

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

**Efeitos da insularização sobre a assembleia de morcegos insetívoros  
aéreos em uma hidrelétrica na Amazônia Central**

**Raffaello Di Ponzio**

Manaus, Amazonas

Setembro, 2017

RAFFAELLO DI PONZIO

**Efeitos da insularização sobre a assembleia de morcegos insetívoros  
aéreos em uma hidrelétrica na Amazônia Central**

Orientador: PAULO ESTEFANO DINELI BOBROWIEC

Dissertação apresentada ao  
Instituto Nacional de Pesquisas  
da Amazônia como parte dos  
requerimentos para obtenção  
do título de Mestre em Biologia  
(Ecologia).

Manaus, Amazonas

Setembro, 2017

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA  
DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
ECOLOGIA DO INSTITUTO NACIONAL  
DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos 19 dias do mês de julho do ano de 2017, às 09h00min, no Auditório dos PPG's ECO/ATU/CFT, Campus III, INPA/V8. Reuniu-se a Comissão Examinadora de Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: o(a) Prof(a). Dr(a). **Jansen Alfredo Sampaio Zuanon**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, o(a) Prof(a). Dr(a). **Rafael do Nascimento Leite**, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, e o(a) Prof(a). Dr(a). **Fabricio Beggiato Baccaro**, da Universidade Federal do Amazonas – UFAM, tendo como suplentes o(a) Prof(a). Dr(a). José Luís Campana Camargo, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, e o(a) Prof(a). Dr(a). Albertina Pimentel Lima, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, sob a presidência do(a) primeiro(a), a fim de proceder a arguição pública do trabalho de **DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de RAFFAELLO DI PONZIO**, intitulado: "EFEITO DO ISOLAMENTO EM ILHAS FLORESTAIS SOBRE A ASSEMBLEIA DE MORCEGOS INSETÍVOROS AÉREOS NA HIDRELÉTRICA DE BALBINA, AMAZÔNIA CENTRAL", orientado(a) pelo(a) Prof(a). Dr(a). Paulo Estefano Dineli Bobrowiec – INPA.

Após a exposição, o(a) discente foi arguido(a) oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

APROVADO(A)                       REPROVADO(A)  
 POR UNANIMIDADE                       POR MAIORIA

Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

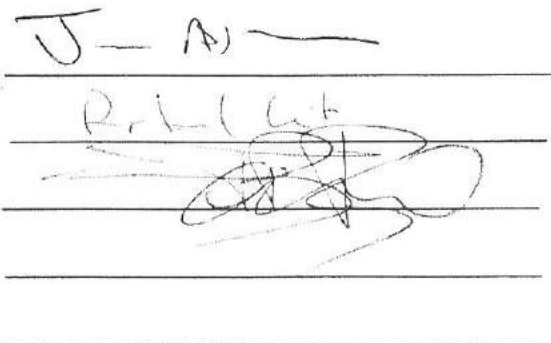
Prof(a).Dr(a). JANSEN ALFREDO SAMPAIO ZUANON

Prof(a).Dr(a). RAFAEL DO NASCIMENTO LEITE

Prof(a).Dr(a). FABRÍCIO BEGGIATO BACCARO

Prof(a).Dr(a). JOSÉ LUÍS CAMPANA CAMARGO

Prof(a).Dr(a). ALBERTINA PIMENTEL LIMA



Coordenação PPG-ECO/INPA

## Ficha catalográfica

P819 Ponzio , Raffaello Di

Efeitos da insularização sobre a assembleia de morcegos insetívoros aéreos em uma hidrelétrica na Amazônia Central/  
Raffaello Di Ponzio . --- Manaus: [s.n.], 2017.  
50 f.: il.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2017.  
Orientador: Paulo Estefano Dineli Bobrowiec  
Área de concentração: Ecologia

1. Morcegos . 2. Bioacústica . 3. Hidrelétricas . I. Título.

CDD 599.4

### **Sinopse:**

Avaliamos como a assembleia de morcegos insetívoros aéreos respondeu à insularização na área do reservatório da Usina Hidrelétrica de Balbina, Amazônia Central. As assembleias foram fortemente afetadas pela construção da barragem, tanto em escala local quanto de paisagem. Foi encontrado um padrão de substituição de espécies à medida que o tamanho da ilha diminui. Localmente, as assembleias de morcegos responderam principalmente ao efeito de borda.

**Palavras-chave:** Hidrelétricas, Ecologia de Quirópteros, Bioacústica.

*Dedico essa dissertação ao meu grande amigo e professor Selmo Alessandro e à toda sua família (Ana e Laila), por tudo que fizeram por mim e pela minha família.*

## **Agradecimentos**

Gostaria de agradecer principalmente a pessoa mais importante da minha vida, minha mãe, por ter sempre me apoiado e ter me dado todo o suporte para eu chegar até onde cheguei. Junto com ela agradeço a toda a minha família, meu irmão Wynn e minha avó por sempre me ajudarem. Agradeço também em especial ao minha tia Rô e ao meu tio Raul pelo suporte financeiro nos momentos em que precisei. Agradeço ao meu orientador Paulo por todos os ensinamentos e ajuda no projeto. À todos do laboratório de morcegos amazônicos pela ajuda no projeto, principalmente ao Guthieri. À Paulinha por todo o apoio durante o campo, a escrita e a reta final, além de ser uma grande companheira durante todo o tempo em que estivemos juntos. Agradeço à todos os amigos que fiz em Manaus, pela ajuda e pelas conversas, em especial à turma de 2015 da ecologia e as meninas da Casalinda. Agradeço aos funcionários e aos professores. Agradeço aos amigos de BH e de todas as partes do mundo que sempre me apoiaram. Enfim, cada um sabe da importância que teve para que eu conseguisse concluir esse projeto.

A todos, muito obrigado!

## Resumo

A crescente demanda energética dos países em desenvolvimento tem levado a um aumento no planejamento e construção de hidrelétricas na bacia amazônica. Assim, se torna urgente a necessidade de se ampliar os conhecimentos dos impactos da construção de mega-hidrelétricas sobre a biodiversidade. Embora os efeitos da fragmentação florestal tenham sido extensivamente avaliados em morcegos, poucos estudos têm dado atenção à resposta da assembleia de morcegos à fragmentação em ilhas formadas por reservatórios de hidrelétricas. Nesse estudo, nós avaliamos o efeito das características locais e da paisagem na estruturação das assembleias de morcegos insetívoros aéreos em ilhas do reservatório da hidrelétrica de Balbina, Amazônia Central. Nós amostramos os morcegos usando estações autônomas de gravação, durante 5 noites consecutivas, em 28 ilhas florestais e em 6 pontos de floresta contínua da Hidrelétrica de Balbina. Nosso estudo mostrou que os morcegos foram fortemente afetados pelo isolamento em ilhas florestais no lago da hidrelétrica de Balbina. As assembleias responderam tanto em escala de paisagem quanto a características locais do ambiente. O forte contraste da matriz e a perda de qualidade do habitat em ilhas pequenas, adicionados à características ecológicas de cada uma das espécies, levaram a um forte padrão de substituição de espécies entre ilhas de diferentes tamanhos.

## **Abstract**

The rise in energetic demand in undeveloped countries is increasing the planning of new hydropower plants in the Amazon basin. Thus, there is an urgent need to increase the knowledge over how this mega-dam projects can affect Amazon biodiversity. Though the fragmentation effects have been extensively evaluated on bat, few gave attention to how bat assemblage are impacted on islands created after the dam reservoir has been filled up. In this study, we evaluated how local and landscape variables effect in the structuration of aerial insectivorous bat assemblages in the islands of the Balbina Hydroelectric Dam reservoir. Bat were sampled using autonomous recording station for five consecutively nights, on 28 forestry islands and 6 mainland plots. Bats were strongly affected by the insularization and the assemblages answered in both landscape and local scale. The high matrix contrast and the habitat quality decay in small islands, added to ecological characteristics of each species, led to aerial insectivorous bat assemblages to have a strong turn over patterns governed by island size.



# Sumário

Ficha catalográfica.....	3
Agradecimentos .....	5
Resumo.....	6
Abstract.....	7
Sumário .....	8
Apresentação.....	9
Capítulo I.....	10
Capa.....	11
Abstract.....	12
Introdução.....	13
Métodos.....	17
Resultados.....	25
Discussão.....	32
Agradecimentos.....	40
Referências .....	40

## **Apresentação**

Este documento contém a dissertação de mestrado de Raffaello Di Ponzio. O aluno desenvolveu um projeto ao longo de 2 anos procurando entender os padrões encontrados nas assembleias de morcegos insetívoros aéreos submetidos a 30 anos de isolamento em ilhas florestais da Hidrelétrica de Balbina, na Amazônia Central. A ideia do projeto foi concebida após 6 meses de curso e em seguida o grupo começou a angariar recursos para execução do projeto. Após vários pedidos negados, a ONG inglesa The Rufford Foundation cedeu um financiamento para execução do projeto em abril de 2017. Mas, devido a problemas burocráticos dos bancos brasileiros, o grupo só teve acesso ao financiamento no fim de junho de 2016. A partir de julho de 2016 (durante a estação seca) o aluno foi pra campo para a coleta dos ultrassons dos morcegos em 28 ilhas e em 6 pontos de floresta contínua. Em novembro a coleta terminou e começaram as análises dos ultrassons (que duraram cerca de 4 meses). Em dezembro o aluno conseguiu outro financiamento para o projeto, desta vez da empresa americana National Geographic Society, para a coleta de dados na estação chuvosa. Então, no primeiro semestre de 2017 o aluno acabou de analisar os sons da estação seca, enquanto coletava os dados da estação chuvosa (que não estão contidos nessa dissertação). Em seguida realizou as análises estatísticas e escreveu a tese.

## Capítulo I.

---

Di Ponzio, R.; Colombo, G.; Benchimol, M.; Peres, C.; Bobrowiec, P.E.D. **Efeitos da insularização sobre a assembleia de morcegos insetívoros aéreos em uma hidrelétrica na Amazônia Central.** Manuscrito submetido para o periódico Journal of Biosciences.

**Efeitos da insularização sobre a assembleia de morcegos insetívoros  
aéreos em uma hidrelétrica na Amazônia Central**

Raffaello Di Ponzio<sup>1\*</sup>, Guthieri Colombo<sup>1</sup>, Máira Benchimol<sup>2</sup>, Carlos Peres<sup>3</sup>, Paulo  
Estefano D. Bobrowiec<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Av. André Araújo 2936, Manaus,  
AM, 69.080-971, Brasil

<sup>2</sup> PPG Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Laboratório de Ecologia Aplicada à  
Conservação, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado km 16,  
45662-900 Ilhéus, BA, Brazil

<sup>3</sup> Centre for Ecology, Evolution and Conservation, School of Environmental Sciences,  
University of East Anglia, Norwich, Norfolk, United Kingdom

\* Corresponding author:  
E-mail: [rdiponzio@gmail.com](mailto:rdiponzio@gmail.com)

## **Abstract**

The rise in energetic demand in undeveloped countries is increasing the planning of new hydropower plants in the Amazon basin. Thus, there is an urgent need to increase the knowledge over how those mega-dam projects can affect Amazon biodiversity. Though the fragmentation effects have been extensively evaluated on bat, few gave attention to how bat assemblage are impacted on islands created after the dam reservoir has been filled up. In this study, we evaluated how local and landscape variables effect in the structuration of aerial insectivorous bat assemblages in the islands of the Balbina Hydroelectric Dam reservoir. Bat were sampled using autonomous recording station for five consecutively nights, on 28 forestry islands and 6 mainland plots. Bats were strongly affected by the insularization and the assemblages answered in both landscape and local scale. The high matrix contrast and the habitat quality decay in small islands, added to ecological characteristics of each species, led to aerial insectivorous bat assemblages to have a strong turn over patterns governed by island size.

## 1 INTRODUÇÃO

2 A perda de habitat tem sido considerada um dos maiores riscos à biodiversidade  
3 mundial e a fragmentação florestal é um dos principais processos causadores dessa  
4 perda (**Ewers and Didham 2006**). Diversos estudos têm mostrado que a  
5 fragmentação florestal leva à mudança da composição de espécies na paisagem  
6 (**Terborgh et al. 2001, Laurance et al. 2011**). O histórico de criação dos  
7 fragmentos; o contraste entre as características ambientais da matriz e do ambiente  
8 original; e características das manchas e da paisagem em que a fragmentação  
9 ocorreu influenciam diretamente na distribuição dos organismos nesses sistemas  
10 (**Ewers and Didham 2006, Prevedello and Vieira 2010, Jaeger 2000**). A partir  
11 disso, estudos envolvendo múltiplas escalas espaciais vêm sendo amplamente  
12 utilizados para o entendimento das respostas das espécies à fragmentação  
13 (**Renfrew and Ribic 2008, Farneda et al. 2015**). Características locais, tais como  
14 disponibilidade de recursos, efeitos de borda e estrutura da vegetação (**Benchimol  
15 and Peres 2015a**), bem como aspectos da paisagem, como tamanho do fragmento,  
16 quantidade de habitat no entorno e nível de isolamento do fragmento de floresta  
17 (**Fahrig 2013, Meyer and Kalko 2008**) são tidas como as principais responsáveis  
18 pela distribuição das espécies nesses sistemas. Adicionado a isso, cada organismo  
19 possui características e limitações ecológicas próprias, o que faz com que eles  
20 respondam em escalas e intensidades variadas aos impactos ambientais.

21 Reservatórios criados a partir da construção de hidrelétricas podem ser  
22 excelentes laboratórios para estudos de fragmentação florestal. Em situações onde  
23 a topografia é relativamente plana, as áreas mais elevadas se transformam em  
24 fragmentos circundados por uma matriz de água doce. Matrizes aquáticas  
25 representam uma barreira ecológica mais contrastante para os organismos

26 terrestres do que outros tipos de matrizes (**Cosson et al. 1999a; Diamond 2001;**  
27 **Gibson et al. 2013**). Além disso, fragmentos com diferentes tempos e históricos de  
28 criação possuem variados níveis de degradação ambiental, influenciando nas  
29 respostas dos organismos à fragmentação e potencialmente dificultando a  
30 compreensão das mudanças ocorridas nas assembleias locais (**Ewers and Didham**  
31 **2006**). Esse efeito é atenuado em reservatórios de hidrelétricas, uma vez que as  
32 ilhas são criadas simultaneamente e a partir de um mesmo processo. Em grandes  
33 hidrelétricas, a área inundada pode submergir milhares de quilômetros quadrados da  
34 paisagem original (**Benchimol and Peres 2015a**). Nesses sistemas são formadas  
35 centenas a milhares de ilhas que variam consideravelmente em tamanho, forma e  
36 nível de isolamento, oferecendo um conjunto grande de réplicas para pesquisas  
37 ecológicas. Apesar disso, existem poucos estudos de fragmentação em ilhas  
38 florestais de hidrelétricas, principalmente em regiões tropicais (**Jones et al. 2016,**  
39 **Meyer et al. 2016**).

40 A crescente demanda energética dos países em desenvolvimento, combinada  
41 com a falta de políticas públicas que priorizem a geração de energias renováveis por  
42 fontes alternativas (eólica, fotovoltaica), têm levado a um aumento no planejamento  
43 e construção de hidrelétricas (**Finer and Jenkins 2012, Fearnside 2015**),  
44 promovidas por muitos governos como uma forma de geração de energia “verde” ou  
45 “limpa”. Esse cenário é especialmente preocupante na Bacia Amazônica (**Fearnside**  
46 **2015, Winemiller et al. 2016, Latrubesse et al. 2017**), onde aproximadamente 210  
47 hidrelétricas com capacidade acima de 2MW estão planejadas ou em construção  
48 (**International Rivers et al. 2017**). Somente na Amazônia brasileira, o governo  
49 pretende construir 15 hidrelétricas consideradas megabarragens, com mais que  
50 1000MW de capacidade instalada (**International Rivers et al. 2017**). Se todas as

51 hidrelétricas planejadas na Amazônia brasileira forem construídas, mais de 10  
52 milhões de hectares de floresta serão inundados, o que representa 3% da Amazônia  
53 legal (**Fearnside 2015**). Por isso, avaliações minuciosas sobre como as  
54 megabarragens impactam o meio-ambiente poderão ajudar o governo e as  
55 empresas a identificar se construções desse porte são as melhores alternativas para  
56 integrar produção energética e preservação da biodiversidade. Sendo assim, a  
57 necessidade político-ambiental interligada com o interesse científico faz com que o  
58 sistema de ilhas florestais em hidrelétricas seja uma prioridade para estudos  
59 ecológicos e de conservação da biodiversidade na Amazônia.

60 A escolha do grupo-modelo para estudos ecológicos deve ser apropriada à  
61 pergunta feita, levando em consideração os aspectos biológicos de cada organismo  
62 e o sistema em que o estudo será realizado. Devido à alta diversidade em regiões  
63 tropicais (**Kalko et al. 2008; Paglia et al. 2012**); facilidade de amostragem e  
64 variedade de funções ecológicas que executam, morcegos são considerados bons  
65 modelos para estudos que avaliam como o impacto antrópico afeta os organismos  
66 em florestas tropicais (**Farneda et al. 2015; Kalko et al. 2008; Ethier & Fahrig**  
67 **2011**). Além disso, por terem a capacidade de voar, os morcegos respondem de  
68 forma diferente à fragmentação de habitats quando comparados a animais com  
69 capacidade de deslocamento mais restrita (**Cosson et al. 1999a,b, Laurance et al.**  
70 **2002**).

71 Embora os efeitos da fragmentação florestal tenham sido extensivamente  
72 avaliados em morcegos (como revisado por **Meyer et al. 2016**), poucos estudos têm  
73 dado atenção às respostas das assembleias de morcegos à fragmentação em ilhas  
74 formadas por reservatórios de hidrelétricas, tanto em escala local quanto de  
75 paisagem (**Cosson et al. 1999b, Pons and Cosson 2002, Meyer and Kalko**



76 **2008a,b, Estrada-Villegas et al. 2010**). Além disso, a maioria desses estudos usou  
77 redes de neblina para a captura dos morcegos, o que amostra eficazmente espécies  
78 da família Phyllostomidae, que representa 50% das espécies de quirópteros  
79 neotropicais (**Kalko et al. 2008, Paglia et al. 2012**). A outra metade das espécies,  
80 composta pelos morcegos insetívoros aéreos (MIA), tem sido sub-amostrada nesses  
81 estudos, uma vez que raramente são capturados em redes. Nos Neotrópicos,  
82 somente **Estrada-Villegas et al. 2010** avaliaram o impacto da construção de uma  
83 hidrelétrica em uma floresta tropical no Panamá utilizando os MIA como grupo-  
84 modelo, sendo inexistentes estudos similares na bacia Amazônica.

85 A urgência político-ambiental de se ampliar os conhecimentos dos impactos  
86 da construção de mega-hidrelétricas sobre a biodiversidade da Bacia Amazônica,  
87 em conjunto com a escassez de informações de como esses impactos afetarão os  
88 MIA, tornam prioritários estudos que levem à compreensão de como esse grupo de  
89 morcegos será afetado com os novos empreendimentos na Amazônia brasileira. A  
90 hidrelétrica de Balbina, localizada na Amazônia Central Brasileira, é um exemplo de  
91 empreendimento que causou impactos ambientais desproporcionalmente grandes  
92 em relação à sua eficiência energética (**Fearnside 2015**). Devido à facilidade de  
93 acesso; às grandes variações ecológicas encontradas na paisagem e do apoio  
94 logístico/financeiro da Reserva Biológica do Uatumã (órgão governamental que gere  
95 e fiscaliza a região), diversos estudos de fragmentação florestal tem sido conduzidos  
96 nessa hidrelétrica (**Emer et al. 2013, Benchimol and Venticinque 2014,**  
97 **Benchimol and Peres 2015a,b,c, Bicudo et al. 2016**). A maioria dos estudos  
98 conduzidos em Balbina focou em espécies de animais arborícolas e terrestres, sobre  
99 os quais a matriz aquática age como uma barreira direta e significativa para a sua  
100 persistência nos fragmentos e movimentação entre ilhas (**Emer et al. 2013,**

101 **Benchimol and Venticinque 2014, Benchimol and Peres 2015b,c).** Nenhum  
102 estudo até o momento avaliou os efeitos da fragmentação na estrutura de  
103 comunidades de espécies voadoras nessas ilhas, o que é necessário para  
104 compreendermos, de forma mais ampla e completa, como o isolamento em ilhas de  
105 hidrelétricas afeta a biodiversidade.

106 Neste estudo, nós avaliamos os efeitos da insularização sobre a estruturação  
107 das assembleias de MIA no reservatório da hidrelétrica de Balbina. Especificamente,  
108 nós (1) testamos se riqueza, atividade e composição das assembleias difere entre as  
109 ilhas e a FC; (2) quais as variáveis de paisagem e locais que predizem a riqueza,  
110 atividade e composição das assembleias de morcegos insetívoros aéreos.

111

## 112 **MÉTODOS**

113

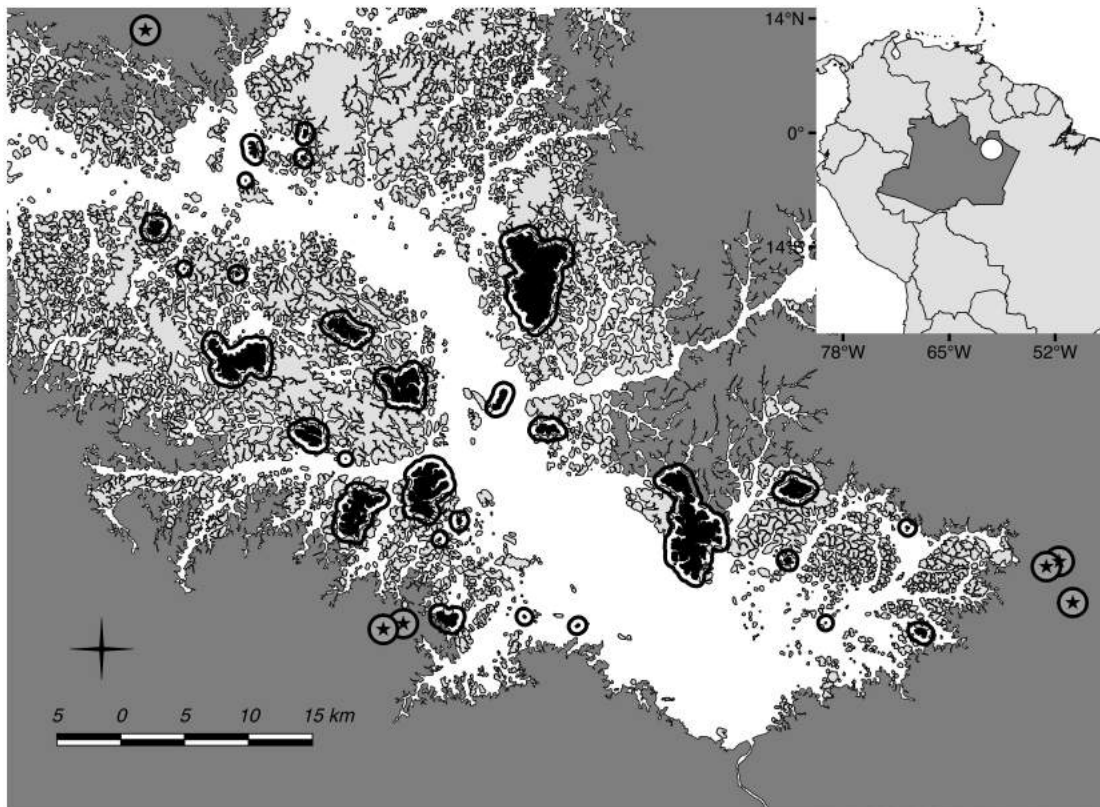
### 114 ***Área de estudo***

115 O rio Uatumã, um tributário do Rio Amazonas, foi represado em outubro de 1987  
116 pelo fechamento da barragem da Usina Hidrelétrica de Balbina (UHE Balbina, 1°010  
117 – 1°550 S; 60°290 – 59°280 W). A região é relativamente plana, com terreno  
118 topograficamente colinoso e fortemente dissecado por vales de igarapés. Devido à  
119 essas características e a extensa área drenada pela bacia hidrográfica do rio  
120 (69.500km<sup>2</sup>, **Melack and Hess 2010**), um grande lago de 2995,5km<sup>2</sup> foi criado após  
121 o enchimento do reservatório (**Feitosa et al. 2007, Figura 1**). As regiões mais altas  
122 se transformaram em 3525 ilhas florestais que variam amplamente em tamanho (0.2  
123 – 4878 ha), forma e distância da floresta contínua mais próxima (<50 m - ~20 km)  
124 (**Benchimol and Peres 2015a**). As áreas mais baixas foram inundadas, formando  
125 uma matriz homogênea de água doce com troncos mortos emergentes (chamada

126 localmente de “cacaia” ou “paliteiro”). Desde então, o nível da água na região, que  
127 era regido por pulsos anuais de inundação (Junk et al. 1989), teve sua dinâmica de  
128 variação drasticamente reduzida, controlado pelo sistema de abertura e fechamento  
129 da barragem (**dos Santos and Oliveira 1999, Assahiro et al. 2017**). Por causa da  
130 alta disponibilidade de réplicas (ilhas), mesmo histórico de criação e grande  
131 homogeneidade e estabilidade da matriz nos últimos 30 anos, este ambiente se  
132 tornou um excelente laboratório ecológico para estudos dos efeitos da insularização  
133 sobre a biodiversidade (**Emer et al. 2013, Benchimol & Venticinque 2014,**  
134 **Benchimol & Peres 2015a,b,c, Bicudo et al. 2016**). Esses estudos são facilitados  
135 pela infraestrutura proporcionada pela Reserva Biológica do Uatumã (Rebio  
136 Uatumã), que compreende 562.696ha da margem esquerda do rio Uatumã a  
137 montante da barragem da UHE Balbina (**ELETRONORTE/IBAMA 1997**).

138       Este estudo foi realizado em 28 ilhas florestais do reservatório e em seis  
139 pontos da floresta contínua adjacente ao lago. As ilhas foram selecionadas  
140 baseadas em seu tamanho (entre 0,86 – 1685,38 ha), grau de isolamento em  
141 relação à floresta contínua mais próxima (de 44 m a 13,22 km) e distribuição  
142 espacial no reservatório, incorporando uma área de estudo de mais de 2000km<sup>2</sup>.  
143 Para maximizar a independência das amostras, a distância entre os pontos de  
144 amostragem foi de no mínimo 1 km (**Figura 1**).

145



146

147 **Figura 1:** Mapa do reservatório da Hidrelétrica de Balbina. As ilhas estão representadas em cinza  
148 claro e a floresta contínua em cinza escuro. As 28 ilhas amostradas neste estudo estão evidenciadas  
149 em preto. As estrelas circundadas representam os seis pontos de amostragem em áreas de floresta  
150 contínua.

151

### 152 ***Amostragem dos morcegos e identificação das espécies***

153 Os morcegos insetívoros aéreos foram amostrados de Julho a Novembro de 2016  
154 usando uma estação de gravação autônoma Song Meter 2 BAT+ acoplada a um  
155 microfone omnidirecional SMX-US (**Wildlife Acoustics, Maynard, Massachusetts**)  
156 posicionados no interior da ilha. Os gravadores foram programados para registrar  
157 ultrassons das 17:30 às 06:30 h, abrangendo o horário de atividade dos MIA (**Appel**  
158 **et al. 2017**). Cada uma das 34 parcelas (28 nas ilhas e 6 na floresta contínua) foi  
159 amostrada por cinco noites consecutivas, totalizando 2132 horas de gravações.  
160 Devido a chuvas intensas, foram utilizadas quatro noites de gravação por ponto; e

161 para três ilhas foram utilizadas apenas três noites. Toda a coleta foi autorizada pelos  
162 órgãos competentes através da autorização do SISBIO número 53340.

163 A confiabilidade da identificação acústica dos morcegos depende da  
164 qualidade do som gravado. Por isso, cada estação de gravação foi programada para  
165 gravar a atividade dos morcegos na maior qualidade possível do equipamento, na  
166 frequência de 384 kHz usando um espectro de resolução total de 32 bits. Com  
167 objetivo de diminuir a gravação de ruídos de fundo e maximizar a duração das  
168 baterias, foi usado um gatilho relativo de 18dB, registrando 1 segundo antes e 0,1  
169 segundo após o acionamento do gravador. Os arquivos gravados foram  
170 compactados em intervalos de 30 minutos no formato WAC. Os arquivos WAC foram  
171 transformados em segmentos de 5 segundos no formato WAV e visualizados no  
172 programa Kaleidoscope versão 4.0.3 (**Wildlife Acoustics, Maynard,**  
173 **Massachusetts**). Um registro de atividade da espécie foi inferido pela presença de  
174 dois ou mais sinais acústicos de busca daquela espécie em cada arquivo de 5  
175 segundos. A atividade dos morcegos por ponto de amostragem foi quantificada pelo  
176 número total de registros dividido pelo total de noites amostradas.

177 Nós identificamos as espécies usando dados acústicos de morcegos  
178 neotropicais da literatura (**O'Farrel and Miller 1997; Ochoa et al. 2000; O'Farrel et**  
179 **al. 2000; Siemers and Kalko 2001; Gardner et al. 2007; Jung et al. 2007; Bernard**  
180 **et al. 2011; Fenton et al. 2012; Paglia et al. 2012; Barataud et al. 2013; Surlykke**  
181 **et al. 2013; De Thoyse et al. 2014; Jakobsen et al. 2015; López-Baucells et al.**  
182 **2016**) e duas bibliotecas de sons de regiões com composição de espécies de  
183 morcegos potencialmente similares à região de Balbina (Reserva Florestal Adolpho  
184 Ducke e Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais) localizados a 120 km  
185 e 60 km, respectivamente, da UHE Balbina. A divisão de *Pteronotus parnellii*

186 (Mormoopidae) em duas espécies distintas de acordo com a frequência do chamado  
187 foi feita conforme **De Thoyse et al. (2012)** e **Barataud et al. (2013)**. Morcegos  
188 molossídeos foram excluídos das análises devido à baixa qualidade dos registros  
189 para esta família, uma vez que eles utilizam as bordas ou as áreas abertas acima do  
190 dossel, e nós amostramos o sub-bosque do interior das ilhas. O total de espécies  
191 registradas em todas as noites por ponto foi utilizado como a riqueza de espécies no  
192 local.

193

#### 194 ***Variáveis de mancha/paisagem***

195 Para cada uma das 28 ilhas calculamos a área total em hectares; a forma, calculada  
196 pela divisão da área da ilha pelo seu perímetro total (relação área/perímetro); e o  
197 isolamento, mensurado pela distância euclidiana entre a borda da ilha e a borda da  
198 floresta contínua mais próxima.

199 O uso de várias zonas tampão para análises de paisagem é comum e  
200 recomendado, uma vez que ela considera que diferentes organismos respondem ao  
201 ambiente em escalas diferentes (**Holland et al. 2004**). Foram criadas cinco zonas  
202 tampão ao redor de cada ilha (250m, 500m, 1000m, 1500m e 2000m) usando o  
203 programa QGIS (**QGIS 2017**). Dentro de cada zona, calculamos a quantidade de  
204 floresta, em hectares, e o Índice de Proximidade proposto por **Benchimol and**  
205 **Peres (2015<sup>a</sup>)**. Para o cálculo do índice a área de cada ilha vizinha à ilha focal  
206 dentro da zona tampão foi dividida pelo quadrado da distância entre a ilha e a ilha  
207 focal. O valor do índice é a somatória desses valores em cada zona tampão  
208 (Fórmula:  $\Sigma (\text{área da ilha vizinha}/\text{distância da ilha à ilha focal}^2)$ ). A zona tampão  
209 escolhida para as análises foi aquela que possuía maior correlação com cada  
210 variável resposta.

211

212 ***Variáveis locais***

213 **Benchimol e Peres (2015<sup>a</sup>)** instalaram dentro de cada um dos 34 pontos de  
214 amostragem uma parcela de 0,25ha (10x250m) onde foram identificadas em nível de  
215 espécie todas as árvores com Diâmetro na Altura do Peito (DAP)  $\geq 10$  cm. Foram  
216 mensurados o número de indivíduos, de espécies e a soma da área basal de todas  
217 as árvores identificadas na parcela. Calculamos a distância da borda como a  
218 distância euclidiana entre o ponto em que o gravador foi colocado na parcela e a  
219 borda (interface da ilha com a água) mais próxima.

220 A obstrução do voo dos morcegos pela vegetação foi estimada utilizando  
221 fotografias digitais, adaptado de **Marciente et al. (2015)**. Em torno de cada gravador  
222 foi posicionado um pano branco de 3 x 3 m e fixado perpendicularmente ao pano, a  
223 8 m de distância, uma câmera digital. Foram feitas quatro fotografias, uma a cada  
224 giro de 90° do pano em torno do gravador. Foi utilizado o programa ImageJ 1.50i  
225 para transformar as imagens em preto-e-branco, onde preto foram as áreas  
226 ocupadas pelos troncos, galhos e folhas e branco o pano. Calculamos a obstrução  
227 da vegetação por ponto de amostragem como a média das porcentagens de área  
228 preta em cada uma das 4 fotos.

229

230 ***Análise de dados***

231 Todas as análises foram feitas no programa R 3.3.1 (**R Core Team 2017**) e  
232 adotamos um valor de significância de  $P < 0.05$ . A assembleia de uma das ilhas  
233 (Formiga) foi considerada um *outlier* em relação à atividade dos MIA e por isso foi  
234 retirada das análises com essa variável. Duas matrizes de dissimilaridade de Bray-  
235 Curtis com os dados de atividade, transformados por log pela função *decostand* do

236 pacote Vegan (**Oksanen et al. 2016**), foram construídas: uma com os dados dos 34  
237 pontos de amostragem e outra somente com as 28 ilhas. Com o intuito de reduzir a  
238 dimensionalidade das matrizes para uma única dimensão para utilizá-la como  
239 composição da assembleia nas análises seguintes, foi realizado um Escalonamento  
240 Multidimensional Não Métrico (NMDS) com a função *metaMDS* do pacote Vegan.  
241 Esse método de ordenação tem sido reconhecido como o melhor para recuperar  
242 relações de distância em comunidades ecológicas (**Austin 2013**). Outra ilha (Pé  
243 Torto) foi considerada um *outlier* em ambas as ordenações e por isso as ordenações  
244 foram refeitas sem este ponto. O primeiro eixo do NMDS com 27 ilhas (todas menos  
245 a Pé Torto) e os 6 pontos de floresta contínua captou 63% da variação total (NMDS  
246 stress = 0,27), enquanto o eixo do NMDS somente com as ilhas captou 55% (NMDS  
247 stress = 0,28). Foi usado o diagrama de Shepard (função *stressplot*, pacote Vegan)  
248 para mostrar que as distâncias obtidas nas ordenações foram altamente  
249 correlacionadas (até 90%) com as distâncias reais. Como os valores de stress foram  
250 baixos, a porcentagem de representação da variação foi alta, e as distâncias obtidas  
251 na ordenação similares às reais, o primeiro eixo do NMDS foi usado para  
252 representar composição de espécies de MIA.

253 Foi aplicado o índice de MORAN I com a função *correlog* do pacote Pgirmess  
254 (**Giraudox 2017**) para os dados de atividade, riqueza e composição de espécies  
255 para identificar possíveis autocorrelações espaciais. Foram estipuladas 9 classes de  
256 distâncias (todas em km - 5.3; 11.9; 16.8; 22.2; 27.7; 33.8; 41.5; 50.5 e 70.3) e o  
257 mesmo número de conexões foram feitas para cada classe. Foram feitas 999  
258 randomizações para extrair a significância do teste. Somente a riqueza apresentou  
259 autocorrelação espacial, e apenas para a maior classe de distância (70.3km,  
260 Moran's I = -0,418, p = 0,05). Todas as outras classes de distância das três variáveis



261 resposta apresentaram o valor de Moran I entre -0.18 e 0.16. Sendo assim  
262 interpretamos que não houve autocorrelação espacial para nenhuma das variáveis  
263 resposta.

264        Para avaliar se a atividade e a riqueza espécies de morcegos variavam entre  
265 a floresta contínua e as ilhas, foram feitos testes t de Student. Para testar se a  
266 composição da assembleia presente na FC é diferente da composição da  
267 assembleia nas ilhas, foi usada a função *adonis* do pacote Vegan para realizar uma  
268 MANOVA não paramétrica (PERMANOVA; **Anderson 2001**) a partir da matriz de  
269 dissimilaridade de Bray-Curtis. Foi realizada a análise PERMDISP (**Anderson et al.**  
270 **2006**; função *betadisper*, pacote Vegan) sobre a mesma matriz de Bray-Curtis para  
271 testar se as ilhas possuíam maior diversidade beta do que os pontos de FC. Foram  
272 utilizadas 9999 randomizações dos resíduos de uma ANOVA para acessar a  
273 significância dos dados.

274        A função *beta.multi* do pacote Betapart (**Baselga and Orme 2012**) foi usada  
275 para calcular a diversidade beta total de Simpson (SOR) e sua partição em seus  
276 respectivos componentes de substituição (*turnover*; SIM) e aninhamento  
277 (*nestedness*; NES). Verificou-se se o padrão se mantinha independentemente dos  
278 pontos utilizados nas análises recalculando SOR, SIM e NES 1000 vezes com sub-  
279 amostragens aleatórias de 17 pontos com a função *beta.sample* do mesmo pacote.

280        A multicolinearidade entre as variáveis preditoras foi testada através de testes  
281 de correlação de Pearson. Variáveis com valores de correlação superiores a 0.7  
282 foram descartadas das análises. Dentre as variáveis de mancha/paisagem, a área  
283 da ilha foi correlacionada com sua forma; quantidade de floresta; e índice de  
284 proximidade, enquanto não houve correlação entre o isolamento e nenhuma

285 variável. Decidiu-se então utilizar a área da ilha e descartar as outras variáveis  
286 correlacionadas a ela. Não houve correlação entre as variáveis locais.

287 Modelos lineares generalizados (GLM's) foram usados para avaliar a  
288 influência das variáveis de mancha/paisagem (área e isolamento da ilha) sobre a  
289 estrutura das assembleias (atividade, riqueza e composição). Havia um grande  
290 número de variáveis preditoras locais (seis) para um número limitado de amostras  
291 independentes (34). Utilizamos, então, a análise de partição hierárquica (função  
292 *hier.part*, pacote *hier.part*, **Walsh & Mac Nally 2008**) para reduzir a colinearidade e  
293 selecionar as três variáveis locais mais relevantes para cada modelo de GLM. Para  
294 a atividade, a partição hierárquica indicou que as três variáveis mais relevantes  
295 foram a distância da borda, obstrução do ambiente e área basal (58%, 15% e 11%  
296 de explicação, respectivamente). Para a riqueza, foram usadas nos modelos a  
297 distância da borda, número de espécies de árvores e obstrução do ambiente (75, 10  
298 e 4%). Por fim, a composição foi mais relacionada com o número de espécies de  
299 árvores, distância da borda e obstrução do ambiente (69%, 12% e 6%).

300

## 301 **RESULTADOS**

302 Foram obtidos 30095 registros de atividade de 23 espécies de MIA, das quais 18  
303 foram identificadas até espécie, três até gênero e parte dos registros foi agrupada  
304 em dois complexos de espécies com sinais ultrassônicos que não permitiam uma  
305 identificação mais acurada (**Tabela 1**). As espécies amostradas foram distribuídas  
306 em seis famílias, sendo que a que apresentou maior atividade foi Vespertilionidae  
307 (18258 registros), seguida de Embalonuridae (9819), Mormoopidae (1950),  
308 Noctilionidae (66), Furipteridae (1) e Thyropteridae (1) (**Tabela 1**).

309 Apesar de ser a espécie com maior número de registros (16343), *Myotis nigricans* só  
310 foi encontrada em sete ilhas e em dois pontos de FC. Em contrapartida,  
311 *Centronycteris maximilliani* (6032 registros) foi a espécie encontrada em mais  
312 pontos, sendo registradas em 16 ilhas e em todos os pontos de FC. Mesmo sendo  
313 muito comum, *C. maximilliani* não foi registrada em nenhuma das 8 ilhas menores  
314 que 9 ha. Somados aos 2200 registros de *Saccopteryx bilineata*, essas três espécies  
315 foram responsáveis por 81% (24575) de todos os registros. *Diclidurus* sp., *Furipterus*  
316 *horrens*, *Lasiurus* sp., *Peropteryx kappleri*, *Peropteryx macrotis*, *Peropteryx trinitatis*  
317 e *Thyroptera* sp. foram consideradas como espécies raras, pois foram registradas  
318 em 1 ou 2 pontos e tiveram menos de 20 registros cada uma. *Noctilio leporinus*,  
319 *Rhynchonycteris naso* e *Pteronotus personatus* não foram registradas na FC, sendo  
320 que as duas primeiras foram encontradas apenas em ilhas menores de 4 ha. Com  
321 exceção de duas espécies raras (*Diclidurus* sp. e *P. trinitatis*), nenhuma outra  
322 espécie de MIA foi registrada somente na FC (**Tabela 1**).

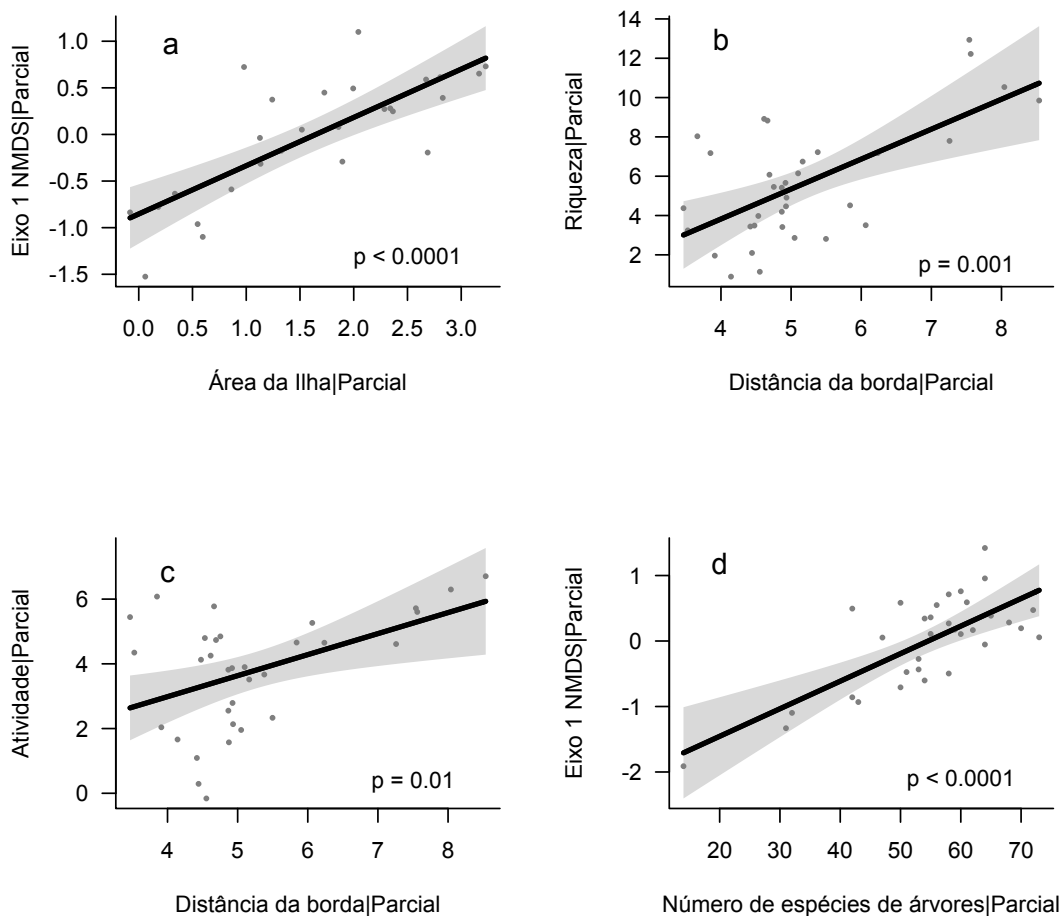
323 A atividade dos MIA foi maior na FC do que nas ilhas (FC:  $270.2 \pm 166.5$   
324 registros/noite; ilhas:  $212.9 \pm 620.2$ ;  $t = 4.3473$ ,  $p = 0.0002943$ ). Da mesma maneira,  
325 a riqueza de espécies foi maior na FC do que nas ilhas (FC:  $9.5 \pm 2.25$   
326 espécies/ponto; ilhas:  $4.82 \pm 2.2$ ;  $t = 4.6277$ ,  $p = 0.002254$ ), mesmo que mais  
327 espécies tenham sido registradas nas ilhas (FC: 17 espécies; Ilhas: 21). Tanto  
328 atividade quanto riqueza não foram afetadas pelo tamanho (atividade: GLM,  $t = -$   
329  $0.131$ ,  $p = 0.897$ ; riqueza: GLM,  $t = -0.393$ ,  $p = 0.698$ ) nem pelo isolamento  
330 (atividade: GLM,  $t = 0.739$ ,  $p = 0.467$ ; riqueza: GLM,  $t = 0.029$ ,  $p = 0.977$ ) das ilhas.  
331 Porém, ambas variáveis tiveram uma relação positiva e significativa com a distância  
332 da borda (atividade: GLM,  $t = 2.717$ ,  $p = 0.011$ ; riqueza: GLM,  $t = 3.524$ ,  $p = 0.00139$ ,  
333 **Figura 2b,c**).

334

335 **Tabela 1:** Número de registros de atividade e ocorrência de morcegos insetívoros aéreos em áreas de floresta  
336 contínua (FC) e em ilhas do reservatório da UHE Balbina. A nomenclatura e a classificação da família seguiu o  
337 proposto por **Paglia et al. (2012)**.

338

Táxon	Registros (%)		Ocupação (%)		Número total de registros (%)	Familia
	ILHAS	FC	ILHAS	FC		
<i>Centronycteris maximilliani</i> (J. Fischer, 1829)	2529 (10.7)	3503 (54)	16 (57.1)	6 (100)	6032 (20)	Embalonuridae
<i>Cormura brevirostris</i> (Wagner, 1843)	291 (1.23)	136 (2.09)	13 (46.4)	6 (100)	427 (1.4)	Embalonuridae
<i>Diclidurus</i> sp.	0 (0)	2 (0.03)	0 (0)	1 (16.7)	2 (0.007)	Embalonuridae
<i>Eptesicus brasiliensis</i> (Desmarest, 1819)/ <i>E. chiriquinus</i> (Thomas, 1920)	3 (0.012)	139 (2.14)	1 (3.6)	3 (50)	142 (0.47)	Vespertilionidae
<i>Eptesicus furinalis</i> (d'Orbigny & Gervais, 1847)	577 (2.44)	1 (0.015)	5 (17.9)	1 (16.7)	578 (1.9)	Vespertilionidae
<i>Furipterus horrens</i> (F. Cuvier, 1828)	1 (0.004)	0 (0)	1 (3.6)	0 (0)	1 (0.003)	Furipteridae
<i>Lasiurus</i> sp.	4 (0.017)	4 (0.062)	1 (3.6)	1 (16.7)	8 (0.026)	Vespertilionidae
<i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821)	16336 (69.2)	7 (0.1)	8 (28.6)	2 (33.3)	16343 (54.3)	Vespertilionidae
<i>Myotis riparius</i> (Handley, 1960)	202 (0.85)	149 (2.3)	9 (32.1)	6 (100)	351 (1.16)	Vespertilionidae
<i>Noctilio leporinus</i> (Linnaeus, 1758)	66 (0.28)	0 (0)	5 (17.9)	0 (0)	66 (0.22)	Noctilionidae
<i>Peropteryx kappleri</i> (Peters, 1867)	15 (0.063)	2 (0.03)	1 (3.6)	1 (16.7)	17 (0.56)	Embalonuridae
<i>Peropteryx macrotis</i> (Wagner, 1843)	7 (0.03)	0 (0)	2 (7.1)	0 (0)	7 (0.023)	Embalonuridae
<i>Peropteryx trinitatis</i> (Miller, 1899)	0 (0)	4 (0.062)	0 (0)	1 (16.7)	4 (0.013)	Embalonuridae
<i>Pteronotus parnellii</i> 54KHz	882 (3.73)	316 (4.87)	14 (50)	6 (100)	1198 (3.98)	Mormoopidae
<i>Pteronotus parnellii</i> 59KHz	29 (0.12)	479 (7.39)	2 (7.1)	5 (83.3)	508 (1.69)	Mormoopidae
<i>Pteronotus gymnotus</i> (Wagner, 1843)	22 (0.093)	18 (0.28)	5 (17.9)	1 (16.7)	40 (0.13)	Mormoopidae
<i>Pteronotus personatus</i> (Wagner, 1843)	204 (0.86)	0 (0)	6 (21.4)	0 (0)	204 (0.68)	Mormoopidae
<i>Rhogeessa io</i> (Thomas, 1903)/ <i>Lasiurus blossevilli</i> (Lesson & Garnot, 1826)	817 (3.46)	19 (0.29)	17 (60.7)	3 (50)	836 (2.78)	Vespertilionidae
<i>Rhynchonycteris naso</i> (Wied-Neuwied, 1820)	274 (1.16)	0 (0)	5 (17.9)	0 (0)	274 (0.91)	Embalonuridae
<i>Saccopteryx bilineata</i> (Temminck, 1838)	777 (3.29)	1423 (21.9)	5 (17.9)	6 (100)	2200 (7.31)	Embalonuridae
<i>Saccopteryx canescens</i> (Thomas, 1901)	47 (0.19)	3 (0.46)	4 (14.3)	2 (33.3)	50 (0.17)	Embalonuridae
<i>Saccopteryx leptura</i> (Schreber, 1774)	526 (2.23)	280 (4.32)	14 (50)	6 (100)	806 (2.68)	Embalonuridae
<i>Thyroptera</i> sp.	1 (0.004)	0 (0)	1 (3.6)	0 (0)	1 (0.003)	Thyropteridae
Total	23610	-	6485	-	30095	-

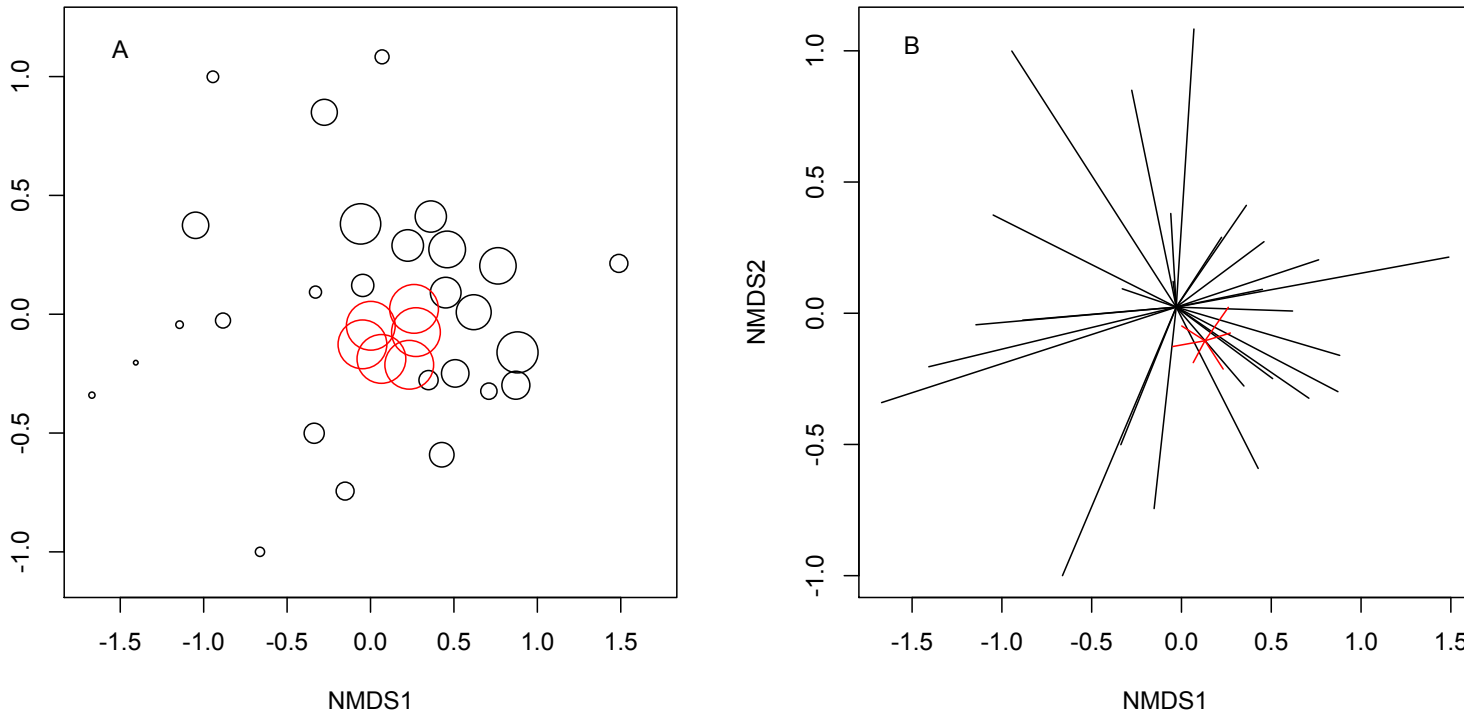


339

340 **Figura 2:** Regressões parciais da composição (a,d), riqueza (b) e atividade (c) das assembleias de  
 341 morcegos insetívoros aéreos na área da UHE Balbina, com as variáveis predictoras. Somente relações  
 342 significativas estão demonstradas e os valores de  $p$  dos modelos estão indicados em cada gráfico. As  
 343 linhas pretas representam os valores esperados pelo modelo, as faixas cinzas o intervalo de  
 344 confiança de 95% e os pontos as parcelas amostradas.

345

346 As ilhas e os pontos de FC formaram dois grupos diferentes na ordenação  
 347 NMDS (**Figura 3A**), confirmado pela PERMANOVA ( $F = 2.462$ ,  $p = 0.0187$ ). Ilhas  
 348 maiores tiveram composição de espécies mais semelhante com a FC do que  
 349 assembleias de ilhas menores (**Figura 4**). Ilhas maiores registraram maior atividade  
 350 de *S. bilineata*, *C. maximilliani*, *P. parnellii* 54KHz, *C. brevisrostris*, *S. leptura* e *M.*  
 351 *riparius*. Em ilhas menores (principalmente menores que 10 ha), *M. nigricans*, *R.*  
 352 *naso*, *E. furinalis* e *N. leporinus* foram as espécies mais ativas.



354

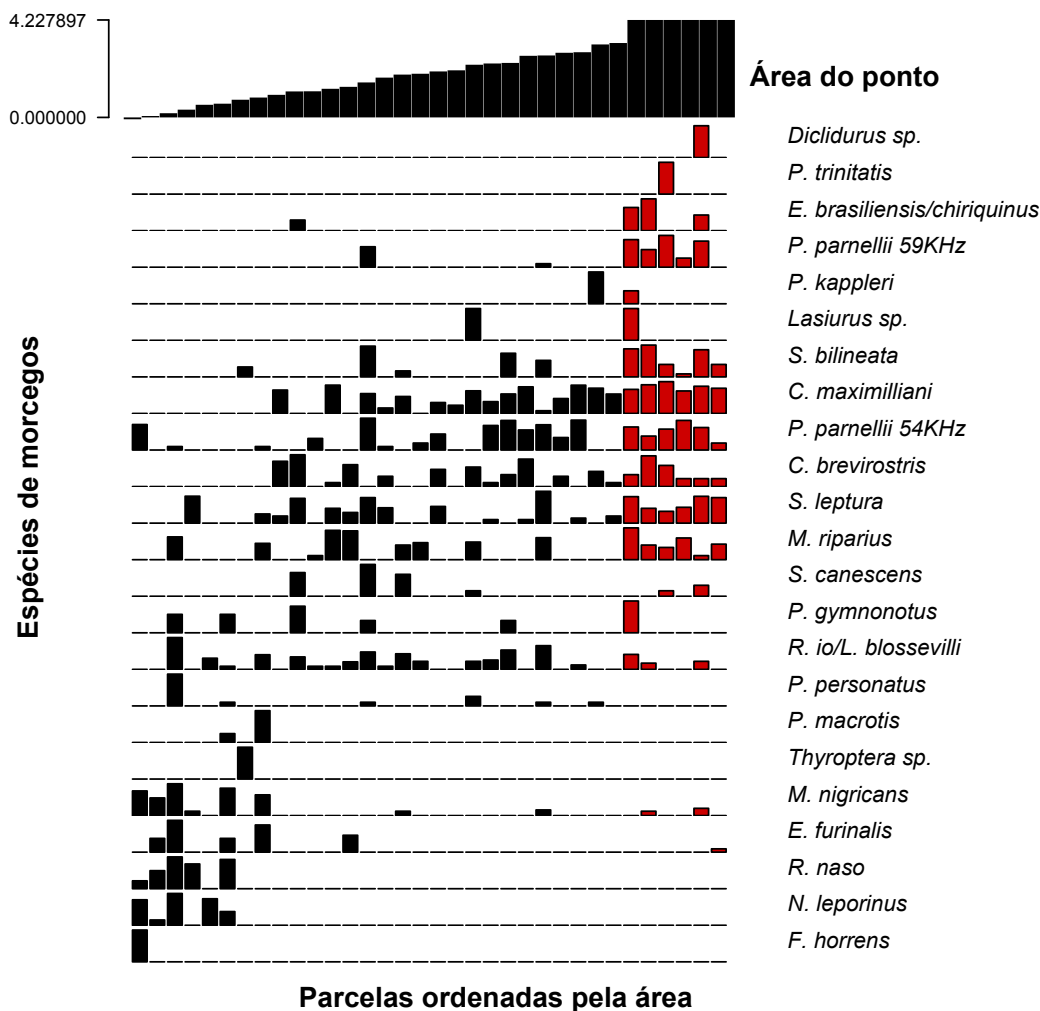
355 **Figura 3:** Escalonamento Multidimensional não Métrico (NMDS) das assembleias de morcegos insetívoros  
 356 aéreos em parcelas da floresta contínua (vermelho) e das ilhas (preto) na área da UHE Balbina. (A):  
 357 Distribuição das assembleias nos dois primeiros eixos da ordenação. O tamanho dos círculos pretos é  
 358 proporcional ao tamanho das ilhas. (B): Representação dos centroides das distribuições de valores de  
 359 composição de espécies por grupo (FC e ilhas) e da distância de cada assembleia ao centroide de seu  
 360 grupo.

361

362 A composição das assembleias de MIA da FC foi mais homogênea quando  
 363 comparada com a das ilhas (PERMDISP:  $F = 47.208$ ,  $p = 0,0001$ ), o que pode ser  
 364 observado pela diferença da dispersão dos dados em relação ao centroide no  
 365 gráfico da ordenação (**Figura 3B**). Isso indica que a diversidade beta foi maior nas  
 366 ilhas do que na FC (distância média até o centroide na PCoA: FC: 0.23; ilhas: 0.59).  
 367 A composição de MIA nas ilhas respondeu fortemente ao tamanho da ilha em uma

368 escala mais ampla (GLM:  $t = 5.809$ ,  $p = 0.00000546$ ; **Figura 2a**) e ao número de  
 369 espécies de árvores na parcela em escala local (GLM:  $t = -4.755$ ,  $p = 0.0000502$ ;  
 370 **Figura 2b**).

371 A diversidade beta total (SOR =  $0.8573614 \pm 0.01090799$ ) teve 88.23% do  
 372 seu valor explicados pelo componente de substituição (SIM =  $0.7563562 \pm$   
 373  $0.02950183$ ; NES =  $0.1010052 \pm 0.02212314$ ). A substituição ocorreu  
 374 acompanhando o gradiente de tamanho das ilhas (**Figura 4**).



375 **Figura 4:** Distribuição das espécies de morcegos insetívoros aéreos em 28 ilhas e 6 pontos de  
 376 amostragem em floresta contínua na área da UHE Balbina. As colunas representam as parcelas,  
 377 ordenadas de acordo com o tamanho da ilha (as seis colunas da direita representam as parcelas em  
 378 floresta contínua). As barras representam a abundância relativa de cada espécie no total de registros  
 379 daquela assembleia/ponto de amostragem.  
 380  
 381



382

## 383 **DISCUSSÃO**

384

### 385 ***Aspectos gerais***

386 O isolamento de fragmentos florestais ao longo de aproximadamente 30 anos em  
387 ilhas florestais no reservatório da UHE Balbina causou fortes impactos nas  
388 assembleias de morcegos insetívoros aéreos. As assembleias de MIA nas ilhas  
389 possuem menos espécies, menor atividade e composição diferente das assembleias  
390 da FC. O estudo mostrou que esses morcegos respondem à fragmentação de  
391 habitat em duas escalas. Na escala mais ampla, a área da ilha influencia fortemente  
392 a composição das assembleias, causando forte substituição de espécies. Esse  
393 padrão se intensifica à medida que o tamanho da ilha diminui, sendo que ilhas  
394 menores que 10ha foram aquelas onde a substituição de espécies foi mais evidente.  
395 Além desses efeitos, localmente a riqueza de espécies de árvores foi a principal  
396 variável relacionada à composição de espécies de MIA em casa assembleia. Por  
397 fim, o efeito de borda foi o principal responsável pela diminuição da riqueza de  
398 espécies e da atividade de MIA nas parcelas.

399 Apesar da existência de estudos que usam morcegos como modelo em  
400 hidrelétricas (**Cosson et al. 1999b**, , **Pons and Cosson 2002**, **Meyer and Kalko**  
401 **2008**, **Rebelo and Rainho 2009**, **Hintze et al. 2016**) e de alguns trabalhos terem  
402 avaliado as respostas dos MIA à fragmentação (**Law et al. 1999**, **Estrada et al.**  
403 **2004**, **Fuentes-Montemayor et al. 2013**; **Heer et al. 2015**), este trabalho é apenas o  
404 segundo que mostrou impactos da isularização sobre esse grupo nos Neotrópicos, e  
405 o primeiro na bacia Amazônica. O número de espécies registradas (23) foi parecido  
406 com o de outros estudos empregando bioacústica como método em regiões

407 neotropicais (**Estrada-Villegas et al. 2010 – 23sp; Heer et al. 2015 – 21sp**). Porém,  
408 uma vez que o presente estudo teve um esforço amostral quase 10 vezes maior do  
409 que os demais mencionados, e considerando que foi realizado em uma região  
410 altamente diversa em morcegos insetívoros aéreos (**Bernard et al. 2011; Paglia et**  
411 **al. 2012**), supõe-se que esse número poderia ter sido maior. O fato de terem sido  
412 excluídos os Molossídeos das análises também contribuiu para uma riqueza menor  
413 do que o esperado, já que esse grupo pode representar até 1/3 da fauna de  
414 morcegos não-filostomídeos na Amazônia (**Bernard et al. 2011, Paglia et al. 2012**).  
415 Sendo assim, estudos que amostram áreas abertas (naturais ou antropizadas) e o  
416 dossel da floresta são importantes para compreender a real diversidade de MIA em  
417 na área da UHE Balbina.

418

#### 419 ***Efeitos da fragmentação de habitat na atividade e riqueza dos MIA***

420 Sabe-se que espécies de MIA tendem a ter maior atividade em fragmentos florestais  
421 do que na FC (**Estrada et al. 2004, Heer et al. 2015**), padrão recorrente também em  
422 assembleias deste grupo registradas em reservatórios de hidrelétricas (**Pons and**  
423 **Cosson 2002, Rebelo and Rainho 2009, Estrada-Villegas et al. 2010**). Porém, a  
424 atividade dos MIA em Balbina foi maior na floresta contínua quando comparada às  
425 ilhas. Em uma matriz como a de hidrelétricas, a disponibilidade de abrigos, poleiros  
426 para descanso e alimentos é escassa, além dos morcegos estarem mais suscetíveis  
427 a predadores. De fato, falcões e corujas predadoras de morcegos (e.g. *Falco*  
428 *ruficularis* e *Tyto furcata*) usam as árvores mortas da cacaia em Balbina como  
429 abrigo, poleiros e para construção de ninhos (observação pessoal). Assim, devido às  
430 limitações ecológicas e comportamentais de cada espécie, a matriz aquática se  
431 torna pouco permeável para vários morcegos, principalmente os florestais (**Pons**

432 **and cosson 2002, Struebig et al. 2008, Estrada-Villegas et al. 2010**), mesmo  
433 considerando a alta mobilidade e facilidade dos morcegos em modificar a  
434 distribuição de suas atividades para procurar por ambientes de maior qualidade  
435 (**Henry et al. 2007**). Assim, é possível que os MIA presentes em Balbina só  
436 atravessassem a cacaiá se suas características ecológicas permitirem e se o custo de  
437 voar até as ilhas for compensado pela alta qualidade e disponibilidade de recursos  
438 nas ilhas (**Rainho and Palmeirim 2011**). Porém, a qualidade do habitat na ilhas em  
439 Balbina é consideravelmente inferior ao da FC, uma vez que existe uma mudança na  
440 composição da vegetação (**Benchimol and Peres 2015a**), o que leva à diminuição  
441 de recursos disponíveis para os morcegos. A baixa qualidade das ilhas pode  
442 diminuir o interesse dos morcegos em usá-las, diminuindo sua atividade nesses  
443 ambientes.

444       Foram registradas mais espécies nas ilhas (21) do que na FC (17) o que pode  
445 ser artefato da maior amostragem nas ilhas (28 e 6 pontos de amostragem,  
446 respectivamente). Apesar de menos rica em termos gerais, a FC teve maior riqueza  
447 local do que as ilhas. Esse padrão foi encontrado em outros dois trabalhos com  
448 filostomídeos em ilhas de hidrelétricas (**Cosson et al. 1999b, Meyer and Kalko**  
449 **2008**). Com MIA, **Struebig et al. (2008)** encontraram maior número de espécies em  
450 cinco parcelas de FC do que em 34 fragmentos de floresta na Malásia e **Frick et al.**  
451 **(2008)** encontraram mais espécies na península do que em ilhas naturais no Golfo  
452 do México. Mas é necessária cautela ao comparar esses resultados, uma vez que  
453 ou o grupo de morcegos, ou o método ou os sistemas de amostragem desses  
454 trabalhos foram diferentes dos empregados no presente estudo, o que pode ter  
455 levado às diferentes respostas. No único estudo com MIA em ilhas de hidrelétricas,  
456 foram encontradas mais espécies nas ilhas do que nos pontos de FC (**Estrada-**

457 **Villegas et al. 2010**). Os autores trabalharam com todas as famílias de MIA, mas  
458 quando somente os MIA florestais foram considerados não houve diferença entre a  
459 riqueza da FC e das ilhas.

460 Mas porque em Balbina a riqueza local foi maior na FC em comparação às  
461 ilhas? Supõe-se que na FC a maior qualidade da estrutura da vegetação provê uma  
462 maior gama de recursos e permite o uso por mais espécies, enquanto a baixa  
463 qualidade do habitat nas ilhas não permite que várias espécies usem o ambiente  
464 juntas, diminuindo a riqueza local (**Johnson 2007, Pilskog et al. 2016**). De fato, em  
465 ilhas menores que 10 ha, somente espécies generalistas ou que forrageiam sobre a  
466 água foram registradas, enquanto que espécies com hábitos mais especializados  
467 ficaram restritas às FC e ilhas maiores. Além disso, a cacaia atua como um filtro  
468 ambiental para várias espécies de morcegos florestais (**e.g. Cosson et al. 1999b,**  
469 **Meyer and Kalko 2008 a,b, Estrada-Villegas et al. 2010**), restringindo as espécies  
470 de morcegos que podem chegar até as ilhas. Então, assim como a atividade dos  
471 morcegos, o número de espécies locais de MIA nas ilhas foi menor devido ao grande  
472 contraste em relação à matriz e à menor qualidade do ambiente local. Porém,  
473 mesmo que as ilhas não consigam suportar uma grande riqueza de espécies em  
474 escala local, o conjunto delas pode abrigar uma quantidade de espécies significativa  
475 em escala mais ampla (**Estrada et al. 1993, Estrada and Coates-Estrada 2002**).  
476 Diferentes espécies possuem requisitos ambientais particulares (**Rosenzweig 1995**)  
477 e a grande variação na qualidade dos habitats nas ilhas em Balbina (**Benchimol**  
478 **and Peres 2015a**) pode ser o principal fator que explique a alta diversidade beta  
479 encontrada entre as ilhas.

480 O fato de características locais do ambiente influenciarem mais a atividade e  
481 riqueza dos MIA em relação a variáveis de ampla escala já foi reportado em outros

482 trabalhos (**Gorresen et al. 2005, Klingbeil and Willing 2009**). Um estudo mostrou  
483 que a riqueza e a abundância de MIA no Panamá respondem principalmente a  
484 características locais e não são afetadas por características de ampla escala da  
485 paisagem (**Estrada-Villegas et al. 2012**). O efeito de borda muda o microclima e o  
486 micro-habitat local, alterando a estrutura dos ambientes. Isso ocorre principalmente  
487 através do aumento na mortalidade de árvores e da incidência de ventos, que levam  
488 a mudanças na composição das assembleias de plantas e animais, além de facilitar  
489 invasões biológicas (**Laurance et al. 2002**). Em conformidade com isso, a distância  
490 da borda foi um dos principais preditores da mudança na composição e da estrutura  
491 da vegetação em Balbina (**Benchimol and Peres 2015<sup>a</sup>**). Parcelas de vegetação  
492 próximas à borda possuem menor disponibilidade de abrigos, composição alterada  
493 de insetos e ambiente menos propício ao voo. Isso influencia diretamente na  
494 atividade dos morcegos (**Jung et al. 2012**), uma vez que altera a intensidade de  
495 obstáculos presentes, o que reflete na menor mobilidade e eficácia na captura de  
496 insetos durante o voo (**Schinitzler and Kalko 2001**). Esse conjunto de  
497 características possivelmente fazem com que as assembleias de MIA posicionadas  
498 mais próximas à borda do ambiente em Balbina possuam menor atividade e riqueza  
499 de espécies.

500

### 501 ***Diferenças na composição das assembleias***

502 Em Balbina ocorre uma forte substituição de espécies de MIA, tanto da FC para as  
503 ilhas, quanto à medida que o tamanho da ilha diminui. Além disso, a composição da  
504 FC foi mais parecida com ilhas maiores do que com ilhas menores. Resultado similar  
505 foi encontrado em assembleias de MIA em fragmentos florestais em uma floresta  
506 tropical da Malásia, onde um forte padrão de aninhamento foi verificado (**Struebig et**

507 **al. 2008**). Da mesma maneira, um padrão aninhado na composição de morcegos  
508 filostomídeos foi encontrado em ilhas florestais no lago de uma hidrelétrica no  
509 Panamá (**Meyer and Kalko 2008a**). A diferença encontrada entre o observado em  
510 Balbina e os estudos acima pode ser artefato de uma matriz mais permeável na  
511 Malásia, e do grupo alvo ter características ecológicas diferentes no estudo realizado  
512 no Panamá.

513 O processo de substituição de espécies na composição das assembleias  
514 pode ocorrer tanto temporal quanto espacialmente, devido a diferenças e/ou  
515 restrições ambientais causadas por um evento gatilho (**Qian et al. 2005, Jackson  
516 and Sax, 2009**). Esse processo depende da dispersão de cada organismos e da  
517 maneira que cada um deles irá (re)colonizar o ambiente (**Baselga 2008**). Em  
518 Balbina, à medida que o tamanho da ilha diminui, a estrutura da vegetação também  
519 varia, diminuindo sua qualidade para organismos florestais (**Benchimol and Peres  
520 2015a**). Isso deve ter levado a processos de extinção e recolonização das ilhas, mas  
521 a maneira e intensidade que esses processos ocorreram dependem das  
522 características de cada espécie, o que não foi estudado.

523 Após o enchimento do lago, espécies mais sensíveis a distúrbios e  
524 especializadas na ocupação de florestas primárias (e.g. *E. brasiliensis*, *E.  
525 chiriquinus*) devem ter desaparecido paulatinamente inclusive nas ilhas maiores,  
526 uma vez que a qualidade do habitat também diminuía. Espécies que toleram um  
527 certo nível de distúrbio e conseguem utilizar florestas primárias e secundárias (e.g.  
528 *P. parnellii*, *C. maximilliani*, *S. bilineata*, *C. brevirostris*, *S. Leptura*, *M. riparius*),  
529 aparentemente conseguiram se manter ou se estabelecer em algumas ilhas, porém  
530 a degradação ambiental em ilhas menores também gera respostas negativas nesses  
531 morcegos. Contrariamente, espécies que se beneficiam de corpos d'água (e.g. *N.*

532 *leporinus*, *R. naso*) e espécies generalistas (e.g. *M. nigricans*, *E. furinalis*, *R. io*, *L.*  
533 *blosevillii*, *P. gymnonotus*, *P. personatus*, *S. canenscens*) devem ter aumentado sua  
534 atividade e ocupação em ilhas pequenas, uma vez que toleram condições  
535 ambientais mais extremas e não teriam sofrido mais a possível pressão da  
536 competição com as espécies florestais. *Diclidurus sp.*, *P. trinitatis*, *P. kapleri*,  
537 *Lasiurus sp.*, *P. macrotis*, *Thyroptera sp.* e *F. horrens* foram consideradas  
538 localmente raras, então seria precipitado tirar conclusões semelhantes para essas  
539 espécies. Já *P. parnellii* 54KHz e *P. parnellii* 59KHz provavelmente representam  
540 duas espécies distintas entre si e diferentes de *P. parnellii*: a primeira seria  
541 *Pteronotus rubiginosus* enquanto a segunda corresponderia a uma espécie não  
542 descrita (**De Thoyse et al. 2014**). Como existe esse impasse na identificação,  
543 também é precipitado tirar conclusões sobre esses morcegos, mesmo sabendo que  
544 *P. parnellii* é uma espécie que prefere florestas mas tolera certo nível de distúrbio  
545 (**dos Reis et al. 2007**). Sendo assim, as preferências ambientais de cada espécie e  
546 a dinâmica de perda de qualidade do habitat devido à insularização levaram ao forte  
547 padrão de substituição de espécies encontrado nas ilhas em Balbina.

548         Porém se o tamanho da ilha influencia na composição de MIA, por que a  
549 riqueza e a atividade não foram relacionadas ao tamanho da ilha? Supõe-se que  
550 isso tenha ocorrido porque tanto ilhas grandes, quanto ilhas pequenas conseguem  
551 incorporar um número parecido de espécies de MIA em Balbina, apesar da  
552 composição distinta (**Figura 4**). Ilhas maiores possuem maior diversidade de  
553 espécies de árvores e são mais heterogêneas, logo abrigam morcegos mais  
554 sensíveis às mudanças ambientais. Ilhas pequenas, por outro lado, geralmente são  
555 compostas por espécies de árvores generalistas e secundárias, resistentes à  
556 degradação ambiental, portanto, beneficiam espécies de morcegos de hábitos

557 generalistas (**Benchimol and Peres 2015a**). Esse padrão foi confirmado no nosso  
558 estudo, uma vez que a composição das assembleias respondeu fortemente ao  
559 número de espécies de árvores em cada parcela amostrada (**Figura 4**).

560         Esse processo, explicado acima, é diferente de quando as espécies de  
561 ambientes degradados formam subconjuntos da assembleia original. Sob um padrão  
562 de aninhamento, as áreas degradadas têm obrigatoriamente um número menor de  
563 espécies quando comparadas a áreas mais preservadas ou floretas contínuas  
564 (**Meyer and Kalko 2008a, Struebig et al. 2008**). Nossos resultados salientam a  
565 importância de diferenciar esses padrões e os eventos formadores deles, levando a  
566 uma compreensão correta dos processos que estão ocorrendo no ambiente  
567 (**Baselga 2010**). O padrão de organização das assembleias em diferentes  
568 localidades implica em diferentes aplicações de medidas de conservação. Regiões  
569 cujas assembleias têm um padrão aninhado tendem a priorizar a conservação de  
570 poucas localidades mais preservadas e mais ricas em espécies. Em contrapartida,  
571 cenários onde a substituição de espécies é o principal padrão encontrado  
572 necessitam de planejamentos que priorizem a conservação de várias localidades  
573 com características diferentes, mesmo que estas não sejam as mais ricas (**Baselga**  
574 **2010**).

575

## 576 **Conclusões**

577 Este estudo mostrou que os MIA foram afetados fortemente pelo isolamento em  
578 ilhas florestais no lago da UHE Balbina. As assembleias responderam tanto em  
579 escala de paisagem quanto a características locais do ambiente. O forte contraste  
580 da matriz e a perda de qualidade do habitat em ilhas pequenas, adicionados à



581 características ecológicas de cada uma das espécies de MIA, levaram a um forte  
582 padrão de substituição de espécies entre ilhas de diferentes tamanhos.

583

#### 584 **AGRADECIMENTOS**

585 Nós agradecemos à Reserva Biológica do Uatumã por todo o apoio logístico e  
586 financeiro durante os trabalhos de campo. Ao assistente de campo Dedeu pelos  
587 serviços prestados com muito bom humor. Agradecemos à The Rufford Foundation,  
588 IdeaWild e National Geographic Society pelo financiamento do projeto, ao Programa  
589 Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais pela disponibilização do laboratório em  
590 Manaus. R. Di Ponzio agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento  
591 Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de mestrado e à Fundação de Amparo à  
592 Pesquisa do Estado do Amazonas pela bolsa de apoio técnico concedida após o fim  
593 da bolsa do CNPq.

594

#### 595 **REFERÊNCIAS**

596 Anderson M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis  
597 of variance. *Austral ecology* 26: 32-46.

598 Anderson M. J., Ellingsen K. E. and McArdle B. H. 2006. Multivariate  
599 dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology letters* 9: 683-693.

600 Appel G., López-Baucells A., Magnusson W. E. and Bobrowiec P. E. D. 2017.  
601 Aerial insectivorous bat activity in relation to moonlight intensity. *Mammalian Biology-*  
602 *Zeitschrift für Säugetierkunde* 85: 37-46.

603 Assahira C. et al. 2017. Tree mortality of a flood-adapted species in response  
604 of hydrographic changes caused by an Amazonian river dam. *Forest Ecology and*  
605 *Management* 396: 113-123.

606 Austin M. P. 2013. Inconsistences between theory and methodology: a  
607 recurrent problem in ordination studies. *Journal of Vegetation Science* 24: 251–268.

608 Barataud M., Giosa S., Leblanc F., Ruf-ray V., Disca T., Tillon L., Delaval M.,  
609 Haquart A. and Dewynter M. 2013. Identification et écologie acoustique des  
610 chiroptères de Guyane française. *Le Rhinolophe*, 19: 103-145.

611 Baselga A. 2008. Determinants of species richness, endemism and turnover in  
612 European longhorn beetles. *Ecography* 31: 263-271.

613 Baselga A. and Orme C. D. L. 2012. betapart: an R package for the study of  
614 beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3.5: 808-812.

615 Benchimol M. and Venticinque E. M. 2014. Responses of Primates to  
616 Landscape Change in Amazonian Land-bridge islands—a Multi-scale  
617 Analysis. *Biotropica* 46: 470-478.

618 Benchimol M., & Peres C. A. 2015a. Edge-mediated compositional and  
619 functional decay of tree assemblages in Amazonian forest islands after 26 years of  
620 isolation. *Journal of Ecology* 103: 408-420.

621 Benchimol M. and Peres C. A. 2015b. Predicting local extinctions of  
622 Amazonian vertebrates in forest islands created by a mega dam. *Biological*  
623 *Conservation* 187: 61-72.

624 Benchimol M. and Peres C. A. 2015. Widespread forest vertebrate extinctions  
625 induced by a mega hydroelectric dam in lowland Amazonia. *PloS one* 10: e0129818.

626 Bernard E., Cunha Tavares V. D and Sampaio E. 2011. Compilação  
627 atualizada das espécies de morcegos (Chiroptera) para a Amazônia Brasileira. *Biota*  
628 *neotropica* 11: 36-46.

629 Bicudo T., Anciães M., Benchimol M., Peres C. A. and Simões P. I. 2016.  
630 Insularization effects on acoustic signals of 2 suboscine Amazonian birds. *Behavioral*  
631 *Ecology* 27: 1480-1490.

632 Cosson J. F., Ringuet S., Claessens O., De Massary J. C., Dalecky A., Villiers  
633 J. F., Granjon L. and Pons J. M. 1999a. Ecological changes in recent land-bridge  
634 islands in French Guiana, with emphasis on vertebrate communities. *Biological*  
635 *conservation* 91: 213-222.

636 Cosson J. F., Pons J. M. and Masson D. 1999b. Effects of forest  
637 fragmentation on frugivorous and nectarivorous bats in French Guiana. *Journal of*  
638 *Tropical Ecology* 15: 515-534.

639 De Thoisy B., Pavan A. C., Delaval M., Lavergne A., Luglia T., Pineau K.,  
640 Ruedi M., Rufay V. and Catzeflis F. 2014. Cryptic diversity in common mustached  
641 bats *Pteronotus cf. parnellii* (Mormoopidae) in French Guiana and Brazilian  
642 Amapá. *Acta Chiropterologica* 16: 1-13.

643 Diamond J. 2001. Dammed experiments!. *Science* 294: 1847-1848.

644 Dos Reis N. R., Peracchi A. L., Pedro W. A. and de Lima I. P. 2007 (Eds).  
645 Morcegos do Brasil. Universidade Estadual de Londrina.

646 dos Santos G. M. and OLIVEIRA A. B. 1999. A pesca no reservatório da  
647 hidrelétrica de Balbina (Amazonas, Brasil). *Acta Amazonica* 29: 145-163.

648 ELETRONORTE/IBAMA 1997. Plano de manejo fase I. Reserva Biológica do  
649 Uatumã. Brasília, p. 173

650 Emer C., Venticinque E. and Fonseca C. R. 2013. Effects of Dam-Induced  
651 Landscape Fragmentation on Amazonian Ant-Plant Mutualistic  
652 Networks. *Conservation Biology* 27: 763-773

653 Estrada A., Coates-Estrada R. and Meritt D. 1993. Bat species richness and  
654 abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas,  
655 Mexico. *Ecography* 16: 309-318.

656 Estrada A. and Coates-Estrada R. 2002. Bats in continuous forest, forest  
657 fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico.  
658 *Biological Conservation* 103: 237-245.

659 Estrada A., Jiménez C., Rivera A. and Fuentes E. 2004. General bat activity  
660 measured with an ultrasound detector in a fragmented tropical landscape in Los  
661 Tuxtlas, Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation* 27: 5-13.

662 Estrada-Villegas S., Meyer C. F. and Kalko E. K. 2010. Effects of tropical  
663 forest fragmentation on aerial insectivorous bats in a land-bridge island  
664 system. *Biological Conservation* 143: 597-608.

665 Estrada-Villegas S., McGill B. J. and Kalko, E. K. 2012. Climate, habitat, and  
666 species interactions at different scales determine the structure of a Neotropical bat  
667 community. *Ecology* 93: 1183-1193.

668 Ethier K. and Fahrig, L. 2011. Positive effects of forest fragmentation,  
669 independent of forest amount, on bat abundance in eastern Ontario,  
670 Canada. *Landscape Ecology* 26: 865-876.

671 Ewers R. M. and Didham R. K. 2006. Confounding factors in the detection of  
672 species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews* 81: 117-142.

673 Fahrig L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount  
674 hypothesis. *Journal of Biogeography*: 40: 1649-1663.

675 Farneda F. Z., Rocha R., López-Baucells A., Groenenberg M., Silva I.,  
676 Palmeirim J. M., Bobrowiec P. E. D. and Meyer C. F. 2015. Trait-related responses to  
677 habitat fragmentation in Amazonian bats. *Journal of applied ecology* 52: 1381-1391.

678 Fearnside P. M. 2015. Hidrelétricas na Amazônia: impactos ambientais e  
679 sociais na tomada de decisões sobre grandes obras, Manaus: Editora do INPA,  
680 296p.

681 Feitosa G.S., Graça P.M.L.A. and Fearnside P.M. 2007. Estimativa da zona  
682 de deplecionamento da hidrelétrica de Balbina por técnica de sensoriamento remoto  
683 p. 6713 – 6720 In: Epiphany J.C.N., Galvão L.S. and Fonseca L.M.G. (Eds) Anais  
684 XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, Florianópolis, Brasil, Instituto  
685 Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE), São José dos Campos-São Paulo, Brasil,  
686 p. 21-26.

687 Fenton M. B., Faure P. A. and Ratcliffe, J. M. 2012. Evolution of high duty  
688 cycle echolocation in bats. *Journal of Experimental Biology* 215: 2935-2944.

689 Finer M. and Jenkins C. N. 2012. Proliferation of hydroelectric dams in the  
690 Andean Amazon and implications for Andes-Amazon connectivity. *Plos one* 7:  
691 e35126.

692 Frick W. F., Hayes J. P. and Heady III P. A. 2008. Island biogeography of bats  
693 in Baja California, Mexico: patterns of bat species richness in a near-shore  
694 archipelago. *Journal of Biogeography* 35: 353-364.

695 Fuentes-Montemayor E., Goulson D., Cavin L., Wallace J. M. and Park K. J.  
696 2013. Fragmented woodlands in agricultural landscapes: the influence of woodland  
697 character and landscape context on bats and their insect prey. *Agriculture,  
698 ecosystems & environment* 172: 6-15.

699 Gardner A. L. (Ed). 2008. Mammals of South America, volume 1: marsupials,  
700 xenarthrans, shrews, and bats (Vol. 2). University of Chicago Press. p. 669.

701 Gibson L., Lynam A. J., Bradshaw C. J., He F., Bickford D. P., Woodruff D. S.,  
702 Bumrungsri and Laurance, W. F. 2013. Near-complete extinction of native small  
703 mammal fauna 25 years after forest fragmentation. *Science* 341: 1508-1510

704 Giraudoux P. 2017. pgirmess: Data Analysis in Ecology. R package version  
705 1.6.7. <https://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>

706 Gorresen P. M., Willig M. R. and Strauss R. E. 2005. Multivariate analysis of  
707 scale-dependent associations between bats and landscape structure. *Ecological*  
708 *Applications* 15: 2126-2136.

709 Heer K., Helbig-Bonitz M., Fernandes R. G., Mello M. A. and Kalko E. K. 2015.  
710 Effects of land use on bat diversity in a complex plantation–forest landscape in  
711 northeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 96: 720-731.

712 Henry M., Cosson J. F. and Pons J. M. 2007. Abundance may be a misleading  
713 indicator of fragmentation-sensitivity: the case of fig-eating bats. *Biological*  
714 *Conservation* 139: 462-467.

715 Hintze F., Duro V., Carvalho J. C., Eira C., Rodrigues P. C. and Vingada J.  
716 2016. Influence of reservoirs created by small dams on the activity of bats. *Acta*  
717 *Chiropterologica* 18: 395-408

718 Holland J. D., Bert D. G. and Fahrig L. 2004. Determining the spatial scale of  
719 species' response to habitat. *Bioscience*, 54: 227-233.

720 International Rivers, Fundación Proteger and ECOA 2017. Dams in Amazonia,  
721 <http://www.dams-info.org/> (accessed on 06,29,2017).

722 Jakobsen L., Olsen M. N. and Surlykke A. 2015. Dynamics of the echolocation  
723 beam during prey pursuit in aerial hawking bats. *Proceedings of the National*  
724 *Academy of Sciences* 112: 8118-8123.

725 Jackson S. T. and Sax D. F. 2010. Balancing biodiversity in a changing  
726 environment: extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in*  
727 *ecology & evolution* 25: 153-160.

728 Jaeger J. A. 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh  
729 size: new measures of landscape fragmentation. *Landscape ecology* 15: 115-130.

730 Johnson M. D. 2007. Measuring habitat quality: a review. *The Condor* 109:  
731 489-504.

732 Jung K., Kalko E. K. V. and Von Helversen, O. 2007. Echolocation calls in  
733 Central American emballonurid bats: signal design and call frequency alternation.  
734 *Journal of Zoology* 272: 125-137.

735 Jung K., Kaiser S., Böhm S., Nieschulze J. and Kalko, E. K. 2012. Moving in  
736 three dimensions: effects of structural complexity on occurrence and activity of  
737 insectivorous bats in managed forest stands. *Journal of Applied Ecology* 49: 523-  
738 531.

739

740 Kalko E. K., Estrada Villegas S., Schmidt M., Wegmann M. and Meyer, C. F.  
741 2008. Flying high—assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and*  
742 *Comparative Biology*, 48: 60-73.

743 Klingbeil B. T. and Willig M. R. 2009. Guild-specific responses of bats to  
744 landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest.  
745 *Journal of Applied Ecology* 46: 203-213.

746 Latrubesse E. M. et al. 2017. Damming the rivers of the Amazon  
747 basin. *Nature* 546: 363-369.

748 Laurance W. F. et al. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments:  
749 a 22-year investigation. *Conservation Biology* 16: 605-618.

750 Laurance W. F. et al. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year  
751 investigation. *Biological Conservation* 144: 56-67.

752 Law B. S., Anderson J. and Chidel M. 1999. Bat communities in a fragmented  
753 forest landscape on the south-west slopes of New South Wales, Australia. *Biological*  
754 *Conservation* 88: 333-345.

755 López-Baucells A., Rocha R., Bobrowiec P.E.D., Bernard E., Palmeirim J. and  
756 Meyer C. 2016. Field Guide to Amazonian Bats. Editora INPA, Manaus, 168 p.

757 Marciente R., Bobrowiec P. E. D., & Magnusson W. E. 2015. Ground-  
758 vegetation clutter affects phyllostomid bat assemblage structure in lowland  
759 Amazonian forest. *PloS one* 10: e0129560

760 Melack J.M. and Hess L.L. 2010. Remote sensing of the distribution and  
761 extend of wetlands in the Amazon basin. In: Junk W.J., Piedade M.T.F., Wittmann F.,  
762 Schöngart J., Parolin P. (Eds), Central Amazonian Floodplain Forests:  
763 Ecophysiology, Biodiversity and Sustainable Management. Ecological Studies, vol.  
764 210. Springer Verlag, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, p. 43–59.

765 Meyer C. F. and Kalko E. K. 2008a. Assemblage-level responses of  
766 phyllostomid bats to tropical forest fragmentation: land-bridge islands as a model  
767 system. *Journal of Biogeography* 35: 1711-1726.

768 Meyer C. F. and Kalko E. K. 2008b. Bat assemblages on Neotropical land-  
769 bridge islands: nested subsets and null model analyses of species co-occurrence  
770 patterns. *Diversity and Distributions* 14: 644-654.

771 Meyer C. F., Struebig M. J. and Willig M. R. 2016. Responses of tropical bats  
772 to habitat fragmentation, logging, and deforestation. In: Voigt C. C. and Kingstone T  
773 (Eds), *Bats in the anthropocene: Conservation of bats in a changing world*, Springer  
774 International Publishing, p. 63-103.



775 Ochoa J., O'Farrell M. J. and Miller, B. W. 2000. Contribution of acoustic  
776 methods to the study of insectivorous bat diversity in protected areas from northern  
777 Venezuela. *Acta Chiropterologica* 2: 171-183.

778 O'Farrell M. J. and Miller, B. W. 1997. A new examination of echolocation calls  
779 of some neotropical bats (Emballonuridae and Mormoopidae). *Journal of*  
780 *Mammalogy*, 78: 954-963.

781 O'Farrell M. J., Corben C. and Gannon, W. L. 2000. Geographic variation in  
782 the echolocation calls of the hoary bat (*Lasiurus cinereus*). *Acta Chiropterologica* 2:  
783 185-196.

784 Oksanen J. et al. 2016. Vegan: Community Ecology Package. R package  
785 version 2.4-1. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

786 Paglia A. P. et al. 2012. Annotated checklist of Brazilian mammals 2<sup>nd</sup>  
787 edition. *Occasional papers in conservation biology* 6: 76 p.

788 Pilskog H. E., Birkemoe T., Framstad E. and Sverdrup-Thygeson, A. 2016.  
789 Effect of habitat size, quality, and isolation on functional groups of beetles in hollow  
790 oaks. *Journal of Insect Science*, 16: 26.

791 Pons J. M. and Cosson J. F. 2002. Use of forest fragments by animalivorous  
792 bats in french Guiana. *Revue D'écologie* 57: 117-130.

793 Prevedello J. A. and Vieira M. V. 2010. Does the type of matrix matter? A  
794 quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation* 19: 1205-1223.

795 Qian H., Ricklefs R. E. and White P. S. 2005. Beta diversity of angiosperms in  
796 temperate floras of eastern Asia and eastern North America. *Ecology Letters* 8: 15-  
797 22.

798 QGIS Development Team 2017. QGIS Geographic Information System. Open  
799 Source Geospatial Foundation. URL <http://qgis.osgeo.org>

800 R Core Team 2017. R: A language and environment for statistical computing.  
801 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL [https://www.R-](https://www.R-project.org/)  
802 [project.org/](https://www.R-project.org/).

803 Rainho A. and Palmeirim J. M. 2011. The importance of distance to resources  
804 in the spatial modelling of bat foraging habitat. *PLoS One* 6: e19227.

805 Rebelo H. and Rainho A. 2009. Bat conservation and large dams: spatial  
806 changes in habitat use caused by Europe's largest reservoir. *Endangered species*  
807 *research* 8: 61-68.

808 Renfrew R. B. and Ribic C. A. 2008. Multi-scale models of grassland  
809 passerine abundance in a fragmented system in Wisconsin. *Landscape Ecology* 23:  
810 181-193.

811 Schnitzler H. U. and Kalko E. K. 2001. Echolocation by Insect-Eating Bats: We  
812 define four distinct functional groups of bats and find differences in signal structure  
813 that correlate with the typical echolocation tasks faced by each group. *Bioscience* 51:  
814 557-569.

815 Siemers B. M., Kalko E. K. and Schnitzler H. U. 2001. Echolocation behavior  
816 and signal plasticity in the Neotropical bat *Myotis nigricans* (Schinz,  
817 1821)(Vespertilionidae): a convergent case with European species of *Pipistrellus*?.  
818 *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 317-328.

819 Struebig M. J., Kingston T., Zubaid A., Mohd-Adnan A. and Rossiter, S. J.  
820 2008. Conservation value of forest fragments to Palaeotropical bats. *Biological*  
821 *Conservation* 141: 2112-2126.

822 Surlykke A., Jakobsen L., Kalko E. K. and Page, R. A. 2013. Echolocation  
823 intensity and directionality of perching and flying fringe-lipped bats, *Trachops*  
824 *cirrhosus* (Phyllostomidae). *Frontiers in physiology*, 4: 1-9.

825           Terborgh J. et al. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest  
826 fragments. *Science* 294:1923-1926.

827           Walsh C. AND MacNally R. 2008. Hier.part: Hierarchical Partitioning. R  
828 package version 1.0-3.

829           Winemiller K. O. et al. 2016. Balancing hydropower and biodiversity in the  
830 Amazon, Congo, and Mekong. *Science* 351: 128-129.

831