

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

Processos reguladores da diversidade e endemismo dos morcegos neotropicais

Daiana Cardoso Silva

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Fabricius Maia Chaves Bicalho Domingos

Nova Xavantina-MT
Fevereiro, 2023

SECRETARIA DE ESTADO DE CIÊNCIA E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MATO GROSSO
CAMPUS DE NOVA XAVANTINA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

Processos reguladores da diversidade e endemismo dos morcegos neotropicais

Daiana Cardoso Silva

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutora em Ecologia e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Fabricius Maia Chaves Bicalho Domingos

Nova Xavantina-MT
Fevereiro, 2023

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES)

This study was partially funded by CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, Brazilian Ministry of Education)

FICHA CATALOGRÁFICA:

Silva, Daiana Cardoso
S586p Processos reguladores da diversidade e endemismo dos morcegos
 neotropicais/ Daiana Cardoso Silva - Nova Xavantina-MT, 2023.
165 f.

Tese (doutorado) - Universidade do Estado de Mato Grosso, Campus
Nova Xavantina, 2023.

Orientador: Prof. Dr. Fabricius Maia Chaves Bicalho Domingos.

1. Amazônia. 2. Cerrado. 3. Biogeografia. 4. Chiroptera. 5. Endemismo
filogenético. 6. Mata Atlântica I. Título.

CDD 577
CDU 574.3::599.4(81)

Ficha catalográfica elaborada pela
Bibliotecária: Beatriz Souza Martins e CRB 1- 716

Termo de Aprovação

Processos reguladores da diversidade e endemismo dos morcegos neotropicais

Daiana Cardoso Silva

Tese apresentada à Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade do Estado de Mato Grosso - *Campus* de Nova Xavantina, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor(a) em Ecologia e Conservação.

Aprovado em 10 de Fevereiro de 2023.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Fabricius M. C. B. Domingos (Orientador)
Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná

Profa. Dra. Poliana Mendes (Membro titular-externo)
Université Laval, Canadá

Prof. Dra. Carolina Blefari Batista (Membro titular-externo)
Universidade Federal de Goiás

Prof. Dr. Mauricio Moura (Membro titular-externo)
Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná

Prof. Dr. João Marcelo Deliberador Miranda (Membro titular-externo)
Universidade Estadual do Centro Oeste-UNICENTRO

Prof. Dr. Dilermando Pereira Lima Junior (Membro suplente-interno)
Universidade Federal de Mato Grosso

Profa. Dra. Karina de Cassia Faria (Membro suplente-externo)
Universidade do Estado de Mato Grosso

Dr. Luiz H. Varzinczak (Membro suplente-Externo)
Pesquisador independente

AGRADECIMENTOS

Agradeço à CAPES pelo apoio financeiro, o qual foi fundamental para minha dedicação exclusiva no doutorado.

À Universidade do Estado de Mato Grosso e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação por toda experiência e vivência que me proporcionaram.

À meu orientador, Fabricius Domingos, por aceitar me orientar, por ser essa pessoa incrível. Sou grata por compartilhar seu conhecimento e por orientar-me a buscar mais conhecimento quando necessário. Sou grata pelo seu apoio durante esses quatro anos e por sempre acreditar em mim.

Ao Hernani por ter aceitado ser colaborador do meu projeto, seu conhecimento foi fundamental para a realização desta pesquisa.

Aos membros da banca pelas contribuições, Poliana Mendes, Caroline Blefari, Guarino Colli, Mauricio Moura e João Miranda.

Agradeço àqueles que sem dúvidas foram os melhores me apoiando em todas minhas decisões, pai e mãe amo vocês.

Agradeço ao meu esposo, Josimar Pires, pelo carinho, afeto, compreensão e dedicação. Sempre me incentivou a estudar e foi fundamental para eu tentar a seleção de doutorado. A nossa filha Eloah que mesmo sem entender nada, mostrou a força que tenho, me fez chorar, rir e ficar bem descabelada. Sem dúvida ela foi a que mais teve participação nessa caminhada, ficou em tempo integral comigo até 2021. Haja coração!

E aos nossos dez filhos de quatro patas (Fred, Bela, Laila, Theo, Piter, Pingo, Vick, Pendi, Marelo e Floide), amo incondicionalmente.

Agradeço minha sogra Damiana por sempre me ajudar com Eloah e também a minha cunhada Cleide por estar em nossas vidas no momento em que mais precisamos.

Agradeço aos meus irmãos e sobrinhos pela força e amizade.

Agradeço à todos os meus amigos, que me deram forças para seguir essa jornada, representando a força de Deus a meu lado, principalmente a Carol, Cleidiane e aos meninos do Quatro patas (Sinhá e Capitão representado toda a galera) vocês foram a força que precisei nos momentos difíceis, foi no abrigo que conheci o amor puro e foi o lugar que mais me trouxe paz. Obrigada por existirem meninas!

Agradeço à todos os meus professores pelos ensinamentos desde o início de minha caminhada rumo ao conhecimento.

Agradeço à todos os meus colegas que me ajudaram a entender algumas análises, João, Tayná e Helen.

Agradeço também ao pessoal do laboratório de Biodiversidade, grata por vocês compartilharem o conhecimento comigo durante o primeiro ano de doutorado.

Agradeço todo pessoal do LEDZ, coordenado pelo Fabricius, quatro anos de comunicação virtual que deu super certo.

E, acima de tudo, ao Grandioso, Soberano, Eterno, Supremo, Excelente, Amigo, Amado, Querido, Magnífico, Superior sobre todas as coisas, Maravilhoso, Príncipe da Paz. Aquele que de maneira inigualável, me concedeu o “Dom da Vida”, e no decorrer dos anos, me agraciou com sua bondade e amor, me ensinando o caminho das grandes conquistas - DEUS.

Agradeço àqueles que se alegram com minhas conquistas, OBRIGADO À TODOS.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	12
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL	15
CAPÍTULO 1. FATORES CONTEMPORÂNEOS E HISTÓRICOS DETERMINAM O PROCESSO DE MONTAGEM DAS COMUNIDADES DE MORCEGOS DA SAVANA NEOTROPICAL EM ESCALA REGIONAL	18
<i>A ser submetido para publicação no periódico Journal of Biogeography.....</i>	<i>18</i>
1. INTRODUÇÃO	21
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	24
2.1. Área de estudo	24
2.2. Dados das espécies	24
2.3. Dados filogenéticos e funcionais.....	25
2.4. Índices de diversidade	25
2.5. Variáveis ambientais.....	27
2.6. Seleção das variáveis preditoras e modelos Bayesianos hierárquicos.....	29
3. RESULTADOS	30
3.1. Dados das espécies	30
3.2. Variáveis preditoras.....	31
3.3. Modelos Bayesianos hierárquicos	32
4. DISCUSSÃO	33
4.1. Padrão geral da diversidade de morcegos.....	33
4.2. Heterogeneidade do habitat impulsiona os padrões de diversidade	33
4.3. Platôs influenciam na diversidade filogenética	34
4.4. Estabilidade climática influencia nas dimensões da biodiversidade	35
5. CONCLUSÃO	36
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	37
7. TABELAS	49
8. FIGURAS	52
9. MATERIAL SUPLEMENTAR 1	58
10. Apêndice 2. Fonte dos dados de ocorrência dos morcegos	73
11. Apêndice 2. Fontes de dados atributos funcionais	77
CAPÍTULO 2. ESTRUTURA FILOGENÉTICA E MONTAGEM DE COMUNIDADES DE MORCEGOS NA TRANSIÇÃO BIOGEOGRÁFICA DOS PRINCIPAIS <i>HOTSPOTS</i> DA AMÉRICA DO SUL.....	87
<i>A ser submetido para publicação no periódico Global Ecology and Biogeography.....</i>	<i>87</i>
1. INTRODUÇÃO	89
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	92
2.1. Visão geral dos biomas.....	92
2.2. Dados das espécies	92
2.3. Análise de dados.....	95
3. RESULTADOS	97
3.1. Padrões gerais.....	97
3.1 Processo de montagem das comunidades.....	97
3.2. Principais preditores da diversidade beta filogenética	98
3.3. Variação na filobeta-diversidade com a distância	98
4. DISCUSSÃO	99

4.1. Processo de montagem de comunidade	99
4.2. Efeito das variáveis ambientais na diversidade beta filogenética.....	100
4.3. Influência da distância da transição na mudança abrupta do PBD.....	101
5. CONCLUSÃO	101
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	102
7. FIGURAS	109
8. TABELAS	115
8. MATERIAL SUPLEMENTAR.....	118
CAPÍTULO 3. FLYING OVER AMAZONIAN WATERS: THE ROLE OF RIVERS ON THE DISTRIBUTION AND ENDEMISM PATTERNS OF NEOTROPICAL BATS.....	128
<i>Publicado no periódico Frontiers in Ecology and Evolution doi.org/10.3389/fevo.2022.774083</i>	128
1. INTRODUCTION	130
2. MATERIAL AND METHODS.....	133
2.1. Communities and phylogenetic dataset	133
2.2. Statistical analyses.....	135
3. RESULTS	137
3.1. Geographic patterns of bat endemism in the Amazon (CWE, PE, RPE, and CANAPE).....	137
3.2. Bat species fit to interfluve AoEs	138
3.3. Beta-diversity of bats in the Amazon: geographic patterns of turnover and nestedness	138
4. DISCUSSION	140
5. ACKNOWLEDGMENTS	144
6. BIBLIOGRAPHIC REFERENCES.....	144
7. FIGURES	154
8. Supplementary figures.....	158

RESUMO

Diferentes processos influenciam e regulam a composição e diversidade de espécies de uma comunidade, incluindo o clima, história evolutiva, heterogeneidade ambiental e barreiras à dispersão. Nesta tese, eu investiguei vários processos importantes na estruturação da riqueza de espécies, diversidade funcional, diversidade filogenética, endemismo taxonômico e endemismo filogenético dos morcegos neotropicais. A tese está dividida em três capítulos. No primeiro capítulo, nós investigamos como os fatores ecológicos, história geológica e história climática influenciaram os atuais padrões de diversidade das comunidades de morcegos do Cerrado. Utilizamos registros de distribuição de espécies de morcegos do Cerrado para calcular as dimensões da biodiversidade. Nós encontramos que a heterogeneidade do habitat foi um dos principais impulsionadores da diversidade filogenética dos morcegos do Cerrado e espécies de linhagens evolutivamente próximas compartilham habitats de vegetação homogênea. As diferentes métricas de diversidade de espécies indicam que as espécies que foram filtradas pelas características adaptativas ocupam principalmente as regiões de instabilidade climática do Cerrado. No segundo capítulo, nosso principal objetivo foi investigar os processos ecológicos que determinam a montagem de comunidades na região do ecótono Cerrado-Mata Atlântica utilizando modelos matemáticos baseados em história evolutiva e características funcionais das espécies. Os resultados indicam que o modelo de exclusão competitiva é o principal processo estruturador das comunidades de morcegos na região do ecótono Cerrado-Mata Atlântica. Finalmente, nosso terceiro capítulo teve como objetivo principal compreender os padrões de diversidade beta e endemismo de morcegos na Amazônia cis-andina e suas relações com os grandes sistemas fluviais da Amazônia. Nossos resultados indicam que os rios não são barreiras importantes definindo a distribuição atual da maioria das espécies de morcegos, e as quebras na composição das comunidades de morcegos foram divididas em dois grupos separando as regiões leste e oeste, e um terceiro grupo no norte da Amazônia. Curiosamente, os padrões geográficos que encontramos para quebras de composição de comunidades de morcegos se assemelham muito aos recuperados usando comunidades de aves, sugerindo que fatores ecológicos e históricos semelhantes podem estar atuando para determinar a distribuição de vertebrados voadores na Amazônia.

Palavras-chave: Amazônia, biogeografia, Cerrado, Chiroptera, endemismo filogenético, Mata Atlântica.

ABSTRACT

Different processes influence and regulate species composition and diversity of a community, including climate, evolutionary history, environmental heterogeneity and barriers to dispersal. In this thesis, I investigated several important processes structuring species richness, functional diversity, phylogenetic diversity, taxonomic endemism and phylogenetic endemism of Neotropical bats. The thesis is divided into three chapters. In the first chapter, we investigated how ecological factors, geological history and climatic history influenced the current diversity patterns of bat communities in the Cerrado. We used distribution records of bat species from the Cerrado to calculate different dimensions of biodiversity. We found that habitat heterogeneity was a major driver of phylogenetic diversity of Cerrado bats, and species in more closely related lineages share habitats with homogeneous vegetation. Metrics of species diversity indicate that species filtered by adaptive traits mainly occupied regions of climatic instability in the Cerrado. In the second chapter, our main aim was to investigate the ecological processes that determine community assembly in the Cerrado-Atlantic Forest ecotone region using mathematical models based on evolutionary history and functional traits of the species. The results indicated that competitive exclusion model is the main process structuring bat communities in the Cerrado-Atlantic Forest ecotone region. Finally, our third chapter main aim was to understand patterns of beta diversity and bat endemism in cis-Andean Amazonia and their relationship with the major river systems of Amazonia. Our results indicate that rivers are not major barriers to the current distribution of most bat species, and breaks in bat community composition were divided into two groups separating the eastern and western regions, and a third group in northern Amazonia. Interestingly, the geographic patterns we found for compositional breakdowns of bat communities closely resemble those recovered using bird communities, suggesting that similar ecological and historical factors may be acting to determine the distribution of flying vertebrates in the Amazon.

Keywords: Amazon, Atlantic Forest, biogeography, Cerrado, Chiroptera, phylogenetic endemism.

1. INTRODUÇÃO GERAL

Compreender os padrões de variação na riqueza e composição de espécies é uma questão antiga e recorrente em Ecologia. Entender quais são e como atuam os principais mecanismos que influenciam a estruturação das comunidades ecológicas continuam sendo objetivos científicos centrais em Ecologia e Evolução. Assim, muitos ecólogos e biogeógrafos têm procurado responder quais são os principais mecanismos que determinam a diversidade de espécies em diferentes escalas geográficas (PENNISI, 2005; RICKLEFS, 1987). Os padrões resultantes das interações entre as espécies, bem como a investigação dos fatores ecológicos e processos evolutivos que determinam a formação de uma comunidade, têm levado ao desenvolvimento de uma variedade de modelos teóricos e inovações metodológicas (JANG; BRÄNNSTRÖM; PONTARP, 2022; RUFFLEY et al., 2019; TUCKER et al., 2017).

A incorporação simultânea de fatores contemporâneos e históricos, por exemplo, tem sido apontada como importante para explicação dos padrões de distribuição e diversidade de espécies (RICKLEFS, 2004). Fatores abióticos são importantes determinantes da formação de comunidades, de modo que uma maior disponibilidade de habitats potencialmente reduz a sobreposição de nichos, possibilitando a coexistência das espécies em um mesmo espaço geográfico (GOTELLI; GRAVES, 1996). A heterogeneidade do habitat é uma das teorias mais utilizada para explicar a diversidade de nichos em um gradiente espacial (CURRIE, 1991; TOGNELLI; KELT, 2004). Incluir novas abordagens que permitam a interpretação dos fatores regionais contemporâneos e da história biogeográfica são fundamentais para entender a formação das comunidades biológicas. Os atributos funcionais das espécies, por exemplo, fornecem informações sobre sua aptidão no habitat e, por isso, podem auxiliar a esclarecer os processos que estabelecem os padrões de diversidade em múltiplas escalas (PETCHEY; GASTON, 2006; SOBRAL; CIANCIARUSO, 2012). Ainda, as relações de parentesco dos representantes de uma comunidade biológica são altamente relevantes para entender a estrutura filogenética das comunidades, pois fornecem conhecimento sobre os tempos de divergência entre as espécies e, assim, auxiliam a esclarecer os fatores históricos e ecológicos que moldam as assembleias de espécies (CARDILLO, 2011; GRAHAM; FINE, 2008; HARDY; SENTERRE, 2007).

Um padrão frequentemente invocado para explicar a diversidade de comunidades de organismos terrestres em amplas escalas geográficas é de que os ecótonos apresentam níveis relativamente altos de biodiversidade, potencialmente relacionados com diferentes fatores

abióticos, muitos dos quais facilitariam a dispersão e o estabelecimento de indivíduos de diferentes espécies dentro da zona de transição (RISSER, 1995). Os ecótonos podem, muitas vezes, ser entendidos como ecossistemas únicos quando comparados com as regiões circundantes (KARK, 2013) e sua diversidade pode ser explicada por diferentes processos ecológicos e evolutivos (VAN RENSBURG; LEVIN; KARK, 2009). Modelos coevolutivos são, portanto, importantes para compreender a montagem da comunidade das regiões de ecótonos. As características biológicas particulares de algumas espécies podem influenciar as taxas de especiação ou extinção, levando à uma resposta na composição filogenética das comunidades (RABOSKY; HURLBERT, 2015). No entanto, a história evolutiva inerente de determinadas espécies será refletida nos atributos biológicos das mesmas e, portanto, influenciarão em grande parte os processos de estruturação das comunidades locais (MORLON et al., 2011). Compreender a influência relativa dos atributos biológicos e da história filogenética das espécies que compõem uma comunidade, assim, facilitam a interpretação dos padrões de diversidade observados nas comunidade e, particularmente, podem evidenciar os processos ecológicos e evolutivos que as moldaram (JANG; BRÄNNSTRÖM; PONTARP, 2022; RUFFLEY et al., 2019).

Além disso, há muito se supõe que os rios são barreiras ecológicas e geográficas para a dispersão e colonização de novos habitats por diferentes táxons (HERSHKOVITZ, 1977; NAPIER, 1976; WALLACE, 1854). Não surpreendentemente, os rios representam um dos processos mais importantes da distribuição de espécies e endemismo em todo o mundo (HARCOURT; WOOD, 2011; MAHULU et al., 2021; RAMACHANDRAN et al., 2017). Avanços na identificação e diferenças na composição filogenética de áreas de endemismo, e suas relações históricas com a distribuição dos rios, também podem ajudar a explorar o significado evolutivo de tais áreas, como possibilitado pela Análise Categórica de Neo e Paleoendemismo (CANAPE, MISHLER et al., 2014). O CANAPE é capaz de distinguir áreas contendo concentrações significativas de ramos longos raros (paleo-endemismo), ramos curtos raros (neo-endemismo) ou endemismo misto. Juntas, essas métricas permitem a identificação de áreas complementares de biodiversidade que possuem histórias evolutivas e características únicas e, portanto, devem ser levadas em consideração em estudos que investigam padrões de regionalização geográfica, como os esperados pela atuação dos rios em amplas escalas evolutiva e biogeográfica (AZEVEDO et al., 2020; GONZÁLEZ-OROZCO et al., 2015; LÓPEZ-AGUIRRE et al., 2018; MISHLER et al., 2014; SCHERSON et al., 2017; VERON et al., 2019).

Posto isso, o objetivo geral da minha Tese de Doutorado foi estudar diferentes processos que regulam e determinam os padrões de diversidade biológica ao longo do amplo gradiente espacial do bioma Cerrado, Amazônia e da região de transição Cerrado-Mata Atlântica, utilizando morcegos como organismos modelo. Para tanto, investigamos os padrões de diversidade filogenética, diversidade funcional, filobetadiversidade e endemismo filogenético (paleo e neo-endemismo) utilizando dados de distribuição geográfica aliados à informações filogenéticas e atributos funcionais de morcegos. Desse modo, dividimos a tese em três capítulos, cujos objetivos e perguntas encontram-se detalhados abaixo.

Capítulo 1. Avaliar a contribuição relativa de fatores ecológicos (vegetação e clima) e da história geológica e climática sobre a estruturação das comunidades de morcegos no Cerrado, e como estas características influenciam os atuais padrões de riqueza de espécies, diversidade funcional e filogenética. Assim, usamos variáveis que representam cada um desses aspectos do ambiente para responder as seguintes perguntas: i) as três dimensões estão relacionadas com a heterogeneidade espacial do Cerrado? ii) A diversidade filogenética de morcegos está relacionada com os processos históricos que moldaram a paisagem do Cerrado? iii) Estas diferentes dimensões da biodiversidade são mais altas em áreas com maior estabilidade climática no Cerrado?

Capítulo 2. Verificar se os padrões de filobetadiversidade e estrutura filogenética de espécies de morcegos na região de transição Cerrado-Mata Atlântica é diferente das regiões centrais dos biomas, visto que a transição representa um ambiente altamente heterogêneo. Além de estimar tais padrões de diversidade, investigamos também os processos ecológicos que determinam a montagem de comunidades na região de transição em comparação com as regiões centrais dos biomas, utilizando modelos matemáticos baseados em história evolutiva e características funcionais das espécies (RUFFLEY et al., 2019). Desse modo, buscamos responder as seguintes perguntas: i) Como as comunidades de morcegos da transição Cerrado-Mata Atlântica estão estruturadas filogeneticamente? ii) Os mecanismos que determinam a montagem das comunidades das regiões centrais são os mesmos que na transição entre os biomas? iii) A variação na estrutura filogenética das comunidades (filobetadiversidade) é moldada pela distância das regiões centrais do bioma até as regiões de transição?

Capítulo 3. Nosso principal objetivo foi compreender os padrões de diversidade beta e endemismo de morcegos na Amazônia cis-andina e suas relações com os grandes sistemas fluviais da Amazônia. Especificamente, buscamos responder as seguintes perguntas i) Quais são os padrões de neo e paleo endemismo de morcegos na Amazônia cis-Andina? ii) Qual a

relação entre a distribuição das espécies de morcegos na Amazônia e as áreas de endemismo tradicionalmente propostas para a região (interflúvios)? e; iii) Como a variação da diversidade beta dos morcegos e seus componentes decompostos (substituição e aninhamento) estão distribuídos ao longo da da Amazônia, e quais são as suas relações com o extenso sistema fluvial da região?

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS DA INTRODUÇÃO GERAL

AZEVEDO, Josué A. R. et al. Museums and cradles of diversity are geographically coincident for narrowly distributed Neotropical snakes. **Ecography**, [S. l.], v. 43, n. 2, p. 328–339, 2020. ISSN: 16000587. ISBN: 000000217750. DOI: 10.1111/ecog.04815.

CARDILLO, Marcel. Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales : linking phylogenetic community ecology with macroecology. **The Royal Society**, [S. l.], v. 366, n. 1577, p. 2545–2553, 2011. DOI: 10.1098/rstb.2011.0021.

CURRIE, David J. Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. **Am. Nat.**, [S. l.], v. 137, n. 1, p. 27–49, 1991.

GONZÁLEZ-OROZCO, Carlos E. et al. Assessing biodiversity and endemism using phylogenetic methods across multiple taxonomic groups. **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 5, n. 22, p. 5177–5192, 2015. ISSN: 20457758. DOI: 10.1002/ece3.1747. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1002/ece3.1747>. Acesso em: 24 jul. 2020.

GOTELLI, Nicholas J.; GRAVES, Gari R. **Null models in ecology**. [s.l.: s.n.]. 1–311 p.

GRAHAM, Catherine H.; FINE, Paul V. A. Phylogenetic beta diversity : linking ecological and evolutionary processes across space in time. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 11, p. 1265–1277, 2008. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x.

HARCOURT, A. H.; WOOD, M. A. Rivers as Barriers to Primate Distributions in Africa. **International Journal of Primatology**, [S. l.], v. 33, n. 1, p. 168–183, 2011. ISSN: 1573-8604. DOI: 10.1007/S10764-011-9558-Z. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10764-011-9558-z>. Acesso em: 31 ago. 2021.

HARDY, Olivier J.; SENTERRE, Bruno. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. **Journal of ecology**, [S. l.], v. 95, n. 0, p. 493–506, 2007. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01222.x.

HERSHKOVITZ, Philip. Living New World monkeys (Platyrrhini) : with an introduction to Primates. [S. l.], 1977. ISBN: 0226327884.

JANG, Yun Ting; BRÄNNSTRÖM, Åke; PONTARP, Mikael. The interactive effects of environmental gradient and dispersal shape spatial phylogenetic patterns. **Frontiers in Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 10, n. December, p. 1–12, 2022. ISSN: 2296701X. DOI: 10.3389/fevo.2022.1037980.

KARK, Salit. Ecotones and Ecological Gradients. *In*: LEEMANS, Rik (org.). **Ecological system**. [s.l.: s.n.]. v. 29. p. 147–160. ISSN: 00471844. ISBN: 9781461457541. DOI: 10.1002/0471743984.vse2775.

LÓPEZ-AGUIRRE, Camilo; HAND, Suzanne J.; LAFFAN, Shawn W.; ARCHER, Michael. Phylogenetic diversity, types of endemism and the evolutionary history of New World bats. **Ecography**, [S. l.], v. 41, n. 12, p. 1955–1966, 2018. ISSN: 09067590. DOI: 10.1111/ecog.03260. Disponível em: <http://doi.wiley.com/10.1111/ecog.03260>. Acesso em: 24 ago. 2020.

MAHULU, Anna; STELBRINK, Björn; BOCXLAER, Bert Van; RIEDEL, Frank; ALBRECHT, Christian. Going with the flow? Diversification of gastropods reflects drainage evolution in Africa. **Journal of Biogeography**, [S. l.], v. 48, n. 7, p. 1579–1593, 2021. ISSN: 1365-2699. DOI: 10.1111/JBI.14096. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/jbi.14096>. Acesso em: 31 ago. 2021.

MISHLER, Brent D.; KNERR, Nunzio; GONZÁLEZ-OROZCO, Carlos E.; THORNHILL, Andrew H.; LAFFAN, Shawn W.; MILLER, Joseph T. Phylogenetic measures of biodiversity and neo-and paleo-endemism in Australian acacia. **Nature Communications**, [S. l.], v. 5, n. 1, p. 1–10, 2014. ISSN: 20411723. DOI: 10.1038/ncomms5473. Disponível em: <http://avh.ala.org.au/>. Acesso em: 29 jul. 2020.

MORLON, Hélène; SCHWILK, Dylan W.; BRYANT, Jessica A.; MARQUET, Pablo A.; REBELO, Anthony G.; TAUSS, Catherine; BOHANNAN, Brendan J. M.; GREEN, Jessica L. Spatial patterns of phylogenetic diversity. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 14, n. 2, p. 141–149, 2011. ISSN: 14610248. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01563.x.

NAPIER, P. H. **Catalogue of primates in the British Museum (Natural History). I. Families Callitrichidae and Cebidae. British Museum (Natural History)**. London: British Museum (Natural History), 1976. ISBN: 0-565-00744-0.

PENNISI, Elizabeth. What determines species diversity? **Science**, [S. l.], v. 309, p. 1–1, 2005. ISSN: 0036-8075. ISBN: 0036-8075. DOI: 10.1126/science.309.5731.90.
PETCHEY, Owen L.; GASTON, Kevin J. Functional diversity : back to basics and looking forward. **Ecology and Evolution**, [S. l.], v. 9, p. 741–758, 2006. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x.

RABOSKY, Daniel L.; HURLBERT, Allen H. Species Richness at Continental Scales Is Dominated by Ecological Limits *. **The American Naturalist**, [S. l.], v. 185, n. 5, p. 572–583, 2015. DOI: 10.1086/680850.

RAMACHANDRAN, Vivek; ROBIN, V. V.; TAMMA, Krishnapriya; RAMAKRISHNAN, Uma. Climatic and geographic barriers drive distributional patterns of bird phenotypes within peninsular India. **Journal of Avian Biology**, [S. l.], v. 48, n. 5, p. 620–630, 2017. ISSN: 1600-048X. DOI: 10.1111/JAV.01278. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/jav.01278>. Acesso em: 31 ago. 2021.

RICKLEFS, R. E. Community Diversity : Relative Roles of Local and Regional Processes
Author (s): Robert E . Ricklefs Published by : American Association for the Advancement of Science Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1698957> . **Science**, [S. l.], v. 235, n.

4785, p. 167–171, 1987.

RICKLEFS, Robert E. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. **Ecology Letters**, [S. l.], v. 7, n. 1, p. 1–15, 2004. ISSN: 1461023X. ISBN: 1461-023X. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x.

RISSER, Paul G. The Status of the Science Examining Ecotones between more homogeneous vegetation associations. **Bioscience**, [S. l.], v. 45, n. 5, p. 318–325, 1995.

RUFFLEY, Megan; PETERSON, Katie; WEEK, Bob; TANK, David C.; HARMON, Luke J. Identifying Models of Trait-Mediated Community Assembly Using Random Forests and Approximate Bayesian Computation. **Department of Biological Sciences**, [S. l.], n. 614, p. 1–43, 2019.

SCHERSON, Rosa A.; THORNHILL, Andrew H.; URBINA-CASANOVA, Rafael; FREYMAN, William A.; PLISCOFF, Patricio A.; MISHLER, Brent D. Spatial phylogenetics of the vascular flora of Chile. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [S. l.], v. 112, p. 88–95, 2017. ISSN: 10959513. DOI: 10.1016/j.ympev.2017.04.021.

SOBRAL, Fernando Landa; CIANCIARUSO, Marcus Vinicius. Estrutura filogenética e funcional de assembléias : (Re) Montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas espaciais. **Biosci. J., Uberlândia**, [S. l.], v. 28, n. 4, p. 617–631, 2012.

TOGNETTI, Marcelo F.; KELT, Douglas a. Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. **Ecography**, [S. l.], v. 27, n. January, p. 427–436, 2004.

TUCKER, Caroline M. et al. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. **Biological Reviews**, [S. l.], v. 92, n. 2, p. 698–715, 2017. ISSN: 1469185X. DOI: 10.1111/brv.12252.

VAN RENSBURG, Berndt J.; LEVIN, Noam; KARK, Salit. Spatial congruence between ecotones and range-restricted species: Implications for conservation biogeography at the sub-continental scale. **Diversity and Distributions**, [S. l.], v. 15, n. 3, p. 379–389, 2009. ISSN: 13669516. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2008.00545.x.

VERON, Simon; HAEVERMANS, Thomas; GOVAERTS, Rafaël; MOUCHET, Maud; PELLENS, Roseli. Distribution and relative age of endemism across islands worldwide. **Scientific Reports**, [S. l.], v. 9, n. 1, p. 1–12, 2019. ISSN: 20452322. DOI: 10.1038/s41598-019-47951-6. Disponível em: www.nature.com/scientificreports. Acesso em: 10 ago. 2020.

WALLACE, Alfred R. On the Monkeys of the Amazon. **Annals and Magazine of Natural History**, [S. l.], v. 14, n. 84, p. 451–454, 1854. DOI: 10.1080/037454809494374.

CAPÍTULO 1. FATORES CONTEMPORÂNEOS E HISTÓRICOS DETERMINAM O PROCESSO DE MONTAGEM DAS COMUNIDADES DE MORCEGOS DA SAVANA NEOTROPICAL EM ESCALA REGIONAL

Silva, D. C.^{1*}, Oliveira, H. F. M.², Domingos, F.M.C.B.³

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade do Estado de Mato Grosso, Nova Xavantina, MT 78690-000, Brazil.

²Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF 70910-000, Brazil

³Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR 81531-580, Brazil

A ser submetido para publicação no periódico Journal of Biogeography

RESUMO

Objetivos: Investigar como os fatores ecológicos, história geológica e história climática influenciaram os atuais padrões de diversidade das comunidades de morcegos do Cerrado. Especificamente, nós predizemos que i) as três dimensões da diversidade (riqueza de espécies, diversidade funcional e filogenética) terão relação positiva com a heterogeneidade do habitat; ii) a variação na diversidade filogenética será positivamente influenciada pela altitude, i.e., quanto maior a elevação, mais alta será a diversidade filogenética; iii) a variação dessas dimensões da biodiversidade será influenciada pela estabilidade climática no bioma, com menor diversidade em regiões com maior instabilidade climática.

Localização: Savana Neotropical (Cerrado).

Métodos: Calculamos a riqueza de espécies, diversidade funcional, diversidade filogenética, média da distância funcional pareada (MFD), média da distância filogenética pareada (MPD), diversidade funcional corrigida pela riqueza (SES-FD), diversidade filogenética corrigida pela riqueza (SES-PD), média da distância funcional e filogenética corrigidas pela riqueza (SES.MFD e SES.MPD) usando registros de distribuição para 111 espécies de morcegos do Cerrado. Utilizamos como variáveis independentes a heterogeneidade do habitat, variáveis climáticas, elevação, estabilidade florística (últimos 30 mil anos) e estabilidade climática (últimos 21 mil anos). Nós também usamos modelos Bayesianos hierárquicos para espacializar as dimensões da biodiversidade baseados nas melhores variáveis preditoras.

Resultados: A heterogeneidade do habitat do Cerrado destaca-se como importante para diversidade filogenética e média da distância funcional e filogenética pareada. Precipitação, temperatura, elevação, heterogeneidade do habitat e estabilidade climática foram as variáveis preditoras mais importantes da biodiversidade de morcegos no Cerrado. Os resultados da modelagem refletem que a instabilidade climática tem a maior influência na predição da riqueza de espécies com o maior valor absoluto médio. A influência dessa variável é negativa, ou seja, há um declínio da riqueza de espécies em locais onde a composição florística foi muito alterada durante os últimos 30 mil anos, principalmente concentrada na região sul do Cerrado.

Principais conclusões: Fatores contemporâneos e históricos explicam simultaneamente as dimensões da biodiversidade de morcegos no bioma Cerrado. Heterogeneidade do habitat foi um dos principais impulsionadores da diversidade filogenética dos morcegos do Cerrado e espécies de linhagens evolutivamente próximas compartilham habitats com vegetação homogênea. Mudanças climáticas e história geológica do Cerrado influenciam de forma oposta as diversidade observadas (PD e FD) e corrigida pela riqueza de espécies (SES-PD e SES-FD). As diversidades corrigidas pela riqueza de espécies (SES-PD e SES-FD) indicam que as espécies que foram filtradas pelas características adaptativas ocuparam principalmente as regiões de instabilidade climática do Cerrado.

Palavras-chave: biogeografia, Cerrado, Chiroptera, estabilidade climática, INLA-SPDE.

ABSTRACT

Aim: To investigate how ecological factors, geological history and climatic history influenced the current diversity patterns of bat communities in the Cerrado. Specifically, we predict that i) the three biodiversity dimensions (species richness, functional and phylogenetic diversity) will have a positive relationship with habitat heterogeneity; ii) variation in phylogenetic diversity will be positively influenced by altitude, i.e., the higher the elevation, the higher the phylogenetic diversity; iii) the variation of these biodiversity dimensions will be influenced by climate stability in the biome, with less diversity in regions with higher climate instability.

Location: Neotropical Savannah (Cerrado).

Methods: We calculated species richness, functional diversity, phylogenetic diversity, mean paired functional (MFD) and phylogenetic distances (MPD), richness-corrected functional

diversity (SES-FD), richness-corrected phylogenetic diversity (SES-PD) and richness-corrected mean functional and phylogenetic distances (SES.MFD and SES.MPD) using distribution records for 111 bat species from the Cerrado. We used habitat heterogeneity, climatic variables, elevation, floristic stability (last 30,000 years) and climate stability (last 21,000 years) as independent variables. We also use hierarchical Bayesian models to spatialize biodiversity dimensions based on the best predictor variables.

Results: The heterogeneity of the Cerrado habitat stands out as important for phylogenetic diversity and mean functional and paired phylogenetic distances. Precipitation, temperature, elevation, habitat heterogeneity and climate stability were the most important predictors of bat biodiversity in the Cerrado. The modeling results indicate that climate instability has the greatest influence on predicting species richness with the highest mean absolute value. The influence of this variable is negative, that is, there is a decline in species richness in regions where the floristic composition has been greatly altered during the last 30,000 years, mainly concentrated in the southern region of the Cerrado.

Main conclusions: Contemporary and historical factors simultaneously explain the different biodiversity dimensions of bat communities in the Cerrado biome. Habitat heterogeneity was a major driver of phylogenetic diversity of Cerrado bats, and species of closely related lineages share habitats with homogeneous vegetation. Climatic changes and geologic history of the Cerrado influenced the observed diversity (PD and FD) and corrected for species richness (SES-PD and SES-FD) in opposite ways. Diversities corrected for species richness (SES-PD and SES-FD) indicate that species filtered by adaptive traits mainly occupied regions of climatic instability in the Cerrado.

Keywords: biogeography, Cerrado, Chiroptera, climate stability, INLA-SPDE.

1. INTRODUÇÃO

Diferentes processos são importantes na regulação e estruturação da composição e diversidade de espécies de uma comunidade, incluindo interações bióticas (Clements, 1916), clima (Currie et al., 2004), estabilidade histórica do habitat (Graham et al., 2006a; Hubbell, 2001) e a heterogeneidade ambiental (Kerr & Packer, 1997; Robert E. Ricklefs, 2004b; Tognelli & Kelt, 2004). A influência deste último mecanismo baseia-se na premissa de que as variações espaciais e topográficas do ambiente proporcionam maior diversidade de nichos, e podem facilitar a coexistência de diferentes indivíduos, o que aumentaria a riqueza de espécies (Currie, 1991; Tognelli & Kelt, 2004). Mais recentemente, estudo de como os mecanismos influenciam a montagem de comunidades ao longo de gradientes ambientais vêm se valendo do uso de informações sobre a história evolutiva dos organismos, bem como de suas características funcionais (Cisneros et al., 2015; Ding et al., 2021; Fenker et al., 2020; Tucker et al., 2017). No entanto, ainda existem lacunas a respeito dos fatores que influenciam a formação e montagem das comunidades e o papel relativo dos diferentes mecanismos ecológicos e evolutivos propostos, em particular na hiper-diversa região Neotropical. Para que tais detalhes sejam investigados adequadamente, é necessário incluir abordagens metodológicas que permitam a inferência e interpretação dos fatores contemporâneos e da história biogeográfica regional.

A utilização de métricas de diversidade funcional e diversidade filogenética podem contribuir expressivamente para explicar os gradientes de diversidade observados nas comunidades (Almeida et al., 2018; Pavoine et al., 2017; Violle et al., 2014) e refletem melhor os processos ecológicos ambientais ou bióticos que influenciam a estrutura das mesmas (M. W. Cadotte et al., 2013, 2019). A diversidade funcional é uma medida que contempla a variabilidade entre os fenótipos das espécies (Petchey & Gaston, 2002, 2006; Tilman, 2001), que geralmente é visto como elemento chave para compreender os mecanismos responsáveis pela formação e estruturação das comunidades (Riemann et al., 2017; Song et al., 2014), pois fornecem informações sobre sua aptidão em determinado habitat e auxiliam no esclarecimento de processos que estabelecem os padrões da biodiversidade em múltiplas escalas (Petchey & Gaston, 2006; Sobral & Cianciaruso, 2012). A diversidade filogenética avalia as contribuições relativas da história evolutiva de diferentes grupos biológicos em um determinado espaço (Cavender-Bares et al., 2012; Mayfield & Levine, 2010) e suas métricas são calculadas utilizando árvores filogenéticas conhecidas para tais grupos (Faith, 1992; Kembel et al., 2010). As relações de parentesco

dos representantes de uma comunidade biológica e a consequente estrutura filogenética das mesmas podem auxiliar na determinação da influência relativa dos fatores históricos e ecológicos que moldaram as assembleias locais (Cardillo, 2011b; Graham & Fine, 2008; Hardy & Senterre, 2007).

Estes diferentes índices de diversidade, em conjunto, podem explicar a montagem de comunidades em ambientes ecologicamente complexos, como é o caso do Cerrado. O Cerrado é uma formação savânica que está localizada na região Neotropical e apresenta uma grande diversidade ambiental e alta variação local e regional na estrutura da vegetação (Eiten, 1972; J. F. Silva et al., 2006). A complexidade ambiental varia de forma extrema no gradiente de fitofisionomias, que vão desde campos abertos a florestas densas e florestas estacionais decíduas (J. F. Ribeiro & Walter, 2008), proporcionando alta heterogeneidade espacial em termos da estrutura e composição da vegetação (J. F. Silva et al., 2006). Além disso, a enorme extensão geográfica do Cerrado proporciona contato direto com outros biomas, como a Floresta Amazônica ao norte, a Mata Atlântica ao sul e sudeste, a Caatinga a nordeste, e o Chaco e Pantanal a sudoeste (Motta et al., 2002). Em conjunto, estes fatores levam à formação de gradientes de variação latitudinais e altitudinais, que influenciam diretamente na estrutura da vegetação (Scalon et al., 2021; Simon & Proença, 2000) e na disponibilidade de habitats disponíveis para os animais (Hawkins et al., 2003; Mancini et al., 2019; McCain, 2007).

A história geológica do Bioma também interfere na composição das comunidades locais, o que é corroborado pela alta diversidade de espécies em escala local (Myers et al., 2000). Desta maneira, os atuais padrões da biodiversidade do Cerrado estão intrinsecamente relacionados com sua história biogeográfica e climática, que é resultado de uma combinação da idade do Bioma e do neotectonismo que compartimentalizou a paisagem em platôs (500-1700 m de altitude) e depressões (100-500 m de altitude) (Ab'Sáber, 1998), bem como das flutuações paleoclimáticas do Quaternário (Cole, 1986). Essas flutuações climáticas podem ter provocado a exclusão de espécies em regiões que sofreram mudanças severas, enquanto regiões de estabilidade climática podem ter atuado na manutenção dos altos níveis de diversidade de espécies (Costa et al., 2018; Graham et al., 2006a). Assim, os padrões de diversidade de espécies das comunidades locais estão relacionados com os mecanismos evolutivos influenciados pelas alterações nas condições ambientais ao longo do tempo (R. G. Davies et al., 2007; T. J. Davies et al., 2009), que contribuíram com a evolução e estrutura da biota regional (Colli, 2005) e influenciaram os padrões de especiação e estrutura genealógica das populações locais (Domingos et al., 2014; Werneck et al., 2012).

A sazonalidade, diferenças de elevação da paisagem e tipo de vegetação são considerados importantes fatores que influenciam os padrões da diversidade taxonômica dos morcegos (Aguiar et al., 2020; Capaverde et al., 2018; Grimshaw & Higgins, 2017; López-González et al., 2015; Mendes et al., 2017). Entretanto, a influência de tais fatores nos componentes funcional e filogenético das comunidades ao longo de gradientes ambientais, e como as mesmas são estruturadas (e.g., por influências de filtros ambientais ou competição), são questões ainda pouco conhecidos na região Neotropical. Por exemplo, a diversidade funcional já foi associada negativamente com o aumento da altitude (Coelho et al., 2018), e o aumento da diversidade funcional e filogenética com a presença de floresta e mosaico da vegetação (Cisneros et al., 2015; Pereira et al., 2018). Além desses fatores, a heterogeneidade de habitat foi um dos principais impulsionadores da riqueza de espécies e diversidade funcional de morcegos na savana africana (Fahr & Kalko, 2011; McCleery et al., 2018). Estudo recente sugere que a produtividade primária baseada na heterogeneidade do habitat, clima e elevação tem um maior efeito sobre os padrões de diversidade taxonômica, filogenética e funcional de aves, e ainda que as comunidades estão estruturadas como agrupadas (filtro ambiental) em alta e baixa elevação, e superdispersas (competição) em altitudes médias (Ding et al., 2021). Finalmente, tanto regiões de estabilidade (platôs) quanto ambientes heterogêneos (vales) estão associados com a diversidade evolutiva de lagartos no Cerrado (Fenker et al., 2020). Esse conjunto de fatores ambientais e históricos podem fornecer *insights* adicionais sobre o padrão de diversidade funcional e filogenética dos morcegos do Cerrado e pode contribuir com o entendimento de como essas comunidades se agrupam ao longo dos gradientes ambientais do Bioma.

Assim, nós testamos o papel dos fatores ecológicos (clima, heterogeneidade do habitat) e fatores históricos (estabilidade climática, paleoclima e elevação) do Cerrado na determinação dos atuais padrões de diversidade das comunidades de morcegos, e como elas estão estruturadas, se por agrupamento ou superdispersão. Nós exploramos esses resultados e modelamos as diversidades baseada nos melhores preditores com duas ferramentas estatísticas, INLA-SPDE. Especificamente, abordamos a seguinte questão: Quais são os fatores que melhor explicam os padrões de biodiversidade de morcegos no Cerrado? Nossa hipótese é que fatores ecológicos como a heterogeneidade do habitat e fatores históricos como a estabilidade climática e elevação serão os principais responsáveis pelos padrões de biodiversidade de morcegos no Cerrado. Se nossa hipótese for verdadeira, predizemos que: i) as três dimensões (riqueza de espécies, diversidade funcional e filogenética) terão relação positiva com a heterogeneidade do habitat, já que a maior estruturação da vegetação permite

a coexistência de espécies com maior diversidade de atributos fenotípicos (Cisneros et al., 2015; McCleery et al., 2018); ii) a variação na diversidade filogenética será influenciada pela altitude e haverá explicação correlacionada de forma positiva, i.e. quanto maior a elevação, mais alta será a diversidade filogenética, levando em consideração que os platôs são considerados regiões mais estáveis do Bioma (Fenker et al., 2020; Werneck et al., 2012) e; predizemos também que: iii) a variação dessas dimensões da biodiversidade será influenciada pela estabilidade climática e haverá um declínio em regiões com maior instabilidade climática, visto que locais de maior estabilidade climática são geralmente menos suscetíveis à eventos estocásticos e reduções populacionais que afetem a estrutura das comunidades (Costa et al., 2018; Graham et al., 2006).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo

O Cerrado é o segundo maior bioma da região Neotropical e considerado a savana mais rica em espécies de plantas da região Neotropical (Klink & Machado, 2005). O Bioma se estende por 20 graus de latitude e apresenta altitudes variando de 100 m nas zonas úmidas próximas ao Pantanal (centro-oeste do Brasil) até 1.500 m nos planaltos da região central do Brasil (J. F. Ribeiro & Walter, 2008). A vegetação mostra uma alta variação fisionômica, contendo vegetações savânicas típicas (campos limpos, campos sujos, campo cerrado e cerrado *stricto sensu*), florestas com árvores altas típicas de cerrado (cerradão), pradarias sazonais (veredas, campo rupestre, pântanos), além de outras formações florestais como matas de galeria ao redor dos corpos de água, e florestas estacionais semi-decíduas em regiões de solo calcário (matas secas) (J. F. Ribeiro & Walter, 2008).

2.2. Dados das espécies

Atualizamos uma primeira compilação realizada por Silva et al., (2018) das 123 espécies de morcegos que ocorrem no bioma Cerrado. Complementamos o banco de dados extraíndo informações de artigos científicos buscados nas plataformas *ISI Web of Knowledge* e *Google Scholar* com as palavras-chave “Chiroptera Cerrado” e “bats Cerrado”. Além disso, realizamos uma busca em banco de dados das teses e dissertações do portal CAPES (<https://catalogodeteses.capes.gov.br/catalogo-teses/#/>) e, finalmente, nas bases de dados disponibilizadas pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio <http://www.icmbio.gov.br>). Para definir as comunidades de morcegos, fizemos uma grade

com células de $0,20^\circ \times 0,20^\circ$ em toda a extensão do Bioma e extraímos as informações de presença e ausência de cada espécie no Cerrado em cada uma das células da grade. Para reduzir vieses relacionados a diferenças no esforço de amostragem e na metodologia de diferentes fontes, aplicamos um limiar de seis espécies para cada comunidade de morcegos (Zortéa & Alho, 2008), considerado como menor riqueza para o bioma, desta forma excluindo comunidades que tiveram riqueza inferior a seis espécies.

2.3. Dados filogenéticos e funcionais

Para obtenção da árvore filogenética representando as relações evolutivas entre todas as espécies do nosso banco de dados, utilizamos a mais recente e completa filogenia de mamíferos disponível na literatura (Upham et al., 2019). Se uma determinada espécie não estava presente na filogenia dos morcegos, usamos uma espécie do mesmo gênero como substituto (como, por exemplo: Carvalho et al., 2019; Cisneros et al., 2015). Para inferir a diversidade funcional compilamos, para cada espécie, características ecológicas e morfológicas que estão relacionadas ao uso de recursos, incluindo variáveis categóricas e contínuas (Cisneros et al., 2015). Os componentes categóricos estão associados com a dieta, localização e estratégia de forrageamento e tipo de vôo (Tabela 1). Os componentes contínuos são tamanho corporal, modo de mastigação (refletido pelas medidas do crânio) e modo aerodinâmico (refletido pelas medidas das asas, *aspect ratio* (AR) e *relative wing loading*). Padronizamos todos os dados disponíveis de *relative wing loading* (RWL) de acordo com Norberg et al., (2000). Para o AR e RWL que não haviam dados disponíveis na literatura (25% dos dados), realizamos uma regressão filogenética (*phylogenetic generalized least squares*) utilizando a função *pgls* do pacote *caper* (Orme et al., 2018), relacionando o tamanho do antebraço separadamente com AR e RWL, e utilizando a árvore filogenética descrita acima. Assim utilizamos a função *predict* para predizer esses dados faltantes com base na regressão filogenética. Esses atributos funcionais, em conjunto, refletem restrições fisiológicas, dieta e comportamento de forrageio, características essenciais para a utilização do ambiente e, portanto, envolvidas no processo de seleção natural (Cisneros et al., 2015; Riemann et al., 2017).

2.4. Índices de diversidade

Ao longo deste trabalho, ao usarmos os termos assembleia ou comunidade, estamos nos referindo às células da grade, como previamente descrito. Quantificamos a diversidade

taxonômica com a riqueza de espécies observadas (SR), que é o número de espécies de morcegos registradas em cada assembleia. Estimamos a diversidade funcional com a medida FD (functional diversity) de Petchey & Gaston (2002, 2006) definida como o comprimento total do ramo de um dendrograma, excluindo o segmento da raiz, calculada em três etapas. Primeiro, convertemos a matriz de características funcionais em uma matriz de distância (distância entre pares de espécies no espaço de atributos funcionais) com base na distância de Gower utilizando a função *daisy* do pacote *cluster* (Maechler et al., 2015). A partir disto, construímos um dendrograma por agrupamento hierárquico usando o método de média do grupo (UPGMA) que produz a maior correlação entre as distâncias originais e as distâncias cofenéticas (Estatística de Mantel com base na correlação produto-momento de Pearson, $r = 0,89$, $p = 0,001$, número de permutações: 999) (Riemann et al., 2017). A alta correlação indica que os dados são representados adequadamente pelo dendrograma (Fig.S1.1). Por fim, utilizamos a função *pd* do pacote *picante* (Kembel et al., 2010) para calcular a diversidade funcional de cada comunidade. Calculamos a diversidade filogenética de Faith (Faith's PD; Faith 1992) que calcula a soma total dos comprimentos dos ramos entre os táxons de uma árvore filogenética das espécies presentes em cada comunidade. Para isso, nós utilizamos a árvore filogenética consenso (Fig. S1.2) (estimadas por Upham et al. (2019) com a função *pd* do pacote *picante* (Kembel et al., 2010). Como o FD e PD não são independente da riqueza de espécies, e estão correlacionados (Molina-Venegas, 2019; Tucker et al., 2017), também calculamos o tamanho do efeito padronizado $SES = \frac{Obs - Exp}{SDexp}$, onde Obs é o PD ou

FD observado, Exp é a média das 999 comunidades nulas e SDexp é o desvio padrão dos 999 valores simulados para controlar os efeitos da riqueza de espécies. O modelo nulo foi executado selecionando espécies aleatoriamente 999 vezes de todas as comunidades registradas no Cerrado, mantendo a riqueza de espécies constante em cada assembleia (Ding et al., 2021; Jarzyna et al., 2020). Para essa etapa, nós utilizamos a função *ses.pd* do pacote *picante* (Kembel et al., 2010; Molina-Venegas, 2019).

Utilizamos as métricas MFD (*Mean pairwise functional distance*) e MPD (*Mean pairwise phylogenetic distance*) para verificar a estrutura funcional e filogenética das comunidades de morcegos ao longo do gradiente ambiental do Cerrado. Essas métricas calculam a média da distância funcional ou filogenética entre todos os pares de espécies em cada comunidade e são mais influenciadas pela estrutura mais próxima da raiz da árvore filogenética, que reflete as relações evolutivas mais antigas (Webb et al., 2002). Usamos uma randomização com 999 comunidades para testar se as estruturas funcionais e

filogenéticas diferiam das expectativas nulas. As comunidades aleatórias foram geradas por embaralhamento dos terminais em todos os táxons incluídos na matriz de distância em todas as comunidades de morcegos do Cerrado, o que pressupõe que todas as espécies podem colonizar habitats em todo o gradiente, mas são excluídas devido a fatores bióticos e abióticos locais (Ding et al., 2021). Em cada execução de randomização, a riqueza de espécies foi mantida constante dentro de cada comunidade, mas os nomes dos terminais na matriz de distância funcional ou filogenética foram embaralhados. Essas randomizações foram realizadas usando a função *ses.mpd* no pacote *picante* (Kembel et al., 2010). Em seguida, calculamos o tamanho do efeito padronizado (SES) de MFD e MPD para cada comunidade como $SES = \frac{Obs - Exp}{SDexp}$, onde Obs é o MFD ou MPD observado, Exp é a média das 999 comunidades nulas e SDexp é a desvio padrão dos 999 valores simulados. Assim, podemos usar valores de SES para inferir processos de montagem de comunidades (ou seja, filtragem ambiental ou competição) quando as características foram conservadas (ou seja, com sinais filogenéticos, ver em Material Suplementar, Fig.S1.3): valores de SES < 0, indicam que a filtragem ambiental deve estar direcionando o agrupamento de comunidades; por outro lado, se SES > 0, a exclusão competitiva pode estar levando à superdispersão da comunidade (Webb et al. 2002).

Para verificar como a montagem das comunidades estão estruturadas, nós usamos a função *adonis* do pacote *vegan* (Oksanen et al., 2016) para realizar análises de variância multivariada por permutação (perMANOVA) (Anderson, 2001) e testar qual mecanismo dominante (agrupada ou superdispersa) impulsiona a estrutura funcional ou filogenética (SES-MFD e SES-MPD) da montagem das comunidades de morcegos do Cerrado. Esta análise é equivalente a ANOVA univariada, e a estatística *pseudo-F* pode ser calculada diretamente a partir de qualquer medida de distância (Anderson, 2001). O valor de *p* foi obtido a partir de 999 permutações.

2.5. Variáveis ambientais

Testamos a influência de fatores ecológicos utilizando 19 variáveis bioclimáticas constituídas por camadas ambientais de temperatura e precipitação, combinadas com extremos máximos e mínimos, sazonalidade e médias anuais, mensais e diárias, que estão disponíveis no conjunto de dados ambientais do *WorldClim v2* (Fick, Stephen E, Hijmans, 2017; <http://www.worldclim.org>) com resolução de 0,01° (~1 km). Utilizamos o *Variance*

Inflation Factor (VIF) para reduzir a dimensionalidade dessas variáveis, de forma a evitar multicolinearidade, com o pacote *usdm* (Naimi, 2017), utilizando um valor de $VIF < 3$ como valor de corte para alta colinearidade (Zuur et al., 2010). Dentre essas, não houve multicolinearidade entre cinco variáveis bioclimáticas (Tabela 2).

Para obter a heterogeneidade de habitat para cada comunidade, calculamos a proporção de três tipos de fisionomias vegetais com base na classificação de Souza et al., (2020): formação florestal, caracterizado pela vegetação com predomínio de espécies arbóreas e formação de dossel contínuo (mata ciliar, mata de galeria, mata seca e cerradão); formação savânica, com estrato arbóreo e arbustivo-herbáceos definidos (cerrado sentido restrito, cerrado denso, cerrado ralo, cerrado típico e cerrado rupestre); e formação campestre com predominância de estrato herbáceo (campo sujo, campo limpo e campo campestre). Utilizamos os dados da coleção 5.0 do MapBiomas (https://mapbiomas.org/colecoes-mapbiomas-1?cama_set_language=pt-BR) para uma série temporal de 15 anos com intervalo de dois anos entre si (2005-2019) e manipulamos com o plugin disponível em QGIS (<https://qgis.org>). Reamostramos as camadas para melhor refletir nossa resolução espacial (~800 m) e criamos um *buffer* de ~20 km para cada centroide com 625 pontos distribuídos em cada *grid*. Com isso, extraímos a proporção de cada fisionomia selecionada neste estudo com oito camadas entre o período de 2005-2019 e, por fim, calculamos a média entre a série temporal. A partir disto, nós estimamos a heterogeneidade de habitat (HH) com

índice de Shannon:
$$HH = \frac{\sum_{j=1}^S p_j \cdot \ln(p_j)}{\ln(s)}$$
, onde S representa o número total de tipos de

fisionomia (floresta, savana e campestre) em cada comunidade e p_j é a proporção de j , que é o tipo de fisionomia (Ding et al., 2021).

Como um descritor da história geológica do bioma e de forma a verificar a influência dos platôs e depressões, extraímos para cada comunidade os dados de elevação digital disponíveis em *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM-<https://www2.jpl.nasa.gov/srtm/>) com resolução espacial de um arco-segundo (~ 30 m) utilizando o pacote *raster* (Hijmans et al., 2020).

Utilizamos duas alternativas diferentes como indícios de estabilidade climática no bioma: os dados de estabilidade climática baseados na mudança florística da América do Sul dos últimos 30 mil anos (Costa et al., 2018) (vamos chamar de Instabilidade) e a estimativa contínua de estabilidade climática de 21.000 anos atrás do conjunto de dados StableClim, baseado no experimento TraCe21ka (Brown et al., 2020; Fordham et al., 2017) (vamos

chamar de Paleoclima). Esse último modela importantes flutuações paleoclimáticas regionais durante o último evento de deglaciação e simula com precisão os padrões climáticos atuais (Brown et al., 2020; Fordham et al., 2017). Todas as variáveis, exceto as fisionomias e paleoclima, foram reamostradas para a mesma resolução das comunidades e em seguida calculadas com base no centroide de cada *grid*. Padronizamos todas as variáveis preditoras (Desvio padrão = 1 e média = 0) antes da utilização nas análises estatísticas subsequentes.

2.6. Seleção das variáveis preditoras e modelos Bayesianos hierárquicos

Para escolher os melhores preditores que estão relacionados com a diversidade taxonômica, diversidades funcional e filogenética das comunidades de morcegos no Cerrado, utilizamos métodos de aprendizado de máquina com base em algoritmos de *Random Forest* (RF) com o pacote VSURF (Genuer et al., 2015). Nesta abordagem, a seleção das variáveis é realizada em três etapas: a primeira etapa é de eliminação e classificação preliminares, ou seja, classifica as variáveis de importância (VI) e elimina as variáveis irrelevantes; a segunda etapa seleciona as variáveis envolvidas no modelo RF que possuem menores valores de erro (*out-of-bag error*, OOB); na terceira etapa, um limite de inclusão de variáveis é definido com base na média dos valores absolutos de OOB entre os valores dos modelos RF antes da exclusão de cada variável (Genuer et al., 2015). Repetimos essa análise nove vezes, usando 1) diversidade funcional, 2) diversidade filogenética, 3) diversidade taxonômica, 4) diversidade funcional (SES), 5) diversidade filogenética (SES), 6) média da distância funcional pareada, 7) média da distância filogenética pareada, 8) média da distância funcional pareada (SES) e 9) média da distância filogenética pareada (SES) como variável dependente e todas as outras variáveis descritas anteriormente como variáveis independentes. Com base em cada resultado, avaliamos a precisão de cada modelo com 100 repetições de validação cruzada de 10 dobras (*ten-fold cross validation*) e, por fim, geramos gráficos de dependência parcial para as variáveis selecionadas de cada diversidade, por meio de uma análise de *Guided Regularized Random Forest* (GRRF) implementada no pacote RRF (Deng, 2013).

Finalmente, utilizamos duas ferramentas estatísticas para modelar a distribuição espacial da diversidade filogenética, funcional e riqueza de espécies baseados nas variáveis preditoras: *Stochastic Partial Differential Equations* (SPDE) combinadas com o algoritmo *Integrated Nested Laplace Approximations* (INLA), realizadas no pacote R-INLA (Rue et

al., 2009, 2017). A abordagem INLA-SPDE é eficiente para inferir sobre um processo espacial continuamente indexado do campo aleatório gaussiano de Markov (GMRF), representado como uma estrutura de malha de vizinhança (Bakka et al., 2018; Blangiardo et al., 2013; Lindgren et al., 2011; Lindgren & Rue, 2015). Criamos quatro desenhos de malhas com formatos diferentes com a ferramenta *meshbuilder* utilizando triangulação refinada e restrita de Delauney, aplicadas aos locais de amostragem, para implementação dos modelos Bayesianos (Lindgren & Rue, 2015). Para satisfazer as restrições de qualidade da triangulação, as malhas são definidas por três parâmetros (mais detalhes ver, (Krainski et al., 2018): (a) deslocamento (*offset*) define até que ponto a malha deve ser estendida, para evitar efeitos de contorno do SPDE; (b) corte (*cutoff*) define a distância mínima permitida entre vértices, para evitar pequenos triângulos; (c) *max edge* especifica o comprimento máximo permitido da borda do triângulo. Esses parâmetros controlam um custo-benefício (*trade-off*) entre a precisão da aproximação do GMRF e os custos computacionais, ambos dependendo do número de vértices da malha (Blangiardo & Cameletti, 2015). Construímos um modelo para cada diversidade estimada (i.e., a análise foi repetida nove vezes), com diferentes combinações entre as quatro malhas e selecionamos a melhor combinação de malha através dos valores de *Cross Validated Predictive Ordinate* (CPO) (Ferkingstad et al., 2017). Exceto quando explicitamente declarado, todas as análises descritas no item Material e Métodos foram realizadas no *software* R v3.6.2 (R Core Team, 2019).

3. RESULTADOS

3.1. Dados das espécies

No total geral, obtivemos 3877 ocorrências para 121 espécies de morcegos pertencentes a nove famílias da ordem Chiroptera. Com o limiar de seis espécies em cada comunidade, nós utilizamos 2693 ocorrências para 143 comunidades com 111 espécies de morcegos no bioma Cerrado (Fig.S1.4, Tabela S1.1), para as quais a diversidade funcional, diversidade filogenética, média da distância funcional e filogenética, riqueza de espécies, SES-FD, SES-PD, SES-MFD e SES.MPD foram calculadas (Apêndice 2 - Fontes de dados). Reportamos a seguir os resultados dos índices padronizados, e resultados dos índices observados encontram-se no Material Suplementar (Fig.S1.5).

3.2. Variáveis preditoras

A riqueza de espécies foi melhor explicada pela precipitação do trimestre mais frio (Bio19), paleoclima e instabilidade climática (Fig. 1a e 1b). As variáveis preditoras mais importantes para a diversidade funcional controlada pela riqueza (SES-FD) foram isothermalidade (Bio3), paleoclima e elevação (Fig. 1c e 1d). Para a diversidade filogenética controlada pela riqueza (SES-PD) as variáveis que mais influenciaram foram a precipitação anual (Bio12), paleoclima, heterogeneidade do habitat (HH), precipitação do trimestre mais frio (Bio19) e isothermalidade (Bio3) (Fig. 1e e 1f). A distância média funcional (SES-MFD) foi explicado pela precipitação anual (Bio12), precipitação do trimestre mais quente (Bio18), heterogeneidade do habitat (HH) e isothermalidade (Bio3) (Fig. 1g e 1h). A distância média filogenética foi melhor explicada pela precipitação anual (Bio12), heterogeneidade do habitat (HH), isothermalidade (Bio3) e precipitação do trimestre mais quente (Bio18) (Fig. 1i e 1j).

Os gráficos de dependência parcial das variáveis demonstram que a riqueza de espécies das assembleias de comunidades de morcegos é mais alta em gradientes com baixa precipitação do trimestre mais frio (Fig. 2a), e apresenta um declínio nas regiões com instabilidade climática baseada nas mudanças florísticas do Cerrado e alteração climática (paleoclima) (Fig. 2b e 2c). A diversidade funcional (SES-FD) apresentou uma relação negativa com a isothermalidade (Bio3, Fig. 2d) e uma relação positiva com aumento da instabilidade climática representada pelo paleoclima (Fig. 2e). O SES-FD oscilou em todo gradiente altitudinal do Cerrado (200-1000 m) e não teve um padrão claro de relação positiva ou negativa (Fig. 2f). A diversidade filogenética controlada pela riqueza (SES-PD) concentra-se nas regiões de baixa precipitação (Fig. 2g e 2j), com aumento nas regiões de instabilidade climática (Fig. 2h). O SES-PD apresentou uma relação positiva com a heterogeneidade de habitat (Fig. 2i) e intermediário de isothermalidade (Fig. 2k).

A média da distância funcional e filogenética controladas pela riqueza de espécies (SES-MFD e SES-MPD) tiveram uma relação negativa com o aumento da precipitação anual (Fig. 2l e 2p). Há um aumento do SES-MFD e SES-MPD em ambientes que a temperatura é mais constante (Fig. 2o e 2r) e um declínio em regiões com maior heterogeneidade do habitat do Cerrado (Fig. 2n e 2q). O SES-MFD e SES-MPD também se concentram em regiões com baixa precipitação do trimestre mais quente (Fig. 2m e 2s).

Os mecanismos estruturadores da montagem das comunidades diferiram significativamente, e a maioria das comunidades podem ser consideradas funcionalmente ou filogeneticamente agrupadas (perMANOVA, $DF = 1$, $R^2 = 0.99$, $p = 0.001$) (Fig. S1.6).

3.3. Modelos Bayesianos hierárquicos

Os valores médios de CPO dos modelos da riqueza de espécies, SES-FD, SES-PD, SES-MFD e SES-MPD indicaram semelhanças entre as combinações das quatro malhas (Fig.S1.7). Como as interações não apresentaram diferenças, as diversidades foram espacializadas no Cerrado com o desenho de malha 4 (Fig.S1. 8). A Tabela 3 apresenta as estatísticas resumidas posteriores dos efeitos fixos dos modelos INLA-SPDE. Os resultados da modelagem refletem que a instabilidade climática tem a maior influência na predição da riqueza de espécies com o maior valor absoluto médio (Tabela 3). A influência dessa variável é negativa, ou seja, há um declínio da riqueza de espécies em gradientes que a composição florística foi muito alterada durante os últimos 30 mil anos, principalmente concentrada na região sul do Cerrado (Fig.3a, em azul). As regiões preditas para alta riqueza de espécies estão nas regiões de transição Cerrado-Amazônia, Cerrado-Mata Atlântica e região central do Cerrado.

As regiões preditas para diversidade funcional (SES-FD) estão na maioria na região sudoeste em sentido ao norte do bioma Cerrado (em vermelho), com uma queda acentuada principalmente na região de transição Cerrado-Pantanal e ao leste transição Cerrado-Amazônia (em azul), como indica a modelagem espacial Bayesiana (Fig. 4b). Já para a diversidade filogenética (SES-PD) houve uma influência negativa da precipitação anual e uma influência positiva da heterogeneidade do habitat com maior valor absoluto médio (Tabela 3). As predições mais altas para SES-PD estão na região central e sudoeste e com valores baixos na região sul do Cerrado (em azul) (Fig.3c).

A modelagem da média da distância funcional ou filogenética controlada pela riqueza de espécies (SES-MFD e SES-MPD) reflete que a precipitação anual teve uma influência negativa na predição com o maior valor absoluto médio (Tabela 3). Os valores mais altos de SES-MFD estão na região oeste com uma conexão com a região sudeste do bioma (em vermelho), com um declínio na porção sul (Fig. 3d, em azul). Já os valores mais altos de SES-MPD estão concentrados na porção sudeste do bioma, com valores baixos na região sul do bioma (Fig.3e, em azul).

4. DISCUSSÃO

4.1. Padrão geral da diversidade de morcegos

Nós usamos algoritmos de aprendizado de máquina (*Random Forest*) e modelos Bayesianos hierárquicos espaciais para investigar como as dimensões das comunidades de morcegos no bioma Cerrado estão estruturadas. As variáveis escolhidas levaram em consideração um arcabouço teórico que visa compreender a influência relativa de características ecológicas intrínsecas das espécies sobre a estrutura das comunidades de morcegos na savana Neotropical. Sazonalidade, diferenças de elevação da paisagem e vegetação são considerados importantes fatores que influenciam os padrões de diversidade dos morcegos (Aguiar et al., 2020; Capaverde et al., 2018; Grimshaw & Higgins, 2017; López-González et al., 2015), o que é consistente com os nossos resultados. Nossos dados mostraram que além dessas, a estabilidade climática, paleoclima e a heterogeneidade do habitat também são importantes para diversidades de morcegos no Cerrado e mostra a importância da inclusão de variáveis históricas para verificar a estrutura de comunidades contemporâneas. Embora estudos anteriores já tenham incorporado as três dimensões da biodiversidade dos morcegos do Cerrado (Assis de Carvalho et al., 2010; Pereira et al., 2018), nosso estudo é inédito em termos de investigação de fatores contemporâneos e históricos em escala regional na formação e estruturação das comunidades dos morcegos no bioma.

4.2. Heterogeneidade do habitat impulsiona os padrões de diversidade

Nossa hipótese de que a heterogeneidade do habitat do Cerrado influenciaria os padrões de biodiversidade foi parcialmente corroborada. Nossos resultados indicaram que a diversidade filogenética observada (Fig. S1.5) e corrigida pela riqueza de espécies (SES.PD) estão associadas positivamente com heterogeneidade do habitat. Tal padrão indica que linhagens filogeneticamente distintas podem habitar preferencialmente habitats com mais de uma fisionomia da vegetação do Cerrado e que a estrutura da vegetação é um impulsionador da diversidade filogenética em escala regional. O padrão espacial de predição da diversidade filogenética estimado pela modelagem Bayesiana está principalmente concentrado na região central e de transição do Cerrado (Figura 4c). Padrões como este já foram descritos para riqueza de espécies e diversidade funcional em savanas africanas (Fahr & Kalko, 2011; McCleery et al., 2018). Porém, ao contrário da nossa hipótese, a riqueza de espécie e diversidade funcional não apresentaram nenhuma relação como a heterogeneidade do

habitat, o que pode ser explicado pelo conceito de área-heterogeneidade (ver Allouche et al., 2012). Neste cenário, quanto mais estreita a largura do nicho de uma espécie, mais rapidamente a quantidade de área de nicho efetiva diminui com o aumento da heterogeneidade do habitat (Allouche et al., 2012). Assim, as relações entre riqueza de espécies e heterogeneidade de habitat podem variar de negativas a positivas, incluindo relações em forma de sino, promovidas pela extinção estocástica de espécies de nicho estreito em habitats muito heterogêneos (Allouche et al., 2012). Por exemplo, espécies com preferência por gradientes com heterogeneidade do habitat podem ser mais especializadas, mas menos espécies podem coexistir (Bae et al., 2018).

No entanto, a distância média pareada observada (MFD e MPD: Fig. S1.5) e a padronizada (SES.MFD e SES.MPD) apresentaram um declínio com o aumento da heterogeneidade do habitat. Essas evidências sugerem que a filtragem ambiental em ambientes homogêneos do Cerrado está contribuindo para um padrão de agrupamento filogenético das comunidades de morcegos (valores < 0). Valores menores que zero de SES.MFD e SES.MPD indicam que as espécies possuem características ou uma linhagem evolutiva menos distante e que compartilham habitats ecológicos semelhantes (e.g. Bae et al., 2018; Ding et al., 2021; Graham et al., 2014; Webb et al., 2002). A modelagem preditiva é congruente com esses resultados, onde as regiões (em azul, Fig. 4.d e 4.e) que indicam agrupamento filogenético ou funcional estão em boa parte em áreas que apresentam homogeneidade do habitat, ou seja, presença de apenas uma fisionomia (Souza et al., 2020).

4.3. Platôs influenciam na diversidade filogenética

A nossa hipótese de que a diversidade filogenética seria influenciada pelas diferenças de altitude foi parcialmente corroborada. A diversidade filogenética observada (Fig. S1.5) teve uma relação positiva com as regiões de platôs (acima de 500 m de altitude) do Cerrado, e tal padrão foi provavelmente conduzido pela riqueza de espécie. O gradiente de elevação representa uma variedade de fatores ambientais e fatores históricos, como por exemplo, temperatura, produtividade e estabilidade climática (Graham et al., 2014; McCain, 2007; Stevens et al., 2019) que podem influenciar no padrão das dimensões da biodiversidade. Os topos dos planaltos do Cerrado são superfícies planas que são cobertos principalmente por vegetações tipicamente savânicas e baixa precipitação. Em contraste, baixas altitudes são representadas por ambientes florestais (Eiten, 1972; Silva & Bates, 2002), o que é congruente com os nossos resultados para os padrões de diversidade filogenética observada. Após controlar o efeito da riqueza de espécies, a diversidade filogenética (indicada pelo

SES-PD) não apresentou nenhuma relação com a elevação. Isso sugere que a diversidade filogenética em altas altitudes tiveram suas diferenças evolutivas filtradas e apenas um subconjunto de espécies filogeneticamente próximas permaneceram (Dehling et al., 2014; Ding et al., 2021). Por exemplo, mais da metade das espécies (60%) deste estudo são composta por espécies da família Phyllostomidae (Tabela S1.1) que são principalmente nectarívoros e frugívoros que estão associadas com baixa elevação (Carvalho et al., 2019; Oliveira et al., 2019).

O padrão encontrado também pode ser explicado pela história biogeográfica do bioma Cerrado (Ab'Sáber, 1998), que está relacionado com a sua complexidade horizontal e simplicidade vertical (Werneck, 2011). As regiões de platôs do Cerrado, que na maioria estão na região central, sofreram menor influência das flutuações climáticas do Quaternário, promovendo estabilidade climática que favorece a diversificação das espécies ou a manutenção das mesmas na paisagem ao longo do tempo (Costa et al., 2018; Werneck et al., 2012). Por outro lado, as regiões de vales ou menores altitudes tiveram efeitos severos no período das alterações climáticas do Pleistoceno (Ab'Sáber, 1998) e é possível que muitas espécies tenham se extinguido localmente, mesmo com a composição florestal que essas regiões apresentam. Nesse contexto, a diversidade filogenética das comunidades de morcegos são distribuídas pela paisagem em um padrão que coincide com os gradientes ambientais (por exemplo, umidade e gradientes de elevação) com compartimentos discretos associados às características específicas das espécies.

4.4. Estabilidade climática influencia nas dimensões da biodiversidade

Nossa hipótese de que ambientes com maior estabilidade climática influenciariam as dimensões da biodiversidade foi corroborada. Nosso resultado indicou uma relação positiva com a estabilidade climática para riqueza de espécies, diversidade filogenética observada e diversidade funcional observada (Fig. S1.5). A riqueza de espécies e diversidade filogenética foi influenciada pelas duas variáveis de estabilidade (clima e florística) e o FD observado pela variável paleoclimática. As predições de riqueza de espécies de morcegos (Fig.4a) se assemelham com os padrões encontrados para lagartos em ambientes de estabilidade climática (Fenker et al., 2020) e pode ser um sugestivo de centros de diversificação de espécies que suportam uma variedade de linhagens distintas. Tais resultados são consistentes com a expectativa de que estabilidade histórica pode permitir que mais espécies surjam e persistam, resultando em maior diversidade alfa em regiões mais estáveis (Costa et al., 2018; Graham et al., 2006a). A correlação positiva da riqueza de espécies e diversidade funcional

e filogenética observada com a estabilidade climática baseada na evolução centenária das mudanças climáticas dos últimos 21 mil anos (Último máximo glacial (LGM) até os dias de hoje) pode fornecer informações importantes sobre as respostas da biodiversidade diante das mudanças climáticas previstas para um futuro próximo (Carnaval et al., 2009; Huntley & Webb, 1989). O efeito desta mudança foi considerado importante na determinação dos padrões de diversidade (alfa e beta) para grupos como mamíferos, aves e anfíbios (T. J. Davies et al., 2009; Dobrovolski et al., 2012; Sandel et al., 2011), bem como para características ecomorfológicas (Diniz-Filho et al., 2009).

Quando a riqueza de espécies foi controlada (SES-FD e SES-PD), a diversidade funcional e filogenética apresentaram o mesmo padrão de relação positiva com a instabilidade climática baseada na evolução centenária das mudanças climáticas dos últimos 21 mil anos. Esse padrão sugere que as espécies que tiveram características adaptativas e evolutivas filtradas estão em boa parte nas regiões de instabilidade climática. Tais resultados indicam que espécies com alta capacidade de dispersão são possivelmente mais facilmente adaptáveis as alterações climáticas, e tendem a ser mais as mais representadas nessas regiões de instabilidade (T. J. Davies et al., 2009; Graham et al., 2006a).

5. CONCLUSÃO

Concluimos que os fatores contemporâneos e históricos explicam simultaneamente as dimensões da biodiversidade de morcegos no Cerrado, e que a mudança climática e história geológica influenciam de forma oposta as diversidade observadas (PD e FD) e corrigida pela riqueza de espécies (SES-PD e SES-FD). Nós também encontramos evidências de que a heterogeneidade do habitat (fisionomias do Cerrado) impulsiona a diversidade filogenética e que a homogeneidade da vegetação pode estar atuando como filtro ambiental que indica a dominância do agrupamento funcional e filogenético das comunidades de morcegos. Esses resultados tem grandes implicações para interpretação dos principais estruturadores das dimensões da biodiversidade do bioma. Aqui, nós utilizamos os dois padrões dos valores observados e corrigidos para esclarecer nosso entendimento e evitar interpretações equivocadas dessas dimensões. Nossas análises fornecem um conjunto de evidências que melhoram a compreensão dos principais estruturadores dos padrões de montagem das comunidades de morcegos do Cerrado em escala regional.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber, A. N. (1998). Participação das depressões periféricas e superfícies aplainadas na compartimentação do planalto brasileiro - considerações finais e conclusões. *Revista Do Instituto Geológico*, 19(1–2), 51–69. <https://doi.org/10.5935/0100-929x.19980006>
- Abouheif, E. (1999). A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. 895–909.
- Aguiar, L. M. S., Pereira, M. J. R., Zortéa, M., & Machado, R. B. (2020). Where are the bats? An environmental complementarity analysis in a megadiverse country. *Diversity and Distributions*, 26(11), 1510–1522. <https://doi.org/10.1111/DDI.13137>
- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M., & Kadmon, R. (2012). Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(43), 17495–17500. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208652109>
- Almeida, S. M., Juen, L., Sobral, F. L., Pérsio, M., & Santos, D. (2018). The influence of biogeographic history on the functional and phylogenetic diversity of passerine birds in savannas and forests of the Brazilian Amazon. *Ecology and Evolution*, August 2017, 3617–3627. <https://doi.org/10.1002/ece3.3904>
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32–46.
- Assis de Carvalho, R., Vinicius Cianciaruso, M., Trindade-Filho, J., Dalia Sagnori, M., & Dias Loyola, R. (2010). Drafting a Blueprint for Functional and Phylogenetic Diversity Conservation in the Brazilian Cerrado. *Brazilian Journal of Nature Conservation Research Letters Natureza & Conservação*, 8(2), 171–176. <https://doi.org/10.4322/natcon.00802011>
- Bae, S., Müller, J., Lee, D., Vierling, K. T., Vogeler, J. C., Vierling, L. A., Hudak, A. T., Latifi, H., & Thorn, S. (2018). Taxonomic, functional, and phylogenetic diversity of bird assemblages are oppositely associated to productivity and heterogeneity in temperate forests. *Remote Sensing of Environment*, 215(May), 145–156. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.05.031>
- Bakka, H., Rue, H., Fuglstad, G. A., Riebler, A., Bolin, D., Illian, J., Krainski, E., Simpson, D., & Lindgren, F. (2018). Spatial modeling with R-INLA: A review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 10(6). <https://doi.org/10.1002/wics.1443>

- Blangiardo, M., & Cameletti, M. (2015). *Spatial and Spatio-temporal Bayesian Models with R-INLA*. Wiley.
- Blangiardo, M., Cameletti, M., Baio, G., & Rue, H. (2013). Spatial and spatio-temporal models with R-INLA. In *Spatial and Spatio-temporal Epidemiology* (Vol. 4, Issue 1, pp. 33–49). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/j.sste.2012.12.001>
- Brown, S. C., Wigley, T. M. L., Otto-Bliesner, B. L., & Fordham, D. A. (2020). StableClim , continuous projections of climate stability from 21000 BP to 2100 CE at multiple spatial scales. *Scientific Data*, 7(335), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00663-3>
- Cadotte, M. W., Albert, C. H., & Walker, S. C. (2013). The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology Letters*, 16(10), 1234–1244. <https://doi.org/10.1111/ELE.12161>
- Cadotte, M. W., Carboni, M., Si, X., & Tatsumi, S. (2019). Do traits and phylogeny support congruent community diversity patterns and assembly inferences? *Journal of Ecology*, 107(5), 2065–2077. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13247>
- Capaverde, U. D., Pereira, L. G. do A., Tavares, V. da C., Magnusson, W. E., Baccaro, F. B., & Bobrowiec, P. E. D. (2018). Subtle changes in elevation shift bat-assemblage structure in Central Amazonia. *Biotropica*, 50(4), 674–683. <https://doi.org/10.1111/btp.12546>
- Cardillo, M. (2011). Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales: Linking phylogenetic community ecology with macroecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366(1577), 2545–2553. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0021>
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T., & Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323(5915), 785–789. <https://doi.org/10.1126/science.1166955>
- Carvalho, W. D. De, Palmeirim, J. M., Martins, M. A., & Esbérard, C. E. L. (2019). Traits that allow bats of tropical lowland origin to conquer mountains : Bat assemblages along elevational gradients in the South American Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 46, 316–331. <https://doi.org/10.1111/jbi.13506>
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D. D., Baum, D. A., & Bazzaz, F. A. (2012). Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. *The American Naturalist*, 163(6), 823–843.
- Cisneros, L. M., Fagan, M. E., & Willig, M. R. (2015). Effects of human-modified

- landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Diversity and Distributions* 21, 21, 523–533. <https://doi.org/10.1111/ddi.12277>
- Clements, F. E. (1916). Plant Succession. An Analysis of the Development of Vegetation. In *Carnegie Institute of Washington Publications*. American Association for the Advancement of Science. <https://doi.org/10.1126/SCIENCE.45.1162.339>
- Coelho, E. D. R., Paglia, A. P., Viana-Junior, A. B., Falcão, L. A. D., & Ferreira, G. B. (2018). Species Richness, Abundance and Functional Diversity of a Bat Community along an Elevational Gradient in the Espinhaço Mountain Range, Southeastern Brazil. *Acta Chiropterologica*, 20(1), 129–138. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2018.20.1.009>
- Cole, M. M. (1986). The savannas: biogeography and geobotany. In *Journal of Tropical Ecology* (Academic P, Vol. 3, Issue 04). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/S0266467400002352>
- Colli, G. R. (2005). As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado. In A. Scariot, J. C. Sousa-Silva, & J. M. Felfili (Eds.), *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação* (Ministério, pp. 249–264).
- Costa, G. C., Hampe, A., Ledru, M.-P., Martinez, P. A., Mazzochini, G. G., Shepard, D. B., Werneck, F. P., Moritz, C., & Carnaval, A. C. (2018). Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27(3), 285–297. <https://doi.org/10.1111/geb.12694>
- Currie, D. J. (1991). Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *Am. Nat.*, 137(1), 27–49.
- Currie, D. J., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Field, R., Guégan, J.-F., Hawkins, B. A., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Oberdorff, T., Brien, E. O., & Turner, J. R. G. (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 7, 1121–1134. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x>
- Dambros, C., Zuquim, G., Moulatlet, G. M., Costa, F. R. C., Tuomisto, H., Ribas, C. C., Azevedo, R., Baccaro, F., Bobrowiec, P. E. D., Dias, M. S., Emilio, T., Espirito-Santo, H. M. V., Figueiredo, F. O. G., Franklin, E., Freitas, C., Graça, M. B., d’Horta, F., Leitão, R. P., Maximiano, M., ... Magnusson, W. E. (2020). The role of environmental filtering, geographic distance and dispersal barriers in shaping the turnover of plant and animal species in Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, 29(13), 3609–3634.

<https://doi.org/10.1007/s10531-020-02040-3>

- Davies, R. G., Orme, C. D. L., Webster, A. J., Jones, K. E., Blackburn, T. M., & Gaston, K. J. (2007). Environmental predictors of global parrot (Aves: Psittaciformes) species richness and phylogenetic diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *16*(2), 220–233. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00282.x>
- Davies, T. J., Purvis, A., & Gittleman, J. L. (2009). Quaternary climate change and the geographic ranges of mammals. *American Naturalist*, *174*(3), 297–307. <https://doi.org/10.1086/603614>
- Dehling, D. M., Fritz, S. A., Töpfer, T., Päckert, M., Estler, P., Böhning-Gaese, K., & Schleuning, M. (2014). Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes. *Ecography*, *37*(11), 1047–1055. <https://doi.org/10.1111/ECOG.00623>
- Deng, H. (2013). Guided Random Forest in the RRF Package. *ArXiv*. <https://arxiv.org/abs/1306.0237>
- Ding, Z., Hu, H., Cadotte, M. W., Liang, J., Hu, Y., & Si, X. (2021). Elevational patterns of bird functional and phylogenetic structure in the central Himalaya. *Ecography*, *44*(9), 1403–1417. <https://doi.org/10.1111/ECOG.05660>
- Diniz-Filho, J. A. F., Rodríguez, M. Á., Bini, L. M., Olalla-Tarraga, M. Á., Cardillo, M., Nabout, J. C., Hortal, J., & Hawkins, B. A. (2009). Climate history, human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia: Eutheria) at multiple evolutionary scales. *Journal of Biogeography*, *36*(12), 2222–2236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02163.x>
- Dobrovolski, R., Melo, A. S., Cassemiro, F. A. S., & Diniz-Filho, J. A. F. (2012). Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *21*(2), 191–197. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00671.x>
- Domingos, F. M. C. B., Bosque, R. J., Cassimiro, J., Colli, G. R., Rodrigues, M. T., Santos, M. G., & Beheregaray, L. B. (2014). Out of the deep: Cryptic speciation in a Neotropical gecko (Squamata, Phyllodactylidae) revealed by species delimitation methods. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *80*, 113–124. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.07.022>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013).

- Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36(1), 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Eiten, G. (1972). The Cerrado Vegetation of Brazil. *The New York Botanical Garden*, 38(2), 201–341.
- Fahr, J., & Kalko, E. K. V. (2011). Biome transitions as centres of diversity: habitat heterogeneity and diversity patterns of West African bat assemblages across spatial scales. *Ecography*, 34, 177–195. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.05510.x>
- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- Fenker, J., Domingos, F. M. C. B., Tedeschi, L. G., Rosauer, D. F., Werneck, F. P., Colli, G. R., Ledo, R. M. D., Fonseca, E. M., Garda, A. A., Tucker, D., Sites, J. W., Breitman, M. F., Soares, F., Giugliano, L. G., & Moritz, C. (2020). Evolutionary history of Neotropical savannas geographically concentrates species, phylogenetic and functional diversity of lizards. *Journal of Biogeography*, December 2019, 1130–1142. <https://doi.org/10.1111/jbi.13800>
- Ferkingstad, E., Held, L., & Rue, H. (2017). Fast and accurate Bayesian model criticism and conflict diagnostics using R-INLA. *Stat*, 6(1), 331–344. <https://doi.org/10.1002/sta4.163>
- Fick, Stephen E, Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2 : new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Fordham, D. A., Saltr e, F., Haythorne, S., Wigley, T. M. L., Otto-Bliesner, B. L., Chan, K. C., & Brook, B. W. (2017). PaleoView: a tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales. *Ecography*, 40(11), 1348–1358. <https://doi.org/10.1111/ecog.03031>
- Genuer, R., Poggi, J.-M., Tuleau-Malot, C., & Tuleau, C. (2015). VSURF: An R Package for Variable Selection Using Random Forests. *The R Journal, R Foundation for Statistical Computing*, 7(2), 19–33. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01251924>
- Graham, C. H., Carnaval, A. C., Cadena, C. D., Zamudio, K. R., Roberts, T. E., Parra, J. L., McCain, C. M., Bowie, R. C. K., Moritz, C., Baines, S. B., Schneider, C. J., VanDerWal, J., Rahbek, C., Kozak, K. H., & Sanders, N. J. (2014). The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*, 37(8), 711–719. <https://doi.org/10.1111/ecog.00578>

- Graham, C. H., & Fine, P. V. A. (2008). Phylogenetic beta diversity : linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, *11*, 1265–1277. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01256.x>
- Graham, C. H., Moritz, C., & Williams, S. E. (2006a). Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *103*(3), 632–636. <https://doi.org/10.1073/pnas.0505754103>
- Graham, C. H., Moritz, C., & Williams, S. E. (2006b). Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*(3), 632–636. <https://doi.org/10.1073/PNAS.0505754103>
- Grimshaw, J. R., & Higgins, C. L. (2017). *Environmental correlates of phylogenetic structure in Mexican bat communities*. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx101>
- Hardy, O. J., & Senterre, B. (2007). Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. *Journal of Ecology*, *95*(0), 493–506. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01222.x>
- Hawkins, B. a., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D. J., Guégan, J.-F., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Mittelbach, G. G., Oberdorff, T., Brien, E. O., Porter, E. E., & Turner, J. R. G. (2003). Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, *84*(12), 3105–3117.
- Hijmans, R. J., Etten, J. Van, Sumner, M., Cheng, J., Bevan, A., Bivand, R., Busetto, L., Canty, M., Forrest, D., Golicher, D., Gray, J., Greenberg, J. A., Karney, C., Mattiuzzi, M., Mosher, S., Shortridge, A., & Wueest, R. (2020). raster: Geographic Data Analysis and Modeling. *R Package Version 3.0-12*.
- Hubbell, S. P. (2001). *Biodiversity and Biogeography*.
- Huntley, B., & Webb, T. (1989). Migration: Species' Response to Climatic Variations Caused by Changes in the Earth's Orbit. *Journal of Biogeography*, *16*(1), 5. <https://doi.org/10.2307/2845307>
- Jarzyna, M. A., Quintero, I., & Jetz, W. (2020). *Global functional and phylogenetic structure of avian assemblages across elevation and latitude*. <https://doi.org/10.1111/ele.13631>
- Jombart, T., Balloux, F., Dray, S., Campus, S. M., Place, N., London, W., & Lyon, U. De. (2010). *adephylo : new tools for investigating the phylogenetic signal in biological traits*. *26*(15), 1907–1909. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq292>
- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P., & Webb, C. O. (2010). Picante : R tools for integrating phylogenies

- and ecology. *Bioinformatics*, 26(11), 1463–1464.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq166>
- Kerr, J. T., & Packer, L. (1997). Habitat heterogeneity as a determinant of mammal species richness in high-energy regions. *Nature*, 385, 252–254.
- Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, 19(3), 707–713.
- Krainski, E., Gómez-Rubio, V., Bakka, H., Lenzi, A., Castro-Camilo, D., Simpson, D., Lindgren, F., & Rue, H. (2018). Advanced Spatial Modeling with Stochastic Partial Differential Equations Using R and INLA. In *CRC Press*. Chapman and Hall/CRC.
<https://doi.org/10.1201/9780429031892>
- Lindgren, F., & Rue, H. (2015). Bayesian spatial modelling with R-INLA. *Journal of Statistical Software*, 63(19), 1–25. <https://doi.org/10.18637/jss.v063.i19>
- Lindgren, F., Rue, H., & Lindström, J. (2011). An explicit link between gaussian fields and gaussian markov random fields: The stochastic partial differential equation approach. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B: Statistical Methodology*, 73(4), 423–498. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2011.00777.x>
- López-González, C., Presley, S. J., Lozano, A., Stevens, R. D., & Higgins, C. L. (2015). Ecological biogeography of Mexican bats: The relative contributions of habitat heterogeneity, beta diversity, and environmental gradients to species richness and composition patterns. *Ecography*, 38, 261–272. <https://doi.org/10.1111/ecog.00813>
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M., & Hornik, K. (2015). *Cluster: Cluster analysis basics and extensions. R package version 2.0.3*. <http://cran.r-project.org/package=cluster>
- Mancini, M. C. S., Laurindo, R. de S., Hintze, F., Mello, R. de M., & Gregorin, R. (2019). Different bat guilds have distinct functional responses to elevation. *Acta Oecologica*, 96(February), 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2019.03.004>
- Mayfield, M. M., & Levine, J. M. (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01509.x>
- McCain, C. M. (2007). Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, 16(1), 1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00263.x>
- McCleery, R., Monadjem, A., Baiser, B., Fletcher, R., Vickers, K., & Kruger, L. (2018). Animal diversity declines with broad-scale homogenization of canopy cover in African

- savannas. *Biological Conservation*, 226, 54–62.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.020>
- Mendes, P., With, K. A., Signorelli, L., & De Marco, P. (2017). The relative importance of local versus landscape variables on site occupancy in bats of the Brazilian Cerrado. *Landscape Ecology*, 32(4), 745–762. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0483-6>
- Molina-Venegas, R. (2019). Avoiding potential biases in ses.PD estimations with the Picante software package. *BioRxiv*, 1–11. <https://doi.org/10.1101/579300>
- Motta, P. E. F., Curi, N., & Franzmeier, D. P. (2002). Relation of Soils and Geomorphic Surfaces in the Brazilian Cerrado. In *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (Columbia U, pp. 13–32).
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24(4), 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Myers, N., Mittermeier, R. a., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. a. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naimi, B. (2017). Package “usdm”. *Uncertainty Analysis for Species Distribution Models*. <http://r-gis.net>
- Norberg, U. M. L., Brooke, A. P., & Trehwella, W. J. (2000). Soaring and non-soaring bats of the family pteropodidae (flying foxes, Pteropus spp.): Wing morphology and flight performance. *Journal of Experimental Biology*, 203(3), 651–664.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., & Wagner, H. (2016). *Vegan: Community ecology package. R package version 2.3-3*. <http://cran.r-project.org/package=vegan>
- Oliveira, H. F. M., Camargo, N. F., Gager, Y., Muylaert, R. L., Ramon, E., & Martins, R. C. C. (2019). Protecting the Cerrado: where should we direct efforts for the conservation of bat-plant interactions? *Biodiversity and Conservation*, 28(11), 2765–2779. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01793-w>
- Orme, A. D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Isaac, N., Pearse, W., & Orme, M. D. (2018). *Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R*.
- Pavoine, S., Bonsall, M. B., Dupaix, A., Jacob, U., & Ricotta, C. (2017). From phylogenetic to functional originality : Guide through indices and new developments. *Ecological*

- Indicators*, 82(February), 196–205. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.06.056>
- Pavoine, S., Ollier, S., Pontier, D., & Chessel, D. (2008). Testing for phylogenetic signal in phenotypic traits : New matrices of phylogenetic proximities. *Theoretical Population Biology*, 73, 79–91. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2007.10.001>
- Pennisi, E. (2005). What determines species diversity? *Science*, 309, 1–1. <https://doi.org/10.1126/science.309.5731.90>
- Pereira, M. J. R., Fonseca, C., & Aguiar, L. M. S. (2018). Loss of multiple dimensions of bat diversity under land-use intensification in the Brazilian cerrado. *Hystrix*, 29(1), 25–32. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00020-2017>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition Owen. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity : back to basics and looking forward. *Ecology and Evolution*, 9, 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. T. (2008). As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In S. M. Sano, S. P. Almeida, & J. F. Ribeiro (Eds.), *Cerrado: ecologia e flora* (pp. 151–212). Planaltina, Embrapa-CPAC.
- Ricklefs, R. E. (2004a). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7(1), 1–15. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x>
- Ricklefs, R. E. (2004b). A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. In *Ecology Letters* (Vol. 7, Issue 1, pp. 1–15). <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00554.x>
- Riemann, J. C., Ndriantsoa, S. H., Rödel, M., & Glos, J. (2017). Functional diversity in a fragmented landscape — Habitat alterations affect functional trait composition of frog assemblages in Madagascar. *Global Ecology and Conservation*, 10, 173–183. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2017.03.005>
- Ritter, C. D., Faurby, S., Bennett, D. J., Naka, L. N., ter Steege, H., Zizka, A., Haenel, Q., Nilsson, R. H., & Antonelli, A. (2019). The pitfalls of biodiversity proxies: Differences in richness patterns of birds, trees and understudied diversity across Amazonia. *Scientific Reports* 2019 9:1, 9(1), 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55490-3>
- Rue, H., Martino, S., & Chopin, N. (2009). Approximate Bayesian inference for latent Gaussian models by using integrated nested Laplace approximations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B: Statistical Methodology*, 71(2), 319–392. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9868.2008.00700.x>

- Rue, H., Riebler, A., Sørbye, S. H., Illian, J. B., Simpson, D. P., & Lindgren, F. K. (2017). Bayesian Computing with INLA: A Review. *Annual Review of Statistics and Its Application*, 4(1), 395–421. <https://doi.org/10.1146/annurev-statistics-060116-054045>
- Sandel, B., Arge, L., Dalsgaard, B., Davies, R. G., Gaston, K. J., Sutherland, W. J., & Svenning, J. C. (2011). The influence of late quaternary climate-change velocity on species endemism. *Science*, 334(6056), 660–664. <https://doi.org/10.1126/science.1210173>
- Scalon, M. C., Rossatto, D. R., Oliveras, I., Miatto, R. C., Gray, E. F., Domingos, F. M. C. B., Brum, F. T., Carlucci, M. B., Hoffmann, W. A., Marimon-Júnior, B. H., Marimon, B. S., & Franco, A. C. (2021). Fire and drought: Shifts in bark investment across a broad geographical scale for Neotropical savanna trees. *Basic and Applied Ecology*, 56, 110–121. <https://doi.org/10.1016/J.BAAE.2021.06.011>
- Silva, D. C., Vieira, T. B., Silva, J. M., & Faria, K. D. C. (2018). Biogeography and priority areas for the conservation of bats in the Brazilian Cerrado. *Biodiversity and Conservation*, 27(4), 815–828. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1464-z>
- Silva, J. M. C. da, & Bates, J. M. (2002). Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. *BioScience*, 52(3), 225. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0225:bpacit\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0225:bpacit]2.0.co;2)
- Silva, J. F., Fariñas, M. R., Felfili, J. M., & Klink, C. A. (2006). Spatial heterogeneity , land use and conservation in the cerrado region of. *Journal of Biogeography*, 33, 536–548. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01422.x>
- Silva, S. M., Townsend Peterson, A., Carneiro, L., Burlamaqui, T. C. T., Ribas, C. C., Sousa-Neves, T., Miranda, L. S., Fernandes, A. M., D’Horta, F. M., Araújo-Silva, L. E., Batista, R., Bandeira, C. H. M. M., Dantas, S. M., Ferreira, M., Martins, D. M., Oliveira, J., Rocha, T. C., Sardelli, C. H., Thom, G., ... Aleixo, A. (2019). A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. *Science Advances*, 5(7). https://doi.org/10.1126/SCIADV.AAT5752/SUPPL_FILE/AAT5752_TABLE_S2.XLSX
- Simon, M. F., & Proença, C. (2000). Phytogeographic patterns of Mimosa (Mimosoideae, Leguminosae) in the Cerrado biome of Brazil: An indicator genus of high-altitude centers of endemism? *Biological Conservation*, 96(3), 279–296. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00085-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00085-9)
- Sobral, F. L., & Cianciaruso, M. V. (2012). Estrutura filogenética e funcional de assembléias : (Re) Montando a ecologia de comunidades em diferentes escalas

- espaciais. *Biosci. J., Uberlândia*, 28(4), 617–631.
- Song, Y., Wang, P., Li, G., & Zhou, D. (2014). Relationships between functional diversity and ecosystem functioning: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 34(2), 85–91. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2014.01.001>
- Souza, C. M., Shimbo, J. Z., Rosa, M. R., Parente, L. L., Alencar, A. A., Rudorff, B. F. T., Hasenack, H., Matsumoto, M., Ferreira, L. G., Souza-Filho, P. W. M., de Oliveira, S. W., Rocha, W. F., Fonseca, A. V., Marques, C. B., Diniz, C. G., Costa, D., Monteiro, D., Rosa, E. R., Vélez-Martin, E., ... Azevedo, T. (2020). Reconstructing three decades of land use and land cover changes in brazilian biomes with landsat archive and earth engine. *Remote Sensing*, 12(17). <https://doi.org/10.3390/RS12172735>
- Stevens, R. D., Rowe, R. J., & Badgley, C. (2019). Gradients of mammalian biodiversity through space and time. *Journal of Mammalogy*, 100(3), 1069–1086. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz024>
- Team, R. C. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. In S.A. Levin (Ed.), *In Encyclopedia of Biodiversity* (Academic P, pp. 109–120).
- Tognelli, M. F., & Kelt, D. a. (2004). Analysis of determinants of mammalian species richness in South America using spatial autoregressive models. *Ecography*, 27(January), 427–436.
- Tucker, C. M., Cadotte, M. W., Carvalho, S. B., Jonathan Davies, T., Ferrier, S., Fritz, S. A., Grenyer, R., Helmus, M. R., Jin, L. S., Mooers, A. O., Pavoine, S., Purschke, O., Redding, D. W., Rosauer, D. F., Winter, M., & Mazel, F. (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, 92(2), 698–715. <https://doi.org/10.1111/brv.12252>
- Upham, N. S., Esselstyn, J. A., & Jetz, W. (2019). Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *Plos Biology*, 17(12), 1–44. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000494>
- Violle, C., Reich, P. B., Pacala, S. W., Enquist, B. J., & Kattge, J. (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *PNAS*, 111(38), 13690–13696. <https://doi.org/10.1073/pnas.1415442111>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., Mcpeek, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and Community Ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 33, 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>

- Werneck, F. P. (2011). The diversification of eastern South American open vegetation biomes: Historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 30(13–14), 1630–1648. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2011.03.009>
- Werneck, F. P., Gamble, T., Colli, G. R., Rodrigues, M. T., & Sites, J. W. (2012). Deep diversification and long-term persistence in the south american “ dry diagonal ”: Integrating continent-wide phylogeography and distribution modeling of geckos. *Evolution*, 1–21. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01682.x>
- Zortéa, M., & Alho, C. J. R. (2008). Bat diversity of a Cerrado habitat in central Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 17(4), 791–805. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9318-3>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., & Elphick, C. S. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1(1), 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2009.00001.x>

7. TABELAS

Tabela 1. Atributos funcionais das espécies de morcegos do bioma Cerrado. Para os dados categóricos a espécie recebeu o valor 1 caso exiba a característica, e 0 caso não exiba a característica. Para dados contínuos, utilizamos a média em gramas (g) e milímetros (mm) das medidas dos atributos dos morcegos disponíveis na literatura (Adaptado de Cisneros et al. 2015).

Tipos de dados	Componentes funcionais	Atributos	Valores
Categórica	Dieta	Frutas ou plantas	0,1
		Néctar ou pólen	0,1
		Invertebrados	0,1
		Vertebrados	0,1
		Sangue	0,1
	Estratégia de forrageio	Voar lentamente	0,1
		Recolher	0,1
Medidas	Tamanho	Ataque	0,1
		Massa	Média (g)
	Crânio	Comprimento do antebraço	Média (mm)
		Dimensões maiores do crânio	Média (mm)
		Comprimento da mandíbula	Média (mm)
		Largura dos dentes molares superiores	Média (mm)
		Largura pós-orbitária	Média (mm)
	Asa	Largura da porção craniana	Média (mm)
		<i>Wing loading</i> (peso do indivíduo dividido pela área total das asas)	
		<i>Aspect ratio</i> (a distância entre as pontas das asas ao quadrado dividido pela área total das asas)	

Tabela 2. Fator de Inflação da Variância (VIF) para as variáveis climáticas que foram incluídas nas análises multivariadas (VIF<3).

Variáveis	VIF
Mean Diurnal Range (Mean of monthly (max temp - min temp))	1.252
Isotermalidade (Bio2 / Bio7) ($\times 100$)	1.315
Mean Temperature of Wettest Quarter	1.250
Annual Precipitation	1.120
Precipitation of Warmest Quarter	1.171
Precipitation of Coldest Quarter	1.076

Tabela 3. Estimativas posteriores (média \pm desvio padrão e intervalo de credibilidade de 95%) dos parâmetros dos modelos Bayesianos hierárquicos relacionando as dimensões da diversidade das comunidades de morcegos com as variáveis preditoras. Variáveis em negrito indicam a variável mais importante para espacializar os dados na espacialização em questão.

Dimensões das comunidades	Parâmetros	Média	Desvio Padrão	Q0.025	Q0.975
Riqueza de espécies	Intercepto	2.528	0.840	0.761	4.301
	Bio19	-0.012	0.053	-0.112	0.097
	Estabilidade	-0.110	0.046	-0.201	-0.018
	Paleoclima	-0.067	0.059	-0.181	0.051
SES-FD	Intercepto	0.168	0.108	-0.051	0.377
	Bio3	0.116	0.097	-0.007	0.307
	Paleoclima	0.185	0.105	-0.021	0.391
	Elevação	-0.012	0.101	-0.214	0.186
SES-PD	Intercepto	-1.203	0.306	-1.927	-0.577
	Bio12	-0.225	0.112	-0.447	-0.004
	Paleoclima	0.092	0.112	-0.151	0.357
	HH	0.228	0.112	0.004	0.449
	Bio19	0.063	0.117	-0.156	0.305
SES.MFD	Bio3	0.150	0.123	-0.104	0.381
	Intercepto	-0.623	0.146	-0.920	-0.388
	Bio12	-0.277	0.118	-0.501	-0.042
	Bio18	0.132	0.137	-0.134	0.399
	HH	-0.067	0.127	-0.320	0.184
SES.MPD	Bio3	0.009	0.120	-0.249	0.229
	Intercepto	-1.836	0.196	-2.213	-1.425
	Bio12	-0.368	0.144	-0.651	-0.087
	HH	-0.139	0.154	-0.442	0.166
	Bio3	-0.027	0.148	-0.265	0.320
	Bio18	0.043	0.167	-0.287	0.372

8. FIGURAS

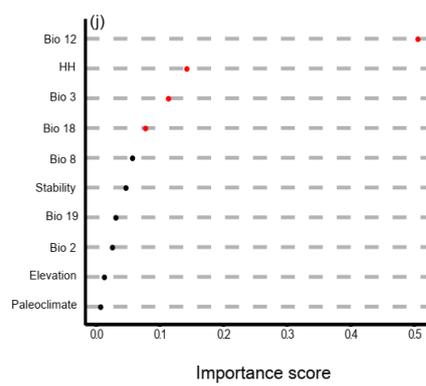
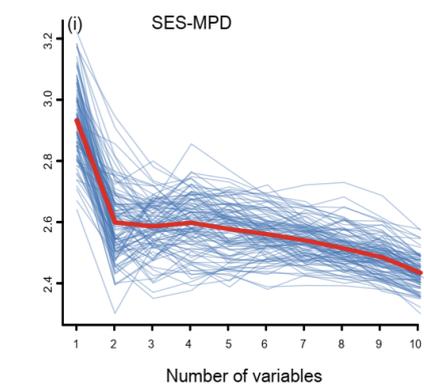
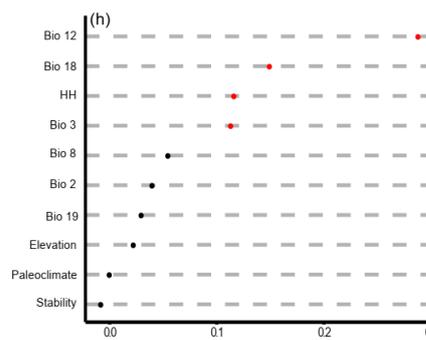
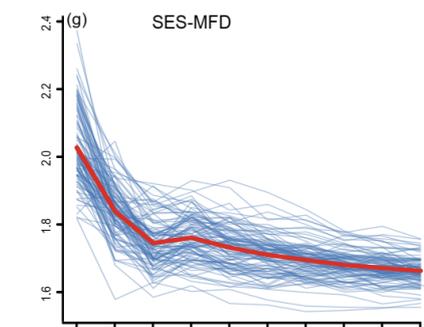
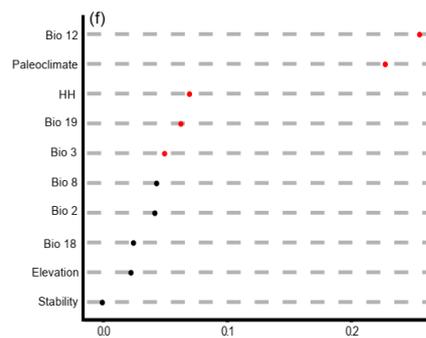
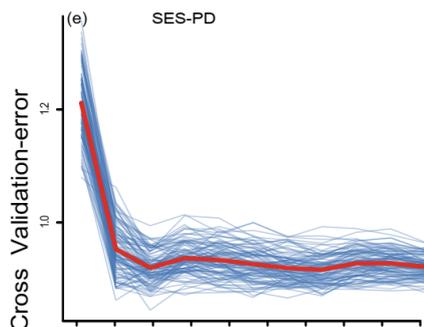
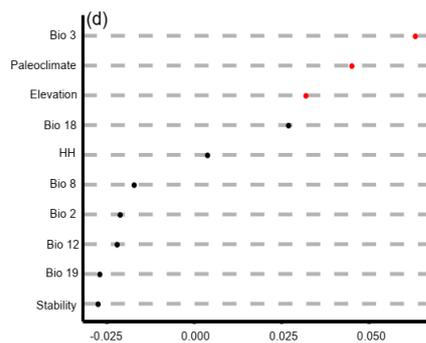
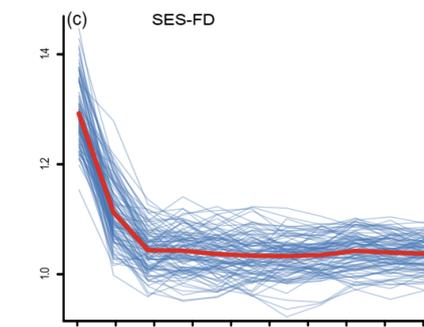
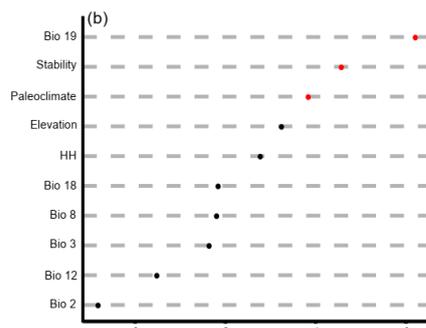
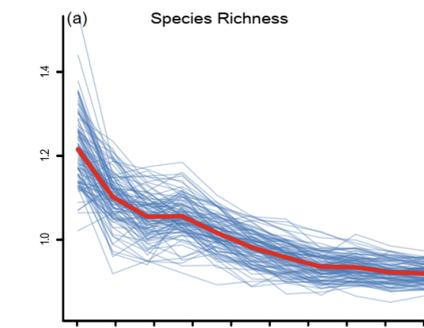


Figura 1. Coluna à esquerda indica as estimativas de erro de predição do modelo global da GRRF (*Guided Regularized Random Forest*) baseado no aumento sequencial do número de preditores da biodiversidade de morcegos do Cerrado, em 100 réplicas de 10 partes de validação cruzada. A linha vermelha indica a taxa de erro médio na avaliação de precisão do modelo. Coluna à direita indica a importância dos preditores baseada nos scores gerados para seleção de cada variável dos modelos *Random Forest* (VSURF). Os círculos vermelhos são as estimativas significativas pela terceira etapa do VSURF.

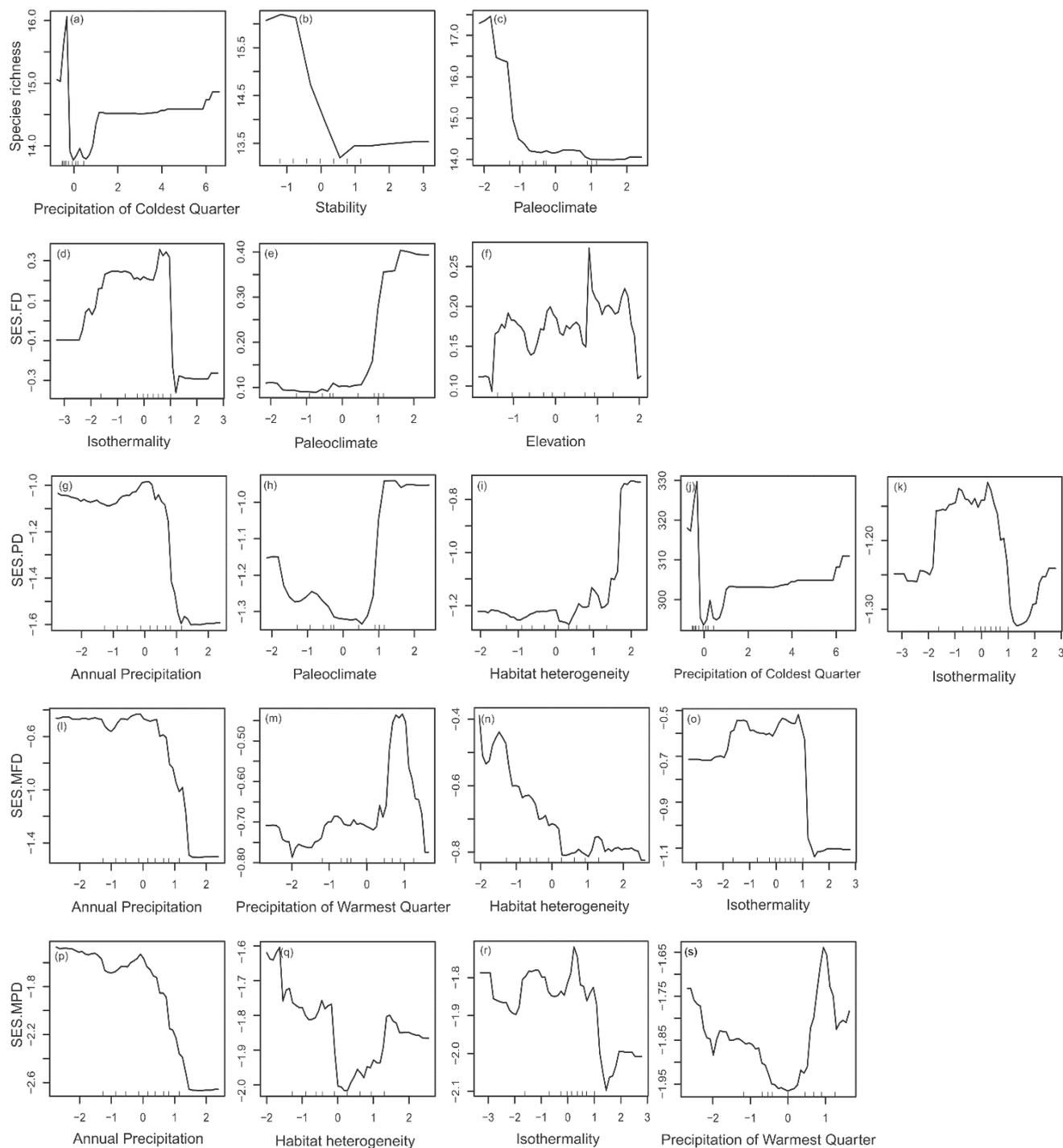


Figura 2. Dependência parcial da riqueza de espécies em relação a precipitação do trimestre mais frio (Bio19) (a), estabilidade climática (b), paleoclima (c); a diversidade funcional controlada pela riqueza de espécies (SES-FD) em relação a isothermalidade (Bio3) (d), paleoclima (e) e elevação (f); e diversidade filogenética controlada pela riqueza de espécies (SES-PD) em relação a precipitação anual (Bio12) (g), paleoclima (h), heterogeneidade do habitat (i), precipitação do trimestre mais quente (Bio18) (j), isothermalidade (Bio3) (k) e; a média da distância funcional controlada pela riqueza (SES-MFD) em relação a precipitação

anual (Bio12) (l), precipitação do trimestre mais quente (Bio18) (m), heterogeneidade do habitat (HH) (n) e isothermalidade (Bio3) (o); a média da distância filogenética controlada pela riqueza (SES-MPD) em relação a precipitação anual (Bio 12) (p), heterogeneidade do habitat (HH) (q), isothermalidade (Bio3) (r), e precipitação do trimestre mais quente (Bio18) (s) baseada nos escores de importância calculados pela GRRF.

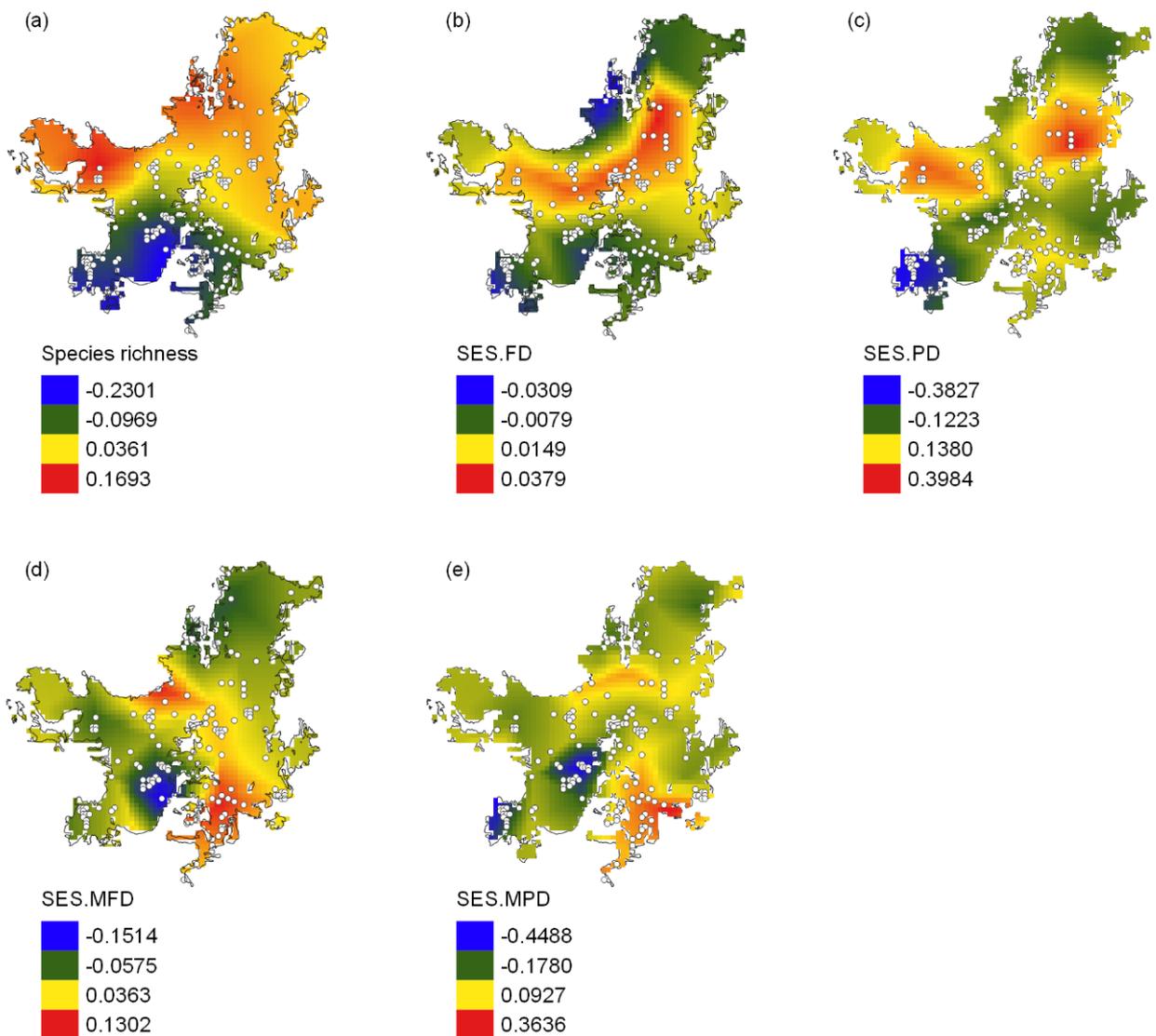


Figura 3. Modelo espacial Bayesiano que descreve a riqueza de espécies (a), SES-FD (b), SES-PD (c), SES-MFD (d) e SES-MPD (e) das comunidades de morcegos no Cerrado com base nas variáveis preditoras. Os locais de amostragem das comunidades são indicados por círculos brancos. As cores frias (azul ao verde) indicam baixa diversidades e as cores quentes (amarelo ao vermelho) indicam um aumento das diversidades no gradiente espacial do Cerrado.

9. MATERIAL SUPLEMENTAR 1

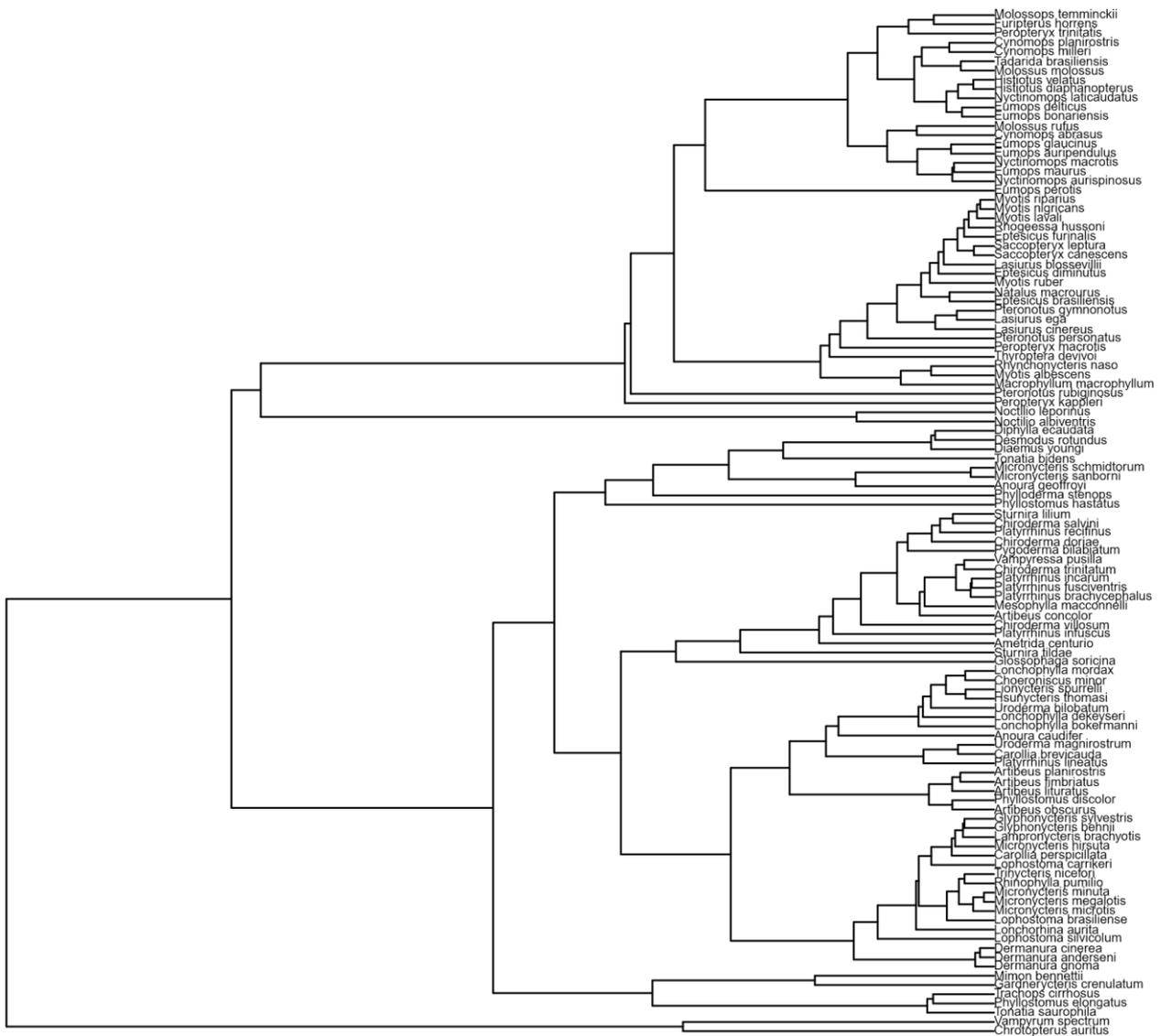


Fig.S1.1. Dendrograma por agrupamento hierárquico usando o método de média do grupo (UPGMA) baseados nos 26 atributos das espécies de morcegos utilizadas nas análises.

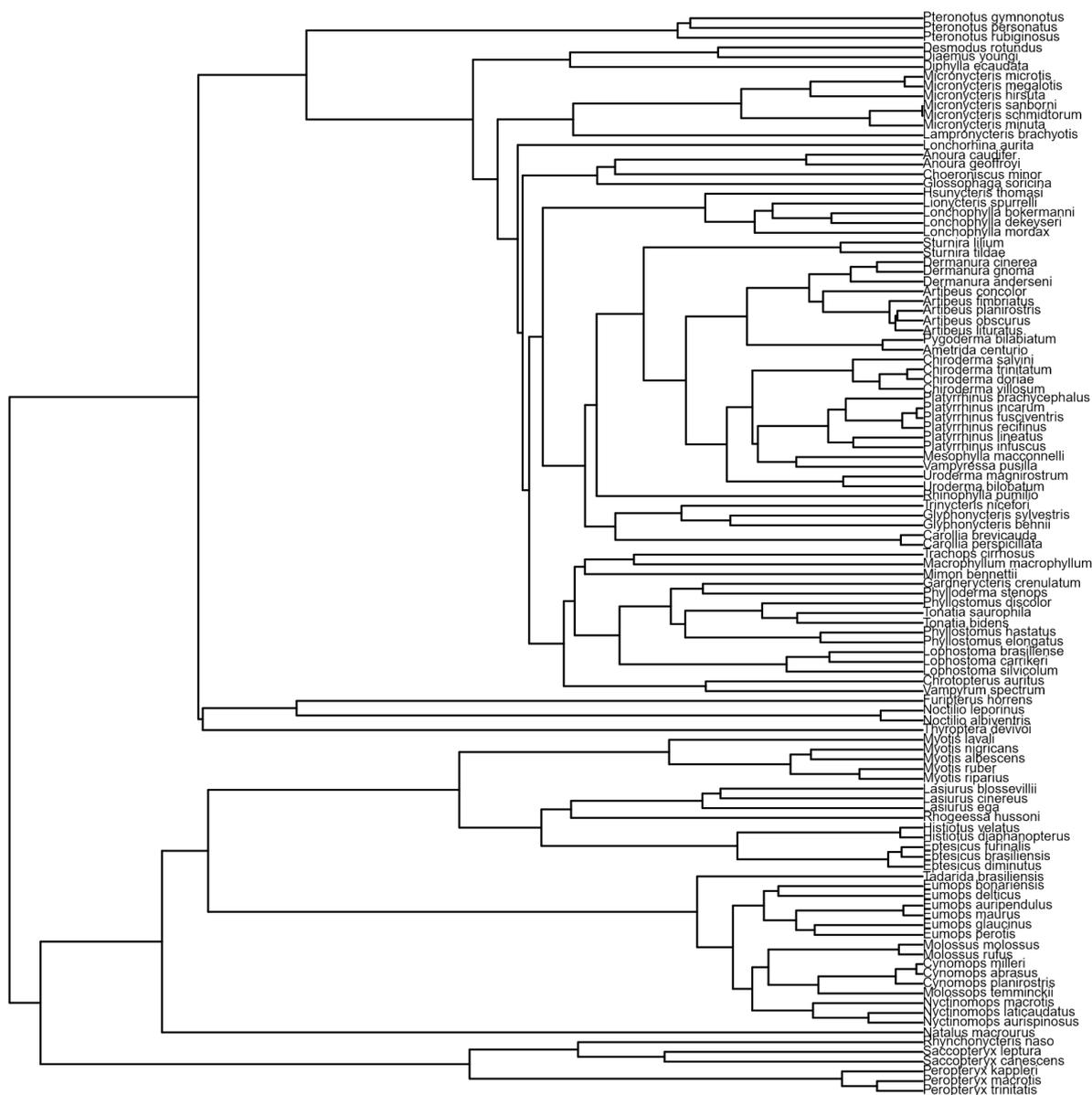


Fig.S1.2. Árvore filogenética das 111 espécies de morcegos utilizadas nas análises.

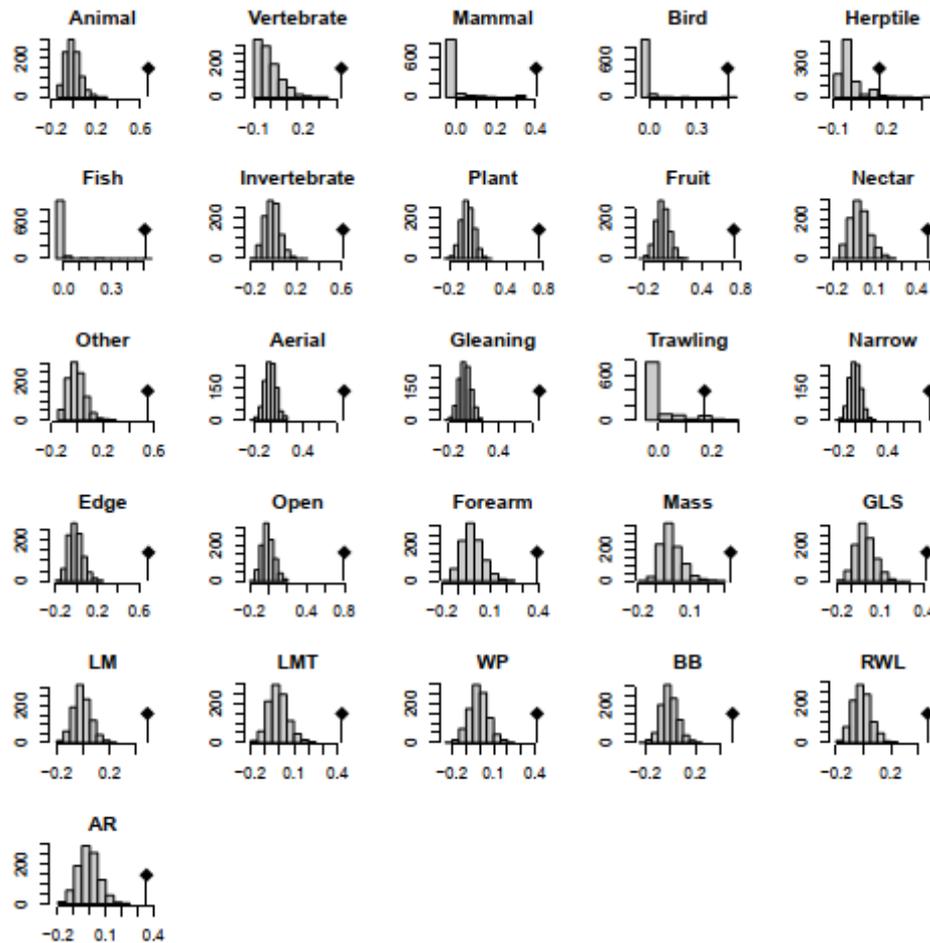


Fig.S1.3. Utilizamos o teste de Abouheif (Abouheif, 1999) implementado no pacote *adephylo* (Jombart et al., 2010) para calcular o sinal filogenético dos 26 atributos funcionais. O teste de Abouheif usa um teste não paramétrico para avaliar o sinal com base no índice de Moran (Pavoine et al., 2008). O histograma indica a distribuição de frequência das estatísticas C médias calculadas a partir dos dados das características ao longo dos terminais da filogenia (*tips*). A linha vertical contendo um ponto preto retangular indica a posição da estatística C média observada em relação à distribuição de amostragem de hipótese nula das estatísticas C médias aleatórias. Todos os parâmetros exibem sinal filogenético, $p = 0.001$.

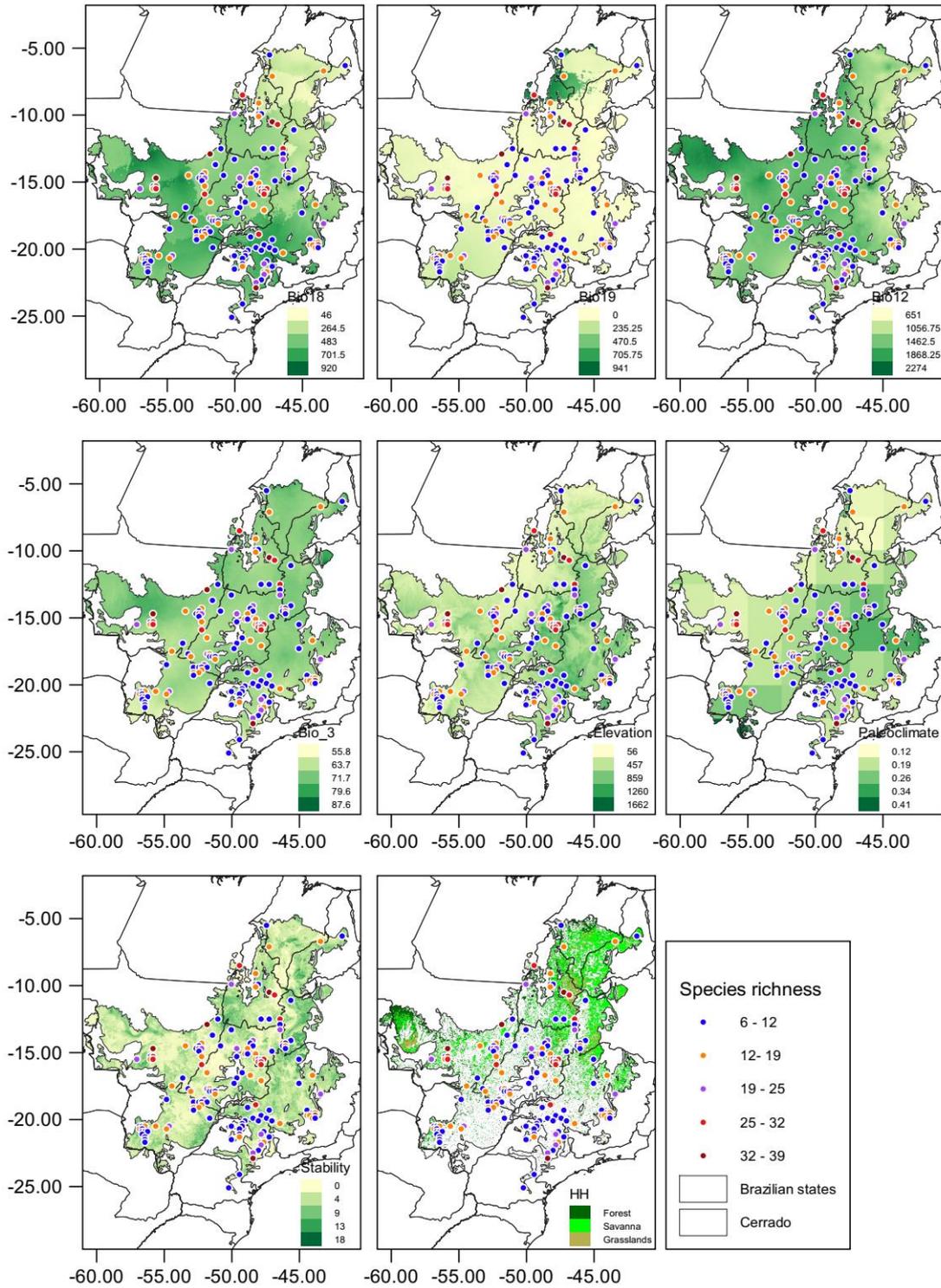


Fig.S1.4. Distribuição da riqueza de espécies e dos principais preditores das comunidades de morcegos no Cerrado (círculos) avaliadas neste estudo.

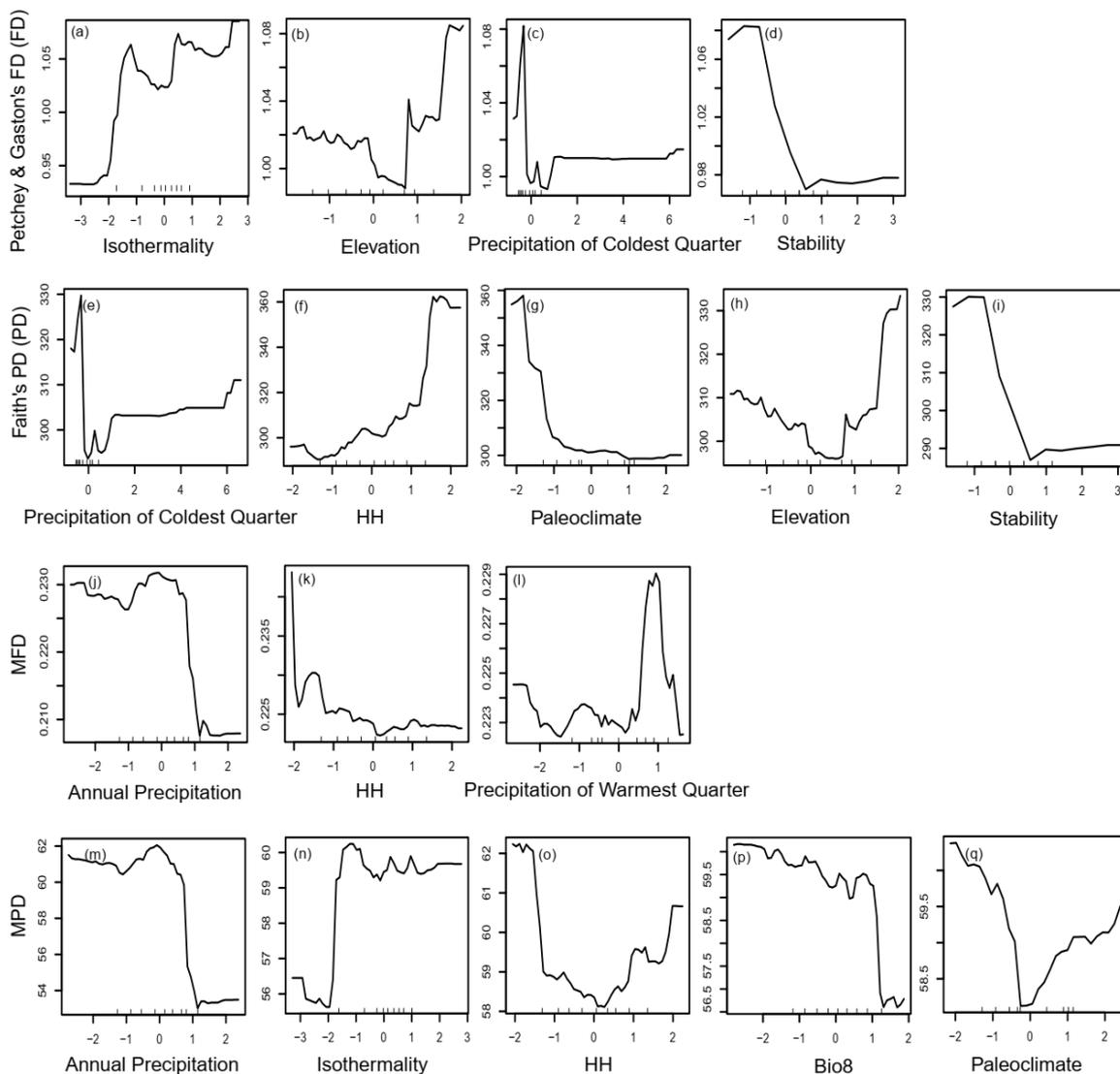


Fig. S1.5. Dependência parcial da diversidade funcional observada (FD) em relação a isotermalidade (Bio3) (a), elevação (b), precipitação do trimestre mais frio (Bio19) (c) e estabilidade climática (d); a diversidade filogenética observada (PD) em relação a precipitação do trimestre mais frio (Bio19) (e), heterogeneidade do habitat (HH) (f), paleoclima (g), elevação (h) e estabilidade climática (i); a média da distância funcional (MFD) em relação a precipitação anual (Bio12) (j), heterogeneidade do habitat (HH) (k) e precipitação do trimestre mais quente (Bio18) (l); e a média da distância filogenética (MPD) em relação a precipitação anual (Bio 12) (m), isotermalidade (Bio3) (n), heterogeneidade do habitat (HH), temperatura média do trimestre mais úmido (Bio8) (p) e paleoclima (q) baseada nos escores de importância calculados pela GRRF.

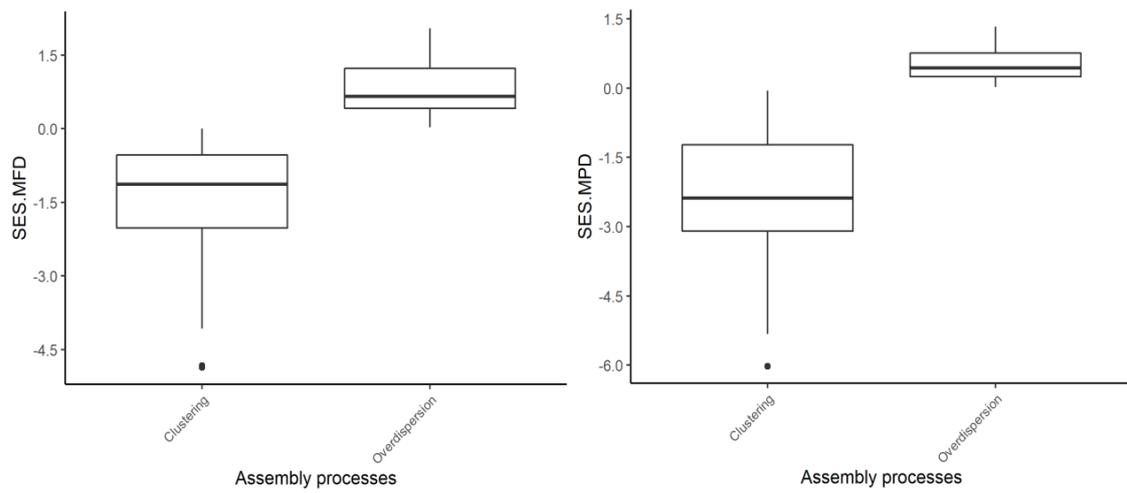


Fig.S1.6. Padrões da distância funcional média entre pares (SES.MFD), distância filogenética média entre pares (SES.MPD) das comunidades de morcegos do Cerrado.

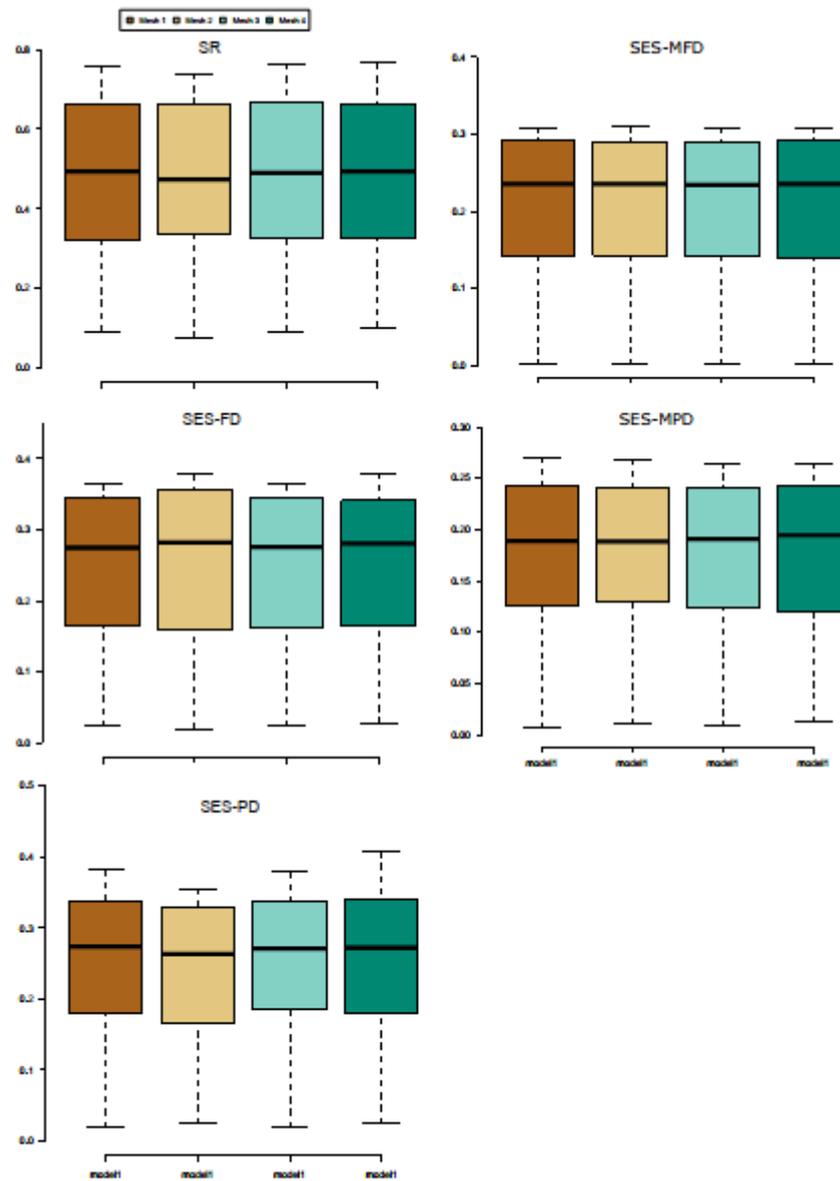


Fig.S1.7. Avaliação das malhas com base nos valores de *Cross-validated Predictive Ordinate* (CPO) para o modelo estatísticos empregados para espacializar riqueza de espécies, diversidade funcional (SES.FD), diversidade filogenética (SES.PD), média da distância funcional ou filogenética pareada (SES.MFD e SES.MPD) dos morcegos no Cerrado.

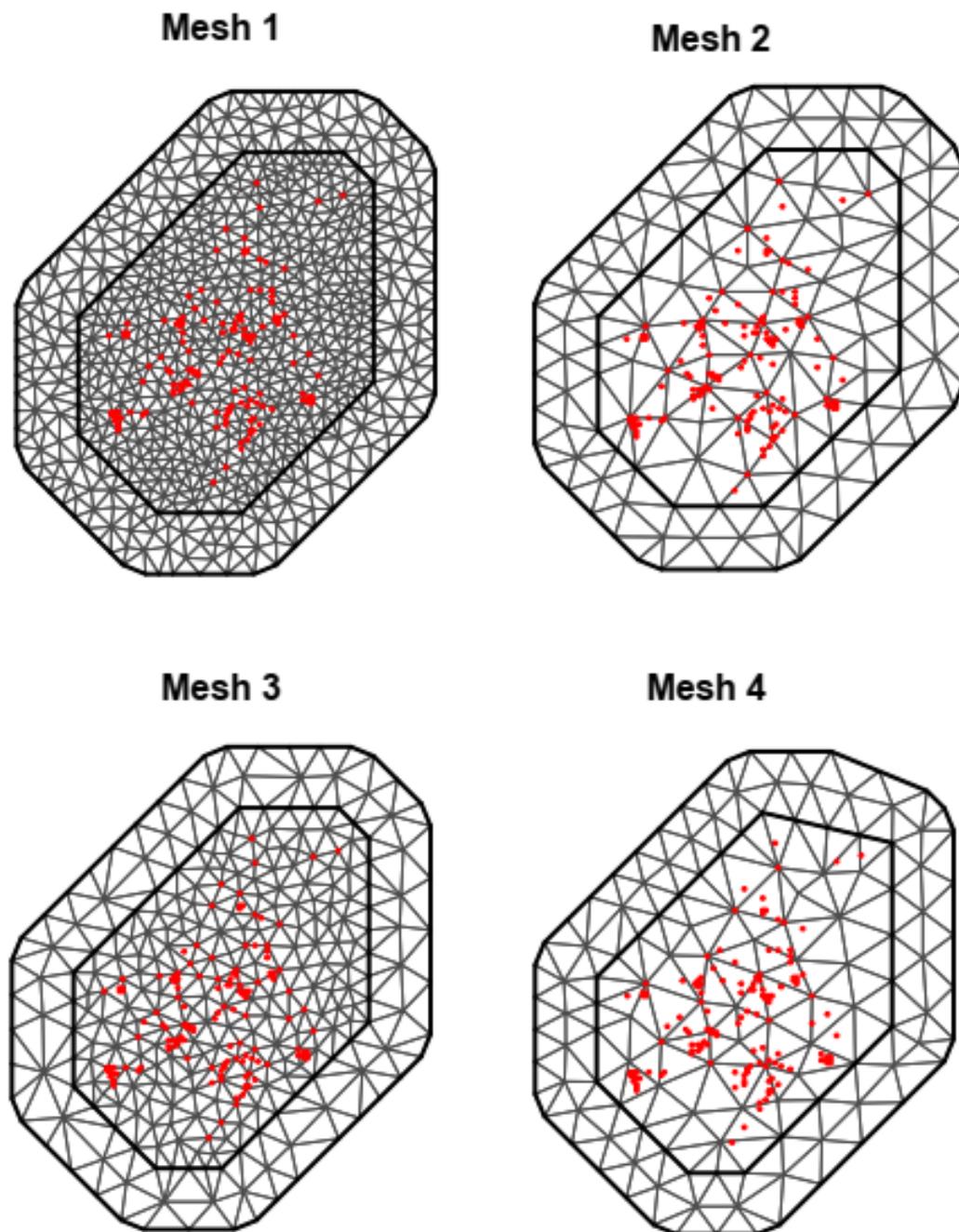


Fig.S1.8. Quatro malhas com diferentes critérios de triangulação utilizadas na abordagem SPDE (*Stochastic Partial Differential Equations*) para a seleção dos modelos espaciais do INLA (*Integrated Nested Laplace Approximations*).

Tabela S1.1. As 123 espécies de morcegos com ocorrência no Cerrado identificadas neste estudo. *São as espécies removidas das análises após aplicar o limiar mínimo de seis espécies para cada comunidade de morcegos. ¹ São as espécies indisponíveis na filogenia de Upham et al. (2019), a terceira coluna indica as espécies que foram usadas como substitutos na filogenia para as faltantes. As demais colunas são as identificações das referência para os atributos funcionais de cada espécies.

Family	Species	Substitute species phylogeny	Guild refs	Foraging strategy refs	Habitat type refs	Forearm, mass refs	Skull refs	Wing refs
Emballonuridae	<i>Cyttarops alecto</i> *		1	33	38	2;31	31;32	
	<i>Peropteryx kappleri</i>		1	33	38;42	2	58	118
	<i>Peropteryx macrotis</i>		1	27	38;42	2	58;78	118
	<i>Peropteryx trinitatis</i>		1	33	41	5	5	
	<i>Rhynchonycteris naso</i>		1	27;36	38	2	50	20
	<i>Saccopteryx canescens</i>		1	27	42	2		118
	<i>Saccopteryx gymnura</i> *		1	27	42	2	73	
	<i>Saccopteryx leptura</i>		1	27	38	2;48;49	48;49	118
	Phyllostomidae	<i>Carollia benkeithi</i> *		1	33	40	67	67
<i>Carollia brevicauda</i>			1	27	38	2	67	20
<i>Carollia perspicillata</i>			1	27	38	2	60;67	20
<i>Rhinophylla pumilio</i>			1	27	40	2	113;120	20
<i>Desmodus rotundus</i>			1	27	38	2	60;64	20

Continua...

Continuação...

Family	Species	Substitute species phylogeny	Guild refs	Foraging strategy refs	Habitat type refs	Forearm, mass refs	Skull refs	Wing refs
	<i>Diaemus youngi</i>		1	27	38	2	6;68	18
	<i>Diphylla ecaudata</i>		1	33	40	2	60;64	18
	<i>Anoura caudifer</i>		1	33	40	2;54	54;78	19
	<i>Anoura geoffroyi</i>		1	33	40	2	74;114	18
	<i>Choeroniscus minor</i>		1	27	40	2	77	20
	<i>Glossophaga soricina</i>		1	27	38	2	60;66	20
	<i>Lamproncyteris brachyotis</i>		1	33	38	7;8	7,8	20
	<i>Lioncyteris spurrelli</i>		1	27	40	2	78	
	<i>Lonchophylla bokermanni</i>		1	33	40	9	9	
	<i>Lonchophylla dekeyseri</i>		1	33	40	2	10;54	120
	<i>Lonchophylla mordax</i>		1	33	40	2	65	121
	<i>Xeronycteris vieirai*</i>		1	33	40	4	3	
	<i>Hsunycteris thomasi</i>		1	27	40	12	12	20
Phyllostomidae	<i>Chrotopterus auritus</i>		1	27	40	2	75	20
	<i>Glyphonycteris behnii</i>		1	33	40	2	10	
	<i>Glyphonycteris sylvestris</i>		1	33	40	2	74	115
	<i>Lonchorhina aurita</i>		1	33	40	12	12	117
	<i>Lophostoma brasiliense</i>		1	33	38	2	54	20

Continua...

Continuação...

Family	Species	Substitute species phylogeny	Guild refs	Foraging strategy refs	Habitat type refs	Forearm, mass refs	Skull refs	Wing refs
	<i>Lophostoma carrikeri</i>		1	33	40	2	79	20
	<i>Macrophyllum macrophyllum</i>		1	33	38	2	80	20
	<i>Micronycteris hirsuta</i>		1	36	38	2	81	
	<i>Micronycteris megalotis</i>		1	33	38	2	82	20
	<i>Micronycteris microtis</i>		1	33	40	2	82	20
	<i>Micronycteris minuta</i>		1	27	38	12	12	117
	<i>Micronycteris sanborni</i>		1	33	40	2	82	20
	<i>Micronycteris schmidtorum</i>		1	33	40	2	12	
	<i>Mimon bennettii</i>		1	33	38	2	12	20
	<i>Gardnerycteris crenulatum</i>		1	33	40	2	74;120	117
	<i>Phylloderma stenops</i>		1	27	38	10;11	10;11	20
	<i>Phyllostomus discolor</i>		1	38	38	2	83	20
Phyllostomidae	<i>Phyllostomus elongatus</i>		1	38	38	2	50;61	20
	<i>Phyllostomus hastatus</i>		1	27	40	62	63	20
	<i>Tonatia bidens</i>		1	27	38	2	60	20

Continua...

Continuação...

Family	Species	Substitute species phylogeny	Guild refs	Foraging strategy refs	Habitat type refs	Forearm, mass refs	Skull refs	Wing refs
	<i>Tonatia saurophila</i>		1	33	40	2	50;59;60	117
	<i>Trachops cirrhosus</i>		1	27	38	2	49;50	20
	<i>Trinycteris nicefori</i>		1	27	38	2	14	20
	<i>Vampyrum spectrum</i>		1	27	38	2	72	115
	<i>Artibeus concolor</i>		1	27	38	2	84	20
	<i>Artibeus fimbriatus</i>		1	33	40	2	85	20
	<i>Artibeus lituratus</i>		1	33	40	2	74;107	117
	<i>Artibeus obscurus</i>		1	27	38	50;54;56	50;54	20
	<i>Artibeus planirostris</i>		1	27	40	2;54	54	20
	<i>Dermanura anderseni</i>		1	33	40	2	60;107	20
	<i>Dermanura cinérea</i>		1	33	40	2;53	53;54	
	<i>Dermanura gnoma</i>		1	27	40	2	10	115
	<i>Chiroderma doriae</i>		1	27	40	2;49;54	49;54	115
	<i>Chiroderma villosum</i>		1	33	40	2	86	117
	<i>Chiroderma trinitatum</i>		1	27	38	2;54	54	20
Phyllostomidae	<i>Chiroderma salvini</i>		1	27	38	2	15	20
	<i>Chiroderma vizottoi*</i>		1	33	40	49;51;52	49;51	52
	<i>Mesophylla macconnelli</i>		1	33	40	2	87	

Continua...

Continuação...

Family	Species	Substitute species phylogeny	Guild refs	Foraging strategy refs	Habitat type refs	Forearm, mass refs	Skull refs	Wing refs
	<i>Platyrhinus brachycephalus</i>		1	27	38	2	88	20
	<i>Platyrhinus fusciventris</i>		1	33	40	2	12	
	<i>Platyrhinus incarum</i> ¹	<i>Platyrhinus angustirostris</i>	1	33	40	89;90	90;91	
	<i>Platyrhinus infuscus</i>		1	33	40	2;49	49	121
	<i>Platyrhinus lineatus</i>		1	33	40	2	92	
	<i>Platyrhinus recifinus</i>		1	33	40	2;54	54	19
	<i>Uroderma bilobatum</i>		1	33	40	2	74;120	117
	<i>Vampyressa pusilla</i>		1	27	38	2;49;54	49;54	20
	<i>Ametrida centurio</i>		1	27	40	2	16	20
	<i>Pygoderma bilabiatum</i>		1	38	38	2	74;107	117
	<i>Sturnira tildae</i>		1	27	38	2	17	
	<i>Sturnira lilium</i>		1	33	40	2	74;107	117
Mormoopidae	<i>Pteronotus gymnonotus</i>		1	27	40	74	74	115
	<i>Pteronotus personatus</i>		1	27	40	2	60;107	20
	<i>Pteronotus rubiginosus</i>		1	38	38	2	54	18
Noctilionidae	<i>Noctilio albiventris</i>		1	38	38	49;55	49	118

Continua...

Continuação...

Family	Species	Substitute species phylogeny	Guild refs	Foraging strategy refs	Habitat type refs	Forearm, mass refs	Skull refs	Wing refs
	<i>Noctilio leporinus</i>		1	38	38	2	54	20
Furipteridae	<i>Furipterus horrens</i>		1	35;38	38	2	50	20
Thyropteridae	<i>Thyroptera devivoi</i>		1	35;39	38	2	50;120	18
	<i>Thyroptera discifera</i> *		1	47	33;47	2	93	118
	<i>Thyroptera tricolor</i> *		1			2	10	
Natalidae	<i>Natalus macrouru</i> ^l	<i>N. espiritosantensis</i>	1	38	38	2	94	20
Molossidae	<i>Cynomops abrasus</i>		1	38	38	2		20
	<i>Cynomops milleri</i> ^l	<i>C. greenhalli</i>	1	33;47	33;47	2	95	
	<i>Cynomops planirostris</i>		1	33;44	33;44	2	74;107	
	<i>Eumops auripectus</i>		1	33;47	33;47	96	96	
	<i>Eumops bonariensis</i>		1	41	41	2	78	19
	<i>Eumops delticus</i> ^l	<i>Eumops hansae</i>	1	38	38	2	98	
	<i>Eumops glaucinus</i>		1	33;47	33;47	2	97	
	<i>Eumops maurus</i>		1			2	78	
	<i>Eumops perotis</i>		1	38	38	2	103;104	24
	<i>Molossops temminckii</i>		1			2	78	
	<i>Molossus molossus</i>		1	41	41	2	99;107	24

Continua...

Continuação...

Family	Species	Substitute species phylogeny	Guild refs	Foraging strategy refs	Habitat type refs	Forearm, mass refs	Skull refs	Wing refs
	<i>Molossus pretiosus</i> *		1	41	41	2	10;120	120
	<i>Molossus rufus</i>		1	38	38	2	60;71	20
	<i>Neoplatymops mattogrossensis</i> *		1		70	69;70	69;70	
	<i>Nyctinomops aurispinosus</i>		1	41	41	2	26	
	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>		1	33;47	33;47	2	100	18
	<i>Nyctinomops macrotis</i>		1			2	101;102	
	<i>Promops centralis</i> *		1	38	38	2	60;107	
	<i>Tadarida brasiliensis</i>		1	41	41	2	105	24
Vespertilionidae	<i>Eptesicus brasiliensis</i>		1	38	38	2	76;107	
	<i>Eptesicus diminutus</i>		1	41	41	2	107	18
	<i>Eptesicus furinalis</i>		1	34	38	2	106	20
	<i>Histiotus velatus</i>		1			2	107	

10. Apêndice 2. Fonte dos dados de ocorrência dos morcegos

- Aguiar, L. M. de S., da Rosa, R. O. L., Jones, G., & Machado, R. B. (2015). Effect of chronological addition of records to species distribution maps: The case of *Tonatia saurophila maresi* (Chiroptera, Phyllostomidae) in South America. *Austral Ecology*, *40*(7), 836–844. <https://doi.org/10.1111/aec.12261>
- Aguiar, L. M. S., Pereira, M. J. R., Zortéa, M., & Machado, R. B. (2020). Where are the bats? An environmental complementarity analysis in a megadiverse country. *Diversity and Distributions*, *26*(11), 1510–1522. <https://doi.org/10.1111/DDI.13137>
- Bernard, E., Nascimento, J. L. do, & Aguiar, L. M. de S. (2013). Flagging a species as threatened: the case of *Eptesicus taddeii*, an endemic bat from the Brazilian Atlantic Forest. *Biota Neotropica*, *13*(2), 314–318. <https://doi.org/10.1590/s1676-06032013000200032>
- Bordignon, M. O. (2006). Diversidade de morcegos (Mammalia, Chiroptera) do Complexo Aporé-Sucuriú, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, *23*(4), 1002–1009. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000400004>
- Bruno, Michael . Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade. - SISBIO-DIBIO. Disponível no Portal da Biodiversidade (biodiversidade.icmbio.gov.br) em 21 de Fevereiro de 2020 às 16:56
- Coelho, E. D. R., Paglia, A. P., Viana-Junior, A. B., Falcão, L. A. D., & Ferreira, G. B. (2018). Species Richness, Abundance and Functional Diversity of a Bat Community along an Elevational Gradient in the Espinhaço Mountain Range, Southeastern Brazil. *Acta Chiropterologica*, *20*(1), 129–138. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2018.20.1.009>
- Cristiano, C. de. (2016). Estrutura De Comunidades De Morcegos De Cerrado Do Estado De São Paulo, Sudeste Do Brasil. *Universidade Federal de São Carlos*. <https://www.repositorio.ufscar.br/bitstream/handle/ufscar/8559/TeseCC.pdf?sequence=1&isAllowed=y>
- Dantas, Gisele Pires De Mendonça. Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade. - SISBIO-DIBIO. Disponível no Portal da Biodiversidade (biodiversidade.icmbio.gov.br) em 21 de Fevereiro de 2020 às 16:55
- D’Arc, F. C. (2018). *Os lagos artificiais de pequena centrais hidrelétricas alteram a comunidade de morcegos (Mammalia: Chiroptera) do Cerrado?* Instituto Federal Goiano.
- Delgado-Jaramillo, M., Barbier, E., & Bernard, E. (2018). New records, potential distribution, and conservation of the Near Threatened cave bat *Natalus macrourus* in Brazil. *Oryx*, *52*(3), 579–586. <https://doi.org/10.1017/S0030605316001186>
- Dias, D., & Oliveira, M. B. de. (2020). First record of *Xeronycteris vieirai gregorin & ditchfield, 2005* (Chiroptera, phyllostomidae) for the Cerrado biome. *Oecologia Australis*, *24*(3), 696–703. <https://doi.org/10.4257/oeco.2020.2403.13>
- Esbérard, C. E. L., Augusto Motta, J., & Perigo, C. (2005). Morcegos cavernícolas da Área de Proteção Ambiental (APA) Nascentes do Rio Vermelho, Goiás. *Revista Brasileira de Zoociências*, *7*(2), 311–325.
- Faria, Karina De Cassia. Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade. - SISBIO-DIBIO. Disponível no Portal da Biodiversidade (biodiversidade.icmbio.gov.br) em 13 de Fevereiro de 2020 às 15:23
- Felix, S., Novaes, R. L. M., Souza, R. F., & Avilla, L. S. (2016). Bat assemblage in a karstic area from northern Brazil: Seven new occurrences for Tocantins state, including the

- first record of *Glyphonycteris sylvestris* Thomas, 1896 for the Cerrado. *Check List*, 12(6). <https://doi.org/10.15560/12.6.1999>
- Fernandes, Bianca Dos Santos. Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade. - SISBIO-DIBIO. Disponível no Portal da Biodiversidade (biodiversidade.icmbio.gov.br) em 21 de Fevereiro de 2020 às 16:45
- Fischer, E., Santos, C. F., Carvalho, L. F. A. da C., Camargo, G., Cunha, N. L. da, Silveira, M., Bordignon, M. O., & Silva, C. de L. (2015). Bat fauna of Mato Grosso do Sul, southwestern Brazil. *Biota Neotropica*, 15(2), 1–17. <https://doi.org/10.1590/1676-06032015006614>
- Garbino, G. S. T. (2011). Chiroptera, Emballonuridae, *Saccopteryx leptura* (Schreber, 1774): range extension and first record for the states of São Paulo and Minas Gerais, southeastern Brazil. *Check List*, 7(3), 319. <https://doi.org/10.15560/7.3.319>
- Gomes, L. A. C., Maas, A. C. S., Godoy, M. S. M., Martins, M. A., Pedrozo, A. R., & Peracchi, A. L. (2018). Ecological considerations on *Xeronycteris vieirai*: An endemic bat species from the Brazilian semiarid macroregion. *Mastozoologia Neotropical*, 25(1), 81–88. <https://doi.org/10.31687/saremnm.18.25.1.0.08>
- Hoppe, J. P. M., Simões, M. B., Pimenta, V. T., Moreira, N. I. B., Marinho, K. M., & Ditchfield, A. D. (2014). First occurrence of *Nyctinomops macrotis* (Gray, 1839) (Chiroptera: Molossidae) in Espírito Santo, southeastern Brazil. *Check List*, 10(2), 411–413. <https://doi.org/10.15560/10.2.411>
- Jung, A., Bernardi, T., & Cassia, K. De. (2016). Effects of vegetation structure on the diversity of bats in remnants of Brazilian Cerrado savanna. *Basic and Applied Ecology*, 17(8), 720–730. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.09.004>
- Koppe, V. C. (2016). *Fatores que influenciam a ocorrência de morcegos phyllostomidae em diferentes ambientes do Cerrado*. Universidade Federal de Mato Grosso.
- Lapenta, M. J., & Bueno, A. de A. (2009). Checklist of bats (Mammalia, Chiroptera) from Tocantins and Bahia, Brazil: a gradient from Cerrado, Caatinga and Atlantic Forest. *Check List*, 11(4), 1–7.
- Lima, C. S., Varzinczak, L. H., & Passos, F. C. (2017). Richness, diversity and abundance of bats from a savanna landscape in central Brazil. *Mammalia*, 81(1), 33–40. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0106>
- Louzada, N. S. V. (2015). *Quirópteros do Alto rio Cuiabá, SESC Serra Azul, MT: ecomorfologia e distribuição em um mosaico de paisagens do Cerrado*. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Maas, A. C. S., Dias, D., Pol, A., Almeida Martins, M., de Araújo, R. M., Bret Gil, B., Schutte, M., & Lúcio Peracchi, A. (2013). New records of bats for the state of Piauí, northeastern Brazil (Mammalia: Chiroptera). *Check List*, 9(2), 445–449. <https://doi.org/10.15560/9.2.445>
- Maas, A. C. S., Gomes, L. A. C., Martins, M. A., Dias, D., Pol, A., Chaves, F. G., Schutte, M., De Araújo, R. M., & Peracchi, A. L. (2018). Bats in a Cerrado landscape of Northern Brazil: Species occurrence, influence of environmental heterogeneity and seasonality, and eight new records for the State of Tocantins. *Mammalia*, 82(5), 469–480. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2017-0023>
- Macedo, D. I. de. (2015). *Viver no campo ou na cidade? Resposta dos morcegos (Mammalia, Chiroptera) à antropização da paisagem* (Vol. 53, Issue 5). Universidade de Brasília.
- Martins, M. A. (2015). *Morcegos cavernícolas em uma área de Cerrado no sudeste do Brasil: Composição de espécies e uso de abrigo*. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.
- Melo, V. A. P. (2013). *Diversidade da assembléia de morcegos (Quirópteros, Mammalia) em fragmentos de Cerrado, no Parque Estadual de Vassununga e Estação Ecológica*

- de Jataí, SP. Universidade de São Paulo.
- Mendes, Poliana . Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade. - SISBIO-DIBIO. Disponível no Portal da Biodiversidade (biodiversidade.icmbio.gov.br) em 13 de Fevereiro de 2020 às 15:38
- Militão, E. (2017). *Padrão de atividade temporal de morcegos insetívoros no Cerrado*. Universidade de Brasília.
- Moratelli, R., Peracchi, A. L., & De Oliveira, J. A. (2011). Morphometric and morphological variation in *Myotis simus* Thomas (Chiroptera, Vespertilionidae), with an appraisal of the identity of *Myotis guaycuru* Proença based on the analysis of the type material. *Zootaxa*, 2985, 41–54. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2985.1.3>
- Muylaert, R. L., Teixeira, R. C., Hortenci, L., Estevao, J. R., Rogeri, P. K., & Mello, M. A. R. (2014). List Bats (Mammalia : Chiroptera) in a cerrado landscape in. *Check List*, 10(2), 287–291.
- Nogueira, M. R., Pol, A., Pessôa, L. M., Oliveira, J. A. de, & Peracchi, A. L. (2015). Small mammals (Chiroptera, Didelphimorphia, and Rodentia) from Jaíba, middle Rio São Francisco, northern Minas Gerais State, Brazil. *Biota Neotropica*, 15(2), 1–18. <https://doi.org/10.1590/1676-06032015012614>
- Novaes, R. L. M., Laurindo, R. de S., Oliveira, M. de B., Barreto, C. de R., & Avilla, L. dos S. (2013). First record of two molossid bats (Chiroptera: Molossidae) from Piauí state and distributional review for Brazil. In *Check List* (Vol. 9, Issue 3, pp. 610–613). <https://doi.org/10.15560/9.3.610>
- Nunes, A., Marques-Aguiar, S. A., Saldanha, N., & Silva E Silva, R. (2006). On the distribution and rarity of the Neotropical bat *Cyttarops alecto* (Chiroptera, Emballonidae). *Mammalia*, 70(1–2), 173. <https://doi.org/10.1515/MAMM.2006.032>
- Odon, A., Bordignon, M., & Dornelles, G. D. P. (2019). The phyllostomid bat (Mammalia, chiroptera) assemblage in a fragmented landscape in midwestern Brazil. *Iheringia - Serie Zoologia*, 109, 1–7. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2019015>
- Olímpio, A. P. M., Ventura, M. C. da S., Mascarenhas, M. de J. O., Nascimento, D. C. do, Andrade, F. A. G. de, Fraga, E. da C., & Barros, M. C. (2016). Bat fauna of the Cerrado savanna of eastern Maranhão, Brazil, with new species occurrences. *Biota Neotropica*, 16(3), 1–6. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2015-0089>
- Oliveira, H. F. M. de, de Camargo, N. F., Gager, Y., & Aguiar, L. M. S. (2017). The response of bats (Mammalia: Chiroptera) to habitat modification in a Neotropical Savannah. *Tropical Conservation Science*, 10. <https://doi.org/10.1177/1940082917697263>
- Oliveira, Elaine Cristina Bento . Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade. - SISBIO-DIBIO. Disponível no Portal da Biodiversidade(biodiversidade.icmbio.gov.br) em 21 de Fevereiro de 2020 às 16:51
- Pereira, M. J. R., Fonseca, C., & Aguiar, L. M. S. (2018). Loss of multiple dimensions of bat diversity under land-use intensification in the Brazilian cerrado. *Hystrix*, 29(1), 25–32. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00020-2017>
- Pereira, Maria João Veloso Da Costa Ramos. Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade. - SISBIO-DIBIO. Disponível no Portal da Biodiversidade (biodiversidade.icmbio.gov.br) em 13 de Fevereiro de 2020 às 15:35
- Pires, L. P. (2012). *Diversidade e frugivoria por morcegos em um remanescente de floresta semidecidual de Uberlândia, MG*. Universidade Federal de Uberlândia.
- Portella, Alexandre De Souza. Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade. - SISBIO-DIBIO. Disponível no Portal da Biodiversidade (biodiversidade.icmbio.gov.br) em 21 de Fevereiro de 2020 às 16:47
- Semedo, T. B. F., & Feijó, A. (2017). Filling the gap: First record of the transparent-winged big-eared bat *Histiotus diaphanopterus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in southwestern

- Brazil. *Mammalia*, 81(3), 323–327. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2016-0007>
- Silva, Leonardo Henrique Dias Da. Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade. - SISBIO-DIBIO. Disponível no Portal da Biodiversidade (biodiversidade.icmbio.gov.br) em 21 de Fevereiro de 2020 às 16:53
- Shapiro, J. T., & Bordignon, M. O. (2014). Bat (Chiroptera) assemblages in three Cerrado fragments of Mato Grosso do Sul, southwestern Brazil. *Check List*, 10(6), 1380–1386. <https://doi.org/10.15560/10.6.1380>
- Stutz, W. H., Albuquerque, M. C., Uieda, W., Macedo, E. M., & França, C. B. (2004). Updated list of Uberlândia bats (Minas Gerais state, southeastern Brazil). *Chiroptera Neotropical*, 10(1–2), 188–190. www.unb.br/ib/zoo/chiroptera
- Tahara, A. S. (2009). Quirópteros No Gradiente Cerrado- Mata Atlântica No Sul De Minas Gerais : Diversidade E Padrões De Distribuição. *Ecologia*, 136.
- Talamoni, Sônia Aparecida . Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade. - SISBIO-DIBIO. Disponível no Portal da Biodiversidade (biodiversidade.icmbio.gov.br) em 21 de Fevereiro de 2020 às 16:59
- Tavares, V. da C., Aguiar, L. M. S., Perini, F. A., Falcão, F. C., & Gregorin, R. (2010). Bats of the state of Minas Gerais, southeastern Brasil. *Chiroptera Neotropical*, 16(2005), 1–12.
- Tomaz, L. A. G. (2007). Diversidade de morcegos (Mammalia:Chioptera) em três sítios de cerrado da mineradora anglo american em Niquelândia, Estado de Goiás, Brasil. In *Dissertação (Mestrado)*. Universidade Federal de Goiás.
- Torres, J. M., dos Anjos, E. A. C., & Ferreira, C. M. M. (2018). Frugivoria por morcegos filostomídeos (Chiroptera, Phyllostomidae) em dois remanescentes urbanos de cerrado em campo grande, mato grosso do sul. *Iheringia - Serie Zoologia*, 108. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2018002>
- Torres, J. M., Urbieta, G. L., Almeida, L. B. M. de, Soares, D. K. F., & Anjos, E. A. C. dos. (2019). Moscas ectoparasitas (Diptera, Streblidae) de morcegos (Mammalia, Chiroptera) em um remanescente periurbano de Cerrado: composição da comunidade, prevalência, intensidade de infestação e especificidade. *Iheringia. Série Zoologia*, 109, 1–6. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2019006>
- Weber, M. de M., Terribile, L. C., & Caceres, N. C. (2010). Potential geographic distribution of *Myotis ruber* (Chiroptera, Vespertilionidae), a threatened Neotropical bat species. *Mammalia*, 74(3), 333–338. <https://doi.org/10.1515/MAMM.2010.037>
- Zortéa, M., & D'arc, F. C. (2019). Diversity of three bat assemblages of central Brazil. *Mastozoologia Neotropical*, 26(2), 468–474. <https://doi.org/10.31687/saremMN.19.26.2.0.09>

11. Apêndice 2. Fontes de dados atributos funcionais

Numeração corresponde a referência dos atributos funcionais para cada espécie especificada na Tabela S1.1

1. Kissling, W. D., Dalby, L., Fløjgaard, C., Lenoir, J., Sandel, B., Sandom, C., Trøjelsgaard, K., & Svenning, J.C. (2014). Establishing macroecological trait datasets: digitalization, extrapolation, and validation of diet preferences in terrestrial mammals worldwide. *Ecology and Evolution*, 4(14), 2913–2930. <https://doi.org/10.1002/ECE3.1136>
2. Aguiar, L. M. S., Bernard, E., Ribeiro, V., Machado, R. B., & Jones, G. (2016). Should I stay or should I go? Climate change effects on the future of Neotropical savannah bats. *Global Ecology and Conservation*, 5, 22–33. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.11.011>
3. Nogueira, M. R., Gregorin, R., & Peracchi, A. L. (2014). Emended diagnosis of *Xeronycteris vieirai* (Mammalia: Chiroptera), with the first record of polyodontia for the genus. *Zoologia*, 31(2), 175–180. <https://doi.org/10.1590/S198446702014000200009>
4. Cordero-Schmidt, E., Barbier, E., Vargas-Mena, J. C., Oliveira, P. P., Santos, F. D. A. R., Medellín, R. A., Venticinque, E. M. (2017). Natural History of the Caatinga Endemic Vieira's Flower Bat, *Xeronycteris vieirai*. *Acta Chiropterologica*, 19(2), 399–408. <https://doi.org/10.3161/15081109acc2017.19.2.016>
5. Santos, A. S. dos, Silva, D. C., & Faria, K. de C. (2016). *Peropteryx trinitatis* Miller, 1899 (Chiroptera, Emballonuridae): First record in central Brazil and revised distribution map. *Check List*, 12(6), 1–5. <https://doi.org/10.15560/12.6.1992>
6. Hoppe, J. P. M., Marchezi, G., & Ditchfield, A. D. (2019). First record of the White-winged Vampire bat, *Diaemus youngii* (Jentink, 1893) (Chiroptera, Phyllostomidae) for the state of Goiás, Brazil, with a revised distribution map. *Check List*, 15(1), 55–64. <https://doi.org/10.15560/15.1.55>
7. Oliveira, S. L., & Faria, K. de C. (2015). Extension of the known geographic distribution of *Lamproncycteris brachyotis* (Dobson, 1879) (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae): First records from the Cerrado of the Brazilian Midwest, in the state of Mato Grosso. *Check List*, 11(3), 3–6. <https://doi.org/10.15560/11.3.1635>
8. Brandão, M. V, Rocha, P. A., Mendes, P., Bernardo, P. V. S., Cunha, I. N., Colas-rosas, P. F., Aires, C.C. (2016). New records of *Lamproncycteris brachyotis* in Brazil. *Mastozoología Neotropical*, 23(1), 147–155.
9. Sazima, I. (1978). Uma nova espécie de *Lonchophylla* da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae) (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 38(1), 81–89.
10. Gregorin, R., Gonçalves, E., Aires, C. C., & Carmignotto, A. P. (2011). Morcegos (Mammalia: Chiroptera) da Estação Ecológica Serra Geral do Tocantins: composição específica e considerações taxonômicas. *Biota Neotropica*, 11(1), 299–312.
11. Oliveira, S. L., da Silva, J. M., de Sousa, R. F., & Faria, K. D. C. (2013). Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae, *mimon crenulatum* (Geoffroy St.-Hilaire, 1803): First record for the Cerrado Biome in the State of Mato Grosso, Brazil. *Check List*, 9(3), 692–695.

- 12.Louzada, N. S. V., Lima, A. C. do M., Pessôa, Leila M., Cordeiro, J. L. P., Flamarion, L., & Oliveira, L. F. B. (2015). New records of phyllostomid bats for the state of Mato Grosso and for the Cerrado of Midwestern Brazil (Mammalia:Chiroptera). *Check List*, 11(3), 1644.<https://doi.org/10.15560/11.3.1644>
- 13.Aires, C. C., do Nascimento, F. O., & Césari, A. (2011). Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae, *Rhogeessa hussoni* Genoways and Baker, 1996: Distribution extension and taxonomic notes. *Check List*, 7(2), 117–119. <https://doi.org/10.15560/7.2.117>
- 14.Sousa, R. F. De, Claudino, R. C., Tenório, D. O., & Faria, K. D. C. (2013). First record of *Trachops cirrhosus* (Spix, 1823) (Chiroptera : Phyllostomidae) for the state of Mato Grosso, Central-West region, Brazil. *Check List*, 9(6), 1527–1529.
- 15.Garbino, G. S. T., de Aquino, C. C., & Aires, C. C. (2012). First record for the state of Rondônia and revised distribution map of *Chiroderma trinitatum* Goodwin, 1958 (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae) in Brazil. *Check List*, 8(2), 254–257. <https://doi.org/10.15560/8.2.254>
- 16.Rocha, P. A., Feijó, J. A., Ruiz-Esparza, J., & Ferrari, S. F. (2011). *Uroderma magnirostrum* Davis, 1968 (Chiroptera: Phyllostomidae): First record from the state of Sergipe, northeastern Brazil. *Check List*, 7(6), 886–888. <https://doi.org/http://doi.org/10.15560/7.6.886>
- 17.Vilar, E., Nunes, H., Nascimento, J., & Estrela, P. (2015). Distribution extension of *Ametrida centurio* Gray, 1847 (Chiroptera, Phyllostomidae): First record in the Brazilian Atlantic Forest. *Check List*, 11(1), 1–5. <https://doi.org/10.15560/11.1.1503>
- 18.Norberg, U.M., & Rayner, J. M. (1987). Ecological Morphology and Flight in Bats (Mammalia, Chiroptera) - Wing Adaptations, Flight Performance, Foraging Strategy and Echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 316, 335–427.
- 19.Bocchiglieri, A. (2000). Caracterização do voo e ecomorfologia alar de uma comunidade morcegos (Mammalia: Chiroptera) do Jardim Botânico de Brasília, D.F.
- 20.Marinello, M. M., & Bernard, E. (2014). Wing morphology of neotropical bats: A quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology*, 92(2), 141–147. <https://doi.org/10.1139/cjz-2013-0127>
- 21.Luo, B., Santana, S. E., Pang, Y., Wang, M., Xiao, Y., & Feng, J. (2019). Wing morphology predicts geographic range size in vespertilionid bats. *Scientific Reports*, 9(1), 1–6. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41125-0>
- 24.Norberg, U. M., & Fenton, M. B. (1988). Carnivorous bats? *Biological Journal of the Linnean Society*, 33(4), 383–394. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1988.tb00451.x>
- 25.Bernard, E. (2002). Diet, activity and reproduction of bat species (Mammalia, Chiroptera) in Central Amazonia, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(1), 173–188.
- 26.Souza, J. C. S., Bomfim, S. S., Mancini, M. C. S., Criscoulo, A. R., Ruiz-Esparza, J. M., Beltrão-Mendes, R., Ferrari, S. F. (2016). *Molossus rufus* (E. Geoffroy, 1805) (Mammalia, Chiroptera): Geographic distribution and first record for the state of Sergipe, northeastern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, 11(3), 184–191. <https://doi.org/10.4013/nbc.2016.113.08>

27. Kalko, E. K. V., & Handley, C. J. (2001). Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecology*, 153, 319–333. Retrieved from <http://www.springerlink.com/content/j0264u0538872p3p/>
28. Sampaio, E. M., Kalko, E. K. V., Bernard, E., Rodríguez-Herrera, B., & Handley, C. O. (2003). A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(1), 17–31. <https://doi.org/10.1076/snfe.38.1.17.14035>
29. Marques, J. T., Ramos Pereira, M. J., & Palmeirim, J. M. (2016). Patterns in the use of rainforest vertical space by Neotropical aerial insectivorous bats: All the action is up in the canopy. *Ecography*, 39(5), 476–486. <https://doi.org/10.1111/ecog.01453>
30. Carvalho, F., Fabián, M. E., & Menegheti, J. O. (2013). Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. *Zoologia*, 30(5), 491–498. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702013000500004>
31. Tavares, V. da C., Bobrowiec, P. E. D., & Farias, S. G. (2012). First record of the rare bat *Cyttarops alecto* (Thomas, 1913) (Chiroptera: Emballonuridae) for the western Brazilian Amazonia, with comments on the type locality. *Mammalia*, 76(3), 345–349. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2011-0117>
32. Ludeña, J. P., & Medina, C. E. (2017). Segundo registro de *Cyttarops alecto* y *Eumops wilsoni* (Mammalia: Chiroptera) en el Perú. *Revista Peruana de Biología*, 24(4), 401–406. <https://doi.org/10.15381/rpb.v24i4.14065>
33. Schnitzler, H.-U., & Kalko, E. K. V. (2001). Echolocation by insect-eating bats. *BioScience*, 57(7), 557–569. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051)
34. Fenton, M. B., & Bogdanowicz, W. (2002). Relationships between external morphology and foraging behaviour: Bats in the genus *Myotis*. *Canadian Journal of Zoology*, 80(6), 1004–1013. <https://doi.org/10.1139/z02-083>
35. Kalko, E. K. V., Schnitzler, H. U., Kaipf, I., & Grinnell, A. D. (1998). Echolocation and foraging behavior of the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris*: Preadaptations for piscivory? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 42(5), 305–319. <https://doi.org/10.1007/s002650050443>
36. Weinbeer, M., & Kalko, E. K. V. (2007). Ecological niche and phylogeny: The highly complex echolocation behavior of the trawling long-legged bat, *Macrophyllum macrophyllum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(9), 1337–1348. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0364-8>
37. Kalko, E. K. V., Handley, C. J., & Handley, D. (1996). Organization, Diversity, and Long-Term Dynamics of a Neotropical Bat Community. *Long-Term Studies of Vertebrate Communities*. ACADEMIC PRESS. <https://doi.org/10.1016/b978-012178075-3/50017-9>
38. Kalko, E. K. V., Villegas, S. E., Schmidt, M., Wegmann, M., & Meyer, C. F. J. (2008). Flying high —assessing the use of the aerosphere by bats. *Integrative and Comparative Biology*, 48(1), 60–73. <https://doi.org/10.1093/icb/icn030>
39. Schnitzler, H. U., Kalko, E. K. V., Kaipf, I., & Grinnell, A. D. (1994). Fishing and echolocation behavior of the greater bulldog bat, *Noctilio leporinus*, in the field. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 35, 327–345. <https://doi.org/10.1007/BF00184422>

40. Denzinger, A., & Schnitzler, H. (2013). Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Frontiers in Physiology*, 4, 1–15. <https://doi.org/10.3389/fphys.2013.00164>
41. Dias-Silva, L., Teixeira, G., Alves, R., João, M., Pereira, R., & Paglia, A. (2018). Feeding and social activity of insectivorous bats in a complex landscape: The importance of gallery forests and karst areas. *Mammalian Biology*, 88, 52–63. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.11.005>
42. Jung, K., Kalko, E. K. V., & Von Helversen, O. (2007). Echolocation calls in Central American emballonurid bats: Signal design and call frequency alternation. *Journal of Zoology*, 272(2), 125–137. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00250.x>
43. Barclay, R. M. R. (1985). Long- versus short-range foraging strategies of hoary (*Lasiurus cinereus*) and silver-haired (*Lasionycteris noctivagans*) bats and the consequences for prey selection. *Can. J. Zool.* 63, 2507-2515.
44. López-Baucells, A., Rocha, R., Bobrowiec, P., Bernard, E., Palmeirim, J. M., & Meyer, C. F. J. (2016). Field Guide to Amazonian bats. Petrópolis, Manaus-AM. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyy071>
45. Fenton, M. B., Whitaker, J. O., Vonnhof, M. J., Waterman, J. J., Pedro, W. A., Aguiar, L. M. S., Zortéa, M. (1999). The diet of bats from Southeastern Brazil: the relation to echolocation and foraging behaviour. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16(4), 1689–1699. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
46. Velazco, S., Pacheco, V., & Meschede, A. (2011). First occurrence of the rare emballonurid bat *Cyttarops alecto* (Thomas, 1913) in Peru—Only hard to find or truly rare? *Mammalian Biology*, 76(3), 373–376. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.03.006>
47. Arias-Aguilar, A., Hintze, F., Aguiar, L. M. S., Rufaray, V., Bernard, E., & Pereira, M. J. R. (2018). Who's calling? Acoustic identification of Brazilian bats. *Mammal Research*, 63(3), 231–253. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0367-z>
48. Garbino, G. S. T. (2011). Chiroptera, Emballonuridae, *Saccopteryx leptura* (Schreber, 1774): range extension and first record for the states of São Paulo and Minas Gerais, southeastern Brazil. *Check List*, 7(3), 319. <https://doi.org/10.15560/7.3.319>
49. Maas, A. C. S., Gomes, L. A. C., Martins, M. A., Dias, D., Pol, A., Chaves, F. G., ... Peracchi, A. L. (2018). Bats in a Cerrado landscape of Northern Brazil: Species occurrence, influence of environmental heterogeneity and seasonality, and eight new records for the State of Tocantins. *Mammalia*, 82(5), 469–480. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2017-0023>
50. Nogueira, M. R. (1998). Aspectos sistemáticos e bionômicos dos quirópteros da região de Jaíba, Norte de Minas Gerais.
51. Rocha, P. A., Brandaõ, M. V., Garbino, G. S. T., Cunha, I. N., & Aires, C. C. (2016). First record of Salvin's big-eyed bat *Chiroderma salvini* Dobson, 1878 for Brazil. *Mammalia*, 80(5), 573–578. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0077>
52. García-García, J. L., Santos-Moreno, A., & Kraker-Castañeda, C. (2014). Ecological traits of phyllostomid bats associated with sensitivity to tropical forest fragmentation in Los Chimalapas, Mexico. *Tropical Conservation Science*, 7(3), 457–474. <https://doi.org/10.1177/194008291400700307>

53. Rocha, P. A., Tavares, V. D. C., Pedroso, M. A., Beltrão-Mendes, R., Ruiz-Esparza, J., & Ferrari, S. F. (2018). First record of *Dermanura anderseni* (Chiroptera, Phyllostomidae) for the Atlantic Forest. *Mammalia*, 82(4), 388–392. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2017-0034>
54. Gonçalves, E., & Gregorin, R. (2004). Quirópteros da Estação Ecológica da Serra das Araras, Mato Grosso, Brasil, com o primeiro registro de *Artibeus gnomus* e *A. anderseni* para o cerrado. *Lundiana*, 5(2), 143–149.
55. Smotherman, M., & Guillén-Servent, A. (2008). Doppler-shift compensation behavior by Wagner's mustached bat, *Pteronotus personatus*. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 123(6), 4331–4339. <https://doi.org/10.1121/1.2912436>
56. Duarte, A. P. G., & Talamoni, S. A. (2010). Reproduction of the large fruit-eating bat *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in a Brazilian Atlantic forest area. *Mammalian Biology*, 75(4), 320–325. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.04.004>
57. Mas, M. (2014). Vertical stratification on insectivorous bats ensembles in Central Amazon.
58. Lim, B. K., Engstrom, M. D., Reid, F. a., Simmons, N. B., Voss, R. S., & Fleck, D. W. (2010). A New Species of *Peropteryx* (Chiroptera: Emballonuridae) from Western Amazonia with Comments on Phylogenetic Relationships within the Genus. *American Museum Novitates*, 3686(3686), 1–20. <https://doi.org/10.1206/691.1>
59. Smith, P., Pheasey, H., Atkinson, K., & Miller, J. (2012). Records of the Phyllostomine bats *Tonatia bidens* (Spix, 1823) and *Lophostoma silvicolum* d'Orbigny, 1836 (Chiroptera, Phyllostomidae). *Chiroptera Neotropical*, 18(2), 1139–1143.
60. Williams, S. L., Willig, M. R., & Reid, F. A. (1995). Review of the *Tonatia bidens* Complex (Mammalia: Chiroptera), with Descriptions of Two New Subspecies. *Journal of Mammalogy*, 76(2), 612–626. <https://doi.org/10.2307/1382370>
61. Kwiecinski, G. G. (2006). *Phyllostomus discolor*. *Mammalian Species*, 801, 1–11. <https://doi.org/10.1644/801.1>
62. Novaes, R. L. M., Souza, R. de F., Felix, S., Jacob, G., Sauwen, C., & Avilla, L. dos S. (2014). Occurrence of *Phyllostomus elongatus* (Geoffroy St.-Hilaire, 1810) (Chiroptera, Phyllostomidae) in the Cerrado of Tocantins and a compilation of its Brazilian distribution. *Check List*, 10(1), 213–216. <https://doi.org/10.15560/10.1.213>
63. Lage, S. B., Cipriano, R. da S., Ferregueti, A. C., & Martins, R. L. (2013). First record of *Phyllostomus elongatus* (É. Geoffroy, 1810) (Mammalia: Chiroptera) for the state of Espírito Santo, southeastern Brazil. *Check List*, 9(4), 880–882. <https://doi.org/10.15560/9.4.880>
64. Davis, J. S., Nicolay, C. W., & Williams, S. H. (2010). A comparative study of incisor procumbency and mandibular morphology in vampire bats. *Journal of Morphology*, 271, 853–862. <https://doi.org/10.1002/jmor.10840>
65. Moratelli, R., & Dias, D. (2015). A new species of nectar-feeding bat, genus *Lonchophylla*, from the Caatinga of Brazil (Chiroptera, Phyllostomidae). *ZooKeys*, 514, 73–91. <https://doi.org/10.3897/zookeys.514.10013>

66. Webster, W. D. (1983). Systematics and evolution of bats of the genus *Glossophaga*. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.156491>
67. Ruelas, D. (2017). Diferenciación morfológica de *Carollia brevicauda* y *C. perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) de Perú y Ecuador. *Revista Peruana de Biología*, 24(4), 363–382. <https://doi.org/10.15381/rpb.v24i4.14063>
68. Pinto, C. M., Carrera, J. P., Mantilla-Meluk, H., & Baker, R. J. (2007). Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae, *Diaemus youngi*: first confirmed record for Ecuador and observations of its presence in museum collections. *Check List*, 3(3), 244. <https://doi.org/10.15560/3.3.244>
69. Cláudio, V. C., Silveira, G. C., Farias, S. G., & Lapenta, M. J. (2018). First record of *Molossus pretiosus* Miller, 1902 (Chiroptera, Molossidae) for the Cerrado of Bahia, northeastern Brazil. *Check List*, 14(1), 177–182. <https://doi.org/10.15560/14.1.177>
70. Nogueira, M. R., Pol, A., Monteiro, L. R., & Peracchi, A. L. (2008). First record of Miller's mastiff bat, *Molossus pretiosus* (Mammalia: Chiroptera), from the Brazilian Caatinga. *Chiroptera Neotropical*, 14(1), 346–353. <https://doi.org/10.1016/j.bbapap.2013.06.007>
71. Pimenta, V. T., Fonseca, B. S., Hoppe, J. P. M., & Ditchfield, A. D. (2014). First occurrence of *Molossus coibensis* Allen, 1904 (Chiroptera, Molossidae) in Atlantic Forest. *Chiroptera Neotropical*, 20(1), 1237–1242. Retrieved from <http://www.chiropteraneotropical.net/index.php/cn/article/view/53/51>
72. da Rocha, P. A., Garbino, G. S. T., & Aires, C. C. (2013). Update on the distribution of *Trinycteris nicefori* Sanborn, 1949 (Chiroptera: Phyllostomidae): New record for the Amazonia of Brazil. *Check List*, 9(4), 785–789. <https://doi.org/10.15560/9.4.785>
73. Santos, C. L. C. dos, Gregorin, R., & Rebêlo, J. M. M. (2012). First record of *Saccopteryx gymnura* (Chiroptera, Emballonuridae) in an ecotonal area of eastern Amazonian Brazil. *Mammalia*, 76(3), 341–343. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2011-0067>
74. Cláudio, V. C. (2018). Morcegos do Parque Estadual Carlos Botelho, Sudeste da Mata Atlântica: Taxonomia e Saúde Ambiental. Universidade Federal de São Carlos.
75. Basílio, G. H. N., de Araujo, J. P. M., Mena, J. C. V., da Rocha, P. A., & Kramer, M. A. F. (2017). *Chrotopterus auritus* (Peters, 1856) (chiroptera, phyllostomidae): First record for the state of rio grande do norte, northeastern Brazil. *Check List*, 13(3). <https://doi.org/10.15560/13.3.2110>
76. Nogueira, M., Pol, A., & Peracchi, A. (1999). New records of bats from Brazil with a list of additional species for the chiropteran fauna of the state of Acre, western Amazon basin. *Mammalia*, 63(1999), 363–368.
77. Solmsen, E.-H., & Schliemann, H. (2008). *Choeroniscus Minor* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mammalian Species*, 822, 1–6. <https://doi.org/10.1644/822.1>
78. Díaz, M. M. (2011). New records of bats from the northern region of the Peruvian Amazon. *Zoological Research*, 32(2), 168–178. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1141.2011.02168>

79. Zortéa, M., Rocha, Z. D., Carvalho, H. G., Oliveira, G. C., & Mata, P. S. (2009). First record of the Carriker's Round-eared Bat (*Lophostoma carrikeri*; Phyllostominae) in the Cerrado of central Brazil. *Chiroptera Neotropical*, 15(1), 446–449.
80. Marin-Vasquez, A., Ramírez-Chaves, H. E., Rivas-Pava, P., & Mantilla-Meluk, H. (2015). New records of the Western Rounded Ear Bat, *Lophostoma occidentale* (Davis & Carter, 1978) (Chiroptera: Phyllostomidae), from Colombia. *Check List*, 11(1), 1–5. <https://doi.org/10.15560/11.1.1513>
81. Feijó, A., Rocha, P. A., Mikalauskas, J., & Ferrari, S. F. (2015). *Macrophyllum macrophyllum* (Chiroptera, Phyllostomidae) in the Brazilian caatinga scrublands: river basins as potential routes of dispersal in xeric ecosystems. *Mastozoología Neotropical*, 22(1), 163–169.
82. Sergio, B. F. S. (2012). *Taxonomia de Micronycteris Gray, 1866* (Chiroptera, Phyllostomidae) do Brasil. UNESP.
83. Bomfim, S. S., Silvestre, S. M., Criscuolo, A. R., Hamsi, I. C., Ruiz-Esparza, J. M., Da Rocha, P. A., & Ferrari, S. F. (2017). *Phylloderma stenops peters*, 1865 (Chiroptera, phyllostomidae): First record for the state of sergipe, Brazil. *Oecologia Australis*, 21(2), 213–218. <https://doi.org/10.4257/oeco.2017.2102.13>
84. Casebeer, R. S., Linsky, R. B., & Nelson, C. E. (1961). The phyllostomid bats, *Ectophylla alba* and *Vampyrum spectrum*, in Costa Rica. *Journal of Mammalogy*, 44(2), 186–189.
85. Capusso, G. L. (2007). Análise morfométrica comparativa e biogeografia dos pequenos *Artibeus* brasileiros Leach, 1821 (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae).
86. Mikalauskas, J. S., Moratelli, R., & Peracchi, A. L. (2006). Ocorrência de *Chiroderma doriae* Thomas (Chiroptera, Phyllostomidae) no Estado de Sergipe, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(3), 877–878. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000300035>
87. Taddei, V. a., & Lim, B. K. (2010). A new species of *Chiroderma* (Chiroptera, Phyllostomidae) from Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 70(2), 381–386. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842010000200021>
88. Gregorin, R., Vasconcellos, K. L., & Gil, B. B. (2015). Two new range records of bats (Chiroptera: Phyllostomidae) for the Atlantic Forest, eastern Brazil. *Mammalia*, 79(1), 121–124. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2013-0142>
89. Olímpio, A. P. M., Ventura, M. C. da S., Mascarenhas, M. de J. O., Nascimento, D. C. do, Andrade, F. A. G. de, Fraga, E. da C., & Barros, M. C. (2016). Bat fauna of the Cerrado savanna of eastern Maranhão, Brazil, with new species occurrences. *Biota Neotropica*, 16(3), 1–6. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2015-0089>
90. Rocha, P. A., Pedrosa, M. A., & Velazco, P. M. (2018). First record of *Platyrrhinus fusciventris* (Chiroptera, Phyllostomidae) for the Caatinga biome. *Mammalia*, 82(2), 178–182. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2016-0170>
91. Velazco, P. M., Gardner, A. L., & Patterson, B. D. (2010). Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 159(3), 785–812. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00610.x>

92. Velazco, P. M. (2005). Morphological Phylogeny of the Bat Genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the Description of Four New Species. *Fieldiana: Zoology*, 105, 1–54. [https://doi.org/10.3158/0015-0754\(2005\)105](https://doi.org/10.3158/0015-0754(2005)105)
93. Portella, T. P., Kaku-Oliveira, N. Y., Barros, J. de S., & Sessegolo, G. C. (2017). First record of the vulnerable bat *Furipterus horrens* (Cuvier, 1828) (Chiroptera: Furipteridae) in the state of Paraná, southern Brazil. *Check List*, 13(4), 127–134. <https://doi.org/10.15560/13.4.127>
94. Bocchiglieri, A., dos Reis, D. S., & de Melo, D. M. (2016). *Thyroptera discifera* (Lichtenstein & Peters, 1854) (Chiroptera: Thyropteridae): First record in the state of Sergipe, northeastern Brazil. *Check List*, 12(4). <https://doi.org/10.15560/12.4.1940>
95. Rocha, Patrício A., Mikalauskas, J. S., Bocchiglieri, A., Feijó, J. A., & Ferrari, S. F. (2013). An update on the distribution of the Brazilian funnel-eared bat, *Natalus macrourus* (Gervais, 1856) (Mammalia, Chiroptera), with new records from the Brazilian northeastern. *Check List*, 9(3), 675–679. <https://doi.org/10.15560/9.3.675>
96. Moras, L. M., Gregorin, R., Sattler, T., & Tavares, V. da C. (2018). Uncovering the diversity of dog-faced bats of the genus *Cynomops* (Chiroptera: Molossidae), with the redescription of *C. milleri* and the description of two new species. *Mammalian Biology*, 89, 37–51. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.12.005>
97. Bernardi, I. P., Miranda, J. M. D., & Passos, F. C. (2009). Status taxonômico e distribucional do complexo *Eumops bonariensis* (Chiroptera: Molossidae) no sul do Brasil. *Zoologia*, 26(1), 183–190.
98. Best, T. L., Hunt, J. L., McWilliams, L. A., & Smith, K. G. (2002). *Eumops auripendulus*. *American Society of Mammalogists*, (708), 1–5. <https://doi.org/10.1644/0.708.1/2600494>
99. Suckow, U. M. S., Bianconi, G. V., Parolin, L. C., & Lima, I. P. (2010). First occurrences of the greater bonneted eumops *perotis* (molossidae) in the state of paraná and synthesis of the known records for brazil. *Biota Neotropica*, 10(3), 453–456. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032010000300039>
100. Willig, M. R. (1985). Ecology, Reproductive Biology, and Systematics of *Neoplatymops mattogrossensis* (Chiroptera: Molossidae). *Journal of Mammalogy*, 66(4), 618–628. <https://doi.org/10.2307/1380788>
101. Oliveira, F. V. de, Almeida, T. G. de, & Stumpp, R. (2019). New record of the rare peale's free-tailed bat, *Nyctinomops aurispinosus* (PEALE, 1848) (Chiroptera: Molossidae), for the cerrado of southeastern Brazil. *Oecologia Australis*, 23(03), 690–697. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2303.28>
102. Jones, J. k., & Arroyo-Cabrales, J. (1990). *Nyctinomops aurispinosus*. *The American Society of Mammalogists*, 350, 1–3. <https://doi.org/10.2307/1377135>
103. Best, T. L., Kiser, W. M., & Rainey, J. C. (1997). *Eumops Glaucinus*. *Mammalian Species*, 551, 1–6.
104. Medina, C. E., Gregorin, R., Zeballos, H., Zamora, H. T., & Moras, L. M. (2014). A new species of *Eumops* (Chiroptera: Molossidae) from southwestern Peru. *Zootaxa*, 3878(1), 19–36. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3878.1.2>

- 105.Rocha, P. A. da, Ferrari, S. F., Feijó, A., & Pedroso, M. A. (2015). First record of the big free-tailed bat, *Nyctinomops macrotis* (Chiroptera, Molossidae), for the semi-arid caatinga scrublands of northeastern Brazil. *Mastozoologia Neotropical*, 22(1), 195–200.
- 106.Miranda, J. M. D., Bernardi, I. P., & Passos, F. C. (2006). A new species of *Eptesicus* (Mammalia:Chiroptera:Vespertilionidae). *Zootaxa*, 68, 57–68. <https://doi.org/10.5281/zenodo.175037>
- 107.Barquez, R. M., Braun, J. K., & Mares, M. A. (1999). The bats of Argentina. *Special Publications The Museum Texas Tech University*, 42, 1–275. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.142628>
- 108.Moratelli, R. (2012). *Myotis simus* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Mammalian Species*, 44(892), 26–32.
- 109.Miranda, J. M. D., Kaku-Oliveira, N. Y., Munster, L. C., Bernardi, I. P., Moro-Rios, R. F., & Passos, F. C. (2010). Primeiros dados de uma colônia reprodutiva de *Myotis levis* (I. Geoffroy, 1824) nos campos de Palmas, Paraná, Brasil (Vespertilionidae). *Chiroptera Neotropical* (Vol. 16).
- 110.Moratelli, R., Peracchi, A. L., Dias, D., & De Oliveira, J. a. (2011). Geographic variation in South American populations of *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Chiroptera, Vespertilionidae), with the description of two new species. *Mammalian Biology*, 76(5), 592–607. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.01.003>
- 111.Simmons, N. B., & Voss, R. S. (1998). The Mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical Lowland Rainforest Fauna Part 1 Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237, 2–219.
- 112.Davis, W. B. (1966). Review of South American Bats of the Genus *Eptesicus*. *The Southwestern Naturalist*, 11(2), 245–274.
- 113.Rinehart, J. B., & Kunz, T. H. (2006). *Rhinophylla pumilio*. *Mammalian Species*, 791, 1–5. <https://doi.org/10.1644/791.1>
- 114.Mantilla-Meluk, H., & Baker, R. J. (2010). New Species of *Anoura* (Chiroptera: Phyllostomidae) from Colombia, with systematic remarks and Notes on the distribution of the *A. geoffroyi* complex. *Museum of Texas Tech University*, 292, 1–19.
- 115.Farneda, F. Z., Grelle, C. E. V., Rocha, R., Ferreira, D. F., López-Baucells, A., & Meyer, C. F. J. (2019). Predicting biodiversity loss in island and countryside ecosystems through the lens of taxonomic and functional biogeography. *Ecography*, 1–10. <https://doi.org/10.1111/ecog.04507>
- 116.Pires, D. P. de S., & Fabián, M. E. (2013). Diversidade, riqueza e estratificação vertical de espécies de morcegos em um remanescente de Mata Atlântica no Sul do Brasil. *Biotemas*, 26(4), 121–131. <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2013v26n4p121>
- 117.Carvalho, W. D. (2015). Influência da altitude na história de vida de morcegos Phyllostomidae (Chiroptera, Mammalia) na Floresta Atlântica. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.
- 118.Colombo, G. T. (2018). Influência dos traços funcionais na distribuição de morcegos insetívoros aéreos em uma paisagem insularizada. Instituto nacional de pesquisas da Amazônia.

119. Feijó, A., Rocha, P. A. Da, & Althoff, S. L. (2015). New species of *Histiotus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from northeastern Brazil. *Zootaxa*, 4048(3), 412–427. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4048.3.4>
120. Louzada, N. S. V. (2015). Quirópteros do Alto rio Cuiabá, SESC Serra Azul, MT: ecomorfologia e distribuição em um mosaico de paisagens do Cerrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro.
121. Xavier, B. da S. (2018). Raridade em morcegos Phyllostomidae (Mammalia:Chiroptera) na Mata Atlântica brasileira Rio de Janeiro. Universidade do Estado do Rio de Janeiro.
122. Carvalho, F. (2015). Estrutura vertical de uma assembleia de morcegos (Mammalia:Chiroptera) em ambiente de Mata Atlântica no sul do Brasil. Universidade Federal do Paraná. <https://doi.org/10.1377/hlthaff.2013.0625>
123. Muylaert, R. d. L., Stevens, R. D., Esbérard, C. E. L., Mello, M. A. R., Garbino, G. S. T., Varzinczak, L. H., ... Galetti, M. (2017). ATLANTIC BATS: a data set of bat communities from the Atlantic Forests of South America. *Ecology*, 98(12), 3227. <https://doi.org/10.1002/ecy.2007>
124. Sicotti Maas, A. C., Dias, D., Pol, A., Almeida Martins, M., de Araújo, R. M., Bret Gil, B., Lúcio Peracchi, A. (2013). New records of bats for the state of Piauí, northeastern Brazil (Mammalia: Chiroptera). *Check List*, 9(2), 445–449. <https://doi.org/10.15560/9.2.445>
125. Carter, D. C., & Dolan, P. G. (1978). Catalogue of type specimens of neotropical bats in selected European museums. In *Catalogue of type specimens of neotropical bats in selected European museums*. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.142635>

CAPÍTULO 2. ESTRUTURA FILOGENÉTICA E MONTAGEM DE COMUNIDADES DE MORCEGOS NA TRANSIÇÃO BIOGEOGRÁFICA DOS PRINCIPAIS *HOSTPOTS* DA AMÉRICA DO SUL

Silva, D. C.^{1*}, Oliveira, H. F. M.², Domingos, F.M.C.B.³

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade do Estado de Mato Grosso, Nova Xavantina, MT 78690-000, Brazil.

²Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF 70910-000, Brazil

³Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR 81531-580, Brazil

A ser submetido para publicação no periódico Global Ecology and Biogeography

RESUMO

A região de transição entre o Cerrado e a Mata Atlântica abriga gradientes ecológicos importantes que podem ser melhor examinados investigando, em conjunto, os processos ecológicos e evolutivos que moldam as comunidades biológicas. Aqui, nós usamos um modelo coevolutivo para inferir sobre os processos de montagem de comunidades de morcegos na região de transição Cerrado-Mata Atlântica, como filtragem ambiental, exclusão competitiva e montagem neutra de espécies. Verificamos também como as variáveis ambientais e históricas influenciam nos padrões da diversidade beta filogenética e se havia mudanças abruptas na composição das comunidades no gradiente ambiental da região de transição em direção as regiões centrais de ambos os biomas. Nós encontramos que o modelo de exclusão competitiva obteve maior suporte estatístico em relação a filtragem ambiental e modelo neutro na região de transição, e que este processo pode estar relacionado com a sobreposição de nicho de espécies com características funcionais semelhantes. Além disso, a variação da diversidade beta filogenética é influenciada principalmente por variáveis ambientais, como a precipitação anual, altura do dossel e precipitação do trimestre mais quente. Encontramos também que há mudança abrupta na variação da diversidade beta filogenética da região de transição em direção a região central do bioma Cerrado. Os resultados, portanto, fornecem novas perspectivas sobre os processos que determinam a montagem das comunidades biológicas na região Neotropical e enfatizam a importância de reconhecer os processos coevolutivos ao interpretar os dados das comunidades.

Palavras-chave: biogeografia, Chiroptera, CAMI, diversidade beta filogenética, ecótono .

ABSTRACT

The transition region between the Cerrado and the Atlantic Forest harbors important ecological gradients that can be better examined by integrating the investigation of ecological and evolutionary processes that shape biological communities. Here, we use a coevolutionary model to infer bat communities assembly processes in the Cerrado-Atlantic Forest ecotone region, such as environmental filtering, competitive exclusion, and neutral species assembly. We also investigated how environmental and historical variables influence the phylogenetic beta diversity patterns and whether there are abrupt species composition changes in the environmental gradient from the transition region towards the central regions of both biomes. We found that the competitive exclusion model better statistical support than the environmental filtering and neutral models in the transition region, and that this process may be related to niche overlap of species with similar functional traits. In addition, variation in phylogenetic beta diversity is mainly influenced by environmental variables such as annual precipitation, canopy height and precipitation in the warmest quarter. We also found that there is an abrupt change in the variation of phylogenetic beta diversity from the transition region towards the central region of the Cerrado biome. Our results, therefore, provide new perspectives on the processes that determine the assembly of biological communities in the Neotropical region, and emphasize the importance of recognizing coevolutionary processes when interpreting community data.

Keywords: biogeography, Chiroptera, CAMI, ecotone, phylogenetic beta diversity.

1. INTRODUÇÃO

A distribuição espacial da biodiversidade e a composição das comunidades biológicas podem ser determinados por diferentes filtros abióticos (Whittaker, 1962; Ricklefs, 1987; Willis & Whittaker, 2002). Notavelmente, a hipótese mais conhecida para explicar padrões de distribuição em larga escala é que a riqueza da maioria dos grupos taxonômicos variam segundo um gradiente latitudinal, padrão explicado tanto por fatores históricos e evolutivos quanto ambientais e contemporâneos (Hawkins *et al.*, 2003; Graham *et al.*, 2006). Um outro padrão frequentemente invocado para explicar os padrões de distribuição de comunidades de organismos terrestres, é de que os ecótonos apresentam níveis relativamente altos de biodiversidade, potencialmente relacionados com diferentes fatores abióticos, muitos dos quais facilitariam a dispersão e o estabelecimento de indivíduos de diferentes espécies dentro da zona de transição (Risser, 1995). Mesmo considerando as evidências já disponíveis sobre a correlação entre os preditores ambientais e tais padrões de diversidade em grande escala para muitos táxons, é ainda incerta a extensão e generalização destes padrões para outras dimensões da biodiversidade como, por exemplo, a diversidade filogenética, nos gradientes ambientais existentes em áreas de transição.

Medidas de diversidade e dispersão filogenética (super-dispersão ou agrupamento) são amplamente utilizadas na ecologia de comunidades para inferir processos de montagem de comunidades (Webb *et al.*, 2002; Kembel *et al.*, 2010; Cavender-Bares *et al.*, 2012; Tucker *et al.*, 2017). Quando as espécies dentro de uma comunidade estão agrupadas filogeneticamente, elas são provavelmente ecologicamente semelhantes, indicando a possibilidade de que a comunidade pode ser estruturada por filtros ambientais ou de habitat, em que apenas espécies com características funcionais necessárias para persistir em um determinado tipo de habitat são encontradas (Mayfield & Levine, 2010; Cadotte & Davies, 2016). Alternativamente, se as espécies de uma comunidade são super-dispersas filogeneticamente, ou menos relacionadas evolutivamente umas das outras do que o esperado ao acaso, a competição pode ter estruturado a comunidade excluindo fenótipos muito semelhantes (Mayfield & Levine, 2010; Cadotte & Davies, 2016). Adicionalmente, a filobeta-diversidade, uma medida baseada na diversidade filogenética, busca compreender as alterações espaciais na estrutura filogenética entre comunidades em uma escala regional (Graham & Fine, 2008). Essas métricas podem contribuir para o compreensão dos mecanismos determinantes da estrutura e composição das comunidades ecológicas em gradientes ambientais, proporcionando cenários ideais para avaliar a contribuição relativa da

interação entre as espécies e suas respostas às mudanças nas características ambientais (Chaves *et al.*, 2007; Silva-Pereira *et al.*, 2020).

Ambientes de transição abrigam gradientes ecológicos importantes que podem ser melhor examinados usando uma abordagem filogenética pois, desta forma, é possível elucidar a influência dos fatores históricos e contemporâneos que moldaram essas comunidades (Kark & van Rensburg, 2006; Cadotte & Davies, 2016). As áreas de transição podem ser consideradas centros de origem evolutiva (Smith *et al.*, 1997), e podem possibilitar testes robustos de padrões biogeográficos, por apresentarem alta heterogeneidade de habitat e um espaço climático diferenciado em escalas espaciais razoavelmente fáceis de serem tratadas analiticamente (Fortin *et al.*, 2000; Moncrieff *et al.*, 2016). Ecótonos em escala biogeográfica são, via de regra, áreas com alta diversidade de espécies, pois contemplam espécies provenientes de ambientes distintos (Risser, 1995). Consequentemente, devido à grande influência da vegetação na estrutura ambiental, há evidências de que as propriedades do ecossistema e as comunidades animais respondem paralelamente à esta variação estrutural da vegetação (Risser, 1995; Van Rensburg *et al.*, 2009; Kark, 2013).

Neste estudo, exploramos fatores contemporâneos e históricos para explicar a variação da diversidade e estrutura filogenética na transição de dois dos principais *hostpots* de conservação da biodiversidade na América do Sul, a Mata Atlântica e o Cerrado (Myers *et al.*, 2000). A mudança gradativa da vegetação na transição Cerrado-Mata Atlântica é moldada principalmente pela sazonalidade da precipitação e umidade do solo, que resulta em proporções variáveis de espécies de cerrado e espécies florestais, de modo que a vegetação fica localmente homogênea (Durigan & Ratter, 2006; Terra *et al.*, 2018). Além disso, eventos históricos, como as flutuações climáticas do Quaternário, levaram à mudanças na configuração e distribuição da vegetação, ocasionando expansão da floresta para áreas de cerrado e vice-versa (Durigan & Ratter 2006, Costa *et al.*, 2018). Por outro lado, eventos topográficos e tectônicos (e.g., formação dos planaltos e serras), respectivamente, levaram à mudanças na paisagem que podem ter impactado a diversificação das linhagens e a distribuição da diversidade filogenética na Mata Atlântica e nos planaltos do Cerrado (Ab'Sáber, 2000; Hoorn *et al.*, 2010). Tais locais geralmente apresentam habitats com alta estabilidade climática, e que sustentam maiores níveis de diversidade taxonômica e filogenética e, portanto, possuem um papel importante na sustentação da biodiversidade futura (Graham *et al.*, 2006; Costa *et al.*, 2018).

Apesar de abrigar um número excepcionalmente alto de espécies, os padrões de biodiversidade na transição Cerrado-Mata Atlântica raramente foram explorados. A fauna de morcegos desses biomas compreendem, em conjunto, aproximadamente 60% das espécies de morcegos registradas no Brasil, incluindo registros de espécies ameaçadas e restritas geograficamente (Nogueira *et al.*, 2018). Os preditores ambientais são frequentemente relatados como um fator limitante ou determinante dos padrões de distribuição de morcegos (Presley & Willig, 2010; Farneda *et al.*, 2015; López-González *et al.*, 2015; Mendes *et al.*, 2017). Essa relação com as características ambientais (e.g., altitude e precipitação) indicam que os morcegos estão principalmente agrupados filogeneticamente em ecossistemas distintos (Patrick & Stevens, 2014; Grimshaw & Higgins, 2017; Presley *et al.*, 2018). Assim, utilizamos variáveis climáticas e da estrutura da vegetação (como *proxy* dos fatores contemporâneos); e estabilidade climática e elevação (como *proxy* dos fatores históricos), para investigar como eles explicam a variação da diversidade (filobetadiversidade) e estrutura filogenética (super-dispersa ou agrupada) de morcegos na transição Cerrado-Mata Atlântica. Nesta perspectiva, nossas abordagens buscaram responder às seguintes questões e testar as seguintes hipóteses: i) Quais processos ecológicos melhor explicam a montagem das comunidades de morcegos da transição Cerrado-Mata Atlântica? Nossa hipótese é que as comunidades da transição irão reunir espécies dos diferentes biomas e, dada a homogeneidade local da estrutura da vegetação na região de transição, espécies com atributos funcionais semelhantes tenderão a competir por recursos, o que acarretará em um processo de exclusão competitiva moldando as comunidades (Risser, 1995; Mayfield & Levine, 2010). ii) Os mecanismos que determinam a estrutura das comunidades das regiões centrais são os mesmos que na transição entre os biomas? Nossa hipótese é que os fatores contemporâneos serão os principais mecanismos que determinam a estrutura das comunidades de morcegos na região de transição, pois são os principais precursores da manutenção desses gradientes (Durigan & Ratter, 2006; Terra *et al.*, 2018). Por outro lado, os fatores históricos serão os principais fatores que determinam as comunidades de morcegos nas regiões centrais dos biomas, visto que estes locais apresentam habitats de maior estabilidade climática, que pode favorecer maiores níveis de diversidade taxonômica e filogenética (Costa *et al.*, 2018). iii) A variação na estrutura filogenética das comunidades (filobetadiversidade) é moldada pela distância das regiões centrais do bioma até as regiões de transição? Nossa hipótese é que os padrões dessas dimensões serão alterados de acordo com a distância, uma vez que, as espécies estão adaptadas às

características de cada gradiente ambiental (Risser, 1995; Toms & Lesperance, 2003). Neste caso, haverá pontos de interrupção na filobetadiversidade, indicando mudanças composicionais abruptas entre a transição e as regiões centrais dos biomas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Visão geral dos biomas

Realizamos nossas análises na região biogeográfica de transição entre os dois *hotspots* de conservação da biodiversidade brasileiros: Cerrado e Mata Atlântica. O Cerrado é o segundo maior bioma brasileiro, e considerado a savana mais rica da região Neotropical (Klink & Machado, 2005). O bioma é composto por um mosaico de floresta seca, floresta estacional decidual e savanas densas, abertas e inundadas (Silva *et al.*, 2006; Ribeiro & Walter, 2008). O clima da região é sazonal, com chuvas bem definidas (outubro-março) e períodos secos (maio-setembro), a temperatura média anual é de 24°C e a precipitação de 1.500 mm (Alvares *et al.*, 2013). A Mata Atlântica está localizada na costa leste da América do Sul, compreendendo uma área extensa ao longo de um gradiente latitudinal (Ribeiro *et al.*, 2009). A Mata Atlântica abrange uma variedade de formações vegetacionais (por exemplo, restingas, florestas costeiras, densas, mistas e semidecíduas; Oliveira-Filho and Fontes 2000). O clima pode ser descrito como principalmente tropical úmido, passando a temperado em sua extensão mais meridional (Peel *et al.*, 2007).

2.2. Dados das espécies

Montamos um banco de dados com as comunidades de morcegos nos biomas Cerrado e Mata Atlântica por meio de um levantamento de ocorrência em dados disponíveis em referências bibliográficas. Para o Cerrado, utilizamos as bases de dados ISI Web of Knowledge e Google Scholar, utilizando palavras-chave “Chiroptera Cerrado”, “bats Cerrado” e “morcegos Cerrado”. Além disso, realizamos uma busca em banco de dados das teses e dissertações do portal CAPES (<https://catalogodeteses.capes.gov.br/catalogo-teses/#!/>). Para a Mata Atlântica, utilizamos um banco de dados já publicado de comunidades de morcegos (Muylaert *et al.*, 2017). Cada unidade amostral foi, portanto, uma lista com todas as espécies presentes em cada comunidade. Nós definimos as comunidades com uma grade de ~20 km e extraímos as informações de presença e ausência das espécies para célula da grade. Utilizamos um limite geográfico da transição entre os dois biomas baseado na

delimitação feita por Arruda et al. (2017), que utilizou propriedades do solo e variáveis climáticas para definir tais limites. Desta forma, fomos capazes de definir as comunidades de morcegos encontradas tanto na região de transição propriamente dita, quanto no Cerrado e Mata Atlântica. Descartamos das nossas análises todas as comunidades próximas aos demais biomas que circundam os dois biomas, i.e., Caatinga, Amazônia e Pantanal, para diminuir a interferência de outros fatores biogeográficos que atuam nessas regiões. Excluímos também todas as comunidades com riqueza menor que seis espécies para cada comunidade para diminuir o viés amostral. Obtivemos no total 183 comunidades com 111 espécies de morcegos. Dessas, 98 estão no Cerrado, 67 na Mata Atlântica e 18 na região de transição (Fig.1).

2.3. Dados filogenéticos e funcional

Usamos a filogenia de morcegos mais recente e completa com amostragem em nível de espécies (<http://vertlife.org/phylosubsets>-Upham et al. 2019). Optamos por usar a carga da asa (*relative wing loading*-RWL) como nossa característica funcional de interesse porque é conhecida por ser um importante *proxy* para capacidade de voo dos morcegos e partição de recursos (Norberg & Rayner, 1987; Marinello & Bernard, 2014; Luo *et al.*, 2019). Os morcegos com maior carga da asa (ou seja, maior massa corporal em relação à área de superfície da asa) voam em velocidades mais altas e distâncias maiores permitindo-lhes estender sua distribuição mesmo em paisagens fragmentadas (Norberg & Rayner, 1987; Luo *et al.*, 2019). Já os morcegos com baixos valores de RWL possuem vôo mais lento com manobrabilidade eficiente em vegetação densa, o que é útil para reduzir a distância entre a detecção de presas por ecolocalização e o vôo de ataque (Norberg & Rayner, 1987; Marinello & Bernard, 2014).

2.4. Diversidade beta filogenética

Para testar as hipóteses 2 e 3, nós calculamos a diversidade beta filogenética (β SOR) e seus componentes de turnover (β SIM) e aninhamento (β SNE) com base na diversidade filogenética (PD de Faith) usando o índice de Sørensen com a função `phylo.beta.pair` do pacote *betapart* (Baselga & Orme, 2012), que é baseado no comprimento total de ramificações compartilhadas e não compartilhadas entre comunidades pareadas. Usamos

modelos nulos para comparar as assembleias de espécies observadas e aleatórias para avaliar as diferenças na diversidade beta filogenética (Molina-Venegas, 2019). Geramos comunidades nulas usando a função *phylosor.rnd* do pacote *picante* (Kembel *et al.*, 2010), randomizando as espécies nos terminais da filogenia 999 vezes enquanto mantivemos as espécies constantes (Leprieur *et al.*, 2012). Em seguida, calculamos o tamanho do efeito padronizado (SES) para testar se nossa diversidade beta filogenética observada difere da expectativa aleatória. Para essa etapa, utilizamos a função *ses.PBD*

(<https://pedrohbraga.github.io/CommunityPhylogenetics>), com
$$SES = \frac{X_{obs} - X_{null}}{SDX_{null}}$$

onde, X_{obs} é o valor PhyloSor observado, X_{null} é a média da distribuição nula e $s.d.(X_{null})$ é o desvio padrão da distribuição nula (Leprieur *et al.*, 2012). Assim, podemos determinar se as comunidades são: mais diferente do que o esperado ao acaso (ou seja, $obs > mean(null) = SES.PhyloSor$ positivo); mais semelhantes do que o esperado ao acaso (ou seja, $obs < mean(null) = SES.PhyloSor$ negativo); ou aleatoriamente dissimilares, ou seja, tão diferentes quanto esperaríamos ao acaso ($obs = mean(null) = 0$ PhyloSor). Utilizaremos a sigla PBD (*phylogenetic beta diversity*) para nos referirmos à diversidade beta filogenética observada, e SES.PBD para a estimativa com efeito padronizado.

2.4. Preditores ambientais

Testamos a influência de fatores ecológicos utilizando 19 variáveis bioclimáticas constituídas por camadas ambientais de temperatura e precipitação, combinadas com extremos máximos e mínimos, sazonalidade e médias anuais, mensais e diárias, que estão disponíveis no conjunto de dados ambientais do *WorldClim v2* (Fick, Stephen E, Hijmans, 2017; <http://www.worldclim.org>) com resolução de 0,01° (~1 km). Utilizamos o *Variance Inflation Factor* (VIF) para reduzir a dimensionalidade dessas variáveis, de forma a evitar multicolinearidade, com o pacote *usdm* (Naimi, 2017), utilizando $VIF < 3$ como valor de corte para alta colinearidade (Zuur *et al.*, 2010). Calculamos o VIF para cada ambiente separadamente, Cerrado, Mata Atlântica e Transição (Tabela 1).

Utilizamos duas variáveis que representam a estrutura da vegetação: 1) calculamos a proporção da vegetação de cada célula com os dados da coleção 5.0 do MapBiomas (<https://mapbiomas.org/colecoes-mapbiomas-1?cama set language=pt-BR>) com uma série temporal de 15 anos com intervalo de dois anos entre si (2005-2019) e manipulamos com o plugin disponível em QGIS (<https://qgis.org>). Reamostramos as camadas para uma resolução

espacial (~500 m) e criamos um *buffer* de ~20 km para cada centróide com 1600 pontos distribuídos em cada célula. Com isso, nós extraímos a proporção da vegetação natural com oito camadas entre o período de 2005-2019 e, por fim, calculamos a média entre a série temporal. Ainda, 2) calculamos a média da altura do dossel (Simard *et al.*, 2011; Varzinczak *et al.*, 2020) com um *buffer* de ~20 km para cada centróide e extraímos a informação com 576 pontos distribuídos em cada comunidade (célula) utilizando a mesma resolução espacial da camada (~1km).

Testamos a influência dos fatores históricos com os dados de elevação digital disponíveis em *Shuttle Radar Topography Mission* (SRTM-<https://www2.jpl.nasa.gov/srtm/>) com resolução espacial de um arco-segundo (~ 30 m) utilizando o pacote *raster* (Hijmans *et al.*, 2020). Utilizamos também duas alternativas de estabilidade climática: os dados de estabilidade climática baseados na mudança florística da América do Sul dos últimos 30 mil de anos (Costa *et al.*, 2018) (vamos chamar de Estabilidade) e a estimativa contínua de estabilidade climática de 21.000 anos atrás do conjunto de dados StableClim, baseado no experimento TraCe21ka (Fordham *et al.*, 2017; Brown *et al.*, 2020) (vamos chamar de Paleoclima). Esse último modelo reconstrói importantes flutuações paleoclimáticas regionais durante o último evento de deglaciação e simula com precisão os padrões climáticos atuais (Brown *et al.*, 2020; Fordham *et al.*, 2017).

Calculamos a distância (km) no ambiente QGIS (<https://qgis.org>) entre os centroides de cada comunidade do Cerrado e Mata Atlântica até o ponto mais próximo da região de transição para verificar se há mudanças abruptas na filobetadiversidade. Padronizamos todas as variáveis independentes (Desvio padrão = 1 e média = 0) antes da utilização nas análises estatísticas subsequentes.

2.3. Análise de dados

Para responder a nossa primeira pergunta, utilizamos a análise CAMI (*Community Assembly Model Inference*) (Ruffley *et al.* 2019, consulte para mais detalhes da metodologia). Essa análise é resumida em quatro etapas: 1) definição das comunidades regionais (Cerrado e Mata Atlântica) que representam o *pool* de espécies, e comunidades locais (Transição) para inferência dos modelos de montagem; 2) a inclusão de um atributo funcional (morfológico) para simulação da evolução de características sob um modelo de movimento browniano (BM) (Felsenstein, 1985) ou modelo de Ornstein-Uhlenbeck (OU) (Hansen, 1997; Butler & King, 2004). Nós utilizamos o OU por apresentar melhor

desempenho em nossas análises (Tabela S1); 3) simulação com 1000 repetições com dados da filogenia que representa o *pool* de espécies regional, e filogenia das espécies locais com o modelo de evolução de característica (OU) para cada modelo, isto é, neutro, filtro ambiental e exclusão competitiva; e 4) estimar o desempenho dos modelos com as abordagens de *Random Forest* (RF) e *Approximate Bayesian Computation* (ABC). Assim, é possível avaliar quais, dentre os três modelos (neutro, filtro ambiental e exclusão competitiva), melhor explicam a probabilidade das espécies presentes nas comunidades regionais (Cerrado e Mata Atlântica) estarem presentes nas comunidades amostradas na região de interesse local, no caso a transição Cerrado-Mata Atlântica. O modelo neutro, é aquele em que as espécies das comunidades regionais (Cerrado e Mata Atlântica) tem a mesma probabilidade de persistir nas comunidades locais (transição) (Hubbell, 2001). O modelo de filtro ambiental é selecionado por uma abordagem coevolutiva que relaciona características entre espécies e seu ambiente com a probabilidade de persistência em uma comunidade (detalhes em Ruffley et al. 2019). Em resumo, a força da filtragem ambiental é medida pela valor de *tau* que varia de 0 a 60, valores próximos ao zero indicam que há um forte efeito da filtragem ambiental e valores altos indicam um efeito baixo ou moderado do modelo de filtro ambiental. Por último, o modelo de exclusão competitiva é aquele onde haveria exclusão de espécies com fenótipos semelhantes ao fenótipo médio da comunidade local (transição). Ao contrário da filtragem ambiental, quando o valores de *tau* são mais próximos de 60, indicam um forte efeito da exclusão competitiva. Nós utilizamos o RF para estimar os modelos, para isso nós utilizamos os parâmetros padrões do modelo com 1000 árvores de decisão e medimos o poder do RF por meio de taxas de erro *out-of bag* (OOB). Utilizamos o ABC para medir a força (*tau estimate*) dos processos de montagem de exclusão competitiva (t_C) e filtragem ambiental (t_E) (Ruffley et al. 2019).

Para responder a segunda pergunta e escolher os melhores preditores do PBD e SES.PBD nós utilizamos métodos de aprendizado de máquina com base em algoritmos de *Random Forest* (RF) com o pacote VSURF (Genuer et al., 2015). Nesta abordagem, a seleção das variáveis é realizada em três etapas: a primeira etapa é de eliminação e classificação preliminares, ou seja, classifica as variáveis de importância (VI) e elimina as variáveis irrelevantes; a segunda etapa seleciona as variáveis envolvidas no modelo RF que possuem menores valores de erro (*out-of-bag error*, OOB); na terceira etapa, um limite de inclusão de variáveis é definido com base na média dos valores absolutos de OOB entre os valores dos modelos RF antes da exclusão de cada variável (Genuer et al., 2015).

Para verificar a variação geográfica do PBD e SES.PBD no gradiente ambiental, e responder nossa terceira pergunta, utilizamos uma regressão por partes, uma técnica estatística utilizada para modelar limiares ecológicos (Toms & Lesperance, 2003). Utilizamos o pacote *segmented* (Muggeo, 2008) para identificar pontos de quebra (*breakpoints*) nos valores de x (distância) onde a inclinação da função linear muda.

3. RESULTADOS

3.1. Padrões gerais

Do total de 183 comunidades com 111 espécies, 18 estavam no limite de transição com um total de 58 espécies. As espécies da transição são representadas por seis famílias de Chiroptera; Phyllostomidae (34 espécies), Molossidae (12 espécies), Vespertilionidae (9 espécies), Emballonuridae, Natalidae e Noctilionidae (uma espécie cada) (Tabela S2). Em relação a coocorrência, 53 espécies ocorrem nos três ambientes, Transição, Cerrado e Mata Atlântica; quatro espécies ocorrem na Transição e Cerrado; e uma espécie ocorre somente na Transição (*Lonchophylla bokermanni*).

Na região de transição Cerrado-Mata Atlântica (18 comunidades), troca de linhagens filogenética (0.26 ± 0.04) teve uma contribuição maior para o valor da diversidade β PBD (β -total = 0.43 ± 0.04 ; Fig.2a). Os biomas Cerrado e Mata Atlântica seguiram o mesmo padrão (β -total = 0.46 ± 0.06 e 0.44 ± 0.04 , respectivamente) (Fig.2a). A variação no SES.PBD entre transição, Cerrado e Mata Atlântica são semelhante (SES = -0.98 ± 0.42 , -1.12 ± 0.60 e -1.02 ± 0.48 , respectivamente) (Fig. 2b)

3.1 Processo de montagem das comunidades

Corroborando a nossa hipótese, as previsões do processo de montagem das comunidades utilizando o RF e probabilidades posteriores do modelo de ABC para as 18 comunidades da região de transição indicaram maior suporte para o modelo de exclusão competitiva, com o segundo maior suporte para o modelo neutro (Tabela 2, Fig. 3). A taxa de erro OOB para o classificador RF foram de 30.6% (0.306) (Fig. S1). A estimativas de parâmetros t_c para o modelo de exclusão competitiva apresentou valores intermediários (próximo ao 40) para cada comunidade em um modelo OU de evolução de atributos (Fig. 4, Tabela S3). O RF e ABC apresentaram relação entre a força do processo de competição e o suporte recebido pelo melhor modelo (Fig. S2, Tabela S3).

3.2. Principais preditores da diversidade beta filogenética

As variáveis selecionadas de acordo com *Random Forest* estavam de acordo com nossa hipótese para determinar a variação do PBD e SES.PBD nos biomas Cerrado, Mata Atlântica e região de transição (Tabela 3). Como esperado, o SES.PBD da região de transição foi melhor explicado pela precipitação anual (bio12) e altura do dossel (Fig.5a e 5b). O PBD foi melhor explicado pela precipitação do trimestre mais quente (bio18) (Fig. 5c e Tabela 3). O PBD e SES.PBD dos biomas Cerrado e Mata Atlântica foram melhor explicados por fatores contemporâneos e históricos (Tabela 3). O SES.PBD do Cerrado foi melhor explicado pela proporção da vegetação, altura do dossel, altitude, temperatura média do trimestre mais úmido (bio8) e precipitação do trimestre mais frio (bio19). Já o PBD do Cerrado foi influenciado pelo paleoclima, proporção da vegetação, precipitação anual (bio12), precipitação do trimestre mais quente e frio (bio18 e bio19). O SES.PBD da Mata Atlântica foi melhor explicado pela proporção da vegetação e pela altitude. O PBD foi melhor explicado pelo paleoclima, faixa anual de temperatura (bio7) e temperatura média do trimestre mais úmido (bio8).

3.3. Variação na filobeta-diversidade com a distância

A relação entre a distância da região de transição para estimar pontos de quebra ou mudanças na variação do PBD e SES.PBD foi significativa para o bioma Cerrado ($r^2 = 0.18$, $p < 0.0001$ e $r^2 = 0.07$, $p < 0.01$, respectivamente). Especificamente, encontramos um ponto de quebra no ponto 6.008 da distância (~400 km) que indica mudança abrupta na variação de PBD, ou seja, há um declínio do PBD da região de transição em direção às regiões mais centrais do bioma Cerrado (Fig. 6a). Já a variação no SES.PBD tem inclinação invertida, onde o ponto de quebra que ocorre em 5.88 (~370 km) tem mudança abrupta com relação positiva, ou seja, há aumento do SES.PBD em direção às regiões centrais do Cerrado (Fig.6c). A relação entre a distância da região de transição para estimar pontos de quebra ou mudanças na variação do PBD e SES.PBD não foi significativa para a Mata Atlântica, ou seja, a distância da região de transição não explica pontos de quebra composicional na variação das comunidades dessa região (Fig.6b e 6d).

4. DISCUSSÃO

Neste estudo, descobrimos que a exclusão competitiva é o processo ecológico que melhor explica a montagem das comunidades da região de transição Cerrado-Mata Atlântica. Encontramos padrões contrastantes na diversidade beta filogenética em relação à distância da região de transição com as regiões centrais dos Biomas. Além disso, encontramos que as variáveis climáticas e altura do dossel são as principais impulsionadoras da diversidade beta filogenética na região de transição.

4.1. Processo de montagem de comunidade

Ao usar o CAMI para distinguir os processos de montagem das comunidades da região de transição, o modelo de exclusão competitiva possui maior suporte estatístico em relação à filtragem ambiental e ao modelo neutro (Tabela 2), corroborando a nossa hipótese original. Esse resultado pode ser explicado por duas principais linhas de evidências, que tratam basicamente da mesma argumentação, porém em escalas temporais distintas. Primeiro, dada a baixa variação na estrutura vegetal em escala local na região de transição (Durigan & Ratter, 2006), e assumindo que o nosso atributo funcional escolhido (RWL) representa bem a utilização de recursos ambientais, quando as espécies alcançam a região de transição e compartilham o mesmo espaço de nicho nesta região, elas irão competir por recursos, resultando na exclusão dos competidores menos eficientes (MacArthur & Levins, 1967; Cardillo, 2011). Segundo, as zonas de transição podem ter acumulado espécies de ambos os biomas ao longo do tempo, resultando em uma diversidade filogenética mais alta do que a encontrada no interior dos mesmos, sustentando associações bióticas de ambas as regiões biogeográficas e, portanto, implicando em um cenário de superdispersão filogenética, ou seja, a competição pode ter estruturado historicamente a comunidade excluindo fenótipos muito semelhantes (Case *et al.*, 2005; Mayfield & Levine, 2010; Fritz & Rahbek, 2012; Mazel *et al.*, 2016). Aqui, nós assumimos que a carga da asa atua como um representante adequado para o nicho das espécies, o que inevitavelmente implica, de acordo com os nossos resultados, que a sobreposição de nicho é forte na região de transição. A maioria das espécies (~80%) dessa região possuem carga da asa de valores intermediários e altos (> 35, Tabela S2). Espécies de morcegos com valores altos e intermediários de *relative wing loading* (RWL) como, por exemplo, os frugívoros, indicam maior flexibilidade no uso do espaço e capacidade de se mover entre os fragmentos, em comparação com espécies que possuem menores valores de RWL, que são mais adaptadas em ambientes

florestais, por sua alta capacidade de fazer manobras (Norberg & Rayner, 1987; Marinello & Bernard, 2014; Farneda *et al.*, 2019). Esse atributo funcional está associado com as guildas ecológicas e tipo de ecolocalização dessas espécies (Marinello & Bernard, 2014), o que facilita o entendimento de diferentes padrões de vôo e a capacidade de explorar o ambiente. Assim, apesar da inferência dos processos de montagem de comunidades ainda ser um desafio para a ecologia, os modelos coevolutivos têm sido um avanço importante para esclarecer processos de exclusão competitiva relacionados com a sobreposição de nicho (Mazel *et al.*, 2016; Pontarp *et al.*, 2019; Ruffley *et al.*, 2019; Pontarp, 2021).

4.2. Efeito das variáveis ambientais na diversidade beta filogenética

Apesar de termos encontrado padrões semelhantes para a diversidade beta filogenética entre os três ambientes estudados, o efeito das variáveis preditoras na variação do PBD e SES.PBD foi diferente entre eles. Corroborando a nossa hipótese, a variação do PBD e SES.PBD das comunidades de morcegos na região de transição Cerrado-Mata Atlântica está sendo principalmente influenciada por variáveis ambientais, no caso a precipitação anual, altura do dossel e precipitação do trimestre mais seco (Fig.5). Nossos resultados indicam que o SES.PBD tem um declínio a medida que aumenta a altura do dossel, isso sugere que substituição está mais relacionada com o Cerrado, ou seja, nas regiões com vegetação mais alta que estão mais próxima da Mata Atlântica as espécies são mais semelhantes do que esperado ao acaso. Esse resultado está relacionado com os padrões observados de coocorrência, onde as comunidades da transição compartilham mais espécies com o Cerrado, indicando que essa região pode apresentar uma maior semelhança ambiental com o bioma Cerrado e que pode ter limitado o compartilhamento das espécies da transição entre a Mata Atlântica. A variação do PBD pode estar relacionado tanto ao gradiente ambiental quanto à dispersão dos organismos (Graham & Fine, 2008). O estudo de Graham and Fine (2008) sugerem que a baixa dispersão ou alta dispersão pode levar a um alto PBD e baixo PBD, respectivamente. Ainda, modelos coevolutivos combinando gradiente ambiental com a dispersão também encontraram relação negativa da dispersão com o PBD (Jang *et al.*, 2022). Por mais que não tenhamos testamos a dispersão, nossos resultados sugerem que a capacidade de mobilidade dos morcegos pode também ter influenciado na variação do PBD, e não apenas o gradiente ambiental isoladamente.

4.3. Influência da distância da transição na mudança abrupta do PBD

A nossa hipótese de mudança abrupta na variação do PBD em direção as regiões mais centrais dos biomas foi parcialmente corroborada. Houve mudança abrupta significativa tanto com o SES.PBD quanto o PBD observado com as regiões centrais do Cerrado (Fig. 5a e 5c). Nas regiões centrais da Mata Atlântica houve uma mudança mas não está relacionado com a distância da transição, indicando que provavelmente outros fatores atuam nessa variação (Tabela 3). Encontramos padrões contrastantes no ponto de quebra da variação do PBD e SES.PBD do Cerrado. Esses resultados são importantes para entendermos como PBD está moldado nesses ambientes, por exemplo, há um decréscimo do PBD observado que indica que a região com distância de ~400 km da transição pode ser mais homogênea e que tem pouca variação no *turnover* dessas comunidades. Já o SES.PBD tem um acréscimo a partir do ponto de quebra, que indica que essas comunidades tem um tendência de ser mais diferentes do que as comunidades próximas da transição. Embora as espécies da transição majoritariamente coocorram no Cerrado (57 das 58 presentes na transição), esse ponto de quebra possivelmente indica a limitação de distribuição de algumas espécies de morcegos (por exemplo, Trevelin *et al.*, 2013). Além disso, também é possível que as espécies estejam sofrendo uma seleção direcional induzida pelo ambiente em direção às condições locais em diferentes habitats ao longo do gradiente ambiental (Jang *et al.*, 2022).

5. CONCLUSÃO

Utilizando um modelo ecoevolutivo, encontramos evidências de que a exclusão competitiva é o principal processo determinando a montagem das comunidades de morcegos na região de transição Cerrado-Mata Atlântica. Nossos resultados indicaram que os principais preditores do PBD são variáveis ambientais e que provavelmente a região de transição tem semelhança com o gradiente ambiental observado no Cerrado, porém não na Mata Atlântica. Além disso, nossos resultados mostram padrões contrastantes entre a variação do PBD observado e SES.PBD em direção às regiões centrais do Cerrado o que, de forma complementar, auxilia no esclarecimento da substituição de espécies ao longo desse gradiente.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab'Sáber, A.N. (2000) Space occupied by the expansion of dry climates in South America during the Quaternary ice ages. *Instituto Geológico*, **21**, 71–78.
- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., De Moraes Gonçalves, J.L. & Sparovek, G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, **22**, 711–728.
- Arruda, D.M., Fernandes-Filho, E.I., Solar, R.R.C. & Schaefer, C.E.G.R. (2017) Combining climatic and soil properties better predicts covers of Brazilian biomes. *Science of Nature*, **104**.
- Baselga, A. & Orme, D.L. (2012) betapart : an R package for the study of beta diversity. *Methods in ecology and evolution*, **3**, 808–812.
- Brown, S.C., Wigley, T.M.L., Otto-Bliesner, B.L. & Fordham, D.A. (2020) StableClim , continuous projections of climate stability from 21000 BP to 2100 CE at multiple spatial scales. *Scientific Data*, **7**, 1–13.
- Butler, M.A. & King, A.A. (2004) Phylogenetic Comparative Analysis: A Modeling Approach for Adaptive Evolution. <https://doi.org/10.1086/426002>, **164**, 683–695.
- Cadotte, M. & Davies, T. (2016) Phylogenies in ecology: a guide to concepts and methods.
- Cardillo, M. (2011) Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales : linking phylogenetic community ecology with macroecology. *The Royal Society*, **366**, 2545–2553.
- Case, T.J., Holt, R.D., Mcpeek, M.A. & Keitt, T.H. (2005) The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos*, **108**, 28–46.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A. & Bazzaz, F.A. (2012) Phylogenetic Overdispersion in Floridian Oak Communities. *The American naturalist*, **163**, 823–843.
- Chaves, J., Chust, G. & Thébaud, C. (2007) *The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. Scaling Biodiversity* (ed. by D. Storch), P. Marquet), and J.H. Brown), pp. 151–167. Santa Fe.
- Costa, G.C., Hampe, A., Ledru, M.-P., Martinez, P.A., Mazzochini, G.G., Shepard, D.B., Werneck, F.P., Moritz, C. & Carnaval, A.C. (2018) Biome stability in South America over the last 30 kyr: Inferences from long-term vegetation dynamics and habitat modelling. *Global Ecology and Biogeography*, **27**, 285–297.

- Durigan, G. & Ratter, J.A. (2006) Successional changes in Cerrado and Cerrado/Forest ecotonal vegetation in western São Paulo state, Brazil, 1962-2000. *Edinburgh journal of botany*, **63**, 119–130.
- Farneda, F.Z., Grelle, C.E.V., Rocha, R., Ferreira, D.F., López-Baucells, A. & Meyer, C.F.J. (2019) Predicting biodiversity loss in island and countryside ecosystems through the lens of taxonomic and functional biogeography. *Ecography*, 1–10.
- Farneda, F.Z., Rocha, R., López-Baucells, A., Groenenberg, M., Silva, I., Palmeirim, J.M., Bobrowiec, P.E.D. & Meyer, C.F.J. (2015) Trait-related responses to habitat fragmentation in Amazonian bats. *Journal of Applied Ecology*, **52**, 1381–1391.
- Felsenstein, J. (1985) Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist*, **125**, 1–15.
- Fick, Stephen E, Hijmans, R.J. (2017) WorldClim 2 : new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **37**, 4302–4315.
- Fordham, D.A., Saltré, F., Haythorne, S., Wigley, T.M.L., Otto-Bliesner, B.L., Chan, K.C. & Brook, B.W. (2017) PaleoView: a tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales. *Ecography*, **40**, 1348–1358.
- Fortin, M.J., Olson, R.J., Ferson, S., Iverson, L., Hunsaker, C., Edwards, G., Levine, D., Butera, K. & Klemas, V. (2000) Issues related to the detection of boundaries. *Landscape Ecology*, **15**, 453–466.
- Fritz, S.A. & Rahbek, C. (2012) Global patterns of amphibian phylogenetic diversity. *Journal of Biogeography*, **39**, 1373–1382.
- Genuer, R., Poggi, J.-M., Tuleau-Malot, C. & Tuleau, C. (2015) VSURF: An R Package for Variable Selection Using Random Forests. *The R Journal, R Foundation for Statistical Computing*, **7**, 19–33.
- Graham, C.H. & Fine, P.V.A. (2008) Phylogenetic beta diversity : linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, **11**, 1265–1277.
- Graham, C.H., Moritz, C. & Williams, S.E. (2006) Habitat history improves prediction of biodiversity in rainforest fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 632–636.
- Grimshaw, J.R. & Higgins, C.L. (2017) Environmental correlates of phylogenetic structure in Mexican bat communities.
- Hansen, T.F. (1997) Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation.

- Evolution*, **51**, 1341–1351.
- Hawkins, B. a., Field, R., Cornell, H. V., Currie, D.J., Guégan, J.-F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., Brien, E.O., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**, 3105–3117.
- Hijmans, R.J., Etten, J. Van, Sumner, M., Cheng, J., Bevan, A., Bivand, R., Busetto, L., Canty, M., Forrest, D., Golicher, D., Gray, J., Greenberg, J.A., Karney, C., Mattiuzzi, M., Mosher, S., Shortridge, A. & Wueest, R. (2020) raster: Geographic Data Analysis and Modeling. *R package version 3.0-12*.
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. & Antonelli, A. (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, **330**, 927–931.
- Hubbell, S.P. (2001) *Biodiversity and Biogeography*.
- Jang, Y.T., Brännström, Å. & Pontarp, M. (2022) The interactive effects of environmental gradient and dispersal shape spatial phylogenetic patterns. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **10**, 1–12.
- Kark, S. (2013) *Ecotones and Ecological Gradients. Ecological system* (ed. by R. Leemans), pp. 147–160.
- Kark, S. & van Rensburg, B.J. (2006) Ecotones: Marginal or central areas of transition? *Israel Journal of Ecology and Evolution*, **52**, 29–53.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. & Webb, C.O. (2010) Picante : R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464.
- Klink, C.A. & Machado, R.B. (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*, **19**, 707–713.
- Leprieur, F., Albouy, C., De Bortoli, J., Cowman, P.F., Bellwood, D.R. & Mouillot, D. (2012) Quantifying Phylogenetic Beta Diversity: Distinguishing between ‘True’ Turnover of Lineages and Phylogenetic Diversity Gradients. *PLoS ONE*, **7**, e42760.
- López-González, C., Presley, S.J., Lozano, A., Stevens, R.D. & Higgins, C.L. (2015) Ecological biogeography of Mexican bats: The relative contributions of habitat heterogeneity, beta diversity, and environmental gradients to species richness and

- composition patterns. *Ecography*, **38**, 261–272.
- Luo, B., Santana, S.E., Pang, Y., Wang, M., Xiao, Y. & Feng, J. (2019) Wing morphology predicts geographic range size in vespertilionid bats. *Scientific Reports*, **9**, 1–6.
- MacArthur, R. & Levins, R. (1967) Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, **101**, 377–385.
- Marinello, M.M. & Bernard, E. (2014) Wing morphology of neotropical bats: A quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology*, **92**, 141–147.
- Mayfield, M.M. & Levine, J.M. (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, **13**, 1085–1093.
- Mazel, F., Davies, T.J., Gallien, L., Renaud, J., Groussin, M., Münkemüller, T. & Thuiller, W. (2016) Influence of tree shape and evolutionary time-scale on phylogenetic diversity metrics. *Ecography*, **39**, 913–920.
- Mendes, P., With, K.A., Signorelli, L. & De Marco, P. (2017) The relative importance of local versus landscape variables on site occupancy in bats of the Brazilian Cerrado. *Landscape Ecology*, **32**, 745–762.
- Molina-Venegas, R. (2019) Avoiding potential biases in ses.PD estimations with the Picante software package. *bioRxiv*, 1–11.
- Moncrieff, G.R., Bond, W.J. & Higgins, S.I. (2016) Revising the biome concept for understanding and predicting global change impacts. *Journal of Biogeography*, **43**, 863–873.
- Muggeo, V.M.R. (2008) Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R news*, **8**, 20–25.
- Muylaert, R. d. L., Stevens, R.D., Esbérard, C.E.L., Mello, M.A.R., Garbino, G.S.T., Varzinczak, L.H., Faria, D., Weber, M. d. M., Kerches Rogeri, P., Regolin, A.L., Oliveira, H.F.M. d., Costa, L. d. M., Barros, M.A.S., Sabino-Santos, G., Crepaldi de Morais, M.A., Kavagutti, V.S., Passos, F.C., Marjakangas, E.L., Maia, F.G.M., Ribeiro, M.C. & Galetti, M. (2017) ATLANTIC BATS: a data set of bat communities from the Atlantic Forests of South America. *Ecology*, **98**, 3227.
- Myers, N., Mittermeier, R. a., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G. a. B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–8.
- Naimi, B. (2017) Package “usdm”. *Uncertainty Analysis for Species Distribution Models*.
- Nogueira, M.R., Lima, I.P., Garbino, G.S.T., Moratelli, R., Tavares, V. da C., Gregorin, R.

- & Peracchi, A.L. (2018) Updated checklist of Brazilian bats: version 2018.1. Comitê da Lista de Morcegos do Brasil – CLMB. Sociedade Brasileira para o Estudo de Quirópteros (Sbeq).
- Norberg, U.. & Rayner, J.M.. (1987) Ecological Morphology and Flight in Bats (Mammalia, Chiroptera) - Wing Adaptations, Flight Performance, Foraging Strategy and Echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **316**, 335–427.
- Oliveira-Filho, A.T. & Fontes, M.A.L. (2000) Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica*, **32**, 793–810.
- Patrick, L.E. & Stevens, R.D. (2014) Investigating sensitivity of phylogenetic community structure metrics using North American desert bats. *Journal of Mammalogy*, **95**, 1240–1253.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. (2007) *Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification Hydrology and Earth System Sciences Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification.*
- Pontarp, M. (2021) Ecological opportunity and adaptive radiations reveal eco-evolutionary perspectives on community structure in competitive communities. *Scientific Reports*, **11**, 1–11.
- Pontarp, M., Brännström, Å. & Petchey, O.L. (2019) Inferring community assembly processes from macroscopic patterns using dynamic eco-evolutionary models and Approximate Bayesian Computation (ABC). *Methods in Ecology and Evolution*, **10**, 450–460.
- Presley, S.J., Cisneros, L.M., Higgins, C.L., Klingbeil, B.T., Scheiner, S.M. & Willig, M.R. (2018) Phylogenetic and functional underdispersion in Neotropical phyllostomid bat communities. *Biotropica*, **50**, 135–145.
- Presley, S.J. & Willig, M.R. (2010) Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography*, **19**, 185–199.
- Van Rensburg, B.J., Levin, N. & Kark, S. (2009) Spatial congruence between ecotones and range-restricted species: Implications for conservation biogeography at the sub-continental scale. *Diversity and Distributions*, **15**, 379–389.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (2008) *As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. Cerrado: ecologia e flora* (ed. by S.M. Sano, S.P. Almeida), and J.F. Ribeiro), pp.

- 151–212. Planaltina, Embrapa-CPAC.
- Ribeiro, M.C., Metzger, J.P., Martensen, A.C., Ponzoni, F.J. & Hirota, M.M. (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 1141–1153.
- Ricklefs, R.E. (1987) Community Diversity : Relative Roles of Local and Regional Processes Author (s): Robert E . Ricklefs Published by : American Association for the Advancement of Science Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1698957> . *Science*, **235**, 167–171.
- Risser, P.G. (1995) The Status of the Science Examining Ecotones between more homogeneous vegetation associations. *Bioscience*, **45**, 318–325.
- Ruffley, M., Peterson, K., Week, B., Tank, D.C. & Harmon, L.J. (2019) Identifying Models of Trait-Mediated Community Assembly Using Random Forests and Approximate Bayesian Computation. *Department of Biological Sciences*, 1–43.
- Silva-Pereira, I., Meira-Neto, J.A.A., Rezende, V.L. & Eisenlohr, P. V. (2020) Biogeographic transitions as a source of high biological diversity: Phylogenetic lessons from a comprehensive ecotone of South America. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **44**, 125528.
- Silva, J.F., Fariñas, M.R., Felfili, J.M. & Klink, C.A. (2006) Spatial heterogeneity , land use and conservation in the cerrado region of. *Journal of Biogeography*, **33**, 536–548.
- Simard, M., Pinto, N., Fisher, J.B. & Baccini, A. (2011) Mapping forest canopy height globally with spaceborne lidar. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **116**, 4021.
- Smith, T.B., Wayne, R.K., Girman, D.J. & Bruford, M.W. (1997) A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science*, **276**, 1855–1857.
- Terra, M.D.C.N.S., Santos, R.M. Dos, Prado Júnior, J.A., Mello, J.M. de, Scolforo, J.R.S., Fontes, M.A.L., Schiavini, I., Reis, A.A. dos, Bueno, I.T., Magnago, L.F.S. & Steege, H. Ter (2018) Water availability drives gradients of tree diversity, structure and functional traits in the Atlantic-Cerrado-Caatinga transition, Brazil. *Journal of Plant Ecology*, **11**, 803–814.
- Toms, J.D. & Lesperance, M.L. (2003) Piecewise regression: A tool for identifying ecological thresholds. *Ecology*, **84**, 2034–2041.
- Trevelin, L.C., Silveira, M., Port-Carvalho, M., Homem, D.H. & Cruz-Neto, A.P. (2013) Use of space by frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a restored Atlantic

- forest fragment in Brazil. *Forest Ecology and Management*, **291**, 136–143.
- Tucker, C.M., Cadotte, M.W., Carvalho, S.B., Jonathan Davies, T., Ferrier, S., Fritz, S.A., Grenyer, R., Helmus, M.R., Jin, L.S., Mooers, A.O., Pavoine, S., Purschke, O., Redding, D.W., Rosauer, D.F., Winter, M. & Mazel, F. (2017) A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, **92**, 698–715.
- Upham, N.S., Esselstyn, J.A. & Jetz, W. (2019) Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *Plos Biology*, **17**, 1–44.
- Varzinczak, L.H., Zanata, T.B., Moura, M.O. & Passos, F.C. (2020) Geographical patterns and current and short-term historical correlates of phylogenetic diversity and endemism for New World primates. *Journal of Biogeography*, **47**, 890–902.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., Mcpeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and Community Ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **33**, 475–505.
- Whittaker, R.H. (1962) Classification of natural communities. *The Botanical Review*, **28**, 1–239.
- Willis, K.J. & Whittaker, R.J. (2002) Species diversity - scale matters. *Science*, **295**, 1245–1248.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N. & Elphick, C.S. (2010) A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 3–14.

7. FIGURAS

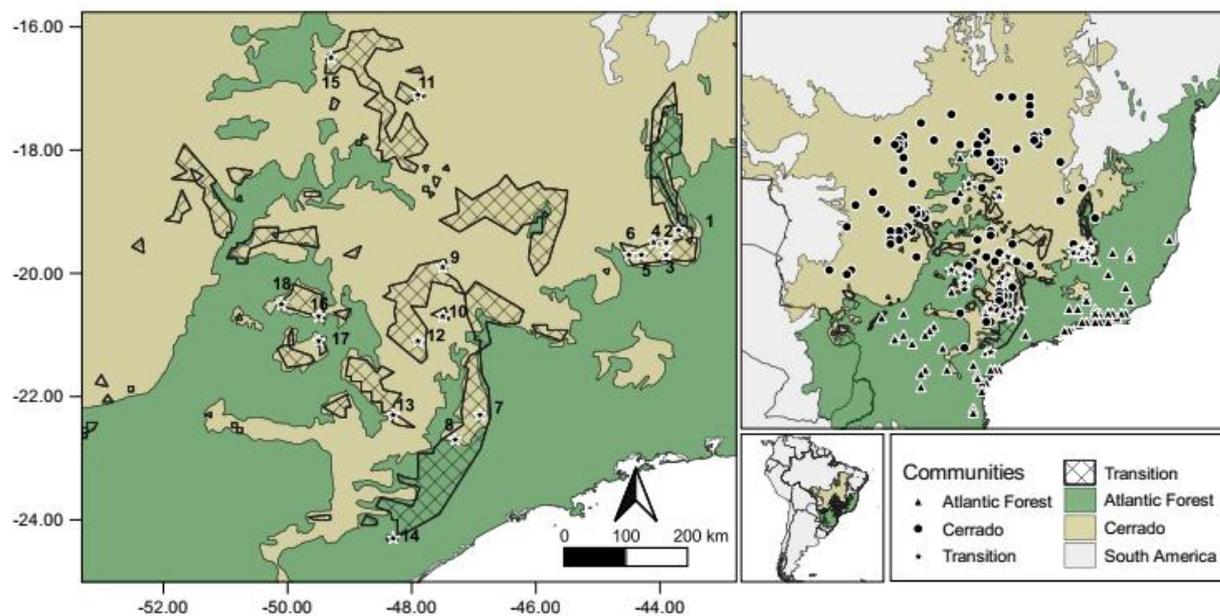


Figura 1. À esquerda, é evidenciada a distribuição das 18 comunidades da transição Cerrado-Mata Atlântica com identificação numérica de 1 a 18. À direita, observa-se a distribuição das 98 comunidades do Cerrado (círculos), 67 da Mata Atlântica (triângulos) e 18 da transição (estrelas).

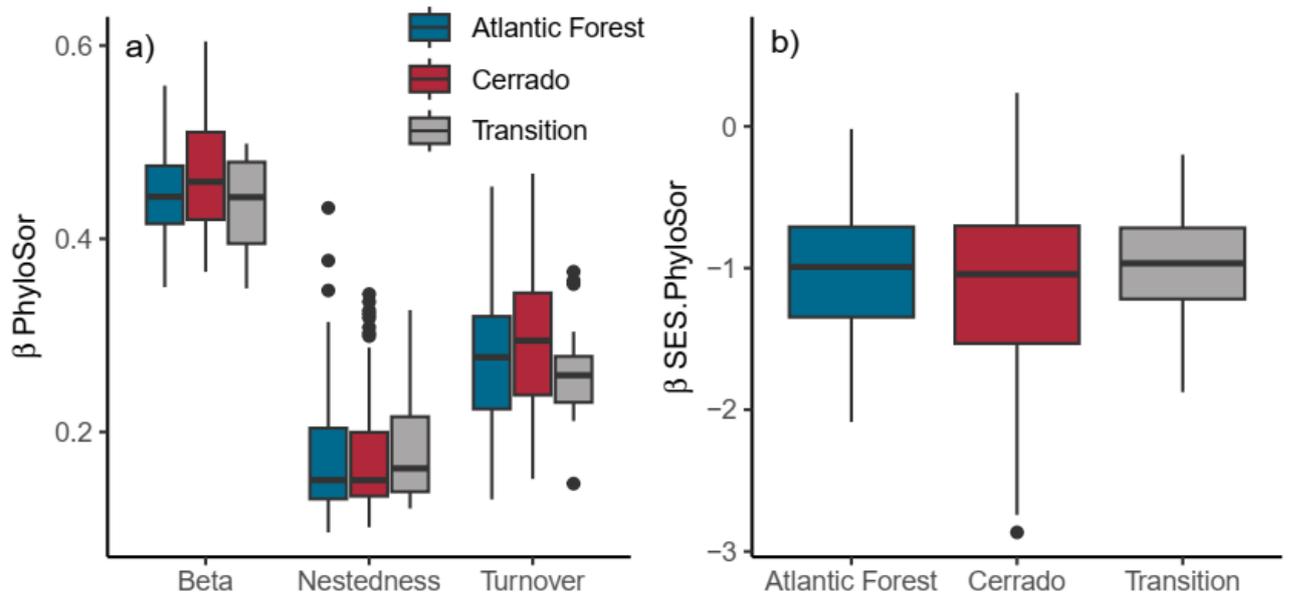


Figura 1. Padrões observados da filobetadiversidade. a) Filobetadiversidade observada calculada pelo índice de Sorensen com as partições *turnover* e aninhamento para cada região estudada; b) Filobetadiversidade calculada pelo índice de Sorensen com efeito padronizado que mantém a riqueza de espécies constante em cada comunidade.

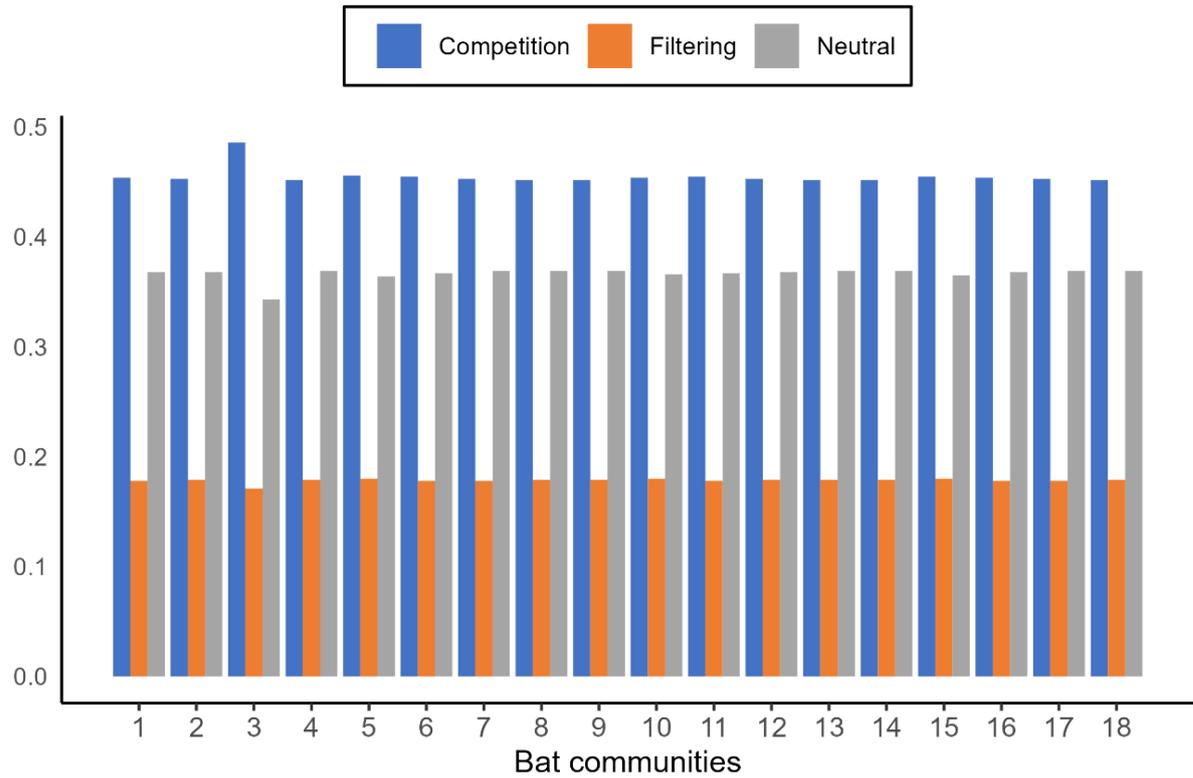


Figura 3. Previsões do modelo de montagem para as 18 comunidades de morcegos da transição Cerrado-Mata Atlântica. Suporte dos modelos estimado pelo algoritmo de *Random Forest*.

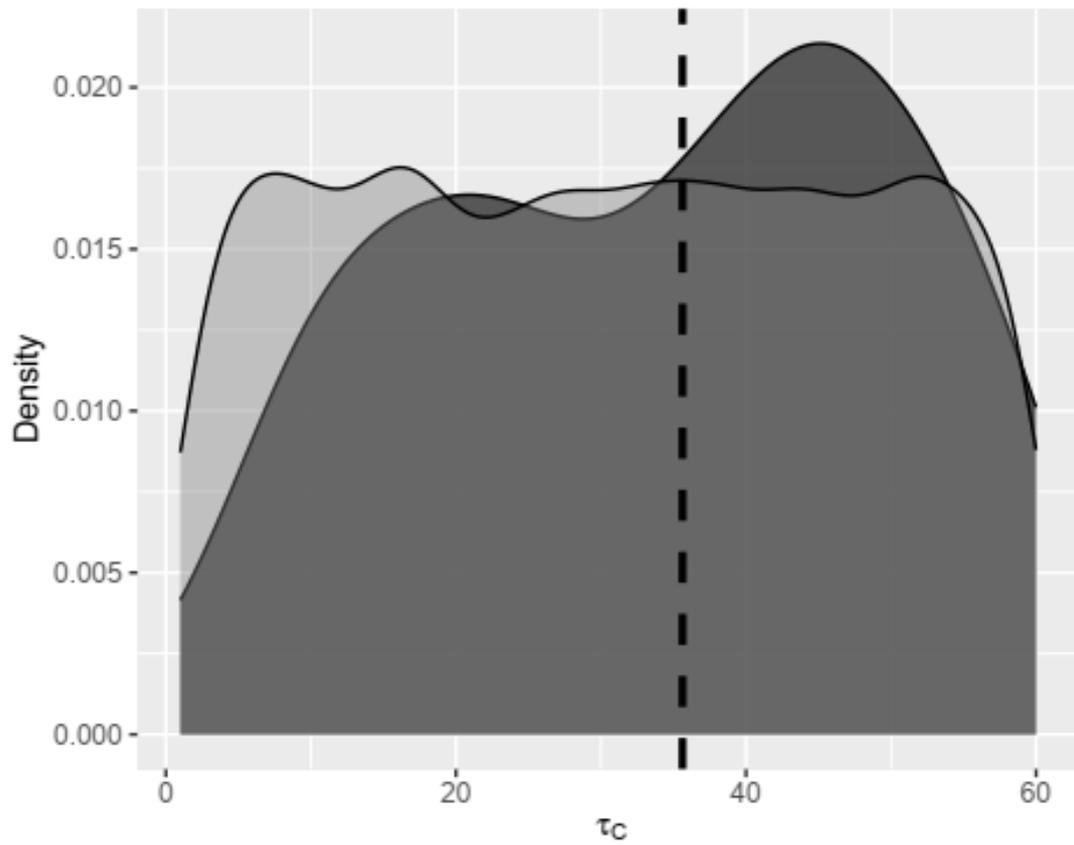


Figura 4. Distribuições de probabilidade *a priori* (cinza claro) e posteriores (cinza escuro) de t_C em um modelo de exclusão competitiva e evolução de características sob o modelo OU. A linha pontilhada representa a estimativa mediana de t_C .

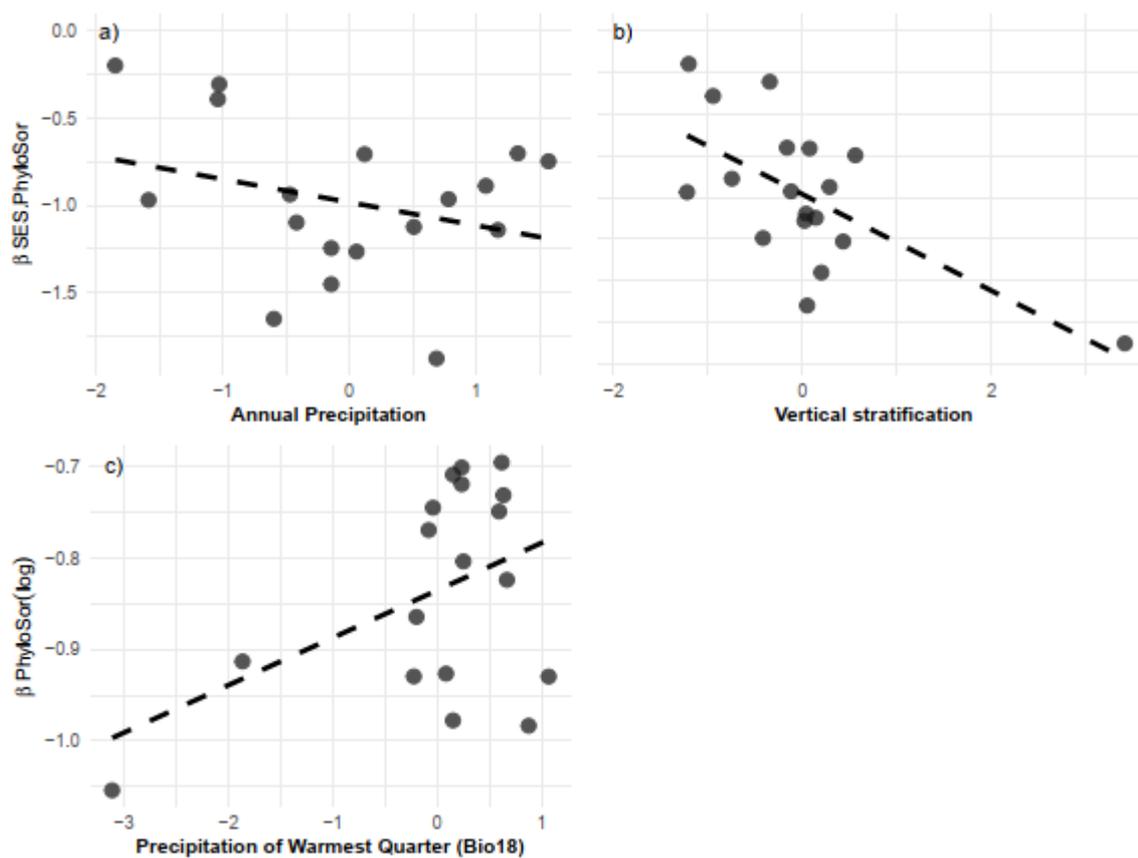


Figura 5. Regressão simples para indicar as direções gerais da relação entre as variáveis ambientais e as métricas de filobetadiversidade. Importância das variáveis escolhidas para representação foram estimadas por *Random Forest*. Diversidade beta filogenética padronizada em relação a precipitação anual (a) e a altura do dossel (b). Diversidade beta filogenética observada em relação a precipitação do trimestre mais quente (c).

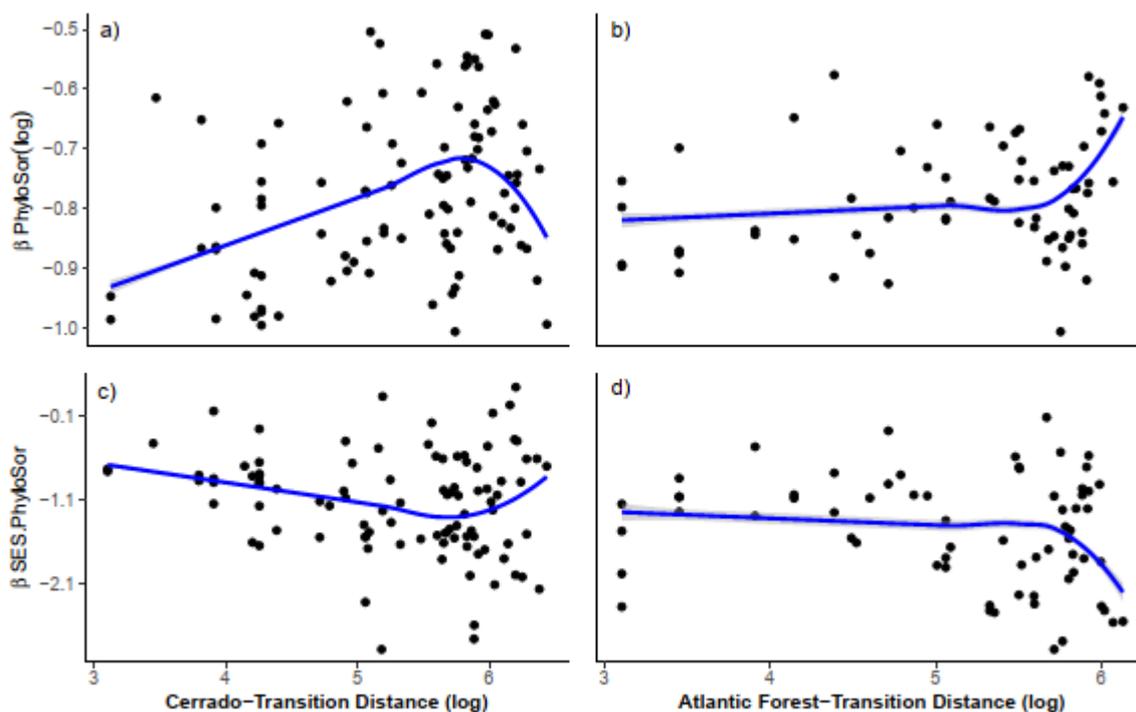


Figura 6. Regressão linear por partes (*Piecewise linear regression*) para indicar pontos de quebra (*breakpoints*) na distância geográfica em relação a filobetadiversidade. Relações significativas entre a distância do Cerrado com a mudança abrupta da filobetadiversidade observada (a) e padronizada (c). Relação não significativa entre a distância da Mata Atlântica com as mudanças da filobetadiversidade (b e d).

8. TABELAS

Tabela 1. Fator de Inflação da Variância (VIF) para as variáveis climáticas para cada bioma que foram incluídas nas análises (VIF<3).

Biomias	Variáveis	VIF
Transição	Annual Precipitation (Bio12)	2.157
	Precipitation of Wettest Month (Bio13)	1.337
	Precipitation of Warmest Quarter (Bio18)	1.046
	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6) (Bio7)	1.566
	Mean Temperature of Wettest Quarter (Bio8)	1.332
Cerrado	Annual Precipitation (Bio12)	1.305
	Precipitation of Warmest Quarter (Bio18)	1.992
	Precipitation of Coldest Quarter (Bio19)	1.474
	Isothermality (BIO2/BIO7) (×100) (Bio3)	1.702
	Mean Temperature of Wettest Quarter (Bio8)	1.526
Mata Atlântica	Precipitation of Wettest Month (Bio13)	1.087
	Precipitation of Coldest Quarter (Bio19)	2.090
	Isothermality (BIO2/BIO7) (×100) (Bio3)	2.128
	Temperature Annual Range (BIO5-BIO6) (Bio7)	1.491
	Mean Temperature of Wettest Quarter (Bio8)	1.196

Tabela 2. Previsões do modelo de montagem da comunidade de RF e probabilidades posteriores do modelo de ABC para todas as comunidades de morcegos da transição Cerrado-Mata Atlântica.

	RF			ABC		
	Competição	Filtro	Neutro	Competição	Filtro	Neutro
1	0.454	0.178	0.368	0.683	0.083	0.233
2	0.453	0.179	0.368	0.767	0.083	0.15
3	0.486	0.171	0.343	0.683	0.117	0.2
4	0.452	0.179	0.369	0.767	0.083	0.15
5	0.456	0.18	0.364	0.767	0.083	0.15
6	0.455	0.178	0.367	0.7	0.083	0.217
7	0.453	0.178	0.369	0.733	0.083	0.183
8	0.452	0.179	0.369	0.733	0.083	0.183
9	0.452	0.179	0.369	0.767	0.083	0.15
10	0.454	0.18	0.366	0.733	0.083	0.183
11	0.455	0.178	0.367	0.767	0.083	0.15
12	0.453	0.179	0.368	0.6	0.133	0.267
13	0.452	0.179	0.369	0.733	0.083	0.183
14	0.452	0.179	0.369	0.75	0.083	0.167
15	0.455	0.18	0.365	0.767	0.083	0.15
16	0.454	0.178	0.368	0.7	0.083	0.217
17	0.453	0.178	0.369	0.617	0.117	0.267
18	0.452	0.179	0.369	0.733	0.083	0.183

Tabela 3. Scores de importância das variáveis geradas pelos modelos *Random Forest* para SES.PBD e PBD. Em negrito são as variáveis significativas para cada bioma.

Variáveis	SES.PBD			PBD		
	Transição	Cerrado	Mata Atlântica	Transição	Cerrado	Mata Atlântica
Paleoclima	- 0.0015	0.0045	0.0125	0.0	0.0002	0.0005
Estabilidade	-0.0024	-0.0060	0.0089	0.0	0.0	0.0
Vegetação	0.0013	0.0314	0.0173	0.0	0.0004	0.0
Altura do dossel	0.0095	0.0154	0.0056	0.0	0.0	0.0
Altitude	-0.0062	0.0128	0.1088	0.0	0.0001	0.0
Precipitação anual (Bio12)	0.0206	0.0117	-	0.0	0.0002	-
Precipitação do mês mais chuvoso (Bio13)	-0.0016	-	0.0011	0.0	-	0.0
Precipitação do trimestre mais quente (Bio18)	-0.003	0.0048	-	0.0001	0.0003	-
Faixa anual de temperatura (BIO5-BIO6) (Bio7)	-0.0061	-	0.0043	-	-	0.0002
Mean Temperature of Wettest Quarter (Bio8)	-	0.0147	0.0066	-	0.0002	0.0001
Temperatura média do trimestre mais úmido (Bio19)	-	0.0240	0.0040	-	0.0005	0.0001
Isotermalidade (BIO2/BIO7) (×100) (Bio3)	-	0.0070	0.0137	-	0.0	0.0

8. MATERIAL SUPLEMENTAR

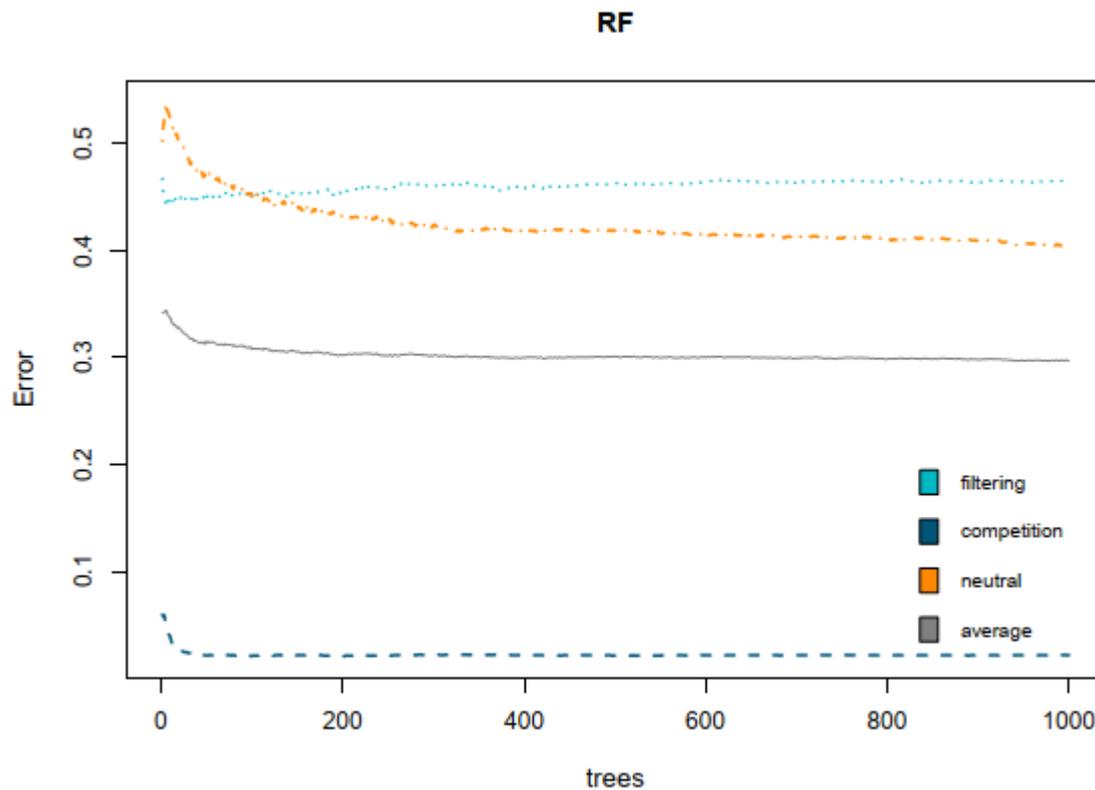


Figura suplementar 1. Taxas de erro ou proporção de simulações classificadas incorretamente, ao classificar modelos de montagem de comunidades e evolução de atributos com as 1000 árvores do Random Forest.

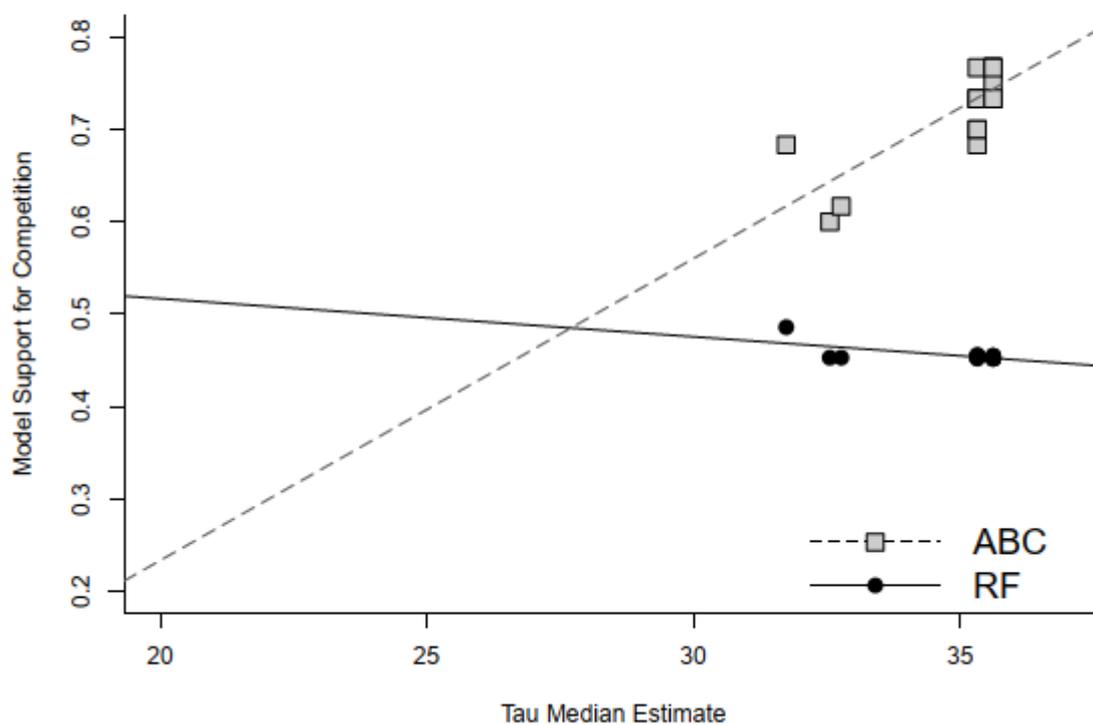


Figura suplementar 2. Modelos de regressão linear entre o suporte do modelo para exclusão competitiva, conforme previsto por RF e ABC e as estimativas de mediana t_c de ABC. O coeficiente de correlação ao comparar os valores de suporte do modelo de RF e as estimativas de t_c foi de 0,41, e ao comparar com o ABC o coeficiente foi de 0,62.

Tabela S1. Estimativas de parâmetros, probabilidades logarítmicas e pontuações AIC para modelos de evolução de características BM e OU. O modelo OU sempre foi o modelo de melhor ajuste.

	alpha	sig.sq	Lik	AIC	AICc
BM	0	8.39022	-411.517	827.0342	827.1453
	0.05	8.39022	-411.517	827.0342	827.1453
	0.1	8.39022	-411.517	827.0342	827.1453
	0.15	8.39022	-411.517	827.0342	827.1453
	0.2	8.39022	-411.517	827.0342	827.1453
	0.25	8.39022	-411.517	827.0342	827.1453
	0.3	8.39022	-411.517	827.0342	827.1453
	0.35	8.39022	-411.517	827.0342	827.1453
	0.4	8.39022	-411.517	827.0342	827.1453
	OU	0.01	8.911895	-406.921	819.8421
0.05		11.84809	-395.684	797.3687	797.593
0.098736		17.29962	-392.619	791.2375	791.4618
0.098736		17.29962	-392.619	791.2375	791.4618
0.098736		17.29963	-392.619	791.2375	791.4618
0.098736		17.29962	-392.619	791.2375	791.4618
0.098736		17.29962	-392.619	791.2375	791.4618
0.098736		17.29962	-392.619	791.2375	791.4618
0.098736		17.29962	-392.619	791.2375	791.4618
0.098736		17.29963	-392.619	791.2375	791.4618
0.098736		17.29962	-392.619	791.2375	791.4618
0.098736		17.29962	-392.619	791.2375	791.4618
0.098736		17.29962	-392.619	791.2375	791.4618

Tabela S2. Relação das espécies presentes em cada ambiente e valores da carga da asa (RWL). Os valores em cada ambiente representam a quantidade de comunidades que a espécie está presente.

Família	Espécie	Transição	Cerrado	Mata Atlântica	RWL
Phyllostomidae	<i>Anoura caudifer</i> *	13	60	47	40.96
	<i>Anoura geoffroyi</i> *	9	30	26	51.86
	<i>Artibeus concolor</i>	0	1	0	35.78
	<i>Artibeus fimbriatus</i> *	1	10	46	38.99
	<i>Artibeus lituratus</i> *	14	70	59	38.1
	<i>Artibeus obscurus</i> *	5	20	32	38.69
	<i>Artibeus planirostris</i> *	12	67	28	40.17
	<i>Carollia brevicauda</i> *	2	2	4	38.67
	<i>Carollia perspicillata</i> *	16	86	60	38.8
	<i>Chiroderma doriae</i> *	2	22	16	45.07
	<i>Chiroderma villosum</i> *	2	15	13	41.41
	<i>Choeroniscus minor</i>	0	1	0	40.34
	<i>Chrotopterus auritus</i> *	5	37	27	39.7
	<i>Dermanura anderseni</i>	0	1	0	27.35
	<i>Dermanura cinerea</i> *	2	32	12	27.37
	<i>Dermanura gnoma</i>	0	3	1	39.04
	<i>Desmodus rotundus</i> *	14	61	47	46.87

Em * são as espécies presentes nos três ambientes, Transição, Cerrado e Mata Atlântica

Em** são as espécies presentes na Transição e Cerrado

Em *** são as espécies presente apenas na Transição

Família	Espécie	Transição	Cerrado	Mata Atlântica	RWL
	<i>Diaemus youngi</i>	0	5	4	41.78
	<i>Diphylla ecaudata*</i>	5	12	16	51.56
	<i>Dryadonycteris capixaba</i>	0	0	3	27.57
	<i>Gardnerycteris crenulatum*</i>	2	13	5	35.1
	<i>Glossophaga soricina*</i>	16	82	43	43.9
	<i>Glyphonycteris behnii</i>	0	5	0	33.75
	<i>Glyphonycteris daviesi</i>	0	0	1	38.68
	<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	0	3	1	37.21
	<i>Lampronycteris brachyotis</i>	0	3	2	52.05
	<i>Lionycteris spurrelli</i>	0	7	0	42.49
	<i>Lonchophylla bokermanni***</i>	2	0	0	38.39
	<i>Lonchophylla dekeyseri**</i>	2	22	0	38.44
	<i>Lonchophylla mordax**</i>	1	2	0	21.45
	<i>Lonchophylla peracchii</i>	0	0	12	53.43
	<i>Lonchorhina aurita*</i>	1	12	5	46.39
	<i>Lophostoma brasiliense</i>	0	15	2	33.55
	<i>Lophostoma silvicolium</i>	0	9	0	47.58
	<i>Macrophyllum macrophyllum</i>	0	4	1	31.85
	<i>Mesophylla macconnelli</i>	0	4	0	45.19

Em * são as espécies presentes nos três ambientes, Transição, Cerrado e Mata Atlântica

Em** são as espécies presentes na Transição e Cerrado

Em *** são as espécies presente apenas na Transição

Família	Espécie	Transição	Cerrado	Mata Atlântica	RWL
	<i>Micronycteris hirsuta</i>	0	0	3	54.34
	<i>Micronycteris megalotis</i> *	4	12	17	40.76
	<i>Micronycteris microtis</i> *	1	5	10	36.11
	<i>Micronycteris minuta</i> *	2	11	8	40.76
	<i>Micronycteris sanborni</i>	0	1	0	40.15
	<i>Micronycteris schmidtorum</i>	0	2	1	41.09
	<i>Mimon bennettii</i> *	3	20	12	29.79
	<i>Phylloderma stenops</i>	0	6	3	30.42
	<i>Phyllostomus discolor</i> *	5	26	13	40.35
	<i>Phyllostomus elongatus</i>	0	6	0	34.03
	<i>Phyllostomus hastatus</i> *	10	42	25	36.68
	<i>Platyrrhinus brachycephalus</i>	0	2	0	39.38
	<i>Platyrrhinus incarum</i> *	1	26	2	35.93
	<i>Platyrrhinus infuscus</i>	0	1	0	54.14
	<i>Platyrrhinus lineatus</i> *	14	75	44	45.74
	<i>Platyrrhinus recifinus</i> *	3	2	20	50.78
	<i>Pygoderma bilabiatum</i> *	4	7	35	45.27
	<i>Rhinophylla pumilio</i>	0	3	1	38.85
	<i>Sturnira lilium</i> *	13	58	62	45.05

Em * são as espécies presentes nos três ambientes, Transição, Cerrado e Mata Atlântica

Em** são as espécies presentes na Transição e Cerrado

Em *** são as espécies presente apenas na Transição

Família	Espécie	Transição	Cerrado	Mata Atlântica	RWL
	<i>Sturnira tildae*</i>	4	5	16	41.88
	<i>Tonatia bidens*</i>	1	2	13	29.68
	<i>Tonatia maresi</i>	0	3	2	30.42
	<i>Trachops cirrhosus</i>	0	19	12	36.15
	<i>Trinycteris nicefori</i>	0	1	1	36.87
	<i>Uroderma bilobatum</i>	0	12	1	41.45
	<i>Uroderma magnirostrum</i>	0	3	2	40.79
	<i>Vampyressa pusilla*</i>	3	10	31	41.98
	<i>Vampyroides caraccioli</i>	0	0	2	50.01
	<i>Vampyrum spectrum</i>	0	1	0	20.04
Molossidae	<i>Cynomops abrasus*</i>	2	3	3	73.44
	<i>Cynomops planirostris*</i>	1	7	2	52.46
	<i>Eumops auripendulus*</i>	2	5	3	51.32
	<i>Eumops bonariensis**</i>	1	2	0	38.39
	<i>Eumops glaucinus*</i>	1	3	1	48.9
	<i>Eumops maurus</i>	0	1	0	67
	<i>Eumops perotis*</i>	2	3	1	45.58
	<i>Molossops neglectus</i>	0	0	1	33.12
	<i>Molossops temminckii*</i>	4	37	1	48.17

Em * são as espécies presentes nos três ambientes, Transição, Cerrado e Mata Atlântica

Em** são as espécies presentes na Transição e Cerrado

Em *** são as espécies presente apenas na Transição

Família	Espécie	Transição	Cerrado	Mata Atlântica	RWL
	<i>Molossus molossus</i> *	5	19	21	55.39
	<i>Molossus rufus</i> *	1	6	10	68.54
	<i>Nyctinomops aurispinosus</i> **	1	1	0	41.82
	<i>Nyctinomops laticaudatus</i> *	3	6	3	36.49
	<i>Nyctinomops macrotis</i>	0	2	2	45.1
	<i>Tadarida brasiliensis</i> *	1	1	5	49.56
Vespertilionidae	<i>Eptesicus brasiliensis</i> *	4	10	17	33.95
	<i>Eptesicus diminutus</i> *	3	16	7	32.67
	<i>Eptesicus furinalis</i> *	3	14	15	37.12
	<i>Eptesicus taddeii</i>	0	0	4	51.44
	<i>Histiotus diaphanopterus</i>	0	1	0	29.95
	<i>Histiotus velatus</i> *	3	11	16	31.71
	<i>Lasiurus blossevillii</i> *	1	8	15	33.55
	<i>Lasiurus cinereus</i> *	3	4	3	25.74
	<i>Lasiurus ega</i> *	4	7	9	35.89
	<i>Myotis albescens</i>	0	8	9	41.5
	<i>Myotis izecksohni</i>	0	0	4	33.44
	<i>Myotis lavalii</i>	0	1	0	39.91
	<i>Myotis levis</i>	0	0	9	45.16

Em * são as espécies presentes nos três ambientes, Transição, Cerrado e Mata Atlântica

Em** são as espécies presentes na Transição e Cerrado

Em *** são as espécies presente apenas na Transição

Família	Espécie	Transição	Cerrado	Mata Atlântica	RWL
	<i>Myotis nigricans</i> *	6	35	41	37.8
	<i>Myotis riparius</i> *	1	6	20	35.82
	<i>Myotis ruber</i>	0	2	11	47
	<i>Rhogeessa io</i>	0	0	1	30.82
Emballonuridae	<i>Centronycteris maximiliani</i>	0	0	1	37.12
	<i>Peropteryx macrotis</i> *	4	10	3	32.41
	<i>Peropteryx trinitatis</i>	0	1	0	13.34
	<i>Rhynchonycteris naso</i>	0	3	2	30.78
	<i>Saccopteryx bilineata</i>	0	0	1	26.73
	<i>Saccopteryx leptura</i>	0	3	4	35.82
Mormoopidae	<i>Pteronotus gymnonotus</i>	0	6	1	36.31
	<i>Pteronotus personatus</i>	0	1	0	31.92
	<i>Pteronotus rubiginosus</i>	0	28	1	32.96
Noctilionidae	<i>Noctilio albiventris</i>	0	5	3	40.61
	<i>Noctilio leporinus</i> *	1	3	10	39.07
Furipteridae	<i>Furipterus horrens</i>	0	8	1	37.19
Natalidae	<i>Natalus macrourus</i> *	1	7	1	24.23
Thyropteridae	<i>Thyroptera tricolor</i>	0	0	4	26.87

Em * são as espécies presentes nos três ambientes, Transição, Cerrado e Mata Atlântica

Em** são as espécies presentes na Transição e Cerrado

Em *** são as espécies presente apenas na Transição

Tabela S3. Probabilidades do modelo para exclusão competitiva para as dezoito comunidades de morcegos da região de transição Cerrado-Mata Atlântica usando RF e ABC, bem como as estimativas medianas t_c usando ABC.

Comunidade	RF prob	ABC prob	Median tau
3	0.486	0.683	31.736
12	0.453	0.6	32.553
17	0.453	0.617	32.768
1	0.454	0.683	35.318
5	0.456	0.767	35.318
6	0.455	0.7	35.318
7	0.453	0.733	35.318
10	0.454	0.733	35.318
13	0.452	0.733	35.318
16	0.454	0.7	35.318
2	0.453	0.767	35.617
4	0.452	0.767	35.617
8	0.452	0.733	35.617
9	0.452	0.767	35.617
11	0.455	0.767	35.617
14	0.452	0.75	35.617
15	0.455	0.767	35.617
18	0.452	0.733	35.617

CAPÍTULO 3. FLYING OVER AMAZONIAN WATERS: THE ROLE OF RIVERS ON THE DISTRIBUTION AND ENDEMISM PATTERNS OF NEOTROPICAL BATS

Silva, D. C.^{1*}, Oliveira, H. F. M.², Zangrandi, P. L.³, Domingos, F. M. C. B.²

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT, Nova Xavantina, MT, Brazil.

²Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná – UFPR, Curitiba, PR, Brazil.

³Independent researcher, Toronto, Canada.

***Correspondent:** dayanna_cs@hotmail.com

*Publicado no periódico *Frontiers in Ecology and Evolution*
doi.org/10.3389/fevo.2022.774083*

RESUMO

A Amazônia compreende muitos dos maiores rios do planeta e também abriga algumas das mais ricas comunidades de morcegos do mundo. Os rios são importantes barreiras geográficas para a dispersão e distribuição de diferentes táxons em todo o mundo e, particularmente na região amazônica, formam as bases conceituais e empíricas para o reconhecimento das chamadas Áreas de Endemismo de vertebrados terrestres. Apesar da vasta literatura sobre o papel dos rios na estrutura da comunidade de vertebrados na Floresta Amazônica, esse processo nunca foi investigado usando um conjunto de dados abrangente de comunidades de morcegos neotropicais na região. Neste estudo, objetivamos: 1) avaliar os padrões de endemismo de morcegos na Floresta Amazônica; 2) testar a relação entre a distribuição de espécies de morcegos na Amazônia e as Áreas de Endemismo interfluviais atualmente reconhecidas, e; 3) analisar a importância dos principais rios amazônicos na beta-diversidade (turnover e aninhamento) de morcegos na Amazônia. Nossos resultados indicam que os rios não são grandes barreiras para a distribuição atual da maioria das espécies de morcegos, e as quebras na composição da comunidade de morcegos foram divididas em dois grupos separando as regiões leste e oeste, e um terceiro grupo no norte da Amazônia. Além disso, não houve sobreposição significativa entre os limites de distribuição das espécies e as Áreas de Endemismo interflúvias. Curiosamente, os padrões geográficos que encontramos para quebras de composição de comunidades de morcegos se assemelham muito aos recuperados usando comunidades de aves, sugerindo que fatores ecológicos e históricos semelhantes podem estar atuando para determinar a distribuição de vertebrados voadores na Amazônia. Além disso, a distribuição de morcegos amazônicos e os padrões de endemismo

provavelmente foram moldados por outros fatores além dos rios, como interações entre espécies e as condições ambientais atuais. Em conclusão, nossos resultados destacam a importância de abordagens analíticas modernas para investigar padrões ecológicos de larga escala na região Neotropical e também desafiam o papel amplamente reconhecido dos rios na determinação da estrutura da comunidade e padrões de endemismo na Floresta Amazônica, pelo menos para morcegos.

Palavras-chave: Beta-diversidade, biogeografia, Chiroptera, barreiras geográficas, América do Sul.

ABSTRACT

The Amazon comprises many of the largest rivers in the planet and also houses some of the richest bat communities in the world. Rivers are important geographic barriers for the dispersal and distribution of different taxa worldwide and, particularly in the Amazon region, they form the conceptual and empirical bases for the recognition of the so-called Areas of Endemism of terrestrial vertebrates. Despite the vast literature on the role of rivers on vertebrate community structure in the Amazon Forest, this process has never been investigated using a comprehensive dataset of Neotropical bat communities in the region. In this study, we aimed at: 1) evaluating the patterns of bat endemism across the Amazon Forest; 2) testing for the relationship between the distribution of bat species in the Amazon and the interfluvial Areas of Endemism as currently recognized, and; 3) analyzing the importance of major Amazonian rivers in bat beta-diversity (turnover and nestedness) in the Amazon. Our results indicate that rivers are not major barriers for the current distribution of most bat species, and bat community composition breaks were divided into two clusters separating the east and west regions, and a third cluster in northern Amazon. In addition, there was no significant overlap among species distribution limits and the interfluvial Areas of Endemism. Interestingly, the geographic patterns that we found for bat communities composition breaks highly resembles the one recovered using bird communities, suggesting that similar ecological and historical drivers might be acting to determine the distribution of flying vertebrates in the Amazon. Moreover, Amazonian bat distribution and endemism patterns were likely shaped by factors other than rivers, such as species interactions and the current environmental conditions. In conclusion, our results highlight the importance of modern analytical approaches to investigate large scale ecological patterns in the Neotropical

region, and also challenge the widely recognized role of rivers on the determination of community structure and endemism patterns in the Amazon Forest, at least for bats.

Keywords: Beta-diversity, biogeography, Chiroptera, geographic barriers, South America.

1. INTRODUCTION

Rivers have long been hypothesized to be ecological and geographical barriers for the dispersal and colonization of new habitats for different taxa (Wallace, 1854; Napier, 1976; Hershkovitz, 1977). Not surprisingly, rivers represent one of the most important drivers of species distribution and endemism worldwide (Harcourt and Wood, 2011; Ramachandran et al., 2017; Mahulu et al., 2021). The Amazon region is not only one of the most biologically diverse regions on the planet, but also comprises the largest network of rivers (Junk, 1997). Four of the 10 largest rivers and 20 of the 34 largest tropical rivers are located in the Amazon region (Latrubesse et al., 2005). The role of the vast Amazonian hydric system on the diversification patterns and community assembly processes of Neotropical organisms has been investigated for many animal groups, such as primates (Ayres and Clutton-Brock, 1992; Silva and Oren, 1996), amphibians and lizards (Moraes et al., 2016), butterflies (Hall and Harvey, 2002), comparatively among different taxonomic groups (Santorelli et al., 2018) and, in particular, using birds as model organisms (Ribas et al., 2005, 2012; Ferreira et al., 2017; Oliveira et al., 2017; Naka and Brumfield, 2018).

The Areas of Endemism (AoE) hypothesis, initially proposed by Cracraft in 1985 using birds as model organisms (Cracraft, 1985), gained extensive support in the scientific literature in the following decades, with the evidence mostly arising from historical biogeography studies (Fernandes et al., 2012; Ribas et al., 2012; d'Horta et al., 2013; Lutz et al., 2013). In this scenario, distinct AoEs would be located at the interfluves of major Amazonian rivers (Fig. 1), which are believed to harbor unique species communities (Silva et al., 2005). (Ayres and Clutton-Brock, 1992; Gascon et al., 2000). However, the role of Amazonian rivers on actual endemism patterns of birds was only quantitatively tested using a large distribution dataset and community ecology regionalization methods by Oliveira et al. (2017). These authors showed that the AoEs had no support from an actual test of biotic regionalization using a dataset that covered a broad geographic area in lowland Amazon. Moreover, many studies have failed to provide evidence that supports the role of major Amazonian rivers as geographic limits for terrestrial species (see Aleixo, 2004; Fernandes

et al., 2013; Fecchio et al., 2018; Santorelli et al., 2018; Dambros et al., 2020), questioning the current knowledge and definitions of AoE in the Amazon. Nonetheless, the role of large Amazonian rivers acting as dispersal barriers is usually undisputed, and this has been demonstrated using both distribution and divergence patterns as inferred by genetic data (Maldonado-Coelho et al., 2013; Weir et al., 2015; Pirani et al., 2019).

The Amazon region (6.9 million km²) covers more than a third of the total Neotropical region area, harboring more than 170 bat species, which represents over 10% of the world's bat diversity, and more than 100 species might be recorded in a single locality (Medlin et al., 2010; Burgin et al., 2018; Santos et al., 2019). Even though some bat species are able to make long-distance dispersals (Arnone et al., 2016; Esbérard et al., 2017), many Neotropical species have small home ranges and specific ecological requirements, which can particularly limit their distribution ranges and contribute to the origin and maintenance of local endemism patterns (Meyer et al., 2005; Henry and Kalko, 2007; Voss et al., 2016). Surprisingly, and considering that the AoE hypothesis was proposed using flying vertebrates as models, no large-scale study has ever tested if the Amazon rivers might be defining species distribution limits and, hence, influencing the maintenance of AoEs for bats in the Amazon Forest.

The few studies that analyzed the effect of Amazonian rivers on bat distribution showed that rivers were not an important barrier for the dispersal of bat species (Santorelli et al., 2018), with climate showing to be a more important variable to predict similarity in species composition than geographic distance (Dambros et al., 2020). In addition, endemism areas were responsible for explaining less than 10% of the observed difference in species composition among sites (Dambros et al., 2020). Nonetheless, three AoEs in the Amazon showed significantly different species compositions among them (Dambros et al., 2020). These are local-scale studies that sampled a relatively small geographic area within the Amazon, and only included a small number of bat species, i.e., ~60 bat species (Dambros et al., 2020) and 76 species (Santorelli et al., 2018) from a total of more than 170 bat species known to occur in the biome (Santos et al., 2019). Noteworthy, the study of Tavares et al., (2017) analyzed 26 Amazon localities, with 161 sampled bat species, and proposed that the composition of Amazon bat species can be divided into three zones: eastern Brazilian Amazon, Guiana Shield, and western Amazon. However, this study did not use spatially explicit analyses, rather basing its geographic interpretations on the composition distance among bat assemblages. Thus, a more comprehensive evaluation on the impact of rivers as

dispersal barriers for bats and the importance of AoEs to explain differences in species composition within the Amazon rainforest is still warranted.

Recently proposed endemism metrics that integrate information on geographic rarity and phylogenetic divergence among the biota of a particular region have a stronger explanatory power in the detection of endemism patterns, compared to traditional methods (Crisp et al., 2001; Rosauer et al., 2009). Moreover, advances in the identification and differences in the phylogenetic composition of AoEs can also help in exploring the evolutionary significance of such areas, as made possible by the Categorical Analysis of Neo and Paleo-endemism (CANAPE, Mishler et al., 2014). The CANAPE is capable of distinguishing areas containing significant concentrations of rare long branches (paleo-endemism), rare short branches (neo-endemism), or mixed endemism. Taken together, these metrics allow for the identification of complementary areas of biodiversity that have unique evolutionary histories and characteristics and, therefore, should be taken into account in studies investigating geographic regionalization patterns (Mishler et al., 2014; González-Orozco et al., 2015; Scherson et al., 2017; López-Aguirre et al., 2018; Veron et al., 2019; Azevedo et al., 2020).

Considering the above-mentioned methodological advances, our main goal was to understand patterns of beta diversity and bat endemism in cis-Andean Amazonia and their relationships with the large river system of the Amazon. Specifically, we aimed at:

1) Inferring patterns of bat endemism in cis-Andean Amazonia using species richness corrected endemism metrics and inferring the location of areas with evidence of neo-, paleo-, and mixed endemism; If the interfluvial AoE hypothesis is indeed a strong predictor of terrestrial vertebrate endemism patterns in the Amazon, it is expected that rivers would play an important role on bat endemism patterns. However, as previously shown for birds (Oliveira et al., 2017), this hypothesis might not hold true for flying vertebrates. Hence, we predict that i) endemism patterns will not be correlated with the geography of interfluvial AoEs as currently proposed (Scherson et al., 2017).

2) Investigating if there is a relationship between the distribution of bat species in the Amazon and areas of endemism as traditionally proposed (interfluvial AoE). If the interfluvial AoE hypothesis is true, each bat species should be mainly distributed within one or, at least, a few AoEs. Nevertheless, many bat species are able to fly long distances and over large rivers, meaning that rivers should not be strong geographic barriers and would not be a process influencing endemism patterns for these organisms. Thus, we predict that ii) the

limits of the distribution ranges of each bat species will not depict a high fit to the interfluvial AoEs limits, as also shown for birds (Oliveira et al., 2017).

3) Estimating patterns of bat beta diversity and its decomposed components (turnover and nestedness) in order to understand the relationship between species assemblage breaks and the geography of major Amazon rivers, and verifying the biotic similarity among communities using phylogenetic measures of beta-diversity. Again, if the interfluvial AoE hypothesis holds true, rivers should play a clear role in the variation of bat species composition across the Amazonian landscape. However evidence suggests that processes other than the effects of rivers in the Amazonian geography should be responsible for the variation in species composition (Dambros et al., 2020; S. M. Silva et al., 2019). Hence, we predict that, iii) there will be no direct correlation among geographic breaks on species composition and the main Amazonian riverine system. Finally, if the interfluvial AoEs define a general community structure pattern for bats, we would expect that communities within each AoE would be more similar to each other compared to communities in other AoEs. Hence, and following the same reasoning of our previous expectations in relation to the lack of influence of the interfluvial AoEs on bat biogeographic patterns in the Amazon, we predict that, iv) beta-diversity among communities within each AoE will not be smaller than beta-diversity among communities in different AoEs, and that v) communities within each AoE will not be more similar to each other in terms of phylogenetic community structure (Scherson et al., 2017).

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Communities and phylogenetic dataset

We used a previous compilation by Santos et al. 2019 that assembled data for 44 bat communities in the Amazon as a starting point for our dataset. In addition, we included another eight communities available in the literature (Martins et al., 2006, 2011; Patterson et al., 2006; Peracchi et al., 1984; Peters et al., 2006; Rex et al., 2008; Carvalho et al., 2018; Carrasco-Rueda et al., 2021). Finally, we supplemented our database by extracting information on the distribution of individual bat species in the Amazon from Aguiar et al., (2020). Because of recent taxonomic changes, we removed all records of the species *Pteronotus parnellii* from the dataset and only included data for undisputed *P. rubiginosus* and *P. alitonus* records (Pavan et al., 2018). Because we are using community and individual species records, we defined bat communities and eliminated duplicate data by using a grid

with $0.50^\circ \times 0.50^\circ$ (~50km) cells, and created a binary matrix with species occurrence in each community (i.e., presence and absence data for each grid cell). To reduce biases related to differences in sampling effort and methodology from different sources, we applied a threshold of a minimum of 20 species for each cell to be included in the final communities dataset, which should represent a well-sampled community in the Amazon region (e.g., Tavares et al., 2017). All species identified only at the genus level were excluded from the dataset. We checked all records to verify the presence of misidentified species based on species ranges as provided by Gardner (2008) and Rojas et al. (2018), and used current species names as available in the Mammal Diversity database (<http://www.mammaldiversity.org>).

As most of the data described above derives from studies that used mist nets, and this sampling method is not particularly efficient for non-Phyllostomidae bat species in the Neotropical region (Marques et al., 2016), the presence of some rarely sampled species might bias our general inferences. In order to evaluate the extent of such possible issue, we used two different datasets to run the analyses. First, we used all species that comprised the final assembled dataset (as explained above), considering all bat families present in this study. Second, we only used species from the Phyllostomidae family, as they are better represented in mist net surveys. Since our main findings did not change by using the two different datasets, we graphically report results of analyses using the first complete dataset with all species, while results for Phyllostomidae can be found in the Supplementary Information.

We used a consensus phylogenetic tree to represent evolutionary relationships among all species in our dataset from the most recent species-level mammal phylogeny (Upham et al., 2019). If a particular species was not present in the phylogeny, we used its sister-species or, when this was not possible, its closest known relative as a substitute in the phylogeny (Cisneros et al., 2015; Carvalho et al., 2019). We only had to replace seven species (3.9% of all species in the dataset, Supplementary Figure 1), and since phylogenetic placement itself is not used in our analyses, but phylogenetic distance only, this approach should not influence our results. The species names on the phylogeny were updated using their most recent valid synonyms, according to recent taxonomic arrangements for Neotropical bats (Garbino et al., 2020). The tree was pruned to only include the species in our dataset using the package *ape* (Paradis and Schliep, 2019) in R version 3.6.2 (R Core Team, 2019) (Supplementary Figure 1).

2.2. Statistical analyses

To identify areas of endemism of bat communities in the Amazon and test our first prediction, we used two metrics available in the Biodiverse software version 3.1 (Laffan et al., 2010). First, we calculated the corrected weighted endemism (CWE), which is less biased by species richness and measures the proportion of endemism in each community (Crisp et al., 2001). Second, we used the CANAPE protocol to measure phylogenetic endemism (PE - Rosauer et al., 2009) and relative phylogenetic endemism (RPE - Mishler et al., 2014). The values of RPE are dependent on species richness because the PE of a set of species naturally increases when new species are added to the phylogeny. To circumvent this problem, we compared the actual PE and RPE values of each grid cell to 999 values of a null distribution (Mishler et al., 2014; Laffan et al., 2016). The p-values were estimated from a bi-tailed distribution of values to identify areas with higher (> 0.975) or smaller (< 0.025) PE and RPE compared to the null distribution. A PE/RPE ratio higher or smaller than the null distribution indicates, respectively, paleo or neo endemism in a given community. Mixed endemism occurs when PE is significantly higher than the null distribution, but presents intermediate RPE values (i.e., indicating communities with high levels of paleo and neo endemism). We followed Azevedo et al. (2020) to include communities (grid cells) below the 0.01 significance level as mixed endemism, instead of using the term ‘super endemism’ as suggested by Mishler et al. (2014). The final classification of metrics was done in R using a custom script modified from https://github.com/NunzioKnerr/biodiverse_pipeline.

To test our second prediction and infer whether the distribution of each bat species overlaps with interfluvial AoEs, we quantified the percentage of area overlap between each species distribution and interfluvial AoEs by considering a grid with cells of $0.50^\circ \times 0.50^\circ$ (~50km) covering the whole Amazon region. We measured the species distribution fit to interfluvial AoE distribution using an index proposed by Oliveira et al. (2017). The index varies from 0 to 1 (1 = total fit) where higher values indicate that the species is very restricted to the AoE and occupies a large part of its area. For this analysis, we did not apply the threshold used to define communities (as detailed above). In turn, we used all available geographic coordinates for each species, in order to have the best representation of each species distribution. We only considered species with 90% of their distribution within each AoE as a way to exclude species that are not restricted to each particular AoE (Oliveira et al., 2017). Since this analysis demanded the most comprehensive information on species distributions, and not communities (grid cells) as previously defined, we used our whole

distribution dataset (i.e., all available individual species records from the above-mentioned data sources, except those outside the AoEs).

To investigate species composition breaks and test our third prediction, we described spatial variation in species composition using a Bray-Curtis dissimilarity matrix transformed into linear values using Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS). These values are, then, geographically interpolated on a map using a Bayesian technique, assuming spatial autocorrelation among the values (Oliveira et al., 2017), which provides a surface map indicating species composition variation. To identify the components that influence bat beta-diversity variation throughout the Amazon, we partitioned beta diversity into turnover and nestedness components (Baselga, 2010). The similarity between the results of each component was measured through a Pearson correlation analysis for each NMDS axis. The values of beta diversity were geographically interpolated with three axes using the Nearest Neighbor technique. This interpolator uses Voronoi polygons to calculate the area of influence around the samples, and all intermediate points are calculated by averaging the neighboring polygons. We chose this interpolation because it does not depend on spatial autocorrelation, like most interpolators. All beta-diversity analyses were performed using the BioDinamica toolkit (Oliveira et al., 2019).

We compared beta diversity between and within each interfluvial AoE (fourth prediction) using an univariate ANOVA (Quinn and Keough, 2002). We tested the normality of the mean of the NMDS axes (Shapiro-Wilk test) and homogeneity of variance (Levene test) to satisfy test assumptions. Differences were considered significant when the p-value was <0.05 after Tukey's post-hoc tests for unequal sample sizes (Zar, 2010). To test our fifth prediction and investigate phylogenetic beta-diversity among all communities in our dataset, while also inferring general similarity patterns among them, we used a clustering analysis implemented in Biodiverse, using the Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean Averaging (UPGMA). This inference is based on the phylogenetic turnover among communities, which we calculated using the phylogenetic range-weighted turnover index (PhyloRWTurnover). This index measures phylogenetic turnover taking the branch lengths from the phylogenetic tree in consideration while weighting for the shared taxa among the communities, and ultimately down-weights the influence of widespread species with large range sizes (Laffan et al., 2016).

3. RESULTS

3.1. Geographic patterns of bat endemism in the Amazon (CWE, PE, RPE, and CANAPE)

In total, we obtained 5,100 locality records for 182 species belonging to nine families of the order Chiroptera (Supplementary Figure 2). After cleaning and excluding duplicate species within each grid cell, our final dataset comprised 3,236 unique species records, totaling 64 communities with 177 bat species. For the Phyllostomidae family, we had a total of 2,317 unique species records, totaling 61 communities with 101 species. (Figure 1, Supplementary Table 1). We report the following results using the geographic locations of interfluvial AoEs to facilitate comparisons and interpretation, but we urge readers not to directly interpret our mentions to interfluvial AoEs as evidence of support to this hypothesis. In relation to the endemism patterns (CWE, PE and CANAPE) used to test our first prediction, the corrected weighted endemism indicated 13 communities with significant endemism values (Figure 2A, in red and blue). We found significant values in the Solimões/Negro/Javari and Tapajós/Amazonas interfluvial zones (Fig. 2A). In addition to these, in the southern region of Inambari (in blue) and north of Guyana (in red) there are communities with high significant values of endemism. Finally, high values of endemism were also found in communities at the Andean region and north of the Amazon, which lie outside the interfluvial AoEs boundaries. The CWE using the Phyllostomidae dataset identified eight communities with significant values in the regions of Inambari, Pantepui Duida, Rondônia (in blue), Xingu, Tapajós and Guyana (in red) (Supplementary Figure 3A).

We found Amazonian bat communities where phylogenetic endemism was significantly high (> 0.99 and > 0.975) in western Amazonia in the Inambari region, in the Xingu region and communities at the Andean region and north of the Amazon, whereas significantly low (< 0.01 and < 0.025) were present in the regions of Guiana (Amazon interfluvial zone), Belém, Tapajós, Inambari (Solimões interfluvial zone), Jaú (Negro interfluvial zone), and Napo (Javari interfluvial zone) (Figure 2B). The phylogenetic endemism of Phyllostomidae species was significantly high (> 0.99 and > 0.975) in the south in the Inambari region, Xingu region (Xingu interfluvial zone), communities at the Andean region and north of the Amazon. Significant low PE (< 0.01 and < 0.025) in the regions of Guyana (Amazonas interfluvial zone) and Napo (Javari interfluvial zone) (Supplementary Figure 3B). Significantly high RPE communities included one case in northern Amazonia and in Xingu, while significantly low RPE communities were found in the region of Inambari

and Napo (Figure 2C). For the Phyllostomidae family, the significantly high RPE is found in the Xingu region and in the Amazonas/Tapajós/Solimões interfluvial zone (in blue), whereas the significantly low RPE was found in the Rondônia and Inambari regions (Supplementary Figure 3C). The CANAPE analysis indicated that most communities are composed by mixed endemism (significantly high PE-Figure 2B and non-significant RPE-Figure 2C), that is, high in paleo and neo endemism, concentrated in the western, east, and northern regions of the Amazon and in Inambari and Xingu (Figure 2D). In addition, two communities in the Xingu and another in the northern Amazon region were dominated by paleo-endemisms (Figure 2D). The CANAPE results for Phyllostomidae indicated two additional endemism areas, a community dominated by neoendemism in Rondônia and a mixed community in Pantepui Duida (Supplementary Figure 3D). Overall, our endemism results seem to be robust considering the inclusion of all species, while also capturing the information from more ancient splits in the bat tree of life.

3.2. Bat species fit to interfluve AoEs

The fit between the distribution ranges of the species and the interfluve AoEs (Prediction 2) was generally low (mean 0.50) (Supplementary Table 2). Of the total 177 species, only 20 were fully inserted within only one interfluve AoE range; ten of these were exclusive to Inambari AoE, six to Guiana, two to Napo, and one species each to Belém and Rondônia. All species with 100% of the occurrence within one AoE occupied at most 4% of each area. Furthermore, Jaú, Xingu, Tapajós, Pantepui Gran Sabana, and Pantepui Duida did not have exclusive species. In the analysis with the species of the Phyllostomidae family, 12 species were fully inserted within the interfluvial AoEs. This result shows that the Phyllostomidae are responsible for 60% of the species completely inserted within some of the interfluvial AoEs (Supplementary Table 2).

3.3. Beta-diversity of bats in the Amazon: geographic patterns of turnover and nestedness

The spatial variation in composition breaks of bat species in the Amazon was divided into three clusters (Prediction 3): two clusters separating the east and west regions and a third in northern Amazonia (Figure 3A- 3D). The Phyllostomidae dataset also presented three clusters and, while the overall pattern is similar to the complete dataset, the clusters are predominantly divided in a west to east fashion (Supplementary Figure 4A and 4B). The NMDS analysis showed a high correlation between the observed distance and the ordering

distance (non-metric adjustment $R^2= 0.97$, linear adjustment $R^2= 0.91$), and even more prominent in the Phyllostomidae dataset (0.99, 0.98). The same was observed for the beta-diversity partitioning in the complete dataset turnover (0.93, 0.54) and nestedness (0.99, 0.98), and Phyllostomidae turnover (0.94, 0.61) and nestedness (0.99, 0.99), indicating that the analyses satisfactorily represented the Bray-Curtis distance matrices. The first NMDS axis indicated a division between the western end of the Amazon, along the Marañon and Madalena rivers, and the eastern region contemplating the extension of the Amazon River in the results of both datasets (Supplementary Figure 5A and 6A). The second NMDS axis showed a composition break between the northern region of the Orinoco River and the southern region around the Madeira River (Supplementary Figure 5B and 6B). The third NMDS axis indicated greater dissimilarity in the composition of species from the central Amazonian region around the Madeira and Negro rivers, outwardly to the other regions (Supplementary Figure 5C and 6C). The variation in the composition of bat species in the Amazon was related to both turnover and nestedness but with a higher contribution of the turnover component for both datasets (Supplementary Figure 5D-F and 6D-F). The correlation between the axes of the complete dataset (1, 2, and 3) of the total beta diversity and turnover were 0.80, 0.82, and -0.04, respectively (Supplementary Figures 6D, 6E, and 6F), whereas the correlation between the axes of total beta diversity and nestedness were 0.62, -0.64, and -0.37 (Supplementary Figures 5G, 5H, and 5I). The correlation between the axes for Phyllostomidae (1, 2, and 3) of the total beta diversity and turnover were -0.76, -0.30, and 0.69, respectively (Supplementary Figures 6D, 6E, and 6F), whereas the correlation between the axes of total beta diversity and nestedness were -0.13, -0.28, and 0.42 (Supplementary Figures 6G, 6H, and 6I).

There was no difference in the NMDS scores of the total beta diversity among the interfluvial AoEs (Prediction 4) ($F= 1.593$, $df= 9$, $p > 0.05$, ANOVA) (Figure 4). The clustering analysis using the PhyloRWTurnover index (Prediction 5) indicated that most lowland Amazonian communities share similar branches of the phylogenetic tree (Supplementary Figure 7A). This phylogenetic turnover analysis did not depict a community geographic structure that could be correlated to the interfluvial AoEs (Supplementary Figure 7A). The largest cluster is distributed over all sampled interfluvial AoEs, and the few smaller clusters are found in Inambari, two communities in northern Amazonia (outside the interfluvial AoEs limits) and one Andean community. A similar result was obtained with the Phyllostomidae dataset, the main difference being a cluster in the Pantepui Duida and Inambari regions (Supplementary Figure 7B).

4. DISCUSSION

In this study, we simultaneously assessed the importance of the currently recognized interfluvial areas of endemism (AoE) and the patterns of beta-diversity and endemism (taxonomic and phylogenetic) for the assembly of bat communities in cis-Andean Amazon. We applied modern statistical approaches that improved our capacity to identify unique areas of evolutionary history (i.e., neo and paleo endemism) in order to better understand the importance of the Amazonian riverine system in structuring bat communities. Our results lend little to no support to the interfluvial AoE hypothesis considering the complete dataset with 177 species and also the dataset with 101 phyllostomid species (which represents a very high species richness for one study, including close to 45% of all existing Phyllostomidae species). Furthermore, we did not find a clear geographic pattern pertaining to the influence of rivers in the distribution of phylogenetic and taxonomic endemism of bat communities. Our results also depicted a lack of fit of bat species to each interfluvial AoE, and also no community structure that could be associated to the interfluvial AoEs.

Because the traditional interfluvial AoE hypothesis was mainly supported by historical biogeography evidence, no causality is necessarily expected among this body of evidence and processes determining community assembly in Amazonian bats, as recently shown for birds (Oliveira et al., 2017). In other words, there is no strong evidence that rivers are functioning as important ecological or evolutionary processes behind bat endemism patterns in the Amazon forest, which is supported by the main patterns we found following our hypothesis-testing framework. Furthermore, the evidence presented by Ruokolainen et al., (2019) indicate that the courses of many Amazonian rivers have gone through important changes in recent times (Pleistocene and Holocene), calling into question the use of current riverine arrangements to infer biogeographic patterns based on data on the distribution of organisms. Our results reinforce this interpretation, and suggest a geographic regionalization similar to that proposed by Tavares et al., (2017), separating the Amazonian bat biota into three groups that are not consistent with the current distribution of Amazonian rivers: Eastern Brazilian Amazon, Guiana Shield, and Western Amazon. Additionally, a recent comparative phylogeography study (S. M. Silva et al., 2019) tested alternative diversification models, including the interfluvial AoE hypothesis, and concluded that a geomorphological model consisting of roughly these same three geographic groups, as well as climatic history, better describes diversification patterns among upland ‘terra firme’ Amazonian birds. The evidence, thus, indicates that other additional abiotic factors, such as temperature and climate

history, and biotic interactions such as competition, might also play important roles in explaining bat diversity patterns in cis-Andean Amazon (Santorelli et al., 2018; Dambros et al., 2020).

Our main hypothesis, that Amazonian rivers are not an important ecological or evolutionary process behind bat endemism patterns, was corroborated. Although some rivers seem to be important in determining geographic patterns of species composition, our first prediction was corroborated and the results did not depict a clear influence of interfluvial AoEs in the geographic distribution of unbiased taxonomic endemism (CWE), phylogenetic endemism (PE-RPE), and paleo and neo endemism (Figure 2). Nonetheless, we found two occasions where CWE regions geographically close to each other were separated by rivers, the Amazon and Tapajós rivers (Figure 2A), and one occasion where PE regions were separated by the Amazon river (Figure 2B). Thus, our results on bat endemism and distribution do not support the interfluvial AoE hypothesis as currently recognized (Borges and Silva, 2012).

Our endemism analysis that took into consideration the branch lengths of the species in the phylogeny (CANAPE) showed that communities are mostly composed of mixed endemism, which is defined by the co-occurrence of short and long rare branches narrowly distributed in the landscape (Mishler et al., 2014; López; Aguirre et al., 2018; Azevedo et al., 2020). These communities are mainly distributed south of the Amazon River (Figure 2D), and this region is also home to a high proportion of endemic species found on very long branches (paleo-endemism), indicating that they are the current local survivors of clades supposedly older than the current landscape configuration. The ecological processes behind this pattern deserve further investigation, but the historical maintenance of suitable habitats and the species coexistence abilities might play important roles in species persistence in the landscape (Grandcolas et al., 2014; Veron et al., 2019). Sole neo-endemic communities were also less frequent for other taxonomic groups (Mishler et al., 2014; Scherson et al., 2017; Veron et al., 2019), and for New World bat superfamilies (López-Aguirre et al., 2018). Hence, the lack of neo-endemism in our data highlights the Amazon rainforest contribution to long-term species persistence in the landscape in the Neotropical region (Smith et al., 2014; Antonelli et al., 2018). Interestingly, the overall low amount of endemism in our bat communities (paleo, neo or mixed) supports the idea that even though species richness is quite high in the Amazon (Delgado-Jaramillo et al., 2020), most species inhabiting this area are geographically widespread and come from a relatively even sampling of the bat tree of

life, with phylogenetic branches that are neither particularly long nor short (Mishler et al., 2014; Scherson et al., 2017).

Another important result corroborating our hypothesis, and in accordance with our second prediction, was the lack of congruence between the distribution limits of species within interfluvial AoEs. Few species occupied only a very small portion (~4%) of the interfluvial AoEs, and most species (~70%) occurred in five or more AoEs, a very similar pattern to what was found for the Amazonian avifauna (Oliveira et al., 2017). Moreover for the 22 species that did have 100% of their distribution in only one interfluvial AoEs, 30% are classified as data deficient (DD-six species) by the IUCN (Supplementary Table S2), which suggests that their distribution are still largely unknown and can extend far beyond one interfluvial AoE. Thus, their distribution might not necessarily be limited by rivers, considering that our results might be relatively biased by the lack of sampling efforts. Bat species have a high dispersal capacity, and foraging is influenced by the vertical availability of resources in the forest, which makes it difficult to collect species that forage above the canopy (Kalko and Handley, 2001; Carvalho et al., 2013; Farneda et al., 2019). We expected that individual bat species would not be restricted to interfluvial AoEs, due to their mobility and high dispersion capacity, but our results still suggest that larger rivers might act as dispersal barriers for a few species, which was also true for a few Amazonian birds (Oliveira et al., 2017).

Corroborating our third prediction, bat community composition breaks were divided into three clusters separating the east and west regions, with the third cluster in northern Amazonia (Figure 3B). Interestingly, the three clusters resemble those estimated for birds by Oliveira et al. (2017), indicating that major biotic regionalization processes might be at play for flying vertebrates in the Amazon (Santorelli et al., 2018; Dambros et al., 2020, but also see Ritter et al., 2019). Although no clear evidence for the role of rivers in the variation of bat communities composition was found, the general compositional changes over the landscape might fit a pattern of rivers acting as dispersal barriers for at least a few bat species. This finding may be related to the persistence of the species and its ability to disperse in the landscape matrix (Smith et al., 2014). In general, flying vertebrates have a large home range, and it would be expected that these species would only be affected by isolation at larger geographic scales (e.g. Trevelin et al., 2013; Aguiar et al., 2014; Arnone et al., 2016). Our results showed that compositional variation is more related to species turnover, which may indicate that some species ranges are indeed influenced by a high dispersion capacity, ultimately leading to lower regional endemism signals (e.g. Peixoto et al., 2014; Varzinczak

et al., 2018). In addition, bat nestedness was mostly restricted to northern Amazon (Figure 3D), and species composition breaks in this region might be related to the distinct biogeographic history of the Guiana Shield (Fouquet et al., 2012), as well as to historical reasons related to the contraction of the Southern portion of the forest during the last glacial cycles (Rull, 2004; Rull and Nogué, 2007). Moreover, and corroborating our fifth prediction, the phylogenetic turnover analysis indicated that most communities share close related branches in the phylogenetic tree. Hence, this and our previous results indicate that bat communities in the Amazon are not geographically structured when phylogenetic history is taken into account, reinforcing the lack of evidence supporting the interfluvial AoEs hypothesis (Supplementary Figure 7).

Finally, we conclude that bat distribution and endemism in the Amazon are likely limited by factors other than rivers. Intraspecific and interspecific interactions, differences in environmental conditions among the regions, and other historical reasons might be more important drivers of bat distribution and endemism in this vast part of the Neotropical region. Here, we show the importance of analytical strategies that take into account the evolutionary history of the species (CANAPE) for inferring community-wide biogeographic patterns. In the future, the data assembled in this paper can also be used to investigate specific community assembly processes of each community based on the putative interaction among species (Ruffley et al., 2019), and the role of the dynamics of the Amazon biogeographic region and its intricate contribution to the long-term persistence of species based on ecological preferences (Crouch et al., 2019). This type of inference might be done in association with information on the biogeographic history of the Amazon, for example considering the Plio-Pleistocene climate change patterns (Hoorn et al., 2010, 2017; Nogueira et al., 2013; Rossetti et al., 2014), which might have promoted limits to dispersion for some species (Naka and Brumfield, 2018), particularly considering that phylogenetic endemism for mammals is mainly associated with energy availability and post-Last Glacial Maximum climate variability (Rosauer and Jetz, 2015). The bioregionalization pattern we found closely resembles that found for birds (Oliveira et al., 2017), and provides further evidence for the pattern suggested by Tavares et al. (2017). It is possible that this pattern reflects geological processes that are older than the formation of the rivers putatively structuring the interfluvial AoEs (Albert et al., 2021; Méndez-Camacho et al., 2021). Furthermore, the fact that we applied metrics that allow for the identification of complementary areas of biodiversity that have unique evolutionary histories, bring into light important geographic locations that

might be taken into account in decision-making for conservation policies (Mishler et al., 2014).

5. ACKNOWLEDGMENTS

We would like to thank Ubirajara Oliveira for sharing an updated interfluvial Areas of Endemism shapefile. DCS acknowledges Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT and Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES)-Finance Code 001 for a PhD scholarship. HFMO acknowledges the Universidade Federal do Paraná (UFPR) Capes-PRINT program for a Young Talent Fellowship.

6. BIBLIOGRAPHIC REFERENCES

- Aguiar, L. M. S., Bernard, E., and Machado, R. B. (2014). Habitat use and movements of *Glossophaga soricina* and *Lonchophylla dekeyseri* (Chiroptera : Phyllostomidae) in a Neotropical savannah. *Zoologia* 31, 223–229. doi:10.1590/S1984-46702014000300003.
- Aguiar, L. M. S., Pereira, M. J. R., Zortéa, M., and Machado, R. B. (2020). Where are the bats? An environmental complementarity analysis in a megadiverse country. *Divers. Distrib.* 26, 1510–1522. doi:10.1111/ddi.13137.
- Albert, J. S., Bernt, M. J., Fronk, A. H., Fontenelle, J. P., Kuznar, S. L., and Lovejoy, N. R. (2021). Late Neogene megariver captures and the Great Amazonian Biotic Interchange. *Glob. Planet. Change* 205, 103554. doi:10.1016/j.gloplacha.2021.103554.
- Aleixo, A. (2004). Historical diversification of a terra-firme forest bird superspecies: A phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of amazonian diversification. *Evolution (N. Y)* 58, 1303–1317. doi:10.1111/J.0014-3820.2004.TB01709.X.
- Antonelli, A., Zizka, A., Carvalho, F. A., Scharn, R., Bacon, C. D., Silvestro, D., et al. (2018). Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 6034–6039. doi:10.1073/PNAS.1713819115.
- Arnone, I. S., Trajano, E., Pulchério-Leite, A., and Passos, F. de C. (2016). Long-distance movement by a great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818), in southeastern Brazil (Chiroptera, Phyllostomidae): evidence for migration in Neotropical bats? *Biota Neotrop.* 16, 1–6. doi:10.1590/1676-0611-BN-2015-0026.

- Ayres, J. M., and Clutton-Brock, T. H. (1992). River Boundaries and Species Range Size in Amazonian Primates. *Am. Nat.* 140, 531–537. doi:10.1086/285427.
- Azevedo, J. A. R., Guedes, T. B., Nogueira, C. de C., Passos, P., Sawaya, R. J., Prudente, A. L. C., et al. (2020). Museums and cradles of diversity are geographically coincident for narrowly distributed Neotropical snakes. *Ecography* (Cop.). 43, 328–339. doi:10.1111/ecog.04815.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.
- Borges, S. H., and Silva, J. M. C. Da (2012). A New Area of Endemism for Amazonian Birds in the Rio Negro Basin. *J. Ornithol.* 124, 15–23. doi:10.1676/07-103.1.
- Burgin, C. J., Colella, J. P., Kahn, P. L., and Upham, N. S. (2018). How many species of mammals are there? *J. Mammal.* 99, 1–14. doi:10.1093/JMAMMAL/GYX147.
- Carrasco-Rueda, F., Zavala, D. J., Alcarraz, Y., Carrasco-Escudero, L., and Zamora, H. T. (2021). Noteworthy records of bats (Mammalia, chiroptera) from Southeastern Peru. *Check List* 17, 171–180. doi:10.15560/17.1.171.
- Carvalho, F., Fabián, M. E., and Menegheti, J. O. (2013). Vertical structure of an assemblage of bats (Mammalia: Chiroptera) in a fragment of Atlantic Forest in Southern Brazil. *Zoologia* 30, 491–498. doi:10.1590/S1984-46702013000500004.
- Carvalho, W. D., Gomes, L. A. C., De Castro, I. J., Martins, A. C., Esbérard, C. E. L., and Mustin, K. (2018). Beyond the Amazon Forest: Richness and Abundance of Bats in the Understory of Savannahs, Campinaranas and Terra Firme Forest. *Acta Chiropterologica* 20, 407–419. doi:10.3161/15081109ACC2018.20.2.011.
- Carvalho, W. D. De, Palmeirim, J. M., Martins, M. A., and Esbérard, C. E. L. (2019). Traits that allow bats of tropical lowland origin to conquer mountains : Bat assemblages along elevational gradients in the South American Atlantic Forest. *J. Biogeogr.* 46, 316–331. doi:10.1111/jbi.13506.
- Cisneros, L. M., Fagan, M. E., and Willig, M. R. (2015). Effects of human-modified landscapes on taxonomic, functional and phylogenetic dimensions of bat biodiversity. *Divers. Distrib.* 21, 523–533. doi:10.1111/ddi.12277.
- Cracraft, J. (1985). Historical Biogeography and Patterns of Differentiation within the South American Avifauna: Areas of Endemism. *Ornithol. Monogr.*, 49–84. doi:10.2307/40168278.
- Crisp, M. D., Laffan, S., Linder, H. P., and Division, A. M. (2001). Endemism in the Australian flora. *J. Biogeogr.* 28, 183–198.

- Crouch, N. M. A., Capurucho, J. M. G., Hackett, S. J., and Bates, J. M. (2019). Evaluating the contribution of dispersal to community structure in Neotropical passerine birds. *Ecography (Cop.)*. 42, 390–399. doi:10.1111/ecog.03927.
- d’Horta, F. M., Cuervo, A. M., Ribas, C. C., Brumfield, R. T., and Miyaki, C. Y. (2013). Phylogeny and comparative phylogeography of *Sclerurus* (Aves: Furnariidae) reveal constant and cryptic diversification in an old radiation of rain forest understory specialists. *J. Biogeogr.* 40, 37–49. doi:10.1111/J.1365-2699.2012.02760.X.
- Dambros, C., Zuquim, G., Moulatlet, G. M., Costa, F. R. C., Tuomisto, H., Ribas, C. C., et al. (2020). The role of environmental filtering, geographic distance and dispersal barriers in shaping the turnover of plant and animal species in Amazonia. *Biodivers. Conserv.* 29, 3609–3634. doi:10.1007/s10531-020-02040-3.
- Delgado-Jaramillo, M., Aguiar, L. M. S., Bernard, E., and Machado, R. B. (2020). Assessing the distribution of a species-rich group in a continental-sized megadiverse country: Bats in Brazil. *Divers. Distrib.*, 1–12. doi:10.1111/ddi.13043.
- Esbérard, C. E. L., Godoy, M. S. M., Renovato, L., and Carvalho, W. D. (2017). Novel long-distance movements by Neotropical bats (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae) evidenced by recaptures in southeastern Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 52, 75–80. doi:10.1080/01650521.2016.1273751.
- Farneda, F. Z., Grelle, C. E. V., Rocha, R., Ferreira, D. F., López-Baucells, A., and Meyer, C. F. J. (2019). Predicting biodiversity loss in island and countryside ecosystems through the lens of taxonomic and functional biogeography. *Ecography (Cop.)*, 1–10. doi:10.1111/ecog.04507.
- Fecchio, A., Pinheiro, R., Felix, G., Faria, I. P., Pinho, J. B., Lacorte, G. A., et al. (2018). Host community similarity and geography shape the diversity and distribution of haemosporidian parasites in Amazonian birds. *Ecography (Cop.)*. 41, 505–515. doi:10.1111/ECOG.03058.
- Fernandes, A. M., Gonzalez, J., Wink, M., and Aleixo, A. (2013). Multilocus phylogeography of the Wedge-billed Woodcreeper *Glyphorynchus spirurus* (Aves, Furnariidae) in lowland Amazonia: Widespread cryptic diversity and paraphyly reveal a complex diversification pattern. *Mol. Phylogenet. Evol.* 66, 270–282. doi:10.1016/J.YMPEV.2012.09.033.
- Fernandes, A. M., Wink, M., and Aleixo, A. (2012). Phylogeography of the chestnut-tailed antbird (*Myrmeciza hemimelaena*) clarifies the role of rivers in Amazonian biogeography. *J. Biogeogr.* 39, 1524–1535. doi:10.1111/J.1365-2699.2012.02712.X.

- Ferreira, M., Aleixo, A., Ribas, C. C., and Santos, M. P. D. (2017). Biogeography of the Neotropical genus *Malacoptila* (Aves: *Bucconidae*): the influence of the Andean orogeny, Amazonian drainage evolution and palaeoclimate. *J. Biogeogr.* 44, 748–759. doi:10.1111/jbi.12888.
- Fouquet, A., Noonan, B. P., Rodrigues, M. T., Pech, N., Gilles, A., and Gemmill, N. J. (2012). Multiple Quaternary Refugia in the Eastern Guiana Shield Revealed by Comparative Phylogeography of 12 Frog Species. *Syst. Biol.* 61, 461–461. doi:10.1093/SYSBIO/SYR130.
- Garbino, G.S.T., R. Gregorin, I.P. Lima, L. Loureiro, L.M. Moras, R. Moratelli, M.R. Nogueira, A.C. Pavan, V.C. Tavares, M. C. do N. and A. L. P. 2020 Updated checklist of Brazilian bats: versão 2020. Com. da List. Morcegos do Bras. *Soc. Bras. para o Estud. Quirópteros*. Available at: <https://www.sbeq.net/lista-de-especies> [Accessed February 23, 2021].
- Gardner, A. L. (2008). *Mammals of South America*. volume 1. , ed. A. L. Gardner Chicago: The University of Chigago Press and London.
- Gascon, C., Malcolm, J. R., Patton, J. L., Da Silva, M. N. F., Bogart, J. P., Loughheed, S. C., et al. (2000). Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 97, 13672–13677. doi:10.1073/pnas.230136397.
- González-Orozco, C. E., Mishler, B. D., Miller, J. T., Laffan, S. W., Knerr, N., Unmack, P., et al. (2015). Assessing biodiversity and endemism using phylogenetic methods across multiple taxonomic groups. *Ecol. Evol.* 5, 5177–5192. doi:10.1002/ece3.1747.
- Grandcolas, P., Nattier, R., and Trewick, S. (2014). Relict species: a relict concept? *Trends Ecol. Evol.* 29, 655–663. doi:10.1016/J.TREE.2014.10.002.
- Hall, J. P. W., and Harvey, D. J. (2002). The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from riodinid butterflies. *Evolution (N. Y.)*. 56, 1489–1497. doi:10.1111/J.0014-3820.2002.TB01460.X.
- Harcourt, A. H., and Wood, M. A. (2011). Rivers as Barriers to Primate Distributions in Africa. *Int. J. Primatol.* 33, 168–183. doi:10.1007/S10764-011-9558-Z.
- Henry, M., and Kalko, E. K. V. (2007). Foraging Strategy and Breeding Constraints of *Rhinophylla pumilio* (Phyllostomidae) in the Amazon Lowlands. *J. Mammal.* 88, 81–93. doi:10.1644/06-MAMM-A-001R1.1.
- Hershkovitz, P. (1977). Living New World monkeys (Platyrrhini) : with an introduction to Primates.

- Hoorn, C., Bogotá-A, G. R., Romero-Baez, M., Lammertsma, E. I., Flantua, S. G. A., Dantas, E. L., et al. (2017). The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Glob. Planet. Change* 153, 51–65. doi:10.1016/J.GLOPLACHA.2017.02.005.
- Hoorn, C., Wesselingh, F. P., Ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., et al. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*. 330, 927–931. doi:10.1126/science.1194585.
- Junk, W. J. (1997). *The central Amazon floodplain : ecology of a pulsing system*. 525.
- Kalko, E. K. V, and Handley, C. J. (2001). Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. *Plant Ecol*. 153, 319–333.
- Laffan, S. W., Lubarsky, E., and Rosauer, D. F. (2010). Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography (Cop.)*. 33, 643–647. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06237.x.
- Laffan, S. W., Rosauer, D. F., Di Virgilio, G., Miller, J. T., González-Orozco, C. E., Knerr, N., et al. (2016). Range-weighted metrics of species and phylogenetic turnover can better resolve biogeographic transition zones. *Methods Ecol. Evol.* 7, 580–588. doi:10.1111/2041-210X.12513.
- Latrubesse, E. M., Stevaux, J. C., and Sinha, R. (2005). Tropical rivers. *Geomorphology* 70, 187–206. doi:10.1016/J.GEOMORPH.2005.02.005.
- López-Aguirre, C., Hand, S. J., Laffan, S. W., and Archer, M. (2018). Phylogenetic diversity, types of endemism and the evolutionary history of New World bats. *Ecography (Cop.)*. 41, 1955–1966. doi:10.1111/ecog.03260.
- Lutz, H. L., Weckstein, J. D., Patané, J. S. L., Bates, J. M., and Aleixo, A. (2013). Biogeography and spatio-temporal diversification of Selenidera and Andigena Toucans (Aves: Ramphastidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 69, 873–883. doi:10.1016/J.YMPEV.2013.06.017.
- Mahulu, A., Stelbrink, B., Bocxlaer, B. Van, Riedel, F., and Albrecht, C. (2021). Going with the flow? Diversification of gastropods reflects drainage evolution in Africa. *J. Biogeogr.* 48, 1579–1593. doi:10.1111/JBI.14096.
- Maldonado-Coelho, M., Blake, J., Silveira, L., Batalha-Filho, H., and Ricklefs, R. (2013). Rivers, refuges and population divergence of fire-eye antbirds (Pyriglena) in the Amazon Basin. *J. Evol. Biol.* 26, 1090–1107. doi:10.1111/JEB.12123.

- Marques, J. T., Ramos Pereira, M. J., and Palmeirim, J. M. (2016). Patterns in the use of rainforest vertical space by Neotropical aerial insectivorous bats: All the action is up in the canopy. *Ecography (Cop.)*. 39, 476–486. doi:10.1111/ecog.01453.
- Martins, A. C. M., Bernard, E., and Gregorin, R. (2006). Rapid biological surveys of bats (Mammalia, Chiroptera) in three conservation units in Amapá, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 23, 1175–1184.
- Martins, A. C. M., Bernard, E., Gregorin, R., and da Silva, W. A. S. (2011). Filling data gaps on the diversity and distribution of Amazonian bats (Chiroptera): The case of Amapá, easternmost Brazil. *Zoologia* 28, 177–185. doi:10.1590/S1984-46702011000200004.
- Medlin, R. E., Connior, M. B., Gaines, K. F., and Risch, T. S. (2010). Responses of Bats to Forest Fragmentation in the Mississippi River Alluvial Valley, Arkansas, USA. *Diversity* 2, 1146–1157. doi:10.3390/d2101146.
- Méndez-Camacho, K., Leon-Alvarado, O., and Miranda-Esquivel, D. R. (2021). Biogeographic evidence supports the Old Amazon hypothesis for the formation of the Amazon fluvial system. *PeerJ* 9. doi:10.7717/PEERJ.12533.
- Meyer, C. F. J., Weinbeer, M., and Kalko, E. K. V (2005). Home-range size and spacing patterns of *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae) foraging over water. *J. Mammal.* 86, 587–598.
- Mishler, B. D., Knerr, N., González-Orozco, C. E., Thornhill, A. H., Laffan, S. W., and Miller, J. T. (2014). Phylogenetic measures of biodiversity and neo-and paleo-endemism in Australian acacia. *Nat. Commun.* 5, 1–10. doi:10.1038/ncomms5473.
- Moraes, L. J. C. L., Pavan, D., Barros, M. C., and Ribas, C. C. (2016). The combined influence of riverine barriers and flooding gradients on biogeographical patterns for amphibians and squamates in south-eastern Amazonia. *J. Biogeogr.* 43, 2113–2124. doi:10.1111/jbi.12756.
- Naka, L. N. (2011). Avian distribution patterns in the Guiana Shield: Implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. *J. Biogeogr.* 38, 681–696. doi:10.1111/J.1365-2699.2010.02443.X.
- Naka, L. N., and Brumfield, R. T. (2018). The dual role of Amazonian rivers in the generation and maintenance of avian diversity. *Sci. Adv.* 4. doi:10.1126/sciadv.aar8575.
- Napier, P. H. (1976). *Catalogue of primates in the British Museum (Natural History). I. Families Callitrichidae and Cebidae. British Museum (Natural History)*. London: British Museum (Natural History).

- Nogueira, A. C. R., Silveira, R., and Guimarães, J. T. F. (2013). Neogene-Quaternary sedimentary and paleovegetation history of the eastern Solimões Basin, central Amazon region. *J. South Am. Earth Sci.* 46, 89–99.
- Oliveira, U., Soares-Filho, B., Leitão, R. F. M., and Rodrigues, H. O. (2019). BioDinamica: a toolkit for analyses of biodiversity and biogeography on the Dinamica-EGO modelling platform. *PeerJ* 7, e7213. doi:10.7717/PEERJ.7213.
- Oliveira, U., Vasconcelos, M. F., and Santos, A. J. (2017). Biogeography of Amazon birds: Rivers limit species composition, but not areas of endemism. *Sci. Rep.* 7, 1–11. doi:10.1038/s41598-017-03098-w.
- Paradis, E., and Schliep, K. (2019). APE 5.0: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 35, 526–528.
- Patterson, B. D., Stotz, D. F., and Solari, S. (2006). Mammals and Birds of the Manu Biosphere Reserve, Peru. *Fieldiana Zool.* 110. doi:10.3158/0015-0754(2006)110[1:mabotm]2.0.co;2.
- Pavan, A. C., Bobrowiec, P. E. D., and Percequillo, A. R. (2018). Geographic variation in a South American clade of mormoopid bats, *Pteronotus* (Phyllostoma), with description of a new species. *J. Mammal.* 99, 624–645. doi:10.1093/jmammal/gyy048.
- Peixoto, F. P., Braga, P. H. P., Cianciaruso, M. V., Diniz-Filho, J. A. F., and Brito, D. (2014). Global patterns of phylogenetic beta diversity components in bats. *J. Biogeogr.* 41, 762–772. doi:10.1111/jbi.12241.
- Peracchi, A. L., Raimundo, S. D. L., and Tannure, A. M. (1984). Quirópteros do Território Federal do Amapá. Brasil (Mammalia, Chiroptera). *Arq. Univ. Fed. Rur. Rio Janeiro*, 89–100.
- Peters, S. L., Malcolm, J. R., and Zimmerman, B. L. (2006). Effects of selective logging on bat communities in the southeastern Amazon. *Conserv. Biol.* 20, 1410–1421. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00526.x.
- Pirani, R. M., Werneck, F. P., Thomaz, A. T., Kenney, M. L., Sturaro, M. J., Ávila-Pires, T. C. S., et al. (2019). Testing main Amazonian rivers as barriers across time and space within widespread taxa. *J. Biogeogr.* 46, 2444–2456. doi:10.1111/jbi.13676.
- Quinn, G. P., and Keough, M. J. (2002). Experimental Design and Data Analysis for Biologists. *Exp. Des. Data Anal. Biol.* doi:10.1017/CBO9780511806384.
- Ramachandran, V., Robin, V. V., Tamma, K., and Ramakrishnan, U. (2017). Climatic and geographic barriers drive distributional patterns of bird phenotypes within peninsular India. *J. Avian Biol.* 48, 620–630. doi:10.1111/JAV.01278.

- Rex, K., Kelm, D. H., Wiesner, K., Kunz, T. H., and Voigt, C. C. (2008). Species richness and structure of three Neotropical bat assemblages. *Biol. J. Linn. Soc.* 94, 617–629. doi:10.1111/j.1095-8312.2008.01014.x.
- Ribas, C. C., Aleixo, A., Nogueira, A. C. R., Miyaki, C. Y., and Cracraft, J. (2012). A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 681–689. doi:10.1098/rspb.2011.1120.
- Ribas, C. C., Gaban-Lima, R., Miyaki, C. Y., and Cracraft, J. (2005). Historical biogeography and diversification within the Neotropical parrot genus *Pionopsitta* (Aves: Psittacidae). *J. Biogeogr.* 32, 1409–1427. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01289.x.
- Ritter, C. D., Faurby, S., Bennett, D. J., Naka, L. N., ter Steege, H., Zizka, A., et al. (2019). The pitfalls of biodiversity proxies: Differences in richness patterns of birds, trees and understudied diversity across Amazonia. *Sci. Reports* 2019 9, 1–13. doi:10.1038/s41598-019-55490-3.
- Rojas, D., Moreira, M., Ramos Pereira, M. J., Fonseca, C., and Dávalos, L. M. (2018). Updated distribution maps for neotropical bats in the superfamily Noctilionoidea. *Ecology* 99, 2131. doi:10.1002/ECY.2404/SUPPINFO.
- Rosauer, D. F., and Jetz, W. (2015). Phylogenetic endemism in terrestrial mammals. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 24, 168–179. doi:10.1111/GEB.12237.
- Rosauer, D., Laffan, S. W., Crisp, M. D., Donnellan, S. C., and Cook, L. G. (2009). Phylogenetic endemism: A new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Mol. Ecol.* 18, 4061–4072. doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04311.x.
- Rossetti, D. F., Cohen, M. C. L., Bertani, T. C., Hayakawa, E. H., Paz, J. D. S., Castro, D. F., et al. (2014). Late Quaternary fluvial terrace evolution in the main southern Amazonian tributary. *CATENA* 116, 19–37. doi:10.1016/J.CATENA.2013.11.021.
- Ruffley, M., Peterson, K., Week, B., Tank, D. C., and Harmon, L. J. (2019). Identifying models of trait-mediated community assembly using random forests and approximate Bayesian computation. *Ecol. Evol.* 9, 13218–13230. doi:10.1002/ece3.5773.
- Rull, V. (2004). An evaluation of the Lost World and vertical displacement hypotheses in the Chimantá Massif, Venezuelan Guayana. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 13, 141–148. doi:10.1111/J.1466-882X.2004.00073.X.

- Rull, V., and Nogu e, S. (2007). Potential migration routes and barriers for vascular plants of the Neotropical Guyana Highlands during the Quaternary. *J. Biogeogr.* 34, 1327–1341. doi:10.1111/J.1365-2699.2006.01602.X.
- Ruokolainen, K., Moulatlet, G. M., Zuquim, G., Hoorn, C., and Tuomisto, H. (2019). Geologically recent rearrangements in central amazonian river network and their importance for the riverine barrier hypothesis. *Front. Biogeogr.* 11. doi:10.21425/F5FBG45046.
- Santorelli, S., Magnusson, W. E., and Deus, C. P. (2018). Most species are not limited by an Amazonian river postulated to be a border between endemism areas. *Sci. Reports* 8, 1–8. doi:10.1038/s41598-018-20596-7.
- Santos, T. C. M. S., Lopes, G. P. L., Rabelo, R. M. R., and Giannini, T. C. G. (2019). Bats in three protected areas of the Central Amazon Ecological Corridor in Brazil. *Acta Chiropterologica* 21, 425–442. doi:10.3161/15081109ACC2019.21.2.017.
- Scherson, R. A., Thornhill, A. H., Urbina-Casanova, R., Freyman, W. A., Pliscoff, P. A., and Mishler, B. D. (2017). Spatial phylogenetics of the vascular flora of Chile. *Mol. Phylogenet. Evol.* 112, 88–95. doi:10.1016/j.ympev.2017.04.021.
- Silva, J. M. C. da, and Bates, J. M. (2002). Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot. *Bioscience* 52, 225. doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0225:bpacit]2.0.co;2.
- Silva, J. M. C. da, and Oren, D. C. (1996). Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: an example with primates. *Biol. J. Linn. Soc.* 59, 427–437. doi:10.1111/J.1095-8312.1996.TB01475.X.
- Silva, J. M. C., Rylands, A. B., and Fonseca, G. A. B. da (2005). The Fate of the Amazonian Areas of Endemism. *Conserv. Biol.* 19, 689–694.
- Silva, S. M., Townsend Peterson, A., Carneiro, L., Burlamaqui, T. C. T., Ribas, C. C., Sousa-Neves, T., et al. (2019). A dynamic continental moisture gradient drove Amazonian bird diversification. *Sci. Adv.* 5. doi:10.1126/SCIADV.AAT5752/SUPPL_FILE/AAT5752_TABLE_S2.XLSX.
- Smith, B. T., McCormack, J. E., Cuervo, A. M., Hickerson, M. J., Aleixo, A., Cadena, C. D., et al. (2014). The drivers of tropical speciation. *Nature* 515, 406–409. doi:10.1038/nature13687.
- Tavares, V. da C., Nobre, C. C., Palmuti, C. F. de S., Nogueira, E. de P. P., Gomes, J. D., Marcos, M. H., et al. (2017). The Bat Fauna from Southwestern Brazil and Its Affinities

- with the Fauna of Western Amazon. *Acta Chiropterologica* 19, 93–106. doi:10.3161/15081109ACC2017.19.1.007.
- Team, R. C. (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Trevelin, L. C., Silveira, M., Port-Carvalho, M., Homem, D. H., and Cruz-Neto, A. P. (2013). Use of space by frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a restored Atlantic forest fragment in Brazil. *For. Ecol. Manage.* 291, 136–143. doi:10.1016/J.FORECO.2012.11.013.
- Upham, N. S., Esselstyn, J. A., and Jetz, W. (2019). Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *Plos Biol.* 17, 1–44. doi:10.1371/journal.pbio.3000494.
- Varzinczak, L. H., Lima, C. S., Moura, M. O., and Passos, F. C. (2018). Relative influence of spatial over environmental and historical processes on the taxonomic and phylogenetic beta diversity of Neotropical phyllostomid bat assemblages. *J. Biogeogr.* 45, 617–627. doi:10.1111/jbi.13150.
- Veron, S., Haevermans, T., Govaerts, R., Mouchet, M., and Pellens, R. (2019). Distribution and relative age of endemism across islands worldwide. *Sci. Rep.* 9, 1–12. doi:10.1038/s41598-019-47951-6.
- Voss, R. S., Fleck, D. W., Strauss, R. E., Velazco, P. M., and Simmons, N. B. (2016). Roosting Ecology of Amazonian Bats: Evidence for Guild Structure in Hyperdiverse Mammalian Communities. *Am. Museum Novit.* 2016, 1–43. doi:10.1206/3870.1.
- Wallace, A. R. (1854). On the Monkeys of the Amazon. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 14, 451–454. doi:10.1080/037454809494374.
- Weir, J. T., Faccio, M. S., Pulido-Santacruz, P., Barrera-Guzmán, A. O., and Aleixo, A. (2015). Hybridization in headwater regions, and the role of rivers as drivers of speciation in Amazonian birds. *Evolution* (N. Y). 69, 1823–1834. doi:10.1111/EVO.12696.
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical Analysis- 5th Edition*.

7. FIGURES

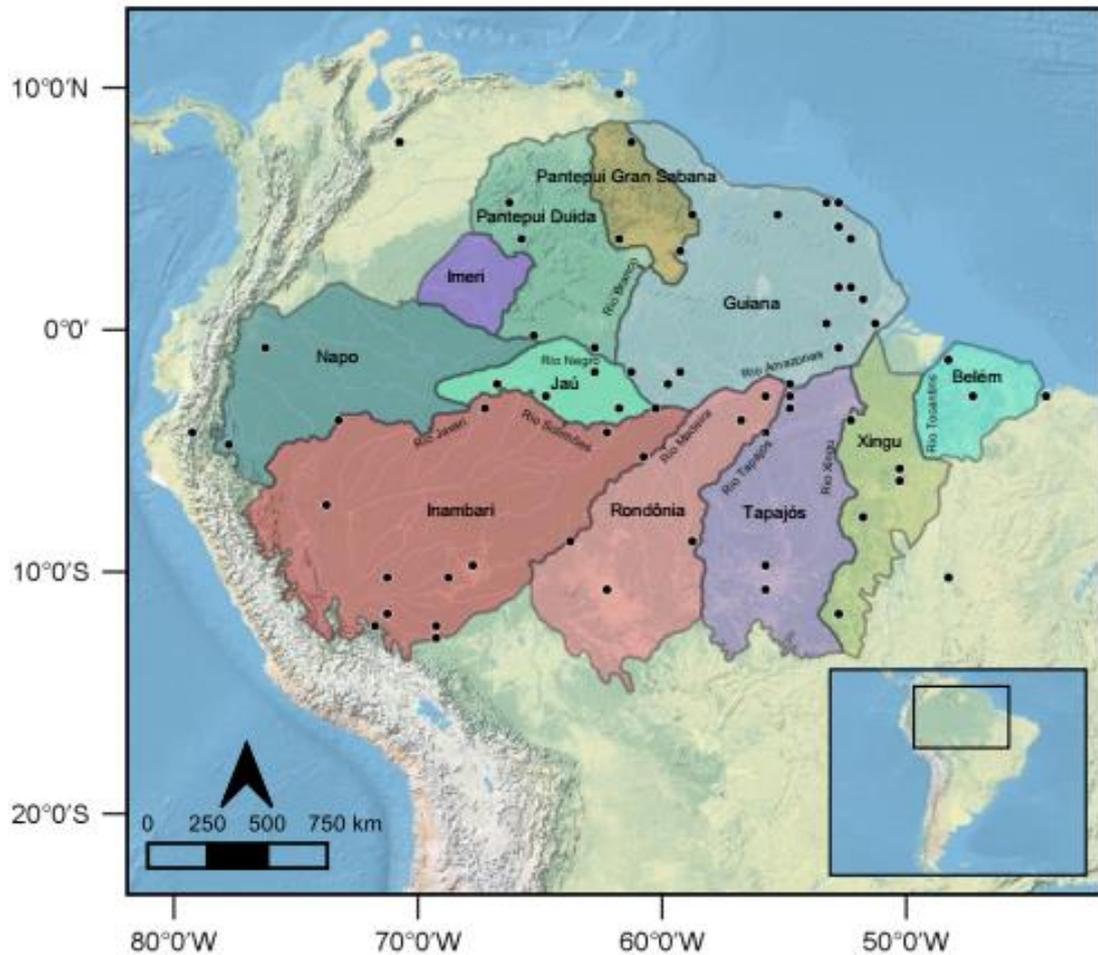


Figure 1. Geographic location of the 64 bat communities used in this study (black circles). For reference, the figure depicts the interfluvial hypothesis of lowland Amazonian vertebrates Areas of Endemism. This currently accepted Areas of Endemism classification was proposed by Cracraft (1985) and subsequently modified by Silva and Bates, (2002), Naka, (2011) and Borges and Silva, (2012).

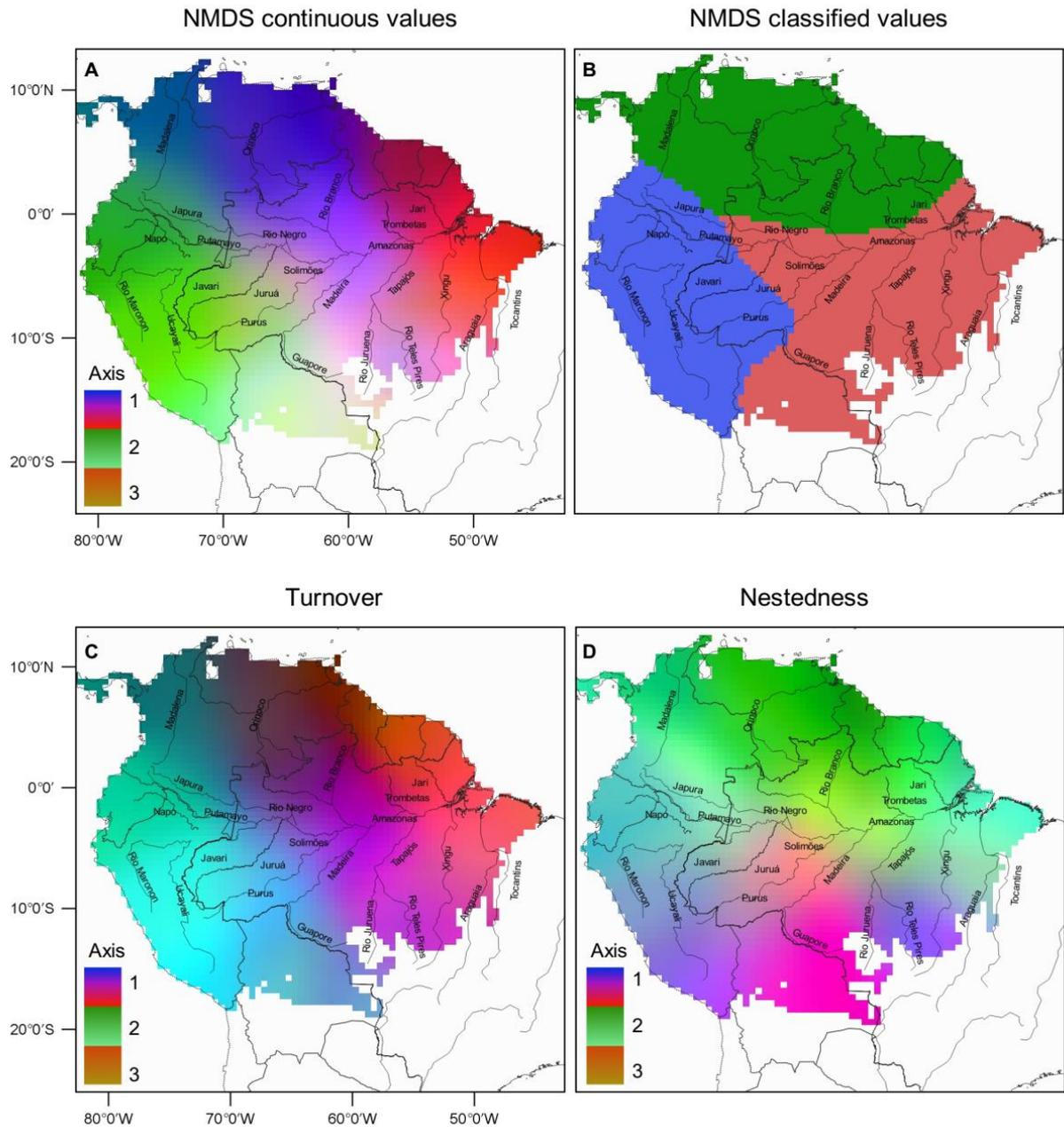


Figure 3. Spatial variation in bats communities composition throughout the Amazon. **(A)** Species composition were obtained by the interpolation of NMDS scores (three axis represented by a RGB scale). **(B)** Classification of the first three breaks (most significant in search order) in species composition. **(C)** Spatial turnover of bat species composition throughout the Amazon. **(D)** Spatial nestedness of bat species composition throughout the Amazon.

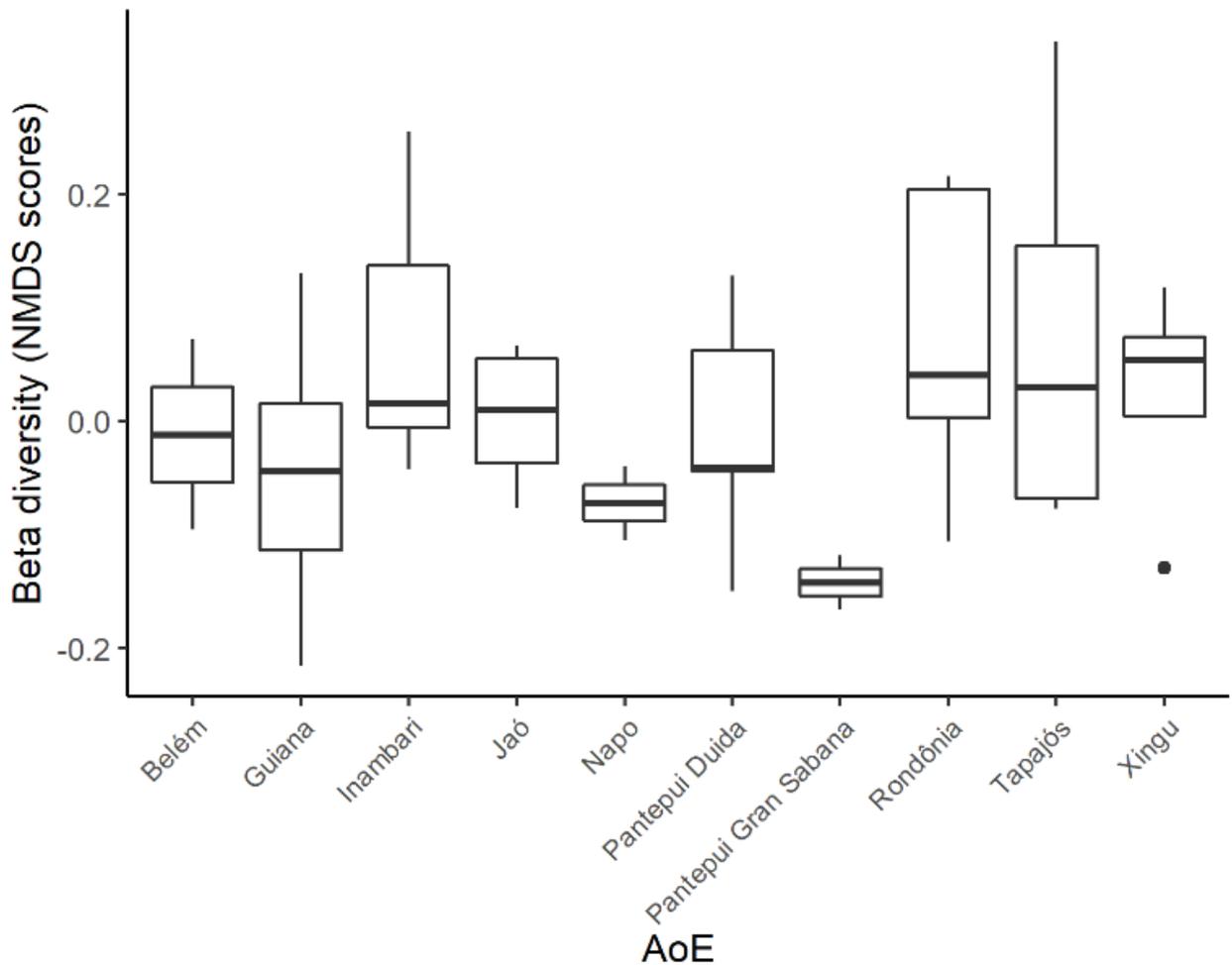


Figure 4. Comparison of total beta diversity (NMDS scores) among interfluvial AoEs. No significant difference was found (ANOVA, $p > 0.05$), meaning that beta-diversity among communities within each interfluvial AoE is not smaller than beta-diversity among communities in different AoEs.

8. Supplementary figures

Flying over Amazonian waters: the role of rivers on the distribution and endemism patterns of Neotropical bats

Silva, D. C.^{1*} Oliveira, H. F. M.² Zangrandi, P. L.³ Domingos, F. M. C. B.²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade do Estado de Mato Grosso – UNEMAT, Nova Xavantina, MT, Brazil.

² Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná – UFPR, Curitiba, PR, Brazil.

³ Independent researcher, Toronto, Canada.

***Corresponding author:** Daiana C. Silva (dayanna_cs@hotmail.com)

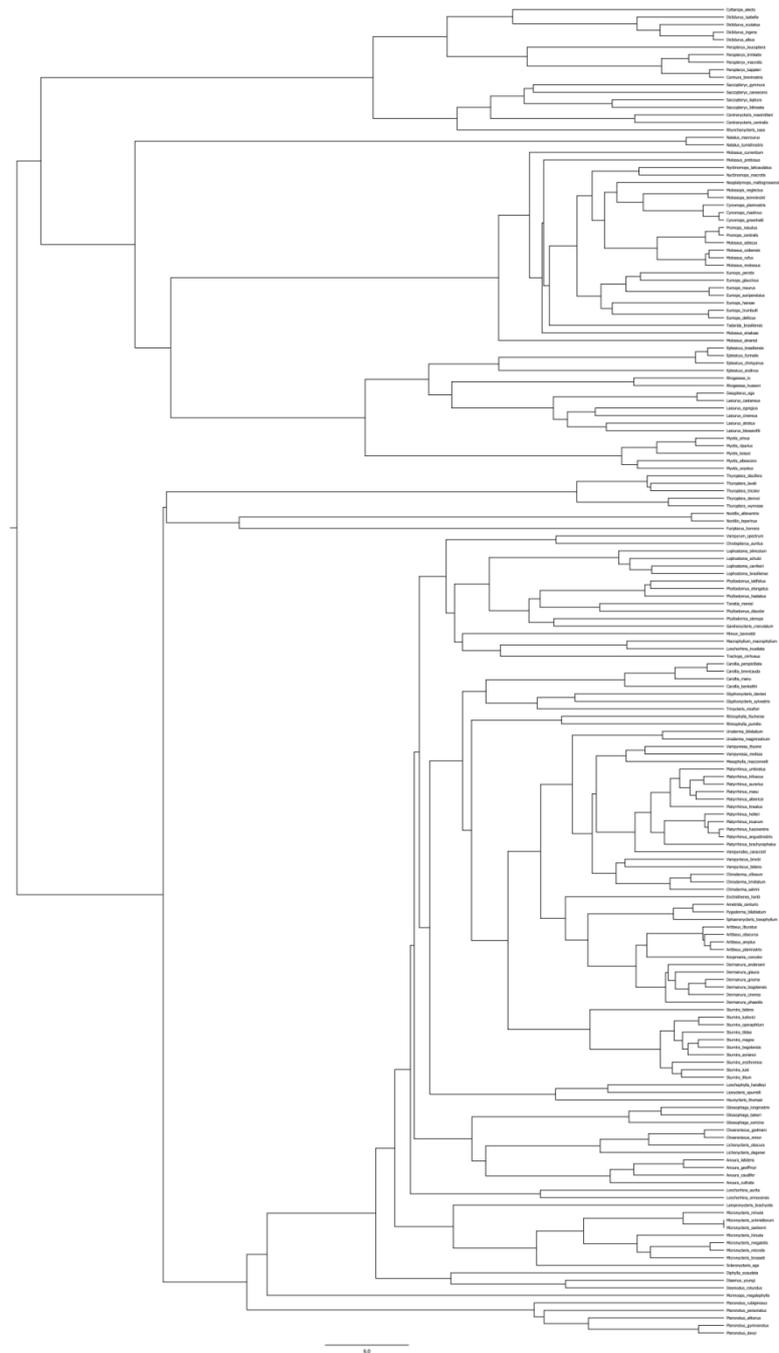


Figure S1. Phylogenetic tree of the 177 bat species analyzed in this study. Of these, seven species were not available in the phylogeny (Upham et al. 2019) and we used its closest known available relative as a substitute. The following species were replaced (species actually extracted from the phylogeny and used in the analyses are in parentheses): *Cynomops mastivus* (replaced by *Cynomops abrasus*), *Eumops delticus* (*Eumops bonariensis*), *Lichonycteris degener* (*Hylonycteris underwoodi*), *Natalus macrourus* (*Natalus espiritasantensis*), *Platyrrhinus incarum* (*Platyrrhinus recifinus*), *Pteronotus rubiginosus* (*Pteronotus parnellii*) and *Pteronotus alitonus* (*Pteronotus macleayii*).

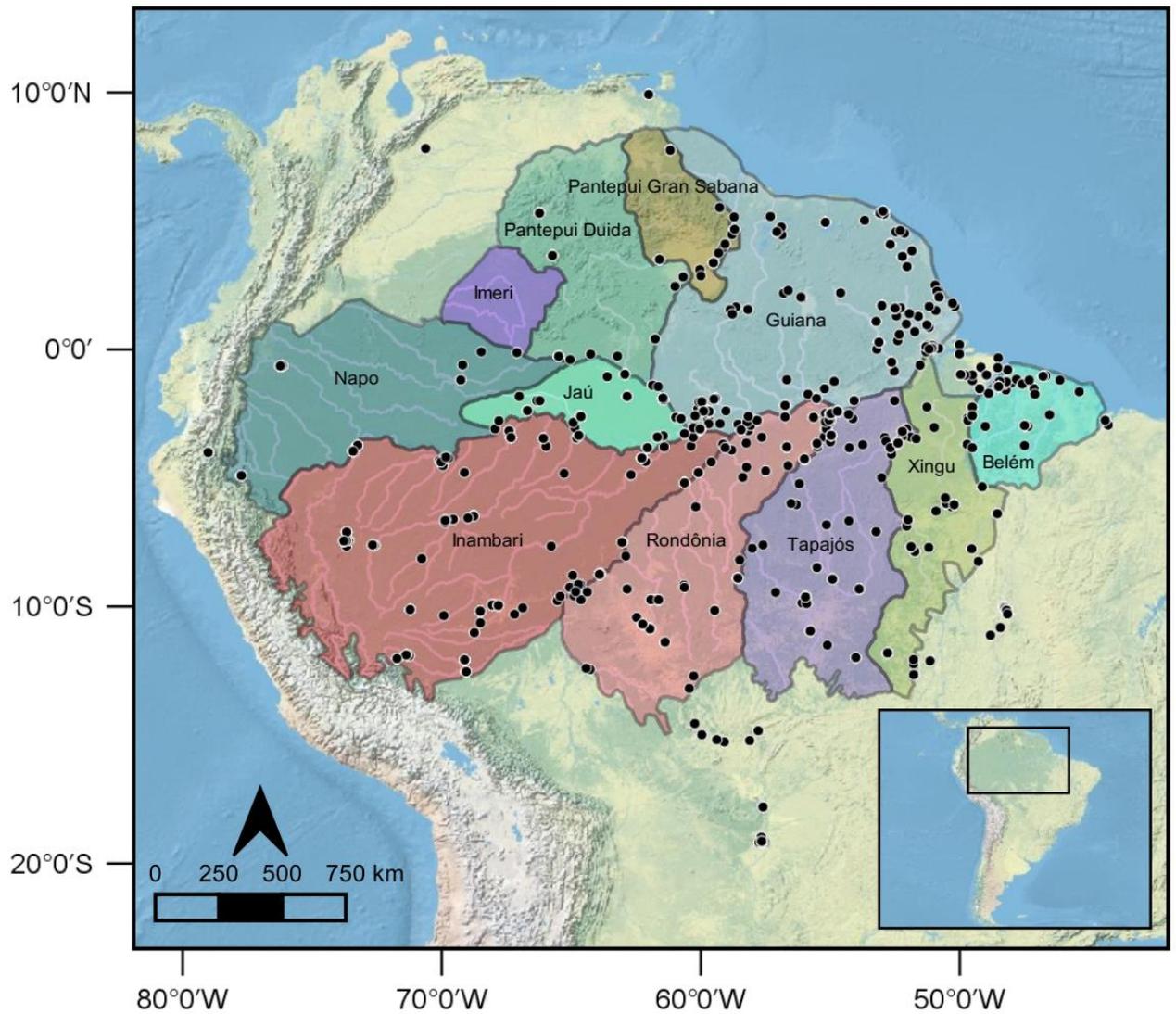


Figure S2. Distribution of occurrence data for the 182 bat species. The species *Chiroderma doriae*, *Histiotus velatus*, *Neonycteris pusilla*, *Nyctinomops aurispinosus* and *Peropteryx pallidoptera* were excluded from the data after applying the 20-species threshold for inclusion in the analyses.

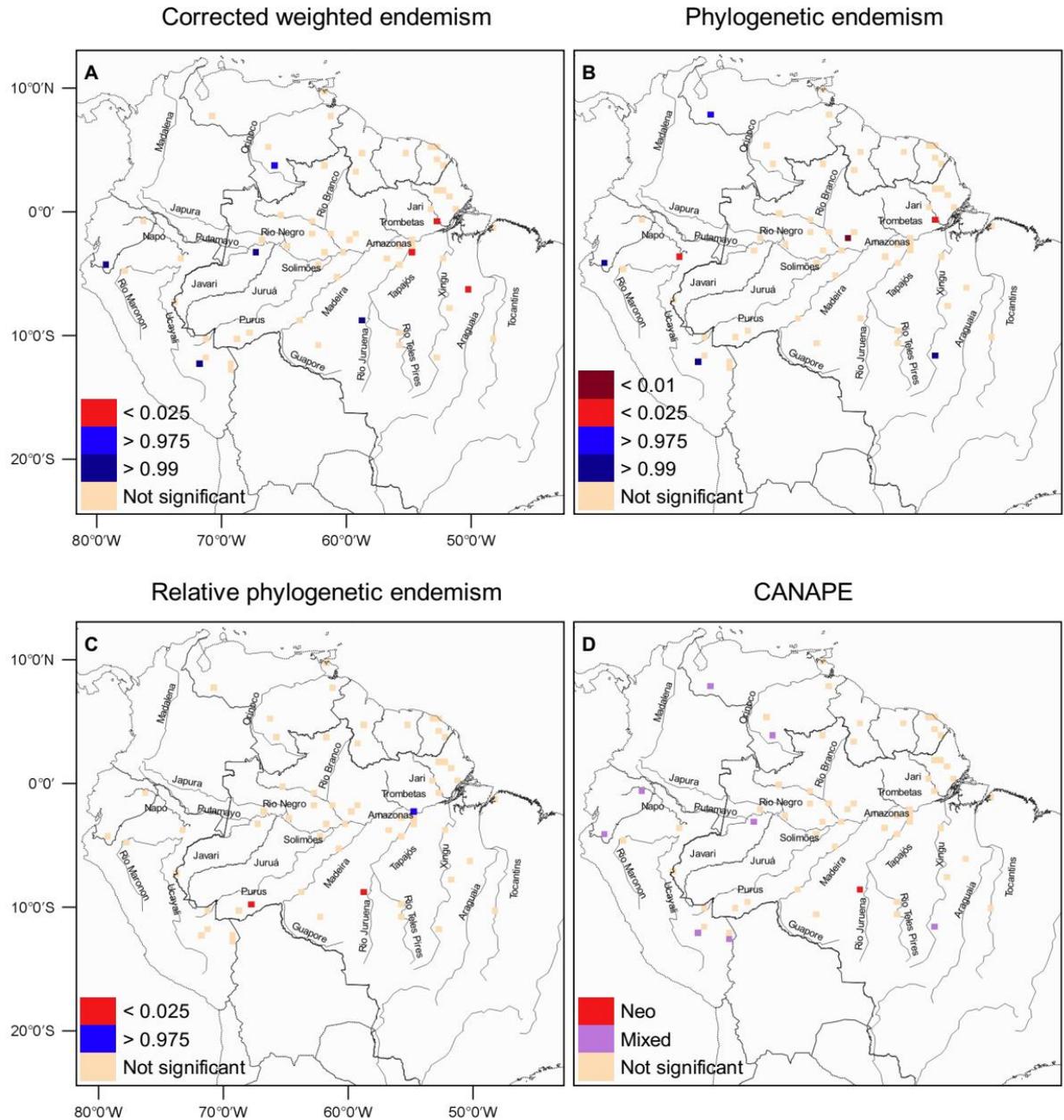


Figure S3. Bat endemism patterns for communities considering the 101 species of Phyllostomidae. **(A)** Distribution of corrected weighted endemism (CWE) for Amazon Phyllostomidae bats. **(B)** Distribution of phylogenetic endemism (PE) and **(C)** relative phylogenetic endemism (RPE). High PE and low RPE indicate neo-endemism and mixed indicate a mix of neo and paleo-endemism **(D)**.

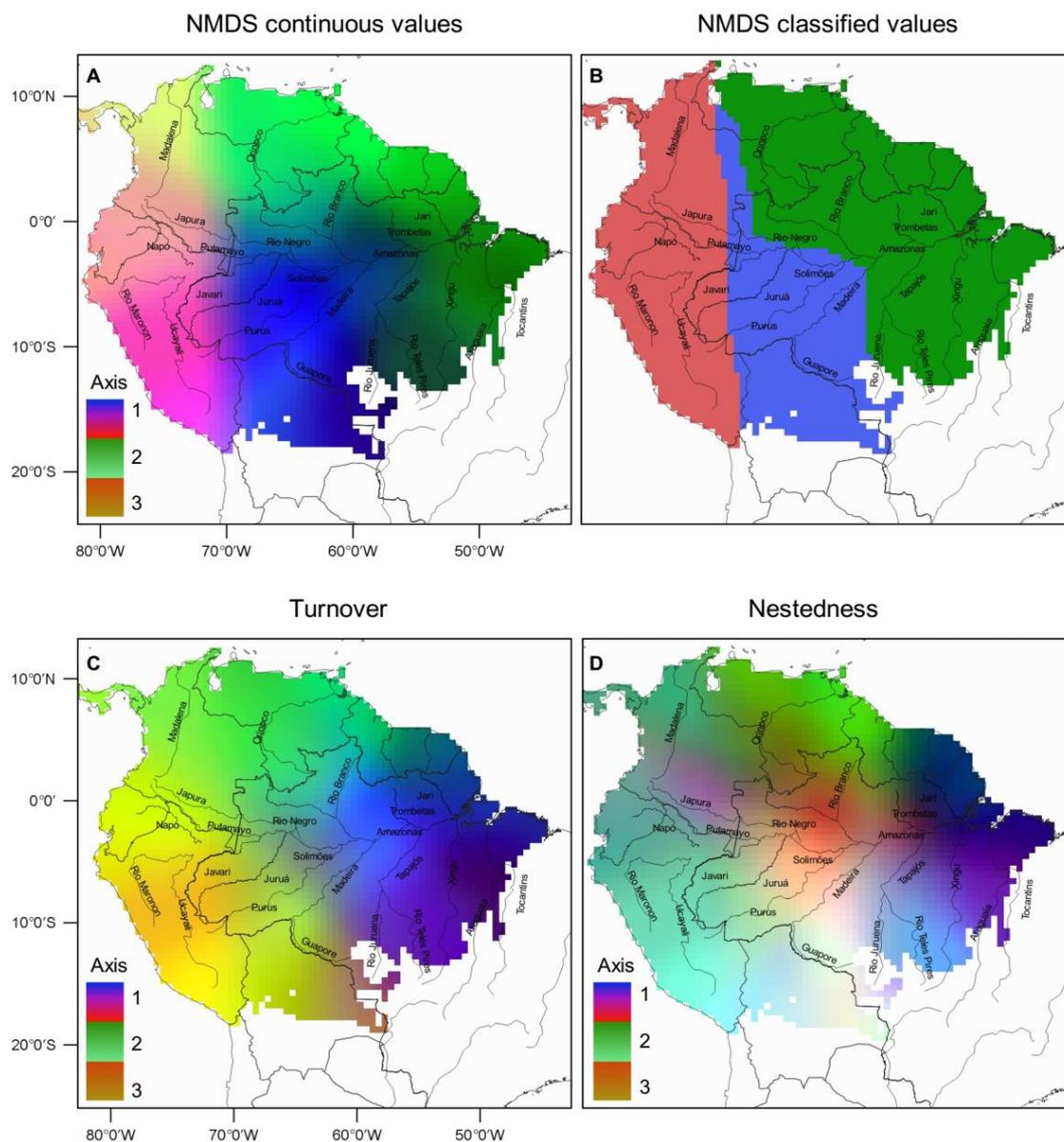


Figure S4. Spatial variation in bats composition of the Phyllostomidae family throughout the Amazon. **(A)** Species composition were obtained by the interpolation of NMDS scores (three axis represented by a RGB scale). **(B)** Classification of the first three breaks (most significant in search order) in species composition. **(C)** Spatial turnover of bats species composition throughout the Amazon. **(D)** Spatial nestedness of bats species composition throughout the Amazon.

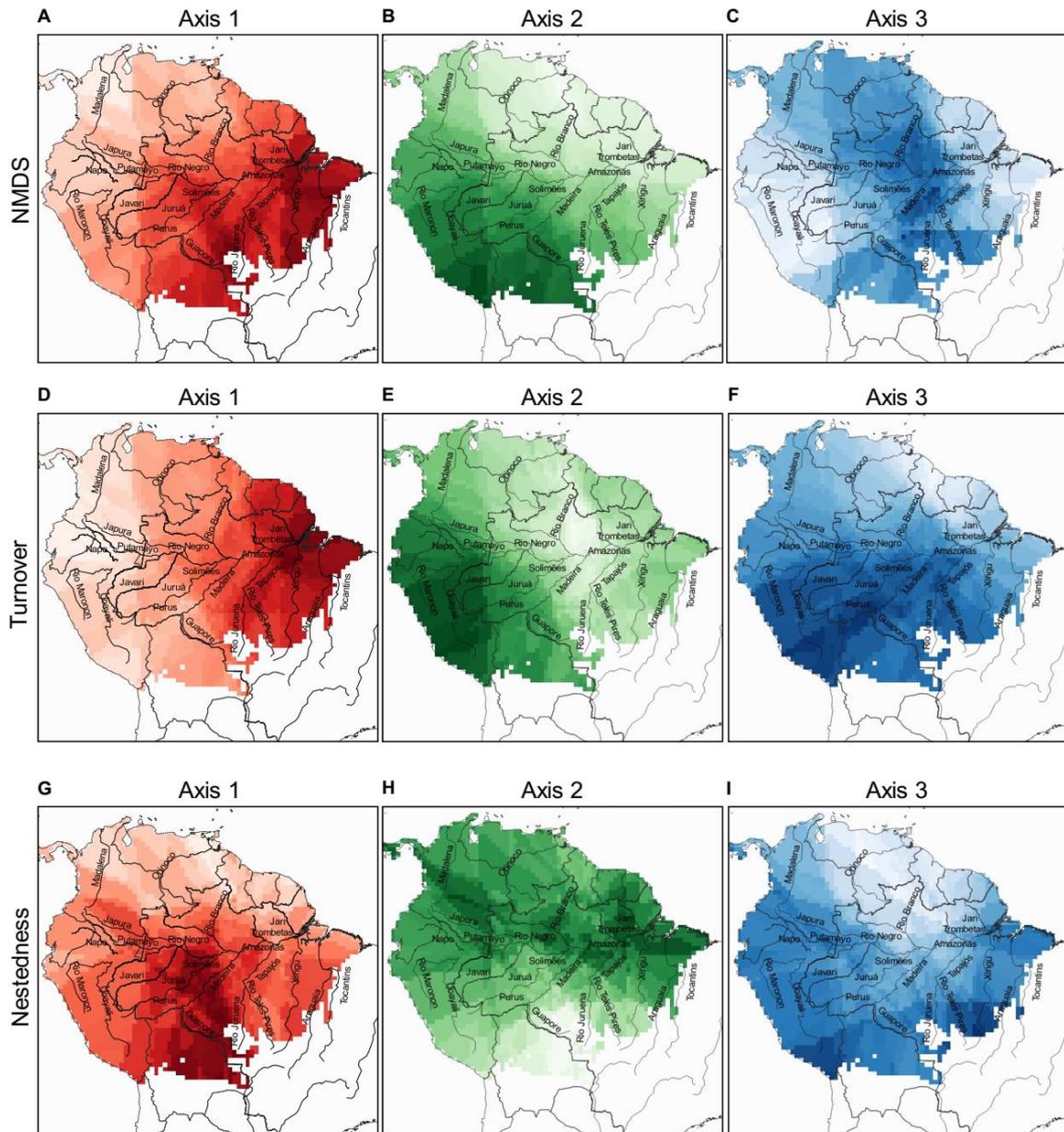


Figure S5. (A-C) Interpolation of the three NMDS axes based on the composition of Amazonian bat communities (177 species complete dataset). Beta-diversity is partitioned into (D-F) turnover and (G-I) nestedness components.

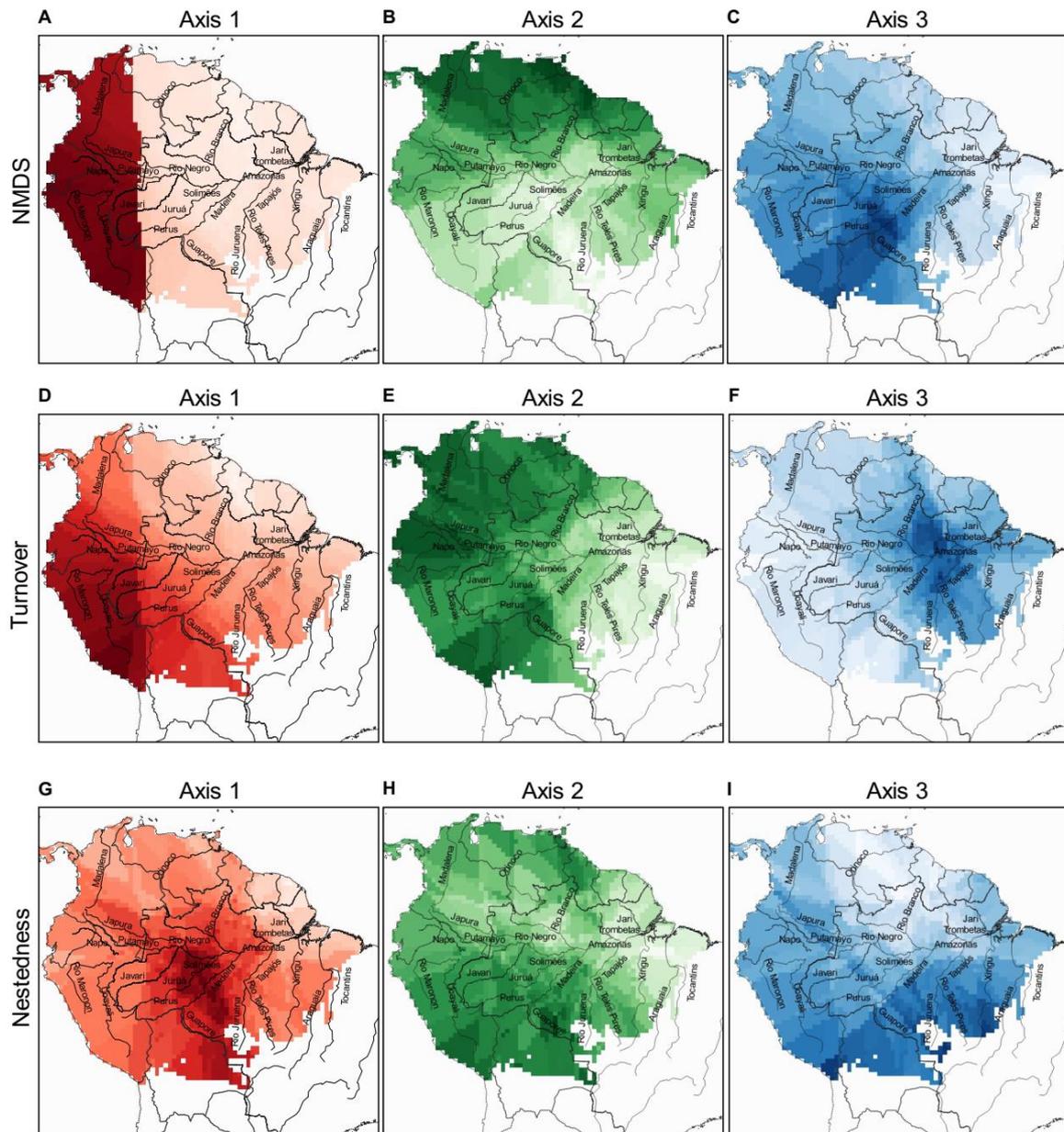


Figure S6. Axes of NMDS analysis for Phyllostomidae. (A-C) Interpolation of the three NMDS axes based on the composition of Amazonian bat communities. Beta-diversity is partitioned into (D-F) turnover and (G-I) nestedness components.

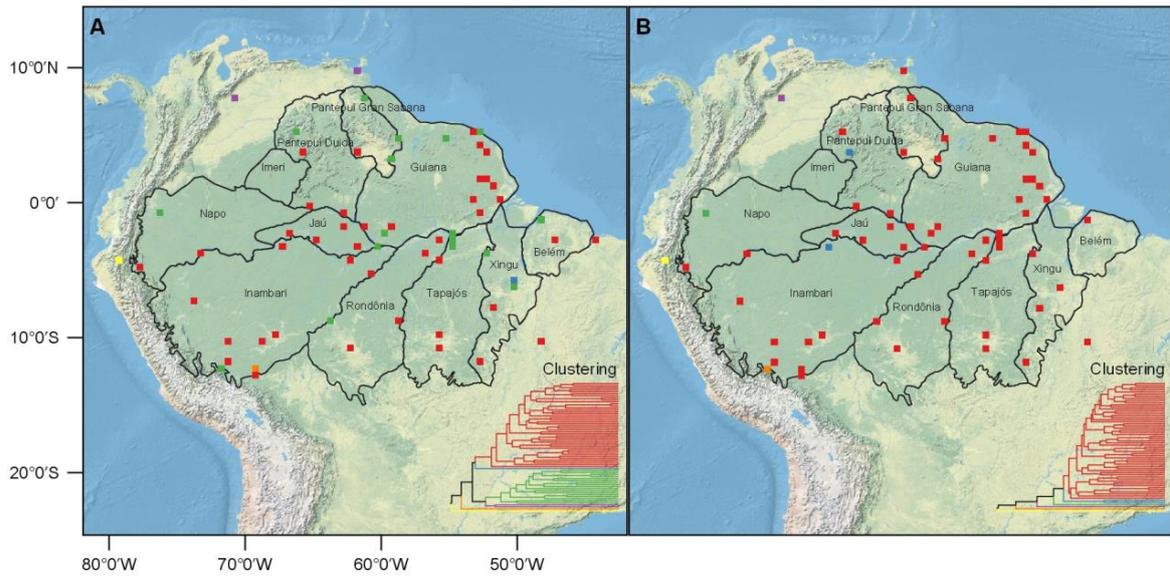


Figure S7. Phylogenetic turnover analysis for the 177 species complete dataset **(A)** and for the Phyllostomidae dataset **(B)**, indicating the geographic location of the communities belonging to each cluster. In **(A)**, the red and green clusters are distributed across all AoEs (except Imeri for lack of data); the orange and blue clusters are found only in Inambari and Xingu; the purple cluster is in northern Amazon, outside the limits of interfluvial AoEs; finally, one cluster is found in the Andean region. In **(B)**, the red cluster is distributed across all AoEs (except Imeri for lack of data); the orange cluster is only in Inambari and the blue cluster is found in Inambari and Pantepui Duida; the purple cluster is in northern Amazon, outside the limits of interfluvial AoEs; and finally, only one cluster is found in the Andean region.