0,5564360	0,5333165	0,2720
		Negro-Negro	0,5800642	0,5360794	0,1720
<b>Plantas</b>	Domínios	Cerrado-Cerrado	0,6977395	0,7452631	0,9751
		Cerrado-Pantanal	0,7399245	0,6980929	0,0354*
		Pantanal-Pantanal	0,5870400	0,697588	0,9999
	Bacias	Miranda-Miranda	0,7197805	0,697273	0,3299
		Miranda-Negro	0,6778364	0,6976126	0,8160
		Negro-Negro	0,6788931	0,6936933	0,7272
<b>Interações Específicas</b>	Domínios	Cerrado-Cerrado	0,8272225	0,8579862	0,9895
		Cerrado-Pantanal	0,8606966	0,8218462	0,0198*
		Pantanal-Pantanal	0,7361703	0,8223624	0,9999
	Bacias	Miranda-Miranda	0,8323910	0,8222123	0,6400
		Miranda-Negro	0,7986918	0,8220146	0,1094
		Negro-Negro	0,8128152	0,8289707	0,1493

### Padrões de Abundância e Riqueza de Dípteros em Morcegos

Com relação à frequência de dípteros em morcegos, dos 1.557 morcegos considerados (presente estudo, Longo 2009), 684 (44%) apresentaram ocorrência de ectoparasitas, e destes, apenas 684 continham ectoparasitas dípteros. No total, foram encontradas 33 espécies de ectoparasitos dípteros em 15 espécies de morcegos filostomídeos. *Carollia perspicillata* foi a espécie de morcego com maior número de interações com espécies de ectoparasitos dípteros (n=10), seguida de *Glossophaga soricina* (n=8), *Anoura caudifer* (n=5) e *Lophostoma silvicolum* (n=5) (Tabela 11). Os morcegos *Chrotopterus auritus*, *Lophostoma brasiliense* e *Phyllostomus hastatus* apresentaram interação com apenas uma espécie de ectoparasita díptero (Tabela 11).

Dentre as 33 espécies de dípteros encontradas, mais da metade delas (55%) ocorreram em apenas uma espécie de morcego (Tabela 11). Os dípteros *Aspidoptera phyllostomatis*, *Megistopoda aranea* e *Trichobius joblingi* foram encontrados em quatro espécies de morcegos, seguidos de *Speiseria ambigua* e *Trichobius* gr. *dugesii* ambos encontrados em três espécies de morcego (Tabela 11). *M. aranea* e *A. phyllostomatis* ocorreram em alta frequência em *Artibeus planirostris* (267 e 151 indivíduos, respectivamente), morcego dominante que apresentou interação com apenas mais duas espécies de dípteros, *Trichobius joblingi* e *Metelasmus pseudopterus*, sendo o último, um díptero de ocorrência exclusiva (Tabela 11). *Megistopoda aranea* também ocorreu em mais três espécies de morcegos, *Artibeus lituratus*, *Glossophaga soricina* e *Sturnira lilium*, porém em baixa frequência. Dípteros que apresentaram alta frequência foram *Trichobius joblingi* e *Strebla guajiro* em *Carollia perspicillata* (encontrado em 81 e 13 indivíduos, respectivamente), *Mastoptera minuta* em *Lophostoma silvicolum* (n=16), *Trichobius costalimai* em *Phyllostomus discolor* (n=15) e

*Trichobius dugesii* em *Glossophaga soricina* (n=14) (Tabela 11). Um novo gênero de díptero da Subfamília Streblinae foi registrado na espécie de morcego *Micronycteris minuta*.

Tabela 11. Número de interações e distribuição de ectoparasitos dípteros pelas espécies de morcegos filostomídeos do Cerrado e do Pantanal de Mato Grosso do Sul.

	<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Glossophaga soricina</i>	<i>Anoura caudifera</i>	<i>Lophostoma silvicolum</i>	<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Artibeus planirostris</i>	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Phyllostomus discolor</i>	<i>Sturnira lilium</i>	<i>Anoura geoffroyi</i>	<i>Micronycteris minuta</i>	<i>Chiropterus auritus</i>	<i>Lophostoma brasiliense</i>	<i>Phyllostomus hastatus</i>
<i>Aspidoptera phyllostomatis</i>	1	0	0	0	1	151	2	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Megistopoda aranea</i>	0	1	0	0	3	267	0	0	1	0	0	0	0	0	4
<i>Trichobius joblingi</i>	81	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Speiseria ambigua</i>	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3
<i>Trichobius gr. dugesii</i>	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3
<i>Exastinion clovisi</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2
<i>Mastoptera minuta</i>	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Paratrachobius longicrus</i>	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Strebla carvalhoi</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	2
<i>Strebla guajiro</i>	13	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Strebla wiedemanni</i>	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0	1	0	0	2
<i>Trichobius costalimai</i>	1	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	2
<i>Trichobius dugesii</i>	1	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Trichobius longipes</i>	0	0	2	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Trichobius parasiticus</i>	0	1	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	2
<i>Aspidoptera falcata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	1
<i>Megistopoda proxima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	1
<i>Metelasmus pseudopterus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Noctiliostrebla maai</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Paratrachobius sanchezi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pseudostrebla ribeiroi</i>	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Strebla christinae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Strebla hertigi</i>	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1
Novo gênero Streblinae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Trichobius affinis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichobius angulatus</i>	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichobius furmani</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichobius gr. longipes</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichobioides perspicillatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	1
<i>Trichobius silvicolae</i>	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichobius tiptoni</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichobius uniformis</i>	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Trichobius sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>Nº de Interações</b>	<b>10</b>	<b>8</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>

### Especialização, Aninhamento e Modularidade

A especialização entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros foi significativamente maior no Pantanal ( $H2' = 0,993 \pm 0,017$ ,  $n = 9$ ) que no Cerrado ( $H2' = 0,923 \pm 0,057$ ,  $n = 7$ ) ( $t = -3,028$ ;  $p < 0,05$ ,  $n = 6$  pares; Figura 12A). Entre as bacias hidrográficas, a rede do rio Miranda ( $H2' = 0,972 \pm 0,043$ ,  $n = 9$ ) foi significativamente mais especializada que a Negro ( $H2' = 0,946 \pm 0,063$ ,  $n = 7$ ) ( $t = 2,559$ ;  $p < 0,05$ ,  $n = 7$  pares; Figura 12B).

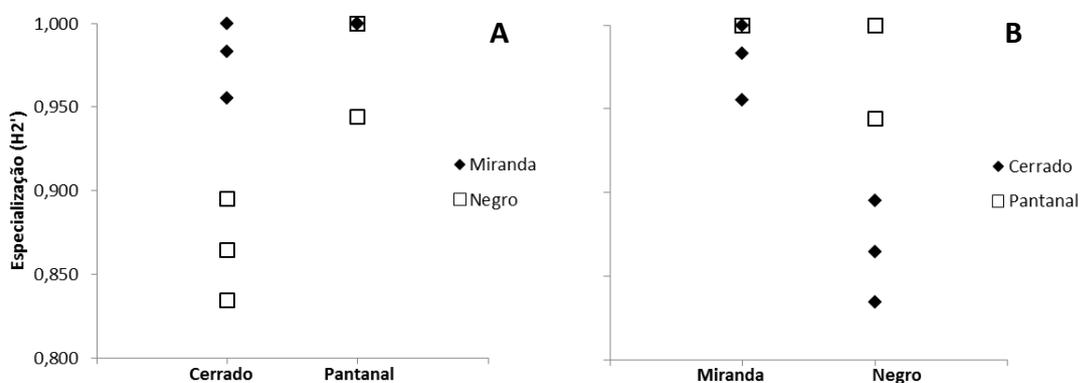


Figura 12. Especialização das redes de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros no Cerrado e Pantanal (A), e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro (B), Mato Grosso do Sul.

As redes de interação entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros regionais apresentaram ausência de aninhamento, tanto nas redes regionais (Tabela 12, Figura 13), quanto nas redes locais (Tabela 13, Figura 14). As médias e desvios padrão dos valores de aninhamento (NODF) das matrizes estimadas não foram significativamente menores que os valores observados nas matrizes reais regionais (Tabela 12) e locais (Tabela 13), para ambos os modelos nulos aplicados. Os baixos valores de  $z$  score indicam o nível de discrepância entre valores reais e estimados (Tabela 12).

Tabela 12. Aninhamento das redes regionais de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitas dípteros no Cerrado e no Pantanal, bem como nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

Regiões	Aninhamento Morcegos	Aninhamento Ectos	Aninhamento Total	NODF (ER)	<i>p</i> (ER)	NODF (CE)	<i>p</i> (CE)	<i>z score</i> (CE)
<b>Cerrado</b>	6,20	9,67	8,95	12,25 ± 2,91	0,87	13,49 ± 3,34	0,91	-1,36
<b>Pantanal</b>	10,15	10,14	10,15	14,17 ± 3,35	0,88	15,54 ± 3,75	0,93	-1,44
<b>Miranda</b>	5,79	6,22	6,12	10,59 ± 1,09	0,98	11,03 ± 2,48	0,99	-1,98
<b>Negro</b>	11,69	13,03	12,86	15,35 ± 3,45	0,77	16,61 ± 3,83	0,84	-0,98
<b>Total</b>	8,84	14,02	13,16	12,58 ± 2,22	0,38	14,09 ± 2,58	0,65	-0,36

Tabela 13. Aninhamento das redes locais de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitas dípteros no Cerrado e no Pantanal, bem como nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

Locais	Domínio	Bacias	Aninhamento Morcegos	Aninhamento Ectos	Aninhamento Total	NODF (ER)	<i>p</i> (ER)	NODF (CE)	<i>p</i> (CE)
ACBT	Cerrado	Miranda	3,57	5,13	4,72	15,1	0,97	15,08	0,98
Arara Azul	Pantanal	Negro	0	0	0	29,52	0,9	29,13	0,91
BALT	Pantanal	Negro	0	0	0	39,94	0,96	40,01	0,95
Faz. Rio Negro	Pantanal	Negro	0	0	0	19,19	0,98	20,65	0,98
Jardim	Cerrado	Miranda	0	0	0	31,86	0,87	32,09	0,87
LEQU	Pantanal	Negro	0	0	0	17	0,97	17,65	0,97
MIRA	Pantanal	Miranda	0	0	0	24,78	0,94	24,54	0,94
Miranda	Pantanal	Miranda	0	0	0	16,76	0,99	17,13	0,98
Nioaque	Cerrado	Miranda	5	11,11	9,78	22,2	0,89	23,38	0,89
Passo do Lontra	Pantanal	Miranda	0	4,44	3,64	22,46	0,98	22,27	0,98
POAG	Pantanal	Miranda	0	0	0	30,39	0,9	32,22	0,89
RAGU	Cerrado	Miranda	8,33	14,29	12,96	28,87	0,84	29,65	0,87
RINE	Cerrado	Negro	5,56	8,79	8,33	19,21	0,94	20,58	0,96
Rio Negro	Cerrado	Negro	5,95	8,89	7,76	17,46	0,92	18,94	0,95
Rio Verde	Cerrado	Negro	16,67	6,67	9,52	29,77	0,87	30,93	0,89
VERM	Pantanal	Miranda	0	5,56	3,92	19,26	0,96	19,35	0,97

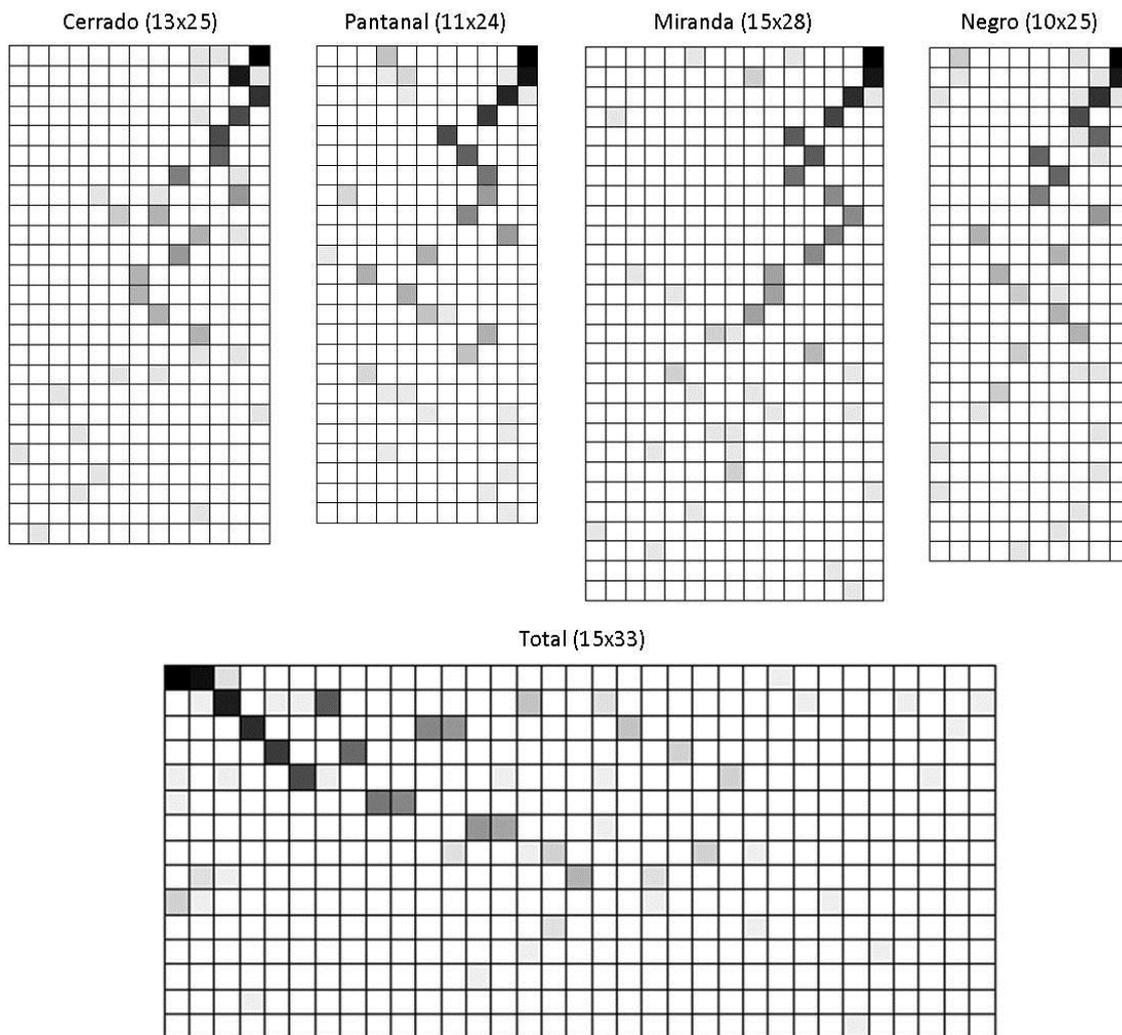


Figura 13. Matrizes regionais das interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros Cerrado e Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

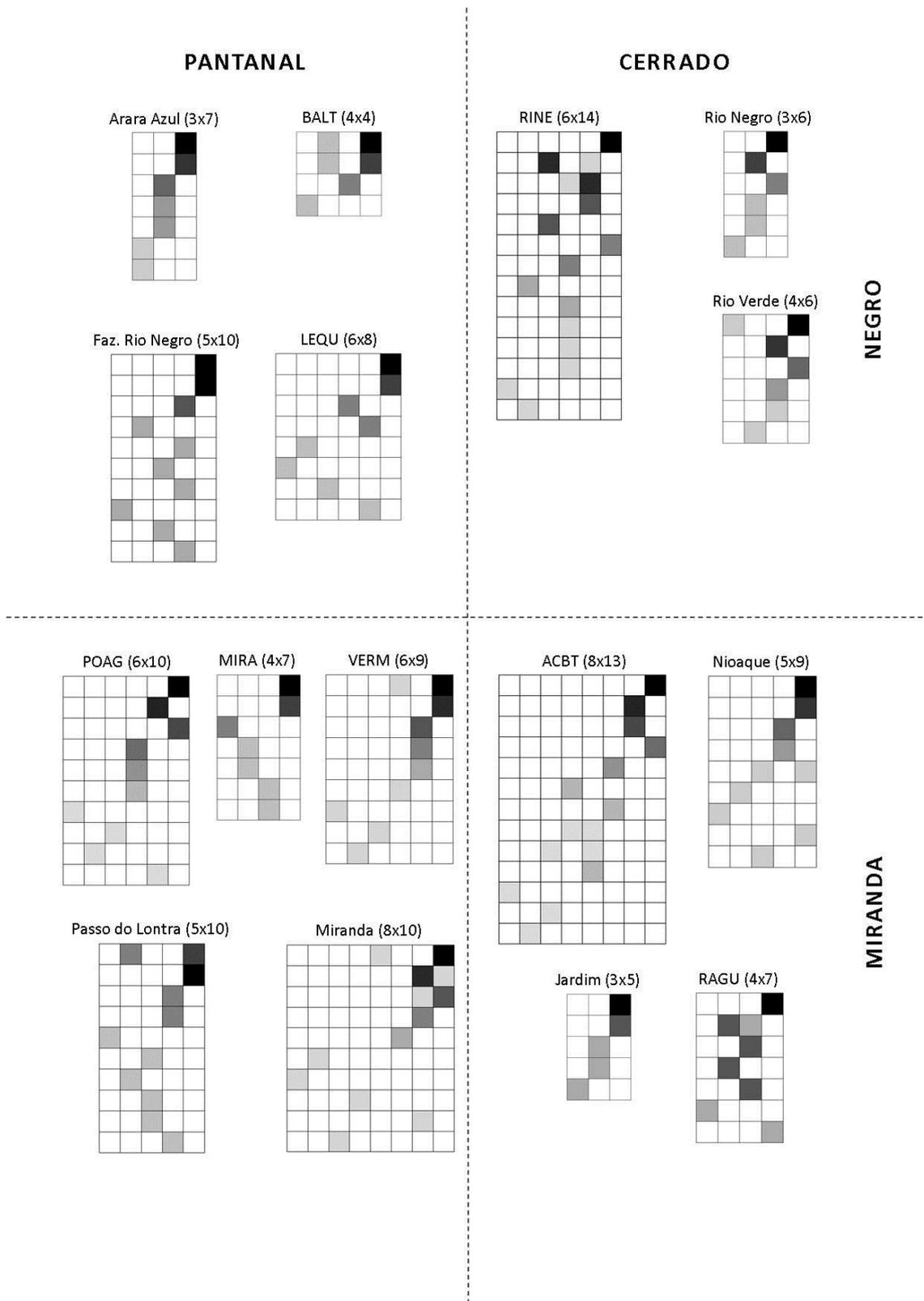


Figura 14. Matrizes locais das interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros Cerrado e Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

A rede total de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitas dípteros não apresentou modularidade significativamente superior aos modelos nulos empregados (0,628; ambos  $p > 0,05$ ; Tabela 14; Figura 15). A rede de interações do Pantanal apresentou modularidade significativamente superior aos modelos (0,698, ambos  $p < 0,05$ ; Tabela 14; Figura 15). Apesar de o Cerrado ter apresentado valor de modularidade semelhante à do Pantanal, a probabilidade de sua rede de interações ser modular foi apenas marginalmente significativa (0,686;  $p = 0,06$  quanto ao modelo II; Tabela 14; Figura 15). Das nove redes locais de interação do Pantanal, oito apresentaram modularidade significativamente maior que as estimadas por ambos os modelos nulos, enquanto que das sete redes do Cerrado, apenas duas foram significativamente modulares (Tabela 15; Figura 16).

Quanto às bacias hidrográficas, a modularidade da rede de interações do rio Miranda foi significativamente maior que as estimadas pelos modelos nulos empregados, o que não ocorreu com a rede da bacia do Negro (0,751;  $p < 0,05$ ; Tabela 14; Figura 15). Dos nove sítios da bacia do Miranda, oito apresentaram modularidade superior à dos modelos nulos empregados e, dos sete sítios da bacia do Negro, apenas dois foram mais modulares do que os valores estimados pelos modelos (Tabela 15; Figura 16).

Foram identificados oito módulos na rede total de interações (Tabela 12; Figuras 15 e 17), nove na rede do Cerrado, seis no Pantanal e sete módulos nas redes de interação das bacias dos rios Miranda e Negro (Tabela 14; Figuras 15 e 18).

Os morcegos *Carollia perspicillata* e *Glossophaga soricina*, bem como o díptero *Trichobius joblingi* são espécies conectoras considerando toda a região de estudo (Figura 19). As demais espécies desta rede total foram periféricas, não tendo sido

identificadas espécies conectoras de módulos ou de rede (Figura 19). Regionalmente, também foram encontradas espécies periféricas e conectoras, mas espécies conectoras de módulo ou conectoras de rede estiveram ausentes (Figura 20). Duas espécies conectoras foram encontradas apenas na bacia do rio Negro, região que apresentou baixa modularidade local e regional, o morcego *C. perspicillata* e o díptero *T. joblingi*, duas das três espécies com função de conectoras em todo o contexto geográfico do estudo (Figuras 19 e 20).

Tabela 14. Número de módulos e modularidade das redes regionais de interação entre filostomídeos e dípteros no Cerrado e no Pantanal, Mato Grosso do Sul.

Regiões	Nº Módulos	Modularidade	p (ER)	p (CE)
Cerrado	9	0,686	0,112	0,061
Pantanal	6	0,698	0,033*	0,023*
Miranda	7	0,751	0,029*	0,010*
Negro	7	0,639	0,115	0,076
Total	8	0,628	0,123	0,069

Tabela 15. Número de módulos e modularidade das redes locais de interação entre filostomídeos e dípteros no Cerrado e no Pantanal, Mato Grosso do Sul.

Locais	Nº Módulos	Modularidade	p (ER)	p (CE)
ACBT	7	0,753	0,042*	0,035*
Arara Azul	3	0,653	0,000*	0,000*
BALT	3	0,500	0,099	0,082
Faz. Rio Negro	5	0,740	0,010*	0,015*
Jardim	3	0,640	0,000*	0,000*
LEQU	6	0,813	0,000*	0,000*
MIRA	4	0,735	0,000*	0,000*
Miranda	6	0,800	0,002*	0,000*
Nioaque	5	0,655	0,064	0,066
Passo do Lontra	4	0,711	0,015*	0,022*
POAG	3	0,611	0,024*	0,021*
RAGU	4	0,602	0,063	0,081
RINE	5	0,666	0,087	0,074
Rio Negro	7	0,627	0,300	0,282
Rio Verde	3	0,612	0,068	0,052
VERM	5	0,720	0,049*	0,036*

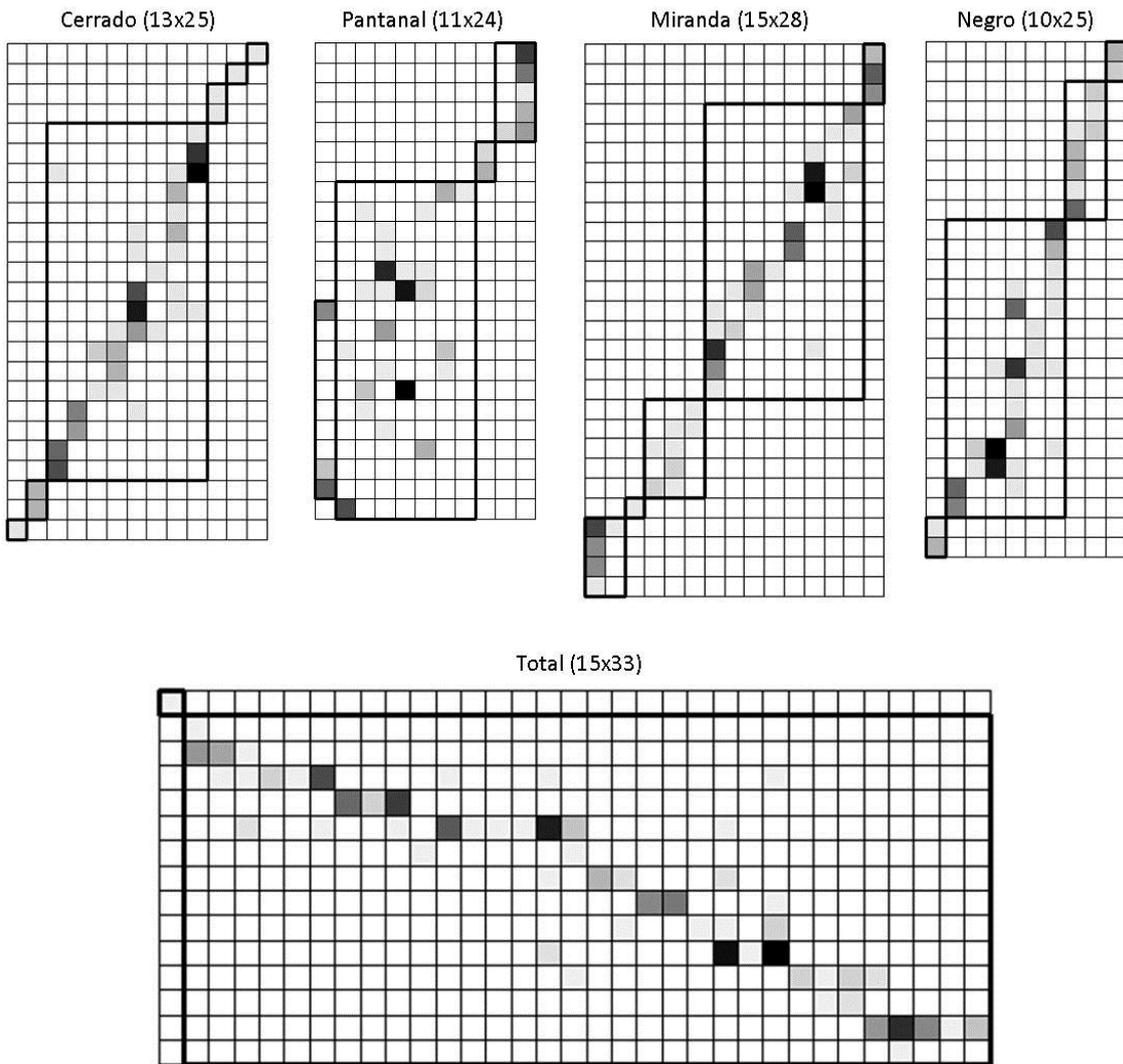


Figura 15. Matrizes regionais dos compartimentos (módulos em destaque) de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros no Cerrado e no Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

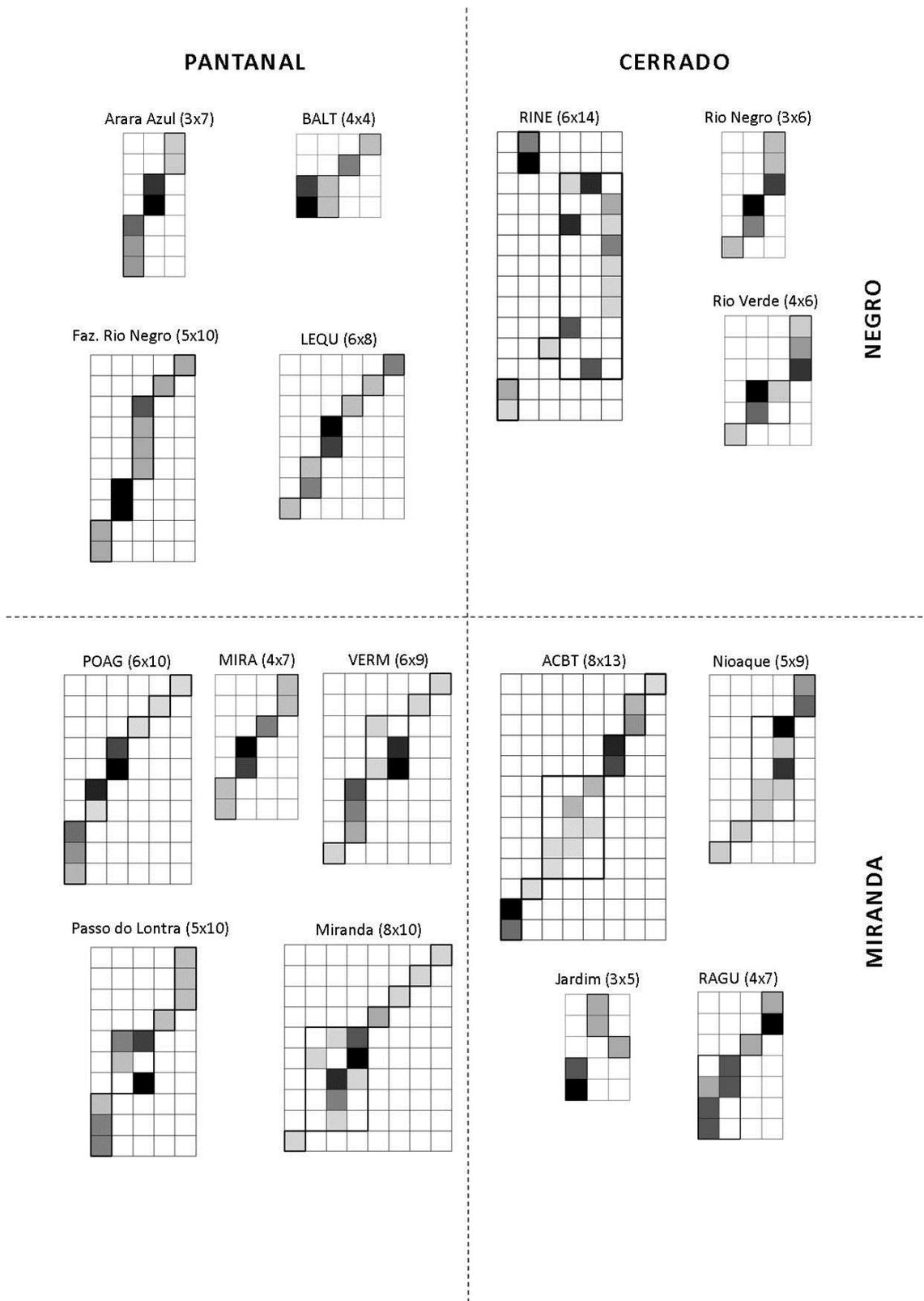


Figura 16. Matrizes locais dos compartimentos (módulos em destaque) de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros no Cerrado e no Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda, Mato Grosso do Sul.





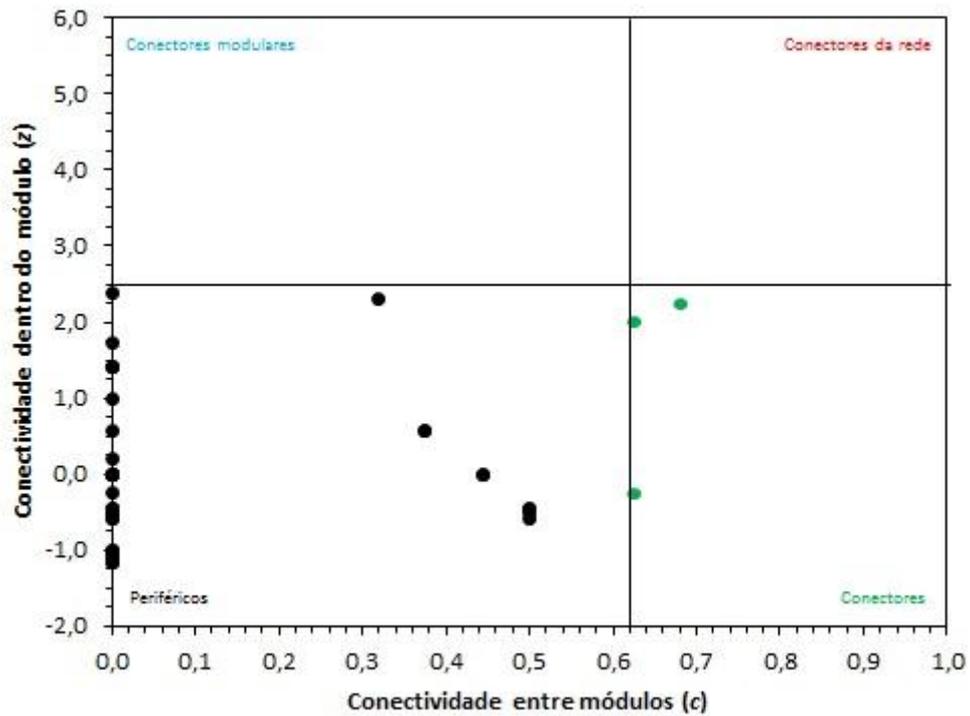


Figura 19. Conectividade entre e dentro de módulos na rede total de interações entre morcegos e dípteros, identificadas as espécies periféricas, conectoras, conectoras de módulo e conectoras de rede (conforme Olesen et al. 2007) do Cerrado, do Pantanal e das bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

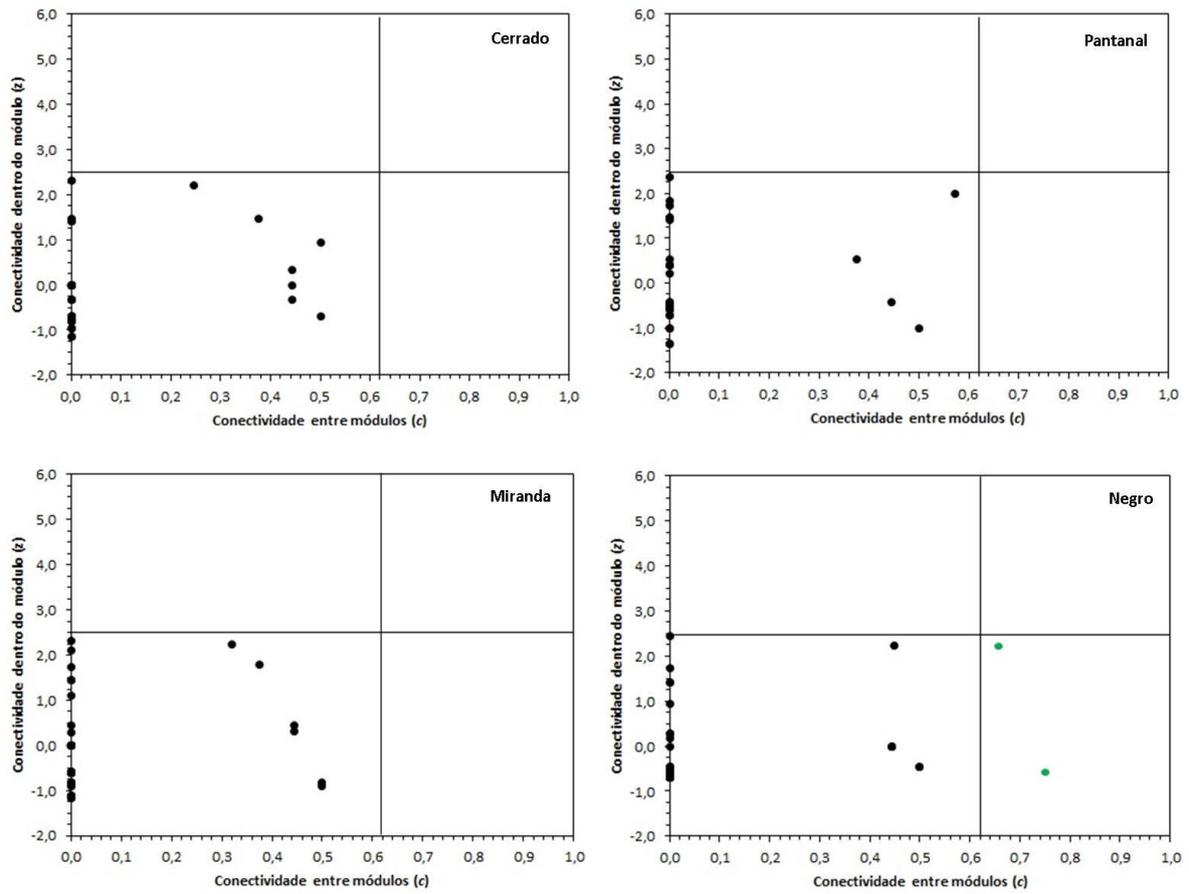


Figura 20. Conectividade entre e dentro de módulos nas redes regionais de interações, identificadas as espécies periféricas, conectoras, conectoras de módulos e conectoras de rede (conforme Olesen et al. 2007) no Cerrado e no Pantanal, e nas bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

Os valores de máxima verossimilhança encontrados indicam que as matrizes locais de interações entre morcegos e ectoparasitos se ajustam melhor ao Modelo II (domínios) que os demais, indicando que diferenças entre Cerrado e Pantanal explicam melhor a estrutura das redes locais (Tabela 16).

Tabela 16. Valores de máxima verossimilhança e critério AIC para os modelos regionais hipotetizados.

Modelo	Verossimilhança	Parâmetros	AIC
I – Total	-714,45	1	1430,90
II – Regional Domínios	-425,07	2	854,14
III – Regional Bacias	-498,94	2	1001,87

A substituição de espécies de morcegos de uma rede regional para outra foi significativamente maior ( $p < 0,05$ ) entre Cerrado e Pantanal e entre sítios da bacia do rio Miranda (Tabela 17). A substituição de espécies de ectoparasitos também foi significativamente maior de domínio para domínio ( $p < 0,05$ ; Tabela 17), assim como a substituição das interações específicas entre o Cerrado e Pantanal ( $p < 0,05$ ; Tabela 17). Entre as bacias, não houve resultados significativos de substituição de ectoparasitas e de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitas dípteros (Tabela 17).

Tabela 17. Substituição de espécies de morcegos, ectoparasitos e das interações específicas entre o Cerrado e o Pantanal, e entre bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro, Mato Grosso do Sul.

<b>Grupo</b>	<b>Região</b>	<b>Comparação</b>	<b>Substituição observada</b>	<b>Substituição esperada</b>	<b>p (observada &lt; esperada)</b>
<b>Morcegos</b>	Domínios	Cerrado-Cerrado	0,6197846	0,6229630	0,5518
		Cerrado-Pantanal	0,7202250	0,6414194	0,0037*
		Pantanal-Pantanal	0,6284722	0,6426533	0,7388
	Bacias	Miranda-Miranda	0,6942290	0,6421799	0,0034*
		Miranda-Negro	0,5992414	0,6417936	0,9082
		Negro-Negro	0,6124339	0,6333858	0,7656
<b>Ectos</b>	Domínios	Cerrado-Cerrado	0,6626116	0,6875372	0,8596
		Cerrado-Pantanal	0,7409768	0,6998442	0,0138*
		Pantanal-Pantanal	0,6967581	0,7000861	0,6045
	Bacias	Miranda-Miranda	0,7188855	0,7003507	0,1448
		Miranda-Negro	0,6744376	0,6997348	0,9088
		Negro-Negro	0,7242770	0,7032240	0,2050
<b>Interações Específicas</b>	Domínios	Cerrado-Cerrado	0,7556473	0,7641830	0,6796
		Cerrado-Pantanal	0,8088988	0,7635175	0,0101*
		Pantanal-Pantanal	0,7374216	0,7643217	0,9264
	Bacias	Miranda-Miranda	0,7745966	0,7647794	0,6997
		Miranda-Negro	0,7448400	0,7635558	0,1571
		Negro-Negro	0,7865351	0,7692369	0,8299

## DISCUSSÃO

### **Morcegos e Plantas – Rede Mutualística**

As espécies de morcegos aqui registradas compreendem mais da metade das 31 espécies de morcegos filostomídeos não-hematófagos já registradas nas regiões de Cerrado e do Pantanal (Alho et al. 2011). Segundo esses autores, dessas espécies de morcegos filostomídeos, 26 ocorrem no Pantanal e 26 também ocorrem no Cerrado de Mato Grosso do Sul. Embora com número de espécies ainda idêntico, compartilhando 19 delas, cada domínio fitogeográfico possui cinco espécies exclusivas (Pantanal: *Chiroderma villosum*, *Mimon crenulatum*, *Phylloderma stenops*, *Tonatia bidens* e *Vampyroides caraccioli*; Cerrado: *Artibeus fimbriatus*, *Lionycteris spurreli*, *Lonchophylla mordax*, *Micronycteris megalotis* e *M. schimdtorum*) (Alho et al. 2011).

Diferentemente da literatura, a riqueza de espécies e a diversidade de morcegos do Cerrado foram maiores que no Pantanal no presente estudo, fato que corrobora a primeira hipótese de que as redes do Cerrado são mais complexas, simplesmente por apresentarem maior número de espécies e, conseqüentemente, maior número de interações possíveis.

Entretanto, a hipótese seguinte de que as redes de interações mutualísticas entre morcegos e plantas fossem mais especializadas no Cerrado que no Pantanal não foi comprovada. Das seis espécies aqui encontradas que ocorreram exclusivamente do Cerrado, apenas a espécie *Anoura caudifer* compôs a matriz de interação, i.e., que apresentou dados de interação com plantas. Adicionalmente, o alto nível de dominância encontrado em ambos os domínios fitogeográficos também pode ter influenciado a ausência de diferenças com relação à especialização das redes de interação. No Pantanal, o padrão de dominância de *Artibeus planirostris* já fora

reportado anteriormente (e. g., Leite et al. 1998, Camargo 2003, Longo 2009, Teixeira et al. 2009, Munin 2011). Esta espécie é dominante ou muito frequente também nas regiões de Cerrado, localizadas no planalto de entorno do Pantanal (Coelho 2005, Cáceres et al. 2007, Camargo et al. 2009), bem como no gradiente entre estes dois domínios (Longo 2009, Munin 2011). Entretanto, há menor dominância de *A. planirostris* no Cerrado, onde *Carollia perspicillata* ocorre com frequência equivalente. A oferta de recursos diferenciados, em especial a maior abundância de *Piper* spp. promove maior frequência de *C. perspicillata* no Cerrado (Munin 2011). A interação entre esta espécie de morcego e plantas piperáceas é bem conhecida (Heithaus et al. 1975, Fleming 1986, Marinho-Filho 1991, Passos et al. 2003, Giannini & Kalko 2004, Silva et al. 2008, Sánchez et al. 2012, Munin et al. 2012).

A substituição de frutos de *Piper* por *Ficus* spp. e *Cecropia pachystachya* no Pantanal, conduz à competição com espécies mais especializadas no consumo destes recursos, como *A. planirostris* e *Platyrrhinus linetaus*, dificultando a frequência de ocorrência de *C. perspicillata* na planície (Munin et al. 2012). Portanto, os padrões de dominância em ambos os domínios, mesmo com alternância de espécies dominantes, aliados à ausência de espécies únicas, e conseqüentemente, de interações exclusivas, podem ter influenciado os resultados encontrados para a especialização de redes.

Quanto ao aninhamento, as redes regionais de interação do Pantanal são mais aninhadas que no Cerrado, resultado que comprova parte da terceira hipótese deste estudo. O aninhamento da rede do Pantanal pode ser explicado pelo padrão de abundância encontrado, onde o morcego *Artibeus planirostris* apresenta grande e exclusiva dominância em praticamente todos os sítios amostrais deste domínio fitogeográfico. No Cerrado, a dominância de *Artibeus planirostris* é dividida com

*Carollia perspicillata*, devido às condições ambientais e, principalmente, à oferta de recursos diferenciados (Munin et al. 2012). Diversos autores têm conjecturado sobre o papel da abundância das espécies na estrutura de redes de interações, com implicações diretas para o aninhamento (Blüthgen et al. 2008, Krishna et al. 2008). De fato, a abundância relativa das espécies é o principal fator de estruturação de redes mutualísticas (Jordano 1987, Vázquez et al. 2007), i.e., as espécies de morcegos mais abundantes interagem com mais espécies de plantas, com as quais, espécies de morcegos mais especialistas também interagem (Thies & Kalko 2004).

As redes locais de interação apresentaram variação espacial maior no Cerrado que no Pantanal, corroborando a quarta hipótese levantada por este estudo. Na região de Cerrado, as redes locais de interação diferiram substancialmente em termos de composição de espécies de um lugar para outro, em especial quanto à abundância (frequência da interação), diminuindo o aninhamento da rede regional deste domínio fitogeográfico quando comparado ao do Pantanal. Dependendo dos recursos e condições ambientais, redes locais interação podem ser distintas entre si, em termos de composição e abundância (frequência da interação), e não se caracterizarem como subconjuntos de uma rede regional de interações (Jordano 1987). Variações locais na abundância também afetam o aninhamento de redes de interações mutualísticas entre formigas e plantas (Dáttilo et al. 2013). Apesar de não terem afetado o aninhamento das redes regionais, localmente foram encontradas exceções, como o aninhamento significativo em dois sítios do Cerrado (RINE/Negro e Nioaque/Miranda) e ausência de aninhamento em duas localidades do Pantanal (POAG/Miranda e VERM/Miranda). Mesmo não tendo sido encontrado aninhamento entre as redes regionais das bacias

hidrográficas, esse resultado provavelmente decorre do fato de a área de Cerrado ser bem maior na bacia do Miranda e a área de Pantanal ser maior na bacia do Negro.

Quanto à contribuição das espécies para o aninhamento, os resultados confirmaram que o morcego *Artibeus planirostris* é a principal espécie no Pantanal, bem como na bacia do Miranda. Mesmo que o aninhamento não tenha sido significativo no Cerrado, era esperado que *Carollia perpicillata* tivesse papel semelhante devido à interação com 17 das 22 espécies de plantas e à dominância compartilhada com *A. planirostris*. No entanto, os resultados apontaram o morcego *Anoura caudifer* como espécie aninhadora na região de Cerrado. Na bacia do rio Negro, as análises mostraram *Glossophaga soricina* como espécie de morcego que mais contribuiu para o aninhamento. *Anoura caudifer* e *G. soricina* são morcegos filostomídeos da família Glossophaginae, composta por espécies com hábito alimentar preferencialmente nectarívoro, sendo a frugivoria um hábito secundário (Mello et al. 2011). É provável que estas espécies tenham ainda mais destaque em redes de interações entre morcegos e plantas baseadas também em nectarivoria.

Quanto às plantas, *Cecropia pachystachya* foi a espécie que mais contribuiu para o aninhamento em praticamente todas as regiões, exceto na bacia do Negro, onde *Ficus crocata* foi a espécie mais aninhadora. Os resultados aqui mostraram que *Cecropia* foi o terceiro tipo de fruto mais consumido por *Artibeus planirostris*, atrás de duas espécies figueiras. Segundo Fleming (1986), morcegos do gênero *Artibeus* se alimentam preferencialmente de frutos de *Ficus* (Moraceae). Porém, *Artibeus* se alimenta principalmente de *Cecropia* spp. no México (Silva et al. 2008). Do ponto de vista da planta, quem mais se alimentou de frutos de *Cecropia pachystachya* foi

*Artibeus planirostris* na região de estudo, associação que pode ter condicionado *C. pachystachya* à condição de espécie aninhadora.

Os resultados mostraram a ausência de estrutura modular nas redes mutualísticas entre morcegos e plantas do Cerrado e Pantanal, o que descarta a parte da terceira hipótese deste estudo, que esperava encontrar estrutura modular nas redes do Cerrado. Contudo, baixa modularidade é esperada em redes de interação frugívoro-plantas. Segundo Mello et al. (2011), existem poucos subgrupos coesos de espécies frugívoras associados com subconjunto específico de plantas. Em toda a região de estudo, *Carollia perspicillata* foi a única espécie interagente que desempenhou funções especiais, como conectora de rede no Cerrado e conectora de módulo na bacia do rio Negro, provavelmente em decorrência de estar associada à quase 80% das espécies de plantas registradas.

Por fim, a hipótese geral de que o domínio fitogeográfico estaria moldando a estrutura das redes entre morcegos e plantas no Cerrado e Pantanal não foi confirmada pela seleção de modelos. Segundo a análise de verossimilhança, as bacias hidrográficas foram o melhor modelo para explicar a estrutura das redes regionais encontradas. Entretanto, a análise da substituição de espécies de uma região para outra, que deveria confirmar a seleção pelo modelo III (bacias), não aconteceu. Exceto para a comunidade de morcegos filostomídeos, a substituição de espécies de plantas e de interações foi significativa entre o Cerrado e o Pantanal e não entre as bacias. Ou seja, a substituição significativa de espécies de plantas e das interações de um domínio para outro não foi suficiente para que o modelo II (domínios) fosse selecionado pela análise de verossimilhança e critério AIC. É provável que o modelo II tivesse sido

selecionado caso houvesse diferenças significativas na riqueza de espécies de morcegos entre o Cerrado e Pantanal.

### **Morcegos e Dípteros – Rede Antagonística**

As interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros foram mais especializadas no Pantanal que no Cerrado, contrariando a hipótese inicial de que as redes do Cerrado seriam mais especializadas. O ciclo de cheias e vazantes do Pantanal, evento historicamente bem recente (McGlue et al. 2012), pode estar atuando como um forte filtro ambiental, restringindo associações ocasionais e evidenciando a ocorrência de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros mais antigas, aquelas consideradas como primárias ou originais. Apesar dessas relações específicas também existirem no Cerrado, a maior riqueza de espécies de morcegos neste ambiente e, conseqüentemente, maior oferta de tipos de hospedeiro, pode promover maior efeito de diluição, ofuscando-as diante de mais possibilidades de interação. Alterações ambientais podem influenciar a abundância de parasitas por meio de efeitos na riqueza e abundância local de hospedeiros, o chamado efeito de diluição (Krasnov et al. 2007).

Os processos que determinam a transmissão e o estabelecimento de parasitas, como condições locais, densidade de hospedeiros e imunidade do hospedeiro, são governados por múltiplos fatores que operam simultaneamente, cujos efeitos são difíceis de separar (Combes 2001). Uma das principais métricas de pressão parasitária é a abundância de parasitas (número de parasitas infectando um hospedeiro individual). A abundância de parasitas pode ser afetada direta e positivamente quando condições locais promovem o desenvolvimento dos mesmos, como por exemplo, o

aumento da densidade de hospedeiros ou diminuição da imunidade dos mesmos, devido a doenças ou épocas de escassez de recursos (Arneberg et al. 1998, Beldomenico & Begon 2010, Tinsley et al. 2011). Portanto, se fatores ambientais afetam diretamente a ocorrência e densidade de hospedeiros, estes acabam afetando indireta a abundância de parasitas. As alterações de hábitat e perturbações ambientais podem dispersar grupos de indivíduos, diminuindo a probabilidade de infestação. Entretanto, o efeito de diluição é esperado apenas para espécies de parasitas generalistas, pois eles colonizam uma miríade de hospedeiros, enquanto parasitas especializados são limitados em suas escolhas entre hospedeiros (Ostfeld & Keesing 2000). Dessa forma, a distribuição de parasitas altamente especializados segue a de seus hospedeiros.

Apesar de ambos os domínios fitogeográficos apresentarem relações específicas entre morcegos e ectoparasitas, no Pantanal parece haver maior evidência dessas interações, enquanto no Cerrado ocorre o efeito de diluição em decorrência da maior riqueza e diversidade de morcegos hospedeiros.

Os resultados de aninhamento das redes de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitas dípteros não corroborou a hipótese de que o Pantanal abrigaria redes mais aninhadas que o Cerrado. As interações entre espécies são moldadas por processos co-evolutivos que ocorrem entre espécies interagentes ao longo de um contínuo entre antagonismo-mutualismo na extensão geográfica de ocorrência das espécies (Thompson & Fernandez 2006). Entre as espécies antagonísticas, dípteros de morcegos são ectoparasitas obrigatórios com um ciclo de transmissão indireto. Fêmeas dessas moscas deixam o hospedeiro para deposição de larvas no abrigo dos morcegos (Dick & Patterson 2007). As larvas transformam-se

imediatamente para pupas passam por metamorfose que dura cerca de três semanas. As novas moscas eclodidas devem localizar um hospedeiro apropriado, os quais frequentemente se alojam abrigos compartilhados por múltiplas espécies de morcegos (Dick & Patterson 2007). Portanto, a associação entre morcegos e ectoparasitos e morcegos é fortemente influenciada pelos hábitos de alojamento dos morcegos hospedeiros.

A região de Cerrado estudada compreende o planalto que entorna a planície do Pantanal e é constituída por escarpas das serras de Maracaju a oeste e da Bodoquena ao sul. Contrastando com a região plana do Pantanal, o Cerrado de entorno deve oferecer abrigos mais numerosos e diferenciados, condensando grupos de indivíduos e espécies de morcegos e facilitando a transmissão de indivíduos ectoparasitas. Entretanto, ectoparasitos recém-adultos sabem reconhecer e colonizar um hospedeiro específico por meio do dióxido de carbono e calor corpóreo (Lourenço & Palmeirim 2008). Adicionalmente, a associação entre morcegos e dípteros ectoparasitos é altamente específica e transferências naturais de dípteros entre espécies de morcegos é rara, ocorrendo na maioria das vezes por meio de contaminação de amostras (Dick 2007). Essas fortes relações específicas geram subgrupos de espécies que interagem mais entre si, que com as demais espécies, formando compartimentos (módulos) em detrimento do aninhamento da rede de interações.

Condizente com os resultados das análises de especialização e aninhamento, houve alta modularidade das redes de interações entre morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros no Pantanal. Embora esses resultados não confirmem a hipótese inicial de que o Cerrado abrigaria redes antagonísticas mais especializadas, modulares e pouco aninhadas, este padrão é o mesmo que o encontrado em redes de

interação entre herbívoros e plantas e entre hospedeiro e parasitoide (Olesen et al. 2006). A modularidade aumenta com o aumento da especificidade da interação (Lewinsohn et al. 2006) e, apesar de ser influenciada pelo tamanho das redes (erros amostrais inclusos) (veja Blüthgen 2010), a métrica pode revelar padrões co-evolutivos entre hospedeiros e parasitas primários, no caso, morcegos filostomídeos e ectoparasitos dípteros.

Entre o morcego *Carollia perspicillata* e o díptero *Trichobius joblingi*, por exemplo, deve haver uma relação de longo prazo (74% das interações registradas para ambas as espécies). Apesar de *C. perspicillata* ter apresentado interação com mais nove espécies de dípteros, este morcego é hospedeiro primário de *T. joblingi* (Wentzel 1976), e a ocorrência deste díptero em outras espécies de morcegos é oportunista ou acidental (mas veja Graciolli et al. 2008). A alta frequência de ocorrência dos dípteros *Megistopoda aranea* e *Aspidoptera phyllostomais* no morcego *Artibeus planirostris*, já reportada anteriormente na mesma região (Longo 2009), também evidencia uma provável relação primária com este hospedeiro. Por outro lado, o díptero *Trichobius dugesii* apresenta uma interação frequente com morcego *Glossophaga soricina* (61%), mas não tão evidentemente primária ou específica como as anteriormente citadas. *G. soricina* interagiu com mais sete espécies de dípteros ectoparasitos além de *T. dugesii*, provavelmente em decorrência de seus hábitos de alojamento, pois é um morcego comumente encontrado cavidades, compartilhando espaços restritos com outras espécies de morcegos (Bredt et al. 1999, Patterson et al. 2007).

Diferenças entre os domínios fitogeográficos foram as que melhor reproduziram as estruturas das redes antagonísticas entre morcegos filostomídeos e dípteros ectoparasitas encontradas na região de estudo. Apesar de não corroborar

com a hipótese original de menor especialização, maior aninhamento e menor modularidade do Pantanal com relação ao Cerrado, a composição de espécies, seja de morcegos, de ectoparasitas ou das interações entre eles, muda significativamente de um domínio para outro.

## CONCLUSÃO

As redes mutualísticas entre morcegos filostomídeos e plantas quiropterofílicas são aninhadas, com baixos níveis de especialização e modularidade em ambos os domínios fitogeográficos do Cerrado e do Pantanal. Diferenças ambientais entre as bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro explicam melhor a estrutura das redes mutualísticas de morcegos filostomídeos, mais pela substituição de espécies de plantas entre Cerrado e Pantanal, que pelas espécies de morcegos propriamente ditas.

No mesmo contexto, as redes antagonísticas entre filostomídeos e ectoparasitos dípteros apresentam topologia com certa modularidade e baixos níveis de especialização e aninhamento, com estruturas determinadas pelas diferenças entre os domínios fitogeográficos, quanto à composição de espécies de ambos os grupos, bem como das interações entre eles.

No Pantanal, as redes mutualísticas são mais aninhadas, e as redes antagonísticas mais especializadas e modulares que as do Cerrado. Entre as bacias hidrográficas, a rede antagonística do Miranda é mais especializada e modular que a do rio Negro.

As redes mutualísticas entre morcegos filostomídeos e ectoparasitas dípteros do Cerrado e do Pantanal suportam parte das expectativas originais, enquanto que as redes antagonísticas revelaram padrões diferentes do esperado. Entretanto, os

resultados complementares da comparação das redes antagonísticas entre as bacias hidrográficas suportam parcialmente as hipóteses iniciais, ao ser considerado que grande parte da bacia do Miranda compreende regiões de Cerrado.

Certamente há distinção em termos de composição e, conseqüentemente, das interações de espécies entre Cerrado e Pantanal, bem como entre as bacias hidrográficas dos rios Miranda e Negro. Com o uso das mesmas métricas, interações mutualísticas respondem questões diferentes das interações antagonísticas, embora ambas carreguem particularidades ecológicas e evolutivas, bem como os próprios domínios fitogeográficos do Cerrado e do Pantanal.

Apesar de não ser sido possível confirmar as diferenças esperadas entre esses domínios, devido justamente às diferenças temporais existentes também nas redes mutualísticas e antagonísticas, há uma correspondência direta da métrica aninhamento com a dominância de espécies.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alfonsi RR & Camargo MBP. 1986. Condições climáticas para a região do Pantanal Mato-grossense. Recursos Naturais e Socioeconômicos do Pantanal. EMBRAPA, Ministério da Agricultura, Brasília.
- Alho CJR, Camargo G, Fischer E. 2011. Terrestrial and aquatic mammals of the Pantanal. *Brazilian Journal of Biology. Revista Brasileira de Biologia* 71: 297-310.
- Allem AC & Valls JFM. 1987. Recursos forrageiros nativos do Pantanal Mato-Grossense. Brasília. Documento 8. CENAGEM / EMBRAPA – CPAP.
- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães Jr. PR, Loyola RD, Ulrich W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and quantification. *Oikos*: 117: 1227-1239.
- Amaral Filho ZP. 1986. Solos do Pantanal Mato-grossense. Anais do I Simpósio sobre Recursos Naturais e Socioeconômicos do Pantanal. EMBRAPA, Ministério da Agricultura, Brasília.
- Araujo AC & Sazima M. 2003. The assemblage of flowers visited by hummingbirds in the “capões” of southern Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Flora* 1232: 1-9.
- Arneberg P, Skorping A, Grenfell B, Read AF. 1998. Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1283-1289.
- Assine ML & Soares PC. 2004. Quaternary of the Pantanal, west-central Brazil. *Quaternary International* 114: 23–34.
- Bascompte J. 2010. Structure and dynamics of ecological networks. *Science* 329(5993): 765-766.
- Bascompte J & Jordano P. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. Pp. 143-159. In: M Pascual & JA Dunne (eds). *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press, Oxford.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 9383-9387.
- Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J. 2009. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458: 1018-1021.

- Beldomenico PM & Begon M. 2010. Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? *Trends Ecol. Evol.* 25: 21-27.
- Bellay S, Lima Jr DP, Takemoto RM, Luque JL. 2011. A host-endoparasite network of Neotropical marine fish: are there organizational patterns? *Parasitology* 138: 1945-1952.
- Blüthgen N. 2010. Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology* 11: 185-195.
- Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP, Menzel F. 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology* 89: 3387-3399.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *Ecology* 6: 12-18.
- Bredt A, Uieda W, Magalhães ED. 1999. Morcegos cavemícolas da região do Distrito Federal, centro-oeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 16(3): 731-770.
- Bustos S, Gomez C, Hausmann R, Hidalgo CA. 2012. The dynamics of nestedness predicts the evolution of industrial ecosystems. *Plos ONE* 7(11): e49393.
- Cáceres NC, Bornschein MR, Lopes WH, Percequillo AR. 2007. Mammals of the Bodoquena Mountains, southwestern Brazil: an ecological and conservation analysis. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 426-435.
- Cáceres NC, Carmignotto AP, Fischer E, Santos CF. 2008. Mammals from Mato Grosso do Sul, Brazil. *Check List* 4: 321-335.
- Camargo G. 2003. Riqueza e diversidade de morcegos no Pantanal do Miranda-Abobral, Mato Grosso do Sul. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. Campo Grande, MS.
- Camargo G & Fischer E. 2005. Primeiro registro do morcego *Mimon crenulatum* (Phyllostomidae) no Pantanal, sudoeste do Brasil. *Biota Neotropica* 5(1).<http://www.biotaneotropica.org.br/v5n1/pt/abstract?short-communication+BN00705012005>>.
- Camargo G, Fischer E, Gonçalves F, Fernandes G, Ferreira S. 2009. Morcegos do Parque Nacional da Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Chiroptera Neotropical* (15): 417-424.
- Coelho DC. 2005. Ecologia e Conservação da Quiropterofauna no Corredor Cerrado-Pantanal. Tese de Doutorado. Universidade de Brasília. Brasília, DF.

- Cohen JE. 1978. Food Webs and Niche Space. Princeton University Press, Princeton.
- Combes C. 2001. Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions. Chicago, USA. The University of Chicago Press. 728 p.
- Cunha NL, Fischer E, Carvalho LFAC, Santos CF. 2009. Bats of Buraco das Araras reserve, southwestern Brazil. *Biota Neotrop.* 9: <http://www.biotaneotropica.org.br/v9n4/pt/abstract?inventory+bn02909042009>
- Dáttilo W, Marquitti FMD, Guimarães Jr. PR, Izzo TJ. 2013. The structure of ant-plant ecological networks: is abundance enough? *Ecology* (in press).
- Dick CW. 2007. High host specificity of obligate ectoparasites. *Ecological Entomology* 32(5): 446-450.
- Dick CW & Patterson BD. 2007. Against all odds: explaining high host specificity in dispersal-prone parasites. *Int. J. Parasitol.* 37: 871-876.
- Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber B. 2009. Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. – *Open Ecol. J.* 2: 7-24.
- Dorogovtsev SN & Mendes JFF. 2002. Evolution of networks. *Advances in Physics* 51:1079–1187.
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND. 2002. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 12917–12922.
- Facincani EM. 2007. Geomorfologia e Geologia do Cenozóico do Médio Vale do Rio Aquidauana, Borda Sudeste da Bacia do Pantanal, MS. Rio Claro, Tese de Pós-Doutoramento, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista. 100 p.
- Facincani EM, Assine ML, Silva A, Zani H, Araújo BC, Miranda GM. 2006. Geomorfologia fluvial do leque do rio Aquidauana, borda sudeste do Pantanal, MS. In: *Anais do I Simpósio de Geotecnologias no Pantanal*. EMBRAPA. Pp. 175-181.
- Ferraz RGB. 2006. Antropização da Bacia Hidrográfica do Rio Miranda: alterações climáticas, recursos naturais e desenvolvimento. Dissertação de Mestrado. Universidade Católica Dom Bosco. Campo Grande, MS. 80p.
- Fischer E & Araujo AC. 1995. Spatial organization of a bromeliad community in the Atlantic rainforest, south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 11: 559-567.

- Fleming TH. 1986. Opportunism versus specialization: the evolution of feeding strategy in frugivorous bats. In: A. Estrada & TH Fleming (eds.). Frugivores and seed dispersal. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Fonseca CR & Ganade G. 1996. Asymmetries, compartments and null interactions in an Amazonian ant-plant community. *Journal of Animal Ecology* 65: 339-347.
- Fortuna MA & Bascompte J. 2006. Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters* 9: 281-286.
- Forup ML, Henson KSE, Craze PG, Memmott J. 2008. The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal of Applied Ecology* 45: 742-752.
- Genini J, Côrtes MC, Guimarães Jr. PR, Galetti M. 2012. Mistletoes play different roles in a modular host-parasite network. *Biotropica* 44(2): 171-178.
- Giannini NP & Kalko EKV. 2004. Trophic structure in a large assemblage of Phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105: 209-220.
- Godoi Filho JD. 1986. Aspectos geológicos do Pantanal Mato-grossense e de sua área de influência. Anais do I Simpósio sobre Recursos Naturais e Socioeconômicos do Pantanal. EMBRAPA, Ministério da Agricultura, Brasília.
- Gonçalves F, Munin R, Costa P, Fischer E. 2007. Feeding habits of *Noctilio albiventris* (Noctilionidae) bats in the Pantanal, Brazil. *Acta Chiropterol.* 9: 535-538.
- Graciolli G, Azevedo AA, Árzua M, Barros-Battesti DM, Linardi PM. 2008. Artrópodos Ectoparasitos de Morcegos no Brasil. In: SM Pacheco RV Marques, CEL Esbérard. (orgs.). Morcegos no Brasil: biologia, sistemática, ecologia e conservação. 1ª Ed., Porto Alegre, Armazém Digital. Pp. 123-138.
- Guimarães Jr. PR & Guimarães PR. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* 21: 1512-1513.
- Guimarães Jr. PR, Rico-Gray V, Reis SF, Thompson JN. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2041-2047.
- Guimerà R & Amaral LAN. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433: 895-900.
- Haffer J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science* 165(3889): 131-137.

- Harris MB, Tomás WM, Mourão G, Silva CJ, Guimarães E, Sonoda F, Fachin E. 2005. Safeguarding the Pantanal Wetlands: threats and conservation initiatives. *Conservation Biology* 19(3): 714-720.
- Hartig F, Calabrese JM, Reineking B, Wiegand T, Huth A. 2011. Statistical inference for stochastic simulation models - theory and application. *Ecology Letters* 14: 816–827.
- Heithaus ER, Fleming TH, Opler PA. 1975. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. *Ecology* 56: 841-854.
- Jordano P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657–677.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: NM Waser & J Ollerton (eds.). *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions*. University of Chicago Press. Pp. 173–199.
- Junk WJ & Silva CJ. 2000. O conceito do pulso de inundação e suas implicações para o Pantanal de Mato Grosso. In: M Dantas, JB Catto, EK Resende (eds.). *Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal. Manejo e Conservação*. EMBRAPA. Corumbá, Brasil. Pp. 17-28.
- Klink CA & Machado RB. 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* 1(1): 147-155.
- Krasnov BR, Stanko M, Morand. 2007. Host community structure and infestation by ixodid ticks: repeatability, dilution effect and ecological specialization. *Oecologia* 154: 185-194.
- Krishna A, Guimarães Jr. PR, Jordano P, Bascompte J. 2008. A neutral–niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos* 117: 1609-1618.
- Ledru MP. 2002. Late Quaternary history and evolution of the cerradões as revealed by palynological records. In: PS Oliveira & RJ Marquis (eds). *The cerrado of Brazil: ecology and natural history of a Neotropical savanna*. New York: Columbia University Press. Pp. 33-50.

- Ledru MP, Ceccantini G, Gouveia SEM, Lópes-Sáez JA, Pessenda LCR, Ribeiro AS. 2006. Millennial-scale climatic and vegetation changes in a northern Cerrado (Northeast, Brazil) since the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 25:1110–26.
- Leite AP, Meneghelli M, Taddei VA. 1998. Morcegos (Chiroptera: Mammalia) dos pantanais de Aquidauana e da Nhecolândia, Mato Grosso do Sul. I. Diversidade de Espécies. *Ensaio e Ciência* 2: 141-148.
- Lewinsohn TM, Prado PI, Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos* 113: 174-184.
- Longo JM. 2009. Comunidade de morcegos e de ectoparasitas nas bacias do Miranda e Negro: Corredores Cerrado e Pantanal. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. 59p.
- Longo JM, Fischer E, Camargo G, Santos CF. 2007. Ocorrência de *Vampyressa pusilla* (Chiroptera, Phyllostomidae) no Pantanal sul. *Biota Neotrop.* 7: 369-372. <http://www.biotaneotropica.org.br/v7n3/pt/abstract?short+communication+bn02407032007>.
- Lourenço SI & Palmeirim JM. 2008. How do ectoparasitic nycteribiids locate their bat hosts? *Parasitology* 135(10): 1205-1213.
- Löwenberg-Neto P. 2008. The structure of the parasite-host interactions between *Philornis* (Diptera: Muscidae) and neotropical birds. *Journal of Tropical Ecology* 24, 575-580.
- Marinho-Filho JS. 1991. The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 7: 59-67.
- Marquitti FMD, Guimaraes Jr. PR, Pires MM, Bittencourt LF. 2013. MODULAR: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. arXiv:1304.2917.
- McGlue MM, Silva A, Zani H, Corradini FA, Parolin M, Abel EJ, Cohen AS, Assine ML, Ellis GS, Trees MA, Kuerten S, Gradella FS, Rasbold GG. 2012. Lacustrine records of Holocene flood pulse dynamics in the Upper Paraguay River watershed (Pantanal Wetlands, Brazil). *Quaternary Research* 78: 285-294.

- Mello MAR, Marquitti FMD, Guimarães Jr. PR, Kalko EKV, Jordano P, Aguiar MAM. 2011. The missing part of seed dispersal networks: structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLoS One* 6(2): e17395.
- Memmott J, Waser NM, Price MV. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society London B* 271: 2605–2611.
- Mendes D & Assine ML. 2010. Estilos fluviais do rio Negro no Pantanal Matogrossense. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 45. Anais do 45º Congresso Brasileiro de Geologia. Belém. CD-ROM.
- Moritz C, Patton J, Schneider C, Smith T. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 533-563.
- Munin RL. 2011. Efeito da disponibilidade de recursos alimentares sobre a diversidade e a composição de espécies de morcegos filostomídeos em regiões do Pantanal e do Cerrado. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. 69p.
- Munin RL, Gonçalves F, Fischer E. 2012. Food habits and dietary overlap in a phyllostomid bat assemblage in the Pantanal of Brazil. *Acta Chiropterologica* 14(1): 195-204.
- Nuismer SL & Thompson JN. 2006. Coevolutionary alternation in antagonistic interactions. *Evolution* 60: 2207-2217.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* 240: 270-276.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 19891-19896.
- Olesen JM & Jordano P. 2002. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology* 83: 2416-2424.
- Ostfeld RS & Keesing F. 2000. The function of biodiversity in the ecology of vector-borne zoonotic diseases. *Can. J. Zool.* 78: 2061-2078.
- Pascual M & Dunne JA. 2006. Food webs as complex adaptive networks: linking structure to dynamics. Oxford University Press, Oxford.

- Passos FC, Silva WR, Pedro WA, Bonin MR. 2003. Frugivoria em morcegos (Chiroptera, Phyllostomidae) no Parque Estadual Intervales, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 20: 511-517.
- Patterson BD & Atmar W. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. In: LR Heaney & BD Patterson (eds.). *Island biogeography of mammals*. Academic Press, London. Pp 65-82.
- Patterson BD, Dick CW, Dittmar K. 2007. Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). *J. Trop. Ecol.* 23: 177-189.
- Patterson BD, Dick CW, Dittmar K. 2009. Nested distributions of bat flies (Diptera: Streblidae) on Neotropical bats: artifact and specificity in host-parasite studies. *Ecography* 32: 481-487.
- PCBAP. 1997. Plano de Conservação da Bacia do Alto Paraguai (Pantanal). Análise integrada e prognóstico da Bacia do Alto Paraguai, Volume III. Ministério do Meio Ambiente, dos Recursos Hídricos e da Amazônia Legal.
- Pereira MCB, Mendes CAB, Dias FA, Lange MBR, Becker M, Barreto SR, Grehs SA. 2004. Bacia Hidrográfica do Rio Miranda: Estado da Arte. Universidade Católica Dom Bosco. Campo Grande, MS. 177p.
- Pilosof S, Dick CW, Korine C, Patterson BD, Krasnov BR. 2012. Effects of anthropogenic disturbance and climate on patterns of bat fly parasitism. *PLoS One* 7(7): e41487.
- Pimm SL, Lawton JH, Cohen JE. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669–674.
- Pinder L & Rosso S. 1998. Classification and ordination of plant formations in the Pantanal of Brazil. *Plant Ecology* 136: 151–165.
- Pinheiro MHO & Monteiro R. 2010. Contribution to the discussions on the origin of the cerrado biome: Brazilian savanna. *Braz. J. Biol.* 70(1): 95-102.
- Prado PI & Lewinsohn TM. 2004. Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. *Journal of Animal Ecology* 73: 1168-1178.
- Prance GT & Schaller GB. 1982. Preliminary study of some vegetation types of the Pantanal, Mato Grosso, Brazil. *Brittonia* 34: 228-251.
- R Development Core Team. 2010. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Ver.3.0.1.

- Rezende EL, Jordano P, Bascompte J. 2007a. Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos* 116: 1919-1929.
- Rezende EL, Lavabre JE, Guimarães Jr. PR, Jordano P, Bascompte J. 2007b. Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature* 448: 925-928.
- Rodríguez-Gironés MA & Santamaría L. 2006. A new algorithm to calculate the nestedness temperature of presence-absence matrices. *J Biogeogr* 33: 924–935.
- Sánchez MS, Giannini NP, Barquez RM. 2012 Bat frugivory in two subtropical rain forests of Northern Argentina: Testing hypotheses of fruit selection in the Neotropics. *Mammalian Biology* (no prelo).
- Santamaría L & Rodríguez-Gironés MA. 2007. Linkage rules for plant–pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers? *Public Library of Science* 5(2): e31.
- Silva AG, Gaona O, Medellín RA. 2008. Diet and trophic structure in a community of fruit-eating bats in Lacandon forest, Mexico. *Journal of Mammalogy* 89: 43-49.
- Silva JMC & Bates JM. 2002. Biogeographic patterns and conservation in the south american Cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience* 52(3): 225-233.
- Taddei VA, Leite AP, Vicente EC, Souza HA, Meneghelli M. 2000. Morcegos da Estância Caiman, Município de Miranda, Estado do Mato Grosso do Sul. In: *Anais do II Encontro de Pesquisa de Iniciação Científica da UNIDERP*. Campo Grande. Pp. 128-129.
- Taddei VA, Vicente EC, Leite AP, Mercante MA. 2003. Morcegos (Chiroptera: Mammalia) da região do Instituto de Pesquisa do Pantanal, sub-região do Rio Negro, MS, Brasil. *Ensaio e Ciência* 1(1): 681-687. Ed. especial.
- Teixeira RC, Corrêa CE, Fischer E. 2009. Frugivory by *Artibeus jamaicensis* (Phyllostomidae) bats in the Pantanal, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 44: 7-15.
- Thébault E & Fontaine C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329: 853-856.

- Thies W, Kalko EKV. 2004. Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos* 104: 362–376.
- Thompson JN. 1982. *Interaction and Coevolution*. Wiley, New York.
- Thompson JN. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Thompson JN & Fernandez CC. 2006. Temporal dynamics of antagonism and mutualism in a geographically variable plant-insect interaction. *Ecology* 87: 103-112.
- Tinsley RC, York JE, Everard ALE, Stott LC, Chapple SJ, Tinsley MC. 2011. Environmental constraints influencing survival of an African parasite in a north temperate habitat: effects of temperature on egg development. *Parasitology* 138: 1029–1038.
- Ulrich W, Almeida-Neto M, Gotelli NJ. 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.
- Ulrich W & Almeida-Neto M. 2012. On the meanings of nestedness: back to the basics. *Ecography* 35: 865-871.
- Vázquez DP & Aizen MA. 2006. Community-wide patterns of specialization in plant-pollinator interactions revealed by null models. Pp. 200-219. In: NM Waser & J Ollerton (eds). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vázquez DP, Melián CJ, Williams NM, Blüthgen N, Krasnov BR, Poulin R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116: 1120-1127.
- Vázquez DP, Poulin R, Krasnov BR, Shenbrot GI. 2005. Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interactions networks. *Journal of Animal Ecology* 74: 946-955.
- Victoria RL, Fernandes F, Martinelli LA, Piccolo MC, Camargo PB, Trumbore S. 1995. Past vegetation changes in the Brazilian Pantanal arboreal-grassy savanna ecotone by using carbon isotopes in the soil organic matter. *Global Change Biology* 1(3): 165–171.
- Wenzel RL. 1976. The streblid batflies of Venezuela (Diptera: Streblidae). *Brigham Young Univ. Sci. Bull. Biol. Ser.* 20: 1-177.