

FERNANDO J. J. MUÑOZ-LAZO

**EFEITO DA FRAGMENTAÇÃO NO METABOLISMO ENERGÉTICO E NÍVEL
TRÓFICO EM DUAS ESPÉCIES DE MORCEGOS FRUGÍVOROS, *Artibeus lituratus*
E *Carollia perspicillata* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia do Câmpus de Rio Claro,
Universidade Estadual Paulista “Júlio
de Mesquita Filho”, como parte dos
requisitos para obtenção do título de
Mestre em Ciências Biológicas
(Zoologia).

Orientador: Prof. Dr. Ariovaldo P. da Cruz-Neto

**RIO CLARO
2013**

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço ao meu orientador, Ariovaldo P. da Cruz-Neto, pela paciência e conhecimento compartilhado.

Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa no Estado de São Paulo (FAPESP) pelo financiamento do presente estudo a través do projeto intitulado “Contribuições da fisiologia para o entendimento dos efeitos das mudanças climáticas sobre a fauna brasileira” (Processo: 11/08959-0).

Também agradeço ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado concedida (Processo: 130941/2011-5).

Sou grato aos professores Dr. Luiz Martinelli e Dr. Plínio Camargo pelas análises isotópicas das amostras realizadas no Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA - ESALq) na cidade de Piracicaba.

Quero agradecer a meus colegas de laboratório, em especial a Guilherme e Lígia pelo apoio no campo.

Por fim, gostaria de dedicar este manuscrito a meus pais, Sadith e Daniel, e a minhas irmãs Marie e Daniela. Nada disto seria possível sem o apoio de vocês.

EPIGRAFE

“Little by little, one travels far”

— J.R.R. Tolkien

RESUMO

Nós estimamos a contribuição relativa de frutos e insetos como fonte de proteína na dieta de duas espécies de morcegos frugívoros (*Artibeus lituratus* e *Carollia perspicillata*) mediante o uso de isótopos estáveis de carbono (^{13}C) e nitrogênio (^{15}N). A contribuição de insetos como fonte de proteína na dieta foi predominante em ambas às espécies. Em *A. lituratus*, a contribuição de insetos foi de 95% na área fragmentada, e 75% na área contínua. No entanto, em *C. perspicillata*, a contribuição de insetos foi de 85% na área fragmentada e 98% na área contínua. O nível trófico foi significativamente diferente entre *A. lituratus* e *C. perspicillata*. Apesar da diferença entre as duas espécies, os mesmos são muito semelhantes entre si, indicando que ambas as espécies se localizam na mesma posição trófica ao longo da cadeia alimentar. Para cada espécie estudada foram testados quinze modelos matemáticos concorrentes para determinar se a taxa metabólica basal (TMB) é explicada pela massa do corpo, nível trófico, produtividade primária líquida e temperatura do ambiente. Em *A. lituratus*, quatro modelos foram matematicamente plausíveis em explicar a taxa metabólica basal, dois desses modelos explicaram TMB em termos de produtividade primária líquida, e nível trófico. Em *C. perspicillata*, dois modelos explicaram a TMB, um desses modelos explicaram TMB em termos de massa do corpo, produtividade primária líquida, e temperatura ambiental. Nossos resultados parecem suportar a hipótese do hábito alimentar em *A. lituratus* e *C. perspicillata*.

Palavras-chave: Nível trófico, isótopos estáveis, taxa metabólica basal, produtividade primária líquida, *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*.

ABSTRACT

We estimated the relative contribution of fruits and insects as protein source in the diet of two species of frugivorous bats (*Artibeus lituratus* and *Carollia perspicillata*) through the use of stable isotopes of carbon (^{13}C) and nitrogen (^{15}N). The contribution of insects as protein source in the diet was prevalent in both species. In *A. lituratus*, the contribution of insects was 95 percent in fragmented area, and 75 percent in continuous area. However, in *C. perspicillata*, the contribution of insects was 85 percent in fragmented area, and 98 percent in continuous area. In spite of differences in the trophic level between *A. lituratus* and *C. perspicillata*, they are very similar to each other, indicating that both species are found in the same trophic position along the food chain. For each species have been tested 15 mathematical models to determine whether basal metabolic rate (BMR) is explained by body mass, trophic level, net primary productivity and temperature. In *A. lituratus*, four models were mathematically plausible in explaining the basal metabolic rate, two of these models explained TMB in terms of net primary productivity, and trophic level. In *C. perspicillata*, two models explained the TMB, one of these models explained TMB in terms of body mass, net primary productivity, and ambient temperature. Our result seems to support the food habits hypotheses in *A. lituratus* and *C. perspicillata*.

Key words: Trophic level, stable isotopes, basal metabolic rate, net primary productivity, *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*

SUMARIO

	Página
1- INTRODUÇÃO	7
2 - MATERIAL E MÉTODO	13
2.1 - Área de estudo	13
2.2 - Descrição do clima	14
2.3 - Espécies estudadas	18
2.4 - Captura de animais	19
2.5 - Medição da taxa metabólica basal (TMB).....	19
2.6 - Isótopos estáveis e nível trófico	20
2.7 - Análises de dados	22
3 - RESULTADOS	24
3.1 - Fontes de alimento e Nível trófico.....	24
3.2 - Taxa metabólica basal (TMB) e Nível trófico: Testando a hipóteses do hábito alimentar.....	34
4 - DISCUSSÃO	36
4.1 - Fontes de alimento e Nível trófico.....	36
4.2 - Taxa metabólica basal (TMB) e Nível trófico: Testando a hipóteses do hábito alimentar.....	37
5 - CONCLUSÕES	40
6 - REFERÊNCIAS	41

1 – INTRODUÇÃO

A perda e fragmentação do habitat, assim como os demais impactos antrópicos são rápidas e apresentam taxas de variação ambiental que não permitem as espécies se adaptar em um contexto evolutivo (Navas & Cruz-Neto 2008). Assim, na impossibilidade de migração para áreas não atingidas, os indivíduos destas espécies expostos a estas mudanças têm de manter a homeostase como forma de assegurar a sustentação da população, e ajustes fisiológicos são considerados fundamentais neste sentido (Wikelski & Cooke 2006). Análises dos mecanismos que causam variação nas características fisiológicas, e as consequências destas variações nos diferentes níveis hierárquicos é fundamental para nosso entendimento das respostas fisiológicas a diferentes ambientes (Spicer & Gaston 1999).

Ajustes fisiológicos utilizados pelos organismos para manter a homeostase recebem o nome de capacidade alostática (Wingfield 2005), e usualmente estes ajustes são suficientes para manter o equilíbrio interno frente a mudanças ambientais. A quantificação do perfil metabólico é rotineira em Fisiologia e serve para indexar a capacidade alostática (Wingfield 2005), exercendo um papel importante na ecologia evolutiva, comportamental e fisiológica (McNab 2002).

Níveis de gasto energético em animais são influenciados por fatores intrínsecos como massa do corpo, parentesco filogenético, atividade, fatores ecológicos como condições bióticas e abióticas do habitat, hábitos alimentares entre outros (MacNab 2002). A taxa metabólica basal (TMB) representa a taxa mínima de energia necessária para manter a homeostase e alostase, e é de longe a variável energética mais medida em vertebrados endotérmicos (McNab 1992; Hulbert & Else 2004; Speakman *et al.* 2004). Em seu nível mais fundamental, TMB é a soma das taxas metabólicas dos tecidos (Schmidt-Nielsen 1984; Wang *et al.* 2001). TMB tem sido usada para entender as adaptações fisiológicas ao ambiente (McNab 2002; van der Meer 2006), e para comparar a demanda de energia entre indivíduos, populações e espécies (Speakman & Thomas 2003). TMB está alometricamente relacionada à massa corporal (McNab 2002). Uma correlação entre TMB e a massa do corpo parece óbvia. Espécies de grande porte possuem alta TMB que espécies de menor porte, devido a que espécies maiores possuem quantitativamente maiores estruturas e funções de suporte (McNab 2008). No entanto, a massa corporal não explica completamente a variação da TMB (McNab 1992). Quando os efeitos da massa corporal são removidos estatisticamente, uma variação perceptível residual ainda permanece, na qual TMB massa-independente ainda pode variar

quase dez vezes (McNab 2002). Utilizando abordagens comparativas tradicionais e métodos filogenéticos, estudos têm procurado correlacionar essas diferenças na TMB massa-independente com fatores abióticos ambientais (*p. ex.*: temperatura, precipitação), fatores morfológicos (*p. ex.*: massa dos órgãos) e ecológicos (*p. ex.*: produtividade do habitat); e para determinar se padrões observados refletem adaptação genética, plasticidade fenotípica ou restrições filogenéticas (McNab 2002). Entre os fatores bióticos extrínsecos que afetam a TMB massa-independente, a chamada hipótese do hábito alimentar (HHA) postula a existência de uma correlação evolutiva entre dieta e TMB massa-independente. HHA identifica três componentes da dieta que podem introduzir variabilidade na TMB: qualidade, disponibilidade e previsibilidade (Cruz-Neto & Bozinovic 2004). Segundo esta hipótese, animais que se alimentam em dietas com baixo conteúdo de energia assimilável e/ou habitam áreas onde o alimento é escasso e/ou imprevisível deveriam ter baixa taxa metabólica independente da massa (Bozinovic *et al.* 2007a, b; McNab 1986; Cruz-Neto *et al.* 2001). Devido a que disponibilidade e previsibilidade são difícil de quantificar, pesquisadores usam outros fatores como latitude, temperatura, aridez, e produtividade primária líquida como variável *proxy* para qualidade do alimento (Lovegrove 2000; Tieleman & Williams, 2000; Mueller & Diamond 2001; McNab 2002; Tieleman *et al.* 2002a, b; Lovegrove 2003; Wikelski *et al.* 2003; Cruz-Neto & Jones 2005; Rezende *et al.* 2004; Williams *et al.* 2004).

Muitas espécies de vertebrados mostram uma forte variação temporal em sua dieta, seja como uma variação sazonal ou como um efeito em longo prazo, através de muitos anos. Variação sazonal das fontes de alimento pode ser crucial para a compreensão da dinâmica da população (Reid *et al.* 1997), e a tendência da dieta a longo prazo pode ser importante para avaliar os efeitos ecológicos das alterações ambientais (Brown *et al.* 2001). A variação sazonal na disponibilidade do recurso alimentar pode influenciar grandemente o hábito alimentar de morcegos frugívoros e nectarívoros (Heithaus *et al.* 1975; Fleming 1992). Abundância de fontes de nitrogênio para morcegos frugívoros podem apresentar flutuações sazonais (Fleming 1992; Heithaus *et al.* 1975) e os indivíduos podem ter maior requerimento de nitrogênio durante a reprodução, particularmente fêmeas grávidas e lactantes fêmeas (Jenness & Studier 1976). Assim, *Carollia perspicillata* tem alto requerimento de N (298.8 mg kg^{-0.75} dia⁻¹; Delorme & Thomas 1996) quando comparado com *Artibeus jamaicensis* (213.7 mg kg^{-0.15} dia⁻¹; Delorme & Thomas 1999), um congênero de *A. lituratus*.

A dieta dos morcegos frugívoros neotropicais está baseada em alimento pobre em nitrogênio e o consumo de insetos tem sido sugerido por vários autores como um meio para obter proteínas suficientes (Gardner 1977; Thomas 1984; Courts 1998). Dado que os tecidos do corpo estão formados principalmente por proteínas, se espera que morcegos fitófagos cubram a maioria de sua necessidade por proteínas consumindo recursos adicionais (DeLorme & Thomas 1996, 1999; Herrera *et al.* 2006). Em contraste, estudos experimentais sugerem que algumas espécies são capazes de subsistir com uma dieta frugívora sem ter de ingerir insetos ou outros itens de alta proteína (Herbst 1986; Delorme & Thomas 1996, 1999). Foster (1978) calculou que alguns frutos podem ser fontes adequadas de nitrogênio. Ambas as idéias contrastantes sugerem a existência de guildas de morcegos frugívoros com espécies que subsistem com graus variados de nitrogênio assimilados de plantas e animais.

A família Phyllostomidae é dominante na América Central e do Sul. Esta família teve maior radiação adaptativa entre os mamíferos em termos de diversidade morfológica e ecológica (Freeman 2000). A partir de um ancestral insetívoro no Eoceno tardio, os 53 gêneros existentes nesta família se diversificaram em formas especializadas para insetivoria, carnivoría, frugivoria, granivoria, nectarivoria e sanguivoria, ainda que muitas espécies possam ter dietas mistas (Wetterer *et al.* 2000; Nogueira & Peracchi 2003; Rex *et al.* 2010). Morcegos servem como polinizadores, dispersores de sementes, e predadores de insetos e de pequenos vertebrados (Bonaccorso & Humphrey 1984; Fleming 1988; Findley 1993; Altringham 1996). A alta diversidade de espécies e funções tróficas, bem como a abundância de indivíduos, mobilidade e uma relativa facilidade na captura fazem dos morcegos candidatos ideais para estudos ecológicos sobre os efeitos da fragmentação florestal (Bernard & Fenton 2007). Apesar do importante papel desempenhado pelos morcegos nos ecossistemas tropicais, pouco se sabe sobre como eles são afetados pela fragmentação do habitat (Fenton *et al.* 1992; Offerman *et al.* 1995; Medellín & Gaona 1999; Sampaio 2000), e particularmente, como os morcegos interagem com uma paisagem fragmentada (Estrada, Coates-Estrada, & Merritt 1993; Estrada, Coates-Estrada, Merritt *et al.* 1993; Brosset *et al.* 1996; Law *et al.* 1999, Law & Anderson 2000, Lumsden *et al.* 2002).

Espécies da família Phyllostomidae são altamente flexíveis em sua dieta (Rex *et al.* 2010), e apesar das adaptações morfológicas que sugerem preferências por certo tipo de alimento (Freeman 2000; Dumont 2003), estas espécies parecem ter uma dieta oportunista. Estudos prévios tem mostrado que a maioria desses morcegos incluem plantas e insetos na dieta (Fleming *et al.* 1972; Gardner 1976; Bonaccorso 1978; Humphrey *et al.* 1983;

Ferrarezzi & Gimenez, 1996), ainda que as proporções destes itens pode variar entre espécies. Filostomídeos da subfamília Carolliinae são conhecidos por complementar suas dietas com pólen e insetos (Gardner 1976; Herrera *et al.* 1998, 2001b, 2002). Morcegos do gênero *Artibeus* alimentam-se principalmente de frutos, mas a dieta de algumas espécies também pode conter néctar, insetos (Gardner 1977; Emmons & Feer 1997; Teixeira *et al.* 2009), folhas (Gardner 1977; Kunz & Díaz 1995) e pólen (Teixeira *et al.* 2009). A teoria da dieta ótima formulada por Schoener (1971) propõe que morcegos que podem consumir diferentes tipos de alimentos, e se aqueles alimentos podem ser classificados de acordo a seu valor nutricional, custo de procura e manipulação, o animal consumiria só itens alimentares da primeira ordem (com alto valor nutricional, baixo custo de procura e manipulação) em situações de alta abundância.

Formas tradicionais de análise de dietas, incluindo a identificação do conteúdo em fezes coletadas, identificação de conteúdo em estômagos de animais, ou observações diretas de hábitos alimentares, muitas vezes não conseguem resolver adequadamente padrões temporais no uso da dieta uma vez que estas técnicas refletem amostras pequenas e não aleatória, onde pseudoreplicação é um problema recorrente que é difícil resolver (Reynolds & Aebischer 1991; Deb 1997; Darimont & Rimchen 2002). Análise de isótopos estáveis de carbono (^{13}N) e nitrogênio (^{15}N) foram incorporados dentro das ferramentas usadas para estudar a ecologia alimentar em morcegos (DesMarais *et al.* 1980; Herrera *et al.* 1993, 1998, 2001a,b, 2002; Fleming *et al.* 1993; Fleming *et al.* 1995; Nassar *et al.* 2003), e durante as últimas décadas, os isótopos estáveis chegaram a ser uma poderosa ferramenta para os ecólogos interessados na reconstrução da dieta (Ben-David *et al.* 1997a,b; Hobson *et al.* 2000). Embora essas técnicas não forneçam informações detalhadas sobre a identidade taxonômica dos alimentos consumidos pelos animais, eles permitem examinar a tendência da dieta a longo prazo. Por exemplo, a determinação da composição isotópica do tecido do músculo e do fígado reflete a dieta do animal de 1 – 2 meses, e de 4 – 6 dias, respectivamente, antes do tecido for coletado (Tieszen *et al.* 1983; DeMots *et al.* 2010).

Os efeitos da fragmentação são amplos, alterando a riqueza e abundância de espécies, as invasões de espécies, a dinâmica da floresta, a estrutura trófica da comunidade, e uma variedade de processos ecológicos e do ecossistema (Laurence *et al.* 2002). Então, podemos conjecturar que variações dos fatores ambientais (*p.ex.*: temperatura) e ecológicos (*p.ex.*: produtividade do habitat) decorrentes da fragmentação podem afetar a dieta e TMB dos animais que habitam nessas áreas.

Assim, a reconstrução da dieta e sua relação com a taxa metabólica basal em indivíduos de populações habitando áreas impactadas e não impactadas pode ser útil para determinar a capacidade diferencial das espécies em responder aos impactos antrópicos.

Para isso, formulamos os seguintes objetivos específicos:

- 1) Estimar a contribuição relativa de frutos e insetos como fonte de proteína, determinar o nível trófico, e quantificar a taxa metabólica basal em *Artibeus lituratus* e *Carollia perspicillata*.
- 2) Determinar se existe diferenças na contribuição relativa de frutos e insetos como fonte proteica, nível trófico, e taxa metabólica entre área fragmentada e contínua, e entre verão e inverno em *A. lituratus* e *C. perspicillata*.
- 3) Testar a hipóteses do hábito alimentar em *A. lituratus* e *C. perspicillata*.

Hipóteses:

H1: Espécies do gênero *Artibeus* são consideradas especialistas em alimentar-se de grandes árvores frutíferas, usando tanto o dossel como o nível médio da floresta no forrageio (“canopy frugívoros”, *sensu* Bonaccorso 1979). Bianconi *et al.* (2006) reportam uma baixa frequência de recaptura para *Artibeus*, sugerindo alta mobilidade e grande área de forrageio, provavelmente relacionada à exploração conjunta dos fragmentos em busca por recursos, em especial frutos de *Ficus*, cujas árvores possuem baixa densidade, com baixa sincronia na produção de frutos entre indivíduos da mesma população, e com grande produção de frutos por um curto número de dias (Morrison 1978; Fleming & Heithaus 1981; Bonaccorso & Gush 1987; Cosson *et al.* 1999), o que resulta em uma disponibilidade “constante” de frutos deste gênero ao longo de todo o ano (Mikich 2002). Baseando-nos nestas informações, na área fragmentada, e no inverno, caracterizados por baixa produtividade, *Artibeus lituratus* consome frutos e insetos como fonte de proteína na dieta, o que resulta num alto nível trófico, próprio de espécies onívoras, e baixa taxa metabólica basal. No entanto, no verão e na área contínua, caracterizados por alta produtividade, *A. lituratus* consome frutos como principal fonte de proteína na dieta, o que resulta num baixo nível trófico, próprio de consumidores primários, e alta taxa metabólica basal, próprio de espécies frugívoras.

H2: Carollia perspicillata é considerada uma espécie frugívora de nível médio da floresta (“understory frugivores”, sensu Bonaccorso 1979), o que implica a necessidade de uma cobertura florestal para seu deslocamento (Cosson *et al.* 1999), forrageando em arbustos e pequenas árvores, em especial do gênero *Piper*. Bianconi *et al.* (2006) reportam uma maior frequência de recaptura para *C. perspicillata*, o que sugere que este frugívoro apresenta uma área restrita de forrageio. Baseando-nos nestas informações, na área fragmentada, assim como no inverno, caracterizados por baixa produtividade, os insetos contribuem como principal fonte de proteína na dieta de *C. perspicillata*. Maior contribuição de insetos como fonte de proteína na dieta resulta num alto nível trófico, próprio de consumidores secundários, e baixa taxa metabólica basal, próprio de espécies insetívoras. No entanto, na área contínua, assim como no verão, caracterizados por alta produtividade, os frutos são a principal fonte de proteína na dieta de *C. perspicillata*, o que resulta num baixo nível trófico, próprio de consumidores primários, e alta taxa metabólica basal, próprio de espécies frugívoras.

2 - MATERIAL E MÉTODO

2.1 - Área de estudo

O estudo foi conduzido no ano 2011 em fragmentos florestais localizados nos municípios de Fênix e São Pedro do Ivaí, noroeste do estado do Paraná, sul do Brasil (Figura 1). A área está inserida nos domínios da Mata Atlântica *sensu lato*, mais especificamente em seu ecossistema floresta estacional. O que resta da vegetação são fragmentos com diferentes tamanhos (menores que 600 ha), estruturas e históricos de exploração, isolados por extensas áreas agrícolas (milho, soja e cana-de-açúcar), algumas pastagens e matas ciliares degradadas. Foram registradas sete espécies de morcegos na área, sendo seis pertencentes à família Phyllostomidae. As espécies com maior capturabilidade são *Artibeus lituratus* e *Carollia perspicillata*, seguidas por *A. fimbriatus* e *A. jamaicensis* (Bianconi *et al.* 2006).

A área de mata contínua está localizada no Parque Nacional de Foz do Iguaçu. Criado pelo decreto federal no. 1035 de 10 de janeiro de 1939, sua superfície total abrange uma área de 185.262,5 hectares. O parque abriga a maior e mais importante área de Floresta Estacional Semidecidual (floresta tropical subcaducifolia) do país. Em um levantamento da fauna de mamíferos voadores realizado no Parque por Sekiama e colaboradores (2001), foram registradas 26 espécies de morcegos distribuídas em quatro famílias, sendo a família Phyllostomidae a mais representativa, com *Artibeus lituratus* e *Sturnira lillium* como espécies mais abundantes, seguidas por *A. fimbriatus*.

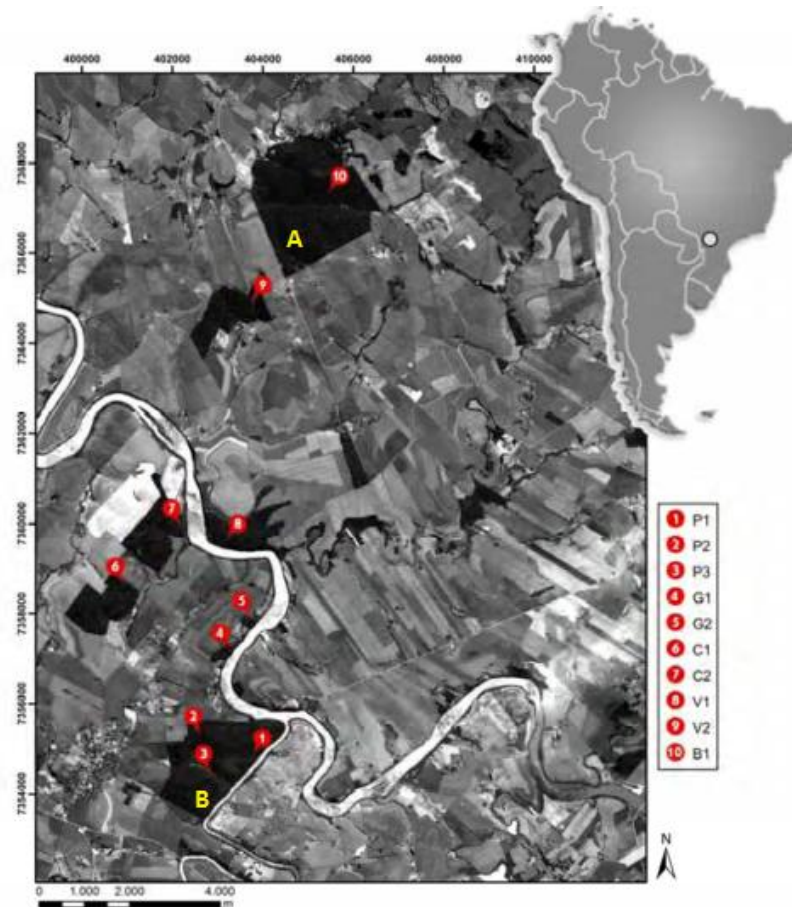


Figura 1. Área de estudo, inserida no domínio da Floresta Atlântica dos municípios de Fênix e São Pedro do Ivaí, estado do Paraná, sul do Brasil. A figura mostra os fragmentos (A) Barbacena (550 ha), limitado por uma matriz de cana-de-açúcar, pela rodovia PR-457 e pelo ribeirão Axel e (B) o Parque Vila Rica do Espírito Santo (354 ha), próximo à área urbana do município de Fênix, limitado por uma matriz de cultivo de milho ou soja, e pelos rios Ivaí e Corumbataí (modificado de Bianconi 2009).

2.2 - Descrição do clima

A descrição detalhada do clima para as áreas fragmentadas foi feita a partir de dados coletados pela estação meteorológica localizada na Usina Vale do Ivaí, no município de São Pedro do Ivaí, PR, e para a área contínua pela estação climática do Sistema Meteorológico do Paraná – SIMEPAR. A partir daí foi possível analisar as variações mensais da temperatura média, máxima e mínima, amplitude térmica, bem como a precipitação total e média nos locais para o ano 2011. Informações mais detalhadas acerca do clima, fisionomia e histórico de fragmentação da área podem ser encontrados em Bianconi *et al.* (2004, 2006), além de estudos envolvendo composição de espécies e detalhes sobre a fauna quiróptera.

Na área contínua (Parque Nacional Foz de Iguaçu), a precipitação variou entre 03 e 289 mm. No tanto, a precipitação na área fragmentada (municípios de Fênix e São Pedro do Ivaí) variou entre 04 e 227 mm.

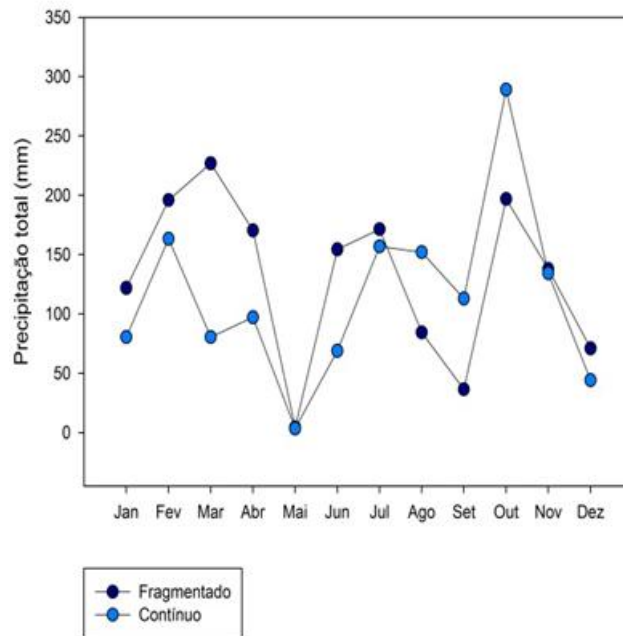


FIGURA 2. Variação mensal da precipitação total (mm) para as áreas fragmentada e contínua no ano 2011.

Para a área contínua, as temperaturas médias mensais variaram entre 17 e 26 °C, as máximas variaram entre 23 e 32°C e as mínimas entre 12 e 22°C, com a maior amplitude térmica registrada no mês de setembro (12°C). Na área fragmentada, as temperaturas médias mensais variaram entre 17 e 26°C, nos meses de junho e fevereiro, com as máximas variando entre 24 e 32°C e as mínimas entre 9 e 21°C, com dezembro apresentando maior amplitude térmica (18°C).

Foi realizada uma ANOVA de duas vias utilizando como fatores estação e área. Para o fator precipitação não houve diferença significativa entre as áreas em nenhuma das estações de coleta ($P=0.827$).

No caso das temperaturas médias diárias, a interação estação e área foram significativas ($F= 4.913$, $P=0.002$). Em todos os casos, o verão apresentou temperaturas médias maiores que o inverno. A área fragmentada apresentou temperaturas médias maiores que na contínua tanto no inverno quanto no verão.

Para as temperaturas máximas, houve interação significativa entre área e estação ($F=11.858$, $P<0.001$). Tanto no inverno quanto no verão, a área fragmentada apresentou temperaturas máximas maiores que a contínua.

Considerando temperatura mínima, a interação estação e área foram significativas ($F=3.582$, $P=0.013$), com o inverno apresentando temperaturas mínimas menores que o verão em ambas as áreas, e com a área contínua apresentando maior temperatura mínima que a área fragmentada, tanto no inverno quanto no verão.

Por fim, houve interação significativa entre estação e área para amplitude térmica entre área e estação foram significativas ($F=9.822$; $P<0.001$). Assim, não foi verificada diferença na amplitude térmica entre as áreas tanto no verão quanto no inverno, porém, tanto na área contínua quanto na fragmentada, a amplitude térmica mostrou-se maior no inverno quanto no verão.

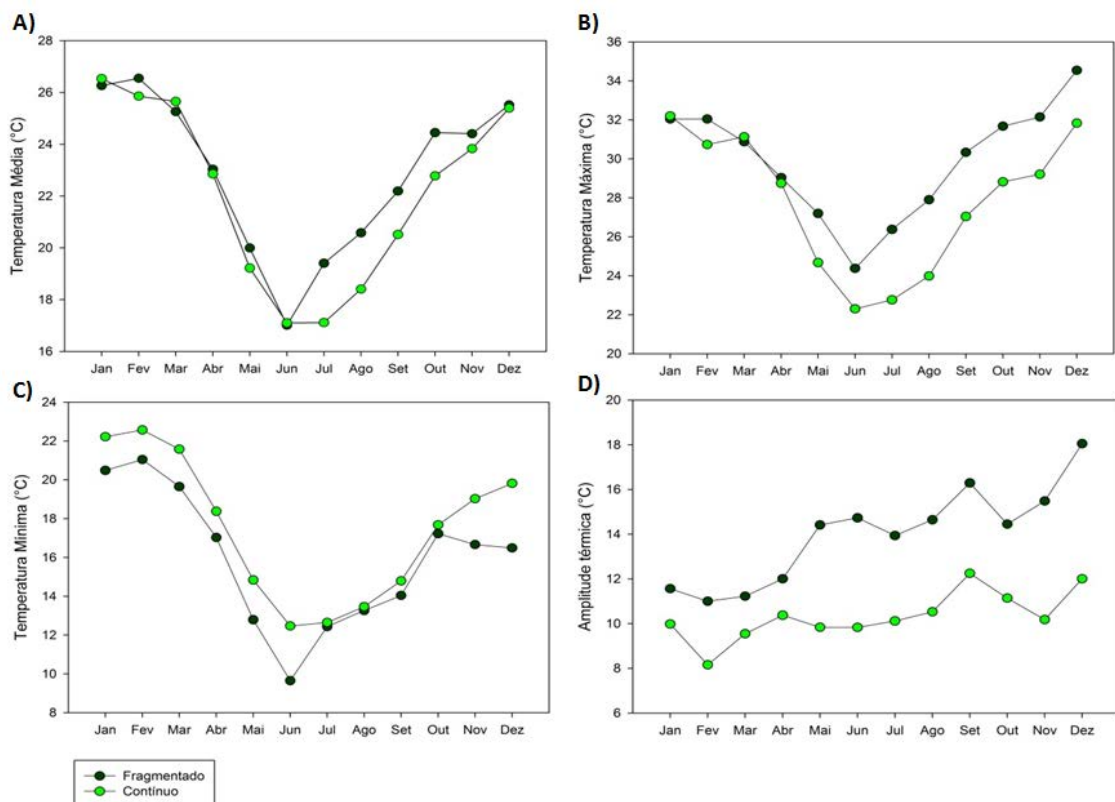


FIGURA 3. Variação mensal de parâmetros climáticos (°C) para as áreas fragmentada e contínua, no ano 2011. **A)** temperatura média, **B)** temperatura máxima, **C)** temperatura mínima, **D)** amplitude térmica.

Para avaliar a produtividade dos habitats ocupados pelos morcegos estudados, foi utilizada a produtividade primária líquida – PPL (“*Net Primary Productivity - NPP*”; ver Mueller & Diamond 2001; Bozinovic *et al.* 2009), obtido mês a mês para o ano de 2011, diretamente pelo site da NASA, no website <http://neo.sci.gsfc.nasa.gov/>, após inserir as coordenadas geográficas das áreas de estudo. Através de satélites é medida a diferença entre a quantidade de dióxido de carbono absorvido pelas plantas em comparação com o quanto é emitido por elas. Esta diferença é a quantidade total de dióxido de carbono absorvido, denominada produtividade primária líquida.

A área contínua apresenta produtividade primária líquida significativamente maior que a área fragmentada ($P < 0.001$), sendo fevereiro o mês de maior produtividade, e dezembro, o menor.

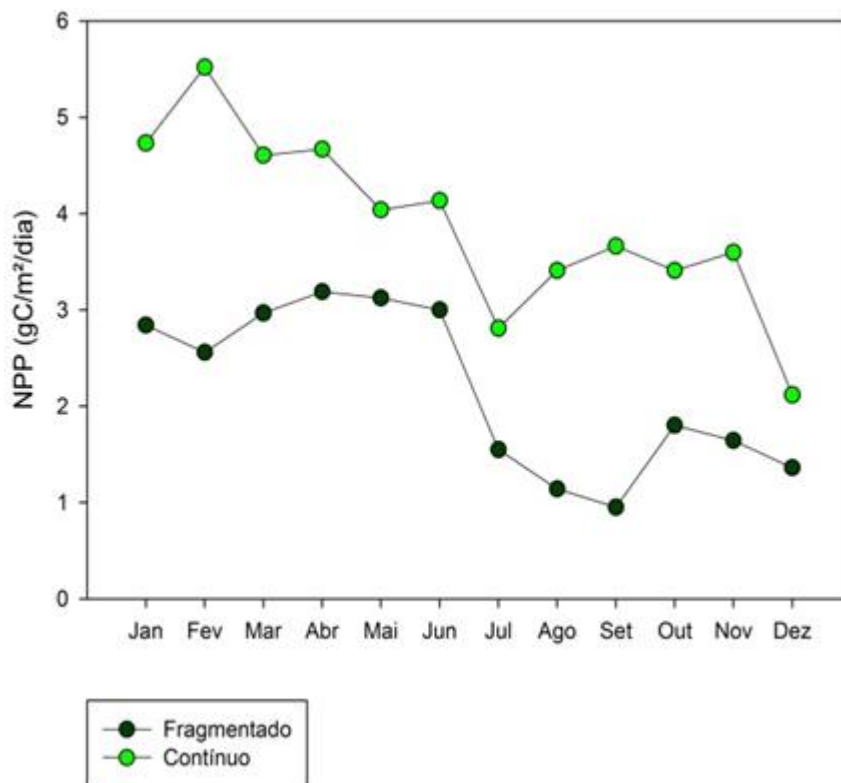


FIGURA 4. Variação mensal dos dados de PPL (NPP , $gC/m^2/dia$) para as áreas fragmentada e contínua, no ano 2011.

2.3 - Espécies estudadas

Foram consideradas duas espécies, *Artibeus lituratus* e *Carollia perspicillata* (Figura 5), escolhidas pelas diferenças em suas histórias de vida. Estas espécies pertencem à família Phyllostomidae de hábito predominantemente frugívoro, se abrigam em ocos de árvores, sobfolhagens, grutas e até edificações humanas. Espécies do gênero *Artibeus* Leach 1821 são consideradas especialistas em alimentar-se de grandes árvores frutíferas (“canopy frugívoros”, sensu Bonaccorso 1979), especialmente do gênero *Ficus* (Palmeirim *et al.* 1989; Handley *et al.* 1991; Galetti & Morellato 1994). Em *Artibeus lituratus*, a longitude média do antebraço é de 75 mm, e peso médio de 75 g. Bianconi *et al.* (2006) reportam uma baixa frequência de recaptura para morcegos do gênero *Artibeus*, sugerindo alta mobilidade e grande área de forrageio, provavelmente relacionada à exploração conjunta dos fragmentos em busca por recursos, em especial *Ficus*. Morcegos do gênero *Carollia* são conhecidos como especialistas em *Piper* e estão agrupados como “understorey frugívoros” (Bonaccorso 1978; Kalko & Handley 2001; Bonaccorso *et al.* 2007). O peso médio para *Carollia perspicillata* é de 18,5 g e uma longitude média do antebraço de 40 mm. Bianconi *et al.* (2006) reportam uma maior frequência de recaptura para *Carollia perspicillata*, o que sugere que este frugívoro apresenta uma área restrita de forrageio, determinado provavelmente pela abundância de *Piper*. Ambas as espécies de estudo são de ampla distribuição geográfica e encontradas em ambientes com forte influência antrópica, apresentando também diferenças quanto ao uso do ambiente (Simmons 2005).

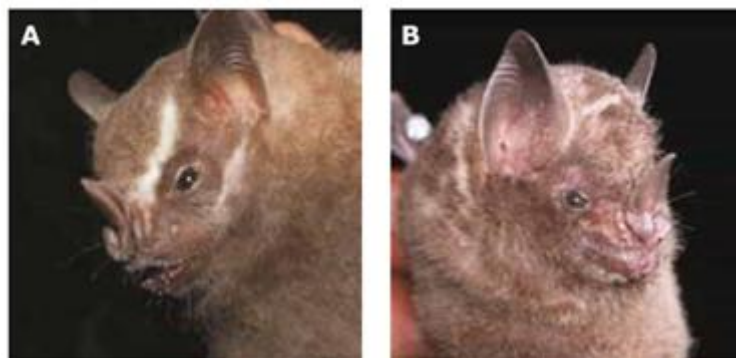


Figura 5. Espécies de filostomídeos selecionadas como modelo para o estudo, sendo (A) *Artibeus lituratus* (Foto: Bianconi, G. V.), (B) *Carollia perspicillata* (Foto: M. A. Mello).

2.4 - Captura dos animais

Um total de 25 indivíduos de *Artibeus lituratus* e 12 de *Carollia perspicillata* foram capturados por meio de redes de neblina nos dois fragmentos maiores (Parque Estadual Vila Rica do Espírito Santo, município de Fênix e RPPN Fazenda Barbacena, município de São Pedro do Ivaí), distantes 12 quilômetros entre si, separados por uma matriz com predomínio de monocultura de soja e cana-de-açúcar. Na área contínua (Parque Nacional Foz de Iguaçu), um total de 22 indivíduos de *A. lituratus* e 07 de *C. perspicillata* foram capturados entre as duas áreas de coleta dentro do parque, separadas em 12 quilômetros entre si.

As coletas foram realizadas por aproximadamente 20 dias a cada 05 meses, durante os meses de fevereiro - março (verão), e agosto - setembro (inverno) do ano 2011. Os indivíduos capturados foram marcados com anéis metálicos numerados para identificação individual. Foram considerados apenas indivíduos adultos, sendo fêmeas lactantes ou prenhes excluídas da análise, assim como recapturas ocorridas na mesma campanha. As redes foram abertas por 9 horas após anoitecer totalizando um esforço amostral de 270 m² x hora.

2.5 - Medição da taxa metabólica basal (TMB)

Indivíduos capturados foram anilhados, colocados numa gaiola, e mantidos em jejum por 12 horas antes das medições. Taxas metabólicas, inferidas a partir de taxas de consumo de oxigênio (VO₂), foram quantificados por um sistema de fluxo aberto (Voigt & Cruz-Neto 2009). Animais adultos, não reprodutivos, em estado pós-absortivo, e fora do seu horário de atividade foram colocados em um respirômetro de plástico (150 ml para *Carollia perspicillata*, e 700 ml para *Artibeus lituratus*) com fluxo de ar constante de 1200 ml/min. para *A. lituratus* e 1000 ml/min. para *C. perspicillata*, por aproximadamente 4 horas, em temperaturas de 32°C para *C. perspicillata* e 30°C para *A. lituratus*, temperaturas dentro da zona de neutralidade térmica para estas espécies (ver Almeida & Cruz-Neto 2011). Cada respirômetro esteve equipado com uma rede de plástico na parte superior, onde o morcego permaneceu pendurado durante o experimento. O respirômetro foi colocado em uma estufa com temperatura controlada, e foi ventilado mediante uma bomba de ar, na qual o teor de umidade foi removido do ar com ajuda de drierite antes de entrar no respirometro. O fluxo de ar foi controlado por um medidor de fluxo de massa (Sierra Mass Flow Meter Side-Track 860) acoplado a um controlador de fluxo de massa (Sable System Mass Flow Controller). O ar que sai da câmara teve seu teor de água removido por meio de drierite, e uma alíquota de 50-200 ml/min foi enviada para um analisador de O₂ (FC-1B O₂ Analyzer, Sable Systems,

EUA) e, depois a um analisador de CO₂ (CA-2A Analyzer, Sable System, EUA). Estes analisadores foram conectados a um conversor de interface A/D (Sable Systems International Universal Interface II, Sable Systems, EUA), que envia todos os sinais para um computador portátil. Tempo de amostragem foram fixadas a cada 10 segundos, e todos os dados de rotina foram tomados e controlados por um programa personalizado de *Visual Basic*, escrito e cedido pelo prof. Dr. Philip Withers. O peso e temperatura de cada indivíduo foram registrados antes e depois de cada medição metabólica. A temperatura foi medida através da inserção de um termopar (1,2 mm OD) no reto, e a temperatura do ar foi medida pela colocação de um termopar na estufa. O consumo de oxigênio (VO₂, mL O₂.h⁻¹.g⁻¹) foi calculado conforme as fórmulas apropriadas para o sistema usado (sem absorção de CO₂ – Withers 2001; Voigt & Cruz-Neto 2009). TMB observado foi comparado com os valores de TMB esperado para mamíferos eutérios (McNab 2002), seguindo a equação alométrica: TMB (mL O₂/h) = 3.53m_b^{0.72}, aonde m_b = massa do corpo (g).

2.6 - Isótopos estáveis e nível trófico

A relação entre isótopos do carbono (¹³C:¹²C) e nitrogênio (¹⁵N:¹⁴N) foram quantificados para determinar a contribuição relativa de frutos e insetos como fontes alimentares, e ao mesmo tempo estimar o nível trófico relativo em *Artibeus lituratus* e *Carollia perspicillata*. Após as medições do metabolismo, os morcegos foram eutanaziados com overdose de Ketamina (Comitê de Ética: Protocolo de autorização n° 9823-2012). O fígado foi removido, medido e pesado. Frutos e insetos noturnos foram coletados nas áreas de captura de morcegos. Devido ao fato que os morcegos estudados expõem sementes intactas nas fezes, e descartam as asas de insetos maiores durante a manipulação na alimentação, foram removidas as sementes, quando não muito pequenas (*p. ex.*: as sementes de *Ficus* e *Piper* não foram removidas), assim como também foram removidas as asas de insetos. Polpa dos frutos e insetos sem asas foram analisados para determinação da composição isotópica. As amostras foram conservadas em álcool 70°. No laboratório, as amostras foram secas numa estufa a 60°C de 48 a 72 horas para depois serem moídas e encapsuladas. Posteriormente, as capsulas foram levadas ao Centro de Estudos de Energia Nuclear na Agricultura (CENA - Piracicaba) para a determinação da composição isotópica do carbono e nitrogênio que são expressos pela seguinte equação:

$$\delta^nX = (R_{\text{amostra}}/R_{\text{padrão}} - 1) \times 1000,$$

Onde, δ^nX é a notação para carbono ($\delta^{13}C$) ou para nitrogênio ($\delta^{15}N$). $R_{amostra}$ é a relação isotópica ($^{13}C:^{12}C$ ou $^{15}N:^{14}N$) da amostra e $R_{padrão}$ é a relação isotópica ($^{13}C:^{12}C$ ou $^{15}N:^{14}N$) do padrão. O padrão para carbono é o Pee Dee Belemnite (PDB) que é um fóssil marinho do Cretáceo (*Belemnitella americana*), encontrado na formação Pee Dee localizada na Carolina do Sul, nos Estados Unidos. O padrão para nitrogênio é o ar atmosférico. O erro analítico calculado pela média dos desvio-padrões de sub-padrões de trabalho analisados várias vezes foi de 0.3‰ para carbono e nitrogênio.

O nível trófico (TL) nas duas espécies de morcegos foram estimados pela seguinte equação:

$$TL = 1 + (\delta^{15}N_{animal} - \delta^{15}N_{base}) / \Delta_n,$$

Onde $\delta^{15}N_{animal}$ representa relação isotópica do fígado dos morcegos, e $\delta^{15}N_{base}$ é a relação isotópica dos frutos coletados. Δ_n é o fator de enriquecimento trófico (FET) entre o consumidor e a dieta. Neste estudo o valor utilizado foi de 3.5‰ estabelecido por Podlesak & McWilliams (2006) para fígado de uma espécie de ave. Esse valor foi utilizado pelo fato de não haver estudos sobre o fracionamento trófico para morcegos e pelo fato que fisiologicamente morcegos e aves são similares. Valores de $\delta^{15}N$ dos frutos foram calculados para cada estação (verão, inverno) e para cada área (fragmentada, contínua), e estes valores foram usados como a relação isotópica da base da cadeia alimentar ($\delta^{15}N_{base}$).

A avaliação da posição relativa na cadeia alimentar baseia-se em duas observações: 1) os tecidos refletem a composição isotópica da dieta de um animal (Hobson & Clark 1992), e 2) fontes de alimentos são significativamente empobrecidas em ^{15}N em relação aos consumidores (Gannes *et al.* 1998; Robbins *et al.* 2005). Porque o nitrogênio do consumidor é enriquecido em átomos de ^{15}N devido a perdas de átomos de ^{14}N ao longo da cadeia trófica. Conseqüentemente, valores $\delta^{15}N$ nos tecidos dos animais posicionados no topo da cadeia alimentar tendem a ser mais positivo em relação a animais posicionados na parte inferior da cadeia.

Para a determinação da contribuição relativa de frutos e insetos como fonte de proteína na dieta foi utilizado o pacote SIAR (*Stable Isotope Analysis in R*; Parnell & Jackson 2010), usando um fator de enriquecimento trófico (FET) de 1.6 ± 0.3 ‰ para $\delta^{13}C$, e 3.5 ± 0.5 ‰ para $\delta^{15}N$ (Podlesak & McWilliams 2006). Mudanças na TMB podem acontecer de 5-7 dias após exposição a dietas de baixa qualidade. Por esse motivo a escolha de fígado para nosso

estudo, devido a que a taxa de recambio nesse tecido é de 4 -6 dias, o que nos permitiu testar a hipótese do habito alimentar.

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de frutos, insetos e das duas espécies de morcegos estudadas foram agrupadas por estação e por área para gerar os respectivos modelos adotando-se os seguintes níveis de probabilidades: 1%, 25%, 50%, 99%. Valores com 99% de probabilidade foram usados como resultados dos modelos.

2.7 - Análises dos resultados

O teste de Shapiro-Wilk foi utilizado para testar a normalidade dos dados. Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ seguiram uma distribuição normal. Valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ foram comparados entre as duas espécies de morcegos e os recursos alimentares usando-se o test *t* de Student. Para cada estação e área foi realizado testes de ANOVA de um fator para determinar se existem diferenças no nível trófico e taxa metabólica basal em *A. lituratus* e *C. perspicillata*.

Foi utilizada a abordagem de múltiplas hipóteses concorrentes, onde para a variável resposta foi definida uma lista de modelos ecologicamente relevantes para explicar os padrões observados. Essa abordagem permite verificar a significância e a contribuição relativa de cada modelo para explicar os padrões quando são considerados outros modelos de forma concorrente (Burnham & Anderson 2002). Desta forma identificamos quais modelos são ecologicamente mais plausíveis para explicar a variável resposta. O princípio da parcimônia foi também considerado, ou seja, dado que dois modelos são igualmente plausíveis em explicar os padrões, aqueles que apresentarem menor dimensão (i.e. número de parâmetros ou variáveis) foram preferencialmente escolhidos em detrimento de outro modelo mais complexo (mais parâmetros).

Considerando que a relação entre variável resposta e variáveis explanatórias nem sempre são lineares, realizaremos testes para cada modelo, buscando inclusive utilizar modelos não lineares quando pertinente (Zuur *et al.* 2009). Com isto os modelos poderão tanto apresentar mais de uma dimensão (i.e. mais de um parâmetro), como também poderão assumir respostas não lineares (exponenciais, potência, quadrática, etc.). Seguimos as sugestões de Burnham & Anderson (2002) para comparar e ordenar os modelos concorrentes por nível de importância utilizando a Teoria de Informação de Akaike (AIC), onde cada modelo foi avaliado considerando suas verossimilhanças. Calcularemos os valores de AIC

para cada modelo, sendo que o menor valor de AICc (i.e., modelo com maior poder de explicação) foi considerado como modelo mais plausível. Calcularemos também a diferença entre o AIC de cada modelo e o AIC do melhor modelo, gerando-se então uma lista de $dAICc$'s. Segundo Burnham & Anderson (2002) e Zuur *et al.* (2009), $dAICc$'s < 2 podem ser considerados igualmente plausíveis ao melhor modelo, onde não faremos distinção entre o melhor modelo e estes com $dAICc$'s < 2 . As análises estatísticas foram realizadas utilizando a linguagem R (R Development Core Team 2009), sendo o pacote *bbmle* (Bolker 2008) utilizado para ajustar os modelos e estimar os AICs e $dAICc$'s. Para determinar se a taxa metabólica basal (TMB) é explicada pela massa do indivíduo (M), nível trófico (TL), temperatura ambiental (T_a), e produtividade primária líquida (PPL), testamos 15 modelos ecológicos concorrentes em *Artibeus lituratus* e *Carollia perspicillata*.

Tabela 1. Modelos ecológicos concorrentes testados.

Modelo	Variável Resposta	Variáveis Explanatórias
1	TMB	$\sim M + e$
2	TMB	$\sim TL + e$
3	TMB	$\sim PPL + e$
4	TMB	$\sim T_a + e$
5	TMB	$\sim M + TL + e$
6	TMB	$\sim M + PPL + e$
7	TMB	$\sim M + T_a + e$
8	TMB	$\sim TL + PPL + e$
9	TMB	$\sim TL + T_a + e$
10	TMB	$\sim PPL + T_a + e$
11	TMB	$\sim M + TL + PPL + e$
12	TMB	$\sim M + TL + T_a + e$
13	TMB	$\sim M + PPL + T_a + e$
14	TMB	$\sim TL + PPL + T_a + e$
15	TMB	$\sim M + TL + PPL + T_a + e$

Onde TMB, taxa metabólica basal é a variável resposta; massa do indivíduo (M), nível trófico (TL), temperatura ambiental (T_a), e produtividade primária líquida (PPL) são as variáveis explanatórias; e refere-se ao erro não explicado pelos modelos. Cada modelo decorrente será elaborado e testado para ambas as espécies. Quando falamos de temperatura ambiental, nos referimos à temperatura média do ambiente.

3 - RESULTADOS

3.1 - Fontes de alimento e Nível trófico

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($P=0.0167$) e $\delta^{15}\text{N}$ ($P=0.0167$) de frutos e insetos foram significativamente diferentes. Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos frutos não teve uma diferença significativa entre as áreas ($F=0.842$, $P=0.374$) nem entre as estações ($F=0.361$, $P=0.558$). Igualmente, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ dos frutos não foram distintos entre as áreas ($F=0.878$, $P=0.365$) nem entre as estações ($F=1.368$, $P=0.262$). Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos insetos não foram distintos entre as áreas ($F=0.216$, $P=0.649$), mas foram distintos entre as estações ($F=6.589$, $P=0.0224$). No entanto, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ dos insetos foram distintos entre as áreas ($F=10.73$, $P=0.00553$) e entre as estações ($F=6.008$, $P=0.028$).

Tabela 2. Média ($\bar{x} \pm SD$) dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de frutos, insetos e morcegos.

	$\delta^{13}\text{C}$				$\delta^{15}\text{N}$			
	Verão	Inverno	Fragmentada	Contínua	Verão	Inverno	Fragmentada	Contínua
Frutos	-28.8 ±1.3	-29.3 ±1.5	-29.4 ±1.1	-28.7 ±1.6	4.4 ±1.2	3.7 ±1.1	4.3 ±0.8	3.8 ±1.4
Insetos	-26.6 ±1.7	-28.2 ±0.1	-27.3 ±2.0	-27.6 ±0.7	6.8 ±0.7	6.2 ±0.2	6.9 ±0.6	6.2 ±0.1
<i>Artibeus lituratus</i>	-24.9 ±0.6	-25.5 ±0.5	-25.1 ±0.7	-25.3 ±0.5	9.8 ±0.8	9.3 ±0.9	9.9 ±1.0	9.3 ±0.6
<i>Carollia perspicillata</i>	-26.5 ±1.7	-25.8 ±1.0	-26.3 ±1.6	-26.4 ±1.3	10.4 ±0.8	10.8 ±0.4	10.6 ±0.8	10.4 ±0.5

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de ambas as espécies estudadas, *Artibeus lituratus* e *Carollia perspicillata* foram distintos em relação aos frutos ($P<0.001$, para ambos os isótopos em ambas as espécies). Igualmente, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de ambas as espécies de morcegos foram significativamente diferentes em relação aos insetos ($P<0.001$, para ambos os isótopos em ambas as espécies).

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($P=0.01171$) e $\delta^{15}\text{N}$ ($P<0.001$) de *Artibeus lituratus* e *Carollia perspicillata* foram significativamente diferentes. Para *A. lituratus*, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ não foram significativamente diferentes entre as áreas ($F=0.724$, $P=0.399$), mas foram diferentes entre as estações ($F=10.08$, $P=0.0027$). Por outro lado, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foram significativamente distintos entre as áreas ($F=5.884$, $P=0.0194$), mas não entre as estações ($F=3.413$, $P=0.0713$). Para *C. perspicillata*, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ não foram significativamente distintos entre as áreas ($F=0.014$, $P=0.908$) nem entre as estações ($F=0.982$, $P=0.336$). Igualmente, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ não foram significativamente distintos entre as áreas ($F=0.177$, $P=0.68$) nem entre as estações ($F=1.369$, $P=0.216$).

O enriquecimento de $\delta^{13}\text{C}$ foi de $+1.7\text{‰}$ entre frutos e insetos, $+3.9\text{‰}$ entre frutos e *A. lituratus*, e $+2.7\text{‰}$ entre frutos e *C. perspicillata*. O enriquecimento trófico ($\delta^{15}\text{N}$) entre frutos e insetos foi de $+2.5\text{‰}$, $+5.6\text{‰}$ entre frutos e *A. lituratus*, $+6.5\text{‰}$ entre frutos e *C. perspicillata*.

Valores de $\delta^{15}\text{N}$ em *Artibeus lituratus* sugerem que indistintamente da estação (Figura 6), e da área (Figura 7), os insetos contribuíram como principal fonte de proteína na dieta. No verão, os insetos contribuíram com 77% (Figura 8a), e no inverno com 76% (Figura 8b). Na área fragmentada e contínua, os insetos contribuíram como fonte de proteína em 95% (Figura 9a) e 75% (Figura 9b), respectivamente.

Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Carollia perspicillata* sugerem que os insetos contribuíram como principal fonte de proteína na dieta indistintamente da estação (Figura 10) e área (Figura 11). No verão (Figura 12a) e inverno (Figura 12b), a contribuição de insetos como fonte de proteína na dieta foi de 91% e 98%, respectivamente. Na área fragmentada (Figura 13a), os insetos contribuíram em 85%, e na área contínua em 98% (Figura 13b).

Em geral, existe diferença significativa ($F=48.135$; $P<0.001$) do nível trófico entre *Artibeus lituratus* ($TL=2.57\pm 0.23$) e *Carollia perspicillata* ($TL=2.81\pm 0.27$). Em *A. lituratus*, o nível trófico (TL) não mostrou diferenças entre estações ($F=0.656$; $P=0.422$), e áreas ($F=0.032$; $P=0.859$). No tanto, *C. perspicillata* teve diferenças no nível trófico entre as estações ($F=9.804$; $P=0.00609$; Verão, $TL= 2.72 \pm 0.23$; Inverno, $TL= 3.04 \pm 0.13$), mas não entre as áreas ($F=1.18$; $P=0.292$). Apesar de haver diferença estatística entre os níveis tróficos entre ambas as espécies, os mesmos são muito semelhantes entre si, o que indica que as duas espécies se localizam na mesma posição trófica ao longo da cadeia alimentar.

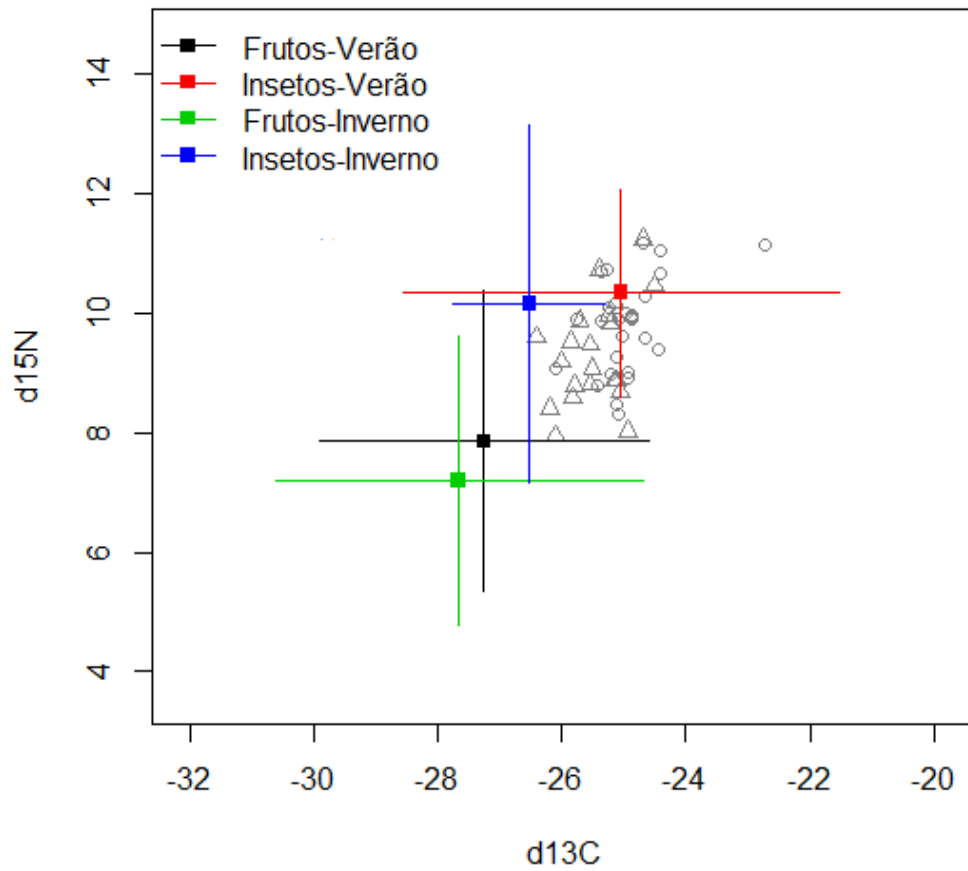


Figura 6. Comparação da razão isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de frutos, insetos, e *Artibeus lituratus* no verão (\circ) e no inverno (Δ). Os fracionamentos isotópicos entre consumidor e dieta já foram aplicados nos valores isotópicos da dieta.

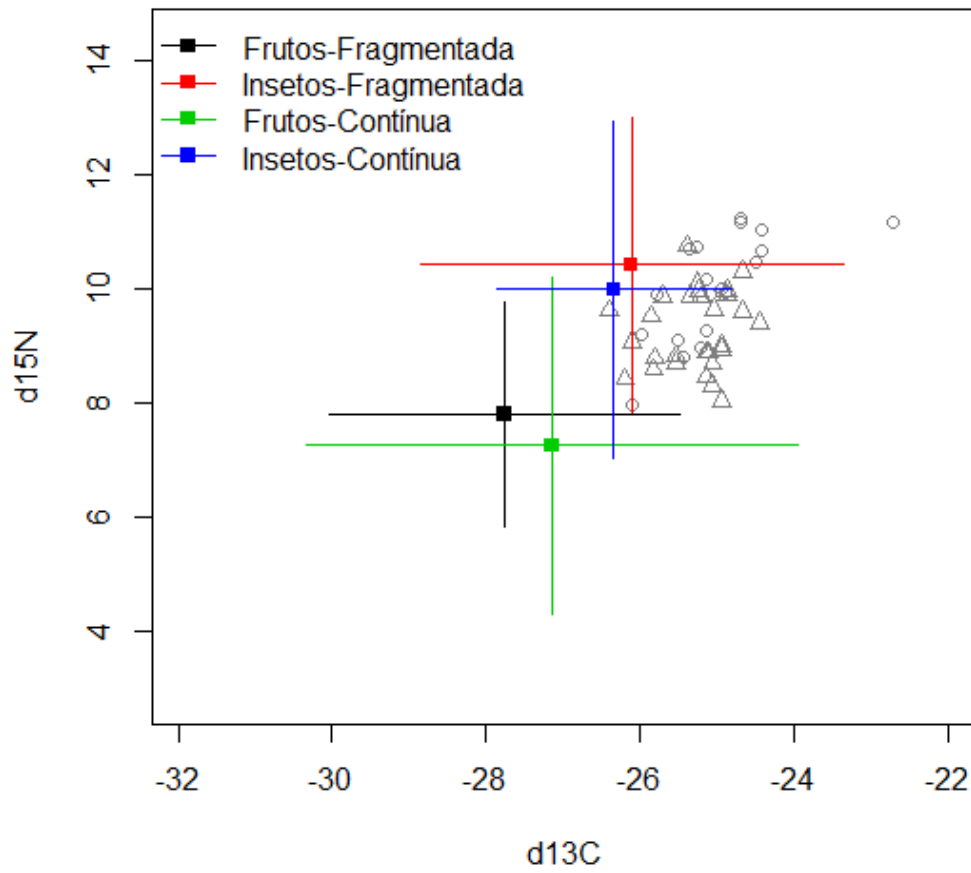


Figura 7. Comparação da razão isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de frutos, insetos, e *Artibeus lituratus* na área fragmentada (○) e na área contínua (Δ). Os fracionamentos isotópicos entre consumidor e dieta já foram aplicados nos valores isotópicos da dieta.

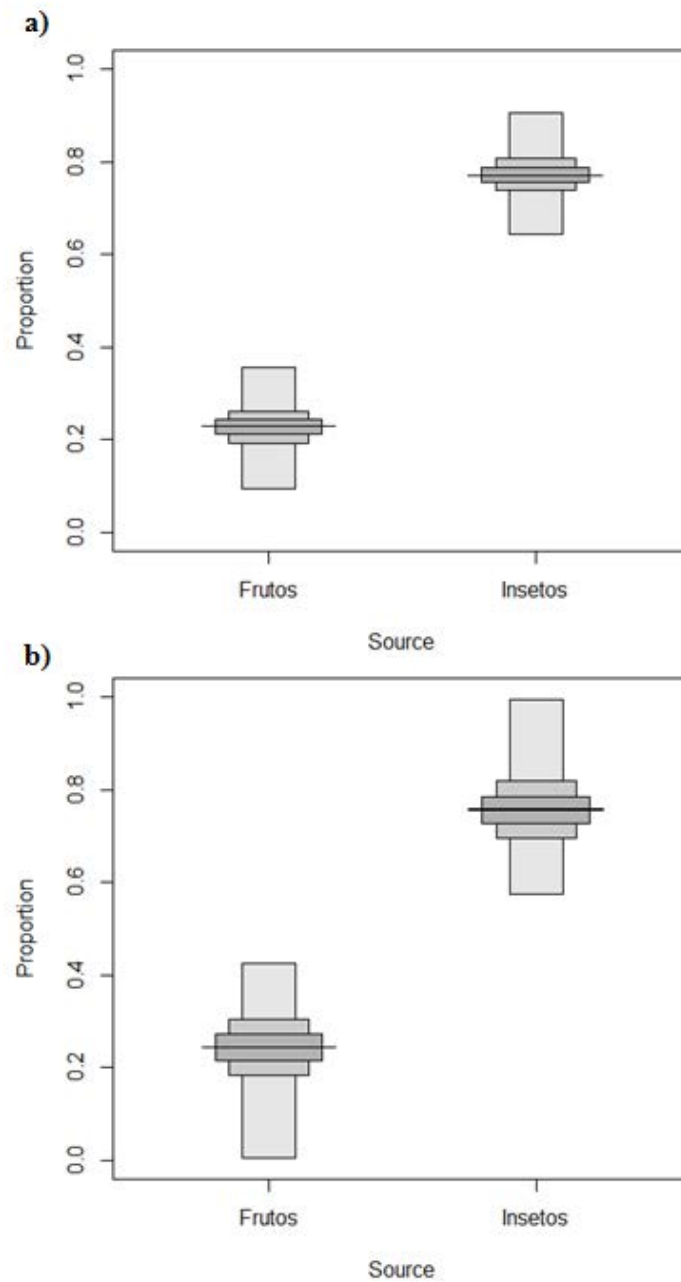


Figura 8. Contribuição de frutos e insetos como fonte de proteína na dieta de *Artibeus lituratus* no **a)** verão e no **b)** inverno. Cada retângulo representa o nível de probabilidade de 1%, 25%, 50%, 99%. Sendo o retângulo menor que representa a probabilidade de 99%.

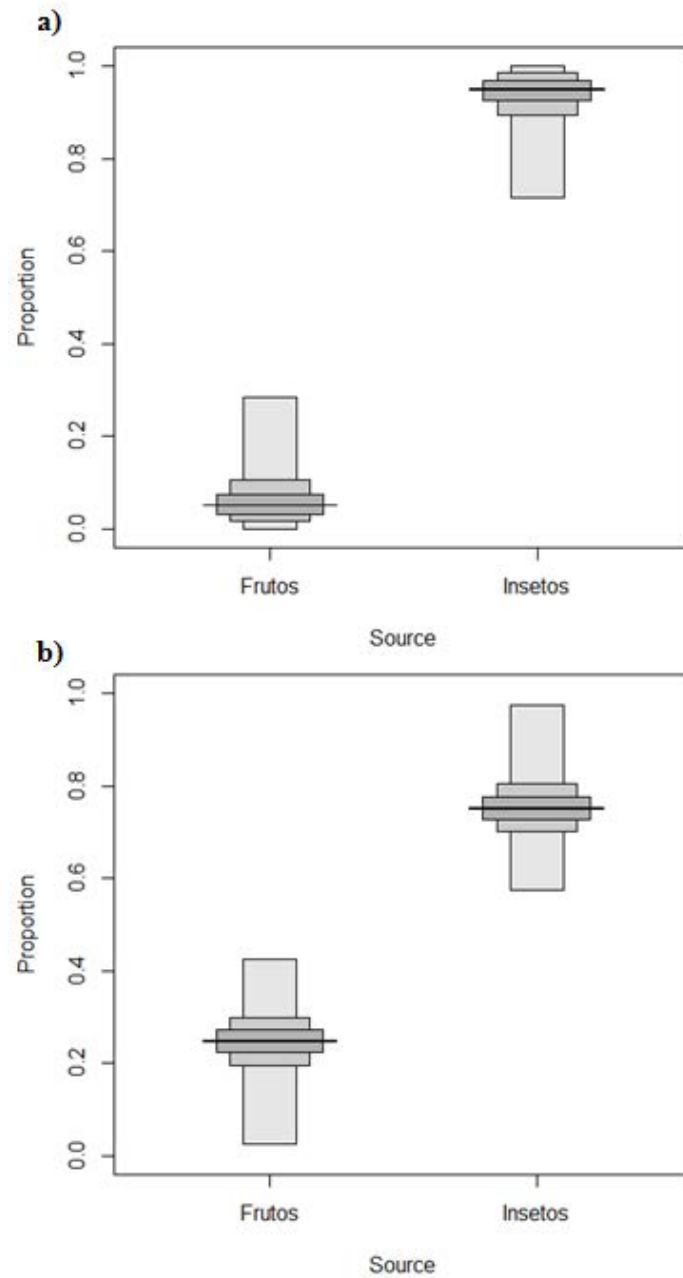


Figura 9. Contribuição de frutos e insetos como fonte de proteína na dieta de *Artibeus lituratus* na **a)** área fragmentada e na **b)** área contínua. Cada retângulo representa o nível de probabilidade de 1%, 25%, 50%, 99%. Sendo o retângulo menor que representa a probabilidade de 99%.

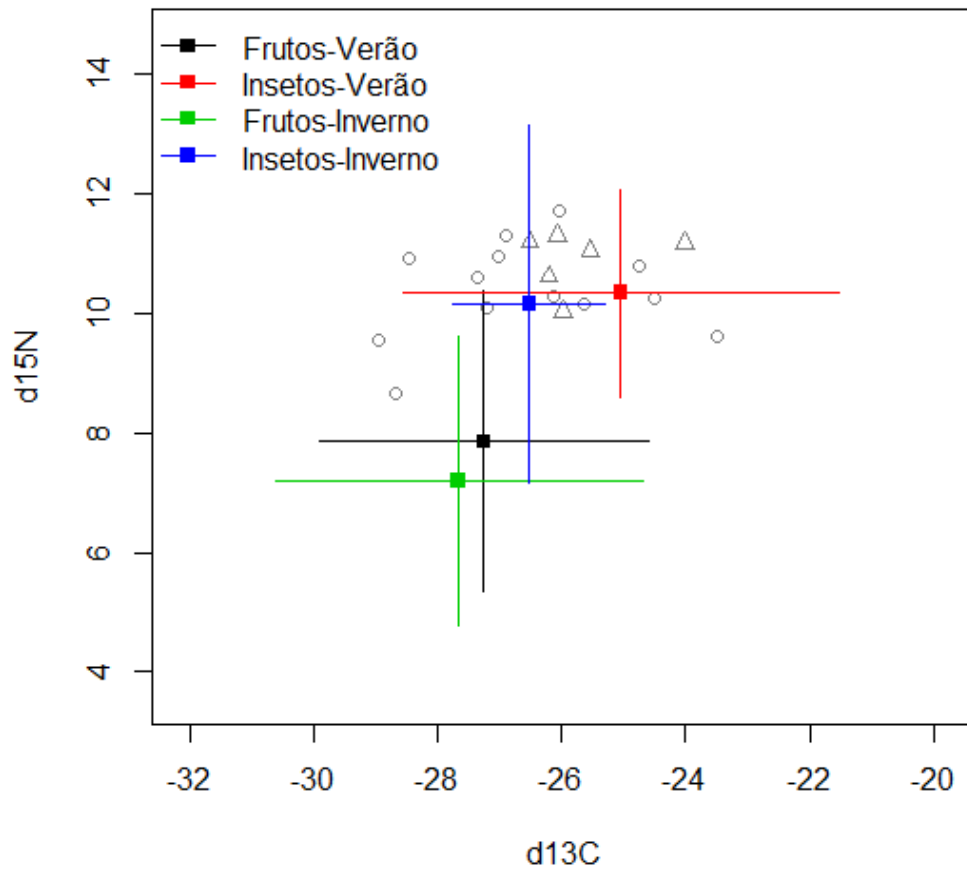


Figura 10. Comparação da razão isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de frutos, insetos, e *Carollia perspicillata* no verão (\circ) e no inverno (Δ). Os fracionamentos isotópicos entre consumidor e dieta já foram aplicados nos valores isotópicos da dieta.

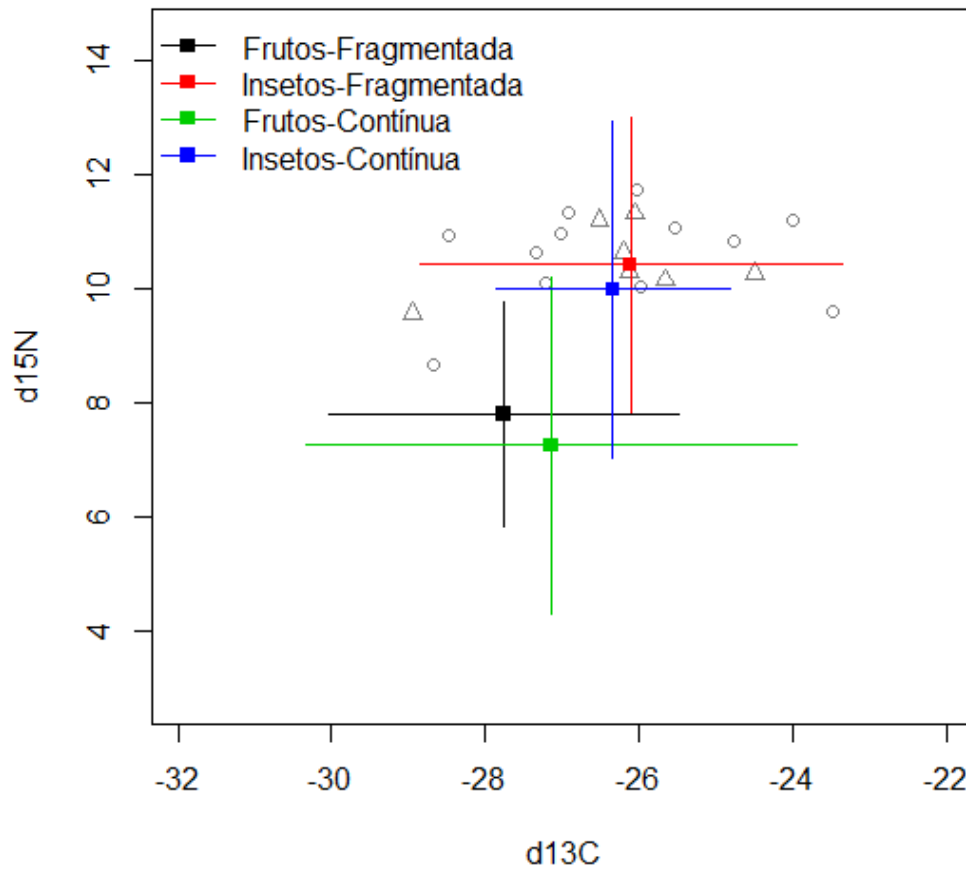


Figura 11. Comparação da razão isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de frutos, insetos, e *Carollia perspicillata* na área fragmentada (○) e na área contínua (Δ). Os fracionamentos isotópicos entre consumidor e dieta já foram aplicados nos valores isotópicos da dieta.

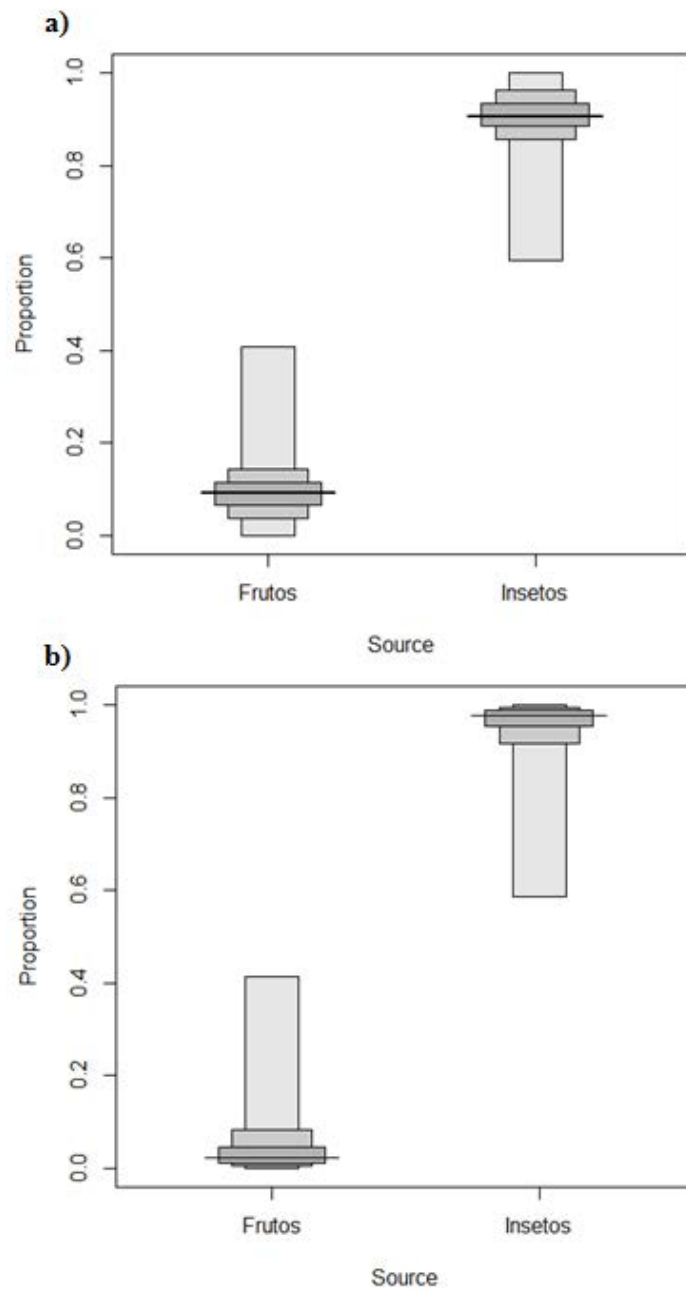


Figura 12. Contribuição de frutos e insetos como fonte de proteína na dieta de *Carollia perspicillata* no **a)** verão e no **b)** inverno. Cada retângulo representa o nível de probabilidade de 1%, 25%, 50%, 99%. Sendo o retângulo menor que representa a probabilidade de 99%.

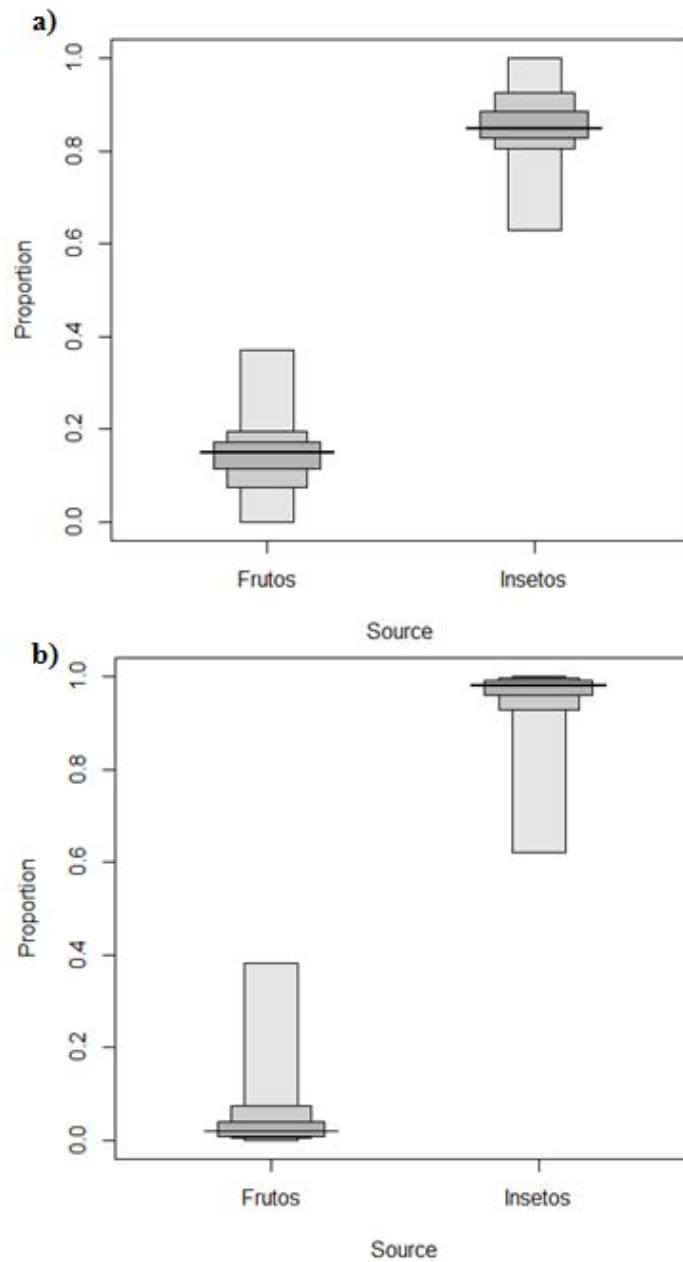


Figura 13. Contribuição de frutos e insetos como fonte de proteína na dieta de *Carollia perspicillata* na **a)** área fragmentada e na **b)** área contínua. Cada retângulo representa o nível de probabilidade de 1%, 25%, 50%, 99%. Sendo o retângulo menor que representa a probabilidade de 99%.

3.2 - Taxa metabólica basal (TMB) e nível trófico: Testando a hipóteses do hábito alimentar (FHH)

Em *Artibeus lituratus*, a média dos valores de TMB observados foram maiores que a média dos valores de TMB esperados ($TMB_{obs} = 88.40 \pm 17.75 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, $TMB_{esp} = 71.58 \pm 4.07 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$). Igualmente, em *Carollia perspicillata*, a média dos valores observados de TMB foram maiores que a média dos valores de TMB esperados ($TMB_{obs} = 34.39 \pm 13.18 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, $TMB_{esp} = 25.36 \pm 1.93 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$).

Em *Artibeus lituratus*, TMB não mostrou diferença significativa entre as estações ($F=1.905$, $P=0.175$; Verão= $91.75 \pm 21.19 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, Inverno= $84.12 \pm 11.22 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$), nem entre as áreas ($F = 1$, $P=0.323$; Fragmentada= $91.11 \pm 16.65 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, Contínua= $85.56 \pm 18.84 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$). No entanto, em *Carollia perspicillata*, TMB foi significativamente diferente entre as estações ($F=11.75$, $P=0.00345$; Verão= $40.28 \pm 11.69 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, Inverno= $22.6 \pm 6.3 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$), mas não entre as áreas ($F=0.115$, $P=0.739$; Fragmentada= $33.53 \pm 11.52 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, Contínua= $35.74 \pm 16.35 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$).

Um total de 15 modelos ecológicos concorrentes foram testados para determinar se a taxa metabólica basal (TMB) é explicada pela massa do corpo (M), nível trófico (TL), temperatura ambiental (T_a) e produtividade primária líquida (PPL) em *Artibeus lituratus* (Tabela 3) e *Carollia perspicillata* (Tabela 4).

Quatro modelos foram plausíveis em explicar a taxa metabólica basal em *Artibeus lituratus*. Estes modelos foram selecionados segundo o peso (Wi) de cada um deles, determinado pelo critério de informação de Akaike (Tabela 2). Os 04 modelos explicaram TMB em termos de temperatura ambiental (modelo4; $Wi=0.1758$); massa do corpo (modelo1; $Wi=0.1625$); produtividade primária líquida (modelo3; $Wi=0.1418$); nível trófico (modelo2; $Wi=0.1401$).

Dois modelos foram plausíveis em explicar a taxa metabólica basal em *Carollia perspicillata* (Tabela 3). Esses modelos explicaram TMB em termos de massa do corpo e temperatura ambiental (modelo7; $Wi=0.3840$); massa do corpo, produtividade primária líquida, e temperatura média (modelo13; $Wi= 0.3588$).

TABELA 3. Valores AIC, dAIC e peso de Akaike (W_i) dos 15 modelos testados para *Artibeus lituratus*. TMB, taxa metabólica basal; M, massa; TL, nível trófico; PPL, produtividade primária líquida; T_a , temperatura ambiental.

Modelos Ecológicos Concorrentes		AICc	dAICc	Peso (W_i)
modelo4	TMB $\sim T_a + e$	357.4	0.0	0.1758
modelo1	TMB $\sim M + e$	357.5	0.2	0.1625
modelo3	TMB $\sim PPL + e$	357.8	0.4	0.1418
modelo2	TMB $\sim TL + e$	357.8	0.5	0.1401
modelo10	TMB $\sim PPL + T_a + e$	359.5	2.1	0.0609
modelo7	TMB $\sim M + T_a + e$	359.7	2.3	0.0561
modelo9	TMB $\sim TL + T_a + e$	359.8	2.4	0.0520
modelo5	TMB $\sim M + TL + e$	359.9	2.5	0.0499
modelo6	TMB $\sim M + PPL + e$	360.0	2.6	0.0474
modelo8	TMB $\sim TL + PPL + e$	360.3	2.9	0.0418
modelo13	TMB $\sim M + PPL + T_a + e$	361.7	4.3	0.0202
modelo14	TMB $\sim TL + PPL + T_a + e$	362.1	4.7	0.0166
modelo12	TMB $\sim M + TL + T_a + e$	362.2	4.8	0.0161
modelo11	TMB $\sim M + TL + PPL + e$	362.5	5.1	0.0136
modelo15	TMB $\sim M + TL + PPL + T_a + e$	364.4	7.0	0.0053

TABELA 4. Valores AIC, dAIC e peso de Akaike (W_i) dos 15 modelos testados para *Carollia perspicillata*. TMB, taxa metabólica basal; M, massa; TL, nível trófico; PPL, produtividade primária líquida; T_a , temperatura ambiental.

Modelos Ecológicos Concorrentes		AICc	dAICc	Peso (W_i)
modelo7	TMB $\sim M + T_a + e$	133.4	0.0	0.3840
modelo13	TMB $\sim M + PPL + T_a + e$	133.5	0.1	0.3588
modelo1	TMB $\sim M + e$	136.5	3.1	0.0799
modelo12	TMB $\sim M + TL + T_a + e$	137.1	3.7	0.0608
modelo15	TMB $\sim M + TL + PPL + T_a + e$	137.7	4.3	0.0438
modelo4	TMB $\sim T_a + e$	138.9	5.6	0.0237
modelo5	TMB $\sim M + TL + e$	139.4	6.0	0.0187
modelo6	TMB $\sim M + PPL + e$	139.8	6.4	0.0153
modelo10	TMB $\sim PPL + T_a + e$	141.8	8.4	0.0056
modelo9	TMB $\sim TL + T_a + e$	142.0	8.7	0.0050
modelo11	TMB $\sim M + TL + PPL + e$	143.3	10.0	0.0026
modelo14	TMB $\sim TL + PPL + T_a + e$	145.4	12.1	<0.001
modelo3	TMB $\sim PPL + e$	147.2	13.9	<0.001
modelo2	TMB $\sim TL + e$	149.4	16.0	<0.001
modelo8	TMB $\sim TL + PPL + e$	150.2	16.8	<0.001

4 – DISCUSSÃO

4.1 - Fontes de alimento e Nível trófico

Nossos resultados contrastam com aqueles reportados por Herrera *et al.* (2002), na qual *Artibeus jamaicensis*, conespecífico de *A. lituratus*, depende quase completamente de proteínas de plantas, sendo a contribuição de insetos como fonte de proteína na dieta muito baixa, não passando de 6% (Herrera *et al.* 2001a). Em outro estudo feito com *A. jamaicensis*, a contribuição de insetos na dieta foi maior, entre 16 – 26% da dieta (Herrera *et al.* 2001b), mas muito menor em relação à contribuição encontrada no presente estudo. Em *Carollia perspicillata*, a contribuição de insetos como fonte de proteína foi muito alta indistintamente da estação (verão, 93%; inverno, 98%), e da área (fragmentada, 85%; contínua, 98%). Num estudo feito por Rex *et al.* (2010), os insetos foram a principal fonte de proteína dos morcegos do gênero *Carollia* (60 a 70%). Herrera *et al.* (2002) mostraram que em *Carollia brevicauda*, os insetos contribuíram como principal fonte de proteína na dieta durante poucos meses do ano, enquanto Rex *et al.* (2010) mencionam que alguns indivíduos das três espécies de *Carollia* estudadas tiveram os insetos como principal fonte de proteína na dieta durante a temporada seca e chuvosa, sendo este mesmo resultado encontrado em estudo feito por York & Billings (2009).

Em estudo feito por Rex *et al.* (2010), valores de nível trófico para *Carollia perspicillata* e *Artibeus lituratus* foram muito menores ($TL=1.5$ e $TL=1.3$, respectivamente) aos encontrados no presente estudo (*C. perspicillata*, $TL= 2.8 \pm 0.3$; *A. lituratus*, $TL= 2.6 \pm 0.2$), mas foram similares aos valores de nível trófico encontrados em morcegos insetívoros ($TL= 2.0$) e carnívoros ($TL= 2.5$).

Em geral, a produtividade primária líquida (PPL) foi maior na área contínua que na área fragmentada durante o ano de estudo, sendo PPL maior na área contínua durante os meses de coleta (fevereiro, 5.5196 gC/m²/dia; março, 4.6063 gC/m²/dia; setembro, 3.6614 gC/m²/dia) quando comparado com o meses de coleta na área fragmentada (fevereiro, 2.5590 gC/m²/dia; agosto, 1.1417 gC/m²/dia; setembro, 0.9527 gC/m²/dia). Baixa PPL na área fragmentada poderia explicar a alta contribuição de insetos como fonte de proteínas em *Artibeus lituratus* e *Carollia perspicillata*. No entanto, a pesar de que PPL foi maior na área contínua, os insetos ainda foram a principal fonte de proteína na dieta de ambas as espécies.

A alta contribuição de insetos para a dieta de *C. perspicillata* e *A. lituratus* segue a mesma tendência encontrada em outros estudos baseando-se na composição isotópica desses gêneros. Com os dados disponíveis é difícil explicar essa preferência acentuada dessas espécies por insetos como fonte de proteína. As variações dessa contribuição entre diferentes áreas (fragmentada, contínua) e diferentes estações (verão, inverno) não foram acentuadas, sugerindo que essa fonte de alimento se encontra em abundância ao longo do ano tanto em paisagens fragmentadas compostas por áreas abertas e áreas de florestas.

4.2 - Taxa metabólica basal (TMB) e nível trófico: Testando a hipótese do hábito alimentar (HHA)

A HHA postula que animais que se alimentam em dietas com baixo conteúdo de energia assimilável e/ou habitam áreas onde o alimento é escasso e/ou imprevisível, deveriam ter baixa TMB massa-independente (Bozinovic *et al.* 2007a, b; McNab 1986; Cruz-Neto *et al.* 2001). Dois aspectos devem ser levados em conta em nosso estudo: 1) a alta contribuição de insetos como fonte de proteína na dieta tanto em *Carollia perspicillata* como em *Artibeus lituratus* e 2) a diferença entre TMB observada e esperada em ambas as espécies estudadas (*Carollia perspicillata*: $TMB_{obs} = 34.39 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, $TMB_{esp} = 25.36 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$; *Artibeus lituratus*: $TMB_{obs} = 88.40 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$, $TMB_{esp} = 71.58 \text{ mL O}_2 \cdot \text{h}^{-1}$).

Em geral, insetos contêm mais energia (Klasing 1998; Karasov 1990) e proteínas (Morton 1973) que material vegetal (*p. ex.*: frutos), o que faz dos insetos um item alimentar de alta qualidade. No entanto, em morcegos frugívoros, a incapacidade de digestão da trealose (açúcar armazenado em insetos, Chippendale 1978) pela ausência da enzima trealase, encarregada de quebrar a trealose (dissacarídeo) em duas moléculas de glicose que a formam, fazem dos insetos itens alimentares de baixa energia assimilável. Animais expostos a este tipo de dieta podem adotar duas estratégias: 1) eles podem reduzir seus metabolismo e assim reduzir suas necessidades energéticas, ou 2) podem alterar a morfologia do intestino para extrair e assimilar mais energia a partir da dieta. Órgãos do trato gastrointestinal (estômago, intestino delgado, colón e ceco) tendem a serem maiores e mais pesados quando animais são alimentados com dietas de baixa qualidade (Gross *et al.* 1985; Green & Millar 1987; Woodal 1989; Hammond & Wunder 1991; Loeb *et al.* 1991; Nagy & Negun 1993). Isto permite aos organismos incrementar o tempo de retenção, incrementando a eficiência digestiva. Porque tecidos do trato gastrointestinal, fígado e rins possuem alta taxa metabólica (Hulbert & Else

1981; Webster 1981; Canas *et al.* 1982), incremento no tamanho desses órgãos poderia incrementar a energia de manutenção e pelo tanto, causar um incremento na TMB. Isso pode explicar a diferença significativa entre TMB observada e TMB esperada em ambas as espécies de morcegos estudadas, na qual os insetos foram a principal fonte de proteína na dieta.

Mesmo entre espécies de vertebrados com a mesma massa do corpo, taxas metabólicas exibem diferenças substanciais, para as quais diversos fatores explanatórios, tal como dieta, conteúdo de energia, latitude, temperatura e precipitação tem sido postulados. Um fator unificador subjacente pode ser a disponibilidade de alimento, por sua vez controlada pela produtividade primária líquida (PPL) do habitat do animal (Waide *et al.* 1999). Deste modo, pode se prever que TMB poderia ser explicado pela PPL em *Artibeus lituratus* e *Carollia perspicillata*, como foi demonstrado no roedor *Peromyscus* (Mueller & Diamond 2001), concluindo que a característica relevante dos habitats associados com baixa taxa metabólica é a baixa produtividade. Contudo, através da extensão das cinco localidades nas quais esses roedores foram amostrados, PLL e T_a são altamente correlacionados. Portanto, T_a poderia igualmente explicar a variação de TMB nesse estudo. De fato, em estudo feito por White *et al.* 2007 reportam que em aves, dos 6 modelos ecológicos concorrentes testados, os modelos com temperatura ambiental sozinho são mais susceptíveis a fornecer o melhor ajuste para os dados de TMB do que modelos com PPL sozinho.

Em estudo feito por Sabat *et al.* (2009) numa espécie de ave, *Zonotrichia capensis*, capturadas ao longo de uma gradiente geográfica no Chile, demonstraram que TMB é explicada pelo nível trófico (variável *proxy* da posição na cadeia alimentar) e pelo índice de aridez de Martone (variável *proxy* usada como medida indireta de produtividade do habitat). Não obstante, é possível que diferenças de condições climáticas (*p. ex.*: aridez, temperatura do ar, precipitação) podem também exercer um efeito significativo na TMB, como foi demonstrado nessa mesma espécie (Sabat *et al.* 2006; Cavieres & Sabat 2008). De fato, muitos estudos reportaram que a variação da TMB massa-independente é explicada pela temperatura do ambiente e a precipitação (*p. ex.*: Rezende *et al.* 2004).

Em nossas análises, 04 modelos foram plausíveis em explicar a TMB em *Artibeus lituratus*. Todos esses modelos apresentaram uma só dimensão (i. e. número de parâmetros ou variáveis) na qual **1**) a temperatura ambiental foi a melhor variável em explicar TMB. No entanto, outros três modelos foram igualmente plausíveis em explicar a TMB em *Artibeus*.

Esses modelos explicaram TMB em termo de **2)** massa do corpo, **3)** produtividade primária líquida, e **4)** nível trófico. No entanto, só dois modelos foram plausíveis em explicar TMB em *Carollia perspicillata*. Ambos os modelos apresentaram mais de uma dimensão, sendo que o melhor modelo explicou TMB em termos de **1)** massa do corpo e temperatura ambiental (duas variáveis). Este resultado é similar ao reportado em aves por White *et al.* 2007, na qual o melhor modelo explicou TMB em termos de massa do corpo e temperatura ambiental. O outro modelo explicou TMB em *Carollia*, em termos de **2)** massa do corpo, produtividade primária líquida e temperatura ambiental (três variáveis).

5 - CONCLUSÕES

- Indistintamente da estação (verão, inverno) e da área (fragmentada, contínua), os insetos foram a principal fonte de proteína na dieta tanto em *Carollia perspicillata* como em *Artibeus lituratus*.
- Valor de nível trófico em ambas as espécies foi próprio de animais de topo de cadeia alimentar, não apresentando diferenças significativas entre as estações e entre as áreas.
- TMB não mostrou diferença significativa entre as áreas em ambas as espécies. No entanto, TMB mostrou diferença significativa entre as estações em *Carollia perspicillata*, o que não aconteceu em *Artibeus lituratus*.
- TMB foi explicada em termo de **a)** produtividade primária líquida e **b)** nível trófico em *Artibeus lituratus*. No entanto, a TMB foi explicada em termos de **a)** massa do corpo, produtividade primária líquida e temperatura do ambiente em *C. perspicillata*. Nossos resultados suportam a hipóteses do hábito alimentar em ambas as espécies.

6 – REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, M. C. & CRUZ-NETO, A. P. Thermogenic capacity of three species of fruit-eating phyllostomid bats. **Journal of Thermal Biology**, 36: 225-231, 2001.
- ALTRINGHAM, J. D. Bats, biology and behavior. **Oxford University Press**, New York, New York, 1996.
- ÁLVAREZ, T. & GONZÁLEZ QUINTERO, L. Análisis polínico del contenido gástrico de murciélagos Glossophaginae de México. **Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas**, México 18: 137-165, 1970.
- ANKNEY, C. D. 1977. Feeding and digestive organ size in breeding lesser snow geese. **Auk** 94: 275–282, 1977.
- BAKER, H. G., & I. BAKER. Amino acids in nectar and their evolutionary significance. **Nature**, 241: 543–545, 1973.
- BAKER, H. G., I. BAKER, & S. A. HODGES. Sugar composition of nectars and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. **Biotropica** 30: 559–586, 1998.
- BECH, C., RONNING, B. & MOE, B. Individual variation in the basal metabolism of zebra finches *Taeniopygia guttata*: no effect of food quality during early development. **Int. Cong. Ser.** 1275, 206—312, 2004.
- BEN-DAVID, M. A., FLYNN, R. W. AND SCHELL, D. M. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. **Oecologia** 111, 280-291, 1997a.
- BEN-DAVID, M. A., HANLEY, T. A., KLEIN, D. R. AND SCHELL, D. M. Seasonal changes in diets of coastal and riverine mink; the role of spawning Pacific salmon. **Canadian Journal of Zoology**, 75, 803-811, 1997b.
- BERNARD, E. & FENTON, B. M. Bats in a fragmented landscape: Species composition, diversity and habitat interactions in savannas of Santarém, Central Amazonia, Brazil. **Biological Conservation**, 134: 332-343, 2007.
- BIANCONI, G.V., MIKICH, S.B. & PEDRO, W.A. Diversidade de morcegos (Mammalia, Chiroptera) em remanescentes florestais do município de Fênix, noroeste do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** 21: 943-954, 2004.

BIANCONI, G.V.; MIKICH, S.B.; PEDRO, W.A. Movements of bats (Mammalia, Chiroptera) in Atlantic Forest remnants in southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** 23(4): 1199-1206, 2006.

BONACCORSO, F. J. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. **Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.** 24: 359–408, 1979.

BONACCORSO, F. J. & HUMPHREY, S. R. Fruit bat niche dynamics: their role in maintaining tropical Forest diversity. *In*: Chadwick, A. C. & Sutton, S. L. (eds). Tropical rain forest: the Leeds symposium. **Leeds Philosophical & Literary Society**, pp. 169-183, 1984.

BONACCORSO, F. J. & GUSH, T. J. Feeding behavior foraging strategies of captive phyllostomid fruit bats: an experimental study. **J. Anim. Ecol.** 56: 907-920, 1987.

BONACCORSO, F. J., J. R. WINKELMANN, D. SHIN, C. I. AGRAWAL, N. ASLAMI, C. BONNEY, A. HSU, P. E. JEKIELEK, A. K. KNOX, S. J. KOPACK, T. D. JENNINGS, J. R. LASKY, S. A. MENESALE, J. H. RICHARDS, J. A. RUTLAND, A. K. SESSA, L. ZHAUROVA & T. H. KUNZ. Evidence for exploitative competition: Comparative foraging behavior and roosting ecology of short-tailed fruit bats (Phyllostomidae). **Biotropica**, 39: 249–256, 2007.

BOZINOVIC, F., MUÑOZ, J.L.P., CRUZ-NETO, A.P. Intraspecific variability in the basal metabolic rate: testing the food habits hypotheses. **Physiol. Biochem. Zool.** 80, 452—460, 2007a.

BOZINOVIC, F., CRUZ-NETO, A.P., CORTÉS, A., DIAZ, G.B., OJEDA, R.A., GIANNONI, S.M. Physiological diversity in tolerance to water deprivation among species of South American rodents. **J. Arid. Environ.** 70, 427—442, 2007b.

BOZINOVIC, F., ROJAS, J. M., BROITMAN, R. B. & VÁSQUEZ, R. A. Basal metabolism is correlated with habitat productivity among populations of degus (*Octodon degus*). **Comparative Biochemistry and Physiology**, Part A 152: 560-564, 2009.

BREITENBACH, R. P., NAGRA, C. L. & MEYER, R. K. Effect of limited food intake on cyclic annual changes in ring-necked pheasant hens. **J. Wildl. Manag.** 27: 24–36, 1963.

- BROSSET, A., CHARLES-DOMINIQUE, P., COCKLE, A., COSSON, J. F. & MASSON, D. Bat communities and deforestation in French Guiana. **Canadian Journal of Zoology**, 74: 1974-1982, 1996.
- BROWN, J. H., WHITHAM, T. G., ERNEST, S. K. M. & GEHRING, C. A. 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. **Science** 293: 643–650, 2001.
- CANAS, R., ROMERO, J. J. & BALDWIN, R. L. Maintenance energy requirements during lactation in rats. **Journal of Nutrition**, 112: 1876–1880, 1982, 1982.
- CAVIERES, G. & SABAT, P. Geographic variation in the response to thermal acclimation in rufous-collared sparrows: are physiological flexibility and environmental heterogeneity correlated? **Functional Ecology**, 22, 509—515. 2008.
- CHIPPENDALE, G. M. The functions of carbohydrates in insect life processes. *In: Biochemistry of insects* (M. Rockstein, ed.). Academic Press, London, pp. 2–57, 1978.
- COSSON, J., PONS, J. & MASSON, D. Effects of forest fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. **Journal of Tropical Ecology** 15 (4): 515-534, 1999.
- COURTS, S. E. Dietary strategies of Old World fruit bats (Megachiroptera: Pteropodidae). How do they obtain sufficient protein? **Mammal. Rev.** 28: 185–194, 1998.
- CRUZ-NETO, A.P., GARLAND, T., ABE, A.S. Diet, phylogeny and basal metabolic rate in phyllostomid bats. **Zoology** 104: 49—58, 2001.
- CRUZ-NETO, A. P. & BOZINOVIC, F. The relationships between diet quality and basal metabolic rate in endotherms: insights from intraspecific analysis. **Physiol. Biochem. Zool.** 77: 877—889, 2004.
- CRUZ-NETO, A. P. & JONES, K. Exploring the evolution of basal metabolic rate in bats. *In: Zubaid, A., Kunz, T. H., McCracken, G. (Eds.), Functional morphology and ecology of bats. Oxford University Press, Oxford, pp. 58—69, 2005.*
- DARIMONT, C. T. & REIMCHEN, T. E. Intra hair stable isotope analysis implies seasonal shift to salmon in grey wolf diet. **Canadian Journal of Zoology** 80:1638–1642, 2002.
- DEB, D. Trophic uncertainty vs. parsimony in food web research, **Oikos** 788:191–194, 1997.

- DELORME, M., & D. W. THOMAS. Nitrogen and energy requirements of the short-tailed fruit-bat *Carollia perspicillata*: Fruit bats are not nitrogen constrained. **J. Comp. Physiol. B** 166: 427–434, 1996.
- DELORME, M., & D. W. THOMAS. Comparative analysis of the digestive efficiency and nitrogen and energy requirements of the phyllostomid fruit-bat *Artibeus jamaicensis* and the pteropodid fruit-bat *Rousettus aegyptiacus*. **J. Comp. Physiol. B** 169: 123–132, 1999.
- DEMOTS, R. L., NOVAK, J. M., GAINES, K. F., GREGOR, A. J., ROMANEK, C. S. & SOLUK, D. A. Tissue-diet discrimination factors and turnover of stable carbon and nitrogen isotopes in *Peromyscus leucopus*. **Canadian Journal of Zoology**, 88: 961 – 967, 2010.
- DENIRO, M. J. & EPSTEIN, S. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. **Geochim. Cosmochim. Acta** 42:495–506, 1978.
- DENIRO, M. J. & EPSTEIN, S. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. **Geochim. Cosmochim. Acta** 45: 341–351, 1981.
- DES MARAIS, D. J., J. M. MITCHELL, W. G. MEINSCHEIN & J. M. HAYES. The carbon isotope biogeochemistry of the individual hydrocarbons in bat guano and the ecology of the insectivorous bats in the region of Carlsbad, New Mexico. **Geochim. Cosmochim. Acta** 44: 2075-2086, 1980.
- DUMONT, E. Bats and fruit: An ecomorphological approach. Pages 398–429 in T. H. Kunz & M. B. Fenton (eds). *Bat Ecology*. **University of Chicago Press**, Chicago, Illinois, 2003.
- EHLENRINGER, J. R., P. W. RUNDEL, AND K. A. NAGY. Stable isotopes in physiological ecology and food web research. **Trends in Ecology and Evolution**, 1:42–45. 1986.
- ESTRADA, A., COATES-ESTRADA, R. & MERRIT JR., D. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16: 309–318, 1993.
- ESTRADA, A., COATES-ESTRADA, R., MERRIT JR., D., MONTIEL, S. & CURIEL, D. Patterns of frugivore species richness and abundance in forest islands and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. **Vegetatio** 107/108: 245-257, 1993.

- FENTON, M. B., ACHARYA, L., AUDET, D., HICKEY, M. B. C., MERRIMAN, C., OBRIST, M.K. & SYME, D. M. Phyllostomid bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption in the Neotropics. **Biotropica** 24: 440-446, 1992.
- FERRAREZZI, H. & GIMENEZ, E. A. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). **Journal of Comparative Biology**, 1: 75–94, 1996.
- FIELD J., BELDING, H. S. & MARTIN, A. W. An analysis of the relation between basal metabolism and summated tissue respiration in the rat. **J. Cell. Comp. Physiol.** 14: 143–157, 1939.
- FINDLEY, J.S. Bats: a community perspective. **Cambridge, Cambridge Univ. Press**, 167p, 1993.
- FLEMING, T. H., E. T. HOOPER & D. E. WILSON. Three central american bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. **Ecology**, 53: 555-569, 1972.
- FLEMING, T.H. & HEITHAUS, E.R. Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of a tropical forest. **Biotropica** 13 (2): 45-53, 1981.
- FLEMING, T.H. Foraging strategies of plant-visiting bats. *In*: Kunz, T.H. (Ed.), **Ecology of bats**. Plenum Press, New York, p.287-326, 1982.
- FLEMING, T. H. The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions. **Wildl. Behav. Ecol. Ser.**, Chicago Univ. Press, 1988.
- FLEMING, T. H. How do fruit- and nectar-feeding birds and mammals track their food resources? *In*: Hunter MD, Ohgushi T, Price PW (eds). **Effects of resource distribution on animal plant interactions**. Academic Press, San Diego, Calif. pp 355–391, 1992.
- FLEMING, T. H., NUÑEZ, R. A. AND STERNBERG, L. DA S. L. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. **Oecologia**, 94, 72-75, 1993.
- FLEMING, T. H. The use of stable isotopes to study the diets of plantvisiting bats. *In* **Ecology, Evolution and Behaviour of Bats** (ed. P. A. Racey and S. M. Swift), pp. 99-110. Oxford: Clarendon Press, 1995.

- FORMAN, G.L., C.J. PHILLIPS AND C.S. ROUCK. Alimentary Tract. In: Biology of Bats of the New World Family Phyllostomidae (R.J. Baker, J. Knox Jones Jr. and D.C. Carter, eds). **Spec. Publ. Mus. Texas Tech Univers.** 16. Part III, pp. 205–227, 1979.
- FOSTER, M. S. Total frugivory in tropical passerines: a reappraisal. **Tropical Ecology**, 19:131-154, 1978.
- FREEMAN, P. Macroevolution and Microchiroptera: Recoupling morphology and ecology with phylogeny. **Evolutionary Ecology Research**, 2: 317–335, 2000.
- GALETTI, M. & MORELLATO, L. P. C. Diet of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* in a forest fragment in Brazil. **Mammalia**, 58 (4): 661-665, 1994.
- GANNES, L. Z., MARTÍNEZ DEL RIO, C. & KOCH, P. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. **Rapid Commun. Mass Spectrom.** 119:725–737, 1998.
- GARDNER, A. L. Feeding habits. In: Baker RJ, Carter DC, Jones JK (eds) Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae. Part II. **Special publications of the Museum of Texas Technical University.** Museum of Texas Technical University, Lubbock, Tex. pp 293–350, 1976.
- GOTTSBERGER, J., J. SCHRAUWEN, & H. F. LINSKENS. Amino acids and sugars in nectar, and their putative evolutionary significance. **Plant Syst. Evol.** 145: 55–77, 2005.
- GREEN, D. A. & MILLAR, J. S. Changes in gut dimensions and capacity of *Peromyscus maniculatus* relative to diet quality and energy needs. **Canadian Journal of Zoology**, 65: 2159–2162, 1987.
- GROSS, J. E., WANG, Z. & WUNDER, B. A. 1985. Effects of food quality and energy needs: changes in gut morphology and capacity of *Microtus ochrogaster*. **J. Mammal.** 66: 661–667, 1985.
- HAMMOND, K. A. & WUNDER, B. A. The role of diet quality and energy need in the nutritional ecology of a small herbivore, *Microtus ochrogaster*. **Physiol. Zool.** 64: 541–567, 1991.

- HANDLEY JR, C. O.; WILSON, D. E. & GARDNER, A. L. Demography and natural history of the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá. **Sm. C. Zool.** 511: 1-173, 1991.
- HEITHAUS, E. R., FLEMING, T. H. & OPLER, P. A. Foraging patterns and resource Utilization in seven species of bats in a seasonal tropical forest. **Ecology**, 65: 841–854, 1975.
- HERBST, L. H. The role of nitrogen from fruit pulp in the nutrition of the frugivorous bat *Carollia perspicillata*. **Biotropica**, 18: 39–44, 1986.
- HEROUX O. Patterns of morphological, physiological, and endocrinological adjustments under different environmental conditions of cold. **Fed Proc.** 22:789–792, 1963.
- HERRERA, L. G., FLEMING, T. H. AND FINDLEY, J. S. Geographic variation in the carbon composition of the pallid bat, *Antrozous pallidus*, and its dietary implications. **J. Mamm.** 74, 601-606, 1993.
- HERRERA, L. G., FLEMING, T. H. AND STERNBERG, L. S. Trophic relationships in a neotropical bat community: A preliminary study using carbon and nitrogen isotopic signatures. **Journal of Tropical Ecology**, 39, 23-29, 1998.
- HERRERA, L. G., HOBSON, K. A., ESTRADA, D., MANZO, A., MÉNDEZ, G. & SÁNCHEZ-CORDERO, V. The role of fruits and insects in the nutrition of frugivorous bats: evaluating the use of stable isotope models. **Biotropica**, 33, 520-528, 2001a.
- HERRERA, L. G., HOBSON, K. A., RAMÍREZ, N., MIRÓN, L., MÉNDEZ, G. & SÁNCHEZ-CORDERO, V. Sources of protein in two species of phytophagous bats in a seasonal dry forest: evidence from stable isotope analysis. **J. Mamm.** 82, 352-361, 2001b.
- HERRERA, L. G., ALTUBE, B., DÍAZ, W., GUTIERREZ, E., HOBSON, K. A. & SÁNCHEZ-CORDERO, V. Sources of assimilated protein in five species of New World frugivorous bats, **Oecologia**, 133, 280-287, 2002.
- HERRERA, L. G., P. N. RAMÍREZ, & L. M. MIRÓN. Ammonia excretion increased and urea excretion decreased in urine of a New World nectarivorous bat with decreased nitrogen intake. **Physiol. Biochem. Zool.** 79: 801–809, 2006.
- HOBSON, K. A. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: A review. **Oecologia** 120: 314–326, 1999a.

- HOBSON, K. A., MCLELLAN, B. N. & WOODS, J. Using stable-carbon ($d^{13}C$) and nitrogen ($d^{15}N$) isotopes to infer trophic relationships among black and grizzly bears in Upper Columbia River Basin, British Columbia. **Can. J. Zool.** 78, 1332-1339, 2000.
- HULBERT, A. J. & ELSE, P. L. Comparison of the “mammal machine” and the “reptile machine”: energy use and thyroid activity. **Am. J. Physiol.** 246: R350–R365, 1981.
- HULBERT, A. J. & ELSE, P. L. Basal Metabolic Rate: history, composition, regulation and usefulness. **Physiol. Biochem. Zool.** 77: 869–876, 2004.
- HUMPHREY, S. R., F. J. BONACCORSO & T. L. ZINN. Guild structure of surface-gleaning bats in Panama. **Ecology**, 64: 284–294, 1983.
- JENNESS, R. & STUDIER, E. Lactation and milk. *In*: Baker RJ, Jones JK Jr, Carter DC (eds) Biology of bats in the New World family Phyllostomatidae. Part I. **Special publications of the Museum of Texas Technical University**. Museum of Texas Technical University, Lubbock, Tex. pp 201–218, 1976.
- KALKO, E. K. V. Echolocation signal design, foraging habitats and guild structure in six Neotropical sheath-tailed bats (Emballonuridae). **Symposium Zoological Society London**, 67: 259-273, 1998.
- KALKO, E. K. V. & C. O. HANDLEY. Neotropical bats in the canopy: Diversity, community structure, and implications for conservation. **Plant Ecology**, 153: 319–333, 2001.
- KARASOV, W.H., 1990. Digestion in birds: chemical and physiological determinants, and ecological implications. *In*: Morrison, M.L., Ralph, C.J., Verner, J., Jehl, J.R. (Eds.), **Avian foraging: theory, methodology, and applications**. Studies in Avian Biology N^o. 13. Cooper Ornithological Society, Kansas, pp. 391—415.
- KLASING, K.K., 1998. Comparative avian nutrition. Oxford University Press, New York.
- KOTEJA P. Limits to the energy budget in a rodent, *Peromyscus maniculatus*: does gut capacity set the limit? **Physiol Zool.** 69:994–1020, 1996.
- KOVTUN, M.F. AND N.F. ZHUKOVA. Feeding and digestion intensity in chiropterans of different trophic groups. *Folia Zool.* 34: 377–386, 1994.
- KREBS, H. A. Body size and tissue respiration. **Biochim. Biophys. Acta** 4: 249–269, 1950.

LACY R.C., C.B. LYNCH, AND G.R. LYNCH. Development and adult acclimation effects on ambient temperature on temperature regulation of mice selected for high and low levels of nest building. **J Comp Physiol.** 123:185–192. 1978.

LAURANCE, W. F., LOVEJOY, T. E., VASCONCELOS, H. L, BRUNA, E. M., DIDHAM, R. K., STOUFFER, P. C., GASCON, C., BIERREGAARD, R. O, LAURANCE, S. G. & SAMPAIO, E. Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. **Conservation Biology**, 16(3): 605-618, 2002.

LAW, B. S., ANDERSON, J. & CHIDEL, M. Bat communities in a fragmented forest landscape on the south-west slopes of New South Wales, Australia. **Biol. Conserv.** 88: 333-345, 1999.

LAW, B. S. & ANDERSON, J. Roost preferences and foraging ranges of the eastern forest bat *Vepadelus pumilus* under two disturbance histories in northern New South Wales, Australia. **Aust. Ecol.** 25: 352-367, 2000.

LEOPOLD, A. S. Intestinal morphology of gallinaceous birds in relation to food habits. **J. Wildl. Manag.** 17: 197–203, 1953.

LOEB, S. C., SCHWAB, R.G. & DEMMENT, M. W. Responses of pocket gophers (*Thomomys bottae*) to changes in diet quality. **Oecologia**, 86: 542–551, 1991.

LOVEGROVE, B. G. The zoogeography of mammalian basal metabolic rate. **American Naturalist**, 156:201–219, 2000.

LOVEGROVE, B. G. The influence of climate on the basal metabolic rate of small mammals: a slow-fast metabolic continuum. **J. Comp. Physiol. B** 173: 87-112, 2003.

LUMSDEN, L. F., BENNETT, A. F. & SILINS, J. E. Location of roosts of the lesser long-eared bat *Nyctophzylus geofioyi* and Gould's wattled bat *Chalinolobw gouldii* in a fragmented landscape in south-eastern Australia. **Biol. Conserv.** 106: 237-249, 2002.

LYNCH G. R. Seasonal changes in thermogenesis, organ weights, and body composition in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus*. **Oecologia**, 13:363–376, 1973.

MARINHO-FILHO, J. S. The coexistence of two frugivorous bat species and phenology of their food plants in Brazil. **J. Trop. Ecol.** 7: 59-67, 1991.

- MCDONALD, P., R. A. EDWARDS, & J. F. D. GREENHALG. Animal Nutrition (Second Edition). Longman Press, London, UK, 1973.
- MCNAB, B. K. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. *In: Ecology of Bats* (T.H. Kunz, ed.). Academic Press, New York, pp. 151–200, 1982.
- MCNAB, B. K. The influence of food habits on the energetics of eutherian mammals. **Ecol. Monogr.** 56: 1-19, 1986.
- MCNAB, B. K. Energy expenditure: a short history. *In: Tomasi, T.E., Horton, T.H. (Eds.), Mammalian energetics: Inter-disciplinary views of metabolism and reproduction.* Cornell University Press, Ithaca, pp. 1–15, 1992.
- MCNAB, B. K. The Physiological ecology of vertebrates: a view from energetics. Cornell University Press, Ithaca, 2002.
- MCNAB, B. K. Standard energetics of phyllostomid bats: the inadequacies of phylogenetic-contrast analyses. **Comp. Biochem. Physiol. A Mol. Integr. Physiol.** 135, 357–368, 2003.
- MEDELLIN, R. A. & GANOVA, O. Seed dispersal by bats and birds in forest and disturbed habitats of Chiapas, Mexico. **Biotropica**, 31: 478-485, 1999.
- MELLO, M. A. R., SCHITTINI, G.M., SELIG, P. & BERGALLO, H.G. Seasonal variation in the diet of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil. **Mammalia**, 68 (1): 49-55, 2004.
- 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 Tropical Ecology**, 24: 225-228, 2008.
- MIKICH, S. B. & SILVA, S. M. Composição florística e fenologia das espécies zoocóricas de remanescentes de Floresta Estacional Semidecidual no centro-oeste do Paraná, Brasil. **Acta Bot. Bras.** 15(1): 89-113, 2001.
- MIKICH, S. B. A dieta dos morcegos frugívoros (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae) de um pequeno remanescente de Floresta Estacional Semidecidual do sul do Brasil. **Rev. Bras. Zool.** 19 (1): 239-249, 2002.

- MIKICH, S.B.; OLIVEIRA, K.L. (Ed.). Revisão do plano de manejo do Parque Estadual Vila Rica do Espírito Santo, Fênix - PR. Curitiba: Mater Natura - Instituto de Estudos Ambientais. Ministério do Meio Ambiente, Fundo Nacional do Meio Ambiente, Brasília – DF, 452p, 2003.
- MILLER, M. P. Gut morphology of mallards in relation to diet quality. **J. Wildl. Manag.** 39: 168–173, 1975.
- MOE, B., STOLEVIK, E. & BECH, C. Ducklings exhibit substantial energy-saving mechanisms as a response to short-term food shortage. **Physiol. Biochem. Zool.** 78, 90—104, 2005.
- MORRISON, D.W. Influence of habitat on the foraging distances of the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. **J. Mammal.** 59 (3): 622-624, 1978.
- MORTON, E. S. On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. **American Naturalist**, 107:8-22. 1973.
- MUELLER, P. & DIAMOND, J. Metabolic rate and environmental productivity: well provisioned animals evolved to run and idle fast. **P. Natl. Acad. Sci. USA** 98: 12550—12554, 2001.
- MUÑOZ-GARCIA A. & J.B. WILLIAMS. Basal metabolic rate in carnivores is associated with diet after controlling for phylogeny. **Physiol Biochem Zool.** 78:1039–1056, 2005.
- NAGY, T. R. & NEGUS, N. C. Energy acquisition and allocation in male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*): effects of photoperiod, temperature, and diet quality. **Physiol. Zool.** 66: 537–560, 1993.
- NASSAR, J. M., BECK, H., STERNBERG, L. S. L. & FLEMING, T. H. Dependence on cacti and agaves in nectar-feeding bats from venezuelan arid zones. **J. Mamm.** 84, 106-116, 2003.
- NAVAS, C., CRUZ-NETO, A.P. Se extinções associadas a mudanças climáticas são eventos naturais, por que devemos nos preocupar com o cenário atual? **Revista de Biologia da USP**, v. 1, p. 9-11, 2008.
- NOGUEIRA, M. R. & PERACCHI, A. L. Fig-seed predation by 2 species of *Chiroderma*: discovery a new feeding strategy in bats. **Journal of Mammalogy**, 84 (1):225-233, 2003.

- OFFERMAN, H. L., DALES, V. H. PEARSON, S. M., BIERREGAARD, R. O. & O'NEILL, R. V. Effects of forest fragmentation on neotropical fauna: current research and data availability. **Environ. Rev.** 3: 191-211, 1995.
- PALMERIM, J.M.; GORCHOV, D.L. & STOLESON, S. Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats? **Oecologia**, 79 (3): 403-411, 1989.
- PENDERGAST, B. A. & BOAG, D. A. Seasonal changes in the internal anatomy of spruce grouse in Alberta. **Auk**, 90: 307–317, 1973.
- PETERSON, B. J. & FRY, B. Stable isotopes in ecosystem studies. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 18:293–320, 1987.
- PIERSMA, T. & A. LINDSTRÖM. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behavior. **Trends Ecol. Evol.** 12: 134–138, 1997.
- PIERSMA, T., GESSAMAN, J.A., DEKINGA, A., VISSER, G.H. Gizzard and other lean mass components increase, yet basal metabolic rates decrease, when red knots *Calidris canutus* are shifted from soft to hard-shelled food. **J. Avian. Biol.** 35, 99—104 2004.
- PODLESAK, D. W. & MCWILLIAMS, S. R. Metabolic Routing of Dietary Nutrients in Birds: Effects of Diet Quality and Macronutrient Composition Revealed Using Stable Isotopes. **Physiological and Biochemical Zoology**, Vol. 79, No. 3, pp. 534-549, 2006.
- RAICHLIN, D. A., GORDON, A. D., MUCHLINSKI, M. N. & SNODGRASS, J. J. Causes and significance of variation in mammalian basal metabolism. **J. Comp. Physiol. B** 180:301–311, 2010.
- REID, D. G., KREBS, C. J. & KENNEY, A. J. Patterns of predation on non-cyclic lemmings. **Ecol. Monogr.** 67: 89–108, 1997.
- REX, K., CZACZES, B. I., MICHENER, R., KUNS, T. H. & VOIGT, C. C. Specialization and omnivory in diverse mammalian assemblages. **Ecoscience**, 17(1): 37-46, 2010.
- REYNOLDS, J. C. & AEBISHER, N. J. Comparisons and quantification of carnivore diet by fecal analyses: a critique, with recommendations, based on a study on the fox *Vulpes vulpes*. **Mamm. Rev.** 21:97–122, 1991.

- REZENDE, E. L., BOZINOVIC, F. & GARLAND, T. Climatic adaptation and the evolution of maximum and basal rates of metabolism in rodents. **Evolution**, 58: 1361—1374, 2004.
- RICKLEFS, R.E., M. KONARZEWSKI & S. DAAN. The relationship between basal metabolic rate and daily energy expenditure in birds and mammals. **Am. Nat.** 147: 1047–1071, 1996.
- ROBBINS, C. T. Wildlife feeding and nutrition. Academic Press, New York, New York, 1993.
- ROBBINS, C. T., FELICETTI, L. A. & SPONHEIMER, M. The effect of dietary protein quality on nitrogen isotope discrimination in mammals and birds. **Oecologia**, 144: 534 – 540, 2005.
- RUBY, J., P. T. NATHAN, J. BALASINGH, & T. H. KUNZ. Chemical composition of leaves and fruits eaten by the short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Megachiroptera). **J. hem. Ecol.** 26: 2825–2841, 2000.
- SABAT, P., CAVIERES, G., VELOSO, C., CANALS, M. Water and energy economy of an omnivorous bird: population differences in the Rufous-collared sparrow (*Zonotrichia capensis*). **Comp. Biochem. Physiol. A** 144, 485—490, 2006.
- SABAT, P., CAVIERES, G., VELOSO, C., CANALS, M. & BOZINOVIC, F. Intraspecific basal metabolic rate varies with trophic level in rufous-collared sparrows. **Comparative Biochemistry and Physiology**, Part A 154: 502-507, 2009.
- SAMPAIO, E. M. Effects of forest fragmentation on the diversity and abundance patterns of Central Amazonian bars. *Ph.D. dissertation*. University of Tübingen, Berlin, Germany, 2000.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. Scaling: why is animal size so important. Cambridge University Press, Cambridge, 1984.
- SCHOENER, T. W. Theory of feeding strategies. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 2: 369 – 404, 1971.
- SIMMONS, N.B. Order Chiroptera. *In: Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (D.E. Wilson & D.M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, p. 312-529, 2005.

- SPEAKMAN, J.R. The cost of living: field metabolic rates of small mammals. **Adv. Ecol. Res.** 30: 178–297, 2000.
- SPEAKMAN, J. R. & THOMAS, D. W. Energetics and physiological ecology of bats. *In*: Kunz, T. H., Fenton, M.B. (Eds.), **Ecology of bats**. University of Chicago Press, Chicago, pp. 430–490, 2003.
- SPEAKMAN, J. R., KRÓL, E. & JOHNSON, M. S. The functional significance of individual variation in basal metabolic rate. **Physiol. Biochem. Zool.** 77: 900–915, 2004.
- SPICER, J. I. & GASTON, K. J.. Physiological diversity and its ecological implications. Blackwell Oxford. **Science**, 1999.
- STOCKWELL, E. F. Morphology and flight maneuverability in new world leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). **J. Zool.** 254: 505-514, 2001.
- TEELING, E. C., M. S. SPRINGER, O. MADSEN, P. BATES, S. J. O'BRIEN, & W. J. MURPHY. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. **Science**, 307: 580–584, 2005.
- THOMAS, D. W. Moth scales in feces of fruit bats: Evidence of insectivory or fruit contamination? **J. Mammal.** 65: 485–486, 1984.
- THOMAS, D. W. Analysis of diets of plant-visiting bats. *In*: T. H. Kunz (ed.) **Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats**. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 211-220, 1988.
- THOMPSON, S.D. Gestation and lactation in small mammals: basal metabolic rate and the limits of energy use. *In*: **Mammalian Energetics: Interdisciplinary Views of Metabolism and Reproduction** (T.E. Tomasi and T. H. Horton, eds.). Cornell University Press, Ithaca, pp. 213–259, 1992.
- TIELEMAN, B. I. & WILLIAMS, J. B. The adjustments of avian metabolic rates and water fluxes to desert environments. **Physiol. Biochem. Zool.** 73: 461—479, 2000.
- TIELEMAN, B. I., WILLIAMS, J. B. & BUSCHUR, M. B. Physiological adjustments to arid and mesic environments in larks (Alaudidae). **Physiol. Biochem. Zool.** 75: 305—313, 2002a.

- TIELEMAN B.I., J.B.WILLIAMS, AND P. BLOOMER. Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. **Proc R Soc. B** 270:207–214, 2003a.
- TIELEMAN B.I., J.B. WILLIAMS, M.E. BUSCHUR, AND C.R. BROWN. Phenotypic variation in larks along an aridity gradient: are desert birds more flexible? **Ecology**, 84:1800–1815, 2003b.
- TIESZEN, L.L., BOUTTON, T. W., TESDAHL, K.G. & SLADE, N.A. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for d13C analysis of diet. **Oecologia**, 57:32-37, 1983.
- VAN DER MEER, J. Metabolic theories in ecology. **Trends Ecol. Evol.** 21: 136–140, 2006.
- VELOSO C. AND F. BOZINOVIC. Dietary and digestive constraints on basal energy metabolism in a small herbivorous rodent. **Ecology**, 74:2003–2010, 1993.
- VOIGT, C. C., & J. R. SPEAKMAN. Nectar-feeding bats fuel their high metabolism directly with exogenous carbohydrates. **Funct. Ecol.** 21: 913–921, 2007.
- VOIGT, C. & CRUZ-NETO, A. P. Energetic Analysis. *In*: T.H. Kunz; S. Parsons. (Org.). Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats. Baltimore: The John Hopkins University Press. Pp. 624-645. 2009.
- VOIGT, C., ZUBALD, A., KUNZ, T. & KINGSTON, T. Sources of assimilated proteins in old and new world phytophagus bats. **Biotropica** 43(1): 108-113. 2011.
- VOLTURA, M.B. & B.A. WUNDER. Effects of ambient temperature, diet quality and food restriction on body composition dynamics of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. **Physiol. Zool.** 71: 321–328, 1998.
- WAIDE, R. B., M. R. WILLIG, C. F. STEINER, G. MITTELBACH, L. GOUGH, S. I. DODSON, G. P. JUDAY, AND R. PARMENTER. The relationship between productivity and species richness. **Annual Reviews of Ecology and Systematics**, 30: 257-300. 1999.
- WANG, Z., O’CONNOR, T. P., HESHKA, S. & HEYMSWELD, S. B. The reconstruction of Kleiber’s law at the organ-tissue level. **J. Nutr.** 131: 2967–2970, 2001.
- WEBSTER, A. J. F. The energetic efficiency of metabolism. **Proc. Nutr. Soc.** 40: 121–128, 1981.

- WENDELN, M. C., J. R. RUNKLE, & E. K. V. KALKO. Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. **Biotropica**, 32: 489–501, 2000.
- WETTERER, A. L. W., ROCKMAN, M. V. & SIMMONS, N. B. Phylogeny of Phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, Number 248:1-200, 2000.
- WHITAKER, J. O. Food habits analysis of insectivorous bats. *In*: T. H. Kunz (ed.) **Ecological and Behavioral Methods for the Study of Bats**. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 171-190, 1988.
- WHITE, C. R., BLACKBURN, T. M., MARTIN, G. R. & BUTLER, P. J. Basal metabolic rate of birds is associated with habitat temperature and precipitation, not primary productivity. **Proc. R. Soc. B** 274, 287–293, 2007.
- WIKELSKI, M., SPINNEY, L., SCHELSKY, W., SCHEUERLEIN, A. & GWINNER, E. Slow pace of life in tropical sedentary birds: a common-garden experiment on four stonechat populations from different latitudes. **Proc. R. Soc. Lond. B** 270: 2383—2388, 2003.
- WIKELSKI, M. & COOKE, S. J. Conservation physiology. **Trends Ecol. Evol.** 21: 38–46, 2006.
- WILLIAMS, J. B., MUÑOZ-GARCIA, A., OSTROWSKI, S. & TIELEMAN, B. I. 2004. A phylogenetic analysis of basal metabolism, total evaporative water loss and life-history among foxes from desert and mesic regions. **J. Comp. Physiol. B** 174: 29-29, 2004.
- WINGFIELD, J. C. The concept of allostasis: coping with a capricious environment. **J. Mammal.** 86: 248-254, 2005.
- WOODALL, P. F. The effects of increased dietary cellulose on the anatomy, physiology and behaviour of captive water voles, *Arvicola terrestris* (L.) (Rodentia: Microtinae). **Comp. Biochem. Physiol.** 94A: 615–621, 1989.
- YORK, H. A. & S. A. BILLINGS. Stable-isotope analysis of diets of short-tailed fruit bats (Chiroptera: Phyllostomidae: *Carollia*). **Journal of Mammalogy**, 90: 1469–1477, 2009.