

**Riqueza e abundância de espécies de *Piper* L. (Piperaceae) associadas à
dispersão pelo morcego *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758)
(Phyllostomidae)**

BRUNA TAVARES DA COSTA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO – UENF
CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO – 2026

Riqueza e abundância de espécies de *Piper* L. (Piperaceae) associadas à dispersão pelo morcego *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) (Phyllostomidae)

BRUNA TAVARES DA COSTA

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Trindade Nascimento

Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

Coorientador: Prof. Dr. Leandro Rabello Monteiro

Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO – 2026

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

C837

Costa, Bruna Tavares da.

Riqueza e abundância de espécies de *Piper* L. (Piperaceae) associadas à dispersão pelo morcego *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) (Phyllostomidae) / Bruna Tavares da Costa. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2026.

78 f. : il.

Inclui bibliografia.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Biociências e Biotecnologia, 2026.

Orientador: Marcelo Trindade Nascimento.

Coorientador: Leandro Rabello Monteiro.

1. Piperaceae. 2. dispersão de sementes. 3. interação planta-animal. 4. morcegos frugívoros. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 577

Riqueza e abundância de espécies de *Piper* L. (Piperaceae) associadas à dispersão pelo morcego *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) (Phyllostomidae)

BRUNA TAVARES DA COSTA

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 20 de fevereiro de 2026.

Comissão Examinadora:

Dr. João Marcelo Alvarenga Braga (JBJR)

Dr. Marcelo Rodrigues Nogueira (UFRRJ)

Dr^a Vanessa Ribeiro Matos (UENF)

Dr. Leandro Rabello Monteiro (UENF) – (Coorientador)

Dr. Marcelo Trindade Nascimento (UENF) – (Orientador)

♪... *Slow down, you're doing fine, you can't be
everything you wanna be before your time...*

Billy Joel

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Prof. Dr. Marcelo Trindade Nascimento, por ter aceitado me orientar, confiado em meu trabalho e me presenteado com este projeto, do qual me apropriei com muito carinho. Agradeço pelos ensinamentos ao longo de toda a pesquisa, pelas trocas constantes, que contribuíram não apenas para a minha formação profissional, mas também para o meu crescimento pessoal. Pela forma sempre leve, humana e descontraída com que conduz a orientação e lida conosco, seus alunos. Obrigada pela paciência, principalmente nos momentos em que eu surtei achando que tudo ia dar errado rs.

Ao Prof. Dr. Leandro R. Monteiro, por toda a orientação, disponibilidade e paciência comigo ao longo do projeto. Todo o seu auxílio foi de suma importância para a realização deste trabalho, pelo qual sou imensamente grata. Admiro sua forma de trabalhar e a coerência com que faz ciência, me proporcionou aprendizados que levarei para a vida.

Aos membros da banca pela disponibilidade e pelas contribuições ao trabalho.

À minha ex-orientadora e amiga, Ana Paula da Silva, sem a qual eu não estaria aqui hoje. Foi quem viu potencial em mim, me incentivou e me auxiliou na entrada no mestrado. Sou muito grata por todo o suporte e pelos conselhos de sempre.

Aos meus amigos de república e do grupo EcoVeg, Mariana Faitanin, Bianca Reis e Igor Broggio. Primeiramente, por me receberem e me acolherem tão bem; por toda a ajuda, suporte e conselhos (nem sempre tão bons, rs). Obrigada pelas trocas, pelos momentos de descontração, pelos choros e pelas alegrias compartilhadas. Brinco dizendo que não sei o que fiz para merecer ter ido morar no B3-404, mas não tenho dúvidas de que foi o melhor lugar em que eu poderia estar. Obrigada por tudo.

Àqueles que me ajudaram nos trabalhos de campo - João Lucas Azevedo, Jhonnatas Paiva, Leandro José da Silva e o técnico Gerson Rocha da Purificação. Sem vocês, eu nem sei... sou grata por toda a ajuda, conversas fiadas (e as sérias também) e pelas risadas nos momentos de exaustão. Vivemos bons momentos.

Aos motoristas da ASTRAN, por todo suporte às idas ao campo.

Aos colegas do grupo de Ecologia Vegetal e do grupo de Ecologia e Evolução de Morcegos, em especial ao Lucas Carneiro, sempre disposto a ajudar, compartilhar ideias e me incentivar.

Aos amigos que fiz ao longo dessa caminhada, em especial Larissa, Lavínia e Karoline.

A toda equipe do Herbário HUENF, por todo o suporte e auxílio com o material coletado.

À Dra. Elsie Franklin Guimarães (Jardim Botânico do Rio de Janeiro) e a MSc. Luciana de Moura Cavalcante, pela confirmação da identificação das espécies de *Piper*.

Ao ICMBIO, pela concessão da licença de trabalho na Reserva Biológica União, e a toda a equipe da reserva, sempre atenciosa e disposta a ajudar.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, ao Laboratório de Ciências Ambientais e à Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, pela oportunidade de cursar o mestrado.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Rio de Janeiro (FAPERJ), pelo suporte financeiro à realização das pesquisas e pela concessão das bolsas de estudo recebidas.

Sumário

LISTA DE TABELAS.....	viii
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE ANEXOS.....	x
RESUMO.....	xi
ABSTRACT	xii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVOS.....	5
2.1. Objetivo Geral	5
2.2. Objetivos específicos.....	5
3. HIPÓTESE.....	6
4. MATERIAL E MÉTODOS	6
4.1. Área de estudo	6
4.2. Amostragem de <i>Piper</i>	8
4.3. Chuva de sementes.....	10
4.4. Coleta de fezes de morcegos	12
4.5. Identificação das espécies de <i>Piper</i>	14
4.6. Análises estatísticas	14
4.6.1 Estrutura e diversidade das populações de <i>Piper</i>	15
4.6.2 Padrões de deposição de sementes em relação aos abrigos de morcegos	17
4.6.3 Composição da dieta de <i>Carollia perspicillata</i>	18
5. RESULTADOS	18
5.1. Composição e distribuição das espécies do gênero <i>Piper</i>	18
5.2. Influência dos abrigos na distribuição das espécies de <i>Piper</i>	23
5.3. Padrões de deposição de sementes em relação aos abrigos de morcegos	36
5.4. Composição da dieta de <i>Carollia perspicillata</i>	42
6. DISCUSSÃO.....	45
6.1. Estrutura e composição da comunidade de <i>Piper</i>	46
6.2. Chuva de sementes e a influência dos abrigos.....	49
6.3. Dieta de <i>Carollia perspicillata</i> na Rebio União	51
6.4. A influência de <i>C. perspicillata</i> na comunidade de <i>Piper</i> na Rebio União	54
7. CONCLUSÃO	56
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	58
9. ANEXOS.....	64

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Abundância e riqueza de espécies do gênero <i>Piper</i> nas parcelas amostradas na Reserva Biológica União. As parcelas estão distribuídas em duas áreas com abrigos utilizados por <i>Carollia perspicillata</i> (Abrigo 1 e Abrigo 2) e áreas controle, sem a presença de abrigos.	29
Tabela 2 - Chuva de Sementes: abundância e riqueza de sementes capturadas sob as plantas de <i>Piper</i> nas parcelas localizadas próximo aos dois abrigos utilizados por <i>Carollia perspicillata</i> na Reserva Biológica União.	36
Tabela 3 - Frequência de ocorrência (FO%) das sementes identificadas na chuva de sementes ao longo dos meses de amostragem (abril a setembro de 2025). O símbolo “x” indica a presença da espécie no respectivo mês.	38
Tabela 4 - Frequência de ocorrência (FO%) mensal das sementes ingeridas por <i>Carollia perspicillata</i> na Reserva Biológica União. Os valores indicam a proporção de amostras fecais contendo cada espécie vegetal em cada mês de coleta, e a coluna “FO% total” corresponde à frequência considerando todas as 129 amostras analisadas.	43

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Localização da área de estudo na Reserva Biológica União, estado do Rio de Janeiro, Brasil. Os painéis inferiores mostram, em detalhe, as áreas amostradas próximas aos abrigos de <i>Carollia perspicillata</i> (em azul) e as áreas controle (em vermelho), bem como a disposição das unidades amostrais (P7-P9).	7
Figura 2 - Abrigos artificiais utilizados por <i>Carollia perspicillata</i> na Reserva Biológica União. (A) depósito abandonado - Abrigo 1; (B) escritório abandonado - Abrigo 2; (C) Grupo de machos de <i>Carollia perspicillata</i> ; (D) Indivíduo macho de <i>Carollia perspicillata</i>	9
Figura 3 - Disposição das parcelas e esquema do método de amostragem dos indivíduos de <i>Piper</i> em fragmentos de floresta próximos aos abrigos.	10
Figura 4 - Delineamento amostral do estudo da chuva de sementes dispersas por <i>Carollia perspicillata</i> na Reserva Biológica União. (A) Distribuição dos coletores (quadrados pretos) nas parcelas, posicionados a distâncias de 0 a 50 m do ponto mais próximo dos abrigos artificiais (casa). (B) Coletor de sementes utilizado para a captura dos diásporos.	11
Figura 5 - Processo de triagem das sementes. (A) lavagem das sementes em peneira com água corrente para remoção de resíduos; (B) disposição das sementes em papel absorvente para secagem.	12
Figura 6 - Fenologia reprodutiva das espécies do gênero <i>Piper</i> ao longo do período amostral (2025) na Reserva Biológica União. Espigas em formação: início do desenvolvimento das estruturas reprodutivas; inflorescência: presença de espigas florais com flores em desenvolvimento; infrutescência: presença de espigas com frutos	

em formação ou maduros; inflorescência e infrutescência simultâneas: ocorrência de flores e frutos na mesma planta.	19
Figura 7 - (A) <i>Piper aduncum</i> , inflorescência em antese; (B) <i>P. arboreum</i> ; (C) espigas de <i>P. arboreum</i> em diferentes estágios de desenvolvimento; (D) <i>P. cernuum</i> ; (E) <i>P. diospyrifolium</i> ; (F-H) <i>P. divaricatum</i> : (F) folhas; (G) inflorescência em antese; (H) infrutescência; (I) <i>P. cf. mollicomum</i> , espigas em inflorescência.	21
Figura 8 - (A) <i>Piper pseudopothifolium</i> ; (B) <i>P. vicosanum</i> ; (C) infrutescência de <i>P. vicosanum</i> em estágio de maturação; (D) <i>Piper</i> sp. 1, indivíduo com aproximadamente 1,5 m de altura; (E) infrutescência de <i>Piper</i> sp. 1; (F) <i>P. velutinibaccum</i> , inflorescência em antese; (G-H) <i>P. cf. rivinoides</i> , inflorescências em antese.	22
Figura 9 - (A-C) <i>Piper fluminense</i> , espigas em diferentes estágios de maturação; (D-E) <i>Piper</i> sp. 2, inflorescência em antese.	23
Figura 10 - Curvas de rarefação e extrapolação da riqueza de espécies de <i>Piper</i> nas três áreas amostradas (Abrigo 1, Abrigo 2 e Controle). As faixas sombreadas representam os intervalos de confiança de 95% para cada curva.	24
Figura 11 - Diagrama <i>boxplot</i> mostrando a variação da densidade total de <i>Piper</i> spp. (ind.m ⁻²) (A) e das três espécies mais abundantes (B, C e D) entre as áreas de estudo: Abrigo 1, Abrigo 2 e Controle, com os pontos representando os valores observados por parcela.	25
Figura 12 - Diagrama <i>boxplot</i> mostrando a variação das reamostragens <i>bootstrap</i> da diversidade em número equivalente de espécies (q = 1) de <i>Piper</i> entre as áreas de estudo: Abrigo 1, Abrigo 2 e Controle.	26
Figura 13 - Diagrama <i>boxplot</i> mostrando a variação das reamostragens <i>bootstrap</i> da diversidade em número equivalente de espécies (q = 2) de <i>Piper</i> entre as áreas de estudo: Abrigo 1, Abrigo 2 e Controle.	26
Figura 14 - Análise de redundância baseada em distâncias de Jaccard mostrando tendências de variação na composição de espécies de <i>Piper</i> entre as áreas próximas ao Abrigo 1, Abrigo 2 e área Controle, na Reserva Biológica União.	28
Figura 15 - Abundância relativa das espécies de <i>Piper</i> registradas nas áreas próximas aos abrigos (A1 e A2) e na área controle, na Reserva Biológica União.	30
Figura 16 - Distribuição percentual dos indivíduos de <i>Piper</i> por classes de altura (A) e classes diamétricas (B) nas áreas amostradas: Abrigo 1 - A1; Abrigo 2 - A2 e Controle - CTL.	31
Figura 17 - Relação entre a distância aos abrigos de <i>Carollia perspicillata</i> e a riqueza de espécies de <i>Piper</i>	32
Figura 18 - Relação entre a distância aos abrigos de <i>Carollia perspicillata</i> e a diversidade (H') de espécies de <i>Piper</i>	33
Figura 19 - Distância aos abrigos de <i>Carollia perspicillata</i> em relação à densidade das espécies de <i>Piper</i> (indivíduos m ⁻²): (A) <i>Piper diospyrifolium</i> e (B) <i>P. divaricatum</i>	34
Figura 20 - Distância aos abrigos de <i>C. perspicillata</i> em relação à densidade das espécies de <i>Piper</i> (indivíduos m ⁻²): (A) <i>Piper arboreum</i> e (B) <i>P. mollicomum</i>	35
Figura 21 - Abundância relativa das espécies registradas na chuva de sementes nas áreas próximas aos abrigos (A1 e A2), na Reserva Biológica União.	37

Figura 22 - Efeitos da abundância de indivíduos adultos de <i>Piper</i> (A) e da distância aos abrigos (B) sobre a riqueza da chuva de sementes.	39
Figura 23 - Efeitos da abundância de indivíduos adultos de <i>Piper</i> (A) e da distância aos abrigos (B) sobre a diversidade $q = 1$ de sementes.	40
Figura 24 - Relação entre a distância aos abrigos de <i>Carollia perspicillata</i> e a densidade sementes de <i>Piper arboreum</i> (indivíduos m^{-2}).	41
Figura 25 - Relação entre a distância aos abrigos de <i>Carollia perspicillata</i> e a densidade de sementes de <i>Piper diospyrifolium</i> (indivíduos m^{-2}).	42
Figura 26 - Análise de redundância baseada em distâncias de Jaccard, mostrando a variação na composição alimentar de <i>Carollia perspicillata</i> em função do sexo e da condição reprodutiva dos indivíduos. As categorias fisiológicas correspondem a: CondM.IM = machos imaturos; CondM.M = machos com testículos médios; CondM.G = machos com testículos grandes; CondF.gv = fêmeas grávidas; CondF.lc = fêmeas lactantes; SexoM = sexo masculino; SexoF = sexo feminino.	45

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1 - Espécies do gênero <i>Piper</i> registradas na Reserva Biológica União (RJ), com indicação de registros prévios na base speciesLink e das espécies registradas no presente estudo. Espécies assinaladas com asterisco (*) correspondem a novos registros para a ReBio União. Área de ocorrência: locais de registro no presente estudo; A1 = Abrigo 1; A2 = Abrigo 2; CTL = área controle; TR = trilhas.	64
Anexo 2 - Estágios reprodutivos das espécies de <i>Piper</i> registrados ao longo do período amostral na ReBio União (espigas em formação, inflorescência, infrutescência ou ambos), e tipo de registro.	65

RESUMO

O gênero *Piper* (Piperaceae) é composto principalmente por espécies pioneiras, com importante papel na regeneração de florestas tropicais, cujas sementes são majoritariamente dispersas por zoocoria, especialmente por morcegos frugívoros como *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). Ao defecarem durante o voo, esses morcegos influenciam a distribuição espacial das plantas, sendo seus abrigos locais estratégicos de deposição de sementes. Este estudo teve como objetivo avaliar a riqueza, a abundância e a distribuição espacial das espécies de *Piper* na Reserva Biológica União (ReBio União) e investigar se esses padrões estão relacionados à dispersão de sementes por *C. perspicillata*, bem como à proximidade dos abrigos. Foram estabelecidas três parcelas de 50 × 20 m, divididas em subparcelas de 10 × 20 m, próximas a dois abrigos artificiais, para avaliar a variação da composição de *Piper* ao longo de um gradiente de distância de até 50 m em relação aos abrigos. Parcelas de controle foram alocadas em sítios distantes dos abrigos conhecidos. Nas parcelas próximas aos abrigos, foram instalados 18 coletores de rede mosquiteira a 1 m do solo para amostragem da chuva de sementes. Também foi realizada busca ativa ao longo do gradiente de distância aos abrigos para coleta de fezes depositadas sobre indivíduos estabelecidos de *Piper*. Além disso, indivíduos de *C. perspicillata* foram capturados com redes de neblina, e suas fezes analisadas para identificação dos frutos consumidos. Os resultados corroboraram parcialmente a hipótese de maior deposição de sementes e estabelecimento de *Piper* nas proximidades dos abrigos. Não foi detectado um padrão consistente de variação na distribuição das espécies em função da distância aos abrigos. Entre as áreas, não houve diferenças na riqueza, e a composição florística foi semelhante entre os ambientes, embora as espécies apresentem diferentes formas de organização no espaço. Em contraste, a diversidade e a densidade foram maiores nas áreas com abrigo. A chuva de sementes foi mais intensa nos primeiros 10 m próximos aos abrigos, com redução acentuada da riqueza, diversidade e densidade a partir de 20 m e distribuição heterogênea nas maiores distâncias. *Piper arboreum* destacou-se como a espécie dominante na área, sendo também a mais dispersa e a mais consumida ao longo do período amostral. De modo geral, as espécies mais abundantes na área também foram as mais frequentes na dieta, indicando uma relação entre disponibilidade local de frutos e consumo, com variação sazonal associada à oferta espaço-temporal dos recursos. Os resultados indicam que a interação entre *Piper* e *C. perspicillata* contribui para a estruturação espacial da comunidade vegetal nas proximidades dos abrigos, tendo *P. arboreum* como espécie central nesse processo. As interações ecológicas, no entanto, são dinâmicas e dependem de fatores espaciais e temporais, reforçando a importância de estudos de longo prazo.

Palavras-chave: Piperaceae, dispersão de sementes, interação planta-animal, morcegos frugívoros.

ABSTRACT

The genus *Piper* (Piperaceae) consists mainly of pioneer species that play an important role in tropical forest regeneration. Their seeds are primarily dispersed by zoochory, especially by frugivorous bats such as *Carollia perspicillata*. By defecating in flight, these bats may influence plant community spatial distribution, with their roosts serving as strategic sites for seed deposition. Here, we aimed to evaluate the species richness, abundance, and spatial distribution of *Piper* in the União Biological Reserve (ReBio União). We further investigated whether these patterns are associated with seed dispersal by *C. perspicillata* and proximity to roosting sites. Three plots measuring 50 × 20 m were established near two artificial roosts and subdivided into five 10 × 20 m subplots to assess variation in *Piper* species composition along a distance gradient of up to 50 m from the roosts. Control plots were also placed at sites distant from known roosts. In plots near the roosts, 18 seed traps made of mosquito netting were installed 1 m above the ground to sample seed rain. Active searches were conducted along the distance gradient from the roosts to collect feces deposited on established *Piper* individuals. In addition, individuals of *C. perspicillata* were captured using mist nets, and their feces were analyzed to identify consumed fruits. The results partially supported the hypothesis of higher seed deposition and *Piper* establishment near roosts compared to control areas. No consistent pattern of species distribution variation as a function of distance from roosts was detected. No differences in species richness were found among areas, and floristic composition was similar across environments, although species exhibited different patterns of spatial organization. In contrast, diversity and density were higher in areas with roosts. Seed rain was most intense within the first 10 m from the roosts, followed by a sharp decline in richness, diversity, and density beyond 20 m, and a heterogeneous distribution at greater distances. *Piper arboreum* was the dominant species in the area, the most widely dispersed, and the most frequently consumed throughout the sampling period. Overall, the most abundant species in the area were also the most frequent in the diet, indicating a relationship between local fruit availability and consumption, with seasonal variation linked to the spatiotemporal distribution of resources. The results suggest that the interaction between *Piper* and *C. perspicillata* contributes to the spatial structuring of the plant community near roosts, with *P. arboreum* acting as a central species in this process. However, ecological interactions are dynamic and depend on spatial and temporal factors, reinforcing the importance of long-term studies.

Keywords: Piperaceae; seed dispersal; plant-animal interactions; frugivorous bats.

1. INTRODUÇÃO

As interações planta-animal desempenham papel fundamental na manutenção da diversidade biológica e no funcionamento dos ecossistemas, moldando processos que sustentam a regeneração e a dinâmica das comunidades (Genes e Dirzo, 2022). Essas interações envolvem diferentes organismos e suas relações com o ambiente, sendo fundamentais tanto para a adaptação das espécies, quanto para a resiliência dos ecossistemas frente às mudanças climáticas globais (Silva, 2024). Dentre os processos ecológicos envolvidos, destaca-se dispersão de sementes, especialmente a zoocórica, que pode influenciar diretamente a diversidade, a abundância e a distribuição das plantas, afetando tanto o recrutamento quanto a estruturação das populações vegetais (Matías *et al.*, 2010).

A dispersão de sementes não apenas facilita o fluxo gênico e a dinâmica populacional, mas também reflete uma interação complexa entre a história de vida das plantas, o comportamento e o movimento dos dispersores e as condições ambientais que moldam essas relações, as quais variam no tempo e no espaço (Fleming, 1985; Fleming, 1991; Beckman e Sullivan, 2023). Esse conjunto de fatores influencia onde as sementes são depositadas e, conseqüentemente, a organização e a dinâmica das comunidades vegetais ao longo do tempo. As espécies de *Piper* (Piperaceae) representam um bom exemplo desse mecanismo, uma vez que a riqueza e a abundância do grupo estão fortemente relacionadas à ação de seus dispersores (Fleming, 2004).

O gênero *Piper* (Piperaceae) é amplamente distribuído nas regiões neotropicais e representa um dos grupos vegetais mais diversos e abundantes do sub-bosque, com mais de 2.100 espécies descritas (Fleming, 2004; Valentin-Silva, 2023). No Brasil, são registradas 299 espécies, das quais 107 ocorrem no estado do Rio de Janeiro (Guimarães *et al.*, 2020). Além de sua relevância biológica e de suas aplicações econômicas, que incluem o uso na indústria farmacêutica e na produção de alimentos (Oliveira *et al.*, 2020), *Piper* desempenha papel central na regeneração florestal, atuando como espécie pioneira e contribuindo para a manutenção da diversidade vegetal em diferentes estágios sucessionais (Fleming, 1986; Figueiredo e Sazima, 2000; Andrade *et al.*, 2009).

As espécies de *Piper* ocorrem em diversos habitats, incluindo clareiras naturais ou antrópicas, áreas perturbadas e o sub-bosque, especialmente em florestas úmidas

de terras baixas (Tebbs, 1989). O gênero apresenta grande diversidade de formas de crescimento, incluindo espécies arbustivas, subarbusivas e arvoretas (Guimarães *et al.*, 2020). Além disso, essas espécies apresentam diferentes estratégias de propagação. A reprodução assexuada ocorre por meio de estolões e pelo enraizamento de ramos, um mecanismo particularmente importante para espécies tolerantes à sombra que se desenvolvem no interior das matas (Souza *et al.*, 2009). Já a reprodução sexuada depende da polinização, que, após a fertilização, leva ao desenvolvimento de frutos carnosos e pequenos, do tipo drupa, organizados em espigas, racemos ou umbelas de espigas de tamanhos variados (Greig, 1993; Guimarães *et al.*, 2020; Valentin-Silva, 2023).

Durante a frutificação, esses frutos liberam óleos essenciais de odor intenso, responsáveis por atrair dispersores, incluindo aves e mamíferos de pequeno porte (Cabral *et al.*, 2016; Santana *et al.*, 2021). As sementes consumidas são dispersas principalmente por morcegos frugívoros (Muscarella e Fleming, 2007). Esses animais desempenham funções importantes nos ecossistemas, contribuindo para a mobilidade das sementes e para a regeneração de áreas degradadas (Fleming, 1988).

A interação ecológica entre espécies de *Piper* e morcegos, em especial *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae), tem sido amplamente documentada na literatura. *Carollia perspicillata* é um morcego de pequeno porte, com peso médio em torno de 16 gramas (Monteiro *et al.*, 2019). Embora apresente dieta generalista, seu hábito é predominantemente frugívoro e indica forte preferência por espécies de *Piper*, ajustando a dieta quando esses frutos se tornam escassos (Mello *et al.*, 2004a; Parolin *et al.*, 2016). Essa preferência pode estar relacionada tanto ao valor nutricional dos frutos quanto à sua forma, dureza e odor, bem como à previsibilidade espacial e temporal de sua oferta (Thies *et al.*, 1998).

Amplamente distribuída na região Neotropical, a espécie *C. perspicillata* ocorre com grande abundância local e apresenta alta fidelidade aos seus abrigos (Fleming, 1988; Mellado *et al.*, 2018; Monteiro *et al.*, 2019). A espécie reúne um conjunto de características que a tornam um dispersor de sementes altamente eficiente. Entre essas características está o rápido trânsito dos frutos pelo trato digestivo (15-20 minutos), que garante a integridade das sementes e, em alguns casos, favorece a quebra de dormência e a germinação (Kunz, 1982; Fleming, 1988). Além disso, o hábito de defecar durante o voo, associado a deslocamentos tanto locais quanto de

longa distância e ao uso de diferentes ambientes em uma mesma noite, amplia o alcance espacial das sementes dispersas (Bernard e Fenton, 2003; Fleming, 2004).

Por meio do consumo das infrutescências de *Piper* e da defecação das sementes durante o deslocamento, *C. perspicillata* produz a “chuva de sementes” (Fleming, 1988), processo marcado pela deposição contínua de sementes ao longo de sua rota de forrageamento. Essa dinâmica traz diversos benefícios às plantas, como a fuga de inimigos naturais e competidores próximos à planta-mãe, a colonização de novos habitats e o aumento do fluxo gênico, favorecendo maiores taxas de cruzamento (Fleming, 1988; Cordeiro e Howe, 2003).

Em contrapartida, os frutos de *Piper* representam cerca de 50% da dieta anual de *C. perspicillata* (Lopez e Vaughan, 2007; Maynard *et al.*, 2019) e constituem uma fonte constante de nutrientes para a espécie (Fleming, 1991; Gelambi e Whitehead, 2023). Essa interação confere ao morcego um papel central na estruturação e na dinâmica da vegetação, influenciando diretamente a distribuição espacial e a abundância das populações de *Piper* em diferentes ambientes (Greig, 1993; Fleming, 1988), geralmente de forma agregada ao longo de trilhas naturais ou artificiais e nas proximidades de seus abrigos (Fleming, 1988).

A distribuição das espécies de *Piper* resulta da combinação entre diferentes estratégias ecológicas. As plantas apresentam adaptações morfológicas, fisiológicas e ecológicas que aumentam seu sucesso reprodutivo (Valentin-Silva, 2023), enquanto o comportamento de forrageamento dos morcegos dispersores também exerce forte influência sobre onde e como essas espécies se estabelecem (Fleming, 1982).

No gênero *Piper*, embora a frutificação ocorra ao longo de todo o ano, as espécies apresentam picos de produção escalonados e com baixa sobreposição temporal (Opler *et al.*, 1980; Fleming, 1985; Marinho-Filho, 1991; Thies e Kalko, 2004). Esse escalonamento resulta de respostas específicas das espécies a fatores abióticos, como variações climáticas e de temperatura (Valentin-Silva *et al.*, 2018), e a fatores bióticos, incluindo a limitação na disponibilidade de dispersores (Thies e Kalko, 2004). Além disso, espécies de *Piper* tendem a apresentar baixa produção noturna de frutos maduros, liberados gradualmente ao longo da noite, o que prolonga a estação de frutificação e aumenta a confiabilidade da visitação por frugívoros especializados, favorecendo o sucesso reprodutivo (Fleming, 1981).

Os morcegos, por sua vez, utilizam abrigos como cavernas, troncos ocos e outros refúgios (Trajano, 1995), que funcionam como núcleos de atividade a partir dos

quais os indivíduos exploram os recursos disponíveis, buscando maximizar o ganho energético e reduzir o custo de deslocamento e o risco de predação, especialmente no período reprodutivo (Fleming, 1982). A estratégia de forrageamento desses animais envolve decisões importantes, como a distância de deslocamento, disponibilidade de recursos alimentares e o tempo de retirada dos frutos (Fleming, 1982).

Durante a alimentação, *C. perspicillata* não consome os frutos diretamente na planta, mas os transporta até poleiros de alimentação (Wilson e Mittermeier, 2019). Esses poleiros geralmente estão situados próximos às plantas frutíferas (menos de 50 m), de modo que cada voo corresponde, à remoção de um fruto. Durante o período de atividade, um único indivíduo pode consumir, em média, de 40 a 50 frutos, retornando ao poleiro a cada captura (Charles-Dominique, 1991).

Na estação chuvosa, quando os frutos de *Piper* são mais abundantes (Mello *et al.*, 2004a), *C. perspicillata* tende a percorrer distâncias menores entre o abrigo diurno e as áreas de forrageio, aproveitando a maior concentração e disponibilidade dos recursos (Fleming, 1988). Esse comportamento resulta em uma dispersão de sementes mais agregada, favorecendo o estabelecimento de plântulas nas proximidades das fontes de alimento, sob poleiros noturnos e em abrigos diurnos (Fleming, 1981). Por outro lado, nos meses secos, fêmeas e machos não territoriais costumam deixar os abrigos e buscar alimentos em áreas mais distantes, enquanto os machos territoriais continuam defendendo sítios dentro do abrigo e forrageiam em regiões próximas (Mellado *et al.*, 2018; Monteiro *et al.*, 2019). Assim, os trajetos percorridos entre os abrigos e as áreas de alimentação determinam os locais onde as sementes são depositadas, influenciando a composição e a estrutura da vegetação local (Fleming, 1982).

Alguns estudos mostram que o uso de abrigos por *C. perspicillata* cria zonas de intensa deposição de sementes que podem, ao longo do tempo, alterar a estrutura e a composição da vegetação ao redor (Kelm *et al.*, 2008; Salazar *et al.*, 2013; Mayta *et al.*, 2024). A combinação entre alta fidelidade aos abrigos, forte preferência por *Piper* e o hábito de defecar durante o voo resulta em um aporte contínuo de sementes nessas áreas (Bernard e Fenton, 2003; Parolin *et al.*, 2016; Monteiro *et al.*, 2019).

A Reserva Biológica União (ReBio União), no estado do Rio de Janeiro, constitui um importante remanescente regional de Floresta Ombrófila Densa e abriga populações representativas tanto de espécies de *Piper* quanto de *C. perspicillata* (ICMBIO, 2023; Mellado *et al.*, 2018). A estrutura espacial da vegetação, aliada à

presença de abrigos artificiais utilizados por grandes colônias destes morcegos (Mellado *et al.*, 2018; Monteiro *et al.*, 2019), oferece um ambiente propício para investigar como a atividade dos dispersores pode influenciar os padrões de distribuição e abundância de plantas frutíferas. Considerando a relevância ecológica dessas espécies e o caráter dinâmico de suas interações no tempo e no espaço, estudos contínuos são fundamentais para compreender como esses processos moldam a estrutura das comunidades vegetais.

Diante disso, este estudo teve como objetivo avaliar a influência da dispersão de sementes por *C. perspicillata* sobre a riqueza, a abundância e a distribuição espacial das espécies do gênero *Piper* na Rebio União. Também buscamos analisar como os abrigo utilizados pela espécie podem influenciar a composição e a abundância de *Piper* na área de estudo.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo Geral

Avaliar a influência da dispersão de sementes por *C. perspicillata* sobre a riqueza, a abundância e a distribuição espacial das espécies do gênero *Piper* na Reserva Biológica União (ReBio União).

2.2. Objetivos específicos

- Comparar a riqueza, a abundância e a composição das espécies do gênero *Piper* entre áreas com e sem influência de abrigos de *C. perspicillata*.
- Avaliar a variação na distribuição e abundância das espécies de *Piper* em função da distância aos abrigos de *C. perspicillata*.
- Investigar o papel de *C. perspicillata* na dispersão de espécies de *Piper*, com base na análise da dieta e da chuva de sementes, destacando as espécies mais consumidas por esse morcego.

3. HIPÓTESE

Os abrigos utilizados por *Carollia perspicillata* desempenham papel importante na dispersão das espécies de *Piper*, influenciando seus padrões de abundância e distribuição na paisagem (Salazar *et al.*, 2013). Como locais de descanso e refúgio, esses abrigos determinam os pontos de deposição das sementes em função do comportamento de forrageamento do morcego (Fleming, 1982). Devido ao curto tempo de digestão, as sementes consumidas durante a alimentação são depositadas nas proximidades dos abrigos ao longo da noite. Com a intensificação da chuva de sementes nessas áreas, decorrente do uso contínuo por um grande número de indivíduos, a tendência é que a concentração de plantas de *Piper* aumente ao longo do tempo, modificando a estrutura da vegetação no entorno dos abrigos (Fleming, 1981). Dessa forma, espera-se que: I) áreas próximas aos abrigos de *C. perspicillata* apresentem maior deposição de sementes e maior número de indivíduos estabelecidos de *Piper*, especialmente das espécies mais consumidas por esses morcegos; II) a densidade de sementes e de indivíduos estabelecidos diminua à medida que aumenta a distância em relação aos abrigos.

4. MATERIAL E MÉTODOS

4.1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Biológica União (ReBio União), localizada no distrito de Rocha Leão, município de Rio das Ostras, RJ (22° 22' 02,74" S, 42° 01' 17,63" O) (Figura 1). A unidade de conservação possui 7.756,76 ha e é dividida pela Rodovia BR-101 (km 185). Sua área é composta predominantemente por floresta ombrófila densa de baixada e submontana, configurando um dos maiores remanescentes de Mata Atlântica na Baixada Costeira do estado do Rio de Janeiro (ICMBIO, 2023).

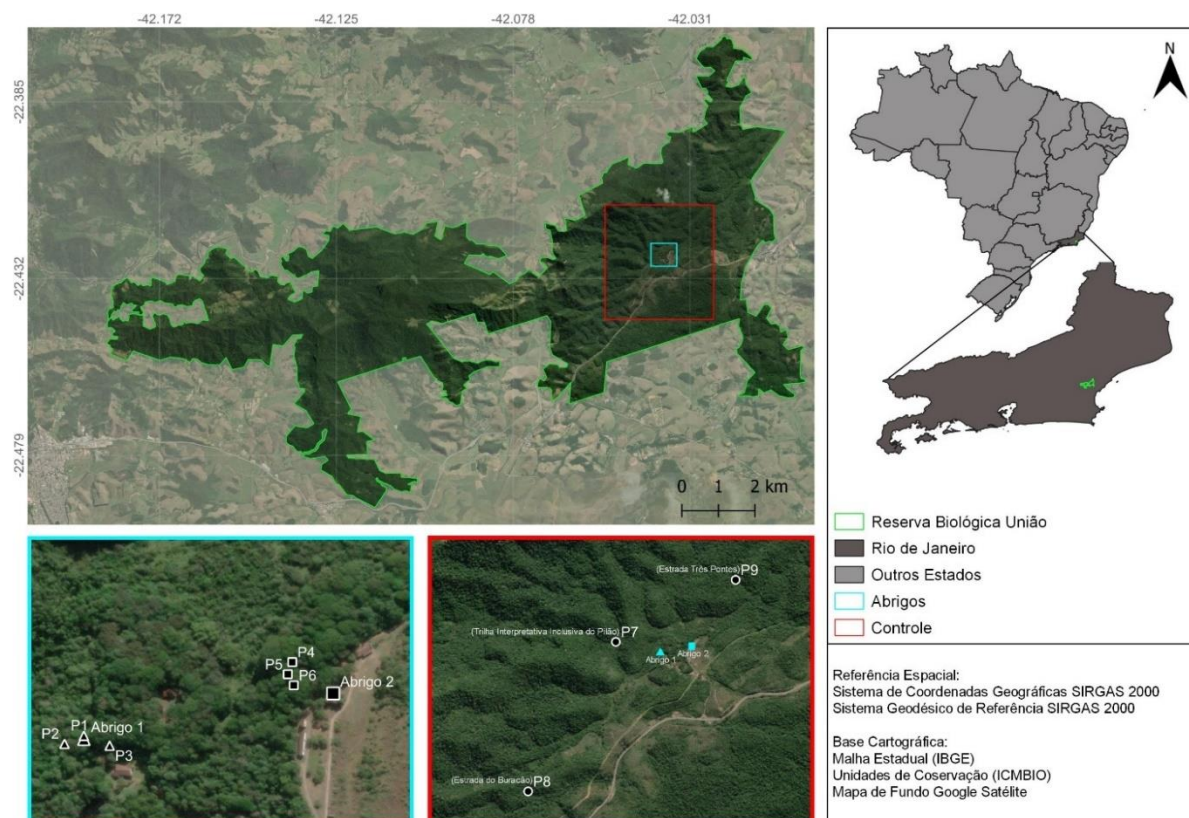


Figura 1 - Localização da área de estudo na Reserva Biológica União, estado do Rio de Janeiro, Brasil. Os painéis inferiores mostram, em detalhe, as áreas amostradas próximas aos abrigos de *Carollia perspicillata* (em azul) e as áreas controle (em vermelho), bem como a disposição das unidades amostrais (P7-P9).

O clima da reserva é tropical úmido (Aw), conforme a classificação de Köppen (1948), apresentando duas estações bem definidas: a chuvosa (setembro a abril), marcada por temperaturas elevadas e altos índices pluviométricos, e a seca (maio a agosto), com temperaturas amenas e precipitação reduzida. A temperatura média anual varia entre 18°C e 24°C, enquanto a precipitação pluviométrica anual média oscila entre 1.100 mm e 2.400 mm, com uma média anual de 2.337 mm, sendo que a maior parte da precipitação ocorre entre setembro e abril, concentrando-se 80% do total anual (ICMBIO, 2023).

A Rebio União é considerada um dos remanescentes de Mata Atlântica com maior riqueza e diversidade vegetal no estado do Rio de Janeiro, abrigando cerca de 330 espécies de árvores nativas (ICMBIO, 2023). Sua fauna também é diversa, e desempenha um papel de grande relevância ecológica na região (Mayer *et al.*, 2023; Alves *et al.*, 2024). Entre as espécies de plantas registradas na ReBio União, o gênero *Piper* apresenta 13 espécies, segundo dados de herbários (speciesLink, 2026;

REFLORA, 2026), ocorrendo tanto em áreas de floresta quanto em ambientes mais abertos. Estudos indicam que espécies desse gênero tendem a se beneficiar de condições como clareiras naturais, áreas perturbadas, solos úmidos e ocorrência em terras baixas, embora também sejam frequentes no sub-bosque de florestas maduras (Tebbs, 1989). A sazonalidade bem definida da região pode favorecer o ciclo reprodutivo dessas plantas, garantindo oferta contínua de frutos para a fauna frugívora (Mello *et al.*, 2004a). Entre os consumidores, destaca-se *Carollia perspicillata*, a espécie de morcego filostomídeo mais abundante na área de estudo, cuja dieta apresenta alta proporção de frutos de *Piper* (Mello *et al.*, 2004a; Mellado *et al.*, 2018).

4.2. Amostragem de *Piper*

Foram delimitadas três parcelas de 50×20 m em fragmentos de mata adjacentes aos dois principais abrigos artificiais utilizados pelos morcegos, totalizando seis parcelas. Esses fragmentos correspondem às áreas de saída direta dos animais dos abrigos em direção às áreas de forrageio (L. R. Monteiro, comunicação pessoal), sendo, portanto, os locais mais próximos utilizados para a forrageamento.

O abrigo 1 é situado próximo à represa na zona de infraestrutura da Reserva, consistindo em um depósito abandonado na margem de uma área de mata de baixada que inclui um antigo pomar, em regeneração desde a implantação da Reserva Biológica (Monteiro *et al.*, 2019). Essa estrutura está abandonada pelo menos desde a implantação da Reserva, e está localizada bem próxima ao fragmento de mata, a uma distância de 4 m. O abrigo 2 é um escritório abandonado (pelo menos 10 anos) e parte de um depósito de materiais utilizados no reflorestamento da Reserva. Também se localiza em área de baixada, a 300 m de distância do abrigo 1. O abrigo 2 está localizado a uma distância de 50m do fragmento de mata, onde foram alocadas as parcelas associadas a este abrigo.

Cada abrigo mantém colônias com aproximadamente 100 animais no período reprodutivo (Figura 2) (Monteiro *et al.*, 2019). Além de *C. perspicillata*, esses abrigos também são utilizados por outras espécies de morcegos, porém em menor abundância, como o carnívoro *Trachops cirrhosus*, o insetívoro *Lonchorhina aurita*, o nectarívoro *Glossophaga soricina* e o hematógrafo *Desmodus rotundus* (Monteiro *et al.*, 2019; Mellado *et al.*, 2024).



Figura 2 - Abrigos artificiais utilizados por *Carollia perspicillata* na Reserva Biológica União. (A) depósito abandonado - Abrigo 1; (B) escritório abandonado - Abrigo 2; (C) Grupo de machos de *Carollia perspicillata*; (D) Indivíduo macho de *Carollia perspicillata*.

Também foram alocadas três parcelas em trilhas afastadas dos abrigos, a distâncias entre 0,42 e 1,85 km, onde foram realizadas capturas frequentes de morcegos com redes de neblina e que apresentam características ambientais semelhantes às áreas próximas aos abrigos: Trilha Interpretativa Inclusiva do Pilão (trecho final), Estrada Três Pontes e a Estrada do Buracão (Mellado *et al.*, 2018; ICMBIO, 2023), utilizadas como áreas controle.

Nas áreas com abrigos, as parcelas foram alocadas a partir da borda da mata, considerada o ponto mais próximo do abrigo, e estendidas por 50 m em direção ao interior do fragmento. Com o objetivo de avaliar a influência da distância em relação aos abrigos sobre a composição e a distribuição das espécies de *Piper*, as parcelas foram divididas em subparcelas de 10m x 20m, cada uma representando um gradiente de distância (Figura 3).

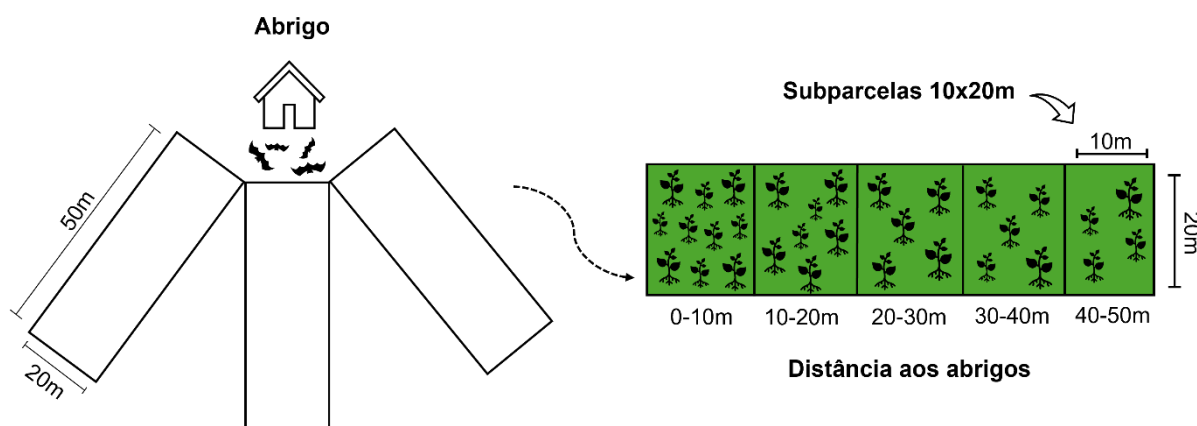


Figura 3 - Disposição das parcelas e esquema do método de amostragem dos indivíduos de *Piper* em fragmentos de floresta próximos aos abrigos.

Em cada subparcela, todos os indivíduos de *Piper* com altura superior a 1 m foram marcados, medidos quanto à altura total, ao diâmetro à altura da base (DAB) e ao diâmetro à altura do peito (DAP). Nessa amostragem, consideramos apenas indivíduos que não eram resultado de reprodução vegetativa, ou seja, aqueles que não apresentavam conexão ou vestígios visíveis de conexão radicular com a planta de origem. Indivíduos perfilhados tiveram seus ramos medidos e registrados, porém apenas o maior perfilho foi utilizado nas análises de distribuição de altura e diâmetro.

Dessa forma, foi possível realizar diferentes inferências: (i) identificar as espécies presentes nas parcelas, (ii) determinar quais são as mais abundantes, (iii) comparar a composição de espécies entre áreas com e sem abrigo e (iv) avaliar sua distribuição em relação aos abrigos, verificando se ocorre maior concentração de espécies nas proximidades e se essa abundância diminui ou se mantém à medida que a distância aumenta.

4.3. Chuva de sementes

A chuva de sementes promovida por morcegos foi monitorada por meio de coletores confeccionados com rede mosquiteira (70 × 70 cm, malha de 1 mm), suspensos a 1 m do solo (Lima *et al.*, 2016). Esses coletores foram instalados nas seis parcelas próximas aos abrigos, descritas no tópico 4.2. Cada parcela recebeu 18 coletores, distribuídos igualmente entre as laterais e o centro, totalizando 108 pontos de amostragem. As estruturas foram posicionadas a intervalos regulares de 10 metros, abrangendo distâncias que variaram de 0 m (ponto mais próximo do abrigo) até 50 m em direção ao interior da mata.

O arranjo das parcelas e dos dispositivos de coleta foi estrategicamente planejado para maximizar a interceptação da chuva de sementes depositada pelos morcegos. Essa abordagem considera o padrão de voo caracteristicamente irregular e direcional desses animais, aumentando a probabilidade de capturar sementes dispersas em diferentes pontos dentro do raio de ação das parcelas (Figura 4).

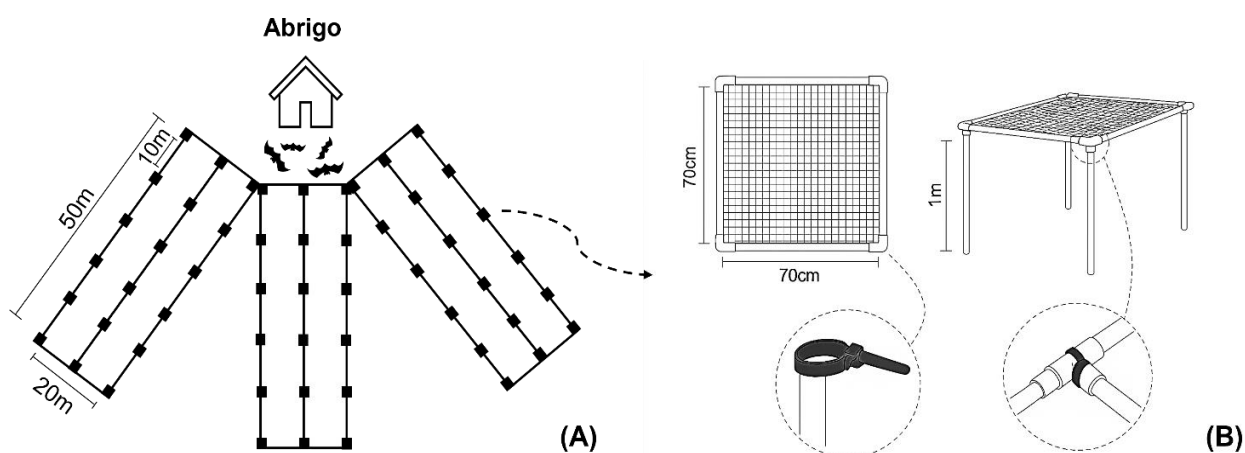


Figura 4 - Delineamento amostral do estudo da chuva de sementes dispersas por *Carollia perspicillata* na Reserva Biológica União. (A) Distribuição dos coletores (quadrados pretos) nas parcelas, posicionados a distâncias de 0 a 50 m do ponto mais próximo dos abrigos artificiais (casa). (B) Coletor de sementes utilizado para a captura dos diásporos.

Além do uso dos coletores, realizou-se uma busca ativa ao longo do gradiente de distância das parcelas (0-10 m, 10-20 m, 20-30 m, 30-40 m e 40-50 m), seguindo o mesmo delineamento adotado para o levantamento das espécies de *Piper*. Nessa etapa, as plantas de *Piper* funcionaram como receptores naturais das sementes dispersas, sendo inspecionadas visualmente para a coleta de fezes depositadas sobre suas folhas (Fleming e Heithaus, 1981). Essa abordagem complementa a amostragem obtida pelos coletores, permitindo registrar sementes que não seriam interceptadas por eles.

A coleta da chuva de sementes teve início em abril de 2025 e foi realizada mensalmente até outubro do mesmo ano (7 meses). Cada campanha teve duração aproximada de quatro dias consecutivos. As atividades iniciavam pela manhã, com a coleta do material fecal disperso após o forrageamento noturno.

O material coletado foi acondicionado em sacos de papel devidamente identificados e transportado ao laboratório. No processo de secagem, as sementes provenientes dos coletores, por estarem misturadas à serapilheira oriunda da queda de folhas e galhos, permaneceram em estufa a temperatura controlada ($\approx 60-65^{\circ}\text{C}$)

por cerca de três dias, até atingir completa remoção da umidade. Já as sementes coletadas nas fezes depositadas sob as plantas foram secas por aproximadamente um dia, sob as mesmas condições, a fim de evitar o ressecamento excessivo e a consequente desintegração.

Após a secagem, o material foi triado e submetido à lavagem em peneira, inicialmente com água corrente e, posteriormente, com água destilada, para remover resíduos de fezes, polpa e outros materiais orgânicos. As sementes, devidamente secas, foram colocadas em placas de Petri e analisadas com auxílio de um microscópio estereoscópico para identificação (Figura 5).



Figura 5 - Processo de triagem das sementes. (A) lavagem das sementes em peneira com água corrente para remoção de resíduos; (B) disposição das sementes em papel absorvente para secagem.

A aplicação das duas metodologias possibilitou avaliar o padrão de dispersão de sementes ao longo do gradiente de distância, contribuindo para compreender como esse processo pode influenciar a composição das espécies de *Piper* nas áreas, se a distribuição das sementes se concentrava nas faixas mais próximas aos abrigos, diminuindo progressivamente com o aumento da distância, ou se ocorria de forma mais homogênea ao longo de todo o gradiente amostrado.

4.4. Coleta de fezes de morcegos

O material fecal foi coletado de morcegos capturados como parte do estudo de longa duração sobre a ecologia e evolução de *C. perspicillata* (Monteiro *et al.*, 2019). As capturas foram realizadas mensalmente, de novembro de 2024 a novembro de 2025, iniciando-se ao pôr do sol (entre 17h30 e 18h30) e se estendendo por, no

mínimo, quatro horas. Os morcegos foram capturados com redes de neblina dispostas transversalmente nas trilhas.

Todos os indivíduos capturados foram colocados individualmente em sacos de pano por aproximadamente uma hora, antes de serem identificados, medidos e liberados. Considerando que a passagem do alimento pelo trato digestivo de morcegos frugívoros ocorre em cerca de 15 a 30 minutos (Fleming, 1988), esse tempo foi suficiente para a obtenção de amostras fecais (Dinerstein, 1986). Apenas o material fecal de indivíduos identificados como *C. perspicillata* foi utilizado neste estudo.

Antes da soltura, cada morcego passou por um processo de triagem, durante o qual foram registrados peso, comprimento do antebraço, sexo, categoria etária (jovem, subadulto ou adulto) e condição reprodutiva. Após a liberação dos animais, os sacos de pano foram vistoriados e triados em laboratório. Os procedimentos de limpeza e triagem dessas sementes seguiram os mesmos protocolos adotados para o material proveniente da chuva de sementes. Após o processo de descontaminação, as sementes foram acondicionadas em sacos plásticos individualmente identificados e incorporadas ao acervo do Herbário HUENF.

As amostras fecais obtidas diretamente dos morcegos foram utilizadas para estabelecer a relação entre os frutos consumidos e as espécies vegetais presentes na área de estudo. Além disso, esse material serviu como referência para reconhecer as fezes de *C. perspicillata* na chuva de sementes, uma vez que, nesse caso, não é possível identificar o indivíduo que as depositou. A partir dessas amostras, buscou-se investigar se os morcegos consumiam frutos de plantas próximas aos abrigos ou de áreas mais distantes, bem como avaliar padrões de consumo e possíveis preferências alimentares entre as espécies de *Piper* registradas.

Ao tratar da preferência alimentar, foi importante considerar que nem sempre foi possível determinar a importância relativa de cada item consumido. A maior quantidade de sementes encontradas pode refletir tanto o consumo de mais frutos quanto o consumo de frutos com maior número de sementes por unidade. Diante dessa limitação, optou-se por utilizar a presença ou ausência de cada item como indicador de preferência. Nesse caso, a unidade de análise foi a amostra fecal, e o número de amostras contendo determinada espécie foi considerado como medida indireta de consumo.

4.5. Identificação das espécies de *Piper*

A identificação das espécies de *Piper* foi realizada a partir da coleta de amostras das plantas e da confecção de exsicatas, que foram depositadas no Herbário HUENF. A identificação preliminar baseou-se em descrições disponíveis na literatura científica, em chaves de identificação (Yuncker, 1973, 1974; Guimarães e Monteiro, 2006; Guimarães e Carvalho-Silva, 2012) e na comparação com coleções de herbários virtuais (HUENF e JBRJ). Posteriormente, duplicatas do material foram encaminhadas para o Herbário RB do Instituto de Pesquisa Jardim Botânico aos cuidados da Dra. Elsie Franklin Guimarães, especialista em Piperaceae, para confirmação das identificações.

A identificação das sementes foi realizada a partir de frutos maduros coletados diretamente nas plantas. As sementes extraídas desses frutos serviram como material de referência para comparação com aquelas encontradas na chuva de sementes e nas amostras fecais. Assim, conhecendo a espécie de origem dos frutos, foi possível identificar as sementes presentes nas amostras. Para auxiliar na identificação, foram consultados trabalhos que abordam a caracterização de sementes e guias de sementes dispersas por morcegos, como os trabalhos de Lobova *et al.*, (2009) e Moura (2024). A maioria sementes foram identificadas ao nível de espécie, aquelas cuja identificação não pôde ser confirmada, foram classificadas como morfoespécies.

4.6. Análises estatísticas

As análises compreenderam abordagens descritivas e inferenciais. Inicialmente, foram elaboradas tabelas contendo as espécies de *Piper* registradas na área de estudo, as espécies identificadas na chuva de sementes e as frequências de ocorrência das sementes na chuva de sementes e nas amostras fecais, permitindo uma visão geral da composição alimentar de *C. perspicillata*. As tabelas foram organizadas no Microsoft Excel.

Para as análises estatísticas, foram consideradas apenas as espécies de *Piper* com número de registros suficientemente representativo, a fim de evitar que espécies de baixa frequência ou registros pontuais inflassem os resultados. Todas as análises foram realizadas no software R (R Core Team, 2025).

4.6.1. Estrutura e diversidade das populações de *Piper*

A abundância relativa das espécies de *Piper* foi calculada como a proporção de indivíduos de cada espécie em relação ao total registrado em cada área e apresentada graficamente. A distribuição temporal dos registros reprodutivos foi representada por meio de um gráfico do tipo *heatmap*, relacionando os meses de amostragem às espécies de *Piper* e aos respectivos estágios reprodutivos, utilizando o pacote *ggplot2* (Wickham, 2016).

Para a caracterização estrutural das espécies, foram elaborados gráficos de barras representando a distribuição das classes diamétricas e das classes de altura nas áreas amostradas. As distribuições foram expressas em termos de proporção relativa de indivíduos (%) em cada classe, calculada separadamente para cada área. A definição do número de classes e de suas amplitudes baseou-se na regra de Sturges, que estima o número adequado de intervalos em função do tamanho amostral ($k = 1 + 3,3 \cdot \log_{10} n$). A amplitude de cada classe foi obtida pela divisão do intervalo total de variação dos dados pelo número de classes ($h = (X_{máx} - X_{mín})/k$).

As relações entre a distância aos abrigos e a riqueza, diversidade e densidade das espécies de *Piper* foram avaliadas por meio de modelos lineares generalizados e mistos (GLMs e LMMs) (Fox, 2015; Fox *et al.*, 2016), de acordo com a natureza de cada variável resposta, utilizando o pacote *lme4* (Bates *et al.*, 2015). Em todos os modelos, a distância aos abrigos foi incluída como efeito fixo (fator categórico com cinco classes de distância), e a estrutura amostral foi considerada por meio de efeitos aleatórios, com parcelas aninhadas dentro dos abrigos. Para a densidade, os modelos foram ajustados separadamente para cada espécie que apresentou distribuição ao longo das parcelas, uma vez que cada espécie pode responder de forma distinta aos processos que influenciam o aumento ou a redução de sua densidade.

O ajuste dos modelos e a avaliação dos pressupostos foram realizados com o pacote DHARMA (Hartig, 2024), por meio da inspeção de resíduos simulados, avaliando a uniformidade e a dispersão dos resíduos com as funções `testUniformity()` e `testDispersion()`. A inspeção gráfica dos resíduos simulados foi utilizada para identificar possíveis padrões sistemáticos ou indícios de superdispersão, conforme o tipo de modelo ajustado. Como os modelos foram especificados de acordo com a distribuição apropriada para cada variável resposta, não foi aplicada transformação dos dados. Os efeitos fixos foram testados por meio da Análise de Deviance do tipo II

(`car::Anova(type = 2)`), e as médias ajustadas para cada classe de distância foram obtidas e visualizadas a partir das predições dos modelos, utilizando o pacote `effects` (Fox e Weisberg, 2018).

Posteriormente, foi realizada a comparação das variáveis riqueza, diversidade e densidade entre as áreas com abrigo (A1 e A2) e a área sem abrigo (Controle). As áreas com abrigo foram tratadas separadamente, pois apresentam diferenças estruturais locais que poderiam influenciar a composição e a distribuição das espécies de *Piper* nessas regiões. A riqueza de espécies foi comparada por meio de curvas de rarefação e extrapolação de amostras, obtidas a partir de 1000 réplicas de *bootstrap* com intervalo de confiança de 95%, utilizando o pacote `iNEXT` (Hsieh *et al.*, 2016). A diversidade foi comparada por meio do cálculo da diversidade verdadeira de ordem 1 ($q = 1$), correspondente ao índice exponencial de Shannon, e de ordem 2 ($q = 2$), correspondente ao inverso do índice de Simpson, que atribui maior peso às espécies dominantes. As estimativas foram obtidas com a função `EntropyCI()` do pacote `entropart` (Marcon e Hérault, 2015), a partir de 1000 simulações de *bootstrap*. Já densidade total de *Piper* por parcela foi obtida pelo somatório das abundâncias das espécies registradas, expressa em indivíduos por metro quadrado (ind. m^{-2}). Os valores foram representados graficamente por meio de *boxplots*, de forma a comparar a distribuição da densidade entre as áreas amostradas.

Por fim, avaliamos se havia diferença na composição de espécies de *Piper* entre as áreas sob influência direta dos abrigos (A1 e A2) e a área controle (CTL). A similaridade foi avaliada por meio dos índices de dissimilaridade de Morisita-Horn, estimado com base nas abundâncias e com maior peso para as espécies dominantes, e de Jaccard, calculado a partir de dados de presença/ausência. As análises foram realizadas com a função `vegdist()` do pacote `vegan` (Oksanen *et al.*, 2015).

A organização espacial da composição de espécies de *Piper* foi avaliada por meio de uma Análise de Redundância baseada em distâncias (RDA_{bd}), utilizando a distância de Jaccard como medida de dissimilaridade (Legendre e Legendre, 2012). Essa abordagem permitiu verificar como as espécies se distribuem no espaço em função das áreas amostradas. A matriz de espécies (parcelas x espécies de *Piper*) foi utilizada como matriz resposta, enquanto a variável categórica “área” foi empregada como fator explicativo. A análise foi conduzida com a função `capscale()` do pacote `vegan` (Oksanen *et al.*, 2015). A significância do modelo global, do fator explicativo e dos eixos canônicos foi avaliada por meio de testes de permutação (4.999

permutações), com base na estatística F . Como a distância de Jaccard exclui duplos zeros e é adequada para dados de presença/ausência (Legendre e Legendre, 2012), a matriz de abundância foi utilizada diretamente, uma vez que todas as espécies apresentaram estrutura de ocorrência compatível com esse tipo de dado.

4.6.2 Padrões de deposição de sementes em relação aos abrigos de morcegos

A abundância relativa das sementes de *Piper* foi calculada como a proporção de sementes de cada espécie em relação ao total registrado em cada área amostrada. A frequência de ocorrência das espécies na chuva de sementes foi calculada com base na proporção de meses em que cada espécie foi registrada, em relação ao total de meses amostrados, sendo expressa em porcentagem. De forma análoga às análises realizadas para as plantas de *Piper*, avaliamos se a riqueza, diversidade e densidade de sementes de *Piper* variavam em função da distância aos abrigos utilizados por *C. perspicillata*. No entanto, considerando que a deposição de sementes depende diretamente da disponibilidade de plantas receptoras, o número de indivíduos adultos de *Piper* em cada parcela foi incluído como covariável nos modelos, de modo a controlar variações no esforço amostral associadas à densidade de plantas (Howe e Smallwood, 1982; Fleming e Heithaus, 1988).

Para riqueza e diversidade de sementes, os modelos consideraram como variáveis preditoras a distância aos abrigos (tratada como fator categórico) e o número de indivíduos adultos de *Piper*, mantendo a mesma estrutura hierárquica de efeitos aleatórios adotada nas análises de plantas, com parcelas aninhadas dentro dos abrigos. Para a análise da densidade de sementes, foram consideradas apenas as espécies que apresentaram sementes dispersas ao longo da área amostrada, evitando a inflação da variância associada a espécies raras ou de ocorrência pontual. Nesses casos, o número de sementes foi padronizado pelo número de plantas adultas de *Piper* em cada parcela, sendo expresso como densidade relativa de sementes por planta (número de sementes dividido pelo número de indivíduos e multiplicado por 100). Essa padronização permitiu comparar parcelas com diferentes abundâncias de plantas receptoras, reduzindo o efeito do esforço amostral sobre o número de sementes coletadas. Como os dados de densidade de sementes apresentaram superdispersão, foram ajustados modelos mistos com distribuição binomial negativa, que apresentaram melhor ajuste em relação aos modelos Poisson, conforme indicado pelos critérios de informação e pela inspeção dos resíduos.

4.6.3 Composição da dieta de *Carollia perspicillata*

Inicialmente, foi elaborada uma tabela descritiva com a composição da dieta de *C. perspicillata* ao longo dos meses de amostragem. A importância relativa das espécies de frutos consumidos foi avaliada por meio da frequência de ocorrência (FO%) de cada espécie nas amostras fecais. A frequência de ocorrência mensal (FO% mensal) foi calculada como a razão entre o número de amostras positivas para determinada espécie e o número total de amostras coletadas no respectivo mês, multiplicada por 100. Como o esforço amostral variou entre os meses, a frequência de ocorrência total (FO% total) foi estimada por meio da média ponderada das frequências mensais, calculada segundo a fórmula:

$$FO\%_{\{total\}} = \frac{\sum (FO\%_{\{mensal\}} \times n_{\{mês\}})}{\sum n_{\{período\}}}$$

Esse procedimento permitiu ponderar adequadamente os meses com maior esforço amostral, resultando em estimativas mais representativas da contribuição relativa de cada espécie de fruto para a dieta de *C. perspicillata* ao longo do período estudado.

A composição da dieta de *C. perspicillata* foi analisada por meio de uma Análise de redundância baseada em distâncias (RDA_{bd}), utilizando a distância de Jaccard, apropriada para dados de presença/ausência (Legendre e Legendre, 2012). A matriz resposta foi composta pelas espécies de sementes registradas nas amostras fecais, enquanto as variáveis explicativas incluíram o sexo e a condição reprodutiva dos indivíduos amostrados.

A análise foi conduzida com a função *capscale* do pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2022). A significância do modelo global e das variáveis explicativas foi avaliada por meio de testes de permutação (4.999 permutações), com base na estatística *F*. A interpretação da ordenação considerou a distribuição dos indivíduos, das espécies e das variáveis explicativas no espaço multivariado definido pelos eixos canônicos.

5. RESULTADOS

5.1. Composição e distribuição das espécies do gênero *Piper*

Foram registrados 2.888 indivíduos do gênero *Piper* dentro das parcelas amostradas, distribuídos em 12 espécies. Além disso, outras três espécies foram encontradas fora dos limites das parcelas (*Piper hispidum* Sw., *Piper malacophyllum*

(C. Presl) C.DC. e *Piper* sp. 2). Este estudo representa o primeiro levantamento das espécies de *Piper* na ReBio União, reunindo informações atualizadas sobre sua ocorrência na área. Também inclui registros de espécies que não constavam nos herbários e bancos de dados previamente consultados, ampliando o conhecimento florístico disponível para a reserva (Anexo 1).

Embora não tenha sido conduzido um monitoramento fenológico, os registros obtidos a partir de coletas botânicas e anotações de campo indicam a ocorrência de diferentes estágios reprodutivos das espécies de *Piper* ao longo do ano (Figura 6). As informações associadas a esses registros, como o número de tombo das exsicatas, estão no Anexo 2. Esses dados são complementares e fornecem um panorama geral da fenologia reprodutiva observada durante os meses de amostragem na reserva, sendo necessário um monitoramento fenológico específico para a obtenção de informações mais precisas.

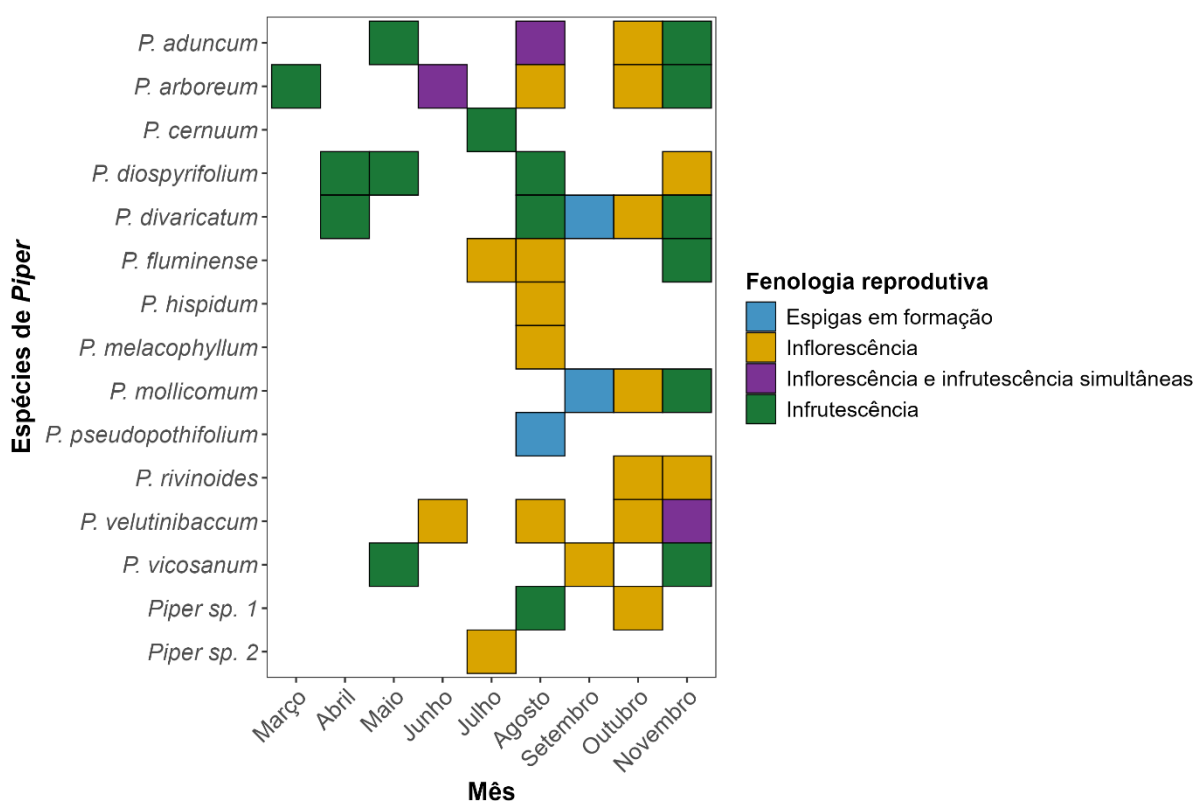


Figura 6 - Fenologia reprodutiva das espécies do gênero *Piper* ao longo do período amostral (2025) na Reserva Biológica União. Espigas em formação: início do desenvolvimento das estruturas reprodutivas; inflorescência: presença de espigas florais com flores em desenvolvimento; infrutescência: presença de espigas com frutos em formação ou maduros; inflorescência e infrutescência simultâneas: ocorrência de flores e frutos na mesma planta.

Os dados indicam um pico reprodutivo bem definido no início da estação chuvosa (setembro-outubro), quando um maior número de espécies apresenta inflorescências de forma simultânea, sugerindo que esse período marca o início da fase reprodutiva para grande parte das espécies na região. A frutificação decorrente dessas inflorescências se estende até o final da estação chuvosa (abril).

Apesar do pico reprodutivo bem definido, os registros indicam que algumas espécies mantêm atividade reprodutiva durante a estação seca (maio a agosto). Em agosto, foram registrados estágios reprodutivos em dez espécies de *Piper*. No entanto, esse mês não caracteriza um pico reprodutivo geral, apresentando ocorrências pontuais e distribuídas entre diferentes espécies, sem concentração simultânea de estágios reprodutivos. Além disso, algumas espécies apresentaram eventos reprodutivos distribuídos ao longo de todo o ano, ainda que de forma menos intensa ou com picos irregulares, como *P. arboreum*, que exibiu tanto flores quanto frutos em diferentes meses. As Figuras 7 a 9 representam as fenofases reprodutivas e as diferenças morfológicas entre as espécies.



Figura 7 - (A) *Piper aduncum*, inflorescência em antese; (B) *P. arboreum*; (C) espigas de *P. arboreum* em diferentes estágios de desenvolvimento; (D) *P. cernuum*; (E) *P. diospyrifolium*; (F-H) *P. divaricatum*: (F) folhas; (G) inflorescência em antese; (H) infrutescência; (I) *P. cf. mollicomum*, espigas em inflorescência.



Figura 8 - (A) *Piper pseudopothifolium*; (B) *P. vicosanum*; (C) infrutescência de *P. vicosanum* em estágio de maturação; (D) *Piper* sp. 1, indivíduo com aproximadamente 1,5 m de altura; (E) infrutescência de *Piper* sp. 1; (F) *P. velutinibaccum*, inflorescência em antese; (G-H) *P. cf. rivinoides*, inflorescências em antese.



Figura 9 - (A-C) *Piper fluminense*, espigas em diferentes estágios de maturação; (D-E) *Piper* sp. 2, inflorescência em antese.

5.2. Influência dos abrigos na distribuição das espécies de *Piper*

A riqueza de *Piper* variou entre 9 e 10 espécies nas áreas estudadas. As curvas de rarefação (Figura 10) indicaram esforço amostral suficiente e não revelaram diferenças consistentes na riqueza, dada a ampla sobreposição dos intervalos de confiança. Entretanto, densidade média de *Piper* (ind. m⁻²) variou entre as áreas de aproximadamente 0,12 a 0,65 (Figura 11), com a área controle apresentando o menor valor e menor variabilidade entre parcelas. Além disso, destacam-se as espécies que apresentaram maior densidade e que também ocorreram com maior frequência tanto nas fezes dos morcegos quanto na chuva de sementes.

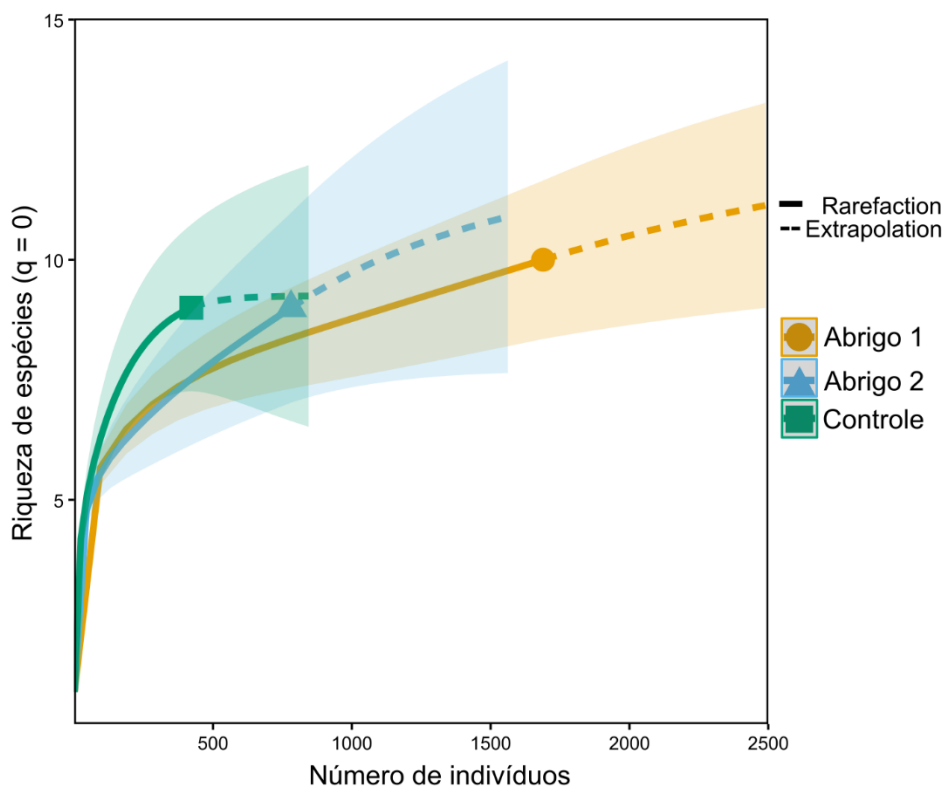


Figura 10 - Curvas de rarefação e extrapolação da riqueza de espécies de *Piper* nas três áreas amostradas (Abrigo 1, Abrigo 2 e Controle). As faixas sombreadas representam os intervalos de confiança de 95% para cada curva.

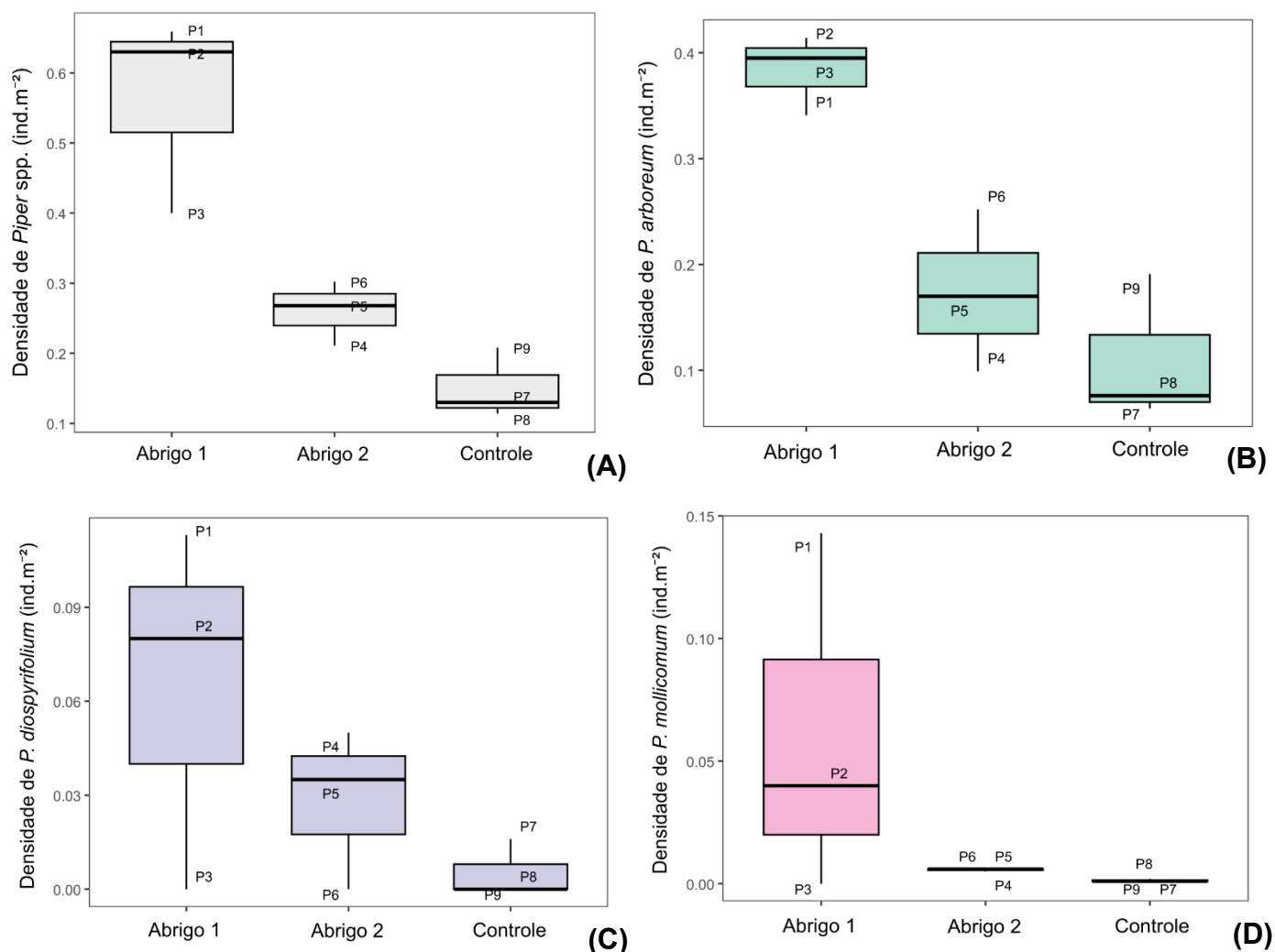


Figura 11 - Diagrama *boxplot* mostrando a variação da densidade total de *Piper* spp. (ind.m⁻²) (A) e das três espécies mais abundantes (B, C e D) entre as áreas de estudo: Abrigo 1, Abrigo 2 e Controle, com os pontos representando os valores observados por parcela.

Os valores do número efetivo de espécies de *Piper* ($q = 1$) calculados para as áreas estudadas indicam que as áreas associadas aos abrigos apresentam valores de diversidade mais elevados em comparação à área controle (Figura 12). As medianas de diversidade do Abrigo 1 e do Abrigo 2 são muito próximas, em torno de 2,9-3,0, enquanto a área controle apresenta mediana inferior, próxima de 2,7-2,8. Este padrão fica mais evidente quando calculado os valores para $q = 2$ (dominância de espécies), com as áreas associadas aos abrigos apresentando valores mais elevados de diversidade em relação à área controle (Figura 13).

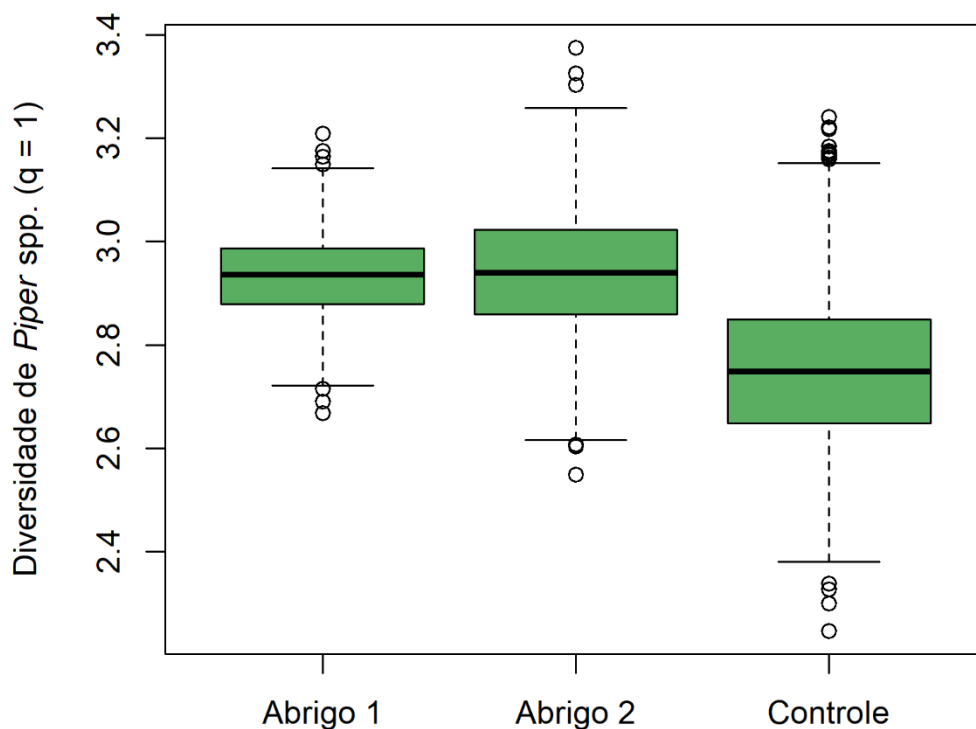


Figura 12 - Diagrama *boxplot* mostrando a variação das reamostragens *bootstrap* da diversidade em número equivalente de espécies ($q = 1$) de *Piper* entre as áreas de estudo: Abrigo 1, Abrigo 2 e Controle.

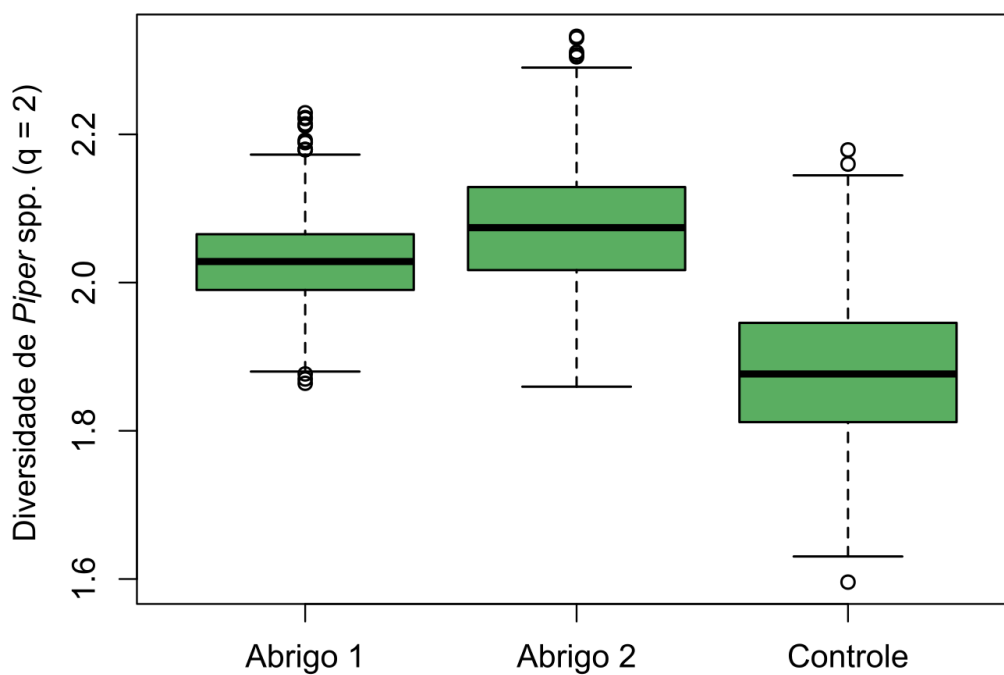


Figura 13 - Diagrama *boxplot* mostrando a variação das reamostragens *bootstrap* da diversidade em número equivalente de espécies ($q = 2$) de *Piper* entre as áreas de estudo: Abrigo 1, Abrigo 2 e Controle.

Embora haja sobreposição entre os valores das três áreas, observa-se, para ambas as métricas de diversidade, uma tendência consistente de maiores valores médios nas áreas com abrigo, enquanto a área controle concentra maior número de amostras *bootstrap* em valores mais baixos.

A composição das espécies, a análise baseada no índice de Morisita-Horn indicou alta similaridade quantitativa entre as áreas, com valores de dissimilaridade muito baixos, variando entre 0,017 e 0,030. A menor dissimilaridade foi observada entre o Abrigo 1 e o Abrigo 2 (0,017), enquanto as comparações envolvendo a área controle apresentaram valores ligeiramente mais elevados, porém ainda baixos (0,027-0,030). Em termos qualitativos, a análise baseada no índice de Jaccard indicou pequenas variações na composição de espécies entre as áreas. O Abrigo 1 apresentou o mesmo grau de dissimilaridade em relação ao Abrigo 2 e à área controle (0,27), enquanto a maior dissimilaridade foi observada entre o Abrigo 2 e a área controle (0,36).

A db-RDA é consistente com os padrões de dissimilaridade indicados pelo índice de Jaccard, mostrando que pequenas diferenças na composição e na organização das espécies se estruturam entre os ambientes (Figura 14). O fator “área” influencia a organização da comunidade ($F = 3,10$; $p = 0,012$). O eixo 1 explicou 84,2% da variação associada às áreas ($F = 5,22$; $p = 0,0092$), enquanto o eixo 2 respondeu por 15,8% da variação e não apresentou suporte estatístico ($p = 0,422$). O R^2 ajustado (0,344) mostra que 34,4% da variação explicável está associada às diferenças entre as áreas.

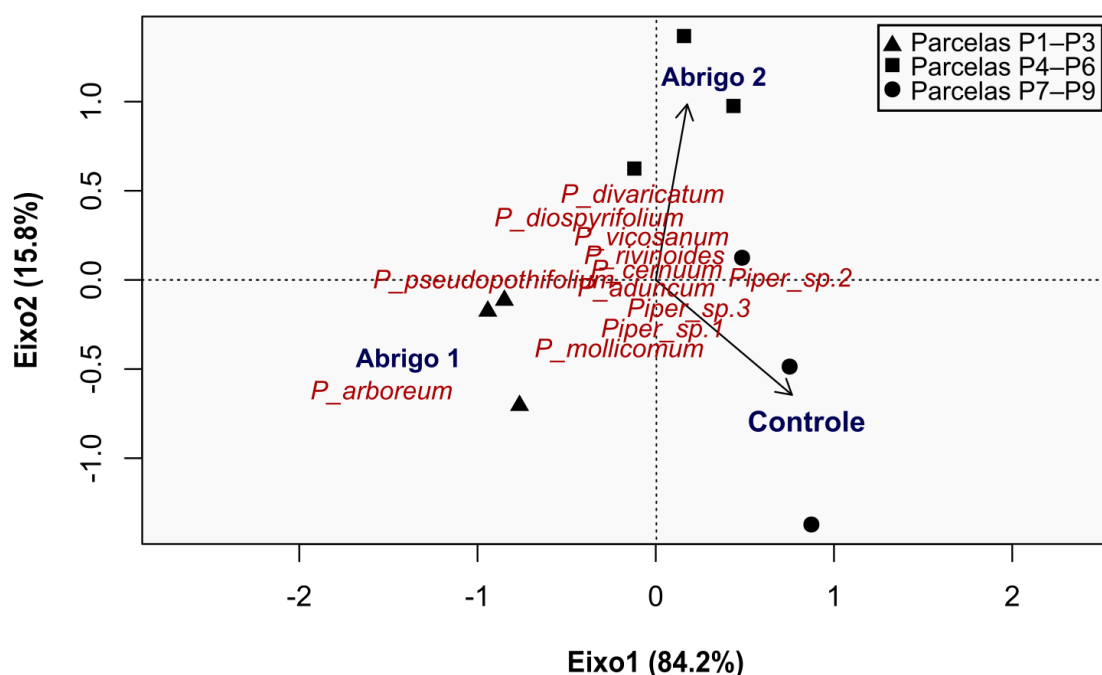


Figura 14 - Análise de redundância baseada em distâncias de Jaccard mostrando tendências de variação na composição de espécies de *Piper* entre as áreas próximas ao Abrigo 1, Abrigo 2 e área Controle, na Reserva Biológica União.

No diagrama, o Abrigo 1 aparece afastado ao longo do eixo 1. A espécie *P. arboreum* projeta-se com maior intensidade em direção a esse agrupamento, refletindo sua ocorrência mais consistente e maior contribuição relativa nas parcelas associadas ao abrigo. Embora esteja presente em todas as áreas, sua distribuição espacial e a forma como se associa às demais espécies variam entre as parcelas. Já o Abrigo 2 e a área controle aparecem mais próximos no plano de ordenação. Embora a dissimilaridade de Jaccard indique apenas pequenas variações na composição de espécies, a RDA mostra diferenças na organização multivariada do conjunto de espécies entre as áreas, resultando em agrupamentos distintos no espaço de ordenação.

As parcelas próximas aos abrigos concentraram maior abundância de indivíduos em relação à área controle (Tabela 1), com destaque para os números expressivos de *Piper arboreum* Aubl. var. *arboreum*.

Tabela 1- Abundância e riqueza de espécies do gênero *Piper* nas parcelas amostradas na Reserva Biológica União. As parcelas estão distribuídas em duas áreas com abrigos utilizados por *Carollia perspicillata* (Abrigo 1 e Abrigo 2) e áreas controle, sem a presença de abrigos.

Espécie	Abrigo1			Abrigo2			Controle		
	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9
<i>P. aduncum</i> L.	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. arboreum</i> Aubl. Var <i>arboreum</i>	341	414	395	99	170	252	64	76	161
<i>P. cernuum</i> Vell.	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>P. diospyrifolium</i> Kunth	113	80	0	50	35	0	16	0	0
<i>P. divaricatum</i> G. Mey.	52	64	1	51	56	15	39	7	6
<i>P. fluminense</i> Raddi	0	0	1	0	1	0	0	0	1
<i>P. cf. mollicomum</i> Kunth	143	40	0	5	6	6	1	2	1
<i>P. pseudopothifolium</i> C.DC.	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>P. cf. rivinoides</i> Kunth	2	2	3	0	0	1	0	0	0
<i>P. velutinibaccum</i> C.DC.	7	1	0	5	0	25	4	29	7
<i>P. vicosanum</i> Yunck.	0	0	0	0	0	3	0	0	0
<i>Piper sp.1</i>	0	28	0	1	0	0	3	0	1
Abundância total	658	631	400	207	268	302	130	114	178
Riqueza	6	9	4	6	5	6	8	4	7

A abundância relativa das espécies de *Piper* variou entre as áreas, mas foi fortemente dominada por *P. arboreum* em todos os casos, representando mais de 60% dos indivíduos tanto nas áreas associadas aos abrigos quanto na área controle (Figura 15). As demais espécies contribuíram com proporções consideravelmente menores para a composição relativa da comunidade.

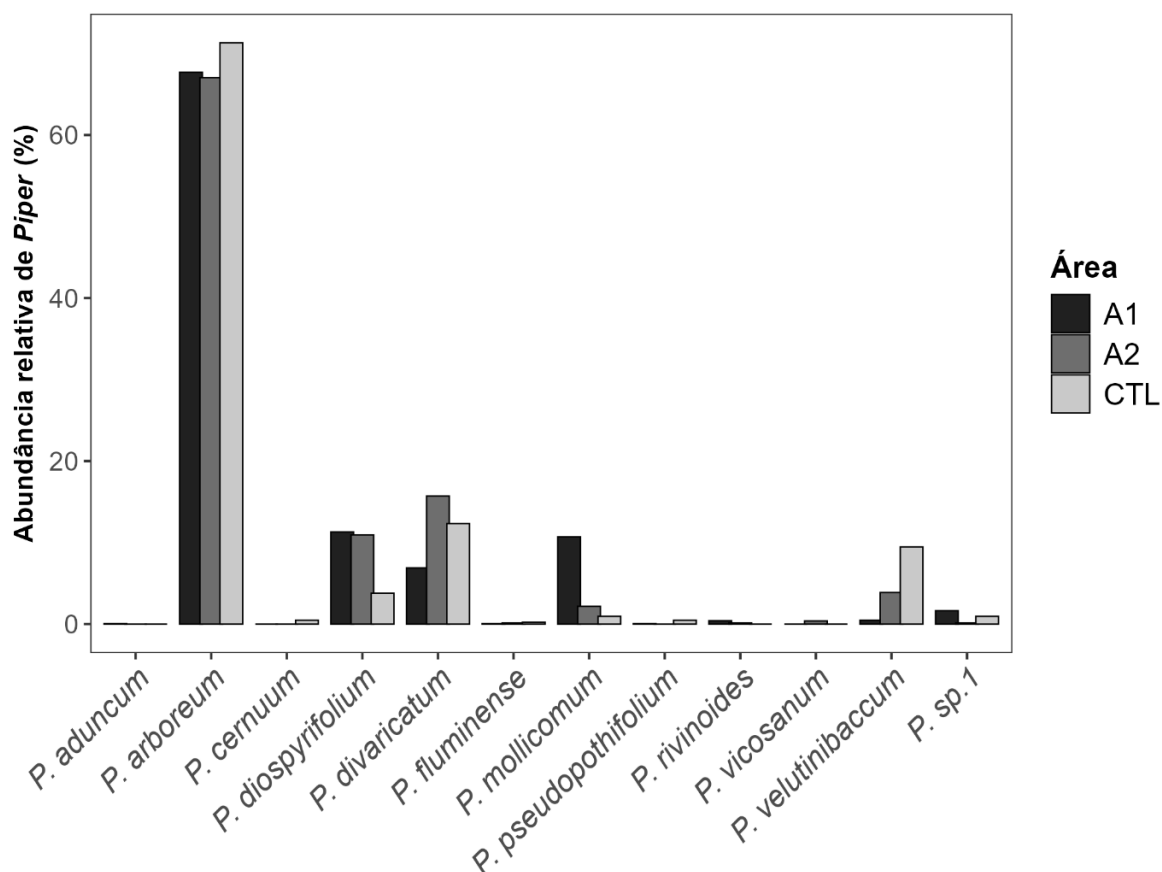


Figura 15 - Abundância relativa das espécies de *Piper* registradas nas áreas próximas aos abrigos (A1 e A2) e na área controle, na Reserva Biológica União.

As espécies *P. divaricatum* e *P. diospyrifolium* apresentaram maior abundância relativa nas áreas associadas aos abrigos, enquanto *P. mollicomum* foi mais representativa no Abrigo 1. *P. velutinibaccum* destacou-se na área controle, onde apresentou maior abundância relativa em comparação às áreas com abrigo, sendo comumente registrada ao longo de trilhas e estradas e pouco frequente no interior da floresta. As demais espécies ocorreram em proporções muito reduzidas, frequentemente restritas a uma ou poucas áreas, como *P. aduncum* (com um único registro próximo ao Abrigo 1), refletindo padrões de baixa abundância relativa e ocorrência local.

A distribuição das classes de altura e diâmetro foi semelhante entre as áreas amostradas, com a maior proporção de indivíduos concentrada nas classes iniciais, indicando uma estrutura populacional composta predominantemente por indivíduos de pequeno porte. As classes superiores apresentaram baixa representatividade em todas as áreas (Figura 16).

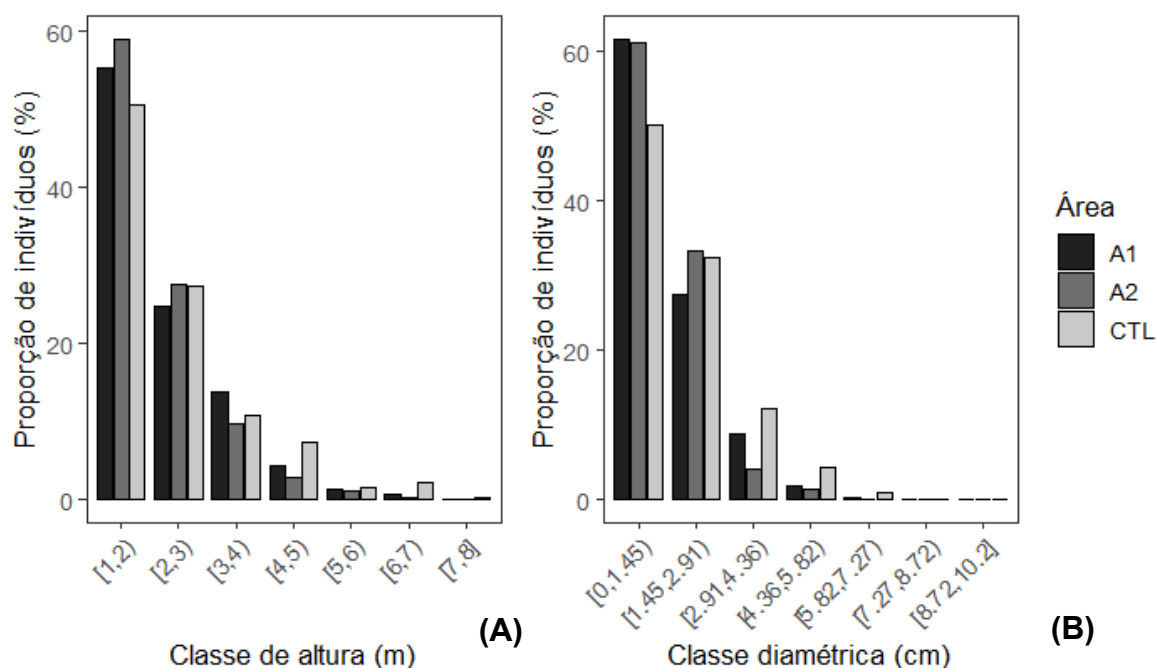


Figura 16 - Distribuição percentual dos indivíduos de *Piper* por classes de altura (A) e classes diamétricas (B) nas áreas amostradas: Abrigo 1 - A1; Abrigo 2 - A2 e Controle - CTL.

Os modelos ajustados para avaliar a influência da distância aos abrigos sobre a riqueza, diversidade e densidade de *Piper* não indicaram variação associada a esse preditor. Para a riqueza, o efeito da distância não apresentou suporte estatístico ($\chi^2 = 0,60$; $gl = 4$; $p = 0,96$). O intercepto indica que, na distância mais próxima ao abrigo (10 m), a riqueza média estimada é de aproximadamente 3 a 4 espécies. Os coeficientes associados às demais classes de distância apresentaram valores negativos, e de baixa magnitude. O gráfico mostra uma leve redução da riqueza após os primeiros 10 m, seguida de um aumento entre 30 e 40 m, mantendo-se dentro de um intervalo estreito e sem tendência de declínio com a distância. Essa variação reflete a dispersão dos valores observados nas parcelas (pontos brancos) em torno das médias e previsões do modelo (pontos vermelhos e pretos), respectivamente (Figura 17).

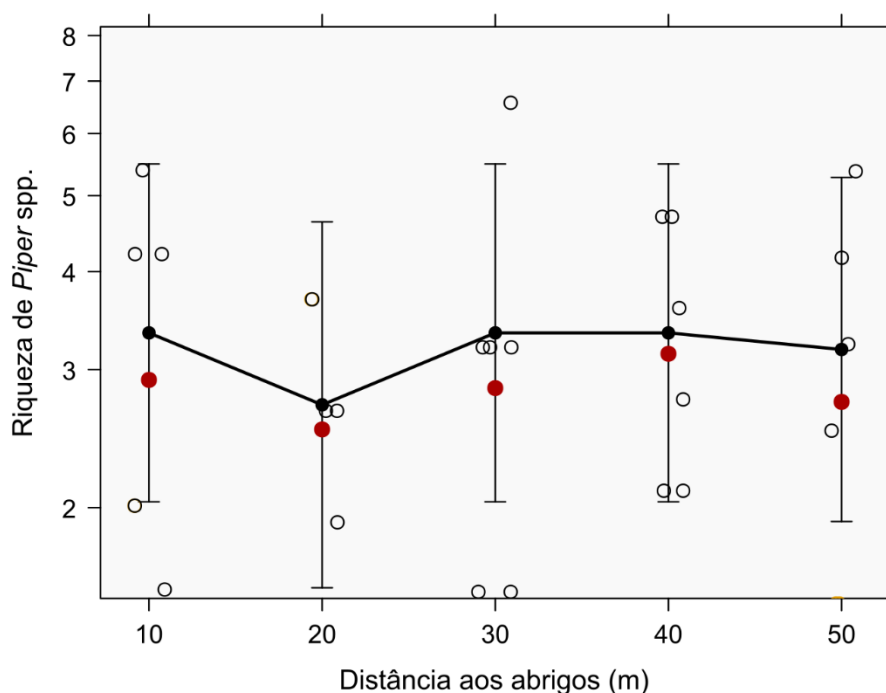


Figura 17 - Relação entre a distância aos abrigos de *Carollia perspicillata* e a riqueza de espécies de *Piper*.

Para a diversidade $\exp(H')$, a distância também não apresentou suporte estatístico ($\chi^2 = 1,29$; $gl = 4$; $p = 0,86$), e os coeficientes associados às diferentes classes de distância mantiveram valores próximos de zero (β entre $-0,13$ e $0,23$), indicando que a diversidade se manteve estável ao longo do gradiente de 10 a 50 m. A diversidade média foi de aproximadamente 2 espécies efetivas, com ampla sobreposição entre as classes de distância (Figura 18).

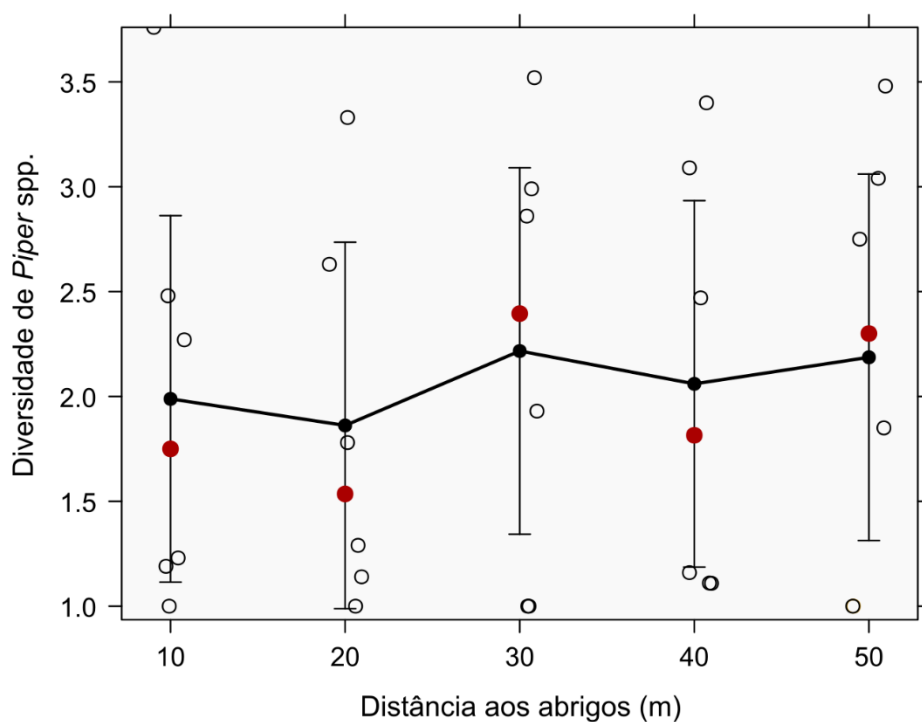


Figura 18 - Relação entre a distância aos abrigos de *Carollia perspicillata* e a diversidade (H') de espécies de *Piper*.

A análise da densidade indicou respostas distintas entre as espécies, sem evidência de um padrão espacial comum ao longo do gradiente de distância em relação aos abrigos. Para *P. diospyrifolium* ($\chi^2 = 4,21$; $gl = 4$; $p = 0,378$) e *P. divaricatum* ($\chi^2 = 2,17$; $gl = 4$; $p = 0,704$), a densidade apresentou tendência de se manter constante ao longo da distância, sem variações consistentes, e associada a elevado grau de incerteza (Figura 19).

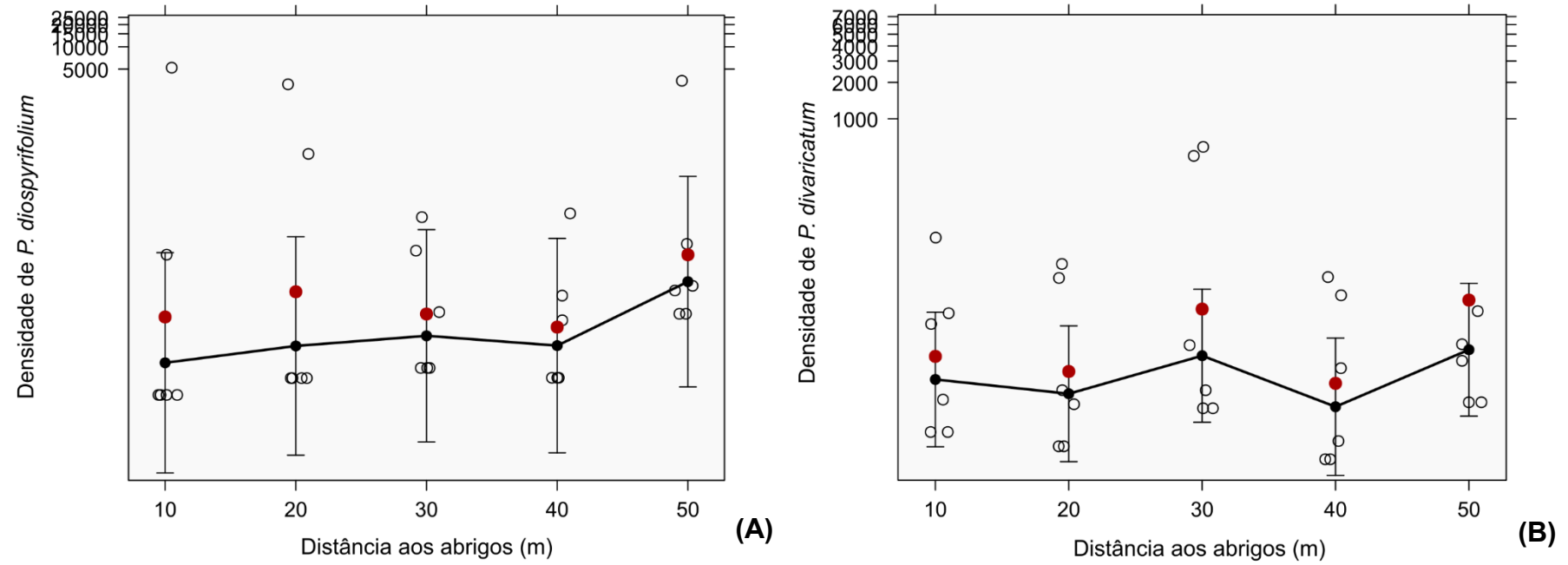


Figura 19 - Distância aos abrigos de *Carollia perspicillata* em relação à densidade das espécies de *Piper* (indivíduos m^{-2}): (A) *Piper diospyrifolium* e (B) *P. divaricatum*.

Piper arboreum e *P. mollicomum* apresentaram variações na densidade associadas à distância (Figura 20). Para *P. arboreum*, observou-se uma tendência marginal ($\chi^2 = 9,45$; $gl = 4$; $p = 0,051$), com redução acentuada na densidade a 50 m em relação à distância de referência (10 m; $\beta = -1,13$; $p = 0,003$), indicando menor ocorrência da espécie nas subparcelas mais distantes dos abrigos. Já *P. mollicomum* apresentou variação ao longo do gradiente ($\chi^2 = 17,65$; $gl = 4$; $p = 0,0014$), caracterizada por aumento na densidade, principalmente a 30 m ($\beta = 0,78$; $p = 0,0006$). A 40 m, observou-se uma tendência de diminuição, porém sem suporte estatístico.

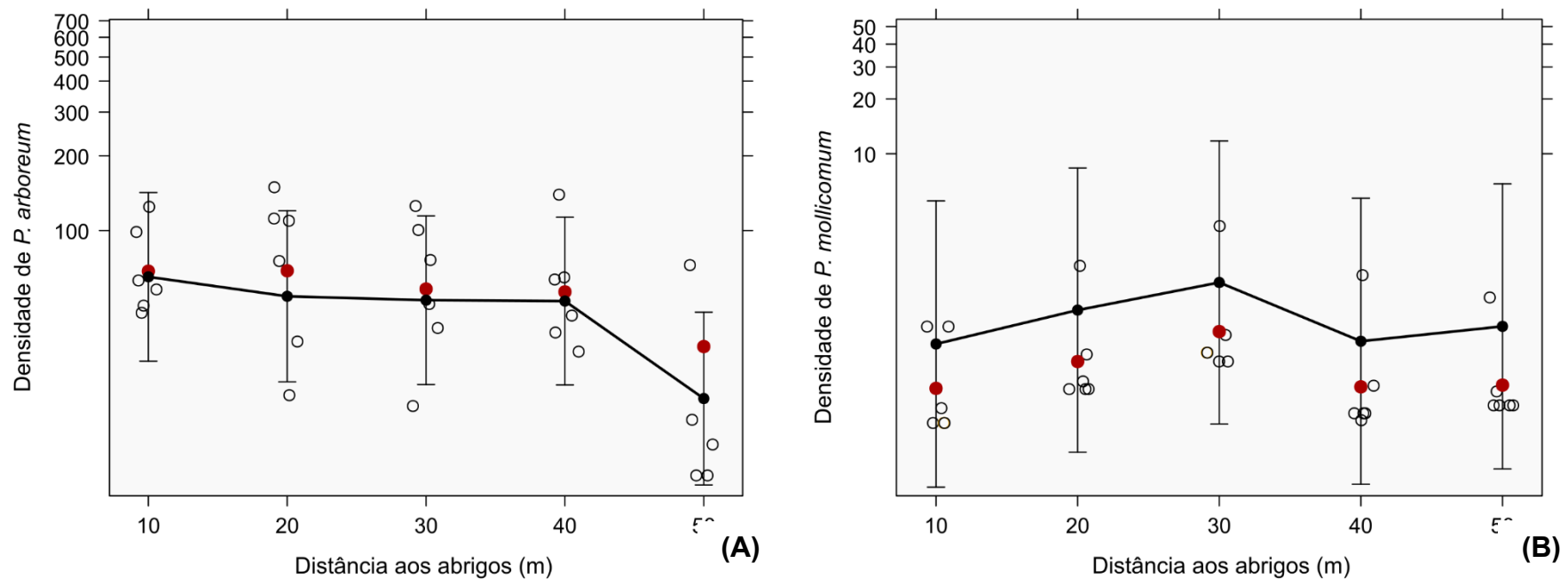


Figura 20 - Distância aos abrigos de *C. perspicillata* em relação à densidade das espécies de *Piper* (indivíduos m⁻²): (A) *Piper arboreum* e (B) *P. mollicomum*.

Considerando o conjunto dos resultados, os padrões de riqueza, diversidade e densidade de *Piper* permaneceram constantes ao longo do gradiente de distância. As estimativas apresentaram ampla variação dentro de cada classe de distância, refletida em intervalos de confiança sobrepostos entre os gradientes analisados.

5.3. Padrões de deposição de sementes em relação aos abrigos de morcegos

Para analisar a chuva de sementes, utilizamos apenas aquelas que foram interceptadas pelas plantas de *Piper* dentro dos gradientes de distância. Dos 108 coletores instalados, apenas 22 capturaram sementes, sendo a maioria frutos mordidos e poucas sementes nas fezes. Além disso, em alguns meses, nenhuma semente de *Piper* foi interceptada. As plantas receberam um total de 3.433 sementes, distribuídas em 13 espécies, 4 famílias e 4 gêneros. As sementes de *Piper* foram as únicas identificadas em nível de espécie. Além disso, duas sementes permaneceram indeterminadas (Tabela 2).

Tabela 2 - Chuva de Sementes: abundância e riqueza de sementes capturadas sob as plantas de *Piper* nas parcelas localizadas próximo aos dois abrigos utilizados por *Carollia perspiscillata* na Reserva Biológica União.

Familia	Espécie	Abrigo1			Abrigo2		
		P1	P2	P3	P4	P5	P6
Piperaceae	<i>P. aduncum</i> L.	461	301	11	0	0	11
Piperaceae	<i>P. arboreum</i> Aubl. Var. <i>arboreum</i>	616	492	139	0	0	49
Piperaceae	<i>P. diospyrifolium</i> Kunth	462	171	5	0	5	9
Piperaceae	<i>P. cf. mollicomum</i> Kunth	17	13	0	0	0	23
Piperaceae	<i>P. cf. rivinoides</i> Kunth	137	118	46	0	0	2
Piperaceae	<i>Piper</i> sp.1	0	0	0	0	0	4
Urticaceae	<i>Cecropia</i> sp. 1	12	0	1	0	0	0
Urticaceae	<i>Cecropia</i> sp. 2	4	0	0	0	0	0
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.1	93	67	0	0	0	3
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.2	4	14	0	0	0	0
Hypericaceae	<i>Vismia</i> sp. 1	0	48	0	0	0	0
Indet	Indet 1	11	6	0	0	0	0
indet	Indet 2	78	0	0	0	0	0
Abundância		1895	1230	202	0	5	101
Riqueza		11	9	5	0	1	7

O Abrigo 1 apresentou maior riqueza e abundância de sementes dispersas em comparação ao Abrigo 2, registrando um aporte de sementes muito superior ao observado no segundo abrigo. Apesar dessa diferença quantitativa, a composição da chuva de sementes foi dominada por espécies do gênero *Piper* em ambas as áreas com abrigo.

A espécie *P. arboreum* apresentou a maior abundância relativa de sementes, sendo a espécie mais dispersa ao longo do período de amostragem (Figura 21). Outras espécies de *Piper*, como *P. aduncum* e *P. diospyrifolium*, também foram registradas, porém em menor proporção. Espécies não pertencentes ao gênero *Piper*, como *Cecropia* spp., *Solanum* spp. e *Vismia* sp., apresentaram baixa abundância relativa, ocorrendo de forma pontual na chuva de sementes, principalmente no Abrigo 1. As categorias classificadas como indeterminadas representaram uma fração reduzida do total de sementes coletadas.

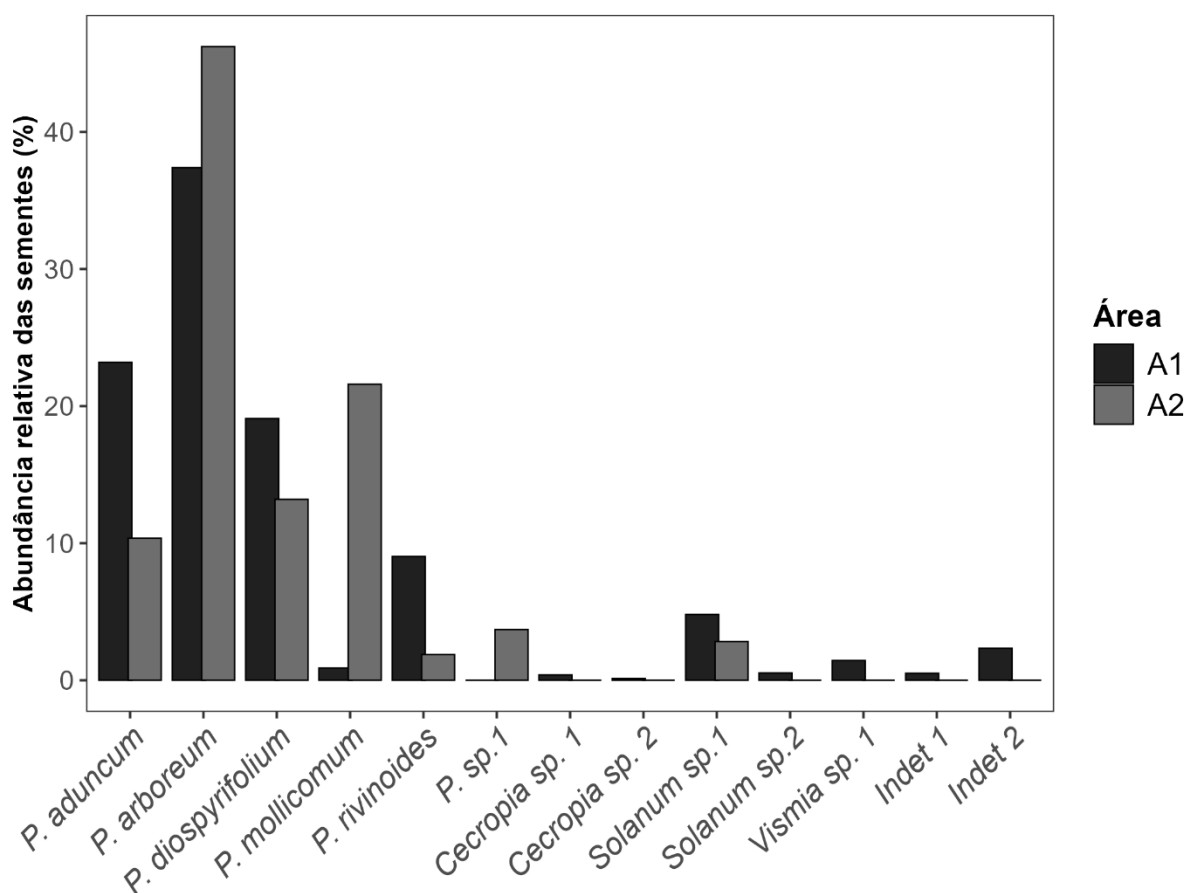


Figura 21 - Abundância relativa das espécies registradas na chuva de sementes nas áreas próximas aos abrigos (A1 e A2), na Reserva Biológica União.

A frequência de ocorrência das sementes ao longo dos meses de amostragem reforça esse padrão, indicando as espécies mais frequentemente dispersas ao longo do período (Tabela 3).

Tabela 3 - Frequência de ocorrência (FO%) das sementes identificadas na chuva de sementes ao longo dos meses de amostragem (abril a setembro de 2025). O símbolo “x” indica a presença da espécie no respectivo mês.

Família	Espécie	abr/25	mai/25	jun/25	jul/25	ago/25	set/25	FO%Total
Piperaceae	<i>Piper aduncum</i> L.			x	x	x		50
Piperaceae	<i>Piper arboreum</i> Aubl. Var. <i>arboreum</i>	x	x	x	x	x	x	100
Piperaceae	<i>Piper diospyrifolium</i> Kunth	x	x	x	x	x		83,3
Piperaceae	<i>Piper cf. mollicomum</i> Kunth		x	x	x	x		66,6
Piperaceae	<i>Piper cf. rivinoides</i> Kunth		x	x	x	x	x	83,3
Piperaceae	<i>Piper sp. 1</i>		x					16,6
Urticaceae	<i>Cecropia sp. 1</i>	x	x	x				50
Urticaceae	<i>Cecropia sp. 2</i>					x		16,6
Solanaceae	<i>Solanum sp. 1</i>			x	x	x		50
Solanaceae	<i>Solanum sp. 2</i>			x	x			33,3
Hypericaceae	<i>Vismia sp. 1</i>						x	16,6
Indet	Indet 1			x	x			33,3
indet	Indet 2				x			16,6

A análise da chuva de sementes de *Piper* em relação aos abrigos de *C. perspiscillata*, mostrou que os padrões de riqueza, diversidade e densidade das sementes variaram em função tanto da abundância local dos indivíduos estabelecidos de *Piper* quanto da distância aos abrigos. Os modelos mistos ajustados mostraram respostas distintas para cada métrica avaliada, permitindo identificar quais componentes da chuva de sementes estão organizados ao longo do gradiente espacial.

Para a riqueza, a abundância de indivíduos adultos de *Piper* apresentou suporte estatístico no modelo ($\chi^2 = 5,88$; $gl = 1$; $p = 0,015$). A variável distância ao abrigo, não apresentou influência, embora tenha exibido uma tendência marginal ($\chi^2 = 8,78$; $gl = 4$; $p = 0,067$). Em relação à categoria de referência (10 m), observou-se uma redução acentuada da riqueza a 20 m ($\beta = -1,25$; $p = 0,0088$), enquanto as demais distâncias apresentaram efeitos de menor magnitude, sendo observada uma tendência marginal a 40 m ($p = 0,055$).

Os gráficos de efeitos do modelo demonstram esse padrão, no qual a linha e os pontos pretos representam as estimativas ajustadas, enquanto os pontos vermelhos correspondem aos resíduos parciais associados a essas estimativas. O modelo indica uma redução acentuada da riqueza a 20 m e uma relativa estabilização nas distâncias seguintes (Figura 22).

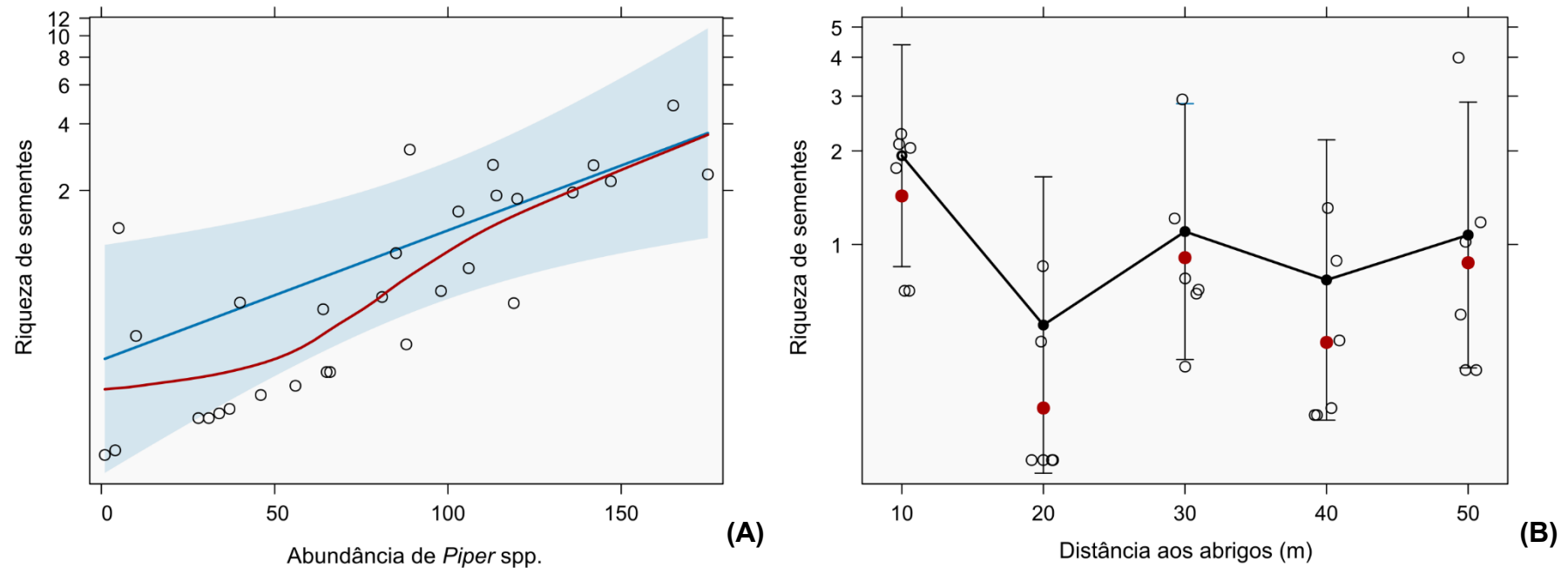


Figura 22 - Efeitos da abundância de indivíduos adultos de *Piper* (A) e da distância aos abrigos (B) sobre a riqueza da chuva de sementes.

A diversidade de sementes $\exp(H')$ apresentou variação tanto em função da abundância local de indivíduos adultos de *Piper* ($\chi^2 = 5,85$; $gl = 1$; $p = 0,016$) quanto da distância aos abrigos ($\chi^2 = 9,62$; $gl = 4$; $p = 0,047$), indicando que gradientes com maior densidade de plantas e mais próximos aos abrigos concentram maior diversidade de sementes capturadas. Considerando os coeficientes do modelo, a maior diversidade foi registrada a 10 m, enquanto o afastamento dos abrigos esteve associado a reduções no número efetivo de espécies. A 20 m observou-se a queda mais acentuada na diversidade ($\beta = -1,28$), enquanto as demais distâncias também apresentaram reduções em relação a 10 m, porém de menor magnitude (Figura 23).

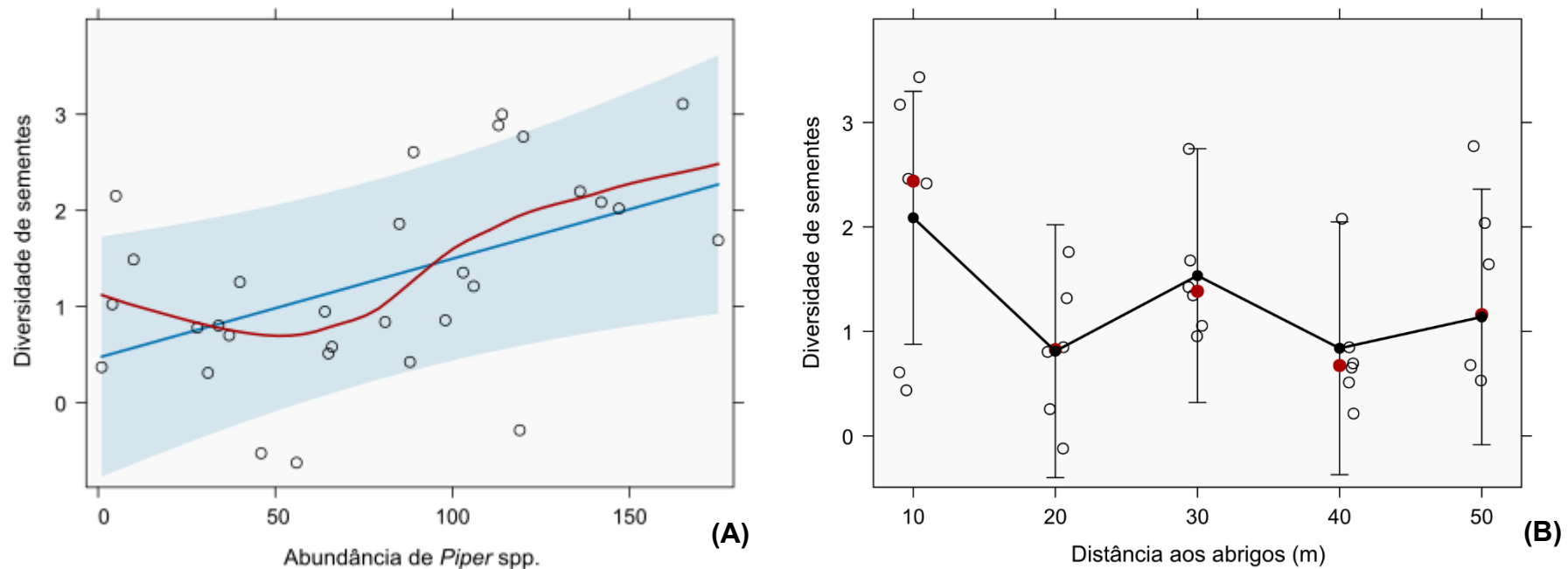


Figura 23 - Efeitos da abundância de indivíduos adultos de *Piper* (A) e da distância aos abrigos (B) sobre a diversidade $q = 1$ de sementes.

As sementes utilizadas na análise de densidade foram da espécie *P. arboreum* e *P. dispyrifolium*. Apenas as duas apresentaram sementes dispersas ao longo de todo o gradiente de distância. As demais, tiveram dispersão local em alguns gradientes, sem formar um contínuo de dispersão ao longo dos 50 m, o que impossibilitou incluir sua densidade na análise.

A densidade de sementes de *P. arboreum* variou em função da distância aos abrigos ($\chi^2 = 10,95$; $gl = 4$; $p = 0,027$) (Figura 24). Em relação à categoria de referência (10 m), observou-se redução na densidade a partir de 20 m, com diminuições em todas as distâncias analisadas. Houve uma forte queda a 20 m ($\beta = -3,36$; $p = 0,020$), seguida de redução a 30 m ($\beta = -2,44$; $p = 0,076$). As distâncias de 40 e 50 m também apresentaram reduções nos valores estimados ($\beta = -2,87$; $p = 0,041$; $\beta = -3,79$; $p = 0,010$, respectivamente).

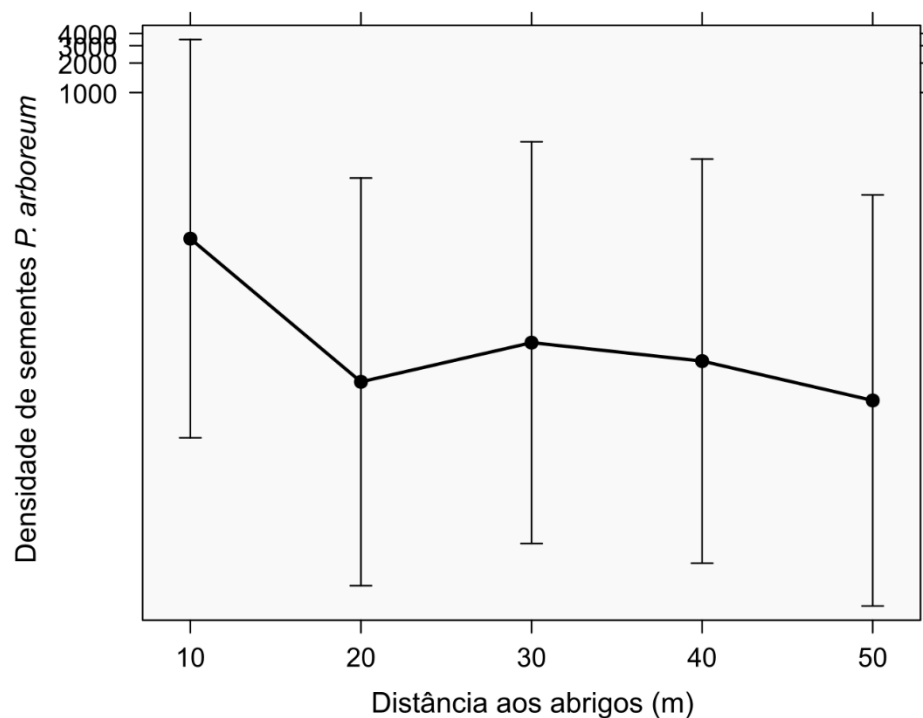


Figura 24 - Relação entre a distância aos abrigos de *Carollia perspicillata* e a densidade sementes de *Piper arboreum* (indivíduos m⁻²).

Em contrapartida, a densidade de sementes de *P. diospyrifolium* não apresentou variação consistente ao longo do gradiente de distância aos abrigos ($\chi^2 = 5,54$; $gl = 4$; $p = 0,236$) (Figura 25). Ainda assim, em relação à categoria de referência (10 m), observou-se uma redução acentuada na densidade a 20 m ($\beta = -2,91$; $p = 0,030$), representando

a queda mais pronunciada registrada no gradiente. Nas demais distâncias (30, 40 e 50 m), os efeitos estimados foram de menor magnitude e não apresentaram suporte estatístico.

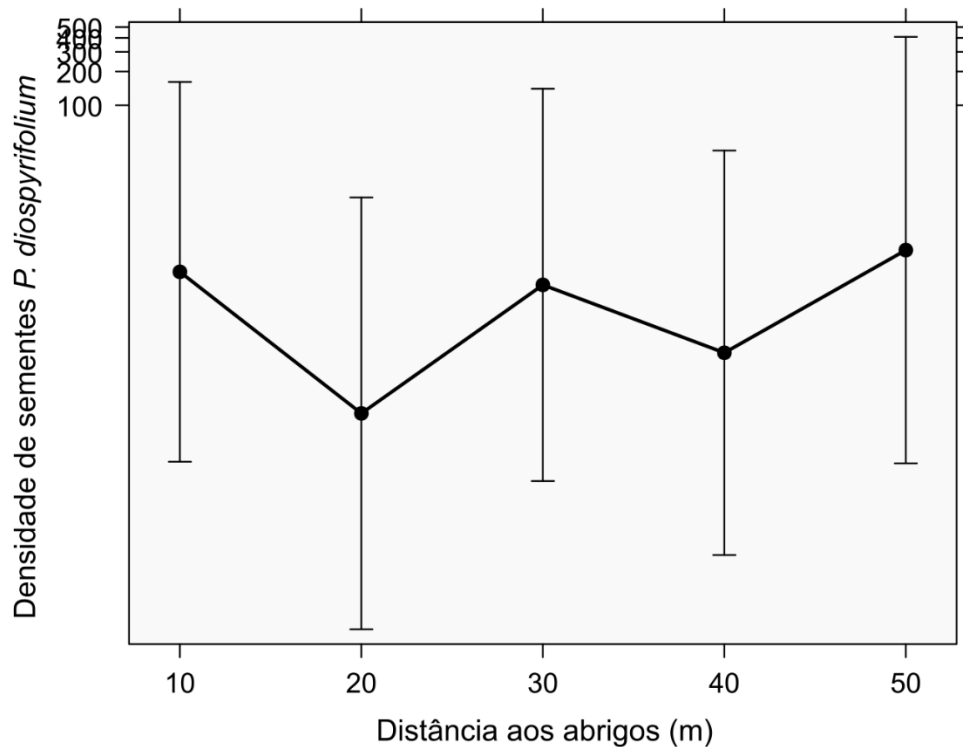


Figura 25 - Relação entre a distância aos abrigos de *Carollia perspicillata* e a densidade de sementes de *Piper diospyrifolium* (indivíduos m⁻²).

De forma geral, os resultados apontam para um padrão de maior deposição de sementes nas proximidades dos abrigos, especialmente no gradiente mais próximo (10 m), onde tanto a riqueza quanto a diversidade de espécies são mais elevadas. Embora algumas respostas apresentem oscilações ao longo da distância, a tendência comum é uma redução na ocorrência e na abundância das sementes à medida que se afasta do abrigo, com quedas acentuadas em 20 m.

5.4. Composição da dieta de *Carollia perspicillata*

Durante o ano de amostragem, foram capturados 249 morcegos nas redes de neblina, 177 eram *C. perspicillata* e, entre esses, 129 apresentaram sementes nas fezes.

A Tabela 4 apresenta a frequência de ocorrência dos itens alimentares identificados ao longo dos meses de coleta, permitindo visualizar tanto as espécies consumidas quanto a variação temporal no uso desses recursos ao longo dos meses de amostragem.

Tabela 4 - Frequência de ocorrência (FO%) mensal das sementes ingeridas por *Carollia perspicillata* na Reserva Biológica União. Os valores indicam a proporção de amostras fecais contendo cada espécie vegetal em cada mês de coleta, e a coluna “FO% total” corresponde à frequência considerando todas as 129 amostras analisadas.

[illegible]

A dieta de *C. perspicillata* foi fortemente dominada pelo gênero *Piper*, que apresentou maior frequência mensal e maior número de ocorrências ao longo de todo o período de amostragem. Entre todas as espécies registradas, *P. arboreum* foi o item alimentar mais frequente, ocorrendo na maioria dos meses e representando a maior frequência de ocorrência total (45,7%). Sua presença foi especialmente elevada durante a estação chuvosa (setembro-abril), destacando-se em novembro/24 (100%), janeiro/25 (75%) e março/25 (80%).

A segunda espécie mais consumida ao longo do estudo foi *P. diospyrifolium* (29,4%), com picos entre abril e agosto, período que corresponde ao final da estação chuvosa e ao início da estação seca, indicando que sua disponibilidade e consumo se concentram justamente quando a frutificação de *P. arboreum* começa a declinar. Outras espécies de *Piper*, como *P. divaricatum*, *P. mollicomum*, *Piper* sp. 1 e *Piper* sp. 3, ocorreram em menor frequência, apresentando registros pontuais e baixa frequência total.

Itens não pertencentes ao gênero *Piper* foram pouco representativos na dieta. *Solanum* sp. 1 apresentou a maior frequência entre eles (10,8%), seguido por registros pontuais de *Cecropia spp.* e *Vismia sp.* Esses frutos ocorreram principalmente na estação seca (maio-agosto), período em que a disponibilidade de *Piper* tende a ser menor.

A análise de redundância baseada em distâncias (RDA_{bd}), mostrou que o modelo associando a composição da dieta ao sexo e condição reprodutiva dos animais explica parte da variação observada na composição da dieta ($F = 2,08$; $p = 0,0054$). Entre as variáveis avaliadas, a condição reprodutiva foi o fator que mais contribuiu para as diferenças observadas entre amostras ($F = 2,32$; $p = 0,0036$), enquanto o sexo não mostrou influência clara sobre o padrão de consumo ($p = 0,4668$). O primeiro eixo concentrou 74,6% da inércia explicada pelo modelo, correspondendo a aproximadamente 7,8% da variação total, e representou o principal gradiente associado às diferenças na condição reprodutiva. Os demais eixos reuniram apenas frações pequenas da variação, refletindo componentes residuais da estrutura da dieta.

As fêmeas grávidas e lactantes, assim como machos com testículos grandes (acima de 6 mm), se ordenam com escores positivos no primeiro eixo (Figura 26), associado também ao consumo de *P. arboreum*. Já os morcegos que não estavam

em estado reprodutivo apresentaram dietas amplamente semelhantes entre si, o que se reflete na concentração desses indivíduos próximos ao centro da ordenação.

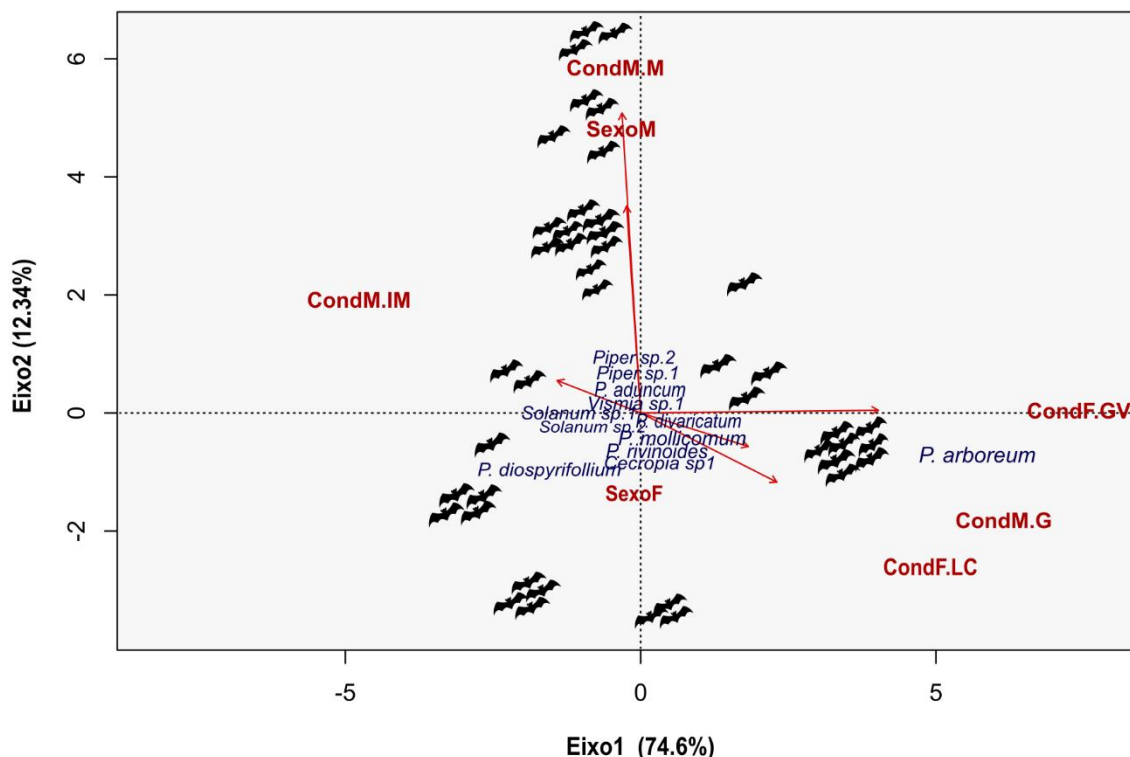


Figura 26 - Análise de redundância baseada em distâncias de Jaccard, mostrando a variação na composição alimentar de *Carollia perspicillata* em função do sexo e da condição reprodutiva dos indivíduos. As categorias fisiológicas correspondem a: CondM.IM = machos imaturos; CondM.M = machos com testículos médios; CondM.G = machos com testículos grandes; CondF.gv = fêmeas grávidas; CondF.lc = fêmeas lactantes; SexoM = sexo masculino; SexoF = sexo feminino.

6. DISCUSSÃO

A comunidade de *Piper* registrada na Reserva Biológica União apresentou padrões que refletem tanto características ecológicas do gênero quanto sua forte interação com o morcego *Carollia perspicillata*. Entre as espécies, *P. arboreum* destacou-se como a mais consumida na dieta dos morcegos, a mais dispersa ao longo do período amostral e a espécie dominante na área, indicando seu papel central na estruturação local da comunidade. Nesse contexto, o uso recorrente dos abrigos por um grande número de indivíduos de *C. perspicillata*, associado ao consumo intenso de *P. arboreum*, contribui para a formação de comunidades mais densas e diversas nas áreas próximas aos abrigos.

6.1. Estrutura e composição da comunidade de *Piper*

Os valores de riqueza e abundância observados na reserva são compatíveis com a conhecida diversidade do gênero em florestas úmidas neotropicais, onde *Piper* costuma apresentar forte dominância tanto em número de espécies quanto em número de indivíduos (Fleming, 2004). Em florestas tropicais úmidas, a riqueza de espécies de *Piper* varia amplamente, indo de cerca de 18 espécies, como registrado na Ilha Barro Colorado (Panamá), até mais de 60 espécies em locais como La Selva (Costa Rica) (Gentry, 1990). O gênero apresenta elevado sucesso evolutivo nas terras baixas neotropicais, onde ocorre mais que o dobro de espécies em relação a outras regiões tropicais (Jaramillo e Manos, 2001).

Apesar de termos registrado 15 espécies de *Piper* nas áreas estudadas, dados de herbários indicam a presença de outras espécies para Rebio União (i.e. *Piper anisum* (Spreng.) Angely., *Piper dilatatum* Rich., *Piper scutifolium* Yunck., *Piper xylosteoides* (Kunth) Steud. (Anexo 1), que não foram observadas no presente estudo. A ausência dessas espécies pode estar relacionada ao delineamento amostral, concentrado em áreas próximas aos abrigos e em algumas trilhas específicas. É possível que outros métodos de busca ou amostragem em outros pontos da unidade revelassem uma maior riqueza do gênero.

O padrão observado para as classes de altura e diâmetro, com predomínio de indivíduos de pequeno porte para todas as áreas, é compatível com as características morfológicas das espécies do gênero *Piper*, que incluem principalmente subarbustos, arbustos e arvoretas (Guimarães *et al.*, 2025).

A espécie *P. arboreum* apresentou alta dominância na composição da comunidade, refletida por sua elevada abundância, especialmente nas áreas próximas aos abrigos. Esse padrão pode estar associado ao fato de a espécie ser a mais frequentemente consumida e dispersa por *C. perspicillata*, indicando uma forte interação entre o morcego e essa planta (Bizerril e Raw, 1998; Pires *et al.*, 2015). Por outro lado, *P. aduncum* apresentou baixa representatividade na comunidade, com o registro de apenas um indivíduo nas proximidades do Abrigo 1, embora tenha sido amostrada na chuva de sementes e na dieta de *C. perspicillata*. Essa espécie é intolerante à sombra (Fleming, 2004) e, na ReBio União, ocorre predominantemente em áreas mais abertas, como bordas de estradas e trilhas, sendo pouco frequente no interior do sub-bosque. Esse padrão é compatível com a diferenciação de habitat observada no gênero *Piper*, na qual espécies associadas a clareiras tendem a

apresentar menor sucesso de estabelecimento em florestas sombreadas, embora possam ocorrer relativamente próximas em função de variações microambientais e gradientes locais de luminosidade (Sil *et al.*, 2024). A baixa representatividade de outras espécies na área pode também refletir exigências ecológicas semelhantes, associadas à limitação de luz e aos filtros pós-dispersão no interior da floresta (Fleming, 2004).

Considerando o padrão espacial observado, as espécies de *Piper* não apresentaram variação na distribuição em relação à distância aos abrigos. Esse resultado pode estar associado a processos que atuam após o estabelecimento inicial das plantas e se acumulam ao longo do tempo (Harper, 1977). O limite espacial adotado no estudo (50 m) pode ainda se encontrar dentro da área de influência do uso recorrente dos abrigos por *C. perspicillata*, de modo que o elevado número de indivíduos de *Piper* registrado nas parcelas próximas aos abrigos indica a formação de comunidades densas, provavelmente resultantes da deposição intensa de sementes e do subsequente estabelecimento dos indivíduos, o que dificulta a detecção de variações espaciais ao longo do gradiente amostrado.

Na reserva, os abrigos não são utilizados apenas como locais de repouso diurno, mas também como pontos frequentes de consumo de frutos durante a noite. Além disso, observou-se frequentemente fezes depositadas sobre as folhas dos mesmos indivíduos de *Piper* dentro das parcelas, indicando que essas plantas também podem atuar como poleiros naturais de alimentação. Estudos com morcegos filostomídeos mostram que poleiros e abrigos noturnos tendem a se localizar próximos às plantas frutíferas, concentrando a deposição de sementes nas áreas adjacentes (Fleming e Heithaus, 1981), o que pode favorecer o estabelecimento de novos indivíduos ao longo do tempo. Assim, é possível que a distância avaliada não tenha sido suficiente para captar o ponto a partir do qual a influência dos abrigos se torna menos evidente. Para obter uma resposta mais precisa sobre a escala em que esses efeitos operam, seria necessário avaliar como esses morcegos utilizam o espaço, bem como suas estratégias de forrageamento.

A comparação entre as áreas com e sem abrigo não revelou diferenças na riqueza de espécies de *Piper* e indicou elevada similaridade na composição florística entre os ambientes. As diferenças observadas foram sutis, com maior similaridade quantitativa entre os dois abrigos e variações qualitativas discretas, possivelmente associadas à ocorrência de espécies pouco frequentes. Ainda assim, a forma com que

as espécies se organizam nas áreas indicam tendências de diferenciação no espaço multivariado (Legendre e Legendre, 2012), conforme indicado pela RDAbd.

O compartilhamento de espécies entre as áreas pode estar relacionado à existência de um pool regional comum (Fang *et al.*, 2009; Cornell e Harrison, 2014). Na reserva, foram registradas cerca de 15 espécies de *Piper* nas áreas amostradas, enquanto a riqueza local variou entre nove e dez espécies por área, independentemente da presença de abrigos, sugerindo que a riqueza local pode estar condicionada ao conjunto regional disponível. Estudos indicam que variações na riqueza e na composição de espécies podem estar associadas tanto a fatores abióticos quanto bióticos, incluindo limitação de dispersão e heterogeneidade ambiental (Hubbell, 2001; Tuomisto *et al.*, 2003; Costa *et al.*, 2005). De acordo com Hubbell (2001; 2006), a similaridade florística tende a diminuir com o aumento da distância geográfica entre os locais, refletindo principalmente restrições impostas pelos processos de dispersão. Na reserva, *Carollia* foi registrada em todas as áreas amostradas, e indivíduos capturados e registrados nos abrigos também utilizaram a área controle (Mellado, 2018). Nesse cenário, as distâncias entre as áreas amostradas parecem não ser suficientes para impor restrições relevantes à dispersão, o que pode contribuir para a elevada similaridade observada na composição de espécies.

Entretanto, os efeitos dos abrigos parecem mais evidentes em aspectos que vão além da presença das espécies, refletindo variações na diversidade e na densidade. A diversidade verdadeira ($q = 1$) foi maior nas áreas com abrigo, indicando a contribuição efetiva de um maior número de espécies para a comunidade. Apesar da elevada similaridade na composição das espécies entre as áreas, as abundâncias registradas na área controle foram, em geral, baixas em termos absolutos, contribuindo pouco para a diversidade verdadeira. Nas áreas com abrigo, por sua vez, o maior aporte de sementes ao longo do tempo pode favorecer o estabelecimento de populações mais numerosas, permitindo que, além de *P. arboreum*, outras espécies atinjam abundâncias mais elevadas e passem a contribuir de forma efetiva para a diversidade da comunidade. Para $q = 2$, que atribui maior peso às espécies dominantes, observou-se um padrão semelhante, indicando que as áreas com abrigo apresentam comunidades menos dominadas por poucas espécies e uma distribuição mais equilibrada das abundâncias entre as espécies mais abundantes (Hill, 1973; Jost, 2006).

A maior concentração de indivíduos nas áreas próximas aos abrigos indica que esses locais funcionam como focos mais intensos de deposição de sementes, aumentando a probabilidade de estabelecimento das espécies de *Piper*. Esse efeito sugere que o uso recorrente dos abrigos pelos morcegos promove um acúmulo local de propágulos, resultando em comunidades mais densas.

As diferenças observadas na diversidade e densidade entre os dois abrigos podem refletir características específicas de cada local, principalmente a distância entre os abrigos e o fragmento de floresta. Ao longo do período de amostragem, foram observadas fezes depositadas sob folhas de *Piper* localizadas na entrada do fragmento, próximo ao Abrigo 2, onde ocorre uma faixa contínua de indivíduos do gênero. Espécies presentes em áreas de clareira tendem a apresentar frutificação prolongada (Thies e Kalko, 2004; Sil *et al.*, 2024), o que pode tornar energeticamente mais eficiente o consumo de frutos disponíveis na borda da mata, por se tratar do ponto mais próximo ao abrigo.

Assim, o uso recorrente das plantas localizadas na borda do fragmento, associado à maior distância até o Abrigo 2, pode reduzir o deslocamento dos morcegos para áreas mais internas da floresta, resultando em um menor aporte de sementes nessas áreas e, conseqüentemente, em diferenças na diversidade e na densidade das espécies entre os abrigos. Além disso, parte das sementes pode ser depositada ao longo do trajeto entre as plantas utilizadas para alimentação e o abrigo, correspondente ao trecho de estrada que separa esses dois pontos, onde não foi possível realizar amostragens. No entanto, a confirmação dessa hipótese exige análises detalhadas sobre o uso do espaço e os deslocamentos dos morcegos na paisagem.

6.2. Chuva de sementes e a influência dos abrigos

A chuva de sementes gerada nas áreas próximas aos abrigos apresentou elevada intensidade e foi fortemente dominada por espécies pioneiras, padrão amplamente documentado para a dieta de *C. perspicillata* (Charles-Dominique, 1991; Marinho-Filho, 1991; Lima *et al.*, 2016; Da Silva *et al.*, 2024). A diferença no aporte de sementes entre os abrigos pode estar relacionada às características específicas de cada local e à forma como os morcegos utilizam o ambiente, conforme discutido na seção anterior.

A deposição de sementes ocorreu em maior concentração nas faixas de distância mais próximas aos abrigos, diminuindo progressivamente a partir de 20 m e estabilizando-se nos valores de riqueza, diversidade e densidade. Esse padrão tem sido associado ao comportamento de forrageio de morcegos frugívoros do gênero *Carollia*, que concentram a deposição de fezes nas proximidades das plantas alimentares e de poleiros noturnos, geralmente localizados a menos de 50 m das fontes de alimento, com redução gradual da densidade de sementes com o aumento da distância (Fleming e Heithaus, 1981).

A deposição de sementes foi contínua ao longo do período de amostragem, mas apresentou uma queda acentuada em setembro e outubro. Essa redução pode estar associada à menor oferta de frutos no final da estação seca, período que marca a transição para a estação chuvosa, quando muitas plantas iniciam seu ciclo reprodutivo e, portanto, ainda produzem poucos frutos (Pereira *et al.*, 2008). Além disso, os abrigos estavam praticamente vazios nesse período, o que provavelmente reduziu a deposição de sementes associada a essas estruturas ao longo de parte do período amostral e, conseqüentemente, influenciou os padrões observados na chuva de sementes. De acordo com Monteiro *et al.* (2019), durante a estação seca as fêmeas e os machos não territoriais tendem a abandonar os abrigos e forragear em áreas mais amplas, enquanto machos territoriais permanecem no abrigo. Na estação chuvosa, quando a disponibilidade de frutos aumenta e coincide com o período reprodutivo, os morcegos retornam aos abrigos, tanto pela maior oferta de recursos próximos quanto pelas demandas associadas à reprodução.

Além da distância aos abrigos, a abundância local de plantas adultas de *Piper* também explicou parte da variação observada na chuva de sementes. Embora a metodologia com coletores de rede seja amplamente utilizada em estudos desse tipo, sua aplicação neste estudo apresentou algumas limitações, possivelmente relacionadas ao tamanho dos coletores, distância entre eles ou à necessidade de um maior número de unidades amostrais.

Assim, parcelas com maior densidade de indivíduos de *Piper* interceptaram mais espécies e maior diversidade de propágulos, o que pode ser atribuído tanto à maior disponibilidade de superfícies capazes de capturar sementes dispersas pelos morcegos quanto ao uso de áreas mais ricas em frutos, que favorece a deposição recorrente sob esses indivíduos (Howe e Smallwood, 1982; Fleming, 1988). Além disso, como citado anteriormente, verificamos a deposição de sementes frescas sob

os mesmos indivíduos em diferentes meses, o que sugere que os morcegos podem utilizar essas plantas como pontos regulares de alimentação, atuando como poleiros naturais, bem como seguir rotas frequentes de forrageamento (Fleming e Heithaus, 1981).

Entre as espécies de *Piper*, os padrões de deposição refletem diferenças na interação com o dispersor. *P. arboreum* foi a espécie mais frequentemente dispersa, formando um gradiente contínuo de deposição ao longo de todas as distâncias avaliadas. Sua elevada abundância no ambiente e sua frutificação contínua ao longo do ano, inclusive em períodos de menor disponibilidade de frutos, favorecem o maior consumo e dispersão, que se traduz em uma sombra de sementes espacialmente consistente (Snow 1965; Marinho-Filho 1991; Figueiredo e Sazima 2004; Thies e Kalko 2004).

P. diospyrifolium apresentou um padrão heterogêneo, com grande variação na densidade ao longo das distâncias. A redução abrupta aos 20 m, seguida de valores irregulares, sugere que a dispersão dessa espécie é menos previsível, possivelmente modulada por flutuações temporais na oferta de frutos e pelo uso do espaço pelos morcegos, que alternam entre diferentes rotas e pontos de alimentação conforme a disponibilidade local de recursos (Heithaus e Fleming, 1978; Fleming, 1988).

Como já mencionado, *P. aduncum* revela um contraste entre dispersão e estabelecimento. Embora tenha sido uma das espécies mais frequentemente transportadas para o interior do fragmento, sua presença no sub-bosque é extremamente rara, como demonstrado pelo levantamento de *Piper* nas parcelas amostradas. Essa dissociação indica que, embora *Carollia* introduza suas sementes na floresta, filtros pós-dispersão podem impedir seu recrutamento, como esperado para espécies típicas de clareira (Fleming e Heithaus, 1981; Bergo *et al.*, 2010; Sil *et al.*, 2024).

6.3. Dieta de *Carollia perspiscillata* na Rebio União

O padrão de consumo observado reflete, em grande parte, a disponibilidade de recursos na área, com maior utilização das espécies mais abundantes. No entanto, *P. divaricatum*, apesar de apresentar ampla distribuição, foi pouco consumida, sugerindo que fatores além da disponibilidade influenciam a seleção alimentar. Características morfológicas dessa espécie, como espigas mais espessas (± 1 cm), sementes proporcionalmente maiores e a presença de espiga peduncular, podem dificultar a

remoção e o consumo dos frutos em comparação com outras espécies de *Piper* (Guimarães e Monteiro, 2006; Guimarães *et al.*, 2025). Além disso, a frutificação simultânea de diferentes espécies pode favorecer a seleção de frutos mais acessíveis ou energeticamente vantajosos, reforçando a ideia de que a dieta desses morcegos resulta de uma combinação entre disponibilidade e características funcionais dos frutos (Thies *et al.*, 1998).

Piper mollicomum, apesar de também ser uma das espécies mais abundantes, foi registrado na dieta apenas em dois meses. Esse resultado contrasta com estudos anteriores que apontam *P. mollicomum* como um recurso alimentar importante para *C. perspiscillata*, sendo, em alguns casos, descrita como uma das principais espécies consumidas (Silva *et al.*, 2022). No entanto, durante o período de amostragem, as plantas dessa espécie exibiram baixa frutificação e, nas ocasiões em que frutificaram, seus frutos foram consumidos. Dessa forma, o baixo consumo observado pode estar associado à reduzida disponibilidade de frutos ao longo do período amostral. Essas diferenças sugerem que o consumo dessa espécie, assim como de outras, pode variar entre regiões em função da disponibilidade local de frutos, reforçando o papel da fenologia na determinação da dieta desses morcegos (Mello *et al.*, 2004b).

A preferência alimentar foi associada às espécies que apresentaram maior frequência no material fecal ao longo do período de amostragem. As espécies do gênero *Piper* foram consumidas de maneira consistente durante todo o ano, em proporção superior a outros gêneros. Durante os períodos secos, quando o pico de frutificação de *Piper* foi reduzido, os morcegos recorreram a fontes alternativas de frutos, sugerindo que a dieta varia sazonalmente, conforme a disponibilidade de recursos no ambiente (Mello *et al.*, 2004a, 2004b; Da Silva *et al.*, 2024).

A predominância de *Piper arboreum* na dieta indica que essa espécie atua como um recurso alimentar chave para *C. perspiscillata*. A razão para essa preferência ainda não é totalmente compreendida, mas pode estar relacionada à disponibilidade espaço-temporal dos frutos, proximidade com os abrigos ou a características morfofisiológicas da planta (Pires *et al.*, 2015). *P. arboreum* emite um forte odor, especialmente durante o pico reprodutivo, quando muitas espigas estão em estágios de floração e frutificação. Esse mecanismo é muito atrativo, e *Carollia* usa principalmente o olfato para detectar frutos maduros (Thies *et al.*, 1998; Sil *et al.*, 2024).

A escolha dos frutos de *P. arboreum* também pode estar relacionada à preferência por estruturas de maior tamanho (Pires *et al.*, 2015). Devido à maior massa, esses itens tendem a oferecer um valor energético mais elevado (Johnson *et al.*, 1985), o que representa um benefício potencial para os morcegos. No entanto, apesar de serem facilmente assimiláveis devido ao curto tempo de trânsito intestinal, o valor nutritivo dos frutos dessa espécie é relativamente baixo, o que implica a necessidade de consumir volumes maiores para atender às exigências metabólicas de *Carollia* (Bizerril e Raw, 1997; Charles-Dominique, 1991).

A preferência alimentar por *P. arboreum* principalmente durante o período reprodutivo, pode ser explicada por uma série de fatores que não se limitam apenas à qualidade nutricional dos frutos. Durante a gestação, as fêmeas de *C. perspicillata* apresentam aumento de massa corporal, o que leva a uma maior demanda energética (Fleming, 1988; Charles-Dominique, 1991). Na fase de lactação, essa necessidade é ainda mais pronunciada, com as fêmeas precisando de 1,5 a 2 vezes mais energia do que os morcegos não lactantes (Fleming, 1988). Os machos reprodutivos também tendem a aumentar sua massa corporal nesse período, necessitando de mais energia para a reprodução, bem como para desempenhar seu papel na defesa do território (Mello e Fernandez, 2000).

Essas mudanças fisiológicas exigem um consumo maior de alimentos nutritivos e a adoção de estratégias de forrageamento que minimizem o custo energético. A proximidade dos abrigos durante esse período pode ajudar a explicar a preferência dos morcegos por *P. arboreum*, cujos frutos estão disponíveis em áreas próximas, evitando voos longos e dispendiosos. As fêmeas prenhes, embora mantenham o número de voos, reduzem seu alcance e o tempo gasto durante o forrageio, enquanto os morcegos não reprodutivos podem realizar voos mais longos, tanto para forrageamento quanto para exploração do ambiente (Charles-Dominique, 1991). Além disso, o período de frutificação de *P. arboreum* na ReBio União coincide com o pico reprodutivo de *C. perspicillata*, com maior disponibilidade desses frutos em um período de elevada demanda energética. Assim, a elevada abundância de *P. arboreum* próximo aos abrigos pode refletir uma preferência dos morcegos por essa espécie, estabelecendo um mecanismo de retroalimentação que reforça sua disponibilidade local e a torna uma escolha estratégica durante o período reprodutivo.

6.4. A influência de *C. perspicillata* na comunidade de *Piper* na Rebio União

Um dos principais fatores que determinam a abundância e a riqueza dos organismos em uma área é a disponibilidade de recursos alimentares (Terborgh, 1986; Levey, 1988). Na ReBio União, as espécies de *Piper* apresentaram elevada abundância, assim como *C. perspicillata*, seu principal dispersor (Mellado *et al.*, 2018). A interação entre essas espécies indica um sistema integrado, no qual a estrutura da vegetação, a dieta de *C. perspicillata* e os padrões de dispersão de sementes associados aos abrigos se articulam de forma consistente.

Embora os abrigos influenciem tanto a chuva de sementes quanto a distribuição dos indivíduos de *Piper*, o gradiente de distância foi evidente apenas na dispersão atual. Isso ocorre porque a chuva de sementes reflete processos recentes, enquanto a comunidade de indivíduos estabelecidos integra efeitos acumulados de dispersão, recrutamento e sobrevivência ao longo dos anos. Esse resultado é compreensível quando se considera que a dispersão constitui apenas a etapa inicial do ciclo reprodutivo (Harper, 1977; Fleming e Heithaus, 1981). O sucesso de germinação e estabelecimento depende de filtros pós-dispersão e da escala espaço-temporal que modulam o recrutamento das plantas (Harper, 1977; Schupp, 1995; Robledo-Arnuncio *et al.*, 2014; Razafindratsima e Dunham, 2016). Esses processos podem ser suficientemente fortes para se sobrepor aos padrões espaciais iniciais, de modo que as associações observadas na fase de semente não são preditivas das associações observadas nos adultos (Schupp, 1995).

Essas características também se refletem nas diferentes áreas amostradas. Ao longo do tempo, a deposição recorrente de sementes ao redor dos abrigos, especialmente de *P. arboreum*, contribuiu para a formação de núcleos densos nessas áreas. Embora essa espécie já seja estruturalmente importante na reserva, o uso recorrente dos abrigos pelos morcegos pode amplificar sua abundância local e influenciar a composição da comunidade.

Esse padrão pode ser explicado pela elevada abundância de *P. arboreum* no sub-bosque, aliada à sua frutificação contínua, o que intensifica seu consumo pelos morcegos e gera um fluxo constante de sementes para os arredores dos abrigos. Estudos demonstram que a presença de poleiros pode aumentar expressivamente o aporte de sementes zoocóricas (Salazar *et al.*, 2013; Dias *et al.*, 2014).

Além disso, a alta disponibilidade de espécies do gênero *Piper* vem sendo associada ao aumento da abundância e ao sucesso reprodutivo de morcegos do

gênero *Carollia* (Fleming, 1988; Mello *et al.*, 2004a). Nesse contexto, a reprodução desses morcegos é fortemente influenciada pela disponibilidade de frutos, ocorrendo em períodos de maior oferta de recursos, geralmente na estação chuvosa, o que indica uma relação direta entre a fenologia de *Piper* e o ciclo reprodutivo de *C. perspicillata* (Mello e Fernandez, 2000; Mello *et al.*, 2004a). Assim, populações mais numerosas de morcegos podem intensificar o processo de dispersão, reforçando a agregação de plantas nas proximidades dos abrigos.

Embora o presente estudo não tenha comparado diretamente a chuva de sementes entre áreas com e sem abrigo, as diferenças observadas na diversidade e na densidade de plantas sugerem que os abrigos atuam como importantes moduladores da comunidade de *Piper*, possivelmente em decorrência de um maior aporte de propágulos ao longo do tempo (Kelm *et al.*, 2008; Mayta *et al.*, 2024). Esses resultados reforçam a necessidade de estudos futuros que integrem dados de dispersão, recrutamento e dinâmica populacional, a fim de compreender os efeitos de longo prazo dessas estruturas sobre a comunidade vegetal.

Alguns estudos indicam que diferenças na composição das plantas entre áreas podem estar associadas à dispersão direcionada, capaz de alterar características ecológicas locais por meio de mudanças graduais na diversidade e na estrutura da vegetação (Fleming e Heithaus, 1981; Salazar *et al.*, 2013). A entrada contínua de sementes pode transformar essas condições ao longo do tempo, influenciando a composição de espécies, a disponibilidade de recursos e a estrutura da vegetação, tornando certos locais mais favoráveis ao estabelecimento das plantas dispersas (Razafindratsima e Dunham, 2016). A ausência de diferenças na riqueza das espécies pode estar relacionada a esse mesmo processo. Segundo Salazar *et al.*, (2013), essa dinâmica sugere a existência de uma capacidade de suporte local, ou seja, um limite para o número de espécies de *Piper* que conseguem coexistir em áreas restritas. Mesmo com a chegada contínua de sementes, apenas parte delas se estabelece, pois o aumento da densidade intensifica a mortalidade, levando o sistema a um equilíbrio entre a entrada de propágulos e as perdas pós-dispersão.

Apesar da integração observada entre a distribuição das espécies de *Piper*, o comportamento alimentar de *C. perspicillata* e os padrões de deposição de sementes, é importante reconhecer que esses processos são dinâmicos e variam ao longo do tempo. A dispersão e o forrageamento respondem à disponibilidade e à distribuição dos frutos, à fenologia das plantas, às características físicas das sementes e a fatores

ambientais que afetam tanto as plantas quanto os dispersores (Robledo-Arnuncio *et al.*, 2014). Assim, estudos de longo prazo são fundamentais para compreender como essas interações moldam, em diferentes momentos, a estrutura da comunidade de *Piper*.

7. CONCLUSÃO

A comunidade de *Piper* na Reserva Biológica União apresentou riqueza e abundância compatíveis com o esperado para florestas tropicais úmidas, confirmando a elevada representatividade do gênero em ambientes neotropicais. A dieta de *Carollia perspicillata* foi fortemente dominada por espécies de *Piper*, com destaque para *P. arboreum* como principal item alimentar ao longo do ano, refletindo variações sazonais associadas à disponibilidade espaço-temporal dos frutos. Mesmo em períodos de menor disponibilidade de *P. arboreum*, como durante o inverno, essa espécie permaneceu presente na dieta, reforçando sua importância como recurso alimentar. No entanto, estudos mais aprofundados são necessários para compreender se essa preferência está associada principalmente à abundância da espécie na área, ao valor nutricional dos frutos ou a outros fatores.

A deposição de sementes mais intensa nas proximidades dos abrigos, especialmente nos primeiros 10 m, indica que essas estruturas atuam como focos de aporte de propágulos. Esse padrão demonstra que os efeitos da dispersão são mais evidentes na fase inicial, com maior riqueza e diversidade de sementes nas áreas adjacentes aos abrigos. No entanto, a atuação de processos pós-dispersão, como filtros ecológicos, pode modular o sucesso de estabelecimento, de modo que não foi detectado um padrão consistente de variação na distribuição das espécies em função da distância aos abrigos (0-50 m). Além disso, a escala espacial adotada na amostragem, possivelmente ainda inserida no raio de influência da dispersão associada aos abrigos, pode ter contribuído para a ausência de um gradiente espacial claro na distribuição dos indivíduos adultos.

Em uma escala espacial mais ampla, o aporte recorrente de sementes associado ao uso contínuo dos abrigos por vários indivíduos promove um acúmulo histórico de propágulos, levando à formação de comunidades de *Piper* mais densas e diversas em áreas com abrigos. Esse padrão indica um processo de dispersão direcionada, no qual os abrigos favorecem a concentração de sementes e o estabelecimento de indivíduos, promovendo agregações espaciais e influenciando a estrutura da

vegetação ao longo do tempo. Além disso, percebe-se a importância desses abrigos artificiais, que podem desempenhar um papel relevante em processos de regeneração natural, atuando como núcleos de aporte de sementes em áreas florestais.

Assim, os resultados indicam que os abrigos de *C. perspicillata* atuam como elementos estruturadores da comunidade de *Piper*, promovendo maior diversidade e modulando sua organização local. Esse padrão decorre da interação entre a oferta de frutos, o comportamento alimentar dos morcegos e seus padrões de forrageamento, contribuindo para a manutenção e a dinâmica das populações de *Piper* na paisagem estudada.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alves, M. A. S., Ribeiro, E. A., Ferreira, C. S., Gagliardi, R. L., Vecchi, M. B. (2024). Endangered bird species of one of the last remnants of lowland Atlantic Forest in Rio de Janeiro state, Brazil: pressures and preservation measures. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 96(3), e20230932.
- Andrade, E.H.d.A., Guimarães, E.F., Maia, J.G.S. (2009). Variabilidade química em óleos essenciais de espécies de *Piper* da Amazônia. *Belém FEQ/UFGA*. 447p.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48.
- Beckman, N.G., Sullivan, L.L. (2023). The Causes and Consequences of Seed Dispersal. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 54, 403–427.
- Bergo, C. L., Silva, R. C. D., Ohlson, O. D. C., Biasi, L. A., Panobianco, M. (2010). Germinação de *Piper hispidinervum* e *Piper aduncum*. *Revista Brasileira de Sementes*, 32, 170–176.
- Bernard, E., Fenton, M. B. (2003). Bat mobility and roosts in a fragmented landscape. *Biotropica*, 35(2), 262–277.
- Bizerril, M. X., Raw, A. (1997). Feeding specialization of two species of bats and the fruit quality of *Piper arboreum* in a Central Brazilian gallery forest. *Revista de Biologia Tropical*, 45(2), 913–918.
- Bizerril, M. X., Raw, A. (1998). Feeding behaviour of bats and the dispersal of *Piper arboreum* seeds in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 14(1), 109–114.
- Cabral, T. C., Dellagnese, D. G., Bordignon, S. A. de L., Forneck, E. D., Cademartori, C. V. (2016). Uso de óleo volátil de *Piper amalago* L. na atração de morcegos frugívoros. *Ciência Florestal*, 26(3), 949–955.
- Charles-Dominique, P. (1991). Feeding strategy and activity budget of the frugivorous bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 7(2), 243–256.
- Cordeiro, N., Howe, H. F. (2003). Forest fragmentation severs mutualism between seed dispersers and an endemic African tree. *PNAS*, 100, 14052–14054.
- Cornell, H. V., Harrison, S. P. (2014). What are species pools and when are they important?. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 45–67.
- Costa, F. R. C., Magnusson, W. E., Luizão, R. C. (2005). Mesoscale distribution patterns of Amazonian understorey herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93, 863–878.
- da Silva, Z. D., Gurgel, E. S. C., Correia, L. L., Vieira, T. B. (2024). Seed dispersal by bats (Chiroptera: Phyllostomidae) and mutualistic networks in a landscape dominated by cocoa in the Brazilian amazon. *Global Ecology and Conservation*, 55, e03252.
- Dias, C. R., Umetsu, F., Breier, T. B. (2014). Contribuição dos poleiros artificiais na dispersão de sementes e sua aplicação na restauração florestal. *Ciência Florestal*, 24, 501–507.
- Dinerstein, E. (1986). Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. *Biotropica*, 18(4), 307–318.
- Fang, J., Wang, X., Tang, Z. (2009). Local and regional processes control species richness of plant communities: The species pool hypothesis. *Biodiversity Science*, 17(6), 605–612.
- Figueiredo, R., Sazima, M. (2000). Pollination biology of Piperaceae species in southeastern Brazil. *Annals of Botany*, 85(4), 455–460.

- Fleming, T. H. (1981). Fecundity, fruiting pattern, and seed dispersal in *Piper amalago* (Piperaceae), a bat-dispersed tropical shrub. *Oecologia*, 51(1), 42-46.
- Fleming, T. H., Heithaus, E. R. (1981). Frugivorous bats, seed shadows, and the structure of tropical forests. *Biotropica*, 45-53.
- Fleming, T.H. (1982). Foraging strategies of plant-visiting bats. In *Ecology of bats* (pp. 287-325). Boston, MA: Springer US.
- Fleming, T.H. (1985). Coexistence of five sympatric *Piper* (Piperaceae) species in a tropical dry forest. *Ecology*, 66(3), 688-700. forest. *Oikos* 15:274-281.
- Fleming, T. H. (1986). Opportunism versus specialization: The evolution of feeding strategies in frugivorous bats. In A. Estrada & T. H. Fleming (Eds.), *Frugivores and seed dispersal* (pp. 105-118). Springer.
- Fleming, T. H. (1988). *The short-tailed fruit bat: A study in plant-animal interactions*. University of Chicago Press.
- Fleming, T. H. (1991). The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 72(3), 493-501.
- Fleming, T. H. (2004). Dispersal ecology of *Piper*. In L. A. Dyer & A. N. Palmer (Eds.), *Piper: A model genus* (pp. 58-77). Springer.
- Fox, G. A., Negrete-Yankelevich, S., Sosa, V. J. (2015). *Ecological statistics: contemporary theory and application*. Oxford University Press, Oxford. 389 p.
- Fox, J. (2016). *Applied regression analysis and generalized linear models*. SAGE Publications. Thousand Oaks, CA. 791 p.
- Fox, J.; Weisberg, S. (2018). Visualizing fit in complex regression models. *Journal of Statistical Software*, 87, 1-27.
- Gelambi, M., Whitehead, S. R. (2023). Multiscale variability in nutrients of a bat-dispersed fruit. *Ecology and Evolution*, 13(9), e10453.
- Genes, L., Dirzo, R. (2022). Restoration of plant-animal interactions in terrestrial ecosystems. *Biological Conservation*, 265, 109393.
- Gentry, A. H. (Ed.). (1990). *Four Neotropical Rainforests*. Yale University Press.
- Greig, N. (1993). Regeneration mode in neotropical *Piper*. *Ecology*, 74, 2125-2135.
- Guimarães, E. F., Carvalho-Silva, M. (2012). Piperaceae. In M. G. L. Wanderley, S. E. Martins, R. P. Romanini, T. S. Melhem, G. J. Shepherd, A. M. Giulietti, J. R. Pirani, M. Kirizawa, M. M. R. F. Melo, I. Cordeiro., L. S. Kinoshita (Eds.), *Flora fanerogâmica do Estado de São Paulo* (Vol. 7, pp. 263-320). São Paulo, Brazil: Instituto de Botânica.
- Guimarães, E. F., Monteiro, D. (2006). Piperaceae na reserva biológica de Poço das antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, 57(3), 569-589.
- Guimarães, E. F., Medeiros, E. V. S. S., Queiroz, G. A. (2020). *Piper*. *Flora do Brasil 2020*.
- Guimarães, E. F., Monteiro, D. (2006). Piperaceae na reserva biológica de Poço das antas, Silva Jardim, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia*, 57(3), 569-589.
- Guimarães, E.F., Medeiros, E.V.S.S., Queiroz, G.A. (2025). *Piper* in *Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Harper, J. L. (1977). *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hartig, F. (2024). *DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical regression models*. University of Regensburg.

- Heithaus, E. R., Fleming, T. H. (1978). Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecological Monographs*, 48(2), 127-143.
- Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: A unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2), 427-432.
- Howe, H. F., Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13, 201-228.
- Hubbell, S. P. (2001). *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press.
- Hubbell, S. P. (2006). Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87, 1397-1398.
- Hsieh, T. C., Ma, K., Chao, A. (2016). iNEXT: Rarefaction and extrapolation of diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), 1451-1456.
- ICMBIO (2023). *Plano de manejo da Reserva Biológica União*. Ministério do Meio Ambiente.
- Jaramillo, M. A., Manos, P. S. (2001). Phylogeny and floral diversity in *Piper*. *American Journal of Botany*, 88, 706-716.
- Johnson, R. A., Willson, M. F., Thompson, J. N., Bertin, R. I. (1985). Nutritional values of wild fruits and consumption by migrant frugivorous birds. *Ecology*, 66(3), 819-827.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363-375.
- Jost, L. (2010). The relation between evenness and diversity. *Diversity*, 2(2), 207-232.
- Kelm, D. H., Wiesner, K. R., Helversen, O. V. (2008). Effects of artificial roosts for frugivorous bats on seed dispersal in a neotropical forest pasture mosaic. *Conservation Biology*, 22(3), 733-741.
- Köppen, W. (1948). *Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra*. Fondo de Cultura Económica.
- Kunz, T.H. (1982). *Ecology of Bats*. New York: Plenum Press, 425 p.
- Legendre, P., Legendre, L. (2012). *Numerical Ecology*. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier, 990 p.
- Levey, D. J. (1988). Spatial and temporal variation in Costa Rican fruit and fruit-eating bird abundance. *Ecological Monographs* 58(4):251-269.
- Lima, I. P., Nogueira, M. R., Monteiro, L. R., Peracchi, A. L., Rolim, S. G., de Menezes, L. F. T., Srbek-Araujo, A. C. (2016). Frugivoria e dispersão de sementes por morcegos na Reserva Natural Vale, sudeste do Brasil. *Floresta Atlântica de Tabuleiro: diversidade e endemismos na Reserva Natural Vale. Rupestre, Belo Horizonte, Brazil*, 433-452.
- Lobova, T. A., Geiselman, C. K., Mori, S. A. (2009). *Seed dispersal by bats in the Neotropics*. New York Botanical Garden Press.
- Lopez, J. E., Vaughan, C. (2007). Food niche overlap among neotropical frugivorous bats. *Revista de Biología Tropical*, 55(1), 301-313.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing.
- Marcon, E., Hérault, B. (2015). entropart: An R package to measure and partition diversity. *Journal of Statistical Software*, 67, 1-26.
- Marinho-Filho, J. S. (1991). The coexistence of two frugivorous bat species and the phenology of their food plants in Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 7(1), 59-67.

- Matías, L., Zamora, R., Mendoza, I., Hódar, J.A. (2010). Seed dispersal patterns by large frugivorous mammals in a degraded mosaic landscape. *Restoration Ecology*, 18(5), 619-627.
- Mayer, L. B.; Mellado, B.; Ruiz-Miranda, C. R.; Nogueira, M. R.; Monteiro, L. R. (2023). Diversity profiles of medium and large-size mammals in an Atlantic Forest remnant: seasonal and spatial patterns. *Studies on Neotropical Fauna and the Environment*. 59(2): 425-436.
- Maynard, L. D., Ananda, A., Sides, M. F., Burk, H., Whitehead, S. R. (2019). Dietary resource overlap among three frugivorous bats. *Journal of Tropical Ecology*, 35(4), 165–172.
- Mayta, C., López, C. L., Villegas, M., Aguirre, L. F., Hensen, I., Gallegos, S. C. (2024). Bird perches and artificial bat roosts increase seed rain and seedling establishment in tropical bracken-dominated deforested areas. *Restoration Ecology*, 32(7), e14197.
- Mellado, B., Carneiro, L. de O., Nogueira, M. R., Monteiro, L. R. (2018). Diversity and seasonality of a Phyllostomid assemblage from the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Mastozoología Neotropical*, 25(2), 363–3.
- Mellado, B., Carneiro, L. de O., Nogueira, M. R., Monteiro, L. R. (2024). Not all size measures are created equal: Different body size proxies are not equivalent fitness predictors in the bat *Carollia perspicillata*. *Journal of Mammalian Evolution*, 31, 9.
- Mello, M. A. R., Fernandez, F. A. S. (2000). Reproductive ecology of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a fragment of the Brazilian Atlantic coastal forest. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 65(5), 340-349.
- Mello, M. A. R., Schittini, G. M., Selig, P., Bergallo, H. G. (2004a). A test of the effects of climate and fruiting of *Piper* species on reproductive patterns of the bat *Carollia perspicillata*. *Acta Chiropterologica*, 6(2), 309–318.
- Mello, M. A. R., Schittini, G. M., Selig, P., Bergallo, H. G. (2004b). Seasonal variation in the diet of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil.
- Monteiro, L. R., Mellado, B., Nogueira, M. R., De Morais-Jr, M. M. (2019). Individual asymmetry as a predictor of fitness in the bat *Carollia perspicillata*. *Journal of Evolutionary Biology*, 32(11), 1207-1229.
- Montoya-Bustamante, S., Rojas-Díaz, V., Torres-González, A. M. (2016). Interactions between frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) and *Piper tuberculatum* (Piperaceae) in a tropical dry forest in Valle del Cauca, Colombia. *Rev. biol. trop*, 701-713.
- Moura, L. C. D., Queiroz, G. A. D., Guimarães, E. F., Pontes, J. A. L. (2024). Sementes de *Piper* do PESET. *Hoehnea*, 51, e632023.
- Muscarella, R., Fleming, T. H. (2007). The role of frugivorous bats in tropical forest succession. *Biological reviews*, 82(4), 573-590.
- Oksanen, J. (2015). Vegan: an introduction to ordination. URL <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/introvegan.pdf>, 8, 19.
- Oliveira, M.D.L.B., França, T.A.R., Cavalcante, F.S.A., Lima, R.A. (2020). O gênero *Piper* no Brasil: O estado da arte da pesquisa. *Biodiversidade*, 19(3). p.19.
- Opler P.A., Frankie G.W., Baker H.G. (1980) Comparative phenological studies of treelet and shrub species in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 68: 167-188.

- Pereira, T. S., da Costa, M. L. M., Moraes, L. F. D., Luchiari, C. (2008). Fenologia de espécies arbóreas em floresta Atlântica da Reserva Biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, 63(2), 329-339.
- Parolin, L.C., Bianconi, G.V., Mikich, S.B. (2016). Consistency in fruit preferences across the geographical range of the frugivorous bats *Artibeus*, *Carollia* and *Sturnira* (Chiroptera). *Iheringia. Série Zoologia* 106:e2016010.
- Pires, L. P., Del-Claro, K., Uieda, W. (2015). Preferential consumption of larger fruits of *Piper arboreum* (Piperaceae) by *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae) in the Brazilian tropical dry forest. *Bioscience Journal*, 31(2), 634–642.
- Queiroz, G. A., Guimarães, E. F. (2020). *Piper* do Leste Metropolitano. *Brazilian Journal of Development*, 6(11), 93597–93634.
- Queiroz, G. A. D., Barros, A. A. M. D., Guimarães, E. F. (2020). *Piper* (Piperaceae) do Parque Estadual da Serra da Tiririca, Niterói/Maricá, RJ, Brasil. *Rodriguésia*, 71, e01992018.
- R Core Team (2025). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Razafindratsima, O. H., Dunham, A. E. (2016). Frugivores bias seed-adult tree associations through nonrandom seed dispersal: a phylogenetic approach. *Ecology*, 97(8), 2094-2102.
- REFLORA - Herbário Virtual. (2026). Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
- Robledo-Arnuncio, J. J., Klein, E. K., Muller-Landau, H. C., Santamaría, L. (2014). Space, time and complexity in plant dispersal ecology. *Movement ecology*, 2(1), 16.
- Salazar, D., Kelm, D. H., Marquis, R. J. (2013). Directed seed dispersal of *Piper* by *Carollia perspicillata* and its effect on understory plant diversity and folivory. *Ecology*, 94(11), 2444-2453.
- Santana, S. E., Kaliszewska, Z. A., Leiser-Miller, L. B., Lauterbur, M. E., Arbour, J. H., Dávalos, L. M., Riffell, J. A. (2021). Fruit odorants mediate co-specialization in a multispecies plant–animal mutualism. *Proceedings of the Royal Society B*, 288(1956), 20210312.
- Schupp, E. W. (1995). Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82:399–409.
- Sil, S., Visconti, F., Chaverri, G., Santana, S. E. (2024). Effects of habitat and fruit scent on bat–Piper interactions. *Integrative Organismal Biology*, 6(1), obae028.
- Silva, J. de L. e. (2024). *Interações ecológicas e sustentabilidade: Como espécies e ecossistemas se adaptam às mudanças climáticas* [livro eletrônico]. 1. ed. Curitiba, PR: Editora Contribuciones, 2024.
- Silva, A. C. F., de Barros, A. A. M., Machado, D. N., Lourenço, E. C., Bergallo, H. G., Guimarães, E. F., de Moraes Costa, L. (2022). Novos registros para a dieta de *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) (Chiroptera, Phyllostomidae) e para a flora da Ilha Grande, estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Notas sobre Mamíferos Sudamericanos*, 4(1).
- Snow, D. W. (1965). A possible selective factor in the evolution of fruiting seasons in tropical forest. *Oikos*, 274-281.
- Souza, L. A. D., Moscheta, I. S., Mourão, K. S. M., Albiero, A. L. M., Iwazaki, M. D. C., Oliveira, J. H. G. D., Rosa, S. M. D. (2009). Vegetative propagation in Piperaceae species. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 52, 1357-1361.
- SPECIESLINK NETWORK. *speciesLink: sistema de informação distribuído para dados de biodiversidade*. Campinas: Centro de Referência em Informação Ambiental (CRIA), [2025]. Disponível em: <<https://specieslink.net/search>>. Acesso em: 15 dez. 2025.

- Su, Q. (2018). A relationship between species richness and evenness that depends on specific relative abundance distribution. *PeerJ*, 6, e4951.
- Tebbs, M. C. (1989). Revision of *Piper* (Piperaceae) in the New World. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Botany*, 19, 117–158.
- Terborgh, J. (1986). Community aspects of frugivory in tropical forests. In *Frugivores and seed dispersal* (pp. 371-384). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Thies, W., Kalko, E. K. (2004). Phenology of neotropical pepper plants (Piperaceae) and their association with their main dispersers, two short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* and *C. castanea* (Phyllostomidae). *Oikos*, 104(2), 362-376.
- Thies, W., Kalko, E. K. V., Schnitzler, H. U. (1998). Roles of echolocation and olfaction in *Carollia* feeding. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(6), 397-409.
- Trajano, E. (1995). Protecting caves for the bats or bats for the caves? *Chiroptera Neotropical*, v.1, n.2. p.19-22.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299, 241–244.
- Valentin-Silva A., Staggemeier V.G., Batalha M.A., Guimarães E (2018) What factors can influence the reproductive phenology of Neotropical *Piper* species (Piperaceae) in a semi-deciduous seasonal forest? *Botany* 96: 675-684.
- Valentin-Silva, A. (2023). Reproductive biology of *Piper* species (Piperaceae): a review to link the past to the future. *Rodriguésia*, 74, e01012022.
- Wilson, D.E., Mittermeier, R.A. (2019). 2019. Phyllostomidae. In: Handbook of the mammals of the world-Volume 9. Bats. Barcelona: *Lynx Edicions*: 444-583.
- Wickham, H. (2016). Data analysis. In *ggplot2: elegant graphics for data analysis* (pp. 189-201). Cham: Springer international publishing.
- Yuncker, T. G. 1973. The Piperaceae of Brazil II: *Piper* - Group V; *Ottonia*; *Pothomorphe*; *Sarcorhachis*. *Hoehnea* 3:121-144.
- Yuncker, T. G. 1974. The Piperaceae of Brazil III: *Peperomia*; taxa of uncertain status. *Hoehnea* 4: 71-413.

9. ANEXOS

Anexo 1 - Espécies do gênero *Piper* registradas na Reserva Biológica União (RJ), com indicação de registros prévios na base speciesLink e das espécies registradas no presente estudo. Espécies assinaladas com asterisco (*) correspondem a novos registros para a ReBio União. Área de ocorrência: locais de registro no presente estudo; A1 = Abrigo 1; A2 = Abrigo 2; CTL = área controle; TR = trilhas.

Espécie	speciesLink	Esta pesquisa	Área de ocorrência
<i>Piper aduncun</i> L.	✓	✓	A1
<i>Piper anisum</i> (Spreng.) Angely.	✓	–	–
<i>Piper arboreum</i> Aubl. Var <i>arboreum</i>	✓	✓	A1; A2; CTL
<i>Piper cernuum</i> Vell.	✓	✓	A1; CTL
<i>Piper dilatatum</i> Rich.	✓	–	–
<i>Piper diospyrifolium</i> Kunth.	✓	✓	A1; A2; CTL
<i>Piper divaricatum</i> G.Mey.	✓	✓	–
<i>Piper fluminense</i> Raddi	✓	✓	A1; A2; CTL
<i>Piper hispidum</i> Sw.*	–	✓	TR
<i>Piper malacophyllum</i> (C. Presl)*	–	✓	A1
<i>Piper mollicomum</i> Kunth.	✓	✓	A1; A2; CTL
<i>Piper pseudopothifolium</i> C.DC.	✓	✓	A1; CTL
<i>Piper rivinoides</i> Kunth	✓	✓	A1; A2
<i>Piper scutifolium</i> Yunck.	✓	–	–
<i>Piper velutinibaccum</i> C.DC.*	–	✓	A1; A2; CTL
<i>Piper vicosanum</i> Yunck.*	–	✓	A1; A2
<i>Piper xylosteoides</i> (Kunth) Steud.	✓	–	–
<i>Piper</i> sp.1*	–	✓	A1; A2; CTL
<i>Piper</i> sp.2*	–	✓	A1

Anexo 2 - Estágios reprodutivos das espécies de *Piper* registrados ao longo do período amostral na Rebio União (espigas em formação, inflorescência, infrutescência ou ambos), e tipo de registro.

Mês	Espécie	Estágio reprodutivo	Registro
Março	<i>P. arboreum</i>	Infrutescência	HUENF 14924
Abril	<i>P. diospyrifolium</i>	Infrutescência	HUENF 15419
	<i>P. divaricatum</i>	Infrutescência	HUENF 15415
Maio	<i>P. aduncum</i>	Infrutescência	HUENF 15418
	<i>P. diospyrifolium</i>	Infrutescência	HUENF 15417
	<i>P. vicosanum</i>	Infrutescência	HUENF 15421
Junho	<i>P. arboreum</i>	Inflorescência e infrutescência simultâneas	fotográfico
	<i>P. velutinibaccum</i>	Inflorescência	fotográfico
Julho	<i>P. cernuum</i>	Infrutescência	HUENF 15411
	<i>P. fluminense</i>	Inflorescência	HUENF 15424
	<i>Piper sp. 4</i>	Inflorescência	HUENF 15422
Agosto	<i>P. aduncum</i>	Inflorescência e infrutescência simultâneas	HUENF 15426
	<i>P. arboreum</i>	Inflorescência	HUENF 15432
	<i>P. diospyrifolium</i>	Infrutescência	fotográfico
	<i>P. divaricatum</i>	Infrutescência	fotográfico
	<i>P. fluminense</i>	Inflorescência	HUENF 15434
	<i>P. hispidum</i>	Inflorescência	HUENF 15433
	<i>P. melacophyllum</i>	Inflorescência	HUENF 15431
	<i>P. pseudopothifolium</i>	Início da formação da espiga	HUENF 15435
	<i>P. velutinibaccum</i>	Inflorescência	fotográfico
Setembro	<i>Piper sp. 1</i>	Infrutescência	HUENF 15427
	<i>P. divaricatum</i>	Início da formação das espigas	fotográfico
	<i>P. mollicomum</i>	Início da formação das espigas	HUENF 15721
Outubro	<i>P. vicosanum</i>	Inflorescência	fotográfico
	<i>P. aduncum</i>	Inflorescência	HUENF 15727
	<i>P. arboreum</i>	Inflorescência	HUENF 15732
	<i>P. divaricatum</i>	Inflorescência	HUENF 15729
	<i>P. mollicomum</i>	Inflorescência	HUENF 15726
	<i>P. rivinoides</i>	Inflorescência	HUENF 15725
	<i>P. velutinibaccum</i>	Inflorescência	HUENF 15728
Novembro	<i>Piper sp. 1</i>	Inflorescência	HUENF 15724
	<i>P. aduncum</i>	Infrutescência	HUENF 15918
	<i>P. arboreum</i>	Infrutescência	HUENF 15912
	<i>P. diospyrifolium</i>	Inflorescência	HUENF 15913
	<i>P. divaricatum</i>	Infrutescência	fotográfico
	<i>P. fluminense</i>	Infrutescência	HUENF 15917
	<i>P. mollicomum</i>	Infrutescência	HUENF 15920
	<i>P. rivinoides</i>	Inflorescência	fotográfico
	<i>P. velutinibaccum</i>	Inflorescência e infrutescência simultâneas	HUENF 15915
	<i>P. vicosanum</i>	Infrutescência	HUENF 15919