



LUCAS L. DEL SARTO OLIVEIRA

**APRENDIZADO DE MÁQUINA APLICADO À TEORIA DO
NICO PARA SOLUÇÕES EM ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO: UM TRATADO SOBRE *Lonchophylla
bokermanni* Sazima, Vizotto & Taddei, 1978 (Chiroptera,
Phyllostomidae)**

**LAVRAS-MG
2025**

LUCAS L. DEL SARTO OLIVEIRA

**APRENDIZADO DE MÁQUINA APLICADO À TEORIA DO NICHOS PARA
SOLUÇÕES EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO: UM TRATADO SOBRE**

Lonchophylla bokermanni Sazima, Vizotto & Taddei, 1978 (Chiroptera, Phyllostomidae)

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Renato Gregorin
Orientador

Dr.^a Daniela Munhoz Rossoni
Coorientadora

**LAVRAS-MG
2025**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Del Sarto-Oliveira, Lucas Laboissieri

Aprendizado de máquina aplicado à Teoria do Nicho para
soluções em ecologia e conservação: um tratado sobre

Lonchophylla bokermanni Sazima, Vizotto & Taddei, 1978

(Chiroptera, Phyllostomidae) / Lucas L. Del Sarto Oliveira. - 2025.

131 p. : il.

Orientador(a): Renato Gregorin.

Coorientador(a): Daniela Munhoz Rossoni.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2025.

Bibliografia.

1. Macroecologia. 2. Modelagem espacial. 3. Reserva da
Biosfera. I. Gregorin, Renato. II. Rossoni, Daniela Munhoz. III.
Título.

LUCAS L. DEL SARTO OLIVEIRA

**APRENDIZADO DE MÁQUINA APLICADO À TEORIA DO NICHO PARA
SOLUÇÕES EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO: UM TRATADO SOBRE**

Lonchophylla bokermanni Sazima, Vizotto & Taddei, 1978 (Chiroptera, Phyllostomidae)

**MACHINE LEARNING APPLIED TO NICHE THEORY FOR SOLUTIONS IN
ECOLOGY AND CONSERVATION: A TREATISE ON *Lonchophylla bokermanni* Sazima,
Vizotto & Taddei, 1978 (Chiroptera, Phyllostomidae)**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens Fragmentadas e Agrossistemas, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 24 de janeiro de 2024.

Dr. André Gomide – Gomide Consultoria Ltda.

Dr. Bruno Roberto Ribeiro – FBDS

Dr.^a Giovana Esteves – UFLA

Dr. Guilherme de Oliveira – UFRB

Prof. Dr. Renato Gregorin
Orientador

Dr.^a Daniela Munhoz Rossoni
Coorientadora

**LAVRAS-MG
2025**

*Ao meu saudoso avô Ídolo Del Sarto,
Dedico*

AGRADECIMENTOS

“O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001”.

Ao “Todo”; “primeiro motor”; “ato puro”; princípio, meio e fim do movimento universal. Agradeço por mais um dia na Terra.

À UFLA, pela oportunidade de usufruir de uma impressionante estrutura física além das maravilhosas refeições a preços irrisórios. Ao departamento de Ecologia e Conservação, especialmente ao LADISMA, por todo o apoio técnico imprescindível à concepção dessa tese.

À ANPG, por pleitear ao meu favor, quando a bolsa de estudos que seria designada foi protelada com a prerrogativa de implementação em data posterior àquela sancionada.

À prof.^a Dr.^a Adelir A. Saczk, pró-reitora de pós-graduação em exercício no ano de 2024, por interceder ao meu favor para a prorrogação da bolsa de estudos em três meses. A senhora foi muito importante na reta final do doutoramento.

Ao Ewerton R. Badaró, pela prontidão e empatia no tratamento dos assuntos relacionados à PRPG.

À Rossilvânia M. da Silva, pelo empenho e profissionalismo no tratamento dos assuntos relacionados à secretaria do ICN.

Ao mestre dos morcegos, prof. Dr. Renato Gregorin, por sua assertividade e ensinamentos ao longo de todos esses anos. Foi um verdadeiro privilégio tê-lo como orientador.

À Dr.^a Daniela M. Rossoni, por seus conselhos que tornaram o doutoramento mais leve e por contribuições pontuais na tese.

Aos membros da banca de defesa: prof. Dr. Guilherme Oliveira, Dr. Bruno R. Ribeiro, Dr. André G. Vasconcelos e Dr.^a Giovana Esteves, por aceitarem a missão de arguir a tese. É uma grande honra apresentar este estudo em macroecologia para uma banca tão especializada.

Aos membros da banca de acompanhamento acadêmico, prof. Dr. Rafael D. Zeni e prof.^a Dr.^a Renata D. F. Brandão, pelas críticas (construtivas), sugestões e disponibilidade em avaliar o desenvolvimento dessa tese.

Aos meus pais, Francisco e Ivana, eu simplesmente concederia a vocês 20 anos do meu tempo restante de vida, só para tê-los ao meu lado por mais uma década. À minha irmã, Laura, pelas boas lembranças da nossa infância e, ainda que esteja do outro lado do Oceano Atlântico, posso sentir suas boas vibrações. À minha avó, dona Carmem, por todos os mimos e o carinho de sempre. À Maria Flor, Cléo, Doodles e Charlotte, pela essência de um amor incondicional.

À Aída I. V. Silva, pela paz e serenidade que me trouxeram à tona a fé, a partir da fé obtive a redenção, a partir da redenção obtive a cura.

À “amenzinha”, por inspirar meus dias. Por toda paciência, compreensão e apoio nos últimos meses.

Aos compadres, Felipe A. Macedo e Felipe S. Fernandes, pela companhia nas “cavernadas”, trilhas e cachoeiras ao longo de todos esses anos.

Ao grande irmão Rafael C. Amaral, por sua companhia e auxílio em momentos decisivos.

Ao grande irmão Mark M. Martins, o principal responsável pelo resgate da minha espiritualidade.

Ao futuro geógrafo Matheus Alves, pela valiosa ajuda em campo.

Aos companheiros, Dr. Matheus C. S. Mancini e Letícia L. Oliveira, não poderia deixar de agradecer os momentos inesquecíveis em campo. Podem contar comigo no que for preciso.

MUITO OBRIGADO!!!

*“O sentido de uma ideia não é apenas o seu valor nominal, mas a oposição que ela gera”
(Georg Wilhelm Friedrich Hegel)*

RESUMO GERAL

A modelagem do nicho ecológico e a modelagem da distribuição de espécies são ferramentas conceitualmente distintas, fundamentadas na Teoria do Nicho, que visam implementar algoritmos em aprendizado de máquina a fim de estabelecer equivalências entre nichos e habitats. Isso possibilitou o desenvolvimento de uma nova ciência, com autonomia para colocar à prova hipóteses no âmbito da biogeografia e biologia da conservação. A presente tese é pautada na aplicação da informática à ecologia teórica a fim de fornecer soluções para alguns empecos que envolvem a conservação de espécies, tendo como modelo de estudo o morcego-nectarívoro-de-Bokermann (*Lonchophylla bokermanni*). Trata-se de uma espécie pouco abundante, “em perigo” de extinção da natureza e que possui uma estrita relação com bromélias endêmicas da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço (*Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*). O primeiro capítulo consiste na delimitação de uma espécie para o gênero *Lonchophylla* ainda desconhecida pela ciência mediante modelagem do nicho ecológico. Já o segundo capítulo apresenta uma síntese inicial na dificuldade de inserir fatores bióticos nas modelagens da distribuição de espécies, até que uma abordagem foi desenvolvida e testada. O terceiro e último capítulo conta sobre a prospecção de novas ocorrências para *L. bokermanni* direcionada pela modelagem da distribuição de espécies. As informações levantadas ao longo dessa tese são relevantes não apenas por refinar o delineamento de estratégias para conservação da biodiversidade na Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço, mas também por fornecer um arcabouço teórico para futuros estudos sobre a ecologia de *L. bokermanni*, *E. subsecundum* e *E. vogelii*.

Palavras-chave: Macroecologia; Modelagem espacial; Reserva da Biosfera.

GENERAL ABSTRACT

Ecological niche modeling and species distribution modeling are conceptually distinct tools, grounded in Niche Theory, that aim to implement machine learning algorithms to establish equivalences between niches and habitats. This has facilitated the development of a new science, with the autonomy to test hypotheses in the fields of biogeography and conservation biology. The present thesis focuses on the application of informatics to theoretical ecology to provide solutions for some of the challenges involved in species conservation, using the nectarivorous bat *Lonchophylla bokermanni* as a study model. This species is rare, "endangered" in nature, and has a strict relationship with endemic bromeliads in the Serra do Espinhaço Biosphere Reserve (*Encholirium subsecundum* and *E. vogelii*). The first chapter outlines the identification of a previously unknown species within the genus *Lonchophylla* through ecological niche modeling. The second chapter provides an initial synthesis of the challenges in incorporating biotic factors into species distribution models, until an approach was developed and tested. The third and final chapter discusses the prospecting of new occurrences for *L. bokermanni* directed by species distribution modeling. The data collected throughout this thesis are relevant not only for refining the design of biodiversity conservation strategies within the Serra do Espinhaço Biosphere Reserve, but also for providing a theoretical framework for future studies on the ecology of *L. bokermanni*, *E. subsecundum*, and *E. vogelii*.

Keywords: Macroecology; Spatial modeling; Biosphere Reserve.

INDICADORES DE IMPACTO

Avaliando os indicadores de impacto sob os critérios estabelecidos pela PRPG/PROEC da Universidade Federal de Lavras, esta tese de doutorado apresenta impactos tecnológicos, pois objetivou aplicar o aprendizado de máquina – uma técnica de inteligência artificial – à Teoria do Nicho para fornecer soluções em ecologia e conservação. As Áreas de Extensão que melhor se encaixam no escopo macroecológico da tese são a 5ª (“Meio ambiente”) e a 7ª (“Tecnologia e produção”), pois foram produzidos via treinamento de algoritmos mais de 1,13GB em dados acerca da distribuição geográfica e áreas com alta adequabilidade ambiental para três espécies endêmicas: o morcego *Lonchophylla bokermanni* e as bromélias *Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*. Ademais, os resultados obtidos atuarão em duas esferas: (i) na criação de políticas públicas para a proteção da biodiversidade, orientando estratégias para conservação em macroescala; (ii) na ecologia teórica, consolidando novos métodos e aplicações para as análises de nicho. Por fim, a tese se alinha ao 15º Objetivo de Desenvolvimento Sustentável da ONU (“Vida terrestre”), uma vez que reforça o compromisso com a proteção e o uso sustentável dos ecossistemas terrestres, atuando diretamente na conservação de espécies com alto grau de ameaça (*L. bokermanni* e *E. vogelii*) e garantindo a integridade dos habitats naturais da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço.

IMPACT INDICATORS

Evaluating the impact indicators based on the criteria established by the PRPG/PROEC of the Federal University of Lavras, this doctoral thesis presents technological impacts, as it aimed to apply machine learning – a technique of artificial intelligence – to Niche Theory to provide solutions in ecology and conservation. The Extension Areas that best fit the macroecological scope of the thesis are 5th ("Environment") and 7th ("Technology and production"), as over 1,13GB of data was generated through algorithm training on the geographic distribution and areas with high environmental suitability for three endemic species: the bat *Lonchophylla bokermanni* and the bromeliads *Encholirium subsecundum* and *E. vogelii*. Furthermore, the results will act on two levels: (i) in the creation of public policies for biodiversity protection, guiding conservation strategies on a macro scale; (ii) in theoretical ecology, consolidating new methods and applications for niche analysis. Finally, the following chapters align with the 15th Sustainable Development Goal of the United Nations ("Terrestrial life"), as they reinforce the commitment to protecting and sustainably using terrestrial ecosystems, directly contributing to the conservation of species with high level of threat (*L. bokermanni* and *E. vogelii*) and ensuring the integrity of the natural habitats of the Espinhaço Mountain Range Biosphere Reserve.

LISTA DE FIGURAS

PRIMEIRA PARTE

Figura 1	– O “diagrama BAM”.	28
Figura 2	– Localização dos holótipos conhecidos para a subfamília Lonchophyllinae.	30
Figura 3	– Exemplares de <i>Lonchophylla bokermanni</i>	30

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1

Figura 1	– Localização da Cordilheira do Espinhaço com destaque para os três compartimentos litoestratigráficos que a compõe: a Serra do Espinhaço Meridional (MEMR), a Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR) e a Chapada Diamantina (DHL).	44
Figura 2	– Definições gráficas das métricas de similaridade e distância utilizadas na delimitação de espécies pelo presente estudo (figura retirada de Mammola, 2019).	46
Figura 3	– Visão em 2D de dois hipervolumes construídos por densidade kernel gaussiana.	47
Figura S1	– Pontos de ocorrência de <i>Lonchophylla bokermanni</i> utilizados na modelagem do nicho ecológico.	63
Figura S2	– Fatores ambientais elencados para o processo de seleção, cortados para os limites dos estados de Minas Gerais, Bahia, Alagoas (onde houve registros da ocorrência de <i>Lonchophylla bokermanni</i>) e posteriormente submetidos ao processo de seleção.	64
Figura S3	– Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores ambientais elencados para as modelagens do nicho ecológico.	65
Figura S4	– Resultado da análise fatorial paralela exploratória, indicando o número de fatores ambientais independentes (n=4) que seriam relevantes para o banco de dados.	66
Figura S5	– Seleção de limiares para a construção dos hipervolumes.	67
Figura S6	– Pontos de ocorrência de <i>Encholirium subsecundum</i>	68

ARTIGO 2

Figura 1	– Adaptação do diagrama BAM proposto por Soberón & Peterson (2005), modificado por Sillero (2011).	79
Figura 2	– Abordagem proposta para a modelagem da distribuição real.	80
Figura 3	– Mapas de adequabilidade ambiental com valores gerais de desempenho preditivo e ajuste.	85
Figura 4	– Gráficos dos resultados do teste Kruskal-Wallis exibindo os valores de area under curve (AUC) e true skill statistic (TSS) para os tratamentos – Maximum Entropy (Maxent) e Support Vector Machine (SVM) – em função dos grupos analisados – distribuição potencial alvo (TPD), distribuições potenciais interativas (IPD, IPD2) e distribuição real (AD).	87
Figura S1	– Pontos de ocorrência de <i>Lonchophylla bokermanni</i> utilizados na modelagem da distribuição da espécie-alvo (TPD).	105
Figura S2	– Pontos de ocorrência de <i>Encholirium subsecundum</i> utilizados na modelagem da distribuição da espécie interativa (IPD).	106
Figura S3	– Pontos de ocorrência de <i>Encholirium vogelii</i> utilizados na modelagem da distribuição da espécie interativa (IPD2).	107
Figura S4	– Fatores climáticos elencados para a modelagem da distribuição de espécies (SDM), cortados para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço e submetidos ao processo de seleção.	108
Figura S5	– Fatores de movimento elencados para modelagem da distribuição da espécie-alvo (TPD) (<i>Lonchophylla bokermanni</i>), cortados para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço posteriormente submetidos ao processo de seleção.	109
Figura S6	– Fatores de movimento elencados para modelagem da distribuição das espécies interativas (IPD/IPD2) (<i>Encholirium subsecundum</i> e <i>E. vogelii</i>), cortados para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço e posteriormente submetidos ao processo de seleção.	110
Figura S7	– Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores climáticos elencados para as modelagens da distribuição de espécies.	111
Figura S8	– Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores de movimento elencados para as modelagens da distribuição da espécie-alvo (TPD) (<i>Lonchophylla bokermanni</i>).	112
Figura S9	– Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores de movimento elencados para as modelagens da distribuição das espécies interativas (IPD) (<i>Encholirium subsecundum</i> e <i>E. vogelii</i>).	113

Figura S10 –	Localização da Serra do Espinhaço Meridional e seus anexos.	114
--------------	--	-----

ARTIGO 3

Figura 1 –	(a) Localização da Cordilheira do Espinhaço e as bacias hidrográficas divididas com destaque para a Serra do Espinhaço Meridional (MEMR). (b) A fitofisionomia da MEMR baseada no mosaico de ecorregiões, adaptado de Olson <i>et al.</i> (2001).	122
Figura 2 –	(a) Áreas com alta adequabilidade ambiental para ocorrência de <i>Lonchophylla bokermanni</i> . (b) Buffers representando os sítios de amostragem, cada qual com dois pontos contíguos de captura: um em grid predito com a “presença da espécie” e outro em grid predito como “ausência da espécie”.	124
Figura 3 –	Espécimes de <i>Lonchophylla bokermanni</i> registrados para novas localidades na MEMR, estado de Minas Gerais, Brasil.	125

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Tabela 1	– Resultados das métricas de similaridade e de distância entre os hipervolumes.	48
Tabela S1	– Resultado da análise de autocorrelação espacial entre os pontos de presença de <i>Lonchophylla bokermanni</i> – Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR), Chapada Diamantina (DHL) e estado de Alagoas (AL) – utilizados na modelagem do nicho ecológico.	69
Tabela S2	– Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores ambientais remanescentes da análise de correlação de Spearman.	70
Tabela S3	– Resultado da análise da análise fatorial paralela confirmatória, indicando a contribuição de cada fator para o banco de dados.	71

ARTIGO 2

Tabela 1	– Parâmetros de validação do desempenho preditivo – area under curve (AUC) e true skill statistic (TSS) – e de ajuste espacial – threshold fixo (THRS) – para cada algoritmo em relação à distribuição potencial alvo (TPD) referente à <i>Lonchophylla bokermanni</i> , distribuição potencial interativa (IPD) referente à <i>Encholirium subsecundum</i> , distribuição potencial interativa (IPD2) referente à <i>E. vogelii</i> e distribuição real (AD).	86
Tabela 2	– Resultados do teste médias. Houve diferenças significativas nos valores de area under curve (AUC) e true skill statistic (TSS) para ambos tratamentos – Maximum Entropy (Maxent) e Support Vector Machine (SVM) – entre os grupos analisados – distribuição potencial alvo (TPD), distribuições potenciais interativas (IPD, IPD2) e distribuição real (AD).	86
Tabela 3	– Resultado do teste da soma de postos. As diferenças significativas entre os parâmetros avaliativos – area under curve (AUC) e true skill statistic (TSS) – dos fatores bióticos (IPD, IPD2) e da distribuição real (AD) confirmam a hipótese do presente estudo.	87
Tabela S1	– Resultado da análise de autocorrelação espacial entre os pontos de presença utilizados nas modelagens da distribuição de espécies (SDM).	115
Tabela S2	– Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores climáticos remanescentes da análise de correlação de Spearman e que foram utilizados na modelagem da distribuição de espécies (SDM).	116

Tabela S3	–	Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores de movimento remanescentes da análise de correlação de Spearman e que foram utilizados na modelagem da distribuição da espécie-alvo (<i>Lonchophylla bokermanni</i>).	117
Tabela S4	–	Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores de movimento remanescentes da análise de correlação de Spearman e que foram utilizados na modelagem da distribuição de espécies interativas (<i>Encholirium subsecundum</i> e <i>E. vogelii</i>).	118

ARTIGO 3

Tabela 1	–	Parâmetros avaliativos do desempenho preditivo dos algoritmos (area under curve-AUC; true skill statistic-TSS) e ajuste espacial (thresholds fixos-THRS).	125
----------	---	---	-----

LISTA DE ABREVIATURAS

5 ^a	quinta
5 th	Fifth
7 ^a	setima
7 th	Seventh
15 ^o	decimo quinto
15 th	Fifteenth
bio	bioclimatic
chi-sq	chi-square (qui-quadrado)
Dec.	December (dezembro)
decl	declivity (declividade)
df	degrees of freedom (graus de liberdade)
DMR	Daniela Munhoz Rossoni
Dr. ^a	Doutora
Dr.	Doutor
<i>E.</i>	<i>Encholirium</i> (epiteto genérico)
elev	elevation (elevação)
<i>et al.</i>	<i>et alii</i> (e outros)
<i>etc.</i>	<i>et coetera</i> (e outras coisas)
exp	exposure (exposição)
Feb.	February (fevereiro)
Fig.	Figura
Fig. S	Figura Suplementar
<i>i.e.</i>	<i>id est</i> (isto é; ou seja)
<i>e.g.</i>	<i>exempli gratia</i> (por exemplo)
Jan.	January (janeiro)
jan.	janeiro
jun.	junho
<i>L.</i>	<i>Lonchophylla</i>
LLDSO	Lucas Laboissieri Del Sarto Oliveira
Mar.	March (março)
MR	Dimension (Dimensão)
n	número de amostras

Nov.	November (novembro)
Oct.	October (outubro)
p.	página
pp.	páginas
prof. ^a	professora
prof.	professor
RG	Renato Gregorin
sd	standard deviation (desvio padrão)
Sept.	September (setembro)
Tab. S	Tabela Suplementar
viz.	<i>Videre Licet</i> (pode ser visto)
wind_nfs	wind speed (velocidade do vento)

LISTA DE SIGLAS

A	Abiotic factors (fatores Abióticos)
AD	Actual Distribution (Distribuição Real)
ANPG	Associação Nacional da Pós-Graduação (Post Graduate National Association)
AUC	Area Under Curve (Área Sob Curva)
B	Biotic factors (fatores Bióticos)
BA	Bahia (Unidade Federativa)
bio01	Temperatura média anual
bio02	Amplitude média da temperatura diurna
bio04	Sazonalidade da temperatura
bio07	Amplitude anual da temperatura
bio08	Temperatura média do mês mais úmido
bio10	Temperatura média do mês mais quente
bio12	Precipitação anual
bio15	Sazonalidade da precipitação
BPN	Biotic Potential Niche (Nicho Potencial Biótico)
CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior
CCTUFMG	Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais
CMUFPB	Coleção de Mamíferos da Universidade Federal da Pernambuco
DHL	Diamantina Highlands (Chapada Diamantina)
E	East (Leste)
EN	Endangered (Ameaçada)
EEG	Ecology and Evolution Group (Grupo de Ecologia e Evolução)
ENM	Ecological Niche Modelling (Modelagem do Nicho Ecológico)
EMRBR	Espinhaço Mountain Range Biosphere Reserve (Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço)
FN	Fundamental Niche (Nicho Fundamental)
FBDS	Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável
FPN	Fundamental Potential Niche (Nicho Potencial Fundamental)
GB	Gigabyte
GO	Goiás (Unidade Federativa)
ICMBIO	Instituto Chico Mendes da Biodiversidade
ICN	Instituto de Ciências Naturais

INPE	Instituto de Pesquisas Espaciais
IPD	Interactive Potential Distribution (Distribuição Potencial Interativa)
IUCN	International Union for Conservation of Nature (União Internacional para a Conservação da Natureza)
LADISMA	Laboratório de Diversidade e Sistemática de Mamíferos
LPT	Lowest Presence Threshold
M	Movement limiting factors (fatores de limites ao Movimento)
Maxent	Maximum Entropy (Entropia Máxima)
MB	Megabyte
MDE	Modelagem da Distribuição de Espécies
MDP	Modelagem da Distribuição Potencial
MEMR	Meridional Espinhaço Mountain Range (Serra do Espinhaço Meridional)
MG	Minas Gerais (Unidade Federativa)
MMA	Ministério do Meio Ambiente
MNE	Modelagem do Nicho Ecológico
MNRJ	Museu Nacional do Rio de Janeiro
MZUEC	Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas
N	North (Norte)
NDVI	Normalized Difference Vegetation Index (Índice de Diferenciação Normalizada da Vegetação)
ON	Occupied Niche (Nicho Ocupado)
ONU	Organização das Nações Unidas
ORCID	Open Researcher and Contributor Identity
PPGECO	Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada
PROEC	Pró-Reitoria de Extensão e Cultura
PRPG	Pró-Reitoria de Pós-Graduação
QGIS	Quantum Geographic Information System
R	R Core Team (Linguagem de programação)
RF	Random Forest (Floresta Randômica)
RN	Realized Niche (Nicho Realizado)
ROC	Receiver Operating Characteristics (Características Operacionais do Receptor)
S	South (Sul)
SDM	Species Distribution Modeling (Modelagem da Distribuição de Espécies)
SEMR	Setentrional Espinhaço Mountain Range (Serra do Espinhaço Setentrional)

SGB	Serviço Geológico do Brasil
SVM	Support Vector Machine (Máquina de Vetores de Suporte)
THRS	Thresholds (limiar) fixos
TO	Tocantins (Unidade Federativa)
TPD	Target Potential Distribution (Distribuição Potencial Alvo)
TSS	True Skill Statistic
UFLA	Universidade Federal de Lavras
UFRB	Universidade Federal do Recôncavo Baiano
UNESCO	United Nations for Education, Science and Culture Organization (Organização das Nações Unidas para a Educação, a Ciência e a Cultura)
USGS	United States Geological Survey (Levantamento Geológico dos Estados Unidos)
UTM	Universal Transverse Mercator (Tranversa Universal de Mercator)
VIF	Variance Influence Factor (Fator de Influência da Variância)
VU	Vulnerable (Vulnerável)
W	West (Oeste)

LISTA DE UNIDADES

arc-seg	Arcos de segundos
bya	Billions of years (bilhões de anos)
g	Gramas
°	Graus
°C	Graus Celsius
h	Hora
h.m ²	Hora por metros quadrados
m	Metros
mm	Milímetros
μl	Microlitro
%	Porcentagem
pH	Potencial Hidrogeniônico
km	Quilômetros
km ²	Quilômetros quadrados

LISTA DE SÍMBOLOS

®	Marca registrada
™	Marca comercial
=	Igualdade
$\cap$	Intersecção entre conjuntos
>	Maior que
<	Menor que
$\geq$	Maior ou igual que
-	Negativo
$\pm$	Aproximadamente

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE – INTRODUÇÃO GERAL

1 –	INTRODUÇÃO.....	26
2 –	REFERENCIAL TEÓRICO.....	27
3 –	CONSIDERAÇÕES GERAIS.....	32
	REFERÊNCIAS.....	33

SEGUNDA PARTE – ARTIGOS

	ARTIGO 1.....	37
	ARTIGO 2.....	72
	ARTIGO 3.....	119

TERCEIRA PARTE – CONSIDERAÇÕES FINAIS

4 –	CONSIDERAÇÕES	131
-----	---------------------	-----

PRIMEIRA PARTE
INTRODUÇÃO GERAL

1 INTRODUÇÃO

Os capítulos que compõe essa tese foram pautados na aplicação da informática à ecologia teórica a fim de fornecer soluções para alguns empecos que envolvem a conservação de espécies, tendo como modelo de estudo o morcego-nectarívoro-de-Bokermann (*Lonchophylla bokermanni*). Ademais, a relação ecológica desse comedor de néctar com bromélias endêmicas (*Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*) de uma Reserva da Biosfera é amplamente explorada, o que torna a presente tese um documento essencial para futuros estudos acerca da distribuição geográfica e conservação dessas espécies. Destaca-se que todas as práticas descritas nos capítulos também podem ser utilizadas, sem distinções, para o estudo do nicho ecológico das demais espécies da fauna e da flora.

O primeiro capítulo, “**Modelagem do nicho ecológico na delimitação de espécies: insights sobre a história natural do ameaçado morcego-nectarívoro-de-Bokermann**”, é um artigo idealizado para publicação na revista *Animal Conservation* (fator de impacto: 2,8). O objetivo do presente estudo é delimitar uma espécie para o gênero *Lonchophylla* ainda desconhecida pela ciência, mediante a diferenciação ambiental por modelagem do nicho ecológico. Logo, é levantada a hipótese que indivíduos da Serra do Espinhaço Setentrional, Chapada Diamantina e do estado de Alagoas ocupam nichos disjuntos daqueles indivíduos da Serra do Espinhaço Meridional.

O segundo capítulo, “**Modelando a distribuição real do ameaçado morcego-nectarívoro-de-Bokermann**”, é um artigo idealizado para publicação na revista *Ecological Modelling* (fator de impacto: 2,6). O objetivo desse capítulo é divulgar uma abordagem para a modelagem da distribuição real das espécies baseada na interação morcego-planta e testar a hipótese que fatores bióticos exercem uma influência significativa na distribuição real de *L. bokermanni*.

O terceiro e último capítulo, “**Aplicando a modelagem da distribuição de espécies para encontrar o ameaçado morcego-nectarívoro-de-Bokermann**”, é uma comunicação curta idealizada para publicação na revista *Mammalian Biology* (fator de impacto: 1,9). O objetivo desse capítulo é testar a acurácia das predições de uma modelagem da distribuição de espécies em campo a fim de obter novos registros de ocorrência para *L. bokermanni*.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Análises de nicho

A Teoria do Nicho é uma verdadeira égide para o entendimento de como os organismos se distribuem no espaço e no tempo. Diferentemente do histórico amplamente divulgado, foi Roswell Johnson (1910) o responsável por empregar pela primeira vez o termo “nicho” em contexto ecológico (Gaffney, 1975). É claro, o nicho foi formalmente conceitualizado por Joseph Grinnell (1917a, b) alguns anos depois, definido como os limites físicos e fisiológicos que permeiam a existência de uma espécie no espaço geográfico. Charles S. Elton (1927), apesar de reconhecer a importância da ação dos fatores químicos e físicos do ambiente, definiu o nicho de uma espécie como o seu “status” na comunidade dado por interações como a predação e a competição.

Três décadas se passaram até George E. Hutchinson (1957) abordar o nicho sob uma perspectiva euclidiana: virtualizado em um hiperespaço n-dimensional. Ao derivar o nicho em um hipervolume, Hutchinson (1957) vinculou no espaço ambiental o conjunto de fatores “cenopoéticos” (abióticos) postulados por Grinnell e o conjunto de fatores “bionômicos” (bióticos) postulados por Elton. Ao vincular no mesmo espaço ambiental tradições grinnelliana e eltoniana, Hutchinson (1957) reconheceu a existência de duas entidades: (1) o nicho fundamental, dado por conjuntos de fatores abióticos; (2) o nicho realizado, dado na intersecção entre o nicho fundamental e fatores bionômicos. Esses são os rudimentos por trás de toda e qualquer análise de nicho.

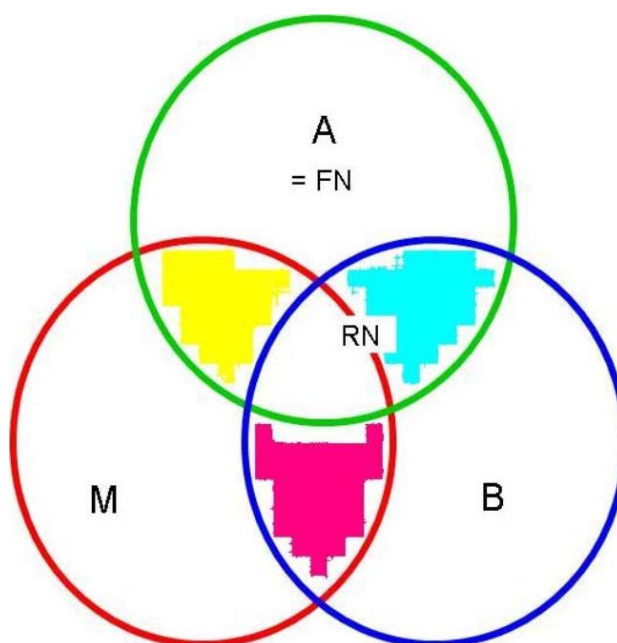
Análises de nicho referem-se, de fato, a duas práticas que abordam os processos atrelados à distribuição espacial da biodiversidade (Guisan & Zimmermann, 2000): (1) a modelagem mecanicista, em que o nicho é estimado baseando nos requisitos fisiológicos da espécie; (2) a modelagem correlativa, em que o nicho é estimado por critérios ambientais e pontos de ocorrência da espécie no espaço geográfico. Uma vez que a modelagem correlativa permeou os três capítulos que compõe essa tese, iremos nos ater apenas a essa prática como “análises de nicho”.

Quando Hutchinson (1957) derivou nichos em volumes, ou seja, espaços ambientais em hiperespaços, ele viabilizou uma gama de possibilidades analíticas sobre a amplitude climática das espécies, ecomorfologia e ecologia funcional (Blonder *et al.*, 2014; Blonder, 2018). Esse feito pode ser considerado uma das maiores realizações científicas no campo da ecologia, estabelecendo as principais diretrizes da ferramenta denominada por modelagem do nicho

ecológico (MNE). Não obstante ao nicho como foi postulado por Hutchinson (1957), foi adicionado ao espaço ambiental um terceiro conjunto de fatores responsáveis por suscitar outra entidade ao espaço ambiental: o nicho potencial (Rohde, 1979; Jackson; Overpack, 2000). Essa nova configuração do espaço ambiental integrada aos avanços da informática, permitiu o desenvolvimento de uma nova ferramenta: a modelagem da distribuição de espécies (MDE) ou modelagem da distribuição potencial (MNP).

Posteriormente, Soberón e Peterson (2005) deduziram formalmente esse terceiro conjunto de fatores, a “região M” (Fig. 1), referente aos limites à movimentação das espécies “em algum sentido ecológico”. Nesse contexto, usualmente a região M tem sido reconhecida como um background de condições históricas relacionadas à colonização/dispersão (*viz.* Barve *et al.*, 2011).

Figura 1. O “diagrama BAM”. O nicho ecológico de uma espécie é compreendido no espaço ambiental por três componentes básicos: fatores abióticos (A), bióticos (B) e de limites ao movimento (M). Estes componentes suscitam, respectivamente, quatro entidades: nicho fundamental (FN), nicho realizado (RN) (cor azul) e nichos potenciais (cores amarelo e vermelho).



Fonte: Soberón e Peterson (2005).

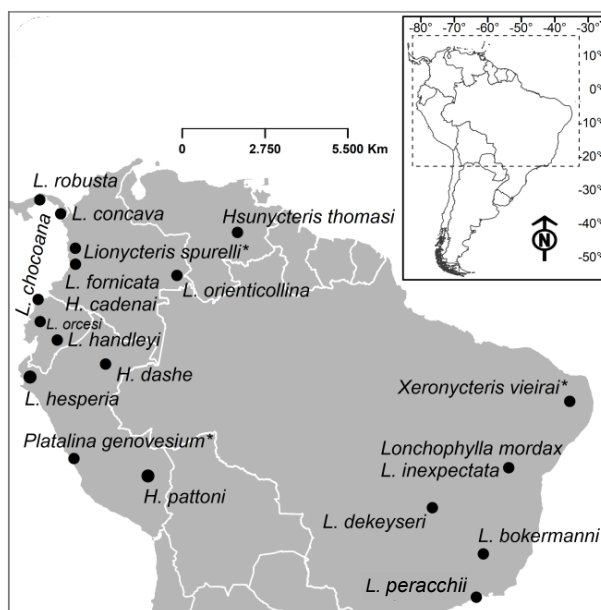
2.2 *Lonchophylla bokermanni*

Dentre as mais de 1400 espécies de morcegos conhecidas em todo o mundo (Wilson, 2019), a família Phyllostomidae (Mammalia, Chiroptera) agrupa os morcegos mais importantes para a manutenção dos processos ecológicos em ecossistemas neotropicais (Solari *et al.*, 2019).

Esta família é composta por 217 táxons e inclui morcegos especializados na polinização (56 spp.), dispersão de frutos (113 spp.), predação de pequenos vertebrados (29 spp.), controle de insetos (14 spp.), além de um número reduzido de espécies hematófagas que atuam como vetores do vírus da raiva (3 spp.) (Solari *et al.*, 2019). O exíguo grupo dos comedores de néctar do Novo Mundo é constituído por apenas duas subfamílias (Glossophaginae e Lonchophyllinae) e 56 espécies (Solari *et al.*, 2019) atribuídas à polinização de aproximadamente 360 espécies de plantas (Kunz *et al.*, 2011). Trata-se de morcegos singulares, os quais apresentam adaptações congruentes àquelas plantas as quais interagem (*e.g.* Fleming; Nuñez; Sternberg, 1993; Fleming; Holland, 2018), como por exemplo, os morcegos da subfamília Lonchophyllinae que apresentam modificações na musculatura do osso hioide além da língua (extensível) lateralmente sulcada e guarnecida por uma fileira de papilas filiformes (Griffiths, 1982). Essas adaptações permitem um sistema de “bombeamento ativo” que, por sua vez, se faz extremamente útil na extração de um néctar mais diluído assim como aquele secretado por algumas plantas as quais os morcegos dessa subfamília interagem (Tschapka *et al.*, 2015).

A subfamília Lonchophyllinae é composta por morcegos altamente especializados para a nectarivoria, cuja distribuição geográfica é confirmada para os países: Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guianas, Nicarágua, Panamá, Peru e Suriname (Zórtea; Oprea; Mendes, 2017; Solari *et al.*, 2019) (Fig. 2). Atualmente, são reconhecidas 20 espécies e cinco gêneros, dos quais *Platalina genovesium*, *Xeronycteris vieirai* e *Lionycteris spurelli* são monotípicos. O gênero *Hsunnycteris* é composto por quatro espécies (*H. cadenai*, *H. dashe*, *H. pattoni* e *H. thomasi*) enquanto o gênero *Lonchophylla* é composto por 13 espécies (*L. mordax*, *L. chocoana*, *L. concava*, *L. fornicata*, *L. orcesi*, *L. hesperia*, *L. orienticollina*, *L. handleyi*, *L. robusta*, *L. dekeyseri*, *L. bokermanni*, *L. peracchii* e *L. inexpectata*). Esses comedores de néctar possuem a morfologia caracterizada por uma extrema redução do arco zigomático, projeção dos dentes incisivos superiores, redução de estruturas dentárias e, em algumas espécies, um acentuado alongamento rostral (Griffiths, 1982; Velazco *et al.*, 2017). Durante muito tempo os loncofilíneos foram considerados uma tribo da subfamília Glossophaginae, quando Griffiths (1982) os separou em grupos distintos baseando-se na morfologia da língua e musculatura do osso hioide.

Figura 2. Localização dos holótipos conhecidos para a subfamília Lonchophyllinae.



Fonte: do autor (2019).

Lonchophylla bokermanni (Fig. 3) é considerada uma espécie grande para o gênero (comprimento total entre 60-65mm) e se diferencia das demais por uma combinação de características que envolvem o ventre cinza-amarelado ou cinza-claro, tamanho do antebraço entre 38,7-41,3mm, orelhas arredondadas com trago minimamente acuminado, folha nasal bem desenvolvida (7mm), lábio inferior profundamente sulcado com presença de quatro a seis papilas e um calcâneo curto mas distinto (7,5mm) (Sazima; Vizotto; Taddei, 1978). Ainda, o cingulum dos caninos superiores possui cúspide interna desenvolvida, pré-molares triangulares e o lobo interno do 2º pré-molar com a raiz da face lingual deslocada para trás do dente.

Figura 3. Exemplos de *Lonchophylla bokermanni*.



Fonte: do autor (2021).

Trata-se de uma espécie endêmica da Serra do Espinhaço Meridional, estado de Minas Gerais (Sazima; Vizotto; Taddei, 1978; Sazima; Vogel; Sazima, 1989; Dias; Esberárd; Moratelli, 2013; 2016; Teixeira; Dias; Vale, 2015; IUCN, 2016; Zortéa; Oprea; Mendes, 2017), embora seja considerado por alguns autores os supostos registros para o nordeste brasileiro, nos estados da Bahia (Claudio *et al.*, 2018; Alves, 2022) e Alagoas (Alves, 2022). Não obstante aos restos de pólen e néctar de *Bauhinia rufa* que foram encontrados nos estômagos de alguns indivíduos (Sazima; Vizotto; Taddei, 1978), é notável a fidelidade de *Lonchophylla bokermanni* para com as bromélias *E. subsecundum* e *E. vogelii*, endêmicas da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço, pois a fenologia e as características morfológicas dessas bromélias demandam a interação com um polinizador muito especializado (Sazima; Vogel; Sazima, 1989; Christianini; Forzza; Buzato, 2013; Rodrigues; Rodrigues, 2014; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019). Ademais, outros morcegos nectarívoros presentes na mesma área – *Glossophaga* spp. e *Anoura* spp. – não exerceram competição com *L. bokermanni* na visitação a essas bromélias, ainda que não estivessem mecanicamente impedidos de explorá-las (Sazima; Vogel; Sazima, 1989; Christianini *et al.*, 2013).

3 CONSIDERAÇÕES GERAIS

O referencial teórico foi concebido para o prévio entendimento dos principais elementos que compõe a presente tese: “análises de nicho” e “*Lonchophylla bokermanni*”. É válido salientar que as análises de nicho (modelagem do nicho ecológico e modelagem da distribuição potencial) são ferramentas conceitualmente distintas, embora fundamentadas sobre o mesmo cerne: a Teoria do Nicho Ecológico. Os três capítulos a seguir se fazem de especial importância para a conservação de *L. bokermanni* além das bromélias *Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*, uma vez que fornecem novas informações sobre as distribuições geográficas além de compilar as principais informações já produzidas sobre a ecologia dessas espécies. A elaboração da presente tese seguiu à risca todas as regras de formatação estabelecidas no “Manual de Normalização e Estrutura de Trabalhos Acadêmicos” (UFLA, 2024). O autor se coloca à disposição (lucas.delsarto@gmail.com) para o esclarecimento de dúvidas e agradece quaisquer críticas construtivas sobre o conteúdo aqui divulgado.

REFERÊNCIAS

- AGUILAR-RODRÍGUEZ, P. A. *et al.* Bat pollination in Bromeliaceae. **Plant Ecology and Diversity**, v. 12, n. 1, p. 1–19, Feb. 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1566409>
- ALVES, P. P. **Variação morfológica e distribuição geográfica em morcegos nectarívoros dos gêneros *Xeronycteris* e *Lonchophylla* (Chiroptera: Phyllostomidae: Lonchophyllinae) com ocorrência no Brasil**. Universidade Federal de Pernambuco, 2022. Disponível em: <https://repositorio.ufpe.br/handle/123456789/49545>
- BARVE, N. *et al.* The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. **Ecological Modelling**, v. 222, n. 11, p. 1810–1819, Jun. 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- BLONDER, B. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. **Ecography**, v. 41, n. 9, 1441–1455, Sept. 2018. <https://doi.org/10.1111/ecog.03187>
- BLONDER, B. *et al.* (2014). The n-dimensional hypervolume. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 5, 595–609, Fev. 2014. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/geb.12146>
- CLÁUDIO, V. C. *et al.* First record of *Lonchophylla bokermanni* (Chiroptera, Phyllostomidae) for the Caatinga biome. **Mastozoología Neotropical**, v. 25, n. 1, p. 43–51, Feb. 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.31687/saremMN.18.25.1.0.05>
- CHRISTIANINI, A. V.; FORZZA, R. C.; BUZATO, S. Divergence on floral traits and vertebrate pollinators of two endemic *Encholirium* bromeliads. **Plant Biology**, v. 15, n. 2, p. 360–368, Mar. 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00649.x>
- DIAS, D.; ESBÉRARD, C. E. L.; MORATELLI, R. A new species of *Lonchophylla* (Chiroptera, Phyllostomidae) from the Atlantic Forest of southeastern Brazil, with comments on *L. bokermanni*. **Zootaxa**, v. 3722, n. 3, p. 347–360, Oct. 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3722.3.4>
- DIAS, D.; ESBÉRARD, C. E. L.; MORATELLI, R. Range extension of *Lonchophylla peracchii* (Chiroptera, Phyllostomidae) to Northeastern Brazil. **Check List**, v. 12, n. 1, p. 1–6, Feb. 2016. Disponível em: <http://doi.org/10.15560/12.1.1841>
- DÍAZ, M. M. *et al.* Subfamilia Lonchophyllinae. In: Barquez, R.M. (org.). **Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica**. Tucumán: Yerba Buena, 2016, p. 63–69.
- ELTON, C. S. The Animal Communities. In: ELTON, C. S. (org.). **Animal Ecology**. New York: The Macmillan Company, 1927, cap. 5, p. 50–70.
- FLEMING, T. H.; HOLLAND, J. N. Nectar bat-plant interactions in North American deserts. **Hystrix**, v. 29, n. 1, p. 33–39, mar. 2018. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00036-2017>

FLEMING, T. H.; NUÑEZ, R. A.; STERNBERG, L. D. S. L. Seasonal changes in the diets of migrant and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. **Oecologia**, v. 94, p. 72–75, may 1993. <https://doi.org/10.1007/BF00317304>

FORZZA, R. C. Revisão taxonômica de *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. (*Pitcairnioideae* - *Bromeliaceae*). *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, v. 23, n. 1, p. 1–49, jun. 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9052.v23i1p1-49>

GAFFNEY, P. M. Roots of the niche concept. **American Naturalist**, v. 109, n. 968, p. 490, jul. 1975. Disponível em: <https://doi.org/10.1086/283021>

GRIFFITHS, T. A. Systematics of the new world nectar-feeding bats (Mammalia: Phyllostomidae) based on the morphology of the hyoid and lingual regions. **American Museum Novitates**, n. 2742, p. 1–45, Aug. 1982. Disponível em: <http://hdl.handle.net/2246/5298>

GRINNELL, J. Field tests of theories concerning distributional control. **American Naturalist**, v. 51, n. 602, p. 115–128, Feb. 1917a. Disponível em: <https://doi.org/10.1086/279591>

GRINNELL, J. The niche-relationships of the california thrasher. **Auk**, v. 34, n. 4, p. 427–433, Oct. 1917b. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/4072271>

GUISAN, A.; ZIMMERMANN, N. E. Predictive habitat distribution models in ecology. **Ecological Modelling**, v. 135, n. 2–3, p. 147–186, jul. 2000 [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)

INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE. *Lochophylla bokermanni*. **The IUCN red list of threatened species**, 2016. Disponível em: <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T12263A22038287.en>

JACKSON, S. T.; OVERPECK, J. T. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. **Paleobiology**, v. 26, n. 4, p. 194–220, Fev. 2000. Disponível em: <https://doi.org/10.1017/S0094837300026932>

JOHNSON, R. H. **Determinate evolution in the color pattern of the lady-beetles**. Washington (D.C.): Carnegie Institution, 1910.

KUNZ, T. H. *et al.* Ecosystem services provided by bats. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1223, n. 1, 1–38, Mar. 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x>

RODRIGUES, L. C.; RODRIGUES, M. Flowers visited by hummingbirds in the open habitats of the southeastern brazilian mountaintops: species composition and seasonality. **Brazilian Journal of Biology**, v. 74, n. 3, p. 659–676, Aug 2014. Disponível em: <http://doi.org/10.1590/bjb.2014.0097>

ROHDE, K. A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. **American Naturalist**, v. 114, n. 5, p. 648–671, Nov. 1979. Disponível em: <https://www.jstor.org/stable/2460735>

SAZIMA, I.; VIZOTTO, L. D.; TADDEI, V. A. Uma nova espécie de *Lonchophylla* da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 38, n. 1, p. 81–89, jan. 1978.

SAZIMA, I.; VOGEL, S.; SAZIMA, M. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. **Plant Systematics and Evolution**, v. 168, p. 167–179, Sept. 1989. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/BF00936097>

SOBERÓN, J.; PETERSON, A. T. Interpretation of models of fundamental ecological niches and specie's distributional areas. **Biodiversity Informatics**, v. 2, p. 1–10, Jan. 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>

SOBERÓN, J.; OSORIO-OLVERA, L.; PETERSON, A. T. Diferencias conceptuales entre modelación de nichos y modelación de áreas de distribución. **Revista Mexicana de Biodiversidad**, v. 88, n. 2, p. 437–441, jun. 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>

SOLARI, S. *et al.* Family Phyllostomidae. In: Wilson, D. E.; Mittermeier, R. A. (orgs.). **Handbook of the Mammals of the World**. Barcelona: Lynx Edicions, 2019, v. 9, p. 444–583.

TEIXEIRA, T.; DIAS, D.; VALE, M. New records and a taxonomic review prompts reassessment of *Lonchophylla bokermanni*, a rare bat endemic to the Brazilian Cerrado. **Oryx**, v. 49, n. 1, p. 71–73, Jan. 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1017/S0030605314000192>

UNITED NATIONS EDUCATIONAL, SCIENTIFIC AND CULTURAL ORGANIZATION. Espinhaço Range Biosphere Reserve. **Man and the Biosphere**. Disponível em: <https://www.unesco.org/en/mab/espinhaco-range>

UNIVERSIDADE FEDERAL DE LAVRAS. Biblioteca Universitária. **Manual de normalização e estrutura de trabalhos acadêmicos**: TCCs, monografias, dissertações e teses. 5. ed. Lavras, 2024. Disponível em: <http://repositorio.ufla.br/jspui/handle/1/58933>

VELAZCO, P. M. *et al.* A new species of nectar-feeding bat of the genus *Hsunycteris* (Phyllostomidae: Lonchophyllinae) from northeastern Peru. **American Museum Novitates**, n. 3881, p. 1–26, Jun. 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1206/3881.1>

ZORTÉA, M.; OPREA, M.; MENDES, P. Subfamília Lonchophyllinae Griffiths, 1982. In: Reis, N. R.; Peracchi, A. L.; Batista, C. B. *et al.* (orgs.). **História Natural dos Morcegos Brasileiros**: chave de identificação de espécies. Rio de Janeiro: Technical Books, 2017, p. 173–189.

WILSON, D. E., 2019. Order Chiroptera. In: Wilson, D. E.; Mittermeier, R. A. (orgs.). **Handbook of the Mammals of the World**. Barcelona: Lynx Edicions, 2019, v. 9, p. 11–15.

SEGUNDA PARTE
ARTIGOS

ARTIGO 1

Normas da revista *Animal Conservation*

1 **Modelagem do nicho ecológico na delimitação de espécies: insights sobre a história natural do**
2 **ameaçado morcego-nectarívoro-de-Bokermann**

3 Lucas Laboissieri Del Sarto Oliveira^{1,2*}, Daniela Munhoz Rossoni³, Renato Gregorin^{1,2}

4 ¹Laboratório de Diversidade e Sistemática de Mamíferos, Universidade Federal de Lavras,
5 Lavras, Minas Gerais, Brasil

6 ²Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Departamento de Ecologia e Conservação,
7 Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil

8 ³Grupo de Ecologia e Evolução, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade do Estado
9 da Flórida, Tallahassee, Flórida, Estados Unidos

10 * lucas.delsarto@gmail.com

11 ORCID: LLDSO - 0000-0002-0308-2991; DMR - 0000-0002-0470-0608; RG - 0000-0002-
12 2324-3203

13 **Resumo**

14 A modelagem do nicho ecológico consiste no emprego de hiperespaços n-dimensionais têm
15 para derivar nichos em volumes, viabilizando estudos sobre a amplitude climática, morfologia
16 e ecologia funcional. Ademais, um crescente número de estudos tem adotado o uso de
17 hipervolumes na delimitação das nuances interespecíficas pois é certo que as espécies se
18 originam a partir da seleção divergente sob bases ecológicas, no entanto, pouquíssimos
19 pesquisadores se atreveram a delimitar espécies de morcegos sob um viés estritamente
20 ecológico, sendo aqueles que obtiveram êxito em tal empreendimento pautaram estudos na
21 ecomorfologia ou nos padrões de ecolocalização, ao passo que estudos pautados na
22 diferenciação ambiental propriamente dita são praticamente inexistentes. O morcego-
23 nectarívoro-de-Bokermann (*Lonchophylla bokermanni*) é uma espécie ameaçada de extinção
24 da natureza, considerada por 40 anos como endêmica da Serra do Espinhaço Meridional, um
25 dos compartimentos que compõe a Cordilheira do Espinhaço no Brasil, entretanto, mais
26 recentemente alguns indivíduos foram registrados para outros compartimentos da referida
27 cordilheira, em localidades com severas disparidades ambientais daquelas que concentram os
28 registros originais da espécie. Por esse motivo, a síntese inicial do presente estudo é composta
29 na delimitação de uma espécie do gênero *Lonchophylla* ainda desconhecida pela ciência, mediante
30 a diferenciação ambiental por modelagem do nicho ecológico. Para tanto, hipervolumes de alta
31 dimensão foram construídos pelo algoritmo de densidade kernel gaussiana com intuito de aplicar
32 métricas de nicho (similaridade e distância). Os resultados apontam a existência de volumes
33 categoricamente disjuntos no hiperespaço. Isso é uma forte evidência para a existência de
34 espécies distintas ao longo da Cordilheira do Espinhaço. Com base nos fatos agora discutidos, é
35 preferível que *L. bokermanni* seja considerada uma espécie restrita aos Campos Rupestres da Serra
36 do Espinhaço Meridional ou, no máximo, restrita aos limites da Reserva da Biosfera da Serra do
37 Espinhaço ainda no estado de Minas Gerais.

38 **Palavras-chave**

39 Hipervolumes; Diferenciação ambiental; Conservação; Reserva da Biosfera; *Lonchophylla*.

40 **Destaques**

- 41 - Indivíduos da Serra do Espinhaço Setentrional, Chapada Diamantina e estado de Alagoas ocupam
42 nicho disjunto daqueles de indivíduos da Serra do Espinhaço Meridional;
- 43 - A identidade específica desses indivíduos da Serra do Espinhaço Setentrional deveria ser revisada, pois
44 existem grandes chances de se tratar de uma espécie desconhecida pela ciência.

45 **Notas de rodapé**

46 ¹*Encholirium vogelii* é uma espécie microendêmica da Serra do Espinhaço Meridional, na região
47 Serra do Cipó (Forzza & Wanderley, 1998; Forzza, 2005; Versieux & Wendt, 2006).

48 ²A maior espécie do gênero, *Encholirium maximum*, é endêmica da Bahia e pode atingir os 3,80m
49 (Forzza, 2005).

50 **Introdução**

51 A modelagem do nicho ecológico (ENM), erroneamente atribuída como modelagem da
 52 distribuição de espécies ou modelagem da distribuição potencial, é um tipo de análise que visa
 53 estabelecer equivalências entre o espaço geográfico do biótopo e o espaço ambiental do nicho
 54 através de um hiperespaço n-dimensional (Peterson & Soberón, 2012; Soberón, Osorio-Olvera
 55 & Peterson, 2017). Essa abordagem têm sido amplamente empregada para derivar nichos em
 56 volumes, viabilizando estudos sobre a amplitude climática das espécies, morfologia e ecologia
 57 funcional (Blonder *et al.*, 2014; Blonder, 2018; Mammola, 2019). Isso é possível porque cada
 58 região do espaço geográfico corresponde a uma região do espaço ambiental, e essa relação pode
 59 ser observada em um espaço euclidiano abstrato (Hutchinson, 1957); um elegante silogismo
 60 denominado por “dualidade hutchinsoniana” (Colwell & Rangel, 2009; Soberón & Nakamura,
 61 2009).

62 Ademais, as informações extraídas dos hipervolumes são relevantes para questões as
 63 quais incidem operações de conjuntos, sobretudo quanto às métricas de similaridade e distância
 64 para comparação entre nichos ou até mesmo na delimitação de espécies (Blonder *et al.*, 2014;
 65 Blonder, 2018; Mammola, 2019). De fato, um crescente número crescente de estudos tem
 66 adotado a robustez matemática da MNE na delimitação das nuances interespecíficas (Jones &
 67 van Parijs, 1993; Barlow, Jones & Barratt, 1997; Schönrogge *et al.*, 2002; Sattler *et al.*, 2007;
 68 Weller *et al.*, 2007; Rutishauser *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2014; Lintott *et al.*, 2015; Ginal, Tan
 69 & Rödder, 2022; Marrone, Fontaneto & Naselli-Flores, 2023; De Luna-Bonilla *et al.*, 2023) pois
 70 é certo que as espécies se originam a partir da seleção divergente sob bases ecológicas: a
 71 especiação ecológica, a *causa finalis* do processo de seleção natural (Schluter, 1996).

72 O principal mecanismo de especiação é a diferenciação ambiental (Rundle & Nosil,
 73 2005), caracterizada quando populações ocupam habitats dissimilares no mesmo espaço
 74 geográfico e, em função de fatores abióticos (temperatura, precipitação, elevação *etc.*), estariam
 75 sujeitas a distintos regimes seletivos (Schluter, 1996; 2009; 2015). Uma vez que a especiação é
 76 sujeita aos processos ecológicos tais como a diferenciação ambiental (Schluter, 1996; 2009;
 77 2015; Rundle & Nosil, 2005), torna-se perfeitamente plausível antepor análises de cunho
 78 ecológico como abordagens centrais na delimitação de espécies. Isso se deve não apenas pelo
 79 alto rigor dos critérios matemáticos que envolvem essas abordagens, mas também porque
 80 análises de cunho ecológico, tais como a modelagem do nicho, lidam diretamente com os
 81 promotores da especiação: os fatores ambientais (Blonder, 2018).

Pouquíssimos pesquisadores se atreveram a delimitar espécies de morcegos sob um viés estritamente ecológico, e aqueles que obtiveram êxito em tal empreendimento pautaram estudos na ecomorfologia (e.g. Barlow *et al.*, 1997; Weller *et al.*, 2007) ou nos padrões de ecolocalização (e.g. Jones & van Parijs, 1993; Sattler *et al.*, 2007). Nesses termos, estudos pautados na diferenciação ambiental propriamente dita (viz. Santos *et al.*, 2014) são praticamente inexistentes.

O morcego-nectarívoro-de-Bokermann (*Lonchophylla bokermanni*) é uma espécie que está “em perigo” (EN) de extinção da natureza (IUCN, 2016) e ao longo de quatro décadas foi registrada para poucas localidades do estado de Minas Gerais (MG), Brasil. *Lonchophylla bokermanni* era considerada uma espécie endêmica da Serra do Espinhaço Meridional (MEMR) (Sazima, Vizotto & Taddei, 1978; Sazima, Vogel & Sazima, 1989; Dias, Esberárd & Moratelli, 2013; 2016; Teixeira, Dias & Vale, 2015; IUCN, 2016; Zortéa, Oprea & Mendes, 2017) até que alguns indivíduos foram identificados, baseando-se em critérios morfológicos, para a Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR), Chapada Diamantina (DHL) (Cláudio *et al.*, 2018; Alves, 2022) – já no estado da Bahia (BA) – e estado de Alagoas (AL) (Alves, 2022).

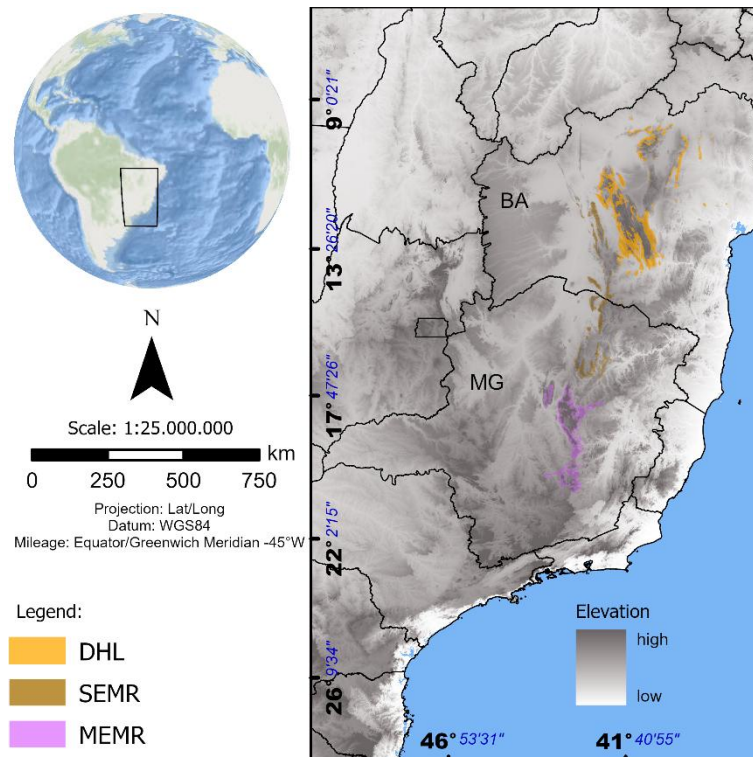
Esses novos registros de *L. bokermanni* situam-se em localidades com severas disparidades ambientais daquelas que concentram os registros originais da espécie (Almeida-Abreu, Pflug & Schorscher, 1992; Saadi, 1995; Almeida-Abreu, 1995). Investigando com mais afinco outros casos de indivíduos atribuídos à *L. bokermanni* em ambientes igualmente díspares – oriundos do extremo norte do estado da BA (Griffiths & Gardner, 2008) e do litoral da região sudeste do Brasil (Wendt *et al.*, 2001; 2002; Pimenta *et al.*, 2010; Novaes *et al.*, 2010; Nascimento *et al.*, 2013) –, constatou-se que tratava-se de espécies diferentes – até mesmo um outro gênero – respectivas à *Xeronycteris vieirai* (Nascimento *et al.*, 2013) e *L. peracchii* (Teixeira *et al.*, 2015; Dias *et al.*, 2016). Outrossim, também foram registrados para a MEMR outros dois morfotipos do gênero *Lonchophylla* em distribuição contígua a *L. bokermanni* (Taddei, Vizotto & Sazima, 1983; Coelho *et al.*, 2018), o que reforça as dificuldades na identificação das espécies desse gênero baseando-se apenas em critérios morfológicos e desconsiderando análises de cunho ecológico ou com marcadores moleculares.

Considerando os argumentos agora apresentados, é factível desconfiar que novamente outra espécie está sendo atribuída à *L. bokermanni* por alguns pesquisadores. Por esse motivo, o objetivo do presente estudo é delimitar uma espécie para o gênero *Lonchophylla* ainda desconhecida pela ciência, mediante a diferenciação ambiental por modelagem do nicho ecológico. Logo, é levantada a seguinte hipótese: indivíduos da SEMR, DHL e do estado de AL ocupam nichos disjuntos daqueles indivíduos da MEMR.

116 Material e métodos

117 Área do estudo

A “Cordilheira do Espinhaço” (Almeida-Abreu, 1995) é uma faixa orogênica de aproximadamente 1,7bya que se estende por 1.200km, abrangendo os estados de Minas Gerais (MG) e Bahia (BA) (Fig. 1). Composta por três compartimentos litoestratigráficos – Serra do Espinhaço Meridional (MEMR) ($\pm 330\text{km}$), Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR) ($\pm 354\text{km}$) e Chapada Diamantina (DHL) ($\pm 300\text{km}$) – (Almeida-Abreu, Fraga & Neves, 2005), a Cordilheira do Espinhaço é uma grande irradiadora de drenagens que divide as bacias dos Rios Doce, Jequitinhonha e São Francisco (Almeida-Abreu, 1995; Saadi, 1995; Fraga, Almeida-Abreu & Neves, 2005). Trata-se de uma região com especial interesse biológico, pois abriga 256 espécies ameaçadas de extinção (Pougy, Martins & Martinelli, 2015; Andrade *et al.*, 2018), o que levou a criação de uma Reserva da Biosfera em tais limites (UNESCO, 2005) que agrega os principais centros de endemismos do Brasil (Bitencourt *et al.*, 2016; Andrade *et al.*, 2018).



118 **Figura 1.** Localização da Cordilheira do Espinhaço com destaque para os três compartimentos
 119 litoestratigráficos que a compõe: a Serra do Espinhaço Meridional (MEMR), a Serra do
 120 Espinhaço Setentrional (SEMR) e a Chapada Diamantina (DHL).

Dados de entrada

Todos os procedimentos descritos a seguir foram realizados em ambiente R (R Core Team, 2021). O processo de seleção dos pontos de ocorrência e dos fatores ambientais foi baseado nas especificações de Sillero *et al.* (2021).

Os pontos de ocorrência (Fig. S1) dos indivíduos da MEMR (n=6) e da SEMR (n=6) foram extraídos da literatura científica publicada. Logo após, com o pacote-R ‘ape’ (Paradis, 2021), esses pontos de ocorrência foram submetidos a uma análise de autocorrelação espacial (Tab. S1) por meio do índice de Moran.

Um total de 23 fatores ambientais (Fig. S2), adquiridos em plataformas de dados livres – Chelsa Climate (Karger *et al.*, 2017), Earthenv (Robinson, Regetz & Guralnick, 2014), United States Geological Survey (USGS, 2023) e Worldclim (Fick & Hijmans, 2017) –, arquitetados em formato raster (GeoTIFF) e resolução de 0,3 arc-seg (1km²) foram cortados para os limites dos estados de MG, BA e AL – unidades federativas com registros de *L. bokermanni* – com o pacote-R ‘raster’ (Hijmans, 2020). Uma análise de Spearman (Fig. S3) foi executada com a função genérica ‘cor’, a fim de detectar e eliminar a correlação $[-0,7 > x < 0,7]$. Os fatores remanescentes da análise de Spearman foram submetidos a uma análise do fator de influência da variância (VIF) (Tab. S2) com o pacote-R ‘usdm’ (Naimi, 2017), a fim de detectar e eliminar a colinearidade $[x < 3,0]$. Com o pacote-R ‘vegan’ (Oksanen *et al.*, 2022), os fatores remanescentes da VIF foram normalizados a fim de padronizá-los em uma mesma escala para a análise fatorial. Assim, com o pacote-R ‘psych’ (Revelle, 2022), os fatores já padronizados foram submetidos a uma análise fatorial consistindo em duas etapas: análise exploratória (Fig. S4) que indicou o número ideal de fatores que deveriam ser utilizados (n=4), e análise paralela confirmatória (Tab. S3) que indicou a contribuição de cada fator para o banco de dados. Ao final dos processos agora descritos foram selecionados quatro fatores ambientais: isotermalidade (bio03), sazonalidade da temperatura (bio04), amplitude anual da temperatura (bio07) e velocidade do vento (wind_nfs).

Modelagem do nicho ecológico

Com o pacote-R ‘raster’ (Hijmans, 2020), foram extraídos os valores necessários para construção dos hipervolumes de alta dimensão (menos de cinco dimensões) a partir dos pontos de ocorrência e dos fatores ambientais selecionados. Com o pacote-R ‘vegan’ (Oksanen *et al.*, 2022), os dados extraídos foram normalizados a fim de uma padronização em mesma escala. Em um primeiro momento, com o pacote-R ‘hypervolume’ (Blonder, 2022), foram construídos hipervolumes exploratórios a fim de se obter thresholds de contorno (Fig. S5). Posteriormente,

baseado nos valores de thresholds obtidos – 0,443 para o hipervolume referente aos indivíduos da MEMR e 0,480 para o hipervolume referente aos indivíduos da SEMR com o estado de AL – foram construídos novos hipervolumes pelo algoritmo de densidade kernel gaussiana, o qual gerou uma malha adaptativa de pontos configurada para 10.000 pontos estocásticos envolvendo os pontos originais.

Métricas de nicho: similaridade e distância

As métricas de nicho quantificam os volumes compartilhados no hiperespaço, desse modo é possível inferir com uma boa margem de segurança o quão similares são duas espécies entre si (Blonder, 2018; Mammola, 2016; 2019). Optou-se por duas métricas de similaridade e uma de distância (Fig. 2), todas calculadas com o pacote-R ‘hypervolume’ (Blonder, 2022): a intersecção, a sobreposição e a distância entre centróides (Blonder, 2018; Mammola, 2019). A intersecção é calculada pela a fração de pontos aleatórios situados nos limites de cada um volume, já a sobreposição é calculada pela divisão entre a intersecção e a soma total dos componentes únicos de cada volume (no caso do índice de dissimilaridade de Sørensen) ou dos volumes como um todo (no caso do índice de dissimilaridade de Jaccard) (Blonder, 2018; Mammola, 2019). A distância entre centróides é calculada pela distância euclidiana entre os centróides de dois volumes no hiperespaço (Blonder, 2018; Mammola, 2019).

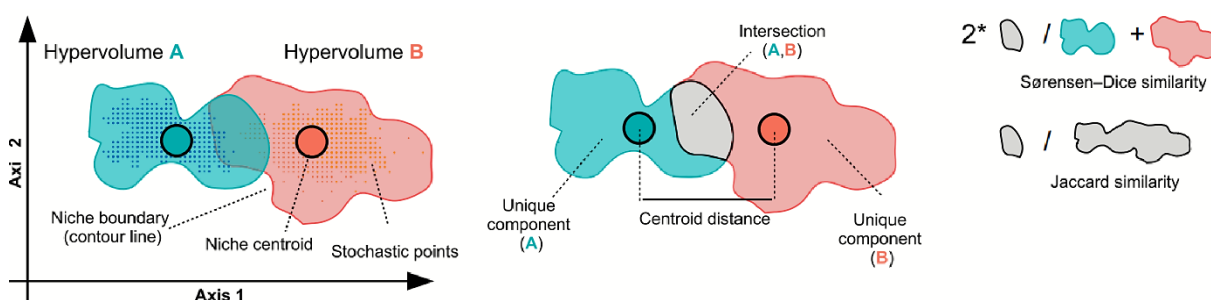


Figura 2. Definições gráficas das métricas de similaridade e distância utilizadas na delimitação de espécies pelo presente estudo (figura retirada de Mammola, 2019).

Resultados e discussão

Ambos os volumes possuem contornos coesos, entretanto, a malha de pontos aleatórios do volume referente aos indivíduos da Serra do Espinhaço Meridional (MEMR) (Fig. 3a) exibem um padrão homogêneo, enquanto a malha de pontos aleatórios do volume referente aos indivíduos da Serra do Espinhaço Setentrional, Chapada Diamantina e estado de Alagoas

(SEMR+DHL+AL) (Fig. 3b) exibe um padrão heterogêneo. Esse padrão volumétrico heterogêneo provavelmente está associado a um dos dois pontos mais isolados desse conjunto de dados (SEMR+DHL+AL): o município de Salinas, situado no estado de Minas Gerais (MG), ou o município de Maravilhas, situado no estado de AL.

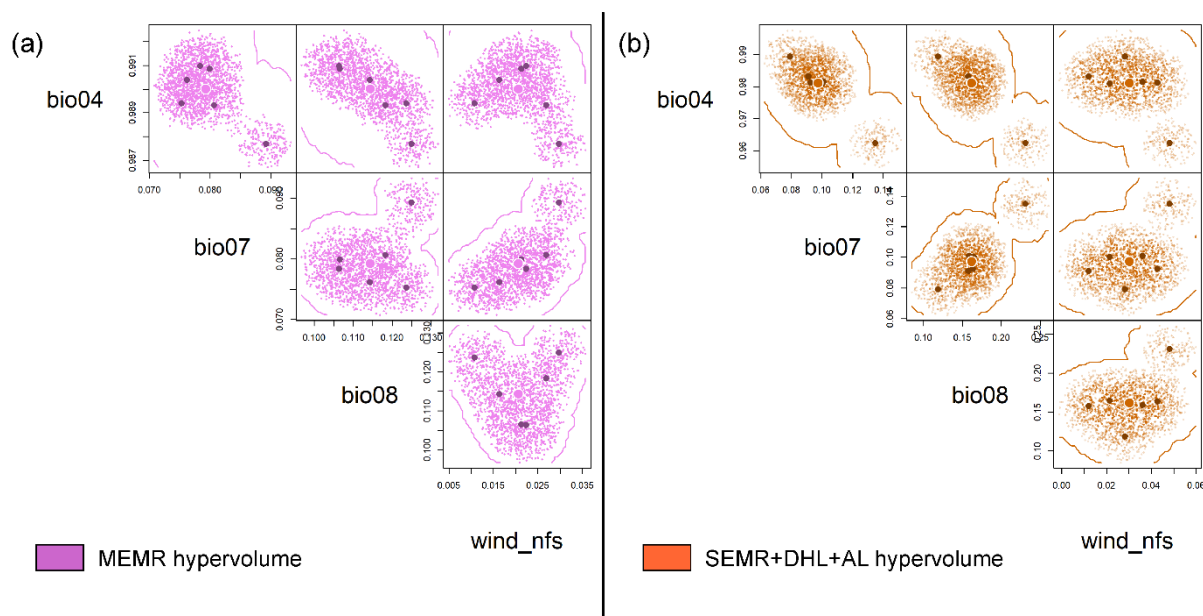


Figura 3. Visão em 2D de dois hipervolumes construídos por densidade kernel gaussiana. (a) Hipervolume referente aos indivíduos da Serra do Espinhaço Meridional (MEMR). (b) Hipervolume referente aos indivíduos da Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR), Chapada Diamantina (DHL) e do estado de Alagoas (AL).

Os valores iguais ou muito próximo de zero obtidos para as métricas de similaridade (Tab. 1) apontam que os volumes são categoricamente disjuntos, nesse caso apenas a métrica de distância pode ser utilizada para inferir o quanto os volumes diferem entre si (Mammola, 2019). O valor tendendo a zero obtido para a métrica de distância aponta que os centroides dos volumes estão relativamente próximos (Mammola, 2019). Isso pode ser explicado pelo baixo número de pontos originais utilizados para a inferência da malha de pontos estocásticos, no entanto, a configuração de volumes disjuntos é dominante nesse conjunto de dados. Sob uma perspectiva lógica, volumes disjuntos no mesmo hiperespaço significa a existência de nichos dissimilares no mesmo espaço ambiental e, decerto, de habitats dissimilares no mesmo espaço geográfico. Isso é uma forte evidência para a existência de espécies distintas de *Lonchophylla* ao longo da Cordilheira do Espinhaço. Esse padrão volumétrico disjunto merece ser discutido sob uma perspectiva fisiográfica, pois as singularidades ambientais que estimulam a especiação podem ser

197 mais bem compreendidas perante os aspectos geológicos e ecológicos (Liu *et al.*, 2013; Santos *et*
198 *al.*, 2014).

199 **Tabela 1.** Resultados das métricas de similaridade e de distância entre os hipervolumes.

Niche metrics	Value
Intersection	1,36351e-08
Overlap (Jaccard / Sørensen)	0,003595577 / 0,007165390
Distance between centroids	0,05125885

200 Aspectos geológicos

201 A geomorfologia reflete o padrão disjunto apresentado pelos hipervolumes modelados, pelo
202 menos no que diz respeito aos limites da Cordilheira do Espinhaço, pois os compartimentos
203 litoestratigráficos meridional (MEMR), setentrional (SEMR) e Chapada Diamantina (DHL) são
204 significativamente contrastantes entre si (Saadi, 1995). Na MEMR o relevo é predominantemente
205 formado por uma rígida cobertura quartzítica, densamente fraturada e cisalhada – como resultado
206 da dissecação fluvial – cuja esculturação origina cristas, escarpas e vales profundos (Saadi, 1995;
207 Almeida-Abreu, 1995). Na SEMR o relevo é formado sob um plano fundamental de rochas
208 metassedimentares (quartzitos, xistos, filitos e metatilitos) extraordinariamente regularizado e
209 inclinado, cuja esculturação origina linhas de cristas quartzíticas acuminadas, em formato de um
210 protuberante e centralizado espigão paralelo a vales profundos e estreitos (Almeida-Abreu *et al.*,
211 1992; Saadi, 1995). Na DHL o relevo também é formado sob um plano fundamental de rochas
212 metassedimentares dissecado, retilíneo e profundo, escavado a partir de zonas de cisalhamento
213 cuja esculturação origina extensas cristas paralelas a vales estreitos que modelam um planalto
214 residual com entalhes de inúmeros canyons (Egydio-Silva, Karmann & Trompette, 1988;
215 Bomfim & Ramalho, 1994). Quanto à geomorfologia da Cordilheira do Espinhaço não restam
216 dúvidas: há uma diferença cabal em termos de proporção e disposição dos quartzitos, o litotipo
217 no qual se inserem os habitats de *Lonchophylla bokermanni*: os Campos Rupestres (Sazima *et al.*,
218 1978; 1989).

219 Aspectos ecológicos

220 As interações bióticas representam outro conhecido mecanismo de especiação sob bases
221 ecológicas (Rundle & Nosil, 2005). Esse mecanismo é caracterizado quando populações alteram
222 seu status na comunidade em função de fatores bióticos (*i.e.* mutualismo, competição *etc.*),

sujeitando-se a diferentes regimes seletivos (Schluter, 2009; 2015). Um bom exemplo disso é a preferência de polinizadores por traços florais específicos e/ou variação no tempo de floração (Schluter, 2009).

Em ambientes mais extremos, é natural que exista uma certa dependência entre plantas e morcegos nectarívoros (Nassar *et al.*, 2003; Fleming & Holland, 2018), como por exemplo, bromélias (Poales: Bromeliaceae) quiropterofílicas endêmicas de ambientes montanhosos, que particionam os visitantes florais de acordo com alterações na morfologia, fenologia, quantidade e qualidade do néctar produzido (Sazima, Sazima & Buzato, 1994; Sazima, Buzato & Sazima, 1995; 1999; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019a; b; 2021). Nessas mesmas circunstâncias, *Lonchophylla bokermanni* é reportada como polinizadora exclusiva das bromélias *Encholirium subsecundum* (Sazima *et al.*, 1989; Sazima *et al.*, 1994; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019a) e *E. vogelii* (Christianini, Forzza & Buzato, 2013; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019a), ambas endêmicas¹ da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço (Forzza & Wanderley, 1998; Forzza, 2005).

Encholirium subsecundum floresce o ano todo, fornecendo em média 8,52µl de néctar (Rodrigues & Rodrigues, 2014) com 11,13% de açúcares concentrados (Sazima *et al.*, 1989; Rodrigues & Rodrigues, 2014; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019a), ao passo que *E. vogelii* floresce de outubro a março (Versieux & Wendt, 2006), fornecendo em média 4µl de néctar com 17,60% de açúcares concentrados (Christianini *et al.*, 2013; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019a). Em outras palavras, essas bromélias fidelizam a interação ao fornecer um recurso perene, enquanto o néctar mais escasso e pobre em açúcares limita demasiadamente o número de visitantes agregados, requerendo assim o aumento na frequência das visitas florais por um polinizador com alto grau de especialização (Sazima *et al.*, 1989; Christianini *et al.*, 2013; Rodrigues & Rodrigues, 2014; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019a).

O principal parâmetro químico para classificar uma síndrome de polinização por morcegos em bromélias é a concentração de açúcares no néctar produzido em até 17% (Aguilar-Rodríguez, Krömer & MacSwiney-González, 2014; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019b). Apesar de *E. vogelii* ter apresentado concentrações ligeiramente acima de tal limite, isso ainda deve ser considerado como uma grande afinidade para com a quiropterofilia quando comparada às concentrações de açúcares em bromélias do mesmo gênero simpátricas e comprovadamente entomofílicas, como por exemplo, *E. helloisae* com 32% de açúcares concentrados (Christianini *et al.*, 2013). Não obstante às propriedades químicas do néctar, os aspectos morfológicos de *E. subsecundum* e *E. vogelii* também arrojam a especialização do seu visitante floral (Forzza, 2005; Christianini *et al.*, 2013; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019a): trata-se das espécies mais robustas do

gênero², podendo atingir quase 3m, além das conspícuas brácteas florais de modo a envolver inflorescências (Forzza & Wanderley, 1998; Forzza, 2005), sugerindo um polinizador de relativa robustez para desnudar suas flores.

Tudo se torna ainda mais evidente quando outros morcegos nectarívoros presentes na área – *Glossophaga* spp. e *Anoura* spp. – não exerceram competição com *L. bokermanni* na visitação à *E. subsecundum* e *E. vogelii*, ainda que não estivessem mecanicamente impedidos de explorá-las (Sazima *et al.*, 1989; Christianini *et al.*, 2013). Isso não significa que *L. bokermanni* possa interagir sazonalmente com outras espécies de plantas, pois já foram identificados vestígios de pólen e néctar de *Bauhinia rufa* (Fabales: Fabaceae) no conteúdo estomacal de um indivíduo (Sazima *et al.*, 1978). Isso também não significa que *E. subsecundum* e *E. vogelii* sejam visitadas por outros polinizadores, pois já foram registradas interações com beija-flores e mariposas (*viz.* Tab. S2 em Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019a). Em suma, isso pouco influencia a grande afinidade dessas bromélias com *L. bokermanni*, e vice-versa, uma vez que para toda regra existem exceções. A chave para o entendimento dessa questão está na frequência com que as interações ocorrem e, considerando todos os atributos quiropterofílicos exibidos por *E. subsecundum* e *E. vogelii*, não restam dúvidas de qual é o polinizador mais eficiente (*viz.* Sazima *et al.*, 1989; Christianini *et al.*, 2013; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019a).

Considerações finais

A afinidade das bromélias *Encholirium subsecundum* e *E. vogelii* com *Lonchophylla bokermanni* é muito bem documentada, o que torna a ampliação dos limites de distribuição desse morcego para a região nordeste do Brasil com base apenas em critérios morfológicos (*viz.* Cláudio *et al.*, 2018; Alves, 2022) uma atitude precipitada. A drástica ampliação da distribuição geográfica de uma espécie endêmica com o grau de ameaça em que se encontra *L. bokermanni* é algo que deve ser feito com a maior seriedade possível, significando que além dos critérios morfológicos os pesquisadores necessitam da integração de ferramentas mais robustas como as análises de nicho ou análises com marcadores moleculares.

De acordo com os resultados apresentados, é preferível que *L. bokermanni* seja considerada uma espécie restrita aos Campos Rupestres da Serra do Espinhaço Meridional (MEMR) ou, no máximo, restrita aos limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço, ainda no estado de Minas Gerais (MG); o que ampliaria a sua distribuição para uma pequena porção da Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR) devido à presença verdadeira de *E. subsecundum* nessa região (*viz.* Fig. S6). Outrossim, é provável que o presente estudo tenha delimitado para a SEMR

289 e DHL uma espécie de *Lonchophylla* ainda desconhecida pela ciência. A partir desse ponto, é
290 ressaltada a necessidade de uma revisão dos indivíduos atribuídos à *L. dekeyseri* em distribuição
291 contígua à *L. bokermanni*, registrados para os municípios de Jaboticatubas (MZUEC897,
292 CCTUFMG5832, CMUFPB0012) e Itinga (MNRJ80002).

293 **Agradecimentos**

294 Lucas L. D. S. Oliveira agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível
295 Superior pela bolsa de estudos concedida durante o doutoramento (códigos identificadores:
296 88887.506182/2020-00 até 2023; 88887.816173/2023-00 a partir de 2023).

297 **Referências**

- 298 Aguilar-Rodríguez, P.A., Krömer, T., MacSwiney-González, M.C. (2014). The secrets of
 299 night-blooming bromeliads and bats. *J. Bromeliad Soc.* 64(3), 156–165
- 300 Aguilar-Rodríguez, P.A., Krömer, T., Tschapka, M., García-Franco, J.G., Escobedo-Sarti, J.,
 301 MacSwiney-González, M.C. (2019a). Bat pollination in Bromeliaceae. *Pl. Ecol. Divers.*
 302 **12**(1), 1–19. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1566409>
- 303 Aguilar-Rodríguez, P.A., Tschapka, M., García-Franco, J.G., Krömer, T., MacSwiney-
 304 González, M.C. (2019b). Bromeliads going batty: pollinator partitioning among sympatric
 305 chiropterophilous Bromeliaceae. *AoB Pl.* **11**(2), plz014.
 306 <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz014>
- 307 Aguilar-Rodríguez, P.A., Tschapka, M., García-Franco, J.G., Krömer, T., López-Acosta, J.C.,
 308 MacSwiney-González, M.C. (2021). Intraspecific variability of nectar attracts different bats:
 309 the case of *Pseudalcantarea viridiflora*, a bromeliad with crepuscular anthesis. *Acta Bot.*
 310 *Bras.* **35**(4), 597–611. <https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0503>
- 311 Almeida, B., Novaes, R.L., Aguiéiras, M., Souza, R.F., Esbérard, C.E.L., Geise, L. (2016).
 312 Karyotype of three *Lonchophylla* species (Chiroptera, Phyllostomidae) from southeastern
 313 Brazil. *Comp. Cytogenet.* **10**(1), 109–115. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v10i1.6646>
- 314 Almeida-Abreu, P.A. (1995). O Supergrupo do Espinhaço da Serra do Espinhaço Meridional
 315 (Minas Gerais): o rifte, a bacia e o orógeno. *Geonomos* **3**(1), 1–18.
 316 <https://doi.org/10.18285/geonomos.v3i1.211>
- 317 Almeida-Abreu, P.A., Pflug, R., Schorscher, H.D. (1992). Cover/basement relationships in the
 318 southern Serra do Espinhaço, Minas Gerais, Brazil. *Zbl. Geol. Paläont. Teil I* **6**(1-2), 1749–
 319 1760.
- 320 Almeida-Abreu, P.A., Renger, F. (2002). Serra do Espinhaço Meridional: um orógeno de
 321 colisão do Mesoproterozóico. *Rev. Bras. Geociênc.* **32**(1), 1–14.
 322 <https://doi.org/10.25249/0375-7536.20023210114>

- 323 Almeida-Abreu, P.A., Fraga, L.M.S., Neves, S.C. (2005). Geologia. In *Serra do Espinhaço*
 324 *Meridional: paisagens e ambientes*: 19–43. Silva, A.C., Pedreira, L.C.V.S.F., Almeida-
 325 Abreu, P.A. (Eds.). Belo Horizonte: O Lutador.
- 326 Alves, P.P. (2022). Variação morfológica e distribuição geográfica em morcegos nectarívoros
 327 dos gêneros *Xeronycteris* e *Lonchophylla* (Chiroptera: Phyllostomidae: Lonchophyllinae)
 328 com ocorrência no Brasil. Tese de doutorado, Universidade Federal de Pernambuco.
- 329 Andrade, M.A., Drummond, G.M., Domingues, S.A., Martins, C.S., Franco, A.R. (2018).
 330 Conservação. In *Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço-Fase 2*: 25–100. Andrade,
 331 M.A., Drummond, G.M., Domingues, S.A., Martins, C.S., Franco, A.R. (Eds.). Belo
 332 Horizonte: Man and the Biosphere-UNESCO.
- 333 Baker, R.J. (1984). A Sympatric cryptic species of mammal: a new species of *Rhogeessa*
 334 (Chiroptera: Vespertilionidae). *Syst. Zool.* **33**(2), 178–183. <https://doi.org/10.2307/2413018>
- 335 Barlow, K.E., Jones, G., Barratt, E.M. (1997). Can skull morphology be used to predict
 336 ecological relationships between bat species? A test using two cryptic species of pipistrelle.
 337 *Proc. R. Soc. Lond. B.* **264**(1388), 1695–1700. <http://doi.org/10.1098/rspb.1997.0235>
- 338 Blonder, B. (2018). Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. *Ecography* **41**(9), 1441–
 339 1455. <https://doi.org/10.1111/ecog.03187>
- 340 Blonder, B. (2022). *hypervolume*: High Dimensional Geometry, Set Operations, Projection and
 341 Inference Using Kernel Density Estimation, Support Vector Machine and Convex Hulls v3.0.4.
 342 <https://cran.r-project.org/web/packages/hypervolume/index.html>
- 343 Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C., Enquist, B.J. (2014). The n-dimensional hypervolume.
 344 *Glob. Ecol. Biogeogr.* **23**(5), 595–609. <https://doi.org/10.1111/geb.12146>
- 345 Blonder, B., Morrow, C.B., Maitner, B., Harris, D.J., Lamanna, C., Violle, C., ... Kerkhoff, A.J.
 346 (2018). New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods Ecol. Evol.* **9**(2),
 347 305–319. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12865>

- 348 Bitencourt, C., Rapini, A., Damascena, L.S., De Marco Júnior, P. (2016). The worrying future of the
349 endemic flora of a tropical mountain range under climate change. *Flora - Morphol. Distrib. Funct.*
350 *Ecol. Plants* **218**, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2015.11.001>
- 351 Bomfim, L.F.C., Ramalho, R. (1994). Geomorfologia e Geologia. In *Projeto Chapada*
352 *Diamantina: Parque Nacional da Chapada Diamantina – BA: informações básicas para a*
353 *gestão territorial: diagnóstico do meio físico e da vegetação*: 20–30. Fraenkel, M.O., Jinno,
354 M.C.C. (Eds.). Salvador: CPRM.
- 355 Christianini, A.V., Forzza, R.C, Buzato, S. (2013). Divergence on floral traits and vertebrate
356 pollinators of two endemic *Encholirium* bromeliads. *Pl. Biol.* **15**(2), 360–368.
357 <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00649.x>
- 358 Cláudio, V.C., Silveira, G.C., Farias, S.G., Maas, A.S., Oliveira, M.B., Lapenta, M.J., ... Moratelli, R.
359 (2018). First record of *Lonchophylla bokermanni* (Chiroptera, Phyllostomidae) for the Caatinga
360 biome. *Mastozool. Neotrop.* **25**(1), 43–51. <https://doi.org/10.31687/saremMN.18.25.1.0.05>
- 361 Coelho, E.R., Paglia, A.P., Viana-Junior, A.B., Falcão, L.A.D., Ferreira, G.B. (2018). Species
362 richness, abundance and functional diversity of a bat community along an elevational gradient in
363 the Espinhaço Mountain Range, southeastern Brazil. *Acta Chirop.* **20**(1), 129–138.
364 <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2018.20.1.009>
- 365 Colwell, R.K., Rangel, T.F. (2009). Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proc. Natl.*
366 *Acad. Sci.* **106**(2), 19651–19658. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106>
- 367 Danderfer, A., Dardenne, M.A. (2002). Tectonoestratigrafia da Bacia Espinhaço na porção
368 centro-norte do Cráton do São Francisco: registro de uma evolução poliistórica descontínua.
369 *Rev. Bras. Geociênc.* **32**(4), 449–460. <https://doi.org/10.25249/0375-7536.2002324449460>
- 370 De Luna-Bonilla, O.A, Valencia-Á, S., Ibarra-Manríquez, G., Moralez-Saldaña, S., Tovar-
371 Sánchez, E., González-Rodríguez, A. (2023). Leaf morphometric analysis and potential
372 distribution modelling contribute to taxonomic differentiation in the *Quercus microphylla*
373 complex. *J. Plant Res.* **137**(1), 3–19. <https://doi.org/10.1007/s10265-023-01495-z>

- 374 Dias, D., Esbérard, C.E.L., Moratelli, R. (2013). A new species of *Lonchophylla* (Chiroptera,
375 Phyllostomidae) from the Atlantic Forest of southeastern Brazil, with comments on *L.*
376 *bokermanni*. *Zootaxa* **3722**(3), 347–360. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3722.3.4>
- 377 Dias, D., Esbérard, C.E.L., Moratelli, R. (2016). Range extension of *Lonchophylla peracchii*
378 (Chiroptera, Phyllostomidae) to Northeastern Brazil. *Check List* **12**(1), 1–6.
379 <http://doi.org/10.15560/12.1.1841>
- 380 Díaz, M.M., Solari, S., Aguirre, L.F., Aguiar, L.M.S., Barquez, R. (2016). Subfamilia
381 Lonchophyllinae. In *Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica*: 63–69.
382 Barquez, R.M. (Ed.). Tucumán: Yerba Buena.
- 383 Egydio-Silva, M., Karmann I., Trompette R.R. (1989). Litoestratigrafia do Supergrupo
384 Espinhaço e Grupo Bambuí no noroeste do estado da Bahia. *Rev. Bras. Geociênc.* **19**(2):101–
385 112. <http://doi.org/10.25249/0375-7536.1989141152>
- 386 Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for
387 global land areas. *Int. J. Climat.* **37**(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- 388 Fleming, T.H., Holland, J.N. (2018). Nectar bat-plant interactions in North American deserts.
389 *Hystrix* **29**(1), 33–39. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00036-2017>
- 390 Forzza, R.C. (2005). Revisão taxonômica de *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. *Bol. Bot.*
391 **23**(1), 1–49. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9052.v23i1p1-49>
- 392 Forzza, R.C., Wanderley, M.G.L. (1998). Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Bromeliaceae -
393 Ptcairnioideae. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* **17**, 255–270. [https://doi.org/10.11606/issn.2316-](https://doi.org/10.11606/issn.2316-9052.v17i0p255-270)
394 [9052.v17i0p255-270](https://doi.org/10.11606/issn.2316-9052.v17i0p255-270)
- 395 Fraga, L.M.S., Almeida-Abreu, P.A., Neves, S.C. (2005). Hidrologia e Hidrografia. In *Serra do*
396 *Espinhaço Meridional: paisagens e ambientes*: 81–93. Silva, A.C., Pedreira, L.C.V.S.F.,
397 Abreu, P.A.A. (Eds.). Belo Horizonte: O Lutador.

- 398 Ginal, P., Tan, W.C., Rödder, D. (2022). Invasive risk assessment and expansion of the realized
399 niche of the Oriental Garden Lizard *Calotes versicolor* species complex (Daudin, 1802).
400 *Front. Biogeogr.* **14**(3), e54299. <http://doi.org/10.21425/F5FBG54299>
- 401 Griffiths, T.A., Gardner, A.L. (2008). Genus *Lonchophylla*. In *Mammals of South America* 1: 244–
402 254. Gardner, A.L. (Ed.). University Press: Chicago.
- 403 Guimarães, M.M., Ferreira, R.L. (2014). Morcegos carvernícolas do Brasil: novos registros e
404 desafios para conservação. *Rev. Bras. Espeleol.* **2**(4), 1–33.
- 405 Hijmans, R.J. (2020). raster: Geographic Data Analysis and Modeling v3.4-5. [https://cran.r-](https://cran.r-project.org/web/packages/raster/index.html)
406 [project.org/web/packages/raster/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/raster/index.html)
- 407 Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Qual. Biol.* **22**(2),
408 415–417. <http://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- 409 International Union for Conservation of Nature. (2016). *Lochophylla bokermanni*. In *The IUCN*
410 *red list of threatened species*. [http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-](http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T12263A22038287.en)
411 [3.RLTS.T12263A22038287.en](http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T12263A22038287.en)
- 412 Jones, G., van Parijs, S.M. (1993). Bimodal echolocation in pipistrelle bats: are cryptic species
413 present? *Proc. R. Soc. Lond. B.* **251**(1331), 119–125. <http://doi.org/10.1098/rspb.1993.0017>
- 414 Karger, D.N, Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., ... Kessler, M.
415 (2017). Climatologies at high resolution for the earth’s land surface areas. *Sci. Data* **4**,
416 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- 417 Lintott, P.R., Bunnefeld, N., Minderman, J., Fuentes-Montemayor, E., Mayhew, R.J., Mayhew,
418 R.J., ... Park, K.J. (2015). Differential responses to woodland character and landscape context
419 by cryptic bats in urban environments. *PLoS One* **10**(5), e0126850.
420 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126850>

- 421 Liu, J., Möller, M., Provan, J., Gao, L.-M., Poudel, R.C., Li, D.-Z. (2013). Geological and
 422 ecological factors drive cryptic speciation of yews in a biodiversity hotspot. *New Phytol.*
 423 **199**(4), 1093–1108. <https://doi.org/10.1111/nph.12336>
- 424 Mammola, S. (2019). Assessing similarity of n-dimensional hypervolumes: which metric to use?
 425 *J. Biogeogr.* **46**(9), 2012–2023. <https://doi.org/10.1111/jbi.13618>
- 426 Marrone, F., Fontaneto, D., Naselli-Flores, L. (2023). Cryptic diversity, niche displacement and
 427 our poor understanding of taxonomy and ecology of aquatic microorganisms. *Hydrobiologia*
 428 **850**, 1221–1236. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04904-x>
- 429 Naimi, B. (2017). *usdm*: Uncertainty Analysis for Species Distribution Models v1.1-18.
 430 <https://cran.r-project.org/web/packages/usdm/index.html>
- 431 Nascimento, M.C., Dias, L.H., Gregorin, R., Lessa, G. (2013). Rediscovery of *Lonchophylla*
 432 *bokermanni* Sazima, Vizotto and Taddei, 1978 (Chiroptera: Phyllostomidae:
 433 Lonchophyllinae) in Minas Gerais, and new records for Espírito Santo, southeastern Brazil.
 434 *Check List* **9**(5), 1046–1049. <https://doi.org/10.15560/9.5.1046>
- 435 Novaes, R.L.M., Mello, F.A.P., Felix, S., Silveiras, R., Sant’Anna, C., Façanha, A.C.S., ...
 436 Esbérard, C.E.L. (2010). *Lonchophylla bokermanni* na Floresta Atlântica: distribuição,
 437 conservação e nova localidade de ocorrência para uma espécie ameaçada de extinção.
 438 *Chirop. Neotrop.* **16**(2), 710–714.
- 439 Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kind, R. (2022). *vegan*: Community Ecology
 440 Package v2.6-2. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>
- 441 Paradis, E. (2021). *ape*: Analyses of Phylogenetics and Evolution v5.6. [https://cran.r-](https://cran.r-project.org/web/packages/ape/index.html)
 442 [project.org/web/packages/ape/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/ape/index.html)
- 443 Peterson, A.T., Soberón, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling:
 444 getting the concepts right. *Nat. Conserv.* **10**(2), 102–107.
 445 <http://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>

- 446 Pimenta, V.T., Machel, C.T., Fonseca, B.S., Ditchfield, A.D. (2010). First occurrence of
 447 *Lonchophylla bokermanni* Sazima, Vizotto and Taddei, 1978 (Phyllostomidae) in Espírito
 448 Santo state, southeastern Brazil. *Chirop. Neotrop.* **16**(2), 740–742.
- 449 Pougy, N., Martins, E., Martinelli, G. (2015). Relevância e Estrutura dos Planos de Ação
 450 Nacionais. In *Plano de Ação Nacional para a Conservação da Flora Ameaçada de*
 451 *Extinção: Serra do Espinhaço Meridional*: 9–18. Pougy, N., Verdi, M., Martins, E., Loyola,
 452 R., Martinelli, G. (Eds). Rio de Janeiro: CNCFlora.
- 453 R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing v4.0.5. *R*
 454 *Foundation for Statistical Computing*. <https://www.R-project.org>
- 455 Revelle, W. (2022). *psych*: Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality
 456 Research v2.2.9. <https://cran.r-project.org/web/packages/psych/index.html>
- 457 Robinson, N., Regetz, J., Guralnick, R.P., 2014. EarthEnv-DEM90: a nearly-global, void-free,
 458 multi-scale smoothed, 90m digital elevation model from fused ASTER and SRTM data.
 459 ISPRS J. Photogramm. Remote Sens. 87, 57–67.
 460 <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2013.11.002>
- 461 Rocha, A.J.D., Pedreira, A.J. (2012). Geoparque Morro do Chapéu. In *Geoparques do Brasil:*
 462 *propostas*: 59–110. Schobbenhaus, C., Silva, C.B. (Eds.). Rio de Janeiro: Serviço Geológico
 463 do Brasil.
- 464 Rodrigues, L.C., Rodrigues, M. (2014). Flowers visited by hummingbirds in the open habitats of
 465 the southeastern brazilian mountaintops: species composition and seasonality. *Braz. J. Biol.*
 466 **74**(3), 659–676. <http://doi.org/10.1590/bjb.2014.0097>
- 467 Rundle, H.D., Nosil, P. (2005). Ecological speciation. *Ecol. Lett.* **8**(3), 336–352.
 468 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00715.x>
- 469 Rutishauser, M.D., Bontadina, F., Braunisch, V., Ashrafi, S., Arlettaz, R. (2012). The challenge
 470 posed by newly discovered cryptic species: disentangling the environmental niches of long-

- 471 eared bats. *Divers. Distrib.* **18**(11), 1057–1152. <https://doi.org/10.1111/j.1472->
 472 4642.2012.00904.x
- 473 Saadi, A. (1995). A geomorfologia da Serra do Espinhaço em Minas Gerais e de suas margens.
 474 *Geonomos* **3**(1), 41–63. <https://doi.org/10.18285/geonomos.v3i1.215>
- 475 Santos, H., Juste, J., Ibáñez, C., Palmeirim, J.M., Godinho, R., Amorim, F., ... Rebelo, H.
 476 (2014). Influences of ecology and biogeography on shaping the distributions of cryptic
 477 species: three bat tales in Iberia. *Bio. J. Linn. Soc.* **112**(1), 150–162.
 478 <https://doi.org/10.1111/bij.12247>
- 479 Sattler, T., Bontadina, F., Hirzel, A.H., Arlettaz, R. (2007). Ecological niche modelling of two
 480 cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. *J. App. Ecol.* **44**(6),
 481 1188–1199. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01328.x>
- 482 Sazima, I., Vizotto, L.D., Taddei, V.A. (1978). Uma nova espécie de *Lonchophylla* da Serra do
 483 Cipó, Minas Gerais, Brasil (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae). *Rev. Bras. Biol.* **38**(1),
 484 81–89.
- 485 Sazima, I., Vogel, S., Sazima, M. (1989). Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial
 486 bromeliad. *Pl. Syst. Evol.* **168**, 167–179. <https://doi.org/10.1007/BF00936097>
- 487 Sazima, M., Sazima, I., Buzato, S. (1994). Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus*
 488 (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. *Pl. Syst. Evol.* **191**, 237–246.
 489 <https://doi.org/10.1007/BF00984668>
- 490 Sazima, M., Buzato, S., Sazima, I. (1995). Bat pollination of *Vriessa* in southeastern Brazil.
 491 *Bromélia* **37**(2), 29–37.
- 492 Sazima, M., Buzato, S., Sazima, I. (1999). Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at
 493 two Atlantic Forest sites in Brazil. *Ann. Bot.* **83**(6), 705–712.
 494 <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0876>

- 495 Schluter, D. (1996). Ecological causes of adaptive radiation. *Am. Nat.* **148**, S40–S64.
 496 <https://doi.org/10.1086/285901>
- 497 Schluter, D. (2009). Evidence for ecological speciation and its alternative. *Science* **323**(5915),
 498 737–741. <https://doi.org/doi:10.1126/science.1160006>
- 499 Schluter, D. (2015). Speciation, ecological opportunity, and latitude. *Am. Nat.* **187**(1), 1–18.
 500 <https://doi.org/10.1086/684193>
- 501 Schönrogge, K., Barr, B., Wardlaw, J.C., Napper, E., Gardner, M.G., Breen, J., ... Thomas, J.A.
 502 (2002). When rare species become endangered: cryptic speciation in myrmecophilous
 503 hoverflies. *Biol. J. Linn. Soc.* **75**(3), 291–300. [https://doi.org/10.1046/j.1095-](https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00019.x)
 504 [8312.2002.00019.x](https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00019.x)
- 505 Soberón, J., Nakamura, M. (2009). Niches and distributional areas: concepts, methods, and
 506 assumptions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **106**(2), 19644–19650.
 507 <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- 508 Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C.G., Sousa-Guedes, D., Martínez-
 509 Freiría, F., ... Barbosa, A.M., 2021. Want to model a species niche? A step-by-step guideline
 510 on correlative ecological niche modelling. *Ecol. Model.* 456, e109671.
 511 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- 512 Soberón, J., Osorio-Olvera, L., Peterson, A.T. (2017). Diferencias conceptuales entre modelación
 513 de nichos y modelación de áreas de distribución. *Rev. Mex. Biodiv.* **88**(2), 437–441.
 514 <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>
- 515 Taddei, V.A., Vizotto, L.D., Sazima, I. (1983). Uma nova espécie de *Lonchophylla* do Brasil e chave
 516 de identificação das espécies do gênero (Chiroptera, Phyllostomidae). *Rev. Ciênc. Cult.* **35**(5), 625–
 517 629.
- 518 Teixeira, T., Dias, D., Vale, M. (2015). New records and a taxonomic review prompts reassessment
 519 of *Lonchophylla bokermanni*, a rare bat endemic to the Brazilian Cerrado. *Oryx* **49**(1), 71–73.
 520 <https://doi.org/10.1017/S0030605314000192>

- 521 United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. (2005). Espinhaço Range
522 Biosphere Reserve. In *Man and the Biosphere*. Disponível em:
523 <https://www.unesco.org/en/mab/espinhaco-range> (accessed 30 november 2023).
- 524 USGS (2023). eMODIS NDVI. <https://earthexplorer.usgs.gov>
- 525 Varela, S., Anderson, R.P., García-Valdés, R., Fernández-González, F. (2014). Environmental
526 filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche
527 models. *Ecography* **37**(11), 1084–1091. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x>
- 528 Versieux, L. M., Wendt, T. (2006). Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil, with
529 notes on taxonomy and endemism. *Selbyana*, **27**(2), 107–146.
- 530 Xue, Y., Lin, C., Wang, Y., Zhang, Y., Ji, L. (2022). Ecological niche complexity of invasive
531 and native cryptic species of the *Bemisia tabaci* species complex in China. *J. Pest. Sci.*
532 **95**, 1245–1259. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01450-8>
- 533 Zortéa, M., Oprea, M., Mendes, P. (2017). Subfamília Lonchophyllinae Griffiths, 1982. In
534 *História Natural dos Morcegos Brasileiros: chave de identificação de espécies*: 173–189.
535 Reis, N.R., Peracchi, A.L., Batista, C.B., Lima, I.P., Pereira, A.D. (Eds.). Rio de Janeiro:
536 Technical Books.
- 537 Weller, T.J., Scott, S.A., Rodhouse, T.J., Ormsbee, P.C., Zinck, J.M. (2007). Field
538 identification of the cryptic vespertilionid bats, *Myotis lucifugus* and *M. yumanensis*. *Acta*
539 *Chiropt.* **9**(1), 133–147. <https://doi.org/10.3161/150811007781694354>
- 540 Wendt, T., Canela, M.B.F., Gelli de Faria, A.P., Rios, R.I. (2001). Reproductive biology and
541 natural hybridization between two endemic species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *Am. J.*
542 *Bot.* **88**(10), 1760–1767. <https://doi.org/10.2307/3558350>
- 543 Wendt, T., Canela, M., Klein, D., Rios, R.I. (2002). Selfing facilitates reproductive isolation
544 among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). *Plant Syst. Evol.* **232**, 201–
545 212. <https://doi.org/10.1007/s006060200043>

Informações de suporte

Figura S1. Pontos de ocorrência de *Lonchophylla bokermanni* utilizados na modelagem do nicho ecológico.

Figura S2. Fatores ambientais elencados para o processo de seleção, cortados para os limites dos estados de Minas Gerais, Bahia, Alagoas (onde houve registros da ocorrência de *Lonchophylla bokermanni*) e posteriormente submetidos ao processo de seleção. Aquisição dos fatores ambientais: bioclimáticos (bio01-bio19) na plataforma Chelsa Climate (Karger *et al.*, 2017), elevação (elev) na plataforma Earthenv (Robinson *et al.*, 2014), velocidade do vento (wind_nfs) na plataforma Worldclim (Fick & Hijmans, 2017) e índice de diferenciação normalizada da vegetação (ndvi) na plataforma United States Geological Survey (USGS, 2023).

Figura S3. Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores ambientais elencados para as modelagens do nicho ecológico.

Figura S4. Resultado da análise da análise fatorial paralela exploratória, indicando o número de fatores ambientais independentes (n=4) que seriam relevantes para o banco de dados.

Figura S5. Seleção de limiares para a construção dos hipervolumes. Optou-se pelos valores mínimos que abrangem todos os pontos do hiperespaço. Nesse caso, esses valores são dados pela cor amarela.

Figura S6. Pontos de ocorrência de *Encholirium subsecundum*. Municípios do estado de Minas Gerais (MG): Buenópolis, Conceição do Mato Dentro, Congonhas do Norte, Datas, Diamantina, Itacambira, Jaboticatubas, Joaquim Felício, Montes Claros, Pedra Menina, Pedro Leopoldo, Presidente Kubitscheck, Santana do Riacho e Serro (Forzza, 2005).

Tabela S1. Resultado da análise de autocorrelação espacial entre os pontos de presença de *Lonchophylla bokermanni* – Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR), Chapada Diamantina (DHL) e estado de Alagoas (AL) – utilizados na modelagem do nicho ecológico.

Tabela S2. Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores ambientais remanescentes da análise de correlação de Spearman.

Tabela S3. Resultado da análise da análise fatorial paralela confirmatória, indicando a contribuição de cada fator para o banco de dados.

Figura S1. Pontos de presença de *Lonchophylla bokermanni* utilizados na modelagem do nicho ecológico.

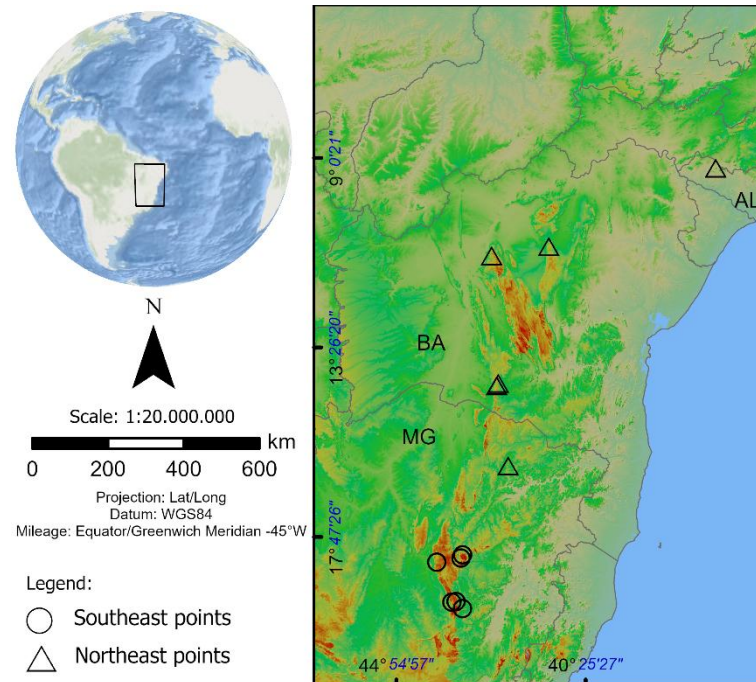


Figura S1. Pontos de ocorrência de *Lonchophylla bokermanni* utilizados nas modelagens dos nichos ecológicos. Municípios do estado de Minas Gerais (MG): Jaboticatubas (Sazima *et al.*, 1978), Itambé do Mato Dentro (Nascimento *et al.*, 2013), Moro do Pilar (Christianini *et al.*, 2013), Diamantina (Guimarães & Ferreira, 2014; Almeida *et al.*, 2016), Couto de Magalhães (Coelho *et al.*, 2018) e Salinas (Alves, 2022). Municípios do estado da Bahia (BA): Caetité (Claudio *et al.*, 2018; Alves, 2022), Várzea Nova* (Cláudio *et al.*, 2018), Gentio do Ouro (Alves, 2022). Município do estado de Alagoas (AL): Maravilhas (Alves, 2022).

*O ponto de ocorrência para o município de Orolândia divulgado por Cláudio *et al.* (2018) situa-se, de fato, nos limites do município de Várzea Nova.



Figura S2. Fatores ambientais elencados para o processo de seleção, cortados para os limites dos estados de Minas Gerais, Bahia, Alagoas (onde houve registros da ocorrência de *Lonchophylla bokermanni*) e posteriormente submetidos ao processo de seleção. Aquisição dos fatores ambientais: climáticos (bio01-bio19) na plataforma Chelsa Climate (Karger *et al.*, 2017), elevação (elev) na plataforma Earthenv (Robinson *et al.*, 2014), velocidade do vento (wind_nfs) na plataforma Worldclim (Fick & Hijmans, 2017) e índice de diferenciação normalizada da vegetação (ndvi) na plataforma United States Geological Survey (USGS, 2023).

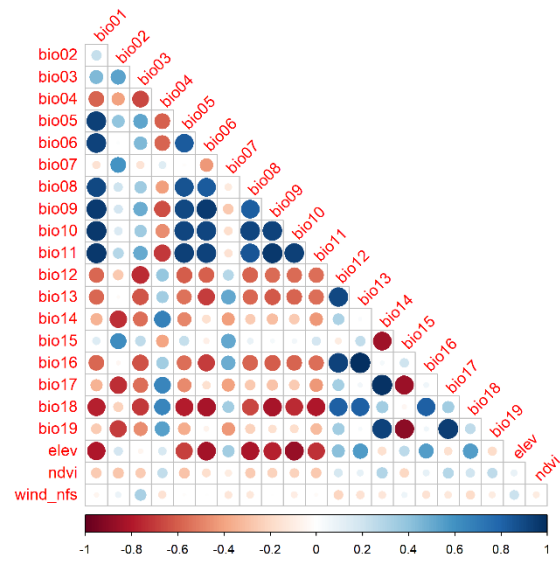


Figura S3. Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores ambientais elencados para as modelagens do nicho ecológico.

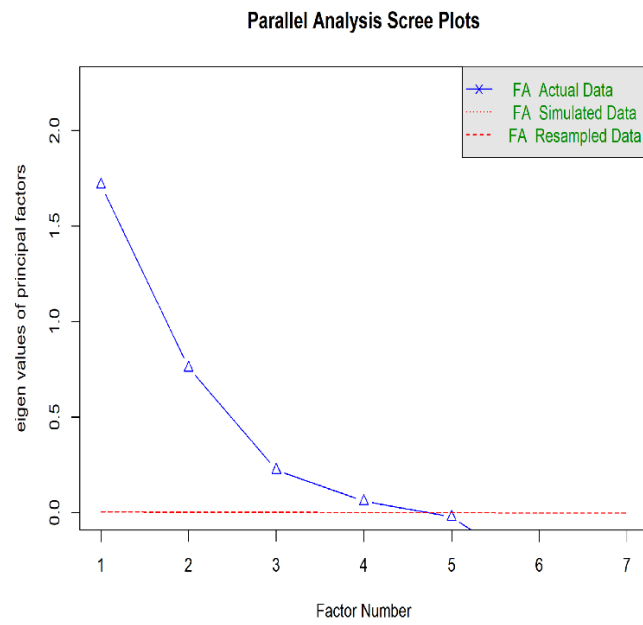


Figura S4. Resultado da análise da análise fatorial paralela exploratória, indicando o número de fatores ambientais independentes ($n=4$) que seriam relevantes para o banco de dados

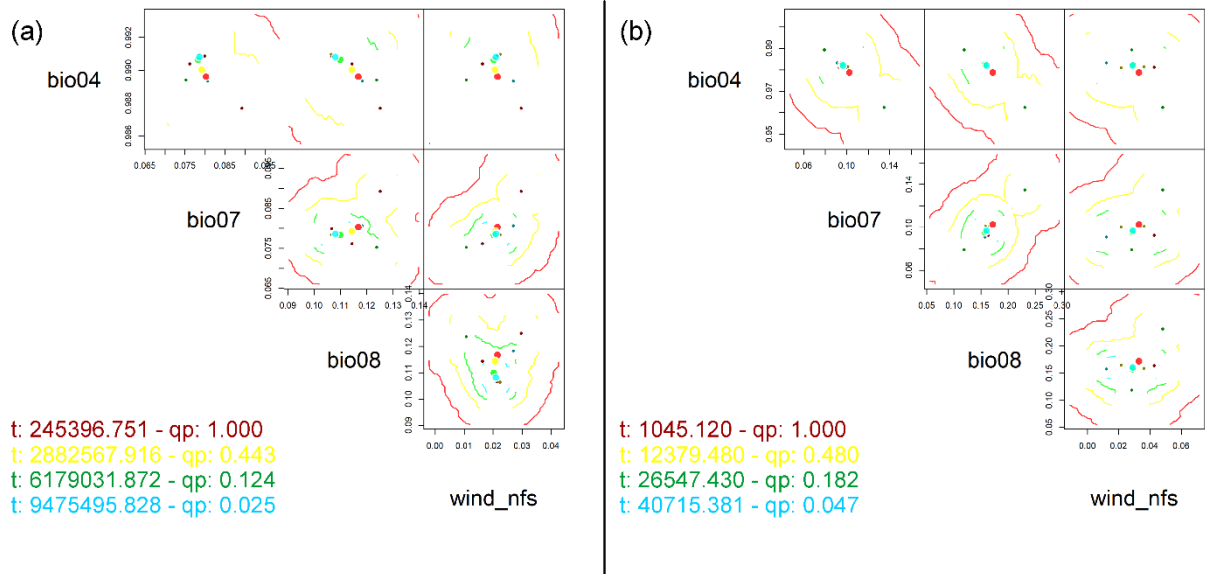


Figura S5. Seleção de thresholds para construção dos hipervolumes. Optou-se pelos valores mínimos que abrangem todos os pontos do hiperespaço. Nesse caso, esses valores são dados pela cor amarela. (a) Hipervolume referente aos indivíduos da Serra do Espinhaço Meridional (MEMR). (b) Hipervolume referente aos indivíduos da Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR), Chapada Diamantina (DHL) e do estado de Alagoas (AL).

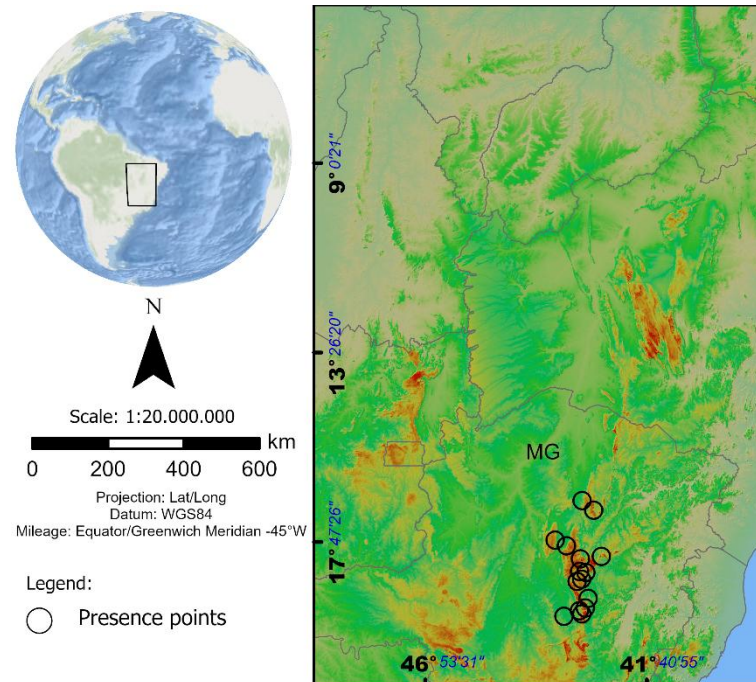


Figura S6. Pontos de ocorrência de *Encholirium subsecundum*. Municípios do estado de Minas Gerais (MG): Buenópolis, Conceição do Mato Dentro, Congonhas do Norte, Datas, Diamantina, Itacambira*, Jaboticatubas, Joaquim Felício, Montes Claros*, Pedra Menina, Pedro Leopoldo, Presidente Kubitscheck, Santana do Riacho e Serro (Forzza, 2005).

*Registros situados na Serra do Espinhaço Setentrional.

Tabela S1. Resultado da análise de autocorrelação espacial entre os pontos de presença de *Lonchophylla bokermanni* – Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR), Chapada Diamantina (DHL) e estado de Alagoas (AL) – utilizados na modelagem do nicho ecológico.

Locality	Observerd	Expected	sd	p-value
SEMR+DHL+AL	-0,283	-0,200	0,275	0,762
MEMR	-0,281	-0,200	0,241	0,737

Tabela S2. Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores ambientais remanescentes da análise de correlação de Spearman.

Factors	VIF
Bio03	2,079
Bio04	2,520
Bio07	2,448
Bio08	1,419
Bio15	2,451
NDVI	1,136
Wind speed	1,254

Tabela S3. Resultado da análise da análise fatorial paralela confirmatória, indicando a contribuição de cada fator para o banco de dados.

Factors	MR1	MR2	MR3	MR4
Bio03	0,47	0,16	0,25	0,44
Bio04	0,94	0,00	0,05	0,34
Bio07	0,18	0,98	0,03	0,08
Bio08	0,21	0,13	0,16	0,71
Bio15	0,24	0,72	0,08	0,00
NDVI	0,10	0,10	0,11	0,35
Wind speed	0,10	0,02	0,99	0,04

ARTIGO 2

Normas da revista *Ecological Modelling*

1 **Modelando a distribuição real do ameaçado morcego-nectarívoro-de-Bokermann**

2 Lucas Laboissieri Del Sarto Oliveira^{1,2}

3 e-mail: lucas.delsarto@gmail.com

4 ORCID 0000-0002-0308-2991 (Oliveira, L.L.D.S.)

5 Daniela Munhoz Rossoni³

6 e-mail: daniela.rossoni@gmail.com

7 ORCID 0000-0002-0470-0608 (Rossoni, D.M.)

8 Renato Gregorin^{1,2}

9 e-mail: renato.gregorin@gmail.com

10 ORCID 0000-0002-2324-3203 (Gregorin, R.)

11 ¹Laboratório de Diversidade e Sistemática de Mamíferos, Universidade Federal de Lavras,
12 Lavras, Minas Gerais, Brasil

13 ²Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Departamento de Ecologia e Conservação,
14 Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil

15 ³Grupo de Ecologia e Evolução, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade do Estado
16 da Flórida, Tallahassee, Flórida, Estados Unido

17 **Destaques**

- 18 - Fatores bióticos podem exercer significativa influência na distribuição de espécies em
19 macroescala;
- 20 - A modelagem da distribuição real pode aprimorar o delineamento de estratégias utilizadas por
21 empresas, pesquisadores ou órgãos ambientais em prol da conservação;
- 22 - Áreas com de alta adequabilidade ambiental para *Lonchophylla bokermanni* estão situadas
23 majoritariamente na Serra do Espinhaço Meridional.

24 **Resumo**

25 O termo distribuição real, cunhado por Jorge Soberón e Andrew T. Peterson, refere no espaço
26 geográfico aquilo o que podemos denominar no espaço ambiental por nicho ocupado: a menor
27 porção do nicho acessível à espécie. Essa região do nicho pode ser acessada mediante a integração
28 de fatores abióticos, bióticos e de limites ao movimento, no entanto, utilização de fatores bióticos
29 em modelagens da distribuição de espécies ainda é um assunto controverso pois estabelecê-los
30 junto aos fatores abióticos e de limites à movimentação pode resultar na colinearidade dos dados
31 no que foi denominado por Ruídos Eltonianos. Ainda assim, uma série de estudos têm
32 demonstrado a influência dos fatores bióticos em macroescala, como por exemplo, a migração de
33 morcegos nectarívoros entre as Américas em função das plantas as quais interagem. O morcego-
34 nectarívoro-de-Bokermann (*Lonchophylla bokermanni*) convém exatamente a esse caso, sendo
35 frequentemente reportado como o principal polinizador das bromélias *Encholirium*
36 *subsecundum* e *E. vogelii*; espécies endêmicas da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço.
37 Considerando as evidências de que fatores bióticos podem influenciar a distribuição geográfica
38 das espécies em macroescala além na íntima relação entre *L. bokermanni*, *E. subsecundum* e *E.*
39 *vogelii*, o objetivo do presente estudo é testar uma abordagem para a modelagem da distribuição
40 real de espécies baseada na interação morcego-planta. Basicamente, a abordagem proposta no
41 presente estudo consistiu na modelagem da distribuição de espécies consistiu em baseada em
42 fatores abióticos (climáticos) e de limites ao movimento que, posteriormente, as distribuições
43 potenciais resultantes do processo foram integradas em um único mapa pós0interativo
44 denominado por distribuição real. Por que devo utilizar essa nova abordagem? Trata-se de uma
45 abordagem simples, logicamente respaldada e estatisticamente testada. De acordo com os
46 resultados, a distribuição real pode refinar o desempenho preditivo das modelagens da distribuição
47 de espécies concebidas por empresas ou órgãos ambientais, aprimorando mapas que necessitam
48 de maior precisão no delineamento de estratégias em prol da conservação.

49 **Palavras-chave**

50 Macroecologia; Fatores bióticos; Ruídos eltonianos; *Lonchophylla bokermanni*; *Encholirium*
51 *subsecundum*; *E. vogelii*

52 **Notas de rodapé**

53 ¹*Encholirium vogelii* é uma espécie microendêmica da Serra do Espinhaço Meridional, na região
54 da Serra do Cipó, Minas Gerais (Forzza & Wanderley, 1998; Forzza, 2005; Versieux & Wendt,
55 2006).

56 1. Introdução

57 A modelagem da distribuição de espécies (SDM) ou modelagem da distribuição
 58 potencial, erroneamente atribuída como modelagem do nicho ecológico (Peterson & Soberón,
 59 2012; Soberón *et al.*, 2017), também é operacionalizada na Teoria do Nicho: a integração entre
 60 fatores abióticos (Grinnell, 1917a; b), bióticos (Elton, 1927) e de limites ao movimento
 61 (Soberón & Peterson, 2005) que propiciam a existência indefinida das espécies. Apenas na
 62 intersecção desses três componentes básicos é possível acessar a “distribuição real” (Soberón
 63 & Peterson, 2005; Pearson, 2007; Peterson, 2008) de uma espécie no espaço geográfico ou,
 64 quando no espaço ambiental, o “nichos ocupado” (Soberón, 2007; Pearson, 2007). Desse modo,
 65 a grande maioria dos estudos que recorrem à SDM estão acessando apenas a “distribuição
 66 potencial” das espécies (Jackson & Overpack, 2000; Soberón & Peterson, 2005; Soberón &
 67 Nakamura, 2009), ou seja, a intersecção entre fatores abióticos e de movimentação (Sillero,
 68 2011; Sillero *et al.*, 2021).

69 Isso acontece porque os fatores bióticos são efetivos em escalas menores e mais
 70 dinâmicas (micro, sítio e local), o que os tornam difíceis de serem representados em escalas
 71 maiores e mais estáticas (regional, continental e global) as quais compõe o típico plano da
 72 distribuição potencial; aonde fatores abióticos e de movimento são efetivos (Prinzing *et al.*,
 73 2002; Pearson & Dawson, 2003; McGill *et al.*, 2006; Soberón & Nakamura, 2009; Wisz *et al.*,
 74 2013). Outrossim, acredita-se que a influência dos fatores bióticos na distribuição das espécies
 75 já estaria implícita em características intrínsecas dos próprios fatores abióticos (Pearson &
 76 Dawson, 2003; Wisz *et al.*, 2013), podendo levar à colinearidade dos dados caso ambos estejam
 77 estabelecidos no mesmo plano (Brewer & Gaston, 2003; Godsoe *et al.*, 2016; Dormann *et al.*,
 78 2018). Esses impeditivos, quanto à integração dos fatores bióticos na SDM, foram então
 79 denominados por “Ruídos Eltonianos” (Soberón & Nakamura, 2009).

80 A despeito dos Ruídos Eltonianos, caso os fatores bióticos ofereçam impacto na
 81 distribuição das espécies em macroescala, é possível que essa hipótese seja falseada (Soberón
 82 & Nakamura, 2009). Nesse contexto, alguns estudos têm demonstrado uma insigne influência
 83 das interações bióticas mutualísticas na distribuição de determinadas espécies em escalas
 84 continentais (*e.g.* Bullock *et al.*, 2000; Preuss & Padial, 2021). Um excelente exemplo disso é
 85 o deslocamento migratório de algumas espécies de morcegos comedores de néctar, entre as
 86 Américas do Norte e Central, em função da disponibilidade sazonal das plantas as quais
 87 interagem (*e.g.* Fleming *et al.*, 1993; Burke *et al.*, 2019).

Dentre as 1.400 espécies de morcegos conhecidas atualmente (Wilson, 2019), o exíguo grupo dos comedores de néctar do Novo Mundo é constituído por apenas duas subfamílias, 19 gêneros e 56 espécies (Solari *et al.*, 2019) atribuídas à polinização de aproximadamente 360 espécies de plantas (Kunz *et al.*, 2011). São morcegos singulares que, em muitos casos, apresentam adaptações congruentes àquelas plantas as quais interagem (*e.g.* Fleming *et al.*, 1993; Fleming & Holland, 2018), como por exemplo, a língua típica dos loncofilíneos (Phyllostomidae, Lonchophyllinae): permeada por um sulco lateral guarnecido com fileira de papilas filiformes triangulares (*e.g.* Griffiths, 1982). Essas adaptações viabilizam o “bombeamento ativo”, aumentando a eficiência na extração do néctar menos viscoso, ou seja, com baixos índices de açúcares concentrados (Tschapka *et al.*, 2015) assim como o produzido por algumas espécies de bromélias quiropterofílicas (Sazima *et al.*, 1989; Rodrigues & Rodrigues, 2014; Christianini *et al.*, 2013).

A interação entre bromélias e morcegos se faz particularmente incomum pois a quiropterofilia é confirmada em 42 das 3.500 espécies de bromélias conhecidas (Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019), denotando um alto grau de afinidade entre os envolvidos. O morcego nectarívoro-de-Bokermann (*Lonchophylla bokermanni*) é uma espécie ameaçada de extinção da natureza (IUCN, 2016) que convém exatamente a esse caso, sendo frequentemente reportado como o principal polinizador das bromélias *Encholirium subsecundum* (Sazima *et al.*, 1989; Sazima *et al.*, 1994; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019) e *E. vogelii* (Christianini *et al.*, 2013; Aguilar-Rodríguez *et al.*, 2019); espécies endêmicas¹ da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço (Forzza & Wanderley, 1998; Forzza, 2005; Versieux & Wendt, 2006). A peculiar estratégia de fornecer um néctar escasso com baixas concentrações de açúcares, partilhada por *E. subsecundum* (Sazima *et al.*, 1989; Rodrigues & Rodrigues, 2014) e *E. vogelii* (Christianini *et al.*, 2013), limita as visitas florais por polinizadores mais generalistas em função de um polinizador extremamente especializado (Christianini *et al.*, 2013; Tschapka *et al.*, 2015). Isso é empiricamente constatado, na medida em que nenhum outro morcego exerce competição com *L. bokermanni* para visitas às flores das referidas bromélias (Sazima *et al.*, 1989; Christianini *et al.*, 2013).

Considerando as evidências de que fatores bióticos podem influenciar a distribuição geográfica das espécies em macroescala além na íntima relação entre *L. bokermanni*, *E. subsecundum* e *E. vogelii*, o objetivo do presente estudo é divulgar uma abordagem para a modelagem da distribuição real de espécies baseada na interação morcego-planta. Logo, é levantada a seguinte hipótese: os fatores bióticos exercem uma influência significativa na distribuição real de *L. bokermanni*.

2. Materiais e Métodos

2.1 Uma abordagem para a modelagem da distribuição real

O nicho ecológico de uma espécie é compreendido no espaço ambiental (E) por três componentes básicos: fatores abióticos (A) (Grinnell, 1917), bióticos (B) (Elton, 1927) e de limites ao movimento (M) (Soberón & Peterson, 2005) (Fig. 2). Estes componentes suscitam, respectivamente, cinco entidades complementares: nicho fundamental (FN), nicho realizado (RN) (Hutchinson, 1957), nicho potencial fundamental (FPN) (Rohde, 1979; Jackson & Overpack, 2000), nicho potencial biótico (BPN) (Sillero, 2011; Sillero *et al.*, 2021) e nicho ocupado (ON) (Pearson, 2007). Considerando a premissa que cada região no espaço ambiental do nicho corresponde a uma região no espaço geográfico do habitat (Hutchinson, 1957; Colwell & Rangel, 2009; Soberón & Nakamura, 2009), então modelar o ON é a chave para acessar a “distribuição geográfica real” (Soberón & Peterson, 2005), as “áreas verdadeiramente ocupadas pela espécie” (Pearson, 2007).

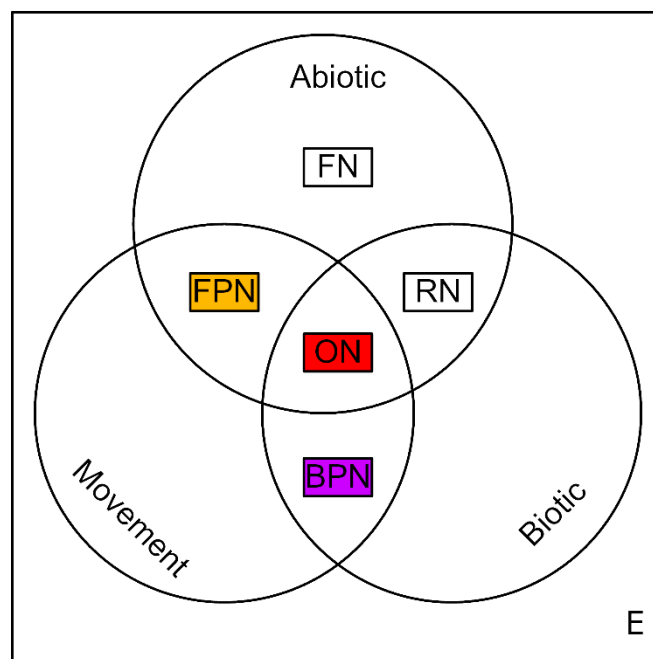


Figura 1. Adaptação do diagrama BAM proposto por Soberón & Peterson (2005), modificado por Sillero (2011). Os três componentes básicos – fatores abióticos (A), bióticos (B) de limites ao movimento (M) – do espaço ambiental que suscitam as cinco entidades do nicho ecológico de uma espécie: nicho fundamental (FN), nicho realizado (RN), nicho potencial fundamental (FPN), nicho potencial biótico (BPN) e nicho ocupado (ON).

O respaldo conceitual para a abordagem proposta no presente estudo é baseado em uma lógica similar àquela apresentada em estudos amplamente reconhecidos (*e.g.* Bullock *et al.*, 2000; Preuss & Padial, 2021); a equivalência de M com FN (Soberón & Peterson, 2005) e com B (Soberón, 2010; Barve *et al.*, 2011). Em decorrência dessa lógica são formalmente obtidos o FPN ($FN \cap M$) e o BPN ($B \cap M$) (Sillero, 2011; Sillero *et al.*, 2021) ou, quando no espaço geográfico, a distribuição potencial alvo (TPD=FPN) e a distribuição potencial interativa (IPD=BPN) (Fig. 2). Nesses termos, ao concatenar a TPD e a IPD é acessada a distribuição real (AD).

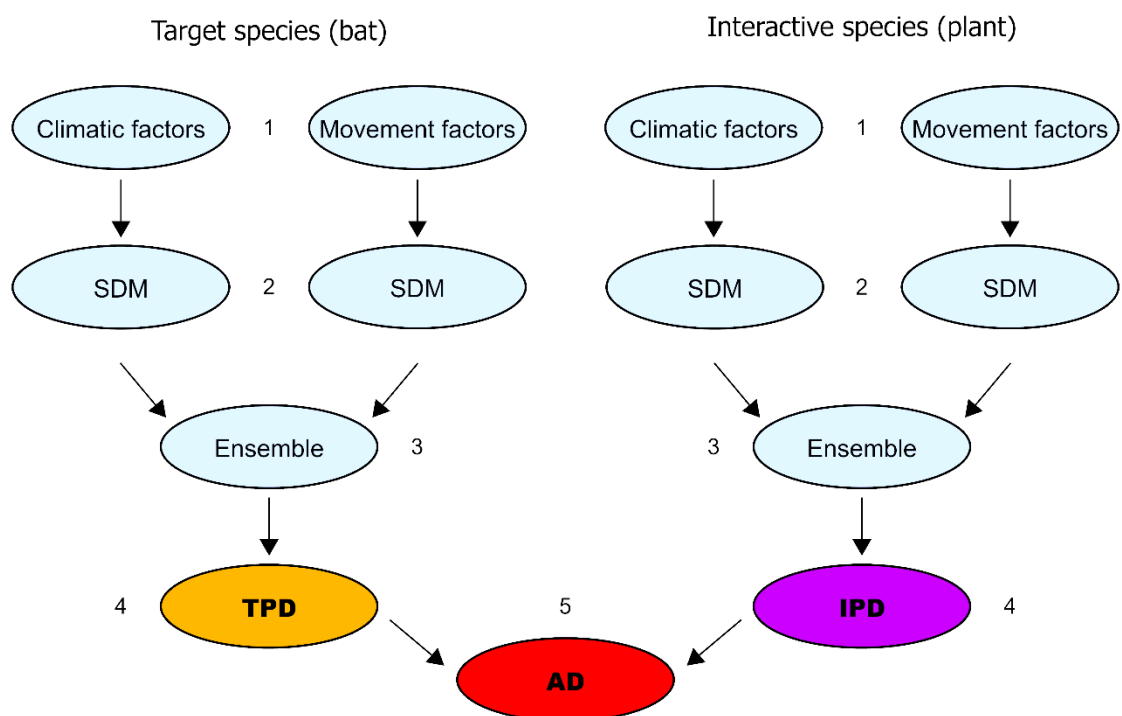


Figura 2. Abordagem proposta para a modelagem da distribuição real. 1- Fatores abióticos organizados em dimensões que exprimem clima e heterogeneidade ambiental. 2- Modelagens da distribuição de espécies (SDM). 3- Ensemble dos mapas resultantes das SDM. 4- Distribuição potencial alvo (TPD) e distribuição potencial interativa (IPD). 5- Ao concatenar a TPD e a IPD é acessada a distribuição real (AD).

Primeiramente, é necessário estabelecer os objetos da modelagem em uma mesmo plano: a espécie-alvo (*Lonchophylla bokermanni*) e as espécies interativas (*Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*). Assim, os fatores abióticos são organizados em conjuntos de dimensões que exprimem clima e limites ao movimento (*e.g.* Heikkinen *et al.*, 2007; Reineking *et al.*, 2016); isso também permite a combinação entre dimensões importantes para a distribuição das espécies em questão mas que, caso fossem modeladas simultaneamente, apresentariam alta colinearidade. A partir das SDM são obtidas a distribuição potencial alvo (TPD) e distribuição potencial interativa (IPD).

Posteriormente, o acesso à distribuição real (AD) se dá ao concatenar a TPD e a IPD (*e.g.* Bullock *et al.*, 2000; Preuss & Padial, 2021); um artifício similar ao modelo de “espécies co-ocorrentes” (Leach *et al.*, 2016).

2.2 Modelagem

2.2.1 Pontos de ocorrência

Todas as análises descritas na seção “Materias e métodos” foram realizadas em ambiente R (R Core Team, 2021), ao passo que a cartografia foi realizada no software QGIS (QGIS Development Team, 2021).

Os pontos de ocorrência para a espécie-alvo (Fig. S1), o morcego *L. bokermanni* (n=6), foram extraídos de artigos indexados. Do mesmo modo foram extraídos os pontos de ocorrência para as espécies interativas (Fig. S2 e S3), as bromélias *E. subsecundum* (n=15) e *E. vogelii* (n=8). Com o auxílio de uma calculadora geográfica (INPE, 2013), converteu-se os pontos extraídos da literatura para o formato de graus decimais em projeção cartográfica transversa universal de mercator (UTM).

Com o pacote-R ‘sf’ (Pebesma, 2021), foi verificado o ajuste dos pontos de ocorrência para os limites do background da modelagem – a Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço (EMRBR) – e para a resolução dos rasters, de modo que um grid fosse ocupado por apenas uma única ocorrência (Sobral-Souza, Lima-Ribeiro & Solferini., 2015). Com o pacote-R ‘ape’ (Paradis, 2021) verificou-se a existência de autocorrelação espacial por meio do índice de Moran (Sillero *et al.*, 2021) (Tab. S1).

Uma vez que um dos algoritmos a serem utilizados para as projeções do nicho ao espaço geográfico opera por pontos de presença e ausência, com a função ‘EnvSample’ (Varela *et al.*, 2014) amostrou-se um número equivalente de pseudoausências para cada espécie modelada a fim de direcioná-las para áreas com baixa adequabilidade ambiental, valendo-se de filtros climáticos os fatores bio01 (temperatura média anual) e bio12 (precipitação anual) (Sobral-Souza *et al.*, 2015).

2.2.2 Fatores ambientais

Com o pacote-R ‘raster’ (Hijmans, 2020b), foram cortados para os limites do background definido para a modelagem – EMRBR – um total de 23 fatores ambientais (Figs. S4-S6), arquitetados em formato GeoTIFF e resolução igual à 0,3 arc-seg (1km²), adquiridos nas plataformas de dados livres do Ambdata (Amaral *et al.*, 2013), Chelsa Climate (Karger *et*

al., 2017), Earthenv (Robinson *et al.*, 2014), Global Surface Water Explorer (Pekel *et al.*, 2016), United States Geological Survey (USGS, 2023) e Worldclim (Fick & Hijmans, 2017).

Uma análise de Spearman (Figs. S7-S9) foi executada com a função genérica ‘cor’, a fim de detectar e eliminar a correlação $[-0,7 > x < 0,7]$. Com o pacote-R ‘usdm’ (Naimi, 2017) executou-se uma análise do fator de influência da variância (VIF) $[x < 3,0]$ (Tabs. S2-S4), a fim de detectar e eliminar a colinearidade (Naimi *et al.*, 2014). Para as três espécies modeladas no presente estudo foi selecionado o mesmo conjunto de fatores climáticos – amplitude média da temperatura diurna (bio02), amplitude anual da temperatura (bio07), temperatura média do mês mais quente (bio10), sazonalidade da precipitação (bio15) –, ao passo que os fatores de limite ao movimento selecionados foram individualizados para a espécie-alvo (*L. bokermanni*) – elevação (elev), índice de diferenciação normalizada da vegetação (ndvi), velocidade do vento (wind_nfs) – e espécies interativas (*E. subsecundum* e *E. vogelii*) – declividade (decl), elevação (elev), exposição (exp) e superfície d’água (water). A escolha dos fatores de limites ao movimento foi baseada na história natural de cada espécie envolvida (viz. Sazima *et al.*, 1978; Forzza, 2005).

2.2.3 Projeções: calibração, algoritmos e validação do desempenho preditivo

Os dados foram preparados a uma taxa de 80% para treino (construção dos mapas) e 20% para teste (validação). As predições foram replicadas em 20 vezes para cada subconjunto modelado (fatores climáticos e fatores de limites ao movimento), produzindo 40 projeções para cada espécie e um total de 120 mapas de distribuição potencial (TPD, IPD e IPD₂).

Optou-se por implementar dois algoritmos: o Maximum Entropy (Maxent) com o pacote-R ‘dismo’ (Hijmans *et al.*, 2020a) e o Support Vector Machine (SVM) com o pacote-R ‘kernlab’ (Karatzoglou *et al.*, 2019). O Maxent é um algoritmo estocástico que utiliza o princípio da entropia máxima nos dados de presença para estimar um conjunto de funções lineares e quadráticas que melhor se adequam às variáveis ambientais baseando-se em um modelo de incerteza dos parâmetros do sistema (Phillips *et al.*, 2004), já o SVM é um algoritmo de aprendizado supervisionado linear que classifica o conjunto de pontos para distinção entre dois hiperplanos distintos (Tax & Duin, 2004). O Maxent foi configurado para 250 interações em funções lineares e quadráticas, enquanto o SVM foi configurado para kernel linear.

Matrizes de confusão (Clarke, 1957) foram computadas como parte do processo de validação e, para tanto, as 240 projeções foram convertidas em uma distribuição binomial (presença ou ausência) baseada nos thresholds de corte (Liu *et al.*, 2005) da curva receiver operating characteristics (ROC) (Pollack & Decker, 1958). Optou-se pelo threshold que compele

a maximização da sensibilidade e especificidade $[0,6 > x < 0,7]$ (Cantor, 1999; Anderson *et al.*, 2003; Allouche *et al.*, 2006), pois além de reduzir a taxa de erros em observações positivas e negativas este é o único threshold a cumprir com os critérios de solidez – objetividade, igualdade e discriminação – dispostos por Liu, Newell & White (2016). Os parâmetros de validação escolhidos foram a área under curve (AUC) (Pollack & Hsieh, 1969) e a true skill statistic (TSS) (*e.g.* Murphy & Daan, 1985; Allouche *et al.*, 2006). Os valores de AUC variam entre 0 e 1, sendo que modelos aceitáveis apresentam valores acima de 0,6. Já os valores de TSS variam de -1 a 1, sendo que modelos aceitáveis apresentam valores acima de 0,5. A fim de avaliar overfitting ou underfitting dos mapas (Anderson *et al.*, 2003) adotou-se o mesmo critério de maximização da sensibilidade e especificidade $[0,6 > x < 0,7]$ (Cantor, 1999; Anderson *et al.*, 2003; Allouche *et al.*, 2006) que, por sua vez, funcionou como um parâmetro de ajuste espacial baseado nos valores de thresholds fixos (THRS) das projeções.

2.2.4 Ensemble, distribuição real e binarização dos mapas (layout final)

As 40 projeções obtidas pelas SDM foram individualmente concatenadas para cada espécie mediante uma variação da técnica ensemble (Araújo & New, 2007), consistindo na soma das frequências com que os grids são preditos como presenças verdadeiras (Sobral-Souza *et al.*, 2015). Em outras palavras, o ensemble por frequência contabiliza quantas vezes um grid foi previsto como presença verdadeira, dividindo tal valor pelo número de mapas preditos. Desse modo foram gerados três grupos de distribuição potencial: TPD (*L. bokermanni*), IPD (*E. subsecundum*) e IPD₂ (*E. vogelii*).

Finalmente, com a função genérica ‘mean’ um quarto grupo foi gerado mediante a intersecção entre TPD, IPD e IPD₂ baseada na média aritmética de todos os grids que compõe o background da modelagem dessas três referidas distribuições potenciais. Esse quarto grupo denominou-se por distribuição real (AD); o próprio mapa pós-interativo referente à interação entre *L. bokermanni* e as bromélias *E. subsecundum* e *E. vogelii*.

Com os pacotes-R ‘RQGIS’ (Muenchow *et al.*, 2018) e ‘rgdal’ (Bivand *et al.*, 2021), o layout final das distribuições potenciais (TPD, IPD e IPD₂) e da AD foram convertidos para output binário baseado no “lowest presence threshold” (LPT) (Pearson *et al.*, 2007). Mais uma vez, adotou-se o critério de maximização da sensibilidade e especificidade $[0,6 > x < 0,7]$ (Cantor, 1999; Anderson *et al.*, 2003; Allouche *et al.*, 2006), logo, o LPT escolhido foi igual a 40 ou 60% da adequabilidade ambiental (LPT=40). Em outras palavras, áreas preditas a partir de 60% de probabilidade são consideradas como presenças verdadeiras enquanto áreas abaixo desse valor são consideradas como ausências.

2.3 Teste de hipótese: a influência dos fatores bióticos na distribuição real de *Lonchophylla bokermanni*

Em um primeiro momento, foi verificada a normalidade do conjunto de dados com a função genérica ‘*shapiro.test*’. É valido citar que o conjunto de dados analisado é referente à reunião dos valores de parâmetros avaliativos em duas matrizes (AUC e TSS), cada qual contendo as réplicas (n=200) das predições dos quatro grupos analisados (TPD, IPD, IPD₂ e AD).

Uma vez que os p-valores para o teste de normalidade apresentaram significância, ou seja, a distribuição dos dados possui um padrão diferente da curva gaussiana, optou-se por um teste não paramétrico. A função genérica ‘*kruskal.test*’ implementou o teste não-paramétrico de médias comparadas Kruskal & Wallis (1952) a fim de identificar a existência de diferenças significativas na acurácia das predições (AUC e TSS) entre os grupos (TPD, IPD, IPD₂ e AD) para cada tratamento (Maxent e SVM).

A função genérica ‘*wilcox.pairwise.test*’ realizou o teste da soma de postos Wilcoxon (1945) a fim de comparar quais grupos diferem significativamente da AD e, mais precisamente, se IPD e IPD₂ – os fatores bióticos – diferem significativamente da AD, o que em tese confirmaria a hipótese do presente estudo. Optou-se pelo método de ajuste “Bonferroni” para os p-valores.

4. Resultados

Não obstante ao fato que todos os mapas da distribuição de espécies (Figs 3C-F) exibiram um padrão geográfico extremamente condensado e praticamente restrito à porção meridional da Serra do Espinhaço (MEMR), na comparação entre a distribuição potencial da espécie-alvo (TPD) com a sua AD (Figs. 3C e 3F) é notável uma tímida ampliação da adequabilidade ambiental para a porção setentrional da Serra do Espinhaço (SEMR). Também é notável a adequabilidade ambiental para outras regiões da própria MEMR que ainda não contam com registros para *L. bokermanni*: os anexos Serra do Cabral e Quadrilátero Ferrífero (Fig. S10).

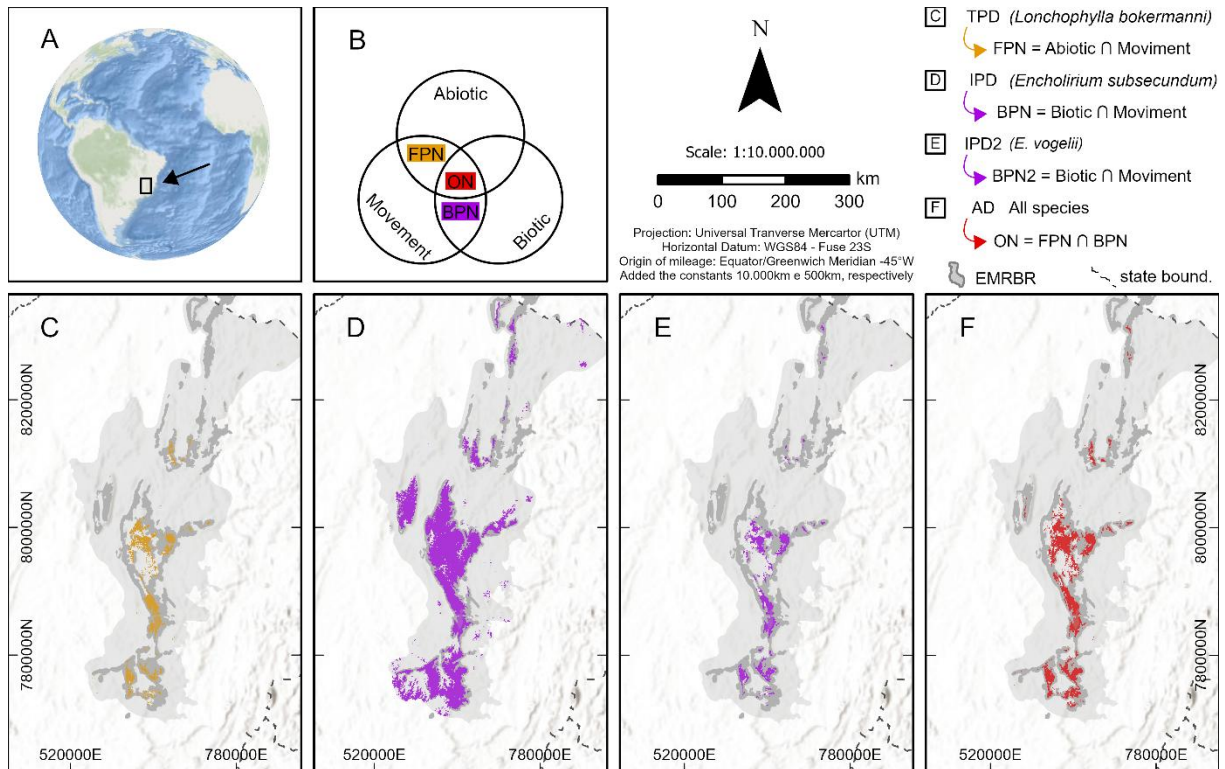


Figura 3. Mapas de adequabilidade ambiental com valores gerais de desempenho preditivo e ajuste. A: localização da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço (EMRBR). B: diagrama BAM adaptado de Soberón & Peterson (2005) representando o espaço ambiental do nicho. C: distribuição potencial da espécie-alvo (TPD/FPN) referente à *Lonchophylla bokermanni*. D: distribuição potencial da espécie interativa (IPD/BPN) referente à *Encholirium subsecundum*. E: distribuição potencial da espécie interativa (IPD₂/BPN₂) referente à *E. vogelii*. F: distribuição real (AD/ON) referente à integração entre TPD e IPD.

A distribuição real (AD) apresentou valores satisfatórios de desempenho preditivo e ajuste espacial (Tab. 1). Dentre os dois algoritmos elencados para as modelagens, a entropia máxima (Maxent) apresentou o melhor desempenho preditivo de acordo com os parâmetros avaliativos – area under curve (AUC) e true skill statistic (TSS) – pois operou em média com valores acima de 0,700. Ademais, esse algoritmo apresentou o melhor ajuste espacial dos thresholds fixos (THRS), pois operou em médio com valores (0,658) que conferem a baixa omissão de dados e a maximização da soma entre sensibilidade e especificidade (e.g. Liu *et al.*, 2005; 2016).

Tabela 1. Parâmetros de validação do desempenho preditivo – area under curve (AUC) e true skill statistic (TSS) – e de ajuste espacial – threshold fixo (THRS) – para cada algoritmo em relação à distribuição potencial alvo (TPD) referente à *Lonchophylla bokermanni*, distribuição potencial interativa (IPD) referente à *Encholirium subsecundum*, distribuição potencial interativa (IPD₂) referente à *E. vogelii* e distribuição real (AD).

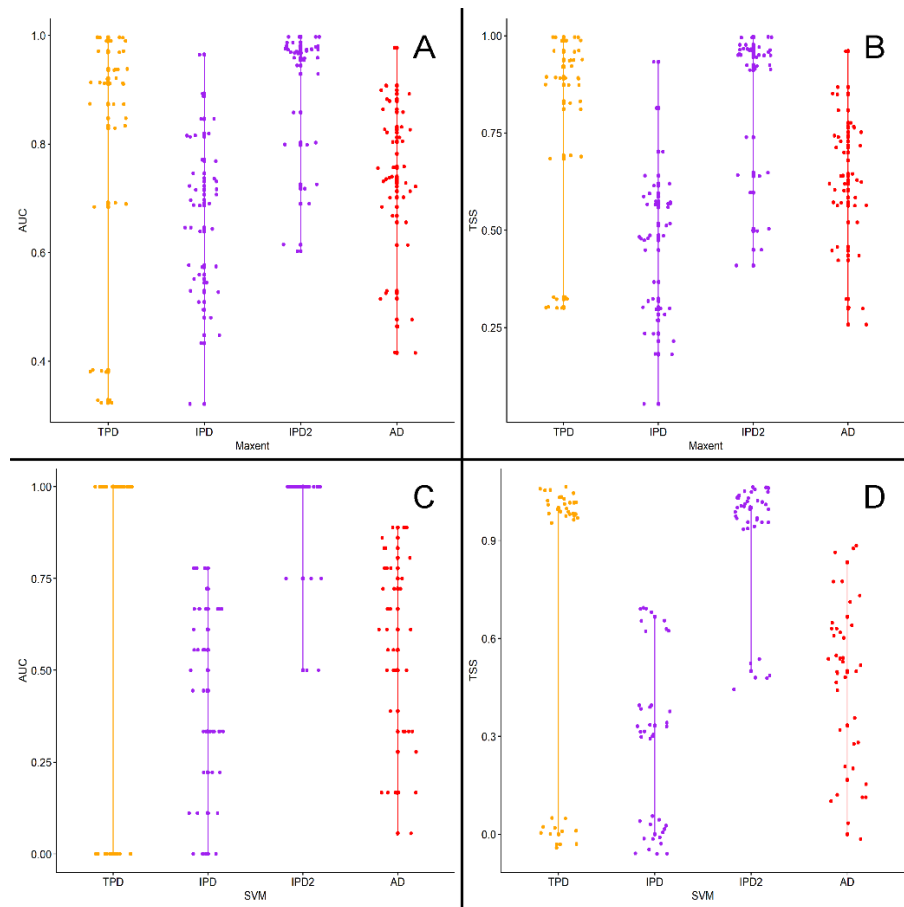
AUC [0,6>x<1]				
	TPD	IPD	IPD ₂	AD
Maxent	0,797 ± 0,054	0,670 ± 0,020	0,912 ± 0,012	0,795 ± 0,041
SVM	0,675 ± 0,190	0,430 ± 0,026	0,952 ± 0,030	0,686 ± 0,142
TSS [0,5>x<1]				
	TPD	IPD	IPD ₂	AD
Maxent	0,783 ± 0,061	0,465 ± 0,042	0,859 ± 0,031	0,702 ± 0,072
SVM	0,675 ± 0,190	0,285 ± 0,036	0,930 ± 0,030	0,630 ± 0,170
THRS [0,6>x<0,7]				
	TPD	IPD	IPD ₂	AD
Maxent	0,662 ± 0,082	0,680 ± 0,025	0,631 ± 0,086	0,658 ± 0,066
SVM	0,601 ± 0,096	0,372 ± 0,069	0,745 ± 0,059	0,573 ± 0,102

Os p-valores do teste Kruskal-Wallis (Tab. 2) denotam a existência de diferenças significativas nos valores dos parâmetro avaliativos (AUC e TSS) entre os grupos (TPD, IPD e AD) de cada tratamento (Maxent e SVM) analisado. No que diz respeito aos gráficos do teste Kruskal-Wallis (Fig. 4), ambos tratamentos exibem as AD's com com tendência a homogeneizar os valores de acurácia, em outras palavras, a AD promove um refinamento da acurácia da modelagem da distribuição de espécies (SDM). Os p-valores do teste Wilcox (Tab. 3) denotam que todos os grupos influenciam significativamente a acurácia da AD, o que corrobora a hipótese de levantada pelo presente estudo: os fatores bióticos, no caso IPD e IPD₂ exercem uma influência significativa na AD.

Tabela 2. Resultados do teste médias. Houve diferenças significativas nos valores de area under curve (AUC) e true skill statistic (TSS) para ambos tratamentos – Maximum Entropy (Maxent) e Support Vector Machine (SVM) – entre os grupos analisados – distribuição potencial alvo (TPD), distribuições potenciais interativas (IPD, IPD₂) e distribuição real (AD).

	AUC			TSS		
	Chi-sq	sd	p-value	Chi-sq	sd	p-value
Maxent	51,455	3	3,9e-11	64,267	3	7,2e-14
SVM	62,538	3	1,7e-13	66,635	3	2,2e-14

315



316 **Figura 4.** Gráficos dos resultados do teste Kruskal-Wallis exibindo os valores de area under
 317 curve (AUC) e true skill statistic (TSS) para os tratamentos – Maximum Entropy (Maxent) e
 318 Support Vector Machine (SVM) – em função dos grupos analisados – distribuição potencial
 319 alvo (TPD), distribuições potenciais interativas (IPD, IPD₂) e distribuição real (AD).

320 **Tabela 3.** Resultado do teste da soma de postos. As diferenças significativas entre os parâmetros
 321 avaliativos – area under curve (AUC) e true skill statistic (TSS) – dos fatores bióticos (IPD, IPD₂)
 322 e da distribuição real (AD) confirmam a hipótese do presente estudo.

		AUC			TSS		
		TPD	IPD	IPD ₂	TPD	IPD	IPD ₂
Maxent	IPD	0,0009	----	----	1,3e-07	----	----
	IPD ₂	0,036	2,8e-09	----	0,236	6,3e-12	----
	AD	0,010	0,220	6,3e-07	0,0001	0,0005	4,2e-07
		TPD	IPD	IPD ₂	TPD	IPD	IPD ₂
SVM	IPD	0,015	----	----	0,0008	----	----
	IPD ₂	0,125	3,6e-13	----	0,124	3,0e-13	----
	AD	0,036	0,196	8,0e-12	0,023	0,006	5,0e-11

5. Discussão

Um detalhe que merece ser discutido é o baixo número de pontos de ocorrências para *L. bokermanni* e *E. vogelii*. Ainda assim, não existe um consenso sobre o tamanho mínimo do conjunto de dados para treino e teste (Sillero *et al.*, 2021), sendo possível executar predições acuradas com cinco (Hernandez *et al.*, 2006), sete (Pearson *et al.*, 2007), 10 (Hernandez *et al.*, 2006; Guisan *et al.*, 2007; Wisz *et al.*, 2008; Varella *et al.*, 2014) ou 14 pontos de ocorrência (van Proosdij *et al.*, 2016). O êxito de uma modelagem com poucos pontos de ocorrência está relacionado ao tamanho do background (Pearson *et al.*, 2007) e, uma vez que o background escolhido para presente estudo se limita à Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço (RBSE), acredita-se que o número de ocorrências para as referidas espécies está em conformidade com o tamanho dessa área. Outrossim, um número restrito de ocorrências confere um caráter exploratório à SDM, podendo encorajar estudos com espécies raras ou deficiente de dados (Raxworthy *et al.*, 2003).

Estimar os fatores de limites do movimento (M) se trata de algo complexo, de extrema importância para calibração das SDM's e demanda um alto grau de aprofundamento nos processos históricos que influenciaram a distribuição das espécies (Peterson, 2008; Barve *et al.*, 2011). O intuito do presente estudo não é formalizar uma abordagem para estimar M, pois as propostas de Barve *et al.* (2011), Owens *et al.* (2013) e Machado-Stredel, Cobos & Peterson (2021) já lidaram magistralmente com tal questão. Desse modo, é desajável uma abordagem para a inferência da região M baseada em silogismos (*viz.* Soberón & Peterson, 2005; Soberón, 2010), simplificando assim o caminho para acessar os nichos potenciais (FPN e BPN) ou, quando no espaço geográfico, as distribuições potenciais (TPD e IPD). Nesse contexto, M não seria considerado apenas como um background de condições históricas relacionadas apenas à colonização e à dispersão (Barve *et al.*, 2011; Owens *et al.*, 2013; Machado-Stredel *et al.*, 2021), mas sim como limites à movimentação das espécies “em algum sentido ecológico” (Soberón & Peterson, 2005). Para tanto, M foi requerido sob duas circunstâncias: (1) no caso M = FN (Soberón & Peterson, 2005), em que os fatores de elevação, declividade, exposição, índice de diferenciação normalizada da vegetação e água foram atribuídos como dimensões estruturais (Pearson & Dawson, 2003), os denominados “rasters de textura” (Rochinni *et al.*, 2016), que mensuram a complexidade do terreno evidenciando a relação das espécies com a mobilidade no background (Peterson, 2008); (2) no caso M = B (Soberón, 2010; Barve *et al.*, 2011), em que fatores bióticos, ou seja, a própria IPD pode ser atribuída como um background de condições limitantes ao movimento das espécies.

Alguns estudos têm apresentado diferentes abordagens para a inclusão de fatores bióticos (B) na modelagem da distribuição de espécies (SDM) (Bullock *et al.*, 2000; Leathwick & Austin, 2001; Heikkinen *et al.*, 2007; Wisz *et al.*, 2013; de Araújo *et al.*, 2014; Leach *et al.*, 2016; Staniczenko *et al.*, 2017; Gherghel *et al.*, 2018; Bebber & Gurr, 2019; Preuss & Padial, 2021; Trejo-Salazar *et al.*, 2023). Essas abordagens alcançaram resultados similares aos que estão sendo divulgados no presente estudo, cujos fatores bióticos podem influenciar significativamente a distribuição das espécies em macroescala. Ademais, a hipótese levantada no presente estudo sobre a provável significância dos fatores bióticos na AD de *Lonchophylla bokermanni* foi testada e comprovada.

Os resultados demonstram que áreas com alta adequabilidade ambiental para *Lonchophylla bokermanni* estão majoritariamente situadas na Serra do Espinhaço Meridional (MEMR), embora existam dúvidas sobre a presença dessa espécie para poucas áreas na Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR), uma vez que existem registros de ocorrência para *Encholirium subsecundum* para essa região (Fig. S2). Caso isso seja constatado, a distribuição geográfica de *L. bokermanni* seria então ampliada para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço (RBSE), ainda assim uma distribuição muito restrita pois essa Reserva da Biosfera está inserida em apenas no estado de Minas Gerais. De todo modo, estamos falando de poucas áreas a esmagadora maioria das áreas com alta adequabilidade ambiental. Ademais, os anexos da MEMR (Serra do Cabral e Quadrilátero Ferrífero) merecem uma investigação mais profunda quanto à confirmação de presenças verdadeiras, já que existem áreas com alta adequabilidade ambiental nesses sítios (Fig. S10).

6. Conclusões

Por que devo utilizar essa nova abordagem? Trata-se de uma abordagem simples, logicamente respaldada e estatisticamente testada. De acordo com os resultados apresentados (viz. Tab. 1), a modelagem da distribuição real (AD) pode refinar o desempenho preditivo das SDM's concebidas por empresas ou órgãos ambientais, aprimorando mapas que necessitam de maior precisão no delineamento de estratégias em prol da conservação.

A bromélia *Encholirium vogelii* é considerada uma espécie criticamente ameaçada por órgãos estaduais e federais, ao passo que o grau de ameaça em que se encontra *E. subsecundum* parece não ter sido avaliado ainda. Devido à restrita ocorrência e fragilidade dos ecossistemas onde habita, é sugerida maior atenção quanto ao status de conservação dessa última bromélia.

387 **Agradecimentos**

388 LLDSO agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)
389 pela bolsa de estudos concedida, códigos identificadores: 88887.506182/2020-00 até 2023;
390 88887.816173/2023-00 a partir de 2023.

391 **Referências**

- 392 Aguilar-Rodríguez, P.A., Krömer, T., Tschapka, M., García-Franco, J.G., Escobedo-Sarti, J.,
 393 MacSwiney-González, M.C., 2019. Bat pollination in Bromeliaceae. *Pl. Ecol. Divers.* 12(1),
 394 1–19. <https://doi.org/10.1080/17550874.2019.1566409>
- 395 Allouche, O., Tsoar, A., Kadmon, R., 2006. Assessing the accuracy of species distribution
 396 models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *J. Appl. Ecol.* 43(6), 1223–1232.
 397 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01214.x>
- 398 Almeida, B., Novaes, R.L., Aguiéiras, M., Souza, R.F., Esbérard, C.E.L., Geise, L., 2016.
 399 Karyotype of three *Lonchophylla* species (Chiroptera, Phyllostomidae) from southeastern
 400 Brazil. *Comp. Cytogenet.* 10(1), 109–115. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v10i1.6646>
- 401 Amaral, S., Costa, C.B., Arasato, L.S., Ximenes, A.C., Rennó, C.D., 2013. Ambdata: variáveis
 402 ambientais para Modelos de Distribuição de Espécies (SDMs), in: *Simpósio Brasileiro de*
 403 *Sensoriamento Remoto*. Anais do SBSR, São José dos Campos, pp. 6930-6937.
- 404 Anderson, R.P., Lew, D., Peterson, A.T., 2003. Evaluating predictive models of species'
 405 distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecol. Model.* 162(3), 211–232.
 406 [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00349-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00349-6)
- 407 Araújo, M.B., New, M., 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends Ecol. Evol.*
 408 22(1), 42–47. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010>
- 409 Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S.P., Peterson, A.T., ...
 410 Villalobos, F., 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and
 411 species distribution modeling. *Ecol. Model.* 222(11), 1810–1819.
 412 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- 413 Bebbber, D.P., Gurr, S.J., 2019. Biotic interactions and climate in species distribution modelling.
 414 *BioRxiv* 520320. <https://doi.org/10.1101/520320>

- 415 Bivand, R., Keitt, T., Rowlingson, B., 2023. rgdal: Bindings for the 'Geospatial' Data Abstraction
416 Library v1.5–23. <https://cran.r-project.org/web/packages/rgdal/index.html>
- 417 Brewer, A.M., Gaston, K.J., 2003. The geographical range structure of the holly leaf-miner. II.
418 Demographic rates. *J. Anim. Ecol.* 72(1), 82–93. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00682.x>
- 419 Bullock, J.M., Edwards, R.J., Carey, P.D., Rose, R., 2000. Geographical separation of two *Ulex*
420 species at three spatial scales: does competition limit species' ranges? *Ecography* 23(2), 257–271.
421 <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00281.x>
- 422 Burke, R.A., Frey, J.F., Ganguli, A., Stoner, K.E., 2019. Species distribution modelling supports
423 “nectar corridor” hypothesis for migratory nectarivorous bats and conservation of tropical dry
424 forest. *Divers. Distrib.* 25(9), 1399–1415. <https://doi.org/10.1111/ddi.12950>
- 425 Cantor, S.B., Sun, C.C., Tortolero-Luna, G., Richards-Kortum, R., Follen, M., 1999. A comparison of
426 C/B ratios from studies using receiver operating characteristic curve analysis. *J. Clin. Epidemiol.*
427 52(9), 885–892. [https://doi.org/10.1016/S0895-4356\(99\)00075-X](https://doi.org/10.1016/S0895-4356(99)00075-X)
- 428 Christianini, A.V., Forzza, R.C., Buzato, S., 2013. Divergence on floral traits and vertebrate
429 pollinators of two endemic *Encholirium* bromeliads. *Pl. Biol.* 15(2), 360–368.
430 <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00649.x>
- 431 Clarke, F.R., 1957. Confusion matrices and the constant-ratio rule. *J. Acoust. Soc. Am.* 29(6),
432 781. <https://doi.org/10.1121/1.1918911>
- 433 Cláudio, V.C., Silveira, G.C., Farias, S.G., Maas, A.S., Oliveira, M.B., Lapenta, M.J., ... Moratelli,
434 R., 2018. First record of *Lonchophylla bokermanni* (Chiroptera, Phyllostomidae) for the Caatinga
435 biome. *Mastozool. Neotrop.* 25(1), 43–51. <https://doi.org/10.31687/saremMN.18.25.1.0.05>
- 436 Colwell, R.K., Rangel, T.F., 2009. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proc.*
437 *Natl. Acad. Sci.* 106(2), 19651–19658. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106>

- 438 de Araújo, C.B., Marcondes-Machado, L.O., Costa, G.C., 2014. The importance of biotic
439 interactions in species distribution models: a test of the eltonian noise hypothesis using
440 parrots. *J. Biogeogr.* 41(3), 513–523. <https://doi.org/10.1111/jbi.12234>
- 441 Dormann, C.F., Bobrowski, M., Dehling, D.M., Harris, D.J., Hartig, F., Lischke, H., ... Kraan,
442 C., 2018. Biotic interactions in species distribution modelling: 10 questions to guide
443 interpretation and avoid false conclusions. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27(9), 1004–1016.
444 <https://doi.org/10.1111/geb.12759>
- 445 Elton, C.S., 1927. *The Animal Communities*, in: *Animal Ecology*. The Macmillan Company,
446 New York, pp. 50–70.
- 447 Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for
448 global land areas. *Int. J. Climat.* 37(12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- 449 Fleming, T.H., Holland, J.N., 2018. Nectar bat-plant interactions in North American deserts.
450 *Hystrix* 29(1), 33–39. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00036-2017>
- 451 Fleming, T.H., Nuñez, R.A., Sternberg, L.d.S.L., 1993. Seasonal changes in the diets of migrant
452 and non-migrant nectarivorous bats as revealed by carbon stable isotope analysis. *Oecologia*
453 94, 72–75. <https://doi.org/10.1007/BF00317304>
- 454 Forzza, R.C., 2005. Revisão taxonômica de *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. *Bol. Bot.*
455 23(1), 1–49. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9052.v23i1p1-49>
- 456 Forzza, R.C., Wanderley, M.G.L., 1998. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Bromeliaceae -
457 Ptcainrioideae. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 17, 255–270. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9052.v17i0p255-270>
- 459 Gherghel, I., Brischoux, F., Papeş, M., 2018. Using biotic interactions in broad-scale estimates
460 of species' distributions. *J. Biogeogr.* 45(9), 2216–2225. <https://doi.org/10.1111/jbi.13361>

- 461 Godsoe, W., Franklin, J., Blanchet, F.G., 2017. Effects of biotic interactions on modeled
 462 species' distribution can be masked by environmental gradients. *Ecol. Evol.* 7(2), 654–664.
 463 <https://doi.org/10.1002/ece3.2657>
- 464 Griffiths, T.A., 1982. Systematics of the new world nectar-feeding bats (Mammalia,
 465 Phyllostomidae), based on the morphology of the hyoid and lingual regions. *Am. Mus.*
 466 *Novit.* 2742, 1–45. <https://doi.org/10.5281/zenodo.13413572>
- 467 Grinnell, J., 1917a. Field tests of theories concerning distributional control. *Am. Nat.* 51(602),
 468 115–128. <https://doi.org/10.1086/279591>
- 469 Grinnell, J., 1917b. The niche-relationships of the california thrasher. *Auk* 34(4), 427–433.
 470 <https://doi.org/10.2307/4072271>
- 471 Guisan, A., Zimmermann, N.E., Elith, J., Graham, C.H., Phillips, S., Peterson, A.T., 2007.
 472 What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data or species'
 473 characteristics? *Ecol. Monogr.* 77(4), 615–630. <https://doi.org/10.1890/06-1060.1>
- 474 Heikkinen, R.K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R.G., Körber, J.-H., 2007. Biotic
 475 interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Glob. Ecol.*
 476 *Biogeogr.* 16(6), 754–763. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00345.x>
- 477 Hernandez, P.A., Graham, C.H., Master, L.L., Albert, D.L., 2006. The effect of sample size and
 478 species characteristics on performance of different species distribution modeling methods.
 479 *Ecography*, 29(5), 773–785. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04700.x>
- 480 Hijmans, R.J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J. 2020a. dismo: Species Distribution Modeling v1.3-
 481 2. <https://cran.r-project.org/web/packages/dismo/index.html>
- 482 Hijmans, R.J., 2020b. raster: Geographic Data Analysis and Modeling v3.4-5. [https://cran.r-](https://cran.r-project.org/web/packages/raster/index.html)
 483 [project.org/web/packages/raster/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/raster/index.html)
- 484 Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Qual. Biol.* 22(2), 415–
 485 417. <http://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>

- 486 Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, 2013. Calculadora Geográfica.
487 <https://www.dpi.inpe.br/calcula/> (acessado em 20 de fevereiro de 2021).
- 488 International Union for Conservation of Nature 2016. *Lochophylla bokermanni*, in: The IUCN
489 red list of threatened species. [http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-](http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T12263A22038287.en)
490 [3.RLTS.T12263A22038287.en](http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T12263A22038287.en)
- 491 Jackson, S., Overpeck, J., 2000. Responses of plant populations and communities to
492 environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiol.* 26(4), 194–220.
493 <http://doi.org/10.1017/S0094837300026932>
- 494 Karatzoglou, A., Smola, A., Hornik, K., 2019. kernlab: Kernel-Based Machine Learning Lab v0.9-
495 29. <https://cran.r-project.org/web/packages/kernlab/index.html>
- 496 Karger, D.N, Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R.W., ... Kessler, M., 2017.
497 Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Sci. Data* 4, 170122.
498 <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- 499 Kruskal, W. H., Wallis, W. A., 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *J. Am. Stat.*
500 *Assoc.* 47(260), 583–621. <http://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441>
- 501 Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T., Fleming, T. H., 2011. Ecosystem services
502 provided by bats. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1223(1), 1–38. [https://doi.org/10.1111/j.1749-](https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x)
503 [6632.2011.06004.x](https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06004.x)
- 504 Leach, K., Montgomery, W.I., Reid, N., 2016. Modelling the influence of biotic factors on species
505 distribution patterns. *Ecol. Model.* 337(10), 96–106.
506 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.06.008>
- 507 Leathwick, J.R., Austin, M.P., 2001. Competitive interactions between tree species in new
508 zealand's old-growth indigenous forests. *Ecology*, 82(9), 2560–2573.
509 [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[2560:CIBTSI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[2560:CIBTSI]2.0.CO;2)

- 510 Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P., Pearson, R.G., 2005. Selecting thresholds of occurrence in
 511 the prediction of species distributions. *Ecography* 28(3), 385–393.
 512 <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03957.x>
- 513 Liu, C., Newell, G., White, M., 2016. On the selection of thresholds for predicting species
 514 occurrence with presence-only data. *Ecol. Evol.* 6(1), 337–348.
 515 <https://doi.org/10.1002/ece3.1878>
- 516 Machado-Stredel, F., Cobos, M.E, Peterson, A.T., 2021. A simulation-based method for
 517 selecting calibration areas for ecological niche models and species distribution models. *Front.*
 518 *Biogeogr.* 13(4), e48814. <http://doi.org/10.21425/F5FBG48814>
- 519 McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from
 520 functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21(4), 178–185.
 521 <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- 522 Muenchow, J., 2018. RQGIS: Integrating R with QGIS v1.0.4. [https://cran.r-](https://cran.r-project.org/web/packages/RQGIS/index.html)
 523 [project.org/web/packages/RQGIS/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/RQGIS/index.html)
- 524 Murphy, A.H., Daan, H., 1985. Forecast Evolution, in: Murphy, A.H., Katz, R.W. (Eds.),
 525 Probability, Statistics, and Decision Making in the Atmospheric Sciences. Westview Press,
 526 Boulder, pp. 379–437.
- 527 Naimi, B., 2017. usdm: Uncertainty Analysis for Species Distribution Models v1.1-18.
 528 <https://cran.r-project.org/web/packages/usdm/index.html>
- 529 Naimi, B., Hamm, N.A.S., Groen, T.A., Skidmore, A.K., Toxopeus, A.G., 2014. Where is
 530 positional uncertainty a problem for species distribution modelling? *Ecography* 37(2), 191–
 531 203. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00205.x>
- 532 Owens, H.L, Campbell, L.P., Dornak, L.L., Saupe, E.E., Barve, N., Soberón, J., ... Peterson,
 533 A.T., 2013. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited
 534 environmental ranges on calibration areas. *Ecol. Model.* 263(10), 10–18.
 535 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.04.011>

- 536 Paradis, E., 2021. ape: Analyses of Phylogenetics and Evolution v5.6. [https://cran.r-](https://cran.r-project.org/web/packages/ape/index.html)
537 [project.org/web/packages/ape/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/ape/index.html)
- 538 Pearson, R.G., 2007. Species' Distribution Modeling for Conservation Educators and
539 Practitioners, in: Aiello-Lammens, M.E., Blair, M.E., Kass, J., Meenan, S.I., Paz, A., Pinilla-
540 Buitrago, G.E. (Eds.), Lessons in Conservation, number three. American Museum of Natural
541 History, pp. 54–89.
- 542 Pearson, R.G., Dawson, T.P., 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution
543 of species: are bioclimate envelope models useful? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 12(5), 361–371.
544 <https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00042.x>
- 545 Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M, Peterson, A.T., 2007. Predicting species
546 distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in
547 Madagascar. *J. Biogeogr.* 34(1), 102–117. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01594.x>
- 548 Pebesma, E., 2021. sf: Simple Features for R v1.0-5. [https://cran.r-](https://cran.r-project.org/web/packages/sf/index.html)
549 [project.org/web/packages/sf/index.html](https://cran.r-project.org/web/packages/sf/index.html)
- 550 Pekel, J.F., Cottam, A., Gorelick, N., Belward, A.S., 2016. High-resolution mapping of global
551 surface water and its long-term changes. *Nature* 540, 418–422.
552 <https://doi.org/10.1038/nature20584>
- 553 Peterson, A.T., 2008. Phylogeography is not enough: the need for multiple lines of evidence.
554 *Front. Biogeogr.* 1(1), 19–25. <http://doi.org/10.21425/F5FBG12232>
- 555 Peterson, A.T., Soberón, J. 2012. Species distribution modeling and ecological niche modeling:
556 getting the concepts right. *Nat. Conserv.* 10(2), 102–107.
557 <http://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- 558 Phillips, S.J., Dudík, M., Schapire, R.E., 2004. A Maximum Entropy Approach to Species
559 Distribution Modeling. *Proc. 21th Int. Conf. Mach. Learn.* 4, 655–662.
560 <http://doi.org/10.1145/1015330.1015412>

- 561 Pollack, I., Decker, L.R., 1958. Confidence ratings, message reception, and the receiver
 562 operating characteristic. *J. Acoust. Soc. Am.* 30(4), 286–292.
 563 <https://doi.org/10.1121/1.1909571>
- 564 Pollack, I., Hsieh, R., 1969. Sampling variability of the area under the ROC-curve and of d'e.
 565 *Psychol. Bull.* 71(3), 161–173. <https://doi.org/10.1037/h0026862>
- 566 Preuss, G., Padial, A.A., 2021. Increasing reality of species distribution models of consumers by
 567 including its food resources. *Neotrop. Biol. Conserv.* 16(3), 411–425.
 568 <https://doi.org/10.3897/neotropical.16.e64892>
- 569 Prinzing, A., Durka, W., Klotz, S., Brandl, R., 2002. Geographic variability of ecological niches
 570 of plant species: are competition and stress relevant? *Ecography*, 25(6), 721–729.
 571 <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250608.x>
- 572 QGIS Development Team, 2021. QGIS: Geographic Information System v3.18. Open Source
 573 Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- 574 R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing v4.0.5. R
 575 Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- 576 Raxworthy, C.J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-
 577 Huerta, M.A., Peterson, A.T., 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile
 578 species in Madagascar. *Nature*, 426(6968), 837–841. <https://doi.org/10.1038/nature02205>
- 579 Reineking, B., Leutner, B., Wegman, M., 2016. Modelling Species Distributions, in: Wegmann,
 580 M., Leutner, B., Dech, S. (Eds.), *Remote Sensing and GIS for Ecologists Using Open Source*
 581 *Softwares*. Pelagic Publishing, Exeter, pp. 258–293.
- 582 Rohde, K., 1979. A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche
 583 restriction in parasites. *Am. Nat.* 114(5), 648–671. <https://doi.org/10.1086/283514>

- Robinson, N., Regetz, J., Guralnick, R.P., 2014. EarthEnv-DEM90: a nearly-global, void-free, multi-scale smoothed, 90m digital elevation model from fused ASTER and SRTM data. ISPRS J. Photogramm. Remote Sens. 87, 57–67.
<https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2013.11.002>
- Rocchini, D., Wegmann, M., Leutner, B., Bevanda, M., 2016. Spatial Land Cover Pattern Analysis, in: Wegmann, M., Leutner, B., Dech, S. (Eds.), Remote Sensing and GIS for Ecologists Using Open Source Softwares. Pelagic Publishing, Exeter, pp. 244–257.
- Rodrigues L.C., Rodrigues, M., 2014. Flowers visited by hummingbirds in the open habitats of the southeastern brazilian mountaintops: species composition and seasonality. Braz. J. Biol. 74(3), 659–676. <http://doi.org/10.1590/bjb.2014.0097>
- Sazima, I., Vizotto, L.D., Taddei, V.A., 1978. Uma nova espécie de *Lonchophylla* da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae). Rev. Bras. Biol. 38(1), 81–89.
- Sazima, I., Vogel, S., Sazima, M., 1989. Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. Pl. Syst. Evol. 168, 167–179. <https://doi.org/10.1007/BF00936097>
- Sazima, M., Sazima, I., Buzato, S., 1994. Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. Pl. Syst. Evol. 191, 237–246.
<https://doi.org/10.1007/BF00984668>
- Sazima, M., Buzato, S., Sazima, I., 1995. Bat pollination of *Vriessa* in southeastern Brazil. Bromélia 37(2), 29–37.
- Sillero, N., 2011. What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. Ecol. Model. 222(8), 1343–1346. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.01.018>
- Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C.G., Sousa-Guedes, D., Martínez-Freiría, F., ... Barbosa, A.M., 2021. Want to model a species niche? A step-by-step guideline

- 609 on correlative ecological niche modelling. *Ecol. Model.* 456, e109671.
 610 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- 611 Soberón, J., 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species.
 612 *Ecol. Lett.*, 10(12), 1115–1123. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x>
- 613 Soberón, J., 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective.
 614 *Ecography*, 33(1), 159–167. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06074.x>
- 615 Soberón, J., Peterson, A.T., 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches
 616 and specie's distributional areas. *Biodivers. Inform.* 2, 1–10.
 617 <https://doi.org/10.17161/bi.v2i0.4>
- 618 Soberón, J., Nakamura, M., 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and
 619 assumptions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106(2), 19644–19650.
 620 <https://doi.org/10.1073/pnas.0901637106>
- 621 Soberón, J., Osorio-Olvera, L., Peterson, A.T. 2017. Diferencias conceptuales entre modelación
 622 de nichos y modelación de áreas de distribución. *Rev. Mex. Biodiv.* 88(2), 437–441.
 623 <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.03.011>
- 624 Sobral-Souza, T., Lima-Ribeiro, M.S., Solferini, V.N., 2015. Biogeography of neotropical
 625 rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological
 626 niche modeling. *Evol. Ecol.* 29, 643–655. <https://doi.org/10.1007/s10682-015-9780-9>
- 627 Solari, S., Mendellín, R.A., Rodríguez-Herrera, B., Dumont, E.R., Burneo, S.F., 2019. Family
 628 Phyllostomidae, in: Wilson, D.E., Mittermeier, R.A. (Eds.), *Handbook of the Mammals of the*
 629 *World*, vol. 9. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 444–583.
- 630 Staniczenko, P.P.A., Sivasubramaniam, P., Suttle, K.B., Pearson, R.G., 2017. Linking
 631 macroecology and community ecology: refining predictions of species distributions using
 632 biotic interaction networks. *Ecol. Lett.* 20(6), 693–707. <https://doi.org/10.1111/ele.12770>

- 633 Tax, D.M., Duin, R.P., 2004. Support Vector Data Description. *Mach. Learn.* 54, 45–66.
 634 <https://doi.org/10.1023/B:MACH.0000008084.60811.49>
- 635 Trejo-Salazar, R.E., Gámez, N., Escalona-Prado, E., Scheinvar, E., Medellín, R.A., Moreno-Letelier,
 636 A., ... Eguiarte, L.E., 2023. Historical, temporal, and geographic dynamism of the interaction
 637 between *Agave* and *Leptonycteris* nectar-feeding bats. *Am. J. Bot.* 110(10), e16222.
 638 <https://doi.org/10.1002/ajb2.16222>
- 639 Tschapka, M., Gonzalez-Terrazas, T.P., Knörnschild, M., 2015. Nectar uptake in bats using a
 640 pumping-tongue mechanism. *Sci. Adv.* 1(8), e1500525. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500525>
- 641 USGS (2023). eMODIS NDVI. <https://earthexplorer.usgs.gov>
- 642 van Proosdij, A.S.J., Sosef, M.S.M., Wieringa, J.J., Raes, N., 2016. Minimum required number
 643 of specimen records to develop accurate species distribution models. *Ecography*, 39(6), 542–
 644 552. <https://doi.org/10.1111/ecog.01509>
- 645 Varela, S., Anderson, R.P., García-Valdés, R., Fernández-González, F., 2014. Environmental
 646 filters reduce the effects of sampling bias and improve predictions of ecological niche
 647 models. *Ecography* 37(11), 1084–1091. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00441.x>
- 648 Versieux, L. M., Wendt, T., 2006. Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil, with
 649 notes on taxonomy and endemism. *Selbyana*, 27(2), 107–146.
- 650 Wilcoxon, F., 1945. Individual comparisons by ranking methods. *Biometrics Bulletin* 6(1),
 651 80–83. <https://doi.org/10.2307/3001968>
- 652 Wilson, D.E., 2019. Order Chiroptera, in: Wilson, D.E., Mittermeier, R.A. (Eds.), *Handbook*
 653 *of the Mammals of the World*, vol. 9. Lynx Edicions, Barcelona, pp. 11–15.
- 654 Wisz, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H., Guisan, A., 2008. Effects of
 655 sample size on the performance of species distribution models. *Divers. Distrib.* 14(5), 763–
 656 773. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2008.00482.x>

657 Wisz, M.S., Pottier, J., Kissling, W.D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C.F., ... Svenning,
658 J.C., 2013. The role of biotic interactions in shaping distributions and realized
659 assemblages of species: Implications for species distribution modelling. *Biol. Rev.* 88(1),
660 15–30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>

Informações de suporte

Figura S1. Pontos de presença de *Lonchophylla bokermanni* utilizados na modelagem da distribuição da espécie-alvo (TPD). Municípios do estado de Minas Gerais (MG): Jaboticatubas (Sazima *et al.*, 1978), Itambé do Mato Dentro (Nascimento *et al.*, 2013), Moro do Pilar (Christianini *et al.*, 2013), Diamantina (Guimarães & Ferreira, 2014; Almeida *et al.*, 2016) e Couto de Magalhães (Coelho *et al.*, 2018).

Figura S2. Pontos de presença de *Encholirium subsecundum* utilizados na modelagem da distribuição da espécie interativa (IPD). Municípios do estado de Minas Gerais (MG): Buenópolis, Conceição do Mato Dentro, Congonhas do Norte, Datas, Diamantina, Itacambira, Jaboticatubas, Joaquim Felício, Montes Claros, Pedra Menina, Pedro Leopoldo, Presidente Kubitscheck, Santana do Riacho e Serro (Forzza, 2005).

Figura S3. Pontos de presença de *Encholirium vogelii* utilizados na modelagem da distribuição da espécie interativa (IPD₂). Municípios do estado de Minas Gerais (MG): (4) Santana do Riacho-Serra do Cipó (SISBR, 1990; Forzza, 2005), Santana do Riacho-Serra da Bandeirinha (Forzza, 2005), (2) Santana do Riacho-Serra dos Alves (SISBR, 2018) e Nova União-Altamira (SISBR, 2019).

Figura S4. Fatores climáticos elencados para a modelagem da distribuição de espécies (SDM), cortados para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço e submetidos ao processo de seleção. Os fatores bioclimáticos (bio01-bio19) foram adquiridos na plataforma Chelsa Climate (Karger *et al.*, 2017).

Figura S5. Fatores de movimento elencados para modelagem da distribuição da espécie-alvo (TPD) (*Lonchophylla bokermanni*), cortados para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço posteriormente submetidos ao processo de seleção. Aquisição dos fatores de movimento: elevação (elev) na plataforma Earthenv (Robinson *et al.*, 2014), velocidade do vento (wind_nfs) na plataforma Worldclim (Fick & Hijmans, 2017) e índice de diferenciação normalizada da vegetação (ndvi) na plataforma United States Geological Survey (USGS, 2023).

Figura S6. Fatores de movimento elencados para modelagem da distribuição das espécies interativas (IPD/IPD₂) (*Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*), cortados para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço e posteriormente submetidos ao processo de seleção. Aquisição dos fatores de movimento: elevação (elev) na plataforma Earthenv (Robinson *et al.*, 2014), declividade (decl) / exposição (exp) na plataforma Ambdata (Amaral *et al.*, 2013) e água na plataforma Global Surface Water (Pekel *et al.*, 2016).

Figura S7. Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores climáticos elencados para as modelagens da distribuição de espécies.

Figura S8. Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores de movimento elencados para as modelagens da distribuição da espécie-alvo (TPD) (*Lonchophylla bokermanni*).

Figura S9. Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores de movimento elencados para as modelagens da distribuição das espécies interativas (IPD) (*Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*).

Figura S10. Anexos da Serra do Espinhaço Meridional com adequabilidade de ambiental.

Tabela S1. Resultado da análise de autocorrelação espacial entre os pontos de presença utilizados nas modelagens da distribuição de espécies (SDM).

Tabela S2. Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores climáticos remanescentes da análise de correlação de Spearman e que foram utilizados na modelagem da distribuição de espécies (SDM).

Tabela S3. Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores de movimento remanescentes da análise de correlação de Spearman e que foram utilizados na modelagem da distribuição da espécie-alvo (*Lonchophylla bokermanni*).

Tabela S4. Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores de movimento remanescentes da análise de correlação de Spearman e que foram utilizados na modelagem da distribuição de espécies interativas (*Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*).

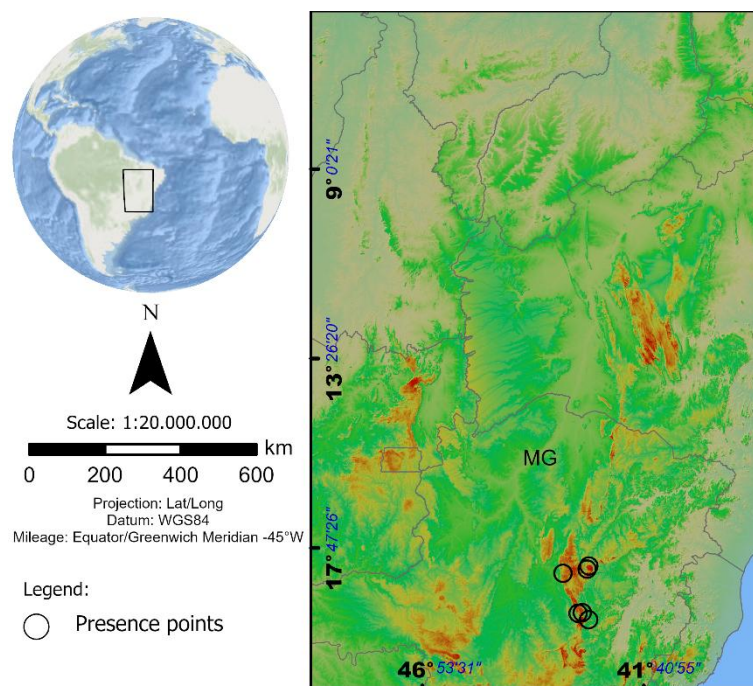


Figura S1. Pontos de presença de *Lonchophylla bokermanni* utilizados na modelagem da distribuição de espécies. Municípios do estado de Minas Gerais (MG): Jaboticatubas (Sazima *et al.*, 1978), Itambé do Mato Dentro (Nascimento *et al.*, 2013), Moro do Pilar (Christianini *et al.*, 2013), Diamantina (Guimarães & Ferreira, 2014; Almeida *et al.*, 2016) e Couto de Magalhães (Coelho *et al.*, 2018).

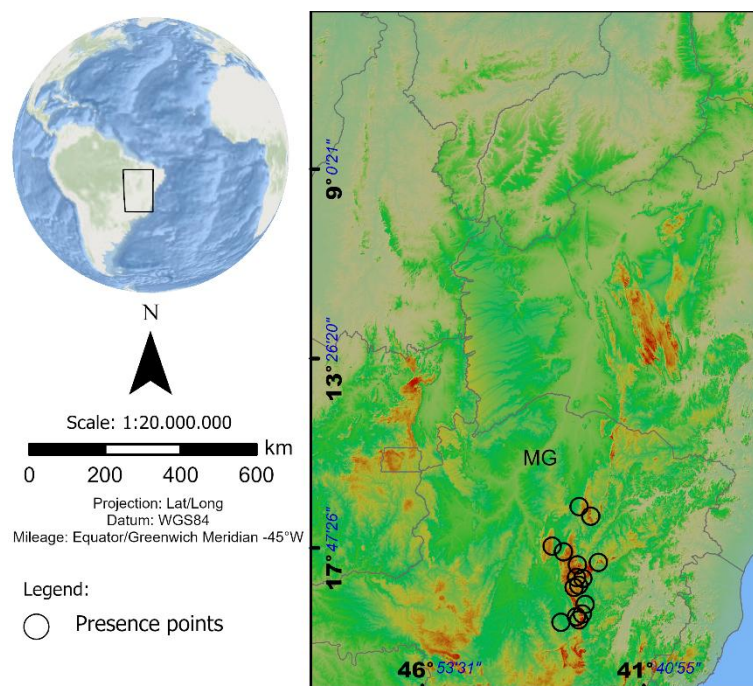


Figura S2. Pontos de presença de *Encholirium subsecundum* utilizados na modelagem da distribuição de espécies. Municípios do estado de Minas Gerais (MG): Buenópolis, Conceição do Mato Dentro, Congonhas do Norte, Datas, Diamantina, Itacambira, Jaboticatubas, Joaquim Felício, Montes Claros, Pedra Menina, Pedro Leopoldo, Presidente Kubitscheck, Santana do Riacho e Serro (Forzza, 2005).

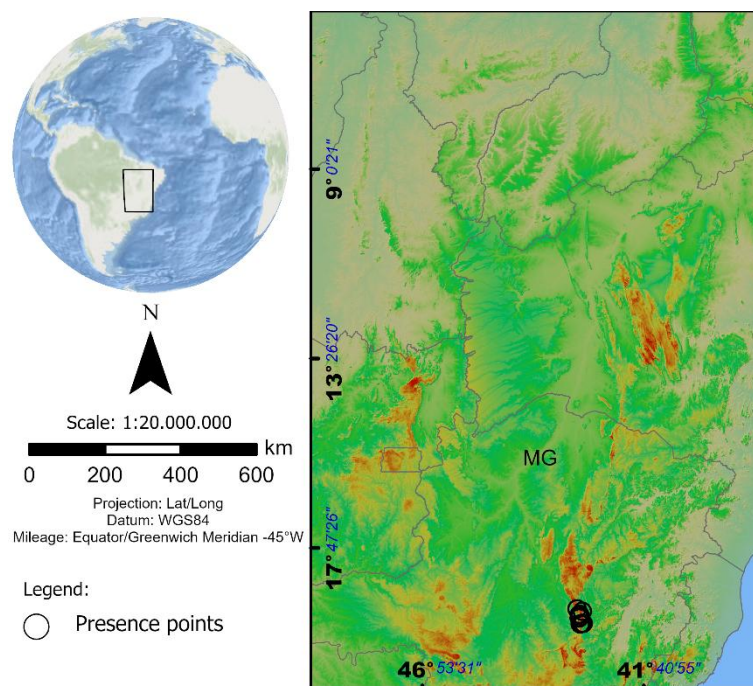


Figura S3. Pontos de presença de *Encholirium vogelii* utilizados na modelagem da distribuição de espécies. Municípios do estado de Minas Gerais (MG): (4) Santana do Riacho-Serra do Cipó (SISBR, 1990; Forzza, 2005), (1) Santana do Riacho-Serra da Bandeirinha (Forzza, 2005), (2) Santana do Riacho-Serra dos Alves (SISBR, 2018) e (1) Nova União-Altamira (SISBR, 2019).

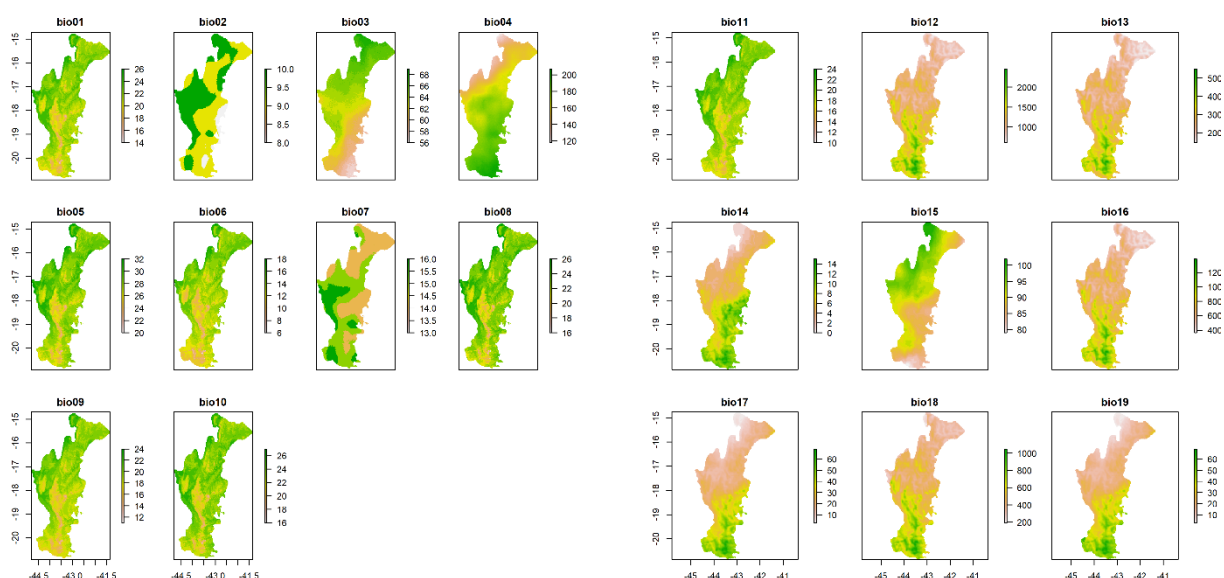


Figura S4. Fatores climáticos elencados para a modelagem da distribuição de espécies, cortados para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço e submetidos ao processo de seleção. Os fatores climáticos (bio01-bio19) foram adquiridos na plataforma Chelsa Climate (Karger *et al.*, 2017).

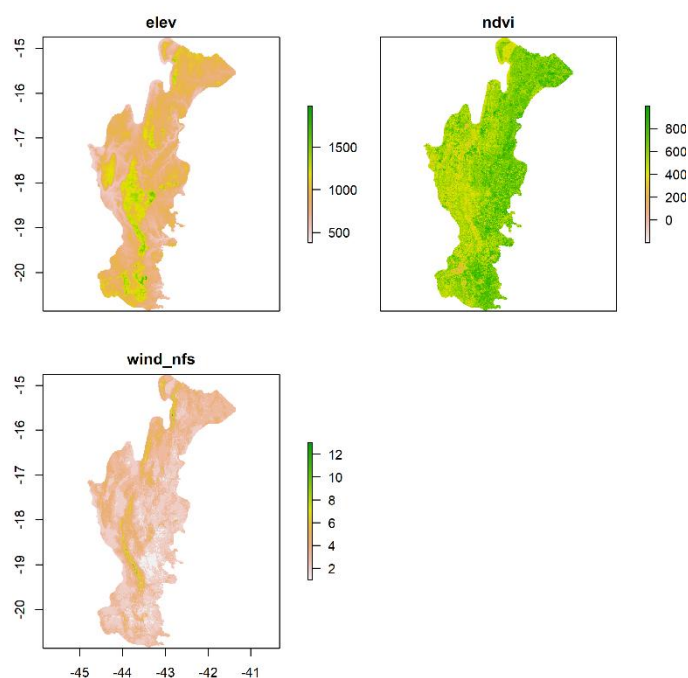


Figura S5. Fatores de limites ao movimento elencados para modelagem da distribuição de *Lonchophylla bokermanni*, cortados para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço e submetidos ao processo de seleção. Aquisição dos fatores de movimento: elevação (elev) na plataforma Earthenv (Robinson *et al.*, 2014), velocidade do vento (wind_nfs) na plataforma Worldclim (Fick & Hijmans, 2017) e índice de diferenciação normalizada da vegetação (ndvi) na plataforma United States Geological Survey (USGS, 2023).

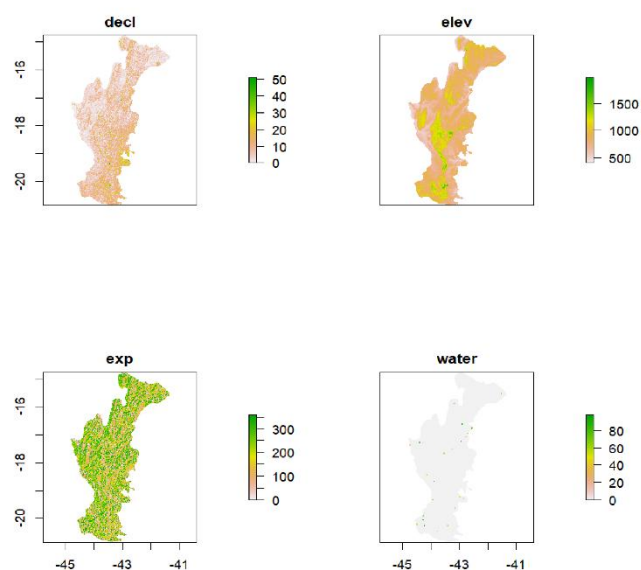


Figura S6. Fatores de limites ao movimento elencados para modelagem da distribuição de *Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*, cortados para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço e submetidos ao processo de seleção. Aquisição dos fatores de movimento: elevação (elev) na plataforma Earthenv (Robinson *et al.*, 2014), declividade (decl) / exposição (exp) na plataforma Ambdata (Amaral *et al.*, 2013) e água na plataforma Global Surface Water (Pekel *et al.*, 2016).

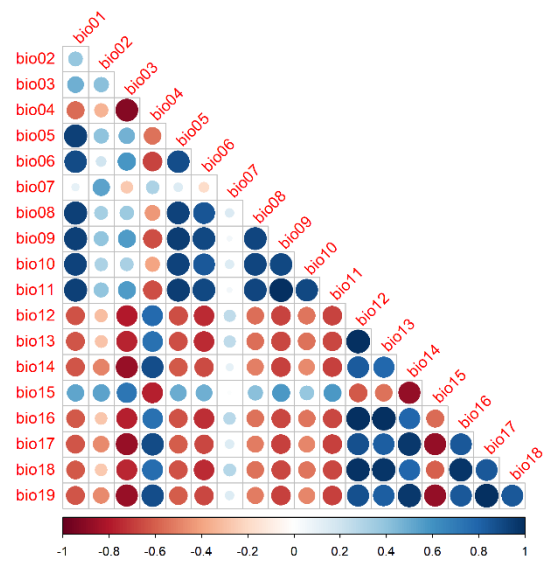


Figura S7. Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores climáticos elencados para as modelagens do nicho ecológico.

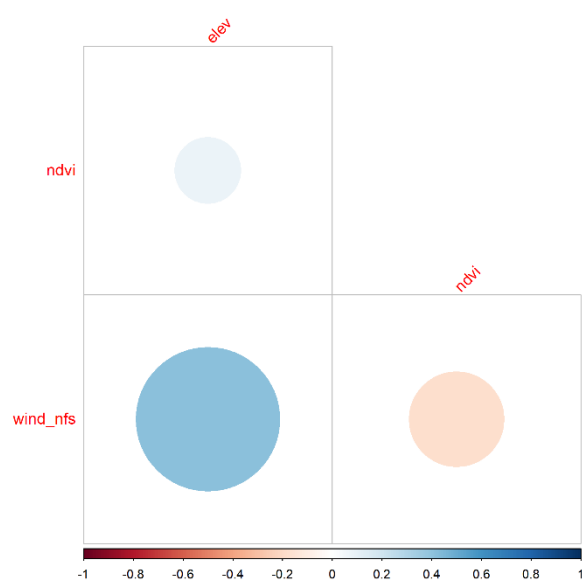


Figura S8. Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores de limites ao movimento elencados para as modelagens da distribuição de *Lonchophylla bokermanni*.

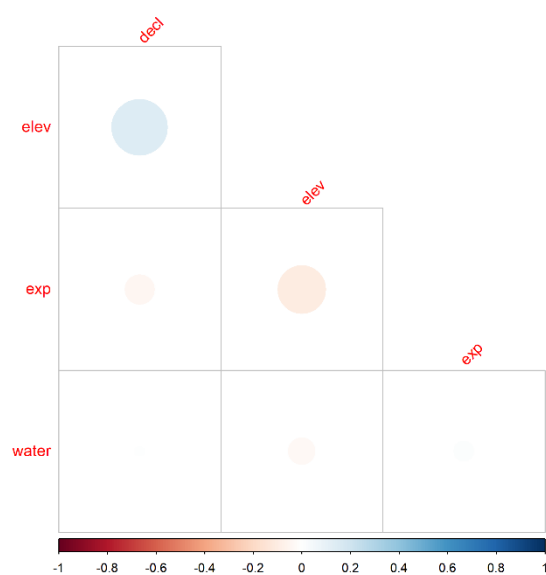


Figura S9. Resultado da análise da correlação de Spearman entre os fatores de limites ao movimento elencados para as modelagens da distribuição de *Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*.

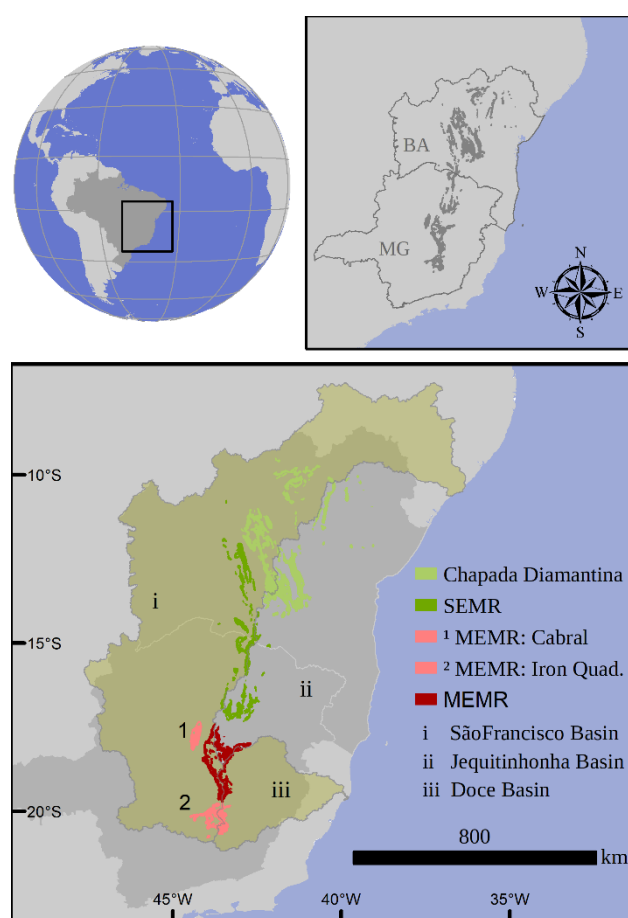


Figura S10. Localização da Serra do Espinhaço Meridional e seu anexos.

Tabela S1. Resultado da análise de autocorrelação espacial entre os pontos de presença utilizados nas modelagens da distribuição de espécies.

Species	Observerd	Expected	sd	p-value
<i>Lonchophylla bokermanni</i>	-0,281	-0,200	0,241	0,737
<i>Encholirium subsecundum</i>	-0,088	-0,071	0,070	0,823
<i>E. vogelii</i>	-0,276	-0,143	0,151	0,378

Tabela S2. Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores ambientais climáticos remanescentes da análise de correlação de Spearman.

Factors	VIF
Bio02	2,247
Bio07	1,670
Bio10	1,252
Bio15	1,862

Tabela S3. Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores ambientais de movimento remanescentes da análise de correlação de Spearman e que foram utilizados na modelagem da distribuição da espécie-alvo (*Lonchophylla bokermanni*).

Factors	VIF
Elevation	1,250
NDVI	1,047
Wind speed	1,290

Tabela S4. Resultado da análise do fator de influência da variância (VIF) entre os fatores ambientais de movimento remanescentes da análise de correlação de Spearman e que foram utilizados na modelagem da distribuição de espécies interativas (*Encholirium subsecundum* e *E. vogelii*).

Factors	VIF
Declivity	1,032
Elevation	1,058
Exposure	1,027
Water	1,001

ARTIGO 3 (Short Communication)
Normas da revista *Mammalian Biology*

1 **Aplicando a modelagem da distribuição de espécies para encontrar o ameaçado morcego-**
2 **nectarívoro-de-Bokermann**

3 Lucas Laboissieri Del Sarto Oliveira^{1,2*}, Daniela Munhoz Rossoni³, Renato Gregorin^{1,2}

4 1- LADISMA, Laboratório de Diversidade e Sistemática de Mamíferos, Universidade Federal de
5 Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil

6 2- PPGECO, Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Departamento de Ecologia e
7 Conservação, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais, Brasil

8 3- EEG, Grupo de Ecologia e Evolução, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade do Estado
9 da Flórida, Tallahassee, Flórida, Estados Unidos

10 * lucas.delsarto@gmail.com

11 ORCID: LLDSO - 0000-0002-0308-2991; DMR - 0000-0002-0470-0608; RG - 0000-0002-2324-3203

12 **Resumo**

13 A modelagem da distribuição de espécies (SDM) é uma ferramenta essencial para prever áreas
14 de alta adequabilidade ambiental para as espécies, baseando-se na correlação entre pontos de ocorrência
15 e fatores ambientais. Essa abordagem tem sido amplamente utilizada no desenvolvimento de estratégias
16 para manejo e conservação, sobretudo, de espécies com a distribuição geográfica pouco conhecida. A
17 acurácia da SDM é geralmente validada por métricas estatísticas, ao passo que pouquíssimos estudos
18 realizam a validação empírica dessas predições diretamente em campo, o que limita a real compreensão
19 da sua eficácia. Nesses termos, o presente estudo objetiva testar a acurácia das predições de uma SDM
20 em campo, a fim de obter novos registros de ocorrência para uma espécie de morcego comedor de néctar
21 (*Lonchophylla bokermanni*) ameaçada de extinção da natureza.

22 **Palavras-chave**

23 Macroecologia; Novos registros; *Lonchophylla bokermanni*

Introdução

A modelagem da distribuição de espécies (SDM) é uma ferramenta que visa a predição de áreas com alta adequabilidade ambiental a partir da correlação entre pontos de ocorrências e fatores ambientais. Isso possibilitou o desenvolvimento de uma nova ciência analítica, imprescindível para o delineamento de estratégias em manejo e conservação da biodiversidade, sobretudo de espécies com distribuição geográfica pouco conhecida (Snyder *et al.*, 2023).

A acurácia da SDM é validada quando parte dos dados de entrada são designados para o “teste” analítico das predições, de modo que parâmetros estatísticos – receiver operating characteristics, kappa, area under curve, true skill statistic *etc.* – aferem o desempenho preditivo mediante valores de sensibilidade e especificidade obtidos por uma matriz de confusão. Apesar da robustez matemática, praticamente não existem estudos que realizaram o “teste” empírico das predições, validando a acurácia da modelagem em campo, diretamente em áreas indicadas com alta adequabilidade ambiental para a espécie (Latif *et al.*, 2013). Nesse contexto manifesta-se uma relevante demanda, pois testar a SDM em campo é algo pertinente para o estudo de espécies ameaçadas, raras ou com poucos registros de ocorrência (Snyder *et al.*, 2023).

O morcego-nectarívoro-de-Bokermann (*Lonchophylla bokermanni*) convém exatamente a essa demanda pois trata-se de uma espécie ameaçada, restrita a uma cadeia montanhosa no sudeste do Brasil e conta com pouquíssimos registros de ocorrência (IUCN 2016). Nesses termos, o presente estudo objetiva testar a acurácia das predições de uma SDM em campo a fim de obter novos registros de ocorrência para *L. bokermanni*.

Métodos

A Serra do Espinhaço Meridional (MEMR) (Fig. 1a) abrange um amplo trecho da “Cordilheira do Espinhaço”, estendendo-se por aproximadamente 300km sentido sul-sudeste e norte-noroeste no estado de Minas Gerais, da Serra do Ouro Branco ao Planalto Diamantinense (Almeida-Abreu, 1995). Trata-se um compartimento orogênico altitude média de 1.250m é um grande divisor de drenagens nas bacias hidrográficas dos Rios São Francisco, Jequitinhonha e Doce (Almeida-Abreu, 1995). O clima possui um caráter altiplano, sendo a temperatura média anual de 20°C e a precipitação média anual de 1.405mm (Neves *et al.*, 2005). Quanto aos aspectos fitofisionômicos, a cobertura vegetal é composta por um mosaico de três ecorregiões (Fig. 1b): Campos Rupestres, Savanas (Cerrado) e Floresta do Interior da Bahia (Olson *et al.*, 2001). Os procedimentos descritos a seguir foram executados em ambiente R (R Core Team, 2021).

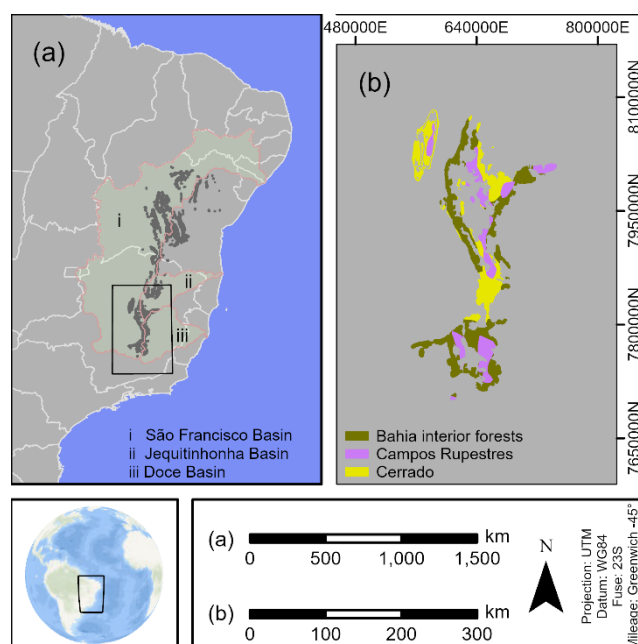


Figura 1. (a) Localização da Cordilheira do Espinhaço e as bacias hidrográficas divididas com destaque para a Serra do Espinhaço Meridional (MEMR). (b) A fitofisionomia da MEMR baseada no mosaico de ecorregiões, adaptado de Olson *et al.* (2001).

Um total de seis pontos de ocorrência para *Lonchophylla bokermanni* – Jaboticatubas (Sazima *et al.*, 1978); Itambé do Mato Dentro (Nascimento *et al.*, 2013); Moro do Pilar (Christianini *et al.*, 2013); (2) Diamantina (Guimarães & Ferreira, 2014; Almeida *et al.*, 2016) e Couto de Magalhães (Coelho *et al.*, 2018) – foram extraídos de artigos indexados. Logo após, foi verificado o ajuste para os limites do background da modelagem – a Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço (EMRBR) – assim como para a resolução dos rasters, de modo que um grid fosse ocupado por apenas um único ponto de ocorrência. Por último foi verificada a existência de autocorrelação espacial entre os pontos de ocorrência por meio do índice de Moran.

Os fatores ambientais, adquiridos em plataformas de dados livres – Chelsa Climate, Earthenv, United States Geological Survey e Worldclim – resolução de 0,3 arc-seg (1km²), foram cortados para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço (EMRBR). Uma análise de Spearman foi executada a fim de detectar e eliminar a correlação $[-0,7 > x < 0,7]$, ao passo que uma análise do fator de influência da variância $[x < 3,0]$ foi executada a fim de detectar e eliminar a colinearidade. Após esses procedimentos, foi selecionado o seguinte conjunto de fatores ambientais: amplitude média da temperatura diurna (bio02), amplitude anual da temperatura (bio07), temperatura média do mês mais quente (bio10), sazonalidade da precipitação (bio15), elevação (elev), índice de diferenciação normalizada da vegetação (ndvi), velocidade do vento (wind_nfs).

Os dados foram preparados a uma taxa de 80% para treino (construção dos mapas) e 20% para teste (validação). Optou-se por implementar dois algoritmos: o Maximum Entropy (Maxent) com o pacote-R ‘dismo’ e o Support Vector Machine (SVM) com o pacote-R ‘kernlab’. O Maxent foi configurado para 250 interações em funções lineares e quadráticas, enquanto o SVM foi configurado para kernel linear. As predições foram replicadas em 20 vezes para cada algoritmo.

Matrizes de confusão foram computadas para validação e, para tanto, as 40 projeções foram convertidas em uma distribuição binomial (presença ou ausência) baseada nos thresholds da curva receiver operating characteristics (ROC). Optou-se pelo threshold que compele a maximização da sensibilidade e especificidade $[0,6 > x < 0,7]$. Os parâmetros de validação escolhidos foram a área under curve (AUC) e a true skill statistic (TSS), cujos valores de AUC variam entre 0 e 1, sendo que modelos aceitáveis apresentam valores acima de 0,6 enquanto os valores de TSS variam de -1 a 1, sendo que modelos aceitáveis apresentam valores acima de 0,5. A fim de avaliar overfitting ou underfitting dos mapas adotou-se o mesmo critério de maximização da sensibilidade e especificidade $[0,6 > x < 0,7]$ baseado nos valores de thresholds fixos (THRS) das projeções.

O layout final do mapa de adequabilidade ambiental foi binarizado da seguinte maneira: eram considerados como “presença da espécie” as áreas preditas com no mínimo 60% de adequabilidade ambiental, enquanto áreas abaixo de tal valor eram consideradas como “ausência da espécie”. A partir do mapa de adequabilidade ambiental produzido (Fig. 2a), selecionou-se dois sítios de amostragem distantes 18km entre si, cada qual composto por dois pontos contíguos de captura: um em grid predito como “presença da espécie” e outro em grid predito como “ausência da espécie” (Fig. 2b).

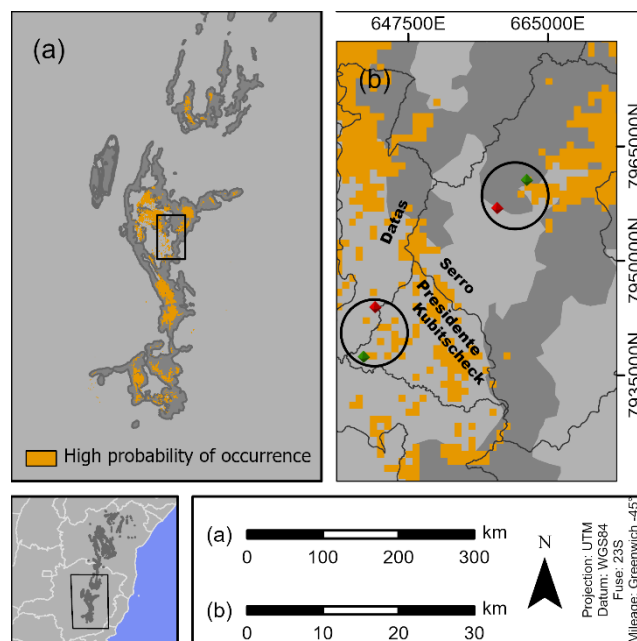


Figura 2. (a) Áreas com alta adequabilidade ambiental para ocorrência de *Lonchophylla bokermani*. (b) Buffers representando os sítios de amostragem, cada qual com dois pontos contíguos de captura: na cor verde, em um grid predito como “presença da espécie”; na cor vermelho, e m um grid predito como “ausência da espécie”.

As incursões a campo ocorreram em maio de 2021, endossadas pela licença de captura e manuseio de material biológico número 74010-1 concedida pelo Instituto Chico Mendes da Biodiversidade (ICMBIO). As capturas dos indivíduos se deram por meio de cinco redes de neblina Ecotone™ tipo mist-net, com malha de 15mm e dimensões 2,5m x 9m, dispostas em trilhas próximas a afloramentos rochosos, armadas ao início do crepúsculo por um período de cinco horas e revisadas em intervalos de 15 minutos. O esforço de captura foi calculado na multiplicação entre o número de redes armadas, a área da rede (altura x comprimento) e o período de exposição, totalizando 563h.m² (5 x 2,5m x 9m x 5h). Os indivíduos capturados foram gentilmente removidos das redes, identificados com o auxílio de chaves dicotômicas (Moratelli & Dias *et al.*, 2015; Díaz *et al.*, 2016; Peracchi & Lima, 2017) e um paquímetro digital Digimess® de 200mm. Após o manuseio, os indivíduos foram fotografados e devolvidos à natureza.

Resultados e discussão

A SDM apresentou um excelente desempenho preditivo e ajuste espacial dos algoritmos (Tab. 1). O Maxent obteve a melhor performance quanto à acurácia (AUC=0,783; TSS=0,797), no entanto, o SVM obteve melhor performance quanto ao ajuste espacial (THRS=0,658), pois operou em médio com valores (0,601) que conferem a baixa omissão de dados e a maximização

da soma entre sensibilidade e especificidade. *Lonchophylla bokermanni* foi capturada apenas nos pontos inseridos em grids preditos como “presença da espécie”. Em outras palavras, a espécie foi encontrada apenas em áreas preditas com alta adequabilidade de habitats, ao passo que os pontos inseridos em grids preditos como “ausência da espécie” não contabilizaram capturas. Assim, dois novos registros desse ameaçado comedor de néctar (Figs. 3a; b) são relatados para o estado de Minas Gerais: Andrequicé (641583.21E-7937711.40S), 1.202m de elevação, distrito de Presidente Kubitscheck; Milho Verde (659363.79E-7956184.11S), 1.020m de elevação, distrito do Serro.

Tabela 1. Parâmetros avaliativos do desempenho preditivo dos algoritmos (area under curve-AUC; true skill statistic-TSS) e ajuste espacial (thresholds fixos-THRS).

	AUC [0,6>x<1]	TSS [0,5>x<1]	THRS [0,6>x<0,7]
Maxent	0,797 ± 0,054	0,783 ± 0,061	0,662 ± 0,082
SVM	0,675 ± 0,190	0,675 ± 0,190	0,601 ± 0,096

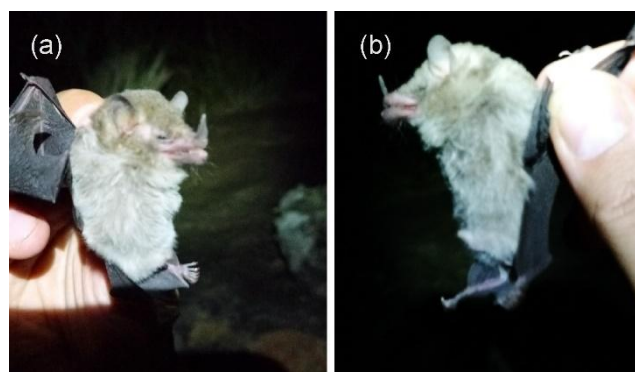


Figura 3. Espécimes de *Lonchophylla bokermanni* registrados para novas localidades na MEMR, estado de Minas Gerais, Brasil. (a) Indivíduo capturado em Andrequicé, distrito de Presidente Kubitscheck. (b) Indivíduo capturado em Milho Verde, distrito do Serro.

Os dois indivíduos capturados possuem, respectivamente, 39,7mm e 38,9 de antebraço além de 11,6 e 10,8 de massa, o que confirma as identificações, pois trata-se da única espécie do gênero *Lonchophylla* no Brasil com tais dimensões (viz. Sazima *et al.*, 1978; Díaz *et al.*, 2016; Peracchi & Lima, 2017; Zortéa *et al.*, 2017).

Áreas preditas com alta adequabilidade ambiental para *Lonchophylla bokermanni* se concentram majoritariamente na Serra do Espinhaço Meridional (MEMR), embora exista uma certa adequabilidade de áreas para os limítrofes com a Serra do Espinhaço Setentrional (SEMR), ao norte do estado de Minas Gerais. Caso isso seja confirmado, ampliaria a

distribuição a distribuição para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço (UNESCO, 2005). De todo modo, os resultados estão de acordo com estudos que há mais de três décadas relacionam *L. bokermanni* à MEMR (viz. Sazima *et al.*, 1978; Sazima *et al.*, 1989; Christianini *et al.*, 2013; IUCN, 2016). Isso se torna mais explícito devido à grande afinidade desse comedor de néctar com as bromélias endêmicas *Encholirium subsecundum* e *E. vogelii* (Sazima *et al.*, 1989; Christianini *et al.*, 2013). A região do Quadrilátero Ferrífero, situado no extremo sul da MEMR, merece uma investigação mais profunda quanto à confirmação de presenças verdadeiras, já que lá existem áreas com alta adequabilidade ambiental.

Considerações finais

A SDM foi validada em campo e se mostrou uma ferramenta extremamente robusta no que diz respeito à acurácia das predições, uma vez que *Lonchophylla bokermanni* foi capturada apenas em áreas preditas com alta adequabilidade ambiental. Esse estudo reforça a importância da proteção dos Campos Rupestres para a conservação da biodiversidade de um dos maiores centros de endemismo do Brasil, a Cordilheira do Espinhaço.

Agradecimentos

LLDSO agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela bolsa de estudos concedida durante o doutoramento (códigos identificadores: 88887.506182/2020-00 até 2023; 88887.816173/2023-00 a partir de 2023). Os autores agradecem ao Matheus Alves pela valiosa ajuda em campo.

Referências

- Almeida B, Novaes RL, Aguiéiras M, Souza RF, Esbérard CEL, Geise L (2016) Karyotype of three *Lonchophylla* species (Chiroptera, Phyllostomidae) from southeastern Brazil. *Comp Cytogenet* 10(1): 109–115. <https://doi.org/10.3897/CompCytogen.v10i1.6646>
- Almeida-Abreu PA (1995) O Supergrupo do Espinhaço da Serra do Espinhaço Meridional (Minas Gerais): o rifte, a bacia e o orógeno. *Geonomos* 3(1): 1–18. <https://doi.org/10.18285/geonomos.v3i1.211>
- Coelho ER, Paglia AP, Viana-Junior, AB, Falcão LAD, Ferreira GB (2018). Species richness, abundance and functional diversity of a bat community along an elevational gradient in the Espinhaço Mountain Range, southeastern Brazil. *Acta Chiropt* 20(1): 129–138. <https://doi.org/10.3161/15081109ACC2018.20.1.009>
- Christianini AV, Forzza RC, Buzato S (2013) Divergence on floral traits and vertebrate pollinators of two endemic *Encholirium* bromeliads. *Pl Biol* 15(2): 360–368. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00649.x>
- Díaz MM, Solari S, Aguirre LF, Aguiar LMS, Barquez R (2016) Subfamilia Lonchophyllinae. In: Barquez, RM (ed) Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica. Yerba Buena, Tucumán, pp 63–69.
- Guimarães MM, Ferreira RL (2014). Morcegos carvernícolas do Brasil: novos registros e desafios para conservação. *Rev Bras Espeleol* 2(4): 1–33.
- International Union for Conservation of Nature (2016) *Lochophylla bokermanni*. In: The IUCN red list of threatened species. <http://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T12263A22038287.en>
- Latif QS, Saab VA, Dudley JG, Hollenbeck JP (2013) Ensemble modeling to predict habitat suitability for a large-scale disturbance specialist. *Ecol Evol* 3(13): 4348–4364. <https://doi.org/10.1002/ece3.790>

- 184 Moratelli R, Dias D (2015) A new species of nectar-feeding bat, genus *Lonchophylla*, from the
 185 Caatinga of Brazil (Chiroptera, Phyllostomidae). *ZooKeys* 514: 73–91.
 186 <https://doi.org/10.3897/zookeys.514.10013>
- 187 Nascimento MC, Dias LH, Gregorin R, Lessa G (2013) Rediscovery of *Lonchophylla*
 188 *bokermanni* Sazima, Vizotto and Taddei, 1978 (Chiroptera: Phyllostomidae:
 189 Lonchophyllinae) in Minas Gerais, and new records for Espírito Santo, southeastern Brazil.
 190 *Check List* 9(5): 1046–1049. <https://doi.org/10.15560/9.5.1046>
- 191 Neves SC, Almeida-Abreu PA, Fraga LMS (2005) Fisiografia. In: Silva AC, Pedreira, LCVSF,
 192 Almeida-Abreu PA (eds) *Serra do Espinhaço Meridional: paisagens e ambientes. O Lutador*,
 193 Belo Horizonte, pp 47–58.
- 194 Olson DM, Dinerstein E, Wikramanayakekenneth ED, Burgess ND, Powell EC, Underwood
 195 JA, ... Kassem R (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth: a
 196 new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving
 197 biodiversity. *Bioscience* 51(11): 933–938. [https://doi.org/10.1641/0006-](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
 198 [3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- 199 Peracchi AL, Lima, IP (2017) Chave dicotômica para as espécies que ocorrem no Brasil. In:
 200 Reis NR, Peracchi AL, Batista CB, Lima IP, Pereira AD (eds) *História Natural dos*
 201 *Morcegos Brasileiros: chave de identificação de espécies*. Technical Books, Rio de Janeiro,
 202 pp 25–62.
- 203 R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing v4.0.5. R
 204 Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>
- 205 Sazima I, Vizotto LD, Taddei VA (1978) Uma nova espécie de *Lonchophylla* da Serra do Cipó,
 206 Minas Gerais, Brasil (Mammalia, Chiroptera, Phyllostomidae). *Rev Bras Biol* 38(1): 81–89.
- 207 Snyder SD, Sutton WB, Steen DA (2023) Species distribution modeling reveals insights into
 208 the occurrence of a locally rare snake at the periphery of its geographic range. *Herpetologica*
 209 79(2): 98–107. <https://doi.org/10.1655/Herpetologica-D-22-00017>

- 210 Teixeira T, Dias D, Vale M (2015) New records and a taxonomic review prompts reassessment of
211 *Lonchophylla bokermanni*, a rare bat endemic to the Brazilian Cerrado. *Oryx* 49(1): 71–73.
212 <https://doi.org/10.1017/S0030605314000192>
- 213 United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization. (2005). Espinhaço Range
214 Biosphere Reserve. In *Man and the Biosphere*. Disponível em:
215 <https://www.unesco.org/en/mab/espinhaco-range> (accessed 30 november 2023).
- 216 Zortéa M, Oprea M, Mendes P (2017) Subfamília Lonchophyllinae Griffiths, 1982. In: Reis
217 NR, Peracchi AL, Batista CB, Lima IP, Pereira AD (eds) *História Natural dos Morcegos*
218 *Brasileiros: chave de identificação de espécies*. Technical Books, Rio de Janeiro, pp 173–
219 189.

TERCEIRA PARTE
CONSIDERAÇÕES FINAIS

4 CONSIDERAÇÕES

No desenlace dos três capítulos que compõe a presente tese, podemos concluir que:

- Provavelmente, uma espécie de *Lonchophylla* desconhecida pela ciência habita os limites da Serra do Espinhaço Setentrional e da Chapada Diamantina;
- A modelagem da distribuição real ($AD = FPN \cap BPN$; $ON = A \cap B \cap M$) é uma abordagem promissora e pode refinar a modelagem convencional da distribuição de espécies, focada apenas na distribuição potencial ($PD = FPN$; $PN = A \cap M$).
- A porção mineira da Serra do Espinhaço Setentrional merece uma investigação mais profunda quanto à confirmação de presenças verdadeiras, já que existem poucas áreas com alta adequabilidade ambiental. Apesar que a esmagadora maioria das áreas com alta adequabilidade ambiental para *L. bokermanni* situam-se na Serra do Espinhaço Meridional, é plausível ampliar a distribuição dessa espécie para os limites da Reserva da Biosfera da Serra do Espinhaço, estabelecendo o extremo norte do estado de Minas Gerais como uma região com alguma potencialidade para ocorrência da espécie;
- Os anexos da Serra do Espinhaço Meridional (Serra do Cabral e do Quadrilátero Ferrífero) merecem uma investigação mais profunda quanto à confirmação de presenças verdadeiras, já que existem áreas com alta adequabilidade ambiental para essas regiões;
- O status de conservação de *E. subsecundum* parece não ter sido avaliado ainda. Devido à restrita ocorrência e fragilidade dos ecossistemas onde habita, é sugerida uma maior atenção quanto ao status de conservação dessa bromélia;
- Dois novos registros de *L. bokermanni* são relatados para o estado de Minas Gerais: Andrequicé, distrito de Presidente Kubitscheck; Milho Verde, distrito do Serro.