

# RESSALVA

Atendendo solicitação da  
autora, o texto completo desta tese  
será disponibilizado somente a partir  
de 25/05/2020.

---

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE**

---

**ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL NO USO DO ESPAÇO E DIETA NO MORCEGO  
FRUGIVORO STURNIRA LILIUM**

**PATRICIA KERCHES ROGERI**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ecologia e Biodiversidade

**Maio - 2018**

PATRICIA KERCHES ROGERI

**ESPECIALIZAÇÃO INDIVIDUAL NO USO DO ESPAÇO E DIETA  
NO MORCEGO FRUGÍVORO *STURNIRA LILIUM***

Orientador: Prof. Dr. Márcio Silva Araújo

Co-orientador: Prof. Dr. Milton César Ribeiro

Tese apresentada ao Instituto de  
Biotecnologia do Câmpus de Rio Claro,  
Universidade Estadual Paulista, como  
parte dos requisitos para obtenção do  
título de Doutor em Ecologia e  
Biodiversidade

Rio Claro  
2018

591.5 Rogeri, Patrícia Kerches  
R723e Especialização individual no uso do espaço e dieta no  
morcego frugívoro *Sturnira lilium* / Patrícia Kerches Rogeri. -  
Rio Claro, 2018  
91 f. : il., figs., gráfs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista,  
Instituto de Biociências de Rio Claro  
Orientador: Márcio Silva Araújo  
Coorientador: Milton Cezar Ribeiro

1. Ecologia animal. 2. Ecologia do indivíduo. 3.  
Comportamento animal. 4. Movimento animal. 5. Teoria do  
forrageamento ótimo. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

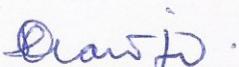
TÍTULO DA TESE: Especialização individual no uso do espaço e dieta no morcego frugívoro *Sturnira lilium*

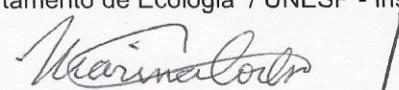
**AUTORA: PATRÍCIA KERCHES ROGERI**

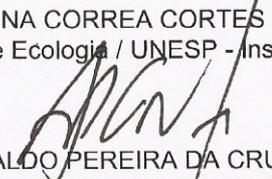
**ORIENTADOR: MARCIO SILVA ARAUJO**

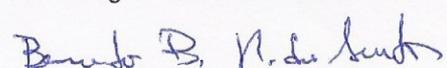
**COORIENTADOR: MILTON CEZAR RIBEIRO**

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE, área: BIODIVERSIDADE pela Comissão Examinadora:

  
Prof. Dr. MARCIO SILVA ARAUJO  
Departamento de Ecologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

  
Profa. Dra. MARINA CORREA CORTES  
Departamento de Ecologia / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

  
Prof. Dr. ARIOVALDO PEREIRA DA CRUZ NETO  
Departamento de Zoologia / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

  
Prof. Dr. BERNARDO BRANDÃO NIEBUHR DOS SANTOS  
CENAP / ICMBio - Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - SP

Prof. Dr. LEONARDO CARREIRA TREVELIN  
ITV / Instituto Tecnológico da Vale - PA

Rio Claro, 25 de maio de 2018

## **Agradecimentos**

Primeiramente, agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2014/24219-4 e 2016/14939-5) pela bolsa e apoio financeiro para o desenvolvimento do projeto e desta tese de doutorado.

Agradeço também a CAPES pela bolsa nos primeiros meses de doutorado.

Agradeço ao meu orientador Prof. Dr. Márcio Silva Araújo pela orientação e toda confiança, e ao meu coorientador Prof. Dr. Miltinho por todo o apoio e tranquilidade. Aprendi com vocês vários aspectos que permeiam a vida acadêmica e científica e agradeço muito a oportunidade, por terem me ajudado a percorrer e concluir essa etapa.

I would like to thank Prof. Otso Ovaskainen for receiving me at the University of Helsinki.

Agradeço também ao Prof. Ariovaldo Cruz Neto por gentilmente me permitir utilizar a bomba calorimétrica para os experimentos.

Agradeço ao Marco Antônio pelo desenvolvimento do equipamento AXABIXO, por ter ido a campo para garantir que tudo funcionasse bem, e sempre ser extremamente solícito.

Agradeço ao gestor Fabrício e a equipe do Parque Estadual do Vassununga por sempre nos receberem e nos fornecerem todas as melhores condições possível para que pudéssemos realizar nosso trabalho.

Gostaria de agradecer aos meus pais, Silvio e Norma, e meus irmãos, Luciana e Renato, por sempre estarem junto comigo fazendo o possível e o impossível para que eu tivesse tranquilidade durante tempos difíceis e intermináveis de campo e quando parecia que eu não conseguiria terminar esse processo. Vocês são a base da minha estrutura sobre a qual eu posso construir novas realidades.

Um parágrafo especial de agradecimento a Beatriz, minha companheira de todos os momentos pelo amor e palavras de incentivo. Você faz parte de cada etapa desse doutorado, desde a parte técnica de campo, testando equipamentos, segurando morcegos, e realizando experimentos, passando pela parte científica de análise de dados e revisão de textos, até o apoio emocional e mental essenciais para a minha vida. Esse doutorado também é seu.

Gostaria de agradecer a todos os que me ajudaram em campo: Pedro C3, Bernardo, Vany, Jamile, Mariana, Rodolfo, Natalia, Camila Aleluia, Preguiça, Rafaela, André Ursinho, Rafael, Fabíola, Carlinhos. Em especial ao Urucum que fez toda a diferença para a construção da tenda e instalação do equipamento. Também a Fernanda, por sempre ter tanto amor e carinho pelos morcegos. Acredito muito em você.

Agradeço aos meus queridos amigos Milene, André, Julia, Renata e C3 por estarem sempre aqui. Aos queridos Bernardo, Dani e Gal por compartilharem momentos mágicos de nossas vidas. E aos companheiros de laboratório e amigos do LEEC e do Departamento de Ecologia com quem compartilhamos o café de cada dia.

## Resumo

A maior parte dos estudos em ecologia trata indivíduos coespecíficos como equivalentes. No entanto, tem sido crescente o número de estudos que verificaram que os indivíduos de uma mesma população podem utilizar diferentes subconjuntos do total de recursos utilizados por sua população, o que foi definido como especialização individual. Morcegos frugívoros são importantes dispersores de sementes e a especialização individual no uso do espaço e na dieta traz consequências para essa função ecológica. No presente estudo verificamos a presença de variação interindividual no uso do espaço e de especialização individual na dieta no morcego frugívoro *Sturnira lilium* e investigamos possíveis mecanismos dessa variação. Para isso, 28 indivíduos adultos foram capturados em rede de neblina e marcados com radiotransmissores monitorados por meio de receptores fixos (“dataloggers”) distribuídos pela área de estudo de acordo com características da paisagem. Estudamos a dieta desses mesmos indivíduos a partir de amostras fecais, com foco na análise das sementes presentes e amostras de pelos por meio de análise de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. Para investigar um possível mecanismo gerador dessa variação, estabelecemos a ordem de preferência dos itens alimentares para cada indivíduo, por meio da razão entre o conteúdo energético e o tempo de manipulação de cada recurso (Teoria de Forrageamento Ótimo). Para isso, realizamos experimentos com 30 indivíduos para medir o tempo de manipulação dos recursos. Também medimos o conteúdo energético dos frutos. Encontramos variação interindividual no uso do espaço e movimento sumarizada em síndromes de movimento: indivíduos generalistas de habitat associados com frutos de *Piper* e indivíduos especialistas em áreas abertas associados com frutos de *Solanum*. Verificamos que os indivíduos variam principalmente no consumo de insetos, com indivíduos muito frugívoros e indivíduos onívoros. A análise de isótopos estáveis indicou que o fruto mais consumido pelos indivíduos, *Solanum*, não foi o fruto mais rentável energeticamente segundo os experimentos para metade dos indivíduos, para os quais o fruto mais rentável foi *Piper*. Isso pode acontecer por competição interespecífica, uma vez que existem outras espécies de morcegos que consomem os mesmos recursos. Estes resultados sugerem que a diferença na ordem de preferência dos recursos, somada à competição interespecífica e características comportamentais parecem ser os mecanismos geradores dos padrões de movimento e uso do espaço observados nesta população do morcego frugívoro *S. lilium* em uma paisagem fragmentada.

## Abstract

Most ecology studies treat co-specific individuals as equivalents. However, there has been a growing number of studies that have verified that individuals from the same population can use different subsets of the total resources used by their population, which has been defined as individual specialization. Fruit bats are important seed dispersers and individual specialization in space use and diet can have consequences for this ecological function. In the present study we verified the presence of interindividual variation in the use of space and individual specialization in the diet of the fruit bat *Sturnira lilium* and investigated possible mechanisms that trigger this variation. To that end, 28 adult individuals were captured in mist net and tagged with radio transmitters monitored by fixed receivers ("dataloggers") distributed in the study area according to landscape characteristics. We studied the diet of these same individuals from fecal samples, focusing on the analysis of the seeds present, and hair samples for stable isotope analysis of carbon and nitrogen. In order to investigate mechanisms that generate such variation, we established the rank preference for each individual, as the ratio between the energy content and handling time of each resource (Optimal Foraging Theory). For this, we performed experiments with 30 individuals to measure handling time. We also measured the energy content of the fruits. We found interindividual variation in space use and this variation was summarized in two movement syndromes: habitat generalist individuals associated with *Piper* fruits and individual specialized in open areas associated with *Solanum*. We found that individuals vary mainly in insect consumption, with extremely frugivorous individuals and omnivorous individuals. Stable isotope analysis indicated that the fruit most consumed by all individuals, *Solanum*, was not the most profitable fruit according to the experiments for half the individuals, for which the most profitable fruit was *Piper*. This can be pushed by interspecific competition, since there are other species of bats that consume the same resources. These results suggest that the difference in the rank preferences for resources, together with interspecific competition and behavioral characteristics, seem to be the mechanisms that generate the patterns of movement and space use observed in this population of the frugivorous bat *S. lilium* in a fragmented landscape.

## Sumário

<b>Capítulo 1 - Introdução Geral .....</b>	<b>7</b>
<i>Justificativa .....</i>	18
<i>Objetivos .....</i>	19
<b>Capítulo 2 – Interindividual variation in a frugivorous bat: an optimal foraging theory approach .....</b>	<b>23</b>
<i>Abstract .....</i>	23
<i>Introduction.....</i>	24
<i>Methods .....</i>	27
<i>Results .....</i>	34
<i>Discussion .....</i>	41
<i>Supplementary material .....</i>	51
<b>Capítulo 3 – Movement syndromes of a Neotropical frugivorous bat inhabiting a heterogeneous landscape in Brazil.....</b>	<b>61</b>
<i>Abstract .....</i>	61
<i>Introduction.....</i>	62
<i>Material and Methods .....</i>	65
<i>Results .....</i>	70
<i>Discussion .....</i>	73
<i>Appendix S1. The rationale behind the interpretation of the syndromes .....</i>	87
<b>Considerações finais .....</b>	<b>90</b>

## Capítulo 1 - Introdução Geral

A teoria de nicho tem sido usada para estudar a ecologia de espécies ou de populações locais, tratando indivíduos coespecíficos como ecologicamente equivalentes (LEIBOLD, 1995). Por exemplo, a maioria dos modelos de competição intraespecífica e dinâmica predador-presa supõe que indivíduos da mesma espécie atuam de maneira idêntica (ROUGHGARDEN, 1979). Essa simplificação teórica tem convivido com a percepção empírica de que indivíduos de uma mesma população podem diferir ecologicamente em função do sexo, da idade, e mesmo dentro desses grupos demográficos. Por exemplo, Estes *et al.* (2003) estudaram os hábitos alimentares de uma população de lontras marinhas, *Enhydra lutris*, na Califórnia - EUA, e observaram que a população consumia uma ampla variedade de recursos alimentares, incluindo abalones, ouriços-do-mar, caranguejos e estrelas-do-mar. No entanto, cada indivíduo preferia e consumia principalmente apenas um desses itens, sendo exigidas para isso habilidades específicas. Outro exemplo ocorre com o Tentilhão da Ilha de Cocos – Costa Rica, *Pinaroloxias inornata*. A população como um todo apresentava uma diversidade grande de comportamentos alimentares: ciscar nos galhos (insetos), extrair larvas do tronco, ciscar nas folhas (insetos), extrair minadores das folhas, ciscar na serapilheira (insetos), visitar nectários extra-florais, visitar flores (néctar) e comer sementes no chão. No entanto muitos indivíduos apresentavam apenas um desses comportamentos alimentares consistentemente ao longo do tempo (WERNER; SHERRY, 1987). Outros exemplos de variação no uso do recurso entre os indivíduos já foram observados em mais de 200 espécies, incluindo moluscos, insetos, crustáceos, peixes, anfíbios, aves e mamíferos (revisado em Bolnick *et al.* 2003 e Araújo, Bolnick & Layman 2011), em diferentes partes do mundo (ARAÚJO; COSTA-PEREIRA, 2013).

Para entender melhor essa variação entre indivíduos, Roughgarden (1974) propôs que o nicho total de uma população (*total niche width* - TNW) pode ser decomposto em dois componentes, o componente intraindividual (*within-individual component* – WIC, que é a variação média dos recursos encontrados dentro do nicho dos indivíduos) e o componente interindividual (*between-individual component* – BIC, que é a variação entre os indivíduos; Fig. 1). Geralmente se espera que indivíduos de diferentes idades ou sexo sejam diferentes. Por exemplo, a variação entre macho e fêmeas pode surgir por diferentes necessidades nutricionais durante a fase reprodutiva (CLUTTON-BROCK; ALBON; GUINNESS, 1985). Da mesma forma, mudanças no nicho podem ocorrer

devido a mudanças no tamanho corporal, de forma que a variação entre os indivíduos pode ser um artefato de fatores ontogenéticos (SPECZIÁR; REZSU, 2009). No entanto, indivíduos do mesmo sexo ou idade podem possuir nichos diferentes. Usando esta ideia, Bolnick et al. (2003) definiram como especialista um indivíduo cujo nicho é substancialmente mais estreito do que o nicho da sua população, devido a razões não atribuíveis ao sexo ou à idade. Desta forma, a especialização individual ocorre quando os indivíduos usam apenas um subconjunto dos recursos usados pela população como um todo.

Assim, surgiu uma importante questão destacada por Bolnick et al. (2003): por que diferentes indivíduos da mesma população, que possuem o mesmo conjunto de recursos disponíveis, selecionam recursos diferentes? MacArthur & Pianka (1966) propuseram que os organismos, ao escolherem a sua dieta, maximizam seu retorno energético. Essa teoria recebeu o nome de Teoria do Forrageamento Ótimo (TFO - Stephens & Krebs (1986). Segundo esta teoria, os indivíduos ordenariam os itens alimentares de acordo com a razão entre conteúdo energético e tempo de manipulação ( $e/h$ ) de cada item alimentar. Os indivíduos devem ignorar itens alimentares menos rentáveis quando o tempo que seria gasto consumindo-os for melhor aproveitado na procura de um item mais rentável. À medida que os itens mais rentáveis se tornam escassos, os indivíduos passariam a adicionar os itens menos rentáveis a sua dieta.

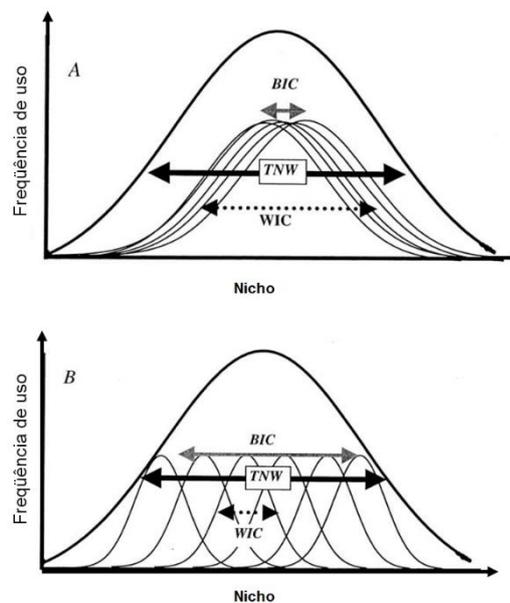


Figura 1: O nicho de uma população (curva grossa) pode ser subdividido nos nichos de cada um dos indivíduos que a compõem (curvas finas). A amplitude do nicho da população (*total niche width* - TNW) é a variação no uso dos recursos por todos os

indivíduos.  $TNW = WIC + BIC$ , onde *WIC* (*within-individual component*) é a média da amplitude dos nichos individuais e *BIC* (*between-individual component*) é a variação entre as médias individuais. Em uma população de indivíduos generalistas (*A*), *WIC* representa a maior parte de *TNW*, enquanto que em uma população de indivíduos especialistas (*B*) *BIC* representa a maior parte de *TNW* (modificada a partir de Bolnick et al. 2003).

Uma importante suposição da TFO clássica é que todos os indivíduos de uma população possuem a mesma ordem de preferência pelos diferentes recursos alimentares e possuem a mesma propensão para incorporar os recursos alternativos, quando o item mais rentável está escasso (STEPHENS; KREBS, 1986). Svanbäck & Bolnick (2005) relaxaram essa suposição, propondo que diferentes fenótipos de uma população podem possuir ordens de preferência distintas se diferirem em suas habilidades de manipulação dos recursos. Assim, eles propuseram três modelos, destacados a seguir. No modelo de “preferências compartilhadas”, indivíduos com diferentes fenótipos têm a mesma ordem de preferências alimentares, mas diferem na propensão de incluir os recursos alternativos na dieta. Neste caso, quando não há competição, os indivíduos se especializam no recurso preferido; à medida que a competição aumenta, alguns indivíduos adotam uma estratégia generalista enquanto outros mantêm a especialização no recurso preferido (Tabela 1). No modelo de “refúgio competitivo”, os diferentes fenótipos possuem o mesmo recurso preferido, mas diferem nas preferências pelos recursos alternativos. Neste caso, quando a competição é baixa, os diferentes fenótipos possuem dietas similares, ao passo que suas dietas divergem à medida que a competição aumenta (Tabela 1). Finalmente, no modelo de “preferências distintas”, o recurso preferido difere entre os fenótipos, mas as preferências pelos recursos alternativos se assemelham em algum grau. Neste caso, as dietas diferem entre os fenótipos para baixos níveis de competição, tornando-se mais semelhantes à medida que a competição aumenta (Tabela 1).

As diferenças entre as preferências alimentares de diferentes fenótipos em geral resultam de *trade-offs* funcionais (Bolnick et al. 2003) e fortes *trade-offs* funcionais estão implícitos nos modelos propostos por Svanbäck & Bolnick (2005). A ideia de *trade-off* é que se um fenótipo é eficiente no uso de um recurso, ele é necessariamente ineficiente no uso de um outro recurso e vice-versa. Os *trade-offs* podem ser morfológicos, comportamentais ou fisiológicos (SCHLUTER, 1995; ESTES et al.,

2003; OLSSON et al., 2007). Por exemplo, Robinson (2000) estudou a eficiência de forrageio de uma população morfologicamente variável do peixe esgana-gatos (*Gasterosteus aculeatus*). Os indivíduos coletados na zona litorânea dos lagos tendiam a ser morfologicamente divergentes dos indivíduos coletados na zona pelágica. Uma das hipóteses testadas foi a de que as formas litorâneas e pelágicas enfrentam *trade-offs* envolvendo o consumo de recursos específicos de cada habitat. Para testar essa hipótese, o pesquisador mediu a eficiência de forrageio em dois tipos de recursos, um bentônico e outro pelágico, e verificou que a eficiência de forrageio estava relacionada a diferenças morfológicas entre os dois fenótipos. A forma pelágica consumiu náuplios de *Artemia*, uma presa pelágica, a uma taxa maior do que a forma litorânea. Inversamente, a forma litorânea foi mais eficiente no consumo de anfípodes bentônicos do que a forma pelágica.

Tabela 1: Modelos de forrageamento ótimo propostos por Svanbäck e Bolnick (2005). São apresentadas as ordens de preferência dos diferentes fenótipos e a dieta realizada em um cenário de baixa e um de alta competição. A razão entre o conteúdo energético e o tempo de manipulação ( $e/h$ ) é o retorno energético dos itens alimentares, enumerados de 1 a 4. A dieta realizada corresponde aos recursos consumidos pelos fenótipos sob cenários de competição baixa ou intensa.

Modelo	Fenótipo	Ordem de Preferência	Dieta realizada	
			Baixa competição	Competição intensa
Preferências compartilhadas	I	$e_1/h_1 > e_2/h_2 > e_3/h_3 > e_4/h_4$	1	1,2,3
	II	$e_1/h_1 \gg e_2/h_2 \gg e_3/h_3 \gg e_4/h_4$	1	1,2
	III	$e_1/h_1 \gg \gg e_2/h_2 \gg \gg e_3/h_3 \gg \gg e_4/h_4$	1	1
Refúgio competitivo	I	$e_1/h_1 > e_2/h_2 > e_3/h_3 > e_4/h_4$	1	1,2,3
	II	$e_1/h_1 > e_3/h_3 > e_4/h_4 > e_2/h_2$	1	1,3,4
	III	$e_1/h_1 > e_4/h_4 > e_2/h_2 > e_3/h_3$	1	1,4,2
Preferências distintas	I	$e_1/h_1 > e_2/h_2 > e_3/h_3 > e_4/h_4$	1	1,2,3
	II	$e_2/h_2 > e_1/h_1 > e_3/h_3 > e_4/h_4$	2	2,1,3
	III	$e_4/h_4 > e_3/h_3 > e_2/h_2 > e_1/h_1$	4	4,3,2

Araújo et al. (2010) aplicaram vários métodos baseados na teoria de redes complexas para investigar os padrões intrapopulacionais de uso de recurso na espécie de

marsupial *Gracilinanus microtarsus*. Eles encontraram que as dietas dos indivíduos especialistas são um subconjunto da dieta dos generalistas, padrão conhecido como aninhado. Esse padrão encontrado é consistente com o modelo de “preferências compartilhadas” (SVANBÄCK; BOLNICK, 2005), pois, de acordo com este modelo, indivíduos possuem a ordenação de recursos alimentares idêntica, mas diferem em suas habilidades de incluir novos itens a suas dietas. Em tal cenário, para um dado conjunto de recursos, alguns indivíduos na população devem se comportar como generalistas enquanto outros ainda se especializam no recurso preferido. Como os indivíduos possuem os itens alimentares ordenados da mesma forma, eles devem adicionar novos recursos a sua dieta em uma ordem previsível, o que gera o aninhamento.

Um estudo com lontras marinhas testou os três modelos de como a especialização individual na dieta pode surgir. A variação entre os indivíduos era ausente quando a densidade era baixa, mas aumentava com a densidade de lontras. Os autores encontraram que quando se considera todos os recursos utilizados, o resultado encontrado é consistente com o modelo preferências compartilhadas. No entanto, quando se consideram apenas os principais recursos favoritos, os resultados corroboram o modelo de “refúgio competitivo” (TINKER et al., 2012). Já o “modelo de preferências” distintas é consistente com os resultados encontrados para a análise da dieta em uma população do molusco *Nucella emarginata*, na qual os indivíduos possuíram dieta diferente e essa diferença não estava relacionada com a abundância relativa dos recursos disponíveis ou distribuição de recursos nos diferentes micro-habitat utilizados por cada um (WEST, 1986).

Assim, a TFO prevê que a competição intraespecífica pode aumentar ou diminuir a especialização individual, dependendo da variação nos ordem dos recursos. No entanto, a competição interespecífica, a oportunidade ecológica e a predação também podem afetar o grau de especialização individual em populações naturais (Araújo et al 2011, Fig. 2).

A ideia de que a competição interespecífica interfere na especialização individual vem da Hipótese da Variação de Nicho, que afirma que quando uma população é ecologicamente liberada de competição interespecífica, a amplitude do nicho total da população (TNW) aumenta principalmente pelo aumento da variação entre os indivíduos (BIC, Van Valen 1965). Se a competição interespecífica enfraquece a especialização individual, espera-se que a especialização individual seja fraca em comunidades ricas em espécies, onde a competição interespecífica deve ser mais forte

(ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011). Por exemplo uma população de Truta do Ártico *Salvelinus alpinus*, em um lago com poucas espécies, apresenta maior variação interindividual no uso do recurso do que outra população da mesma espécie em um lago que possuía mais espécies de peixes competidoras (KNUDSEN et al., 2007).

Competição interespecífica e oportunidade ecológica são conceitos relacionados, mas distintos (ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011). A oportunidade ecológica pode ser entendida como a diversidade de recursos disponíveis para uma espécie. Presume-se que a competição interespecífica reduza a oportunidade ecológica de uma espécie, mas ela também pode depender de fatores como o tamanho do ecossistema, a diversidade de micro-habitats e a estabilidade ambiental. Por exemplo, no morcego frugívoro *Rousettus aegyptiacus*, o grau de especialização individual foi maior na primavera, quando o número de plantas frutificando também é maior (HERRERA et al., 2008). Uma revisão encontrou uma correlação entre grau de especialização individual e a latitude. Uma explicação plausível para isso seria que a maior diversidade de recursos (oportunidade ecológica) em regiões tropicais pode promover maior variação intraespecífica no nicho (ARAÚJO; COSTA-PEREIRA, 2013).

Os predadores podem influenciar no grau de especialização individual das presas ao regular a densidade populacional (influenciando a densidade de indivíduos e consequentemente os padrões de competição intraespecíficas citados acima). Além disso, a presença de um predador em um determinado micro-habitat pode fazer com que as presas se refugiem em outro micro-habitat, mesmo que o custo disso seja que todos os indivíduos precisem convergir no uso dos mesmos recursos (ARAÚJO; BOLNICK; LAYMAN, 2011; CAMP et al., 2017). Os indivíduos podem também divergir com relação a aversão ou exposição ao risco, de forma que os indivíduos avessos ao risco mudam para habitats menos lucrativos ou possuem área de vida menor do que os indivíduos mais ousados (COLEMAN; WILSON, 1998; DUBOIS; GIRALDEAU, 2014).

Além da competição intra e interespecífica, predação e oportunidade ecológica (Araújo et al 2011), diferenças consistentes no comportamento entre os indivíduos (personalidade animal) pode ser um fator adicional que contribui para a existência e persistência da especialização individual (TOSCANO; GOWNARIS; HEERHARTZ, 2016). A personalidade animal pode promover especialização individual por proporcionar diferenças interindividuais no comportamento de forrageio. Um dos

mecanismos que podem conectar a personalidade animal e a especialização individual está relacionado com o aspecto espacial do forrageio. Traços de personalidade animal frequentemente covariam com tendências à dispersão, migração, tamanho da área de vida e fidelidade de habitat em populações naturais, sugerindo que a personalidade pode levar à especialização individual quando os recursos são distribuídos de maneira heterogênea pela paisagem. Por exemplo, o comportamento de exploração de indivíduos de Chapim-real (*Parus major*) está relacionado com a resposta espacial a experimentos de mudança na disponibilidade de comida. Após a comida ser removida dos alimentadores, todos os indivíduos aumentaram o tamanho de suas áreas de vida. Mas indivíduos mais lentos permaneceram relativamente próximos ao alimentador, mudando para o recurso alternativo, enquanto que indivíduos mais rápidos imediatamente mudaram para áreas de forrageio mais longe buscando o recurso preferido (VAN OVERVELD; MATTHYSEN, 2010).

Dessa forma, variação na ordem de recursos, competição intra e interespecífica, aversão ao risco, oportunidade ecológica e personalidade podem ser os mecanismos geradores da variação entre os indivíduos no uso do recurso e também nos padrões de movimento e uso do espaço em paisagens heterogêneas observados em populações naturais. Ainda, esses mecanismos ecológicos também podem auxiliar na compreensão de como a especialização individual no recurso se relaciona com o uso do espaço e movimento animal.



suas dietas, aumentando o grau de especialização individual. (b) Alternativamente, os consumidores com diferentes fenótipos podem ter os recursos preferidos distintos, de modo que, em baixa densidade, há dietas distintas. Em densidades mais altas, todos os indivíduos convergem para o mesmo recurso alternativo (triângulo cinza escuro), reduzindo a variação na dieta. (c) Na ausência de uma espécie concorrente (diamantes negros), os consumidores com diferentes fenótipos exploram recursos diferentes e a especialização individual é alta. Na presença de um concorrente, o nicho populacional é restrito a um recurso (triângulo cinza escuro) que limita o grau de especialização individual. (d) se os recursos ocorrem em diferentes micro-habitat, a presença de um predador em um dos micro-habitat pode restringir os consumidores à área segura, reduzindo o escopo para a especialização individual (adaptação de Araújo et al 2011).

A forma como um animal explora a paisagem desempenha um papel crucial para a sua persistência. O movimento animal é definido como a mudança na localização espacial no tempo. Mesmo que o movimento seja baseado no indivíduo, tem um papel central na estrutura e dinâmica da população, comunidade e ecossistema. Nathan et al. (2008) propuseram que o movimento de qualquer organismo móvel é o resultado da interação entre quatro componentes: estado interno, capacidade de movimento, capacidade de navegação e fatores externos. Esses componentes estão relacionados com as questões por que, como e onde se mover. Com base nessas ideias, propuseram o paradigma da Ecologia do Movimento para unificar as pesquisas sobre movimento animal e cunhou definitivamente essa área da ciência (Figura 3).

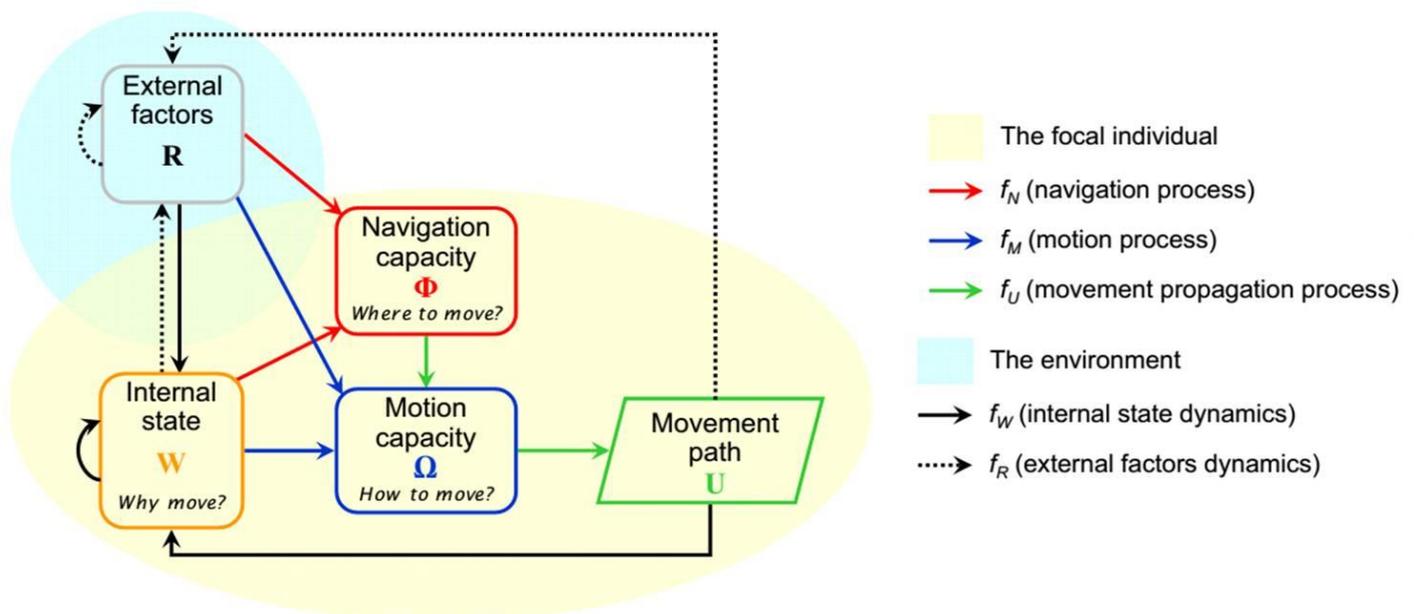


Figura 3. Uma estrutura conceitual para a ecologia do movimento, composto por três componentes básicos (fundo amarelo) relacionado ao indivíduo focal (estado interno, capacidade de movimento, e capacidade de navegação) e um quarto componente básico (fundo azul claro) que se refere a fatores externos que afetam o movimento. A relação entre os componentes relacionados com os processos pelos quais eles afetam um ao outro, com setas indicando a direção do impacto. A trajetória resultante alimenta novamente os componentes externos e internos (Modificado de Nathan et al. 2008).

A fragmentação do habitat, o padrão de uso da terra e as mudanças climáticas destacam a conexão entre o movimento dos animais e as mudanças na paisagem. Uma melhor compreensão sobre as causas, padrões, mecanismos e consequências do movimento animal e uso do espaço são centrais para o gerenciamento e restauração de paisagens fragmentadas (Nathan et al 2008).

A análise do uso de espaço e seleção de habitat é crucial para identificar os fatores que determinam a distribuição de espécies (Pulliam & Danielson, 1991). O movimento e o uso do espaço estão diretamente relacionados à paisagem, uma vez que as características dela promovem diferentes quantidades de recursos, riscos e facilidades ou dificuldades de locomoção (Fahrig 2007).

Como os ambientes naturais, como a Mata Atlântica, estão cada vez mais impactados e muito do que sobra são pequenos fragmentos (Ribeiro et al., 2009), tornou-se cada vez mais importante para a conservação entender como as espécies respondem a características distintas da paisagem. Atualmente, muitas abordagens espacialmente explícitas têm buscado acoplar os modelos de movimento e uso do espaço à ecologia da paisagem (Ovaskainen 2004). Por exemplo, com modelos de seleção de habitat, que consideram a preferência ou predisposição de uma espécie em usar um habitat particular (Morales et al. 2004; Capra et al. 2017). Como essa dinâmica ocorre no nível individual, e o indivíduo são os agentes que interagem com a paisagem e realizam o movimento, muitos modelos tentam inserir a variação entre os indivíduos nos modelos (Jønsson et al. 2016, Delgado et al 2014, Patterson et al 2008). Geralmente, esses modelos usam caminhos individuais para encontrar um padrão de movimento para uma população inteira.

Austin et al (2004) estudaram uma população de focas cinzentas. Eles modelaram o movimento como uma caminhada aleatória correlacionada (CRW) para os individuais. Eles usaram o comprimento médio do passo, o ângulo de virada e o

deslocamento ( $R^2$ : a taxa de mudança na área ao longo do tempo) em movimentos sucessivos. As focas cinzentas exibiam três tipos de movimento, conforme determinado pelo ajuste do modelo CRW: motores direcionados (animais exibindo viagens de longa distância direcionadas significativamente subpredicados pelo CRW); moradores (animais remanescentes na área circunvizinha que foram superestimados pelo modelo); e caminhantes aleatórios correlacionados (aqueles em que o movimento foi previsto pelo modelo CRW). A variação intraespecífica no comportamento de forrageamento reflete diferentes táticas usadas por indivíduos ou sexos dentro de uma espécie ou população para sobreviver. Dado que a seleção natural opera no nível individual, os modelos ecológicos que consideram todos os indivíduos dentro da mesma categoria de comportamento, efetivamente desconsideram essa variação. Consequentemente, o exame das respostas médias para uma população obscurece a variabilidade na ecologia comportamental. O movimento animal geralmente se torna mais intrigante quando se examina como os indivíduos não conseguem se ajustar às previsões dos modelos (Austin et al. 2004).

Um animal que explora o espaço amplamente são os morcegos. Por serem os únicos mamíferos com voo verdadeiro, eles podem sobrevoar dezenas de quilômetros em uma única noite (BERNARD; FENTON, 2003). Essa é uma das características que os tornam importantes dispersores de sementes nos Neotrópicos (MELLO; KALKO; SILVA, 2008a). Herrera *et al.* (2008) encontraram variação interindividual na dieta do frugívoro *Rousettus aegyptiacus* (Chiroptera: Pteropodidae). Considerando a distribuição heterogênea das plantas que os morcegos se alimentam, eles também exibiriam especialização individual no uso do espaço?

Um bom modelo para se estudar a especialização individual no uso do espaço e na dieta são os morcegos da família Phyllostomidae. Esta família constitui grande parte da fauna de morcegos, possui ampla distribuição e é fundamental para processos ecológicos, como a polinização e a dispersão de sementes (HEITHAUS; FLEMING; OPLER, 1975). Entre os morcegos da família Phyllostomidae, uma das espécies mais abundantes na Mata Atlântica é *Sturnira lilium*. Indivíduos de *S. lilium* são conhecidos por terem uma forte preferência por frutos do gênero *Solanum*, mas também por consumirem frutos de *Piper* e *Cecropia* entre outros (MELLO; KALKO; SILVA, 2008b). Alguns estudos sugerem que existem variações espaciais na dieta dessa espécie, como por exemplo um aumento no consumo de *Solanum* correlacionado com o aumento na altitude (SÁNCHEZ; DOS SANTOS, 2015). Com relação ao uso do espaço e

movimento, *S. lilium* utiliza amplas áreas, e, por sua capacidade de se locomover, conecta fragmentos florestais (LOAYZA; LOISELLE, 2008; MELLO; KALKO; SILVA, 2008a), e, por se alimentar de plantas consideradas pioneiras, sugere-se que não é, aparentemente, afetada pela fragmentação (FENTON et al., 2000). Além disso, o modelo de “refúgio competitivo” pode ser útil para compreender o padrão de uso de recursos alimentares por morcegos *S. lilium*. Em um estudo experimental realizado por Muylaert, Matos & Mello (2014) foram oferecidos frutos em uma tenda de voo, sendo observada uma forte preferência de morcegos *S. lilium* por frutos de *Solanum*. Entretanto, os indivíduos de morcegos diferiram na escolha do fruto secundário. No entanto, em outra população de *S. lilium*, os indivíduos forrageram constantemente em diferentes áreas que diferiam na disponibilidade de recursos (ROGERI, 2011), o que sugere que os indivíduos preferem diferentes recursos, em linha com o modelo de “preferências distintas”. Compreender se esse padrão ocorre por diferenças na habilidade de cada indivíduo na manipulação dos frutos, e, conseqüentemente, na ordem de preferência alimentar é fundamental, pois tem conseqüências diretas sobre a escolha dos frutos dispersados por esses morcegos e, portanto, no processo de dispersão de sementes.

## Referências

- ARAÚJO, M. S.; BOLNICK, D. I.; LAYMAN, C. A. The ecological causes of individual specialisation. **Ecology Letters**, v. 14, n. 9, p. 948–958, 2011.
- ARAÚJO, M. S.; COSTA-PEREIRA, R. Latitudinal gradients in intraspecific ecological diversity. **Biology Letters**, v. 9, n. 6, p. 20130778–20130778, 11 dez. 2013.
- BERNARD, E.; FENTON, M. B. Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in central Amazonia, Brazil. **Biotropica**, v. 35, n. 2, p. 262–277, 2003.
- BOLNICK, D. I.; SVANBÄCK, R.; FORDYCE, J. a; YANG, L. H.; DAVIS, J. M.; HULSEY, C. D.; FORISTER, M. L. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **American Naturalist**, v. 161, n. 1, p. 1–28, 2003.
- CAMP, M. J.; SHIPLEY, L. A.; JOHNSON, T. R.; OLSOY, P. J.; FORBEY, J. S.; RACHLOW, J. L.; THORNTON, D. H. The balancing act of foraging: mammalian herbivores trade-off multiple risks when selecting food patches. **Oecologia**, v. 185, n. 4, p. 537–549, 29 dez. 2017.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; ALBON, S. D.; GUINNESS, F. E. Parental investment and sex differences in juvenile mortality in birds and mammals. **Nature**, v. 313, p. 131, 10 jan. 1985.
- COLEMAN, K.; WILSON, D. S. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: Individual differences are context-specific. **Animal Behaviour**, v. 56, n. 4, p. 927–936, 1998.
- DUBOIS, F.; GIRALDEAU, L. A. How the cascading effects of a single behavioral trait can generate personality. **Ecology and Evolution**, v. 4, n. 15, p. 3038–3045, 2014.
- ESTES, J. A. .; RIEDMAN, M. L. .; STAEDLER, M. M.; TINKER, M. T. .; LYON, B. E. Individual Variation in Prey Selection by Sea Otters: Patterns, Causes and Implications. **The Journal of Animal Ecology**, v. 72, n. 1, p. 144–155, 2003.
- FENTON, M. B.; VONHOF, M. J.; BOUCHARD, S.; GILL, S. A.; JOHNSTON, D. S.; REID, F. A.; RISKIN, D. K.; STANDING, K. L.; TAYLOR, J. R.; WAGNER, R. Roosts used by *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Belize. **Biotropica**, v. 32, n. 4a, p. 729–733, 2000.
- HAMMERSCHLAG-PEYER, C. M.; LAYMAN, C. A. Intrapopulation variation in habitat use by two abundant coastal fish species. **Marine Ecology Progress Series**, v. 415, p. 211–220, 2010.
- HEITHAUS, E. R.; FLEMING, T. H.; OPLER, P. Foraging Patterns and Resource Utilization in Seven Species of Bats in a Seasonal Tropical Forest. **Ecology**, v. 56, n. 4, p. 841–854, 1975.
- HENRY, M.; PONS, J. M.; COSSON, J. F. Foraging behaviour of a frugivorous bat helps bridge landscape connectivity and ecological processes in a fragmented rainforest. **Journal of Animal Ecology**, v. 76, n. 4, p. 801–813, 2007.
- HERRERA, L. G.; KORINE, C.; FLEMING, T. H.; ARAD, Z. Dietary Implications of Intrapopulation Variation in Nitrogen Isotope Composition of an Old World Fruit Bat. **Journal of Mammalogy**, v. 89, n. 5, p. 1184–1190, out. 2008.
- KNUDSEN, R.; AMUNDSEN, P. A.; PRIMICERIO, R.; KLEMETSEN, A.; SØRENSEN, P. Contrasting niche-based variation in trophic morphology within Arctic charr populations. **Evolutionary Ecology Research**, v. 9, n. 6, p. 1005–1021, 2007.
- LEIBOLD, M. A. The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. **Ecology**, v. 76, p. 1371–1382, 1995.
- LOAYZA, A. P.; LOISELLE, B. A. Preliminary Information on the Home Range and Movement Patterns of *Sturnira lilium* (Phyllostomidae) in a Naturally Fragmented

- Landscape in Bolivia. **Biotropica**, v. 40, n. 5, p. 630–635, 2008.
- LUNDBERG, J.; MOBERG, F. Mobile link organisms and ecosystem functioning: Implications for ecosystem resilience and management. **Ecosystems**, v. 6, n. 1, p. 87–98, 2003.
- MACARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. On Optimal Use of a Patchy Environment. v. 100, n. 916, p. 603–609, 1966.
- MELLO, M. A. R.; KALKO, E. K. V.; SILVA, W. R. Movements of the bat *Sturnira lilium* and its role as a seed disperser of Solanaceae in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 24, n. 2, p. 225–228, 3 mar. 2008a.
- MELLO, M. A. R.; KALKO, E. K. V.; SILVA, W. R. Diet and Abundance of the Bat *Sturnira lilium* (Chiroptera) in a Brazilian Montane Atlantic Forest. **Journal of Mammalogy**, v. 89, n. 2, p. 485–492, 2008b.
- MUYLAERT, R. L.; MATOS, D. M. da S.; MELLO, M. A. R. Interindividual variations in fruit preferences of the yellow-shouldered bat *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a cafeteria experiment. **mammalia**, v. 78, n. 1, p. 93–101, 1 jan. 2014.
- OLSSON, J.; QUEVEDO, M.; COLSON, C.; SVANBÄCK, R. Gut length plasticity in perch: Into the bowels of resource polymorphisms. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 90, n. 3, p. 517–523, 2007.
- ROBINSON, B. W. Trade offs in Habitat-Specific Foraging Efficiency and the Nascent Adaptive Divergence of Sticklebacks in Lakes. **Behaviour**, v. 137, n. 7, p. 865–888, 2000.
- ROGERI, P. K. **Especialização Individual No Uso Do Espaço Em Morcegos Frugívoros**. 2011. Institute of Biology - State University of Campinas, 2011.
- ROUGHGARDEN, J. Niche width - biogeographic patterns among anolis lizard populations.pdf. **The American Naturalist**, v. 108, n. 962, p. 429–442, 1974.
- ROUGHGARDEN, J. **Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction**. New York: Macmillan, 1979.
- SÁNCHEZ, M. S.; DOS SANTOS, D. A. Understanding the spatial variations in the diets of two *sturnira* bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in Argentina. **Journal of Mammalogy**, v. 96, n. 6, p. 1352–1360, 2015.
- SCHLUTER, D. **Adaptive radiation in sticklebacks: Trade-off in feeding performance and growth** *Ecology*, 1995. .
- SPECZIÁR, A.; REZSU, E. T. Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: An ontogenetic approach. **Journal of Fish Biology**, v. 75, n. 1, p. 247–267, 2009.
- STEPHENS, D. W.; KREBS, J. R. **Optimal foraging theory**. Princeton: Princeton University Press, 1986.
- SVANBÄCK, R.; BOLNICK, D. I. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: An optimal diet theory method. **Evolutionary Ecology Research**, v. 7, n. 7, p. 993–1012, 2005.
- TINKER, M. T.; GUIMARÃES, P. R.; NOVAK, M.; MARQUITTI, F. M. D.; BODKIN, J. L.; STAEDLER, M.; BENTALL, G.; ESTES, J. A. Structure and mechanism of diet specialisation: testing models of individual variation in resource use with sea otters. **Ecology Letters**, v. 15, n. 5, p. 475–483, maio 2012.
- TOSCANO, B. J.; GOWNARIS, N. J.; HEERHARTZ, S. M. Personality , foraging behavior and specialization : integrating behavioral and food web ecology at the individual level. **Oecologia**, v. 182, n. 1, p. 55–69, 2016.
- VAN OVERVELD, T.; MATTHYSEN, E. Personality predicts spatial responses to food manipulations in free-ranging great tits (*Parus major*). **Biology Letters**, v. 6, n. 2,

p. 187–190, 2010.

VAN VALEN, L. Morphological Variation and Width of Ecological Niche. **The American Naturalist**, v. 99, n. 908, p. 377–390, jul. 1965.

WERNER, T. K.; SHERRY, T. W. Behavioral Feeding Specialization in *Pinaroloxias inornata*, the “Darwin’s Finch” of Cocos Island, Costa Rica. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 84, n. 15, p. 5506–5510, 1987.

WEST, L. Interindividual variation in prey selection by the snail *Nucella (=Thais) Emarginata*. **Ecology**, v. 67, n. 3, p. 798–809, 1986.

## Considerações finais

O presente estudo teve como objetivo estudar a variação interindividual com relação a dieta, uso do espaço e movimento na espécie de morcego frugívoro *Sturnira lilium*. Para isso, utilizamos dados de fezes e isótopos para determinar a dieta realizada, experimentos em tenda de voo para determinar a dieta ótima e receptores fixos para monitorar o uso do espaço e movimento dos indivíduos. Encontramos que os indivíduos variam na forma como utilizam os elementos da paisagem e também em características de movimento. Além disso, essa variação pode ser descrita em síndromes de movimento, uma vez que encontramos forte correlação entre diferentes parâmetros. As duas principais síndromes de movimento foram indivíduos que são generalistas de habitat e indivíduos que são especialistas em áreas abertas.

Para verificar a especialização individual na dieta, utilizamos dados de fezes e isótopos estáveis. Além disso, investigamos um possível mecanismo para essa especialização individual na dieta por meio de experimentos em tenda de voo. O objetivo desses experimentos foi determinar a ordem de preferência de recurso de cada indivíduo de acordo com a rentabilidade (medido pela razão entre conteúdo energético e tempo de manipulação). Encontramos que os indivíduos variam principalmente no consumo de insetos, com indivíduos muito frugívoros e indivíduos onívoros. A análise de isótopos estáveis indicou que o fruto mais consumido pelos indivíduos foi *Solanum*. No entanto, segundo os experimentos em tenda de voo, muitos indivíduos estudados não possuem *Solanum* como o fruto mais rentável. Para esses indivíduos, o fruto mais rentável foi *Piper*. Discutimos nos capítulos anteriores que essa diferença entre recurso preferido e “recurso realizado” pode ser resultado de competição interespecífica, uma vez que existem outras espécies que podem competir por *Piper* na área de estudo.

As duas principais síndromes foram generalistas de habitat e especialistas em área aberta e os dados de dieta mostram que existem indivíduos para os quais o fruto mais rentável é *Solanum* e indivíduos para os quais o fruto mais rentável é *Piper*, presentes principalmente em áreas abertas e florestas, respectivamente. Possivelmente os indivíduos que possuem preferência por *Solanum* são os especialistas em áreas abertas, enquanto os que preferem *Piper* são na verdade especialistas em floresta, que precisam forragear também em áreas abertas por incorporarem o recurso alternativo para eles, ou seja *Solanum*, devido a competição interespecífica por *Piper*, provavelmente com a espécie *Carollia perspicillata*, tornando-se generalistas de habitats. Nossos resultados sugerem que na ausência do competidor, a especialização

individual na dieta e no uso do espaço seria alta, uma vez que parte da população consumiria *Piper* e seria especialista em floresta, e a outra parte consumiria *Solanum* e seria especialista em áreas abertas.

Esses resultados são importantes por evidenciar que a variação no uso do recurso está presente em mais de um aspecto do nicho ecológico e comportamental na população estudada. Além disso, esses aspectos do nicho interagem entre si gerando padrões complexos de movimento e uso do espaço, que por sua vez podem influenciar em outros processos ecológicos, como dispersão de sementes.

Assim, nossos resultados sugerem que a diferença na ordem de preferência dos recursos, somada à competição interespecífica e características comportamentais parecem ser os mecanismos por trás dos padrões de movimento e uso do espaço observados em uma população do morcego frugívoro *S. lilium* em uma paisagem fragmentada. Mais estudos são necessários para confirmar essa relação, por exemplo, para testar se a competição interespecífica realmente diminui a especialização individual na dieta. Sugerimos também mais estudos para uma maior compreensão das implicações ecológicas e evolutivas da presença dos padrões encontrados e se os mesmos ocorrem em outras populações de *S. lilium* e de outras espécies.