



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Variação na forma craniana em morcegos
neotropicais (Chiroptera: Yangochiroptera)**

João Paulo Maires Hoppe

Vitória, ES
Fevereiro, 2016

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

Variação na forma craniana em morcegos neotropicais (Chiroptera: Yangochiroptera)

João Paulo Maires Hoppe

Orientador: Albert David Ditchfield

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal.

Vitória, ES
Fevereiro, 2016

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)
(Biblioteca Central da Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

H798v Hoppe, João Paulo Maires, 1989-
Variação na forma craniana em morcegos neotropicais
(Chiroptera: Yangochiroptera) / João Paulo Maires Hoppe. –
2016.
82 f. : il.

Orientador: Albert David Ditchfield.
Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Universidade
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e
Naturais.

1. Morcego. 2. Alometria. 3. Macroevolução. 4. Morfometria.
I. Ditchfield, Albert David. II. Universidade Federal do Espírito
Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. III. Título.

CDU: 57

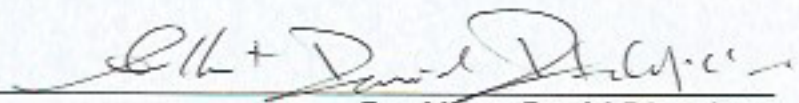
JOÃO PAULO MAIRES HOPPE

**“Variação na forma craniana em morcegos neotropicais
(Chiroptera: Yangochiroptera)”**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Humanas e Naturais, da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do Grau de Mestre em Biologia Animal.

Aprovada em 9 de março de 2016.

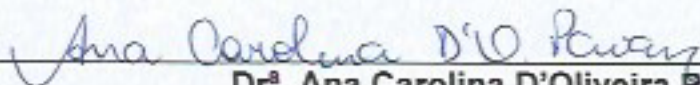
Comissão Examinadora:



Dr. Albert David Ditchfield
Orientador e Presidente da Comissão - UFES



Dr. Yuri Luiz Reis Leite
Membro Titular Interno - UFES



Dr.ª Ana Carolina D'Oliveira Pavan
Membro Titular Externo - Instituto de Biociências

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer aqueles sem os quais nada disso seria possível: meus pais, Paulo Roberto e Marta. Não consigo expressar de forma alguma a gratidão que sinto pelo apoio e educação que vocês me deram. Muito obrigado por tudo. Também gostaria de estender o sentimento para minha irmã, Paloma, e os dois sobrinhos mais lindos que alguém poderia ter, Arthur e Isadora.

À CAPES, pelo auxílio financeiro sem o qual tudo isso seria impossível.

Ao meu orientador Dr. Albert David Ditchfield, por acreditar no meu trabalho, pelas discussões científicas valiosas, pelo suporte, particularmente em um momento acadêmico desesperador, e por apoiar a minha decisão de seguir em frente.

Aos professores que compõe o PPGBAN. Em especial, gostaria de destacar os professores Yuri Leite, pelas sugestões nas questões filogenéticas e metodológicas do trabalho, além da presença na banca de defesa; e também ao professor Marcelo Tavares, por todo o suporte e conselhos, de toda ordem, que vem me dando desde a graduação.

À Monique Nascimento e Yuri Leite, do LaMaB, pelo acesso aos espécimes da Coleção de Mamíferos da UFES. Também do LaMaB, Ana Carolina Loss foi de grande ajuda no início do mestrado, fornecendo materiais de primeira linha para começar a aplicar a Morfometria Geométrica na prática. Também agradeço à sua ajuda (e de seu marido Ernani) na confecção da cúpula e base de iluminação para as fotografias.

Agradeço aos amigos do LABEQ: Márcio, Amanda, Bruna, Junior, Roberta, Pedro, e Luane, pela companhia e colaboração. Também agradeço à João Guedes, Jeronymo, e Roger, pelo acesso aos espécimes na estufa do LaMaB e um milhão de pedidos ao paquímetro digital; a Thales e Diego, por conselhos nos programas, formatos e métodos para uso de filogenias; e à Marina Monjardim e Eduardo Loyola, pelas noites passadas na UFES rodando análises, pelo apoio e amizade.

Aos meus amigos de Jardim Camburi, Pedro, Aline, Júlio César, Valquíria (e sua marcha), e Jesus. Tem sido um prazer inenarrável engordar com vocês. Aos amigos hoje mais distantes, mas que foram fundamentais em moldar o que sou hoje: Andrey, Júlio Madeira, João “Drogas”, Juliana, Jean Maicon, Luhana, Hortênsia, Thaís, Ewerton, Toin, e Marjorie. Um agradecimento especial a meu amigo Rafael Moura e sua potente voz de locutor. O 12 de janeiro nunca está completo sem sua ligação, meu camarada.

Por fim, agradeço a Randriely Merscher, por ter mostrado na prática o significado de palavras tão diversas quanto cuidado, carinho, gula, amor, e futuro.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	11
MATERIAIS E MÉTODOS	19
Amostras	19
Morfometria Geométrica.....	22
Filogenia	24
Análises	28
Variação da Forma.....	28
Sinal Filogenético	29
Estimativa dos Caracteres Ancestrais.....	30
Visualização	30
RESULTADOS	33
Variação da Forma	33
Sinal Filogenético	34
Estimativa dos Caracteres Ancestrais	35
Morfoespaço.....	35
DISCUSSÃO	44
Forma e Alometria.....	44
Similaridade e Convergência	49
Evolução da Forma	52
CONCLUSÕES	59
REFERÊNCIAS	60
ANEXO	74

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Resultados dos testes de ANOVA Procrustes e PGLS, testando a alometria em diversos níveis filogenéticos; e Sinal Filogenético quantificado pelo K_{MULT} , da forma e tamanho. Para consultar os grupos, consultar a Figura 4. ... 38

Tabela 2: Resultados dos testes de ANOVA Procrustes e PGLS para Guilda Alimentar, Família e Subfamília, e também de uma ANOVA aninhando o tamanho nessas categorias..... 39

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Extremos na forma do crânio na família Phyllostomidae. *Centurio senex*, frugívoro, e *Musonycteris harrisoni*, nectarívoro. 16
- Figura 2:** Algumas das medidas morfométricas cranianas tradicionais. Adaptado de Freeman (1981)..... 18
- Figura 3:** Modelo alométrico puro para os morcegos neotropicais. 32
- Figura 4:** Filogenia dos morcegos neotropicais, denotando os principais clados utilizados. Para o nome dos arranjos, consultar a Tabela 1. 37
- Figura 5:** Estimativa dos estados ancestrais das guildas alimentares. Preto = Insetivoria aérea de borda; Cinza = Insetivoria aérea de espaço aberto; Azul = Onivoria por arrasto; Roxo = Onivoria catadora; Verde = Frugivoria; Amarelo = Nectarivoria; Vermelho = Sanguivoria. 40
- Figura 6:** Grades de deformação mostrando as alterações da forma do ancestral dos morcegos neotropicais para as famílias insetívoras. 41
- Figura 7:** Grades de deformação mostrando as alterações da forma do ancestral dos Phyllostomidae para suas subfamílias nectarívoras (Lonchophyllinae e Glossophaginae), sanguívoras (Desmodontinae), e onívoras catadoras (demais). 42
- Figura 8:** Grades de deformação mostrando as alterações da forma do ancestral dos Phyllostomidae para os clados frugívoros. Sturnirini, Artibeina e Stenodermatina são arranjos internos de Stenodermatinae. 43

Figura 9: Valores mínimos e máximos das três primeiras PCs, obtido por meio de uma Análise de Componentes Principais.	44
Figura 10: Morfoespaço, utilizando as duas primeiras PCs e a média das 146 espécies analisadas. As cores indicam as guildas alimentares de cada espécie. Os pontos extremos são <i>Mormoops megalophylla</i> (insetívoro de borda com menor valor na PC1), <i>Vampyrum spectrum</i> (onívoro catador com menor valor na PC2), e <i>Ametrida centurio</i> (frugívoro com menor valor na PC2).	46
Figura 11: Morfoespaço, utilizando as três primeiras PCs.	47
Figura 12: Filogenia abrangente da subfamília Myotinae, destacando em azul os grupos onde a onivoria por arrasto surgiu. Adaptado de Shi & Rabosky (2015).	57
Figura 13: Grades de deformação dos nós internos da filogenia dos morcegos ancestrais. a = Yangochiroptera; b = Vespertilionoidea; e = Noctilionoidea.	58
Figura 14: Grades de deformação dos nós internos da filogenia dos Phyllostomidae. b = Karyovarians; c = Victivarians; d = Phylovarians; e = “Omegavarians”; g = Dulcivarians; h = Nullicauda; j = Carpovarians.	58

RESUMO

Os morcegos são um dos maiores componentes da mastofauna, com mais de 400 espécies na região neotropical. O grupo possui uma diversidade de hábitos alimentares sem paralelo com qualquer outro táxon de vertebrados, especialmente na família Phyllostomidae. Essa diversidade de formas está refletida na principal estrutura de interação com o meio, o crânio. As mudanças na forma podem ser oriundas de fatores ecológicos, evolutivos e alométricos, com suas interações, e devem ser analisadas em conjunto para evitar confusão entre as variáveis. Neste trabalho eu utilizo as ferramentas da Morfometria Geométrica para analisar as mudanças na evolução da forma do crânio de 146 espécies de morcegos, representando as nove famílias presentes na região neotropical. Em contraste com outros grupos de mamíferos, a alometria possui efeitos muito pequenos, explicando por volta de 6% da variação da forma do crânio em modelos puramente alométricos, independentemente do nível filogenético analisado. Em contrapartida, as guildas alimentares explicam aproximadamente 30% da variação, enquanto as diferenças em nível de subfamília explicam quase 40%. Esses padrões se repetem quando os efeitos alométricos são considerados em um design de ANOVA aninhada, considerando a variação alométrica dentro dos grupos ecológicos e evolutivos. Apesar das correlações similares, a significância foi muito diferente entre os testes que levaram em conta a estrutura filogenética e aqueles que a ignoraram, quase sempre deixando de ser significativo quando a informação filogenética era adicionada. Encontrei sinais filogenéticos significativos, porém pequenos, para a maioria dos grupos analisados, mostrando que as espécies filogeneticamente próximas são similares, mas com convergência evolutiva existente no grupo,

como nos nectarívoros (Lonchophyllinae e Glossophaginae), alguns frugívoros (Carollinae e Rhinophyllinae) e onívoros catadores (Macrotinae, Micronycterinae, Lonchorhininae, Phyllostominae e Glyphonycterinae). Esses resultados sugerem que a variação na forma do crânio advém de propriedades intrínsecas de cada linhagem, e não por tendências alométricas.

Palavras-Chave: Alometria; Chiroptera; Forma; Macroevolução; Morfometria Geométrica; Região Neotropical

ABSTRACT

Bats are among the most prevalent components of the mammalian fauna, represented by more than 400 species in the Neotropical Region. The group has an unmatched diversity in feeding habits, without peer in any other vertebrate taxon, especially in the leaf-nosed bats of the family Phyllostomidae. This variety is reflected on the main physical structure for interaction with the environment, the skull. Skull shape variation can be due to ecological, evolutionary, and allometric factors, as well as their interactions, and must be analyzed together in order to avoid confusion between the variables. Here, I apply Geometric Morphometric tools to analyze shape change variation in the evolution of bats, using 146 species representing all nine families occurring in the Neotropical Region. Contrary to other mammalian groups, allometry has almost negligible effects in these bats, explaining approximately 6% of the skull shape variation in pure allometric models. On the other hand, feeding guilds explain nearly 30% of the skull shape variation, while the taxonomic subfamily level has nearly 40%. The same patterns occur when allometric effects are nested within these categories in a Nested ANOVA. Adding phylogenetic information in the models resulted similar correlations of models without it, but remarkably different values of significance, the majority no longer significant. I found small, albeit significant, phylogenetic signal for the majority of the analyzed groups, showing that phylogenetic close species are more similar than expected by random, but with significant convergent evolution, exemplified by the nectarivores (Lonchophyllinae and Glossophaginae), some frugivores (Carollinae and Rhinophyllinae), and the gleaning omnivores (Macrotinae, Micronycterinae, Lonchorhininae, Phyllostominae and Glyphonycterinae). The results imply that

skull shape variation comes from intrinsic properties of each evolutionary lineage, and not by allometric tendencies.

Keywords: Allometry; Chiroptera; Geometric Morphometrics; Macroevolution; Neotropical Region; Shape

INTRODUÇÃO

Os morcegos são únicos dentre todos mamíferos, especialmente pela capacidade de voo verdadeiro que todas as suas espécies apresentam. As mãos são modificadas para formarem asas, constituída de uma membrana de pele esticada entre os dedos III, IV e V, dramaticamente alongados. É uma estrutura singular e imediatamente notável ao olhar qualquer morcego, dando nome a ordem: Chiroptera vem do grego **χειρ** – “cheir”, “mão” e **πτερόν** – “*pteron*”, “asas”. A capacidade de voo permitiu uma irradiação extraordinária dos morcegos, e hoje eles perfazem um quinto de toda a diversidade dos mamíferos, com mais de 1200 espécies reconhecidas atualmente (Simmons 2005a, Sears et al 2006).

A ordem pertence a uma irradiação chamada de Laurasiatheria, que inclui também as ordens Carnivora, Pholidota, Artiodactyla, Perissodactyla, e Eulipotyphla. Dados moleculares sugerem que a origem do *crown group* dos Chiroptera surgiu logo após a fronteira K-Pg, entre 55 a 62 milhões de anos atrás, com os principais grupos com ecolocalização (Rhinolophoidea, Emballonuroidea, Noctilionoidea e Vespertilionoidea) aparecendo em um período de tempo curto, entre 50 a 52 milhões de anos atrás (Jones et al 2005, Teeling et al 2005, Shi & Rabosky 2015). Esse período coincide com um aumento de 7 °C na temperatura anual média, aumento significativo da diversidade botânica, e o auge da diversidade dos insetos no Terciário (Labandeira & Sepkoski 1993, Wilf & Labandeira 1999). É nesse período que surgem os grupos mais antigos de morcegos conhecidos: *Icaronycteris* (América do Norte), *Hassianycteris*, *Archaeonycteris* e *Palaeochiropteryx* (Europa), *Australonycteris* (Austrália), e *Tanzanycteris* (África) (Gunnell et al 2003, Gunnell & Simmons

2005). As duas espécies mais antigas, *Icaronycteris index* (Jepsen 1966) e *Onychonycteris finneyi* (Simmons et al 2008), datam de 52 milhões de anos atrás. Esses fósseis revelam que os morcegos já eram surpreendentemente modernos nesse período, possuindo adaptações plenas não somente para o voo, mas também para a ecolocalização (Simmons et al 2008). É uma descoberta notável, ainda mais quando comparados com os ancestrais de outros grupos modernos como os cetáceos e os cavalos, completamente diferentes dos seus descendentes atuais (MacFadden 2005, Uhen 2010).

Atualmente, os morcegos estão divididos em duas subordens: os Yinpterochiroptera, representados pelos Pteropodidae e Rhinolophoidea, e os Yangochiroptera, contendo os Emballonuroidea, Vespertilionoidea e Noctilionoidea (Springer et al 2001). A diversificação desses dois grupos ocorreu após a quebra e separação da Pangeia, com os Yinpterochiroptera evoluindo na Gondwana, e os Yangochiroptera se diversificando no que hoje são atualmente os continentes da América, Austrália, e Antártida (Teeling et al 2005). A distribuição atual das espécies reflete essa vicariância ancestral. Os Yinpterochiroptera são exclusivos do Velho Mundo, enquanto os Yangochiroptera apresentam uma distribuição mais disjunta. O melhor exemplo é dado pelos Noctilionoidea, que possuem um representante no continente australiano (Mystacinidae), um no continente africano (Myzopodidae), e as demais exclusivas das Américas (Furipteridae, Thyropteridae, Noctilionidae, Mormoopidae, e Phyllostomidae). Outro padrão biogeográfico curioso é observado nos Emballonuridae. Evidências fósseis apontam para uma origem no Velho Mundo para esses morcegos, mas uma linhagem colonizou a América do Sul a partir da África a aproximadamente 30 milhões de anos atrás, dando

origem aos Diclidurini (*sensu* Lim et al 2008). É o mesmo período que é estimada a chegada dos macacos do Novo Mundo e roedores caviomorfos (Flynn & Wyss 1998, Upham & Patterson 2012), sugerindo uma origem temporal e geográfica comum para a irradiação desses mamíferos.

Além destes, também estão presentes na região neotropical três famílias de Vespertilionoidea. Os Natalidae são exclusivos das Américas, enquanto os Molossidae e Vespertilionidae são cosmopolitas. Dos Vespertilionidae, há representantes de duas subfamílias, Myotinae e Vespertilioninae. Nos Molossidae, algumas análises recuperam um grupo monofilético exclusivo do Novo Mundo, exceto pelo gênero *Mormopterus* (e.g., Freeman 1981, Shi & Rabosky 2015), enquanto outros não recuperam nenhum padrão biogeográfico evidente (e.g., Gregorin & Cirranello 2016). No total, aproximadamente 400 espécies de morcegos estão presentes na região Neotropical (Gardner 2008).

Os morcegos são únicos também pela enorme diversidade de hábitos alimentares presentes no grupo, sem paralelo em qualquer outra ordem de mamíferos, especialmente nos morcegos neotropicais. A forma de alimentação primitiva é insetívora, presente em todas as famílias de Chiroptera, pelo menos de forma complementar. Ainda nesses grupos já é possível verificar a diversidade. Por exemplo, *Rhynchonycteris* (Emballonuridae), *Nyctinomops* (Molossidae) e *Mormoops* (Mormoopidae) são todos insetívoros, mas diferem no tamanho da presa, na dureza do exoesqueleto da presa, na forma do voo, no tamanho corporal, na vocalização e ecolocalização, na dentição, na forma do crânio, entre outros (Plumpton & Jones 1992, Rezsutek & Cameron 1993, Avila-Flores et al 2012). Mas é nos Phyllostomidae que a diversificação é particularmente notável.

Exceto pelas duas espécies de Macrochinae, os Phyllostomidae alteram o local de captura predominante de suas presas, partindo dos espaços de borda para capturar diretamente do substrato, i.e., os itens alimentares estão aderidos ao meio. Essa mudança exige grandes alterações nas características da ecolocalização, exigindo dos morcegos maior precisão para distinguir os itens de interesse de todo o background onde se encontram. Virtualmente todos os Phyllostomidae complementam a ecolocalização com sinais visuais, sonoros e odores para localizar a presa com precisão. Conhece-se apenas uma espécie neotropical que não depende desses sinais adicionais para localizar a presa, *Micronycteris microtis* (Geipel et al 2013). Diferente dos insetívoros aéreos que são limitados pelo tamanho, tanto das presas disponíveis quanto o próprio (Barclay & Brigham 1991), os Phyllostomidae não possuem restrições, podendo alcançar dimensões elevadas, como em *Phyllostomus hastatus*, *Chrotopterus auritus*, e o maior morcego do Novo Mundo, *Vampyrum spectrum* (Norbert & Rayner 1987). O tamanho maior permite a ingestão de presas diferentes, incluindo pequenos vertebrados como lagartos, anuros, pássaros, outros morcegos e mesmo pequenos primatas.

A capacidade de detectar as presas aderidas ao substrato foi adquirida na linhagem evolutiva, utilizando também sinais visuais e odores, permitiu aos morcegos explorar nichos ligados a partes vegetais, como as folhas, sementes, néctar e frutos, de certa forma inacessíveis aos demais morcegos. De fato, apenas os Pteropodidae no Velho Mundo são predominantemente frugívoros, mas esses morcegos não apresentam ecolocalização, dependendo da visão para encontrar o alimento. Além disso, surge também nos Phyllostomidae o único grupo de mamíferos que se alimenta exclusivamente de sangue, os

Desmodontinae. Essa grande diversidade de hábitos alimentares possui correspondentes claros com a principal estrutura de interação com as presas, envolvendo localização, captura e processamento das mesmas: o crânio.

O crânio dos morcegos é uma estrutura com grande plasticidade fenotípica, moldada para atender as demandas alimentares das espécies. Os insetívoros, como dito anteriormente, possuem diferentes formas refletindo suas especializações alimentares, como as formas robustas e gráceis vistas nos Molossidae (Freeman 1979). Mas nenhum grupo revela a plasticidade de formas cranianas como os Phyllostomidae. O grupo possui a maior diversidade de hábitos alimentares, sem paralelos em qualquer outro grupo de mamíferos, e essa diversidade está refletida no crânio. Os frugívoros possuem os rostros achatados com molares largos, próprios para esmagar frutos e, em alguns casos, sementes (Nogueira & Peracchi 2003, Villalobos-Chaves et al no prelo). Já os nectarívoros possuem o rostro alongado, adaptados para alcançar o néctar no fundo das flores, assim como os Lepidoptera modificaram as maxilas, e os beija-flores alongaram o bico para atender a mesma finalidade. As diferenças entre elas ficam evidentes quando comparamos os extremos, *Centurio senex* e *Musonycteris harrisoni* (Figura 1).

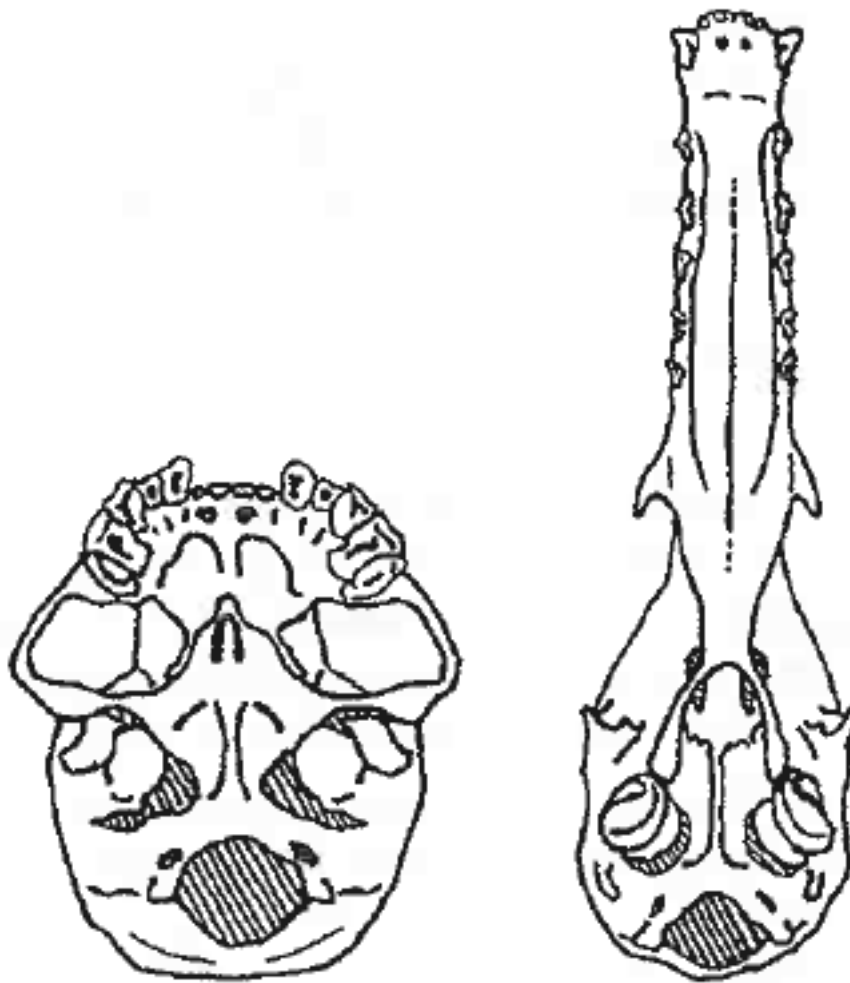


Figura 1: Extremos na forma do crânio na família Phyllostomidae. *Centurio senex*, frugívoro, e *Musonycteris harrisoni*, nectarívoro. Retirado de Solmsen (1994).

No entanto, uma gama de fatores pode estar relacionada com a diversidade de formas. Além da similaridade de nicho, provocando convergência evolutiva, também podem estar presentes a contingência história e proximidade filogenética, além do crescimento desigual de módulos cranianos em relação ao crescimento absoluto do crânio, a alometria. Esses fatores devem ser analisados em conjunto, uma vez que apresentam potencial de se confundirem quando analisados isoladamente, além de não ser possível visualizar os efeitos de interação apresentados (Raia et al 2010, Meloro et al 2015).

Para estudar a forma e suas relações com fatores ecológicos e filogenéticos, utilizei as ferramentas da Morfometria Geométrica. Tradicionalmente, dados morfométricos possuem medidas de tamanho, largura e comprimento, como aqueles utilizados para analisar o crânio de morcegos (Figura 2). No entanto, esses dados possuem pouca informação sobre a forma, e boa parte dela é redundante, sobrepondo-se ou medindo a mesma informação, além de compartilharem o mesmo ponto, tornando as medidas muito dependentes umas das outras. Ademais, esse tipo de análise geralmente envolve perda de informação da forma. Se n pontos são utilizados para tomar as medidas de uma estrutura, então $n(n - 1)/2$ retas passam por esses pontos, gerando muitas variáveis mesmo com poucos pontos. 15 pontos geram 105 medidas, que obviamente possuem grande redundância entre si, além de demandar amostras enormes para testar hipóteses de forma e tamanho com essas 105 variáveis. É possível remover parte da informação redundante eliminando parte dessas medidas, mas não é possível saber quais são mais relevantes para a forma ou não antes de uma análise, e de qualquer maneira, há perda de informação nessa eliminação. No entanto, os 15 pontos possuem coordenadas x-y contendo todas as informações de tamanho e forma da estrutura, gerando apenas $2*n$ variáveis quando submetidas a uma Análise de Procrustes Generalizada (Zelditch et al 2002). Transformações algébricas permitem isolar tamanho da forma, permitindo análises como regressões multivariadas e ANOVA com variáveis independentes.

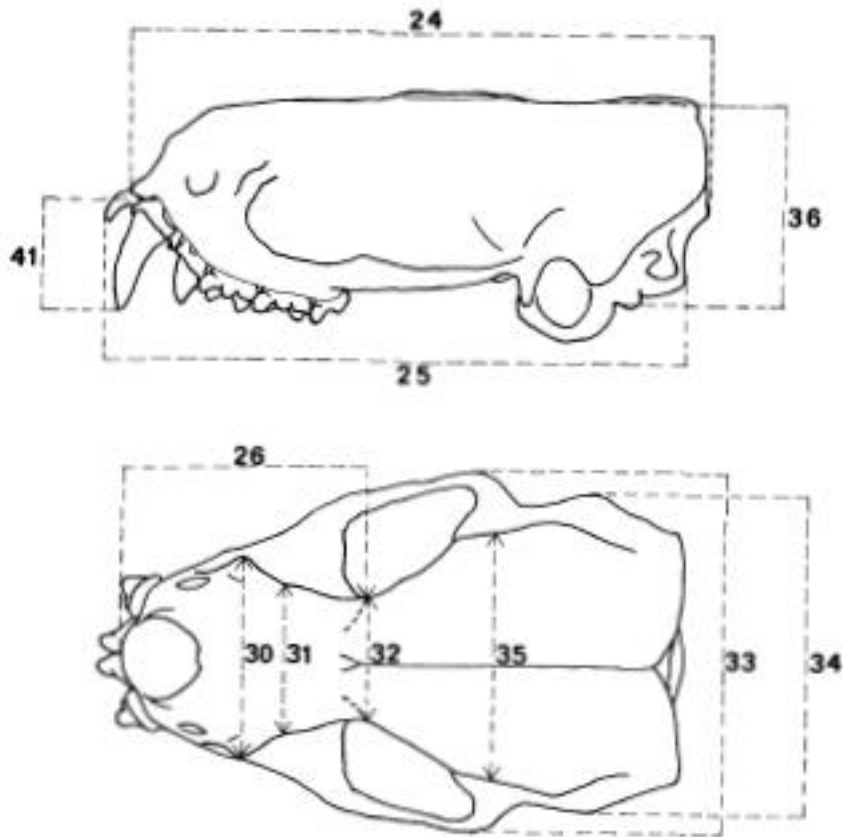


Figura 2: Algumas das medidas morfométricas cranianas tradicionais. Adaptado de Freeman (1981).

“Forma”, para a Morfometria Geométrica, é a informação restante quando posição, escala e rotação são filtrados de algum objeto (Kendall 1977); ou, como definido por Goodall (1991), “*shape is form with size removed*”. O objeto é a configuração dos pontos, chamados na Morfometria Geométrica de *landmarks*. Note que a definição utilizada envolve a remoção da “escala”, i.e., tamanho. Idealmente, “Forma” e “Tamanho” são definidos de modo a serem geometricamente independentes. A medida de tamanho que é matematicamente independente da forma é o Tamanho do Centróide, que é a soma das distâncias ao quadrado dos *landmarks* ao centro da forma (Bookstein 1986). Ressalto que a independência dessas medidas é de ordem estatística, não biológica. Em dados biológicos, o tamanho quase sempre apresenta correlação com a forma,

uma vez que organismos maiores possuem formas diferentes dos organismos menores (e.g., camundongos e capivaras). A separação não faz com que haja perda de informação entre tamanho e forma, mas possibilita análises entre as duas através das ferramentas estatísticas convencionais (Zelditch et al 2002). Portanto, a Morfometria Geométrica é muito prática, demandando apenas as coordenadas dos *landmarks* e informações sobre as categorias analisadas, prestando-se a uma miríade de análises diferentes (Adams et al 2013).

Neste trabalho, analisei as interações entre a forma do crânio com o tamanho, filogenia, e hábitos alimentares, utilizando o crânio como objeto de estudo. As hipóteses que nortearam a pesquisa foram:

- I. Existem tendências alométricas no crânio dos morcegos neotropicais, assim como visto em outros grupos de mamíferos como carnívoros, primatas e ungulados (Meloro et al 2008, 2015; Raia et al 2010);
- II. A forma do crânio é influenciada pela similaridade dos nichos, independentemente da posição filogenética, gerando convergência evolutiva;
- III. A informação filogenética é uma variável de confusão;
- IV. Espécies próximas filogeneticamente são mais parecidas que espécies mais distantes.
- V. Mudanças de nicho ecológico levam a irradiações adaptativas com grandes mudanças na forma do crânio.

MATERIAIS E MÉTODOS

AMOSTRAS

As guildas alimentares nos Chiroptera são definidas basicamente pela combinação das formas de vocalização com duas estruturas corporais: as asas e o crânio. As asas podem ser avaliadas por diversas características, como aspecto, capacidade de carga, e uma série de índices, e foram usadas em vários estudos com fósseis para reconstrução do voo e hábitos alimentares dos morcegos ancestrais (e.g., Simmons & Geisler 1998). Mas é o crânio que abriga mais informações sobre os hábitos de vida, uma vez que é a principal estrutura de interação com o alimento, especialmente na face ventral, onde estão presente os dentes e uma série de marcos anatômicos em comum a todos os morcegos.

Utilizei a fotografia da face ventral de 581 crânios, representando 146 espécies e 71 gêneros de Chiroptera. Dessas fotografias, 461 foram oriundas de espécimes armazenados no Laboratório de Estudos em Quirópteros (LBEQ) e na Coleção de Mamíferos (UFES-MAM), ambos localizados na Universidade Federal do Espírito Santo (UFES). Os espécimes foram posicionados sobre uma mesa com a face ventral voltada para cima, com o basicrânio paralelo ao substrato. Utilizei massinha para dar estabilidade, ajustando manualmente. De forma a reduzir o erro de medida, fotografei uma série de espécimes várias vezes, posicionei os *landmarks* nas imagens e submeti a uma Análise de Procrustes Generalizada (GPA) para extrair a forma. Os dados foram utilizados em uma ANOVA, com a forma como efeito e as repetições de cada espécime como fator. Nesse design, o quadrado médio das repetições advém somente das alterações do posicionamento do crânio e da câmera, quantificando o erro de medida. Esse valor foi muito pequeno, representando menos que 2.5% da variação total. As demais 120 fotografias foram obtidas nos bancos de dados de imagens do American Museum of Natural History (AMNH), National Museum of

Natural History (NMNH), e do Animal Diversity Web (animaldiversity.org), contendo imagens do Kansas University (KU) e do Museum of Zoology of the University of Michigan (UMMZ), de forma a cobrir espécies pouco ou não representadas nas coleções da UFES. Cada espécie foi representada por 1 a 55 indivíduos, contendo em média 4 indivíduos por espécie (veja Anexo). Os morcegos da região neotropical fazem parte da subordem Yangochiroptera, composta por 3 superfamílias e 12 famílias. Dessas, 10 famílias estão representadas no estudo, incluindo os Myzopodidae de Madagascar. As outras nove famílias são Emballonuridae (subfamília Emballonurinae), Vespertilionidae (alguns Vespertilioninae e Myotinae), e Molossidae – famílias cosmopolitas – e os autóctones Natalidae, Thyropteridae, Furipteridae, Noctilionidae, Mormoopidae, e Phyllostomidae. Os Phyllostomidae são o maior clado da região neotropical, atualmente divididos em 11 subfamílias (Baker et al 2003), todas representadas. Apenas Mystacinidae e Nycteridae não foram incluídas.

As espécies foram codificadas em guildas alimentares seguindo o esquema proposto por Denzinger & Schnitzler (2013), com algumas modificações: Insetivoria aérea de borda, insetivoria aérea de espaço aberto, onivoria de arrasto, onivoria catadora, frugivoria, nectarivoria, e sanguivoria. Os insetívoros aéreos capturam suas presas durante o voo, variando em espaço de borda, próximo a vegetação e substrato; e espaço aberto, em locais sem nenhuma obstrução. Os onívoros são na verdade “animalívoros”, alimentando-se de insetos e pequenos vertebrados, raramente de matéria vegetal. Basicamente não há distinções entre os insetívoros e carnívoros nesses grupos em relação a forma, voo, localização, e captura das presas, apenas que indivíduos maiores conseguem se alimentar de presas maiores. A diferença entre arrasto e catador

é novamente do meio: os primeiros capturam sobre lâminas d'água, capturando insetos logo acima ou na superfície, ou peixes nas imediações da superfície d'água; os últimos capturam suas presas no espaço imediatamente próximo ao substrato, efetivamente catando-os da superfície, necessitando de adaptações para distinguir as presas da superfície circundante. Os frugívoros se alimentam principalmente de frutos, com algumas espécies também utilizando outras partes da planta como as folhas e sementes. Os nectarívoros sorvem o néctar das flores, enquanto os sanguívoros se alimentam exclusivamente de sangue. A insetivoria aérea de borda é o padrão primitivo dos morcegos. Insetivoria aérea de espaço aberto e onivoria por arrasto surgem independentemente em diversos grupos. A onivoria catadora é a forma primitiva dos Phyllostomidae, da qual surgem a frugivoria, nectarivoria e sanguivoria.

A classificação em guildas não implica que as espécies possuem exclusivamente essa forma de alimentação, apenas que é a forma predominante. Mesmo os Phyllostomidae frugívoros, nectarívoros e sanguívoros apresentam membros que complementam sua dieta com insetos, como *Carollia perspicillata*, *Glossophaga soricina* e *Desmodus rotundus*. Dentro dos Phyllostominae, típicos onívoros catadores, está *Phyllostomus discolor*, que é em boa parte nectarívoro. Até mesmo *Myotis nigricans*, considerado por muitos um insetívoro estrito, foi recentemente documentado se alimentando de frutos, com sementes viáveis em suas fezes (Novaes et al 2015).

MORFOMETRIA GEOMÉTRICA

Antes de dizer como as variáveis de tamanho e forma foram obtidos, convém determinar qual definição desses termos está sendo utilizada. A teoria de forma já existe e vem sendo desenvolvida a pelo menos três décadas, mas é possível

verificar na literatura muitas definições de “tamanho”, “forma”, e “tamanho e forma” (Bookstein 1989). Uma das mais frequentes é utilizando a Análise de Componentes Principais (PCA). A PCA é um procedimento estatístico que usa uma série de transformações ortogonais para converter uma série de observações correlacionadas em uma série de variáveis não correlacionadas, as componentes principais (PCs). As PCs são ordenadas de acordo com a variância, em ordem decrescente. Quando a PCA é de uma matriz de espécimes e medidas, frequentemente os coeficientes da PC1 possuem mesmo sinal, com magnitude similar, sendo considerada então o “tamanho”. A forma seria a combinação das demais PCs, numa metodologia conhecida como *size-out*. Essa é a abordagem utilizada por Freeman (1981) em seu estudo clássico sobre os Molossidae. No entanto, Zelditch et al (2002) demonstra que essa abordagem é problemática, uma vez que a PC1 não contém apenas informação do tamanho, e as demais PCs não contém apenas informação da forma. Por isso, a metodologia que aplico é de Tamanho Geométrico (“*Geometric Size*”; Mosimann 1970, Bookstein 1989), definindo “tamanho” por uma combinação de fatores dos dados observados, com o restante representando a “forma”. Quando o tamanho é definido como o centroide, raiz quadrada da soma dos quadrados da distância de todos os *landmarks* ao centro de gravidade destes, tamanho e forma são estatisticamente ortogonais entre si, e podem ser utilizados para inferir influências em um modelo estatístico adequado, por exemplo uma regressão multivariada (Mosimann 1970).

Com essas definições em mente, utilizei o programa tpsDig 2.19 (Rohlf 2015) para posicionar 30 *landmarks* nas fotografias da imagem ventral do crânio. Para computar o fator de escala, todas as fotografias possuíam uma régua milimétrica

junto ao crânio. As coordenadas dos *landmarks* foram submetidas a uma análise de morfometria geométrica para extração do tamanho e forma. O tamanho foi definido pelo logaritmo natural do tamanho do centroide (CS), de forma a evitar efeitos de escala (Zelditch et al 2002). A forma é definida pela sobreposição das coordenadas originais após uma Análise de Procrustes Generalizada (GPA) usando o pacote geomorph (Adams & Otárola-Castillo 2013) na plataforma R 3.2.2 (R Core Team 2015). Na mitologia grega, Procrustes era o filho de Poseidon, dono de uma fortaleza no caminho entre Atenas e Elêusis, na qual ele convidava todos os passantes a passar a noite. Na fortaleza havia uma cama de ferro e, se o passante era menor que a cama, Procrustes usava seu martelo para alongar a vítima e caber perfeitamente na cama; se maior, amputava parte das pernas. Na estatística, análises que ajustam medidas e distâncias diferentes de modo a atender um padrão arbitrário são chamadas de Análises de Procrustes. Convém ressaltar que a GPA elimina os efeitos de escala, rotação e translação, com apenas as informações da forma restando. Portanto, efeitos isométricos são inexistentes nesse tipo de análise, e apenas tendências alométricas são verificáveis nos dados (Gower 1975, Goodall 1991).

FILOGENIA

Uma das conclusões mais elegantes da Teoria da Evolução é a descendência comum das espécies, implicando em uma história comum e, conseqüentemente, uma árvore da vida (Darwin & Wallace 1858, Darwin 1859). Devido a esse aspecto, as espécies não são independentes umas das outras em uma filogenia, levando a similaridades entre si devido à proximidade filogenética (Revell et al 2008). Logo, o uso de uma filogenia é imprescindível para analisar

comparativamente a evolução de qualquer variável em um estudo envolvendo espécies próximas evolutivamente.

A história filogenética dos Chiroptera é rica, com o grupo sendo classificado em diversas posições na árvore filogenética dos mamíferos. No marco inicial da nomenclatura zoológica, Lineu criou a ordem Primates contendo quatro gêneros: *Homo*, para os humanos; *Simia*, um grupo parafilético contendo os demais macacos exceto os humanos; *Lemur*, com os prossímios e colugos; e *Vespertilio*, com os morcegos (Linnaeus 1758). Duas décadas mais tarde os morcegos foram reunidos em uma ordem própria, Chiroptera (Blumenbach 1779), enquanto os colugos foram reunidos na ordem Dermoptera quase 50 anos depois (Illiger 1811), agrupando ambos na sua ordem Volitantia. A essas ordens foram adicionados os Scandentia, formando a superordem Archonta. Análises posteriores demonstraram que esse arranjo não é monofilético, e que os morcegos são mais próximos dos carnívoros e ungulados, formando os Laurasiatheria (e.g., Adkins & Honeycutt 1991, Pumo et al 1998, Nishihara et al 2006, Matthee et al 2007, Nery et al 2012).

A classificação clássica dos Chiroptera os divide em duas subordens, os não ecolocalizadores Megachiroptera, contendo os Pteropodidae; e os ecolocalizadores Microchiroptera, contendo os demais morcegos (Miller 1907). *Rousettus*, um dos gêneros de Pteropodidae até possui ecolocalização, no entanto ela é baseada em cliques gerados pela língua, diferente da “verdadeira” ecolocalização apresentada pelos microquirópteros baseada na laringe (Holland et al 2004, Simmons et al 2008, Teeling 2009). Porém, estudos moleculares questionam esse agrupamento, mostrando que os Rhinolophoidea são mais próximos dos Pteropodidae que dos demais Microchiroptera, criando então a

divisão entre os Yinpterochiroptera (Pteropodidae + Rhinolophoidea) e Yangochiroptera (Emballonuroidea + Vespertilionoidea + Noctilionoidea). Todos os morcegos neotropicais pertencem ao segundo grupo (Teeling et al 2005).

A filogenia utilizada neste trabalho (Shi & Rabosky 2015) é a mais completa disponível até então para os Chiroptera, com 812 espécies de morcegos (aproximadamente 60% da diversidade descrita), e 29 loci (5 mitocondriais e 24 nucleares) para estimar a filogenia, por meio de análises de máxima verossimilhança, utilizando a plataforma RAxML 8.0 (Stamatakis 2014). A organização das famílias e superfamílias concordam com os estudos previamente citados porém, apesar da abrangência e resultados congruentes com o conhecimento atual, algumas diferenças são notáveis e merecem uma discussão prévia devido ao impacto que podem apresentar nas análises. De forma geral, houveram quatro pontos de divergência com outras reconstruções filogenéticas, pertinentes a esse estudo: (1) Posição dos Emballonuroidea; (2) Posição dos Phyllostominae e Glossophaginae; (3) Monofilia dos *Phyllostomus*; (4) Posição dos Lonchorhininae.

Os Emballonuroidea reúnem duas famílias, Nycteridae e Emballonuridae, normalmente recuperados com os Vespertilionoidea (e.g. Teeling et al 2005), no entanto foi recuperada como grupo-irmão dos Noctilionoidea em Shi & Rabosky (2015). A origem dessas superfamílias é muito próxima no tempo evolutivo, com surgimento quase que simultâneo, formando uma irradiação adaptativa comumente chamada de “*big bang* do Eoceno” (Simmons 2005b). Análises mais precisas devem ser feitas para investigar as relações entre os grandes grupos de Yangochiroptera. O impacto oriundo dessa diferença é baixo, uma vez que

não há grandes divergências biogeográficas, temporais ou morfológicas nesse período de tempo nos morcegos neotropicais.

As demais diferenças são todas na família Phyllostomidae. Baker et al (2003) classificou os Phyllostomidae em 11 subfamílias, dando nomes para vários agrupamentos taxonômicos como os Karyovarians (Macrotinae + restante dos Phyllostomidae) e Carповarians (Rhinophyllinae + Stenodermatinae). Um desses agrupamentos não foi recuperado na filogenia de Shi & Rabosky (2015), os Hirsutaglossa (Glossophaginae, Lonchophyllinae, Carollinae, Glyphonycterinae, Rhinophyllinae e Stenodermatinae), com Phyllostominae de grupo-irmão. A posição dos Glossophaginae e Phyllostominae foi trocada, com os Glossophaginae divergindo antes. Essa é uma diferença considerável, até onde sei nunca recuperada em nenhum estudo (e.g., Wetterer et al 2000, Baker et al 2003, Botero-Castro et al 2013, Dávalos et al 2014). No entanto, essas análises analisaram um número inferior de espécies e caracteres, especialmente na quantidade de genes analisados. De acordo com Hillis (1987), o aumento do número de caracteres é a maior vantagem apresentada pelos dados moleculares, e esse aumento está ligado crucialmente em questões de precisão e acurácia da filogenia (Hillis 1987, Rosenberg & Kumar 2001, Scotland et al 2003, Miller & Hormiga 2004). Resolvi adotar a topologia de Shi & Rabosky (2015) dando o nome de “Omegavarians” para o novo grupo, derivado do padrão dilambdodonte nos molares da maioria de seus membros, com um formato similar ao ω (ômega minúsculo) do alfabeto grego.

Phyllostomus elongatus e *P. hastatus* foram recuperados como espécies-irmãs, porém *P. discolor* foi recuperado como grupo-irmão das duas espécies de *Tonatia*. Polifilia e parafilia são mais comuns que o esperado em estudos de

grande escala, podendo resultar de incongruência entre os loci concatenados, incerteza taxonômica, divergência muito rápida, ou outros processos evolutivos (Funk & Omland 2003, Dávalos et al 2012). Por fim, a posição de *Lonchorhina* difere de outros trabalhos, mas vale ressaltar que a posição do gênero na filogenia dos Phyllostomidae é variável em basicamente todos os estudos (e.g., Wetterer et al 2000, Baker et al 2003, Dávalos et al 2014, Shi & Rabosky 2015). Na filogenia adotada, o grupo ficou irmão dos demais Phyllostominae, mas preferi manter as duas subfamílias distintas de forma a analisar as diferenças entre os grupos.

ANÁLISES

VARIAÇÃO DA FORMA

Dois designs distintos de ANOVA foram utilizados para avaliar a variação alométrica, doravante chamados de ANOVA Procrustes e PGLS. As duas abordagens envolvem um ou mais fatores influenciando uma variável de efeito, no caso a forma, definida como as coordenadas dos *landmarks* após a GPA. A diferença entre as duas é que a ANOVA Procrustes analisa as espécies como categorias independentes umas das outras, enquanto a PGLS (de *Phylogenetic Regression via Generalized Least Squares*) considera as distâncias filogenéticas entre as espécies. Simplificadamente, a ANOVA Procrustes utiliza o modelo linear $Y = XB + \epsilon$, assumindo que os erros ϵ são independentes e com distribuição normal, enquanto a PGLS incorpora a covariância esperada pela filogenia em ϵ (Adams 2014b).

Oito análises foram feitas para cada design de ANOVA. Primeiro, foram verificados os efeitos da Ecologia, Taxonomia e Alometria na Forma. A Ecologia

foi definida pela guilda alimentar, utilizando as categorias definidas anteriormente baseadas no tipo de alimento, voo, e ecolocalização. Para a Taxonomia, utilizei os níveis de família e subfamília. A Alometria foi analisada utilizando o tamanho, definido como o logaritmo natural do tamanho do centroide. Além disso, um design de ANOVA aninhada foi utilizado para analisar a alometria quando o tamanho é aninhado nas categorias de guilda alimentar, família e subfamília. Por fim, a alometria foi analisada em 36 nós internos da filogenia, representando os arranjos das superfamílias, famílias e subfamílias, além dos agrupamentos internos da subfamília Stenodermatinae. Foram utilizadas as funções *procD.lm* (ANOVA Procrustes) e *procD.pgls* (PGLS), ambas no pacote *geomorph*.

SINAL FILOGENÉTICO

Para verificar a similaridade filogenética entre espécies próximas, calculei o sinal filogenético utilizando o método de K_{MULT} . Adams (2014a) propôs essa versão do K de Blomberg para ser uma métrica mais apropriada para variáveis multivariadas como a forma. De forma geral, $K_{MULT} < 1$ implica em que a estrutura dos dados é insuficientemente explicada pela hipótese filogenética utilizada. A métrica mais utilizada é o K de Blomberg, a qual assume um modelo neutro baseado em um modelo de Movimento Browniano. Sob esse modelo, a evolução dos caracteres segue um trajeto aleatório ao longo dos ramos da árvore filogenética, com a variância da distribuição dos valores do caráter sendo diretamente proporcional ao tamanho do ramo (Münkenmüller et al 2012).

O sinal filogenético foi calculado para a forma e tamanho dos morcegos neotropicais, e também dos 36 nós internos analisados anteriormente para a alometria. Foi utilizada a função *physignal*, do pacote *geomorph*.

ESTIMATIVA DOS CARACTERES ANCESTRAIS

Para avaliar a evolução dos morcegos neotropicais, estimei por meio de modelos o estado ancestral do tamanho e da forma utilizando a máxima verossimilhança residual (REML) e a guilda alimentar, utilizando a máxima verossimilhança (Bartlett 1937, Felsenstein 1973, Pagel 1994). Na REML, o modelo primeiro estima o valor ancestral na raiz, computando a média filogenética, e a variância por Movimento Browniano é estimada otimizando a o resíduo da função de log-verossimilhança. Por fim, os estados ancestrais são inferidos de uma função de máxima verossimilhança utilizando esses dois parâmetros. Utilizei a função *ace* no pacote *ape* (Paradis et al 2004).

VISUALIZAÇÃO

Para visualizar a distribuição das espécies no morfoespaço, fiz uma PCA utilizando a forma, criando gráficos bidimensionais de combinações das três primeiras PCs, e um gráfico tridimensional com as três primeiras PCs. Para o gráfico 3D, utilizei a função *pca3d*, no pacote homônimo (Weiner 2015). Os estados ancestrais da guilda alimentar e do tamanho foram plotados nos nós ancestrais equivalentes da filogenia utilizada no estudo. Os estados ancestrais da forma foram comparados através de grades de deformação do tipo *thin-plate spline* (TPS), utilizando a função *plotRefToTarget* do pacote *geomorph*.

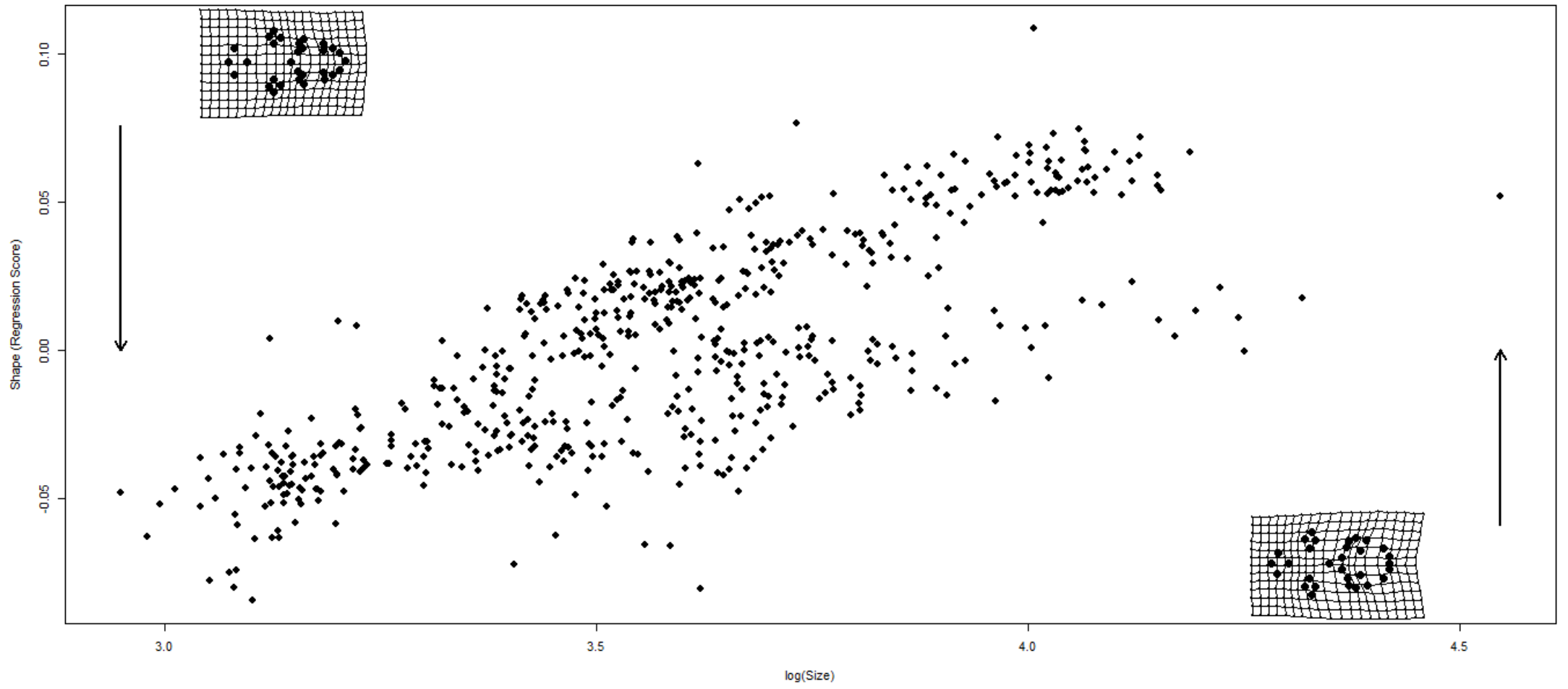


Figura 3: Modelo alométrico puro para os morcegos neotropicais.

RESULTADOS

VARIAÇÃO DA FORMA

A correlação entre tamanho e a forma do crânio foi significativa na ANOVA Procrustes ($R^2 = 0.069$, $F = 42.904$, $p = 0.001$), mas sem resultado significativo quando a filogenia foi considerada na PGLS ($R^2 = 0.062$, $F = 9.486$, $p = 0.298$). A correlação nos dois designs de ANOVA foi baixo, não mais que 6% da variação total da forma. A Figura 3 mostra como as diferenças por efeitos alométricos são sutis na alteração da forma, restritas ao encurtamento do rostro, e um recuo da fossa mesopterigóide. Essas diferenças se repetem nos nós internos da filogenia. Na ANOVA Procrustes, todas as análises apresentaram correlação significativa entre tamanho e forma, exceto por quatro clados: Noctilionidae, Mormoopidae, Lonchophyllinae e Sturnirini. Em contrapartida, apenas quatro clados mostram correlação significativa na PGLS: o clado Noctilionidae + Furipteridae + Thyropteridae, “Omegavarians”, Mesostenodermatini e Stenodermatina (Tabela 1, Figura 4).

A correlação entre a guilda alimentar e forma do crânio foi mais relevante, apresentando resultados significativos nos dois designs (ANOVA Procrustes: $R^2 = 0.538$, $F = 111.56$, $p = 0.001$; PGLS: $R^2 = 0.298$, $F = 9.811$, $p = 0.009$). Resultados similares foram encontrados analisando os efeitos da classificação taxonômica em nível de família e subfamília, e também quando o tamanho foi analisado aninhado nessas categorias (Tabela 1).

Os resultados não corroboram a hipótese de tendências alométricas influenciando consideravelmente a forma do crânio dos morcegos neotropicais, mas dão suporte para a hipótese de que grande parte da influência advém da

similaridade dos nichos. Também dá suporte para a hipótese de que a informação da filogenia é uma variável de confusão.

SINAL FILOGENÉTICO

Encontrei sinal filogenético consideravelmente baixo, porém significativo, tanto para a forma ($K_{MULT} = 0.287$, $p = 0.001$) quanto para o tamanho ($K_{MULT} = 0.274$, $p = 0.001$) quando todos os morcegos neotropicais foram analisados em conjunto. Os resultados foram mais variados nos nós internos, com a forma variando entre 0.048 nos Sturnirini a 1.557 nos Myotinae, e tamanho variando entre 0.101 nos Noctilionidae + Furipteridae + Thyropteridae a 1.807 nos Sturnirini (Tabela 1), dando suporte para a hipótese de que as espécies mais próximas são mais similares entre si do que aquelas distantes filogeneticamente. Os valores significativos, porém baixos, também são suporte para a hipótese de convergência evolutiva ocorrendo nos morcegos neotropicais.

Como esperado, o modelo estimou para o ancestral dos morcegos neotropicais uma dieta insetívora de borda, assim como para o ancestral comum de todas os agrupamentos maiores exceto Molossidae, onde a insetivoria aérea de espaço aberto foi estimada, e Phyllostomidae, com previsão de um onívoro catador (Figura 5). De forma geral, a dieta do ancestral comum concorda com a dieta de seus descendentes, exceto em quatro nós, todos em Phyllostomidae: no ancestral dos Desmodontinae, o modelo prevê 8% de chance de ser um onívoro catador; e no ancestral dos Dulcivarians, Nullicauda e Carrollinae + Glyphonycterinae, as probabilidades de frugivoria são de 12.9%, 42.8% e 42.7%, respectivamente. Essas frações podem tentadamente ser vistas como frequência de ingestão desse tipo de alimento, mas não são. O modelo é estimado a partir de categorias e calcula a probabilidade das mesmas nos nós

internos a partir dos estados observados nas pontas da filogenia, não a composição dessas categorias.

ESTIMATIVA DOS CARACTERES ANCESTRAIS

As formas dos ancestrais apresenta modificações pequenas de um ancestral para seus descendentes imediatos (Figura 5), exceto quando no ancestral comum de algum agrupamento, especialmente se acompanhado de uma mudança de guilda alimentar (Figura 6, 7, 8), sugerindo evolução por irradiação adaptativa quando nichos não ocupados são encontrados. Isso corrobora a hipótese de que mudanças de nicho ecológico podem levar a irradiação evolutiva, acompanhada de grandes mudanças na forma do crânio.

MORFOESPAÇO

As duas primeiras PCs explicam 56.7% da variação total da forma, chegando a 70.2% quando a terceira PC é considerada. A primeira PC está associada com o comprimento do crânio, com valores negativos associados a crânios esguios, com rostros alongados, distâncias consideráveis entre os molares e os caninos, recuo considerável da fossa mesopterigóide, e molares esguios; os valores positivos mostram crânios com rostros achatados e grande área dos molares. A segunda PC está associada as diferenças entre o neurocrânio e rosto, e área dos molares: Valores negativos possuem neurocrânios menores, com grande área dos molares, enquanto valores positivos estão associados a rostros menores com molares reduzidos, vestigiais quando ao extremo. Por fim, a terceira PC está relacionada com o comprimento da área dos molares e do posicionamento da fossa mesopterigóide: valores negativos associados a fossas quase na linha dos molares, e molares com comprimento considerável, enquanto

os valores positivos mostram molares reduzidos e fossas muito recuadas (Figura 9).

Os morcegos insetívoros (de borda e de espaço aberto) estão mais concentrados no centro do morfoespaço, distribuídos ao longo da PC1 sem muita variação na PC2 e PC3. Nos onívoros por arrasto, os Noctilionidae estão separados, enquanto *Myotis albescens* se encontra junto dos demais *Myotis* e insetívoros. Os onívoros catadores se destacam de centro, ainda que com alguma sobreposição com os insetívoros. Frugívoros e nectarívoros destacam-se ainda mais, enquanto os sanguívoros estão completamente separados dos demais morcegos (Figura 10, 11).

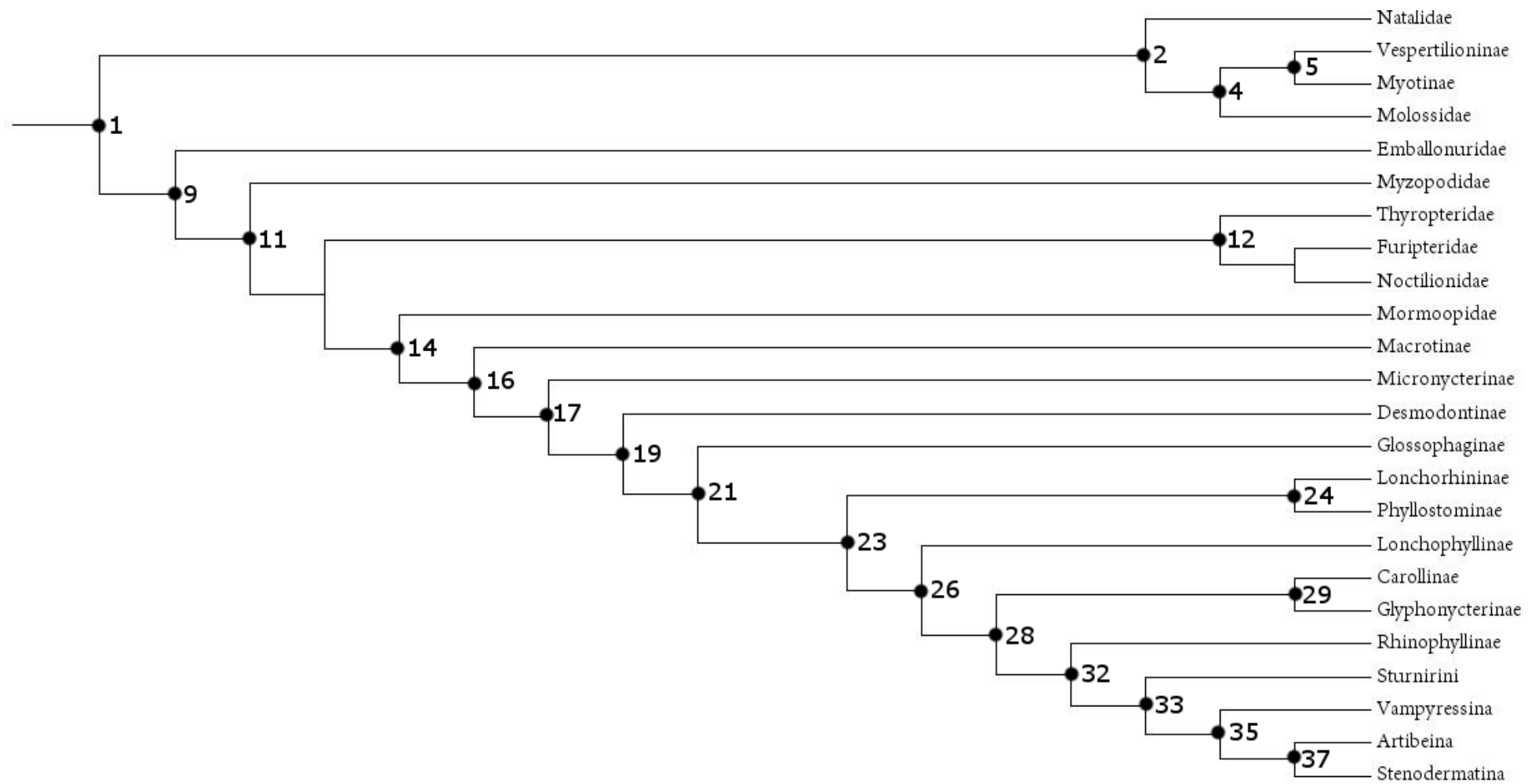


Figura 4: Filogenia dos morcegos neotropicais, denotando os principais clados utilizados. Para o nome dos arranjos, consultar a Tabela 1.

Tabela 1: Resultados dos testes de ANOVA Procrustes e PGLS, testando a alometria em diversos níveis filogenéticos; e Sinal Filogenético quantificado pelo K_{MULT} , da forma e tamanho. Para consultar os grupos, consultar a Figura 4.

Nó	Grupo Táxon	ANOVA						Sinal Filogenético			
		Procrustes			PGLS			Forma		Tamanho	
		R ²	F	p	R ²	F	p	K	p	K	p
1	Yangochiroptera	0.069	42.904	0.001	0.062	9.486	0.298	0.287	0.001	0.274	0.001
2	Vespertilionoidea	0.238	48.445	0.001	0.098	3.804	0.667	0.413	0.001	0.262	0.025
3	Natalidae	0.586	2.830	0.026	0.944	16.900	0.087	1.225	0.353	1.264	0.320
4		0.265	54.318	0.001	0.091	3.197	0.752	0.373	0.002	0.287	0.027
5	Vespertilionidae	0.142	15.249	0.001	0.127	2.470	0.397	0.555	0.003	1.017	0.001
6	Vespertilioninae	0.116	3.789	0.018	0.396	5.245	0.178	0.375	0.338	0.533	0.199
7	Myotinae	0.050	3.192	0.001	0.505	7.147	0.107	1.557	0.002	1.385	0.014
8	Molossidae	0.237	6.519	0.001	0.336	3.033	0.110	0.257	0.827	0.160	0.932
9		0.086	39.579	0.001	0.052	5.897	0.630	0.397	0.001	0.758	0.001
10	Emballonuridae	0.115	7.429	0.001	0.287	5.224	0.153	0.727	0.234	0.538	0.788
11	Noctilionoidea	0.103	45.881	0.001	0.061	6.402	0.496	0.397	0.001	0.695	0.001
12		0.384	4.368	0.008	0.982	106.460	0.026	0.096	0.910	0.101	0.708
13	Noctilionidae	0.294	1.667	0.134	1.000	0.999	0.753	-	-	-	-
14		0.111	48.688	0.001	0.068	6.810	0.475	0.504	0.001	0.567	0.001
15	Mormoopidae	0.435	3.080	0.075	0.590	2.878	0.407	0.755	0.219	0.657	0.388
16	Phyllostomidae	0.126	55.098	0.001	0.065	6.272	0.481	0.477	0.001	0.498	0.001
17	Karyovarians	0.126	55.055	0.001	0.053	4.981	0.662	0.543	0.001	0.422	0.001
18	Micronycterinae	0.124	2.973	0.006	0.377	1.818	0.860	0.923	0.048	0.301	0.755
19	Victivarians	0.137	57.039	0.001	0.066	5.943	0.520	0.511	0.001	0.408	0.002
20	Desmodontinae	0.228	3.838	0.008	0.669	2.026	0.250	1.186	0.166	1.328	0.155
21	Phyllovarians	0.150	60.606	0.001	0.066	5.740	0.512	0.511	0.001	0.420	0.001
22	Glossophaginae	0.416	29.250	0.001	0.125	2.004	0.962	0.347	0.010	0.394	0.084
23	Omegavarians	0.180	65.984	0.001	0.122	9.068	0.041	0.560	0.001	0.459	0.001
24		0.235	20.314	0.001	0.172	3.122	0.113	1.217	0.001	1.373	0.001
25	Phyllostominae	0.144	9.443	0.001	0.162	2.716	0.164	1.188	0.001	1.305	0.006
26	Dulcivarians	0.309	103.640	0.001	0.151	8.552	0.063	0.601	0.001	0.395	0.009
27	Lonchophyllinae	0.537	2.317	0.111	0.838	5.172	0.256	0.995	0.503	0.983	0.478
28	Nullicauda	0.319	106.800	0.001	0.146	7.670	0.066	0.575	0.001	0.413	0.016
29		0.047	3.038	0.027	0.180	1.099	0.217	0.329	0.904	0.803	0.192

Nó	Grupo Táxon	ANOVA						Sinal Filogenético			
		Procrustes			PGLS			Forma		Tamanho	
		R ²	F	p	R ²	F	p	K	p	K	p
30	Carollinae	0.032	1.848	0.033	0.174	0.423	0.442	0.507	0.947	0.865	0.505
31	Glyphonycterinae	0.513	4.213	0.008	0.788	3.715	0.256	0.954	1.000	0.947	0.666
32	Carpovarians	0.340	84.362	0.001	0.149	6.640	0.108	0.651	0.001	0.481	0.008
33	Stenodermatinae	0.268	53.146	0.001	0.148	6.407	0.106	0.645	0.001	0.498	0.005
34	Sturnirini	0.051	0.972	0.415	0.121	0.959	0.319	0.048	0.059	1.807	0.002
35	Stenodermatini	0.248	41.260	0.001	0.166	5.575	0.153	0.615	0.001	0.533	0.026
36	Vampyressina	0.164	7.874	0.001	0.084	1.279	0.542	0.570	0.050	0.995	0.010
37	Mesostenodermatini	0.399	68.336	0.001	0.471	10.669	0.016	0.418	0.495	0.438	0.426
38	Artibeina	0.149	12.755	0.001	0.194	1.682	0.190	0.684	0.179	1.339	0.002
39	Stenodermatina	0.232	8.479	0.001	0.758	9.383	0.045	0.484	0.912	0.438	0.893

Tabela 2: Resultados dos testes de ANOVA Procrustes e PGLS para Guilda Alimentar, Família e Subfamília, e também de uma ANOVA aninhando o tamanho nessas categorias.

Variável	Procrustes			PGLS		
	R ²	F	p	R ²	F	p
Guilda Alimentar	0.538	111.560	0.001	0.298	9.811	0.009
Família	0.228	18.785	0.001	0.061	0.990	0.055
Subfamília	0.726	74.036	0.001	0.382	3.858	0.038
Tamanho aninhado na...						
Guilda Alimentar	0.600	122.870	0.001	0.374	11.759	0.015
Família	0.304	24.898	0.001	0.120	1.833	0.333
Subfamília	0.759	84.011	0.001	0.452	4.876	0.061

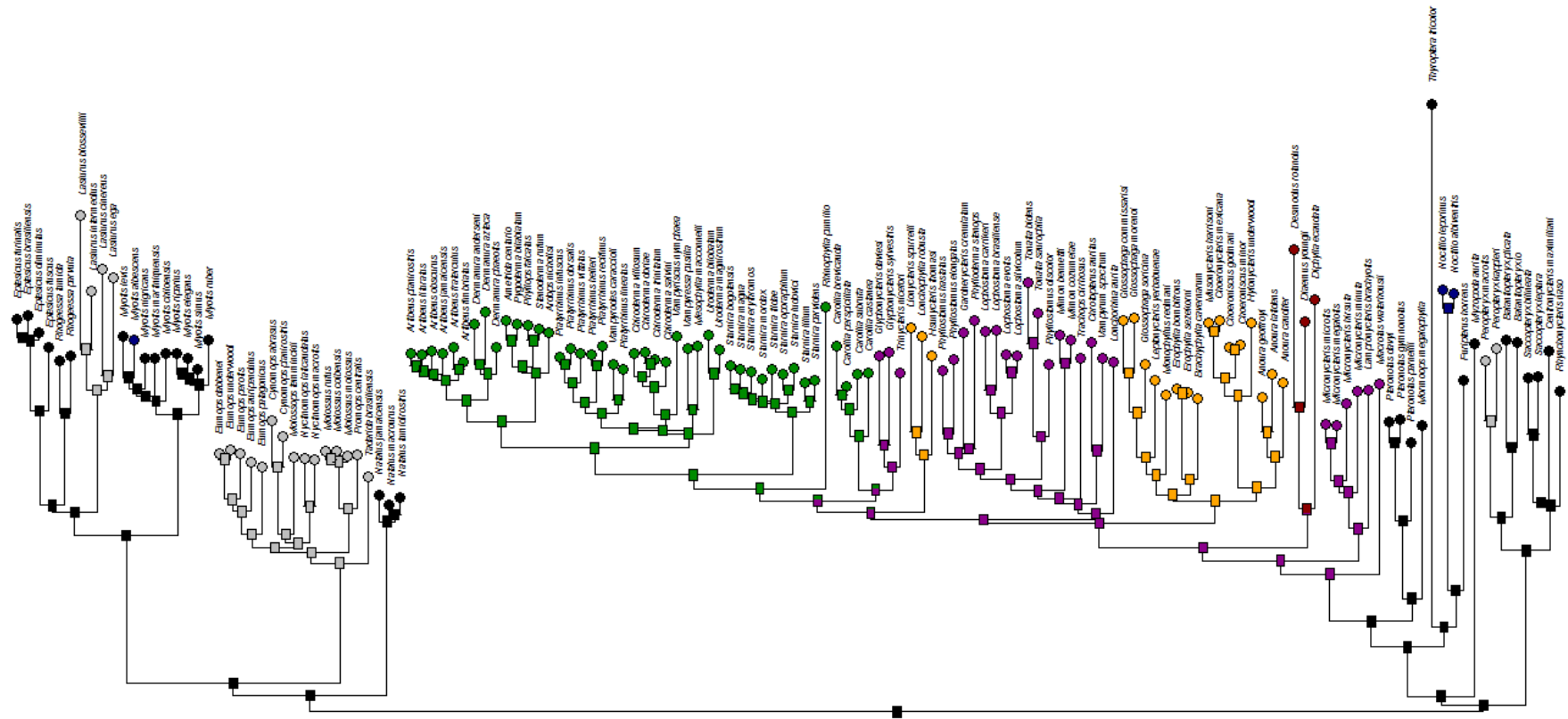
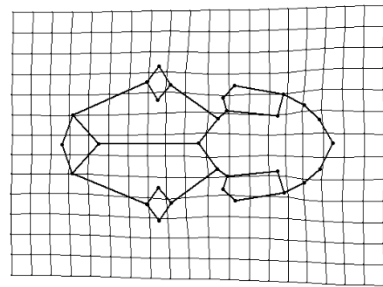
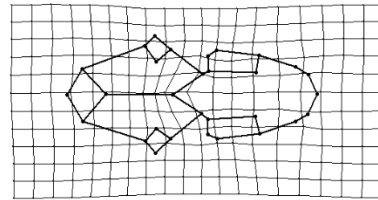


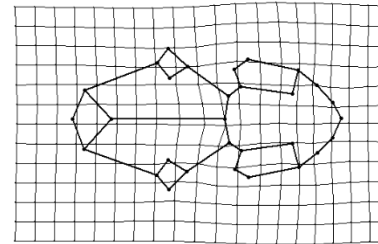
Figura 5: Estimativa dos estados ancestrais das guildas alimentares. Preto = Insetivoria aérea de borda; Cinza = Insetivoria aérea de espaço aberto; Azul = Onivoria por arrasto; Roxo = Onivoria catadora; Verde = Frugivoria; Amarelo = Nectarivoria; Vermelho = Sanguivoria.



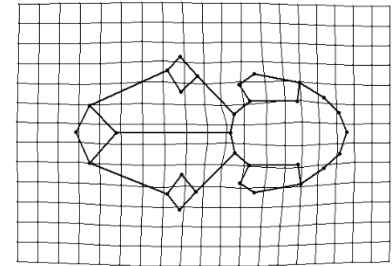
Vespertilionidae



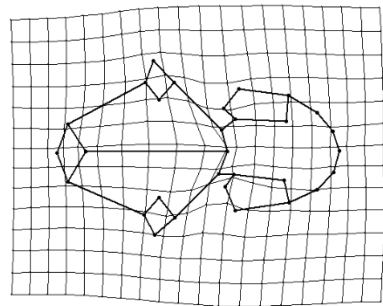
Natalidae



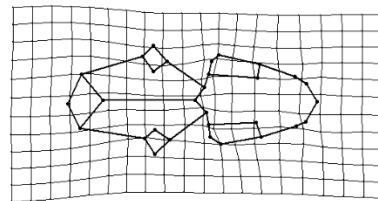
Molossidae



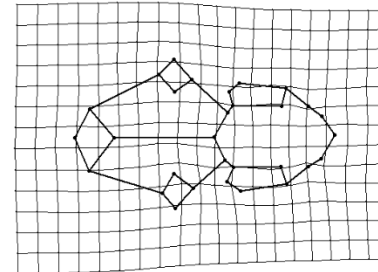
Emballonuridae



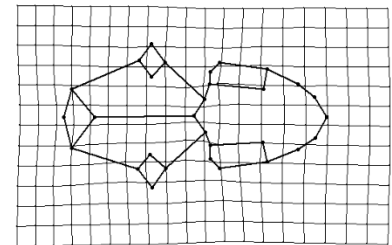
Myzopodidae



Thyropteridae

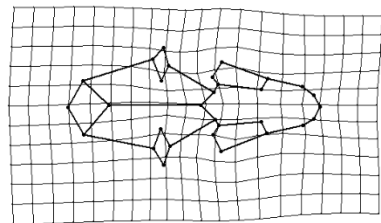


Furipteridae

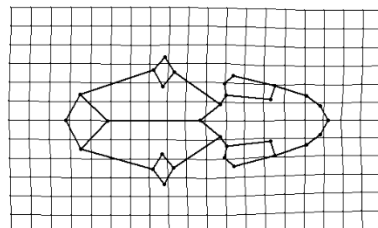


Mormoopidae

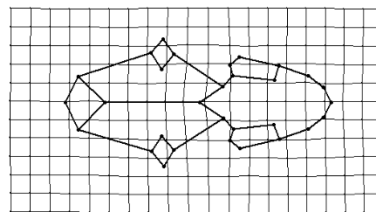
Figura 6: Grades de deformação mostrando as alterações da forma do ancestral dos morcegos neotropicais para as famílias insetívoras.



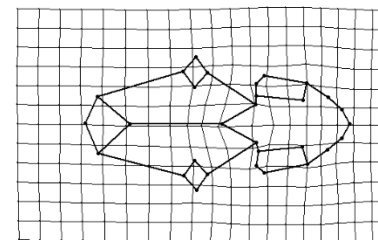
Macrotinae



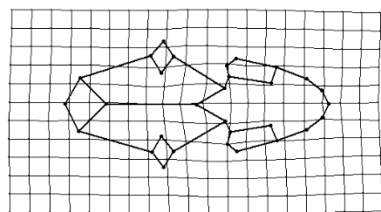
Micronycterinae



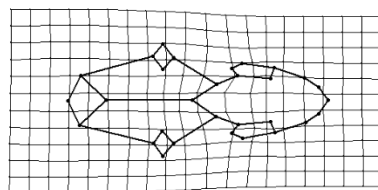
Phyllostominae



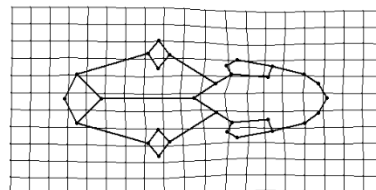
Lonchorhininae



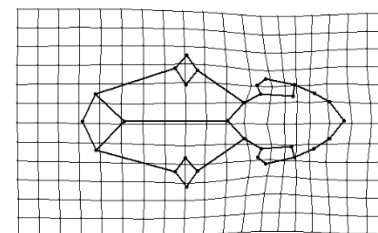
Glyphonycterinae



Lonchophyllinae

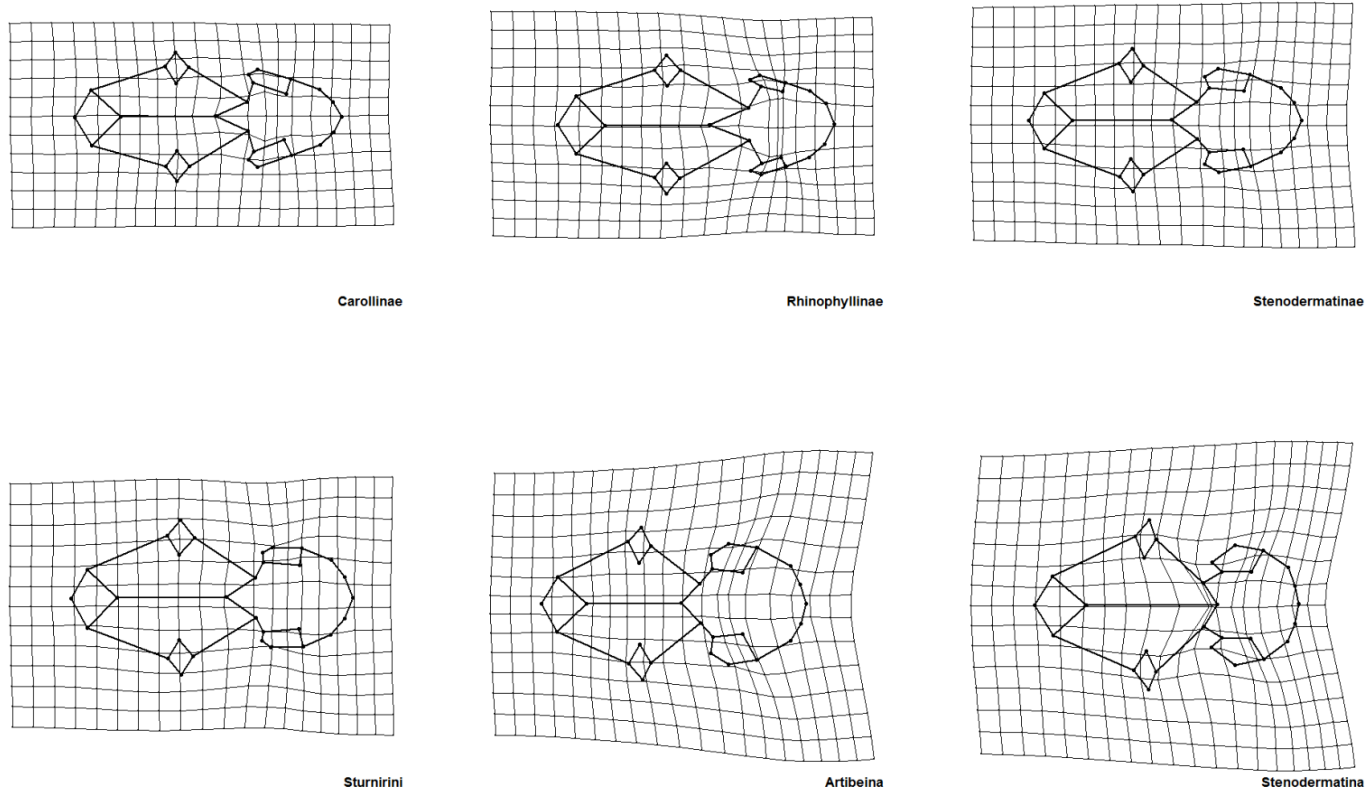


Glossophaginae



Desmodontinae

Figura 7: Grades de deformação mostrando as alterações da forma do ancestral dos Phyllostomidae para suas subfamílias nectarívoras (Lonchophyllinae e Glossophaginae), sanguívoras (Desmodontinae), e onívoras catadoras (demais).



Carollinae

Rhinophyllinae

Stenodermatinae

Sturnirini

Artibeina

Stenodermatina

Figura 8: Grades de deformação mostrando as alterações da forma do ancestral dos Phyllostomidae para os clados frugívoros. Sturnirini, Artibeina e Stenodermatina são arranjos internos de Stenodermatinae.

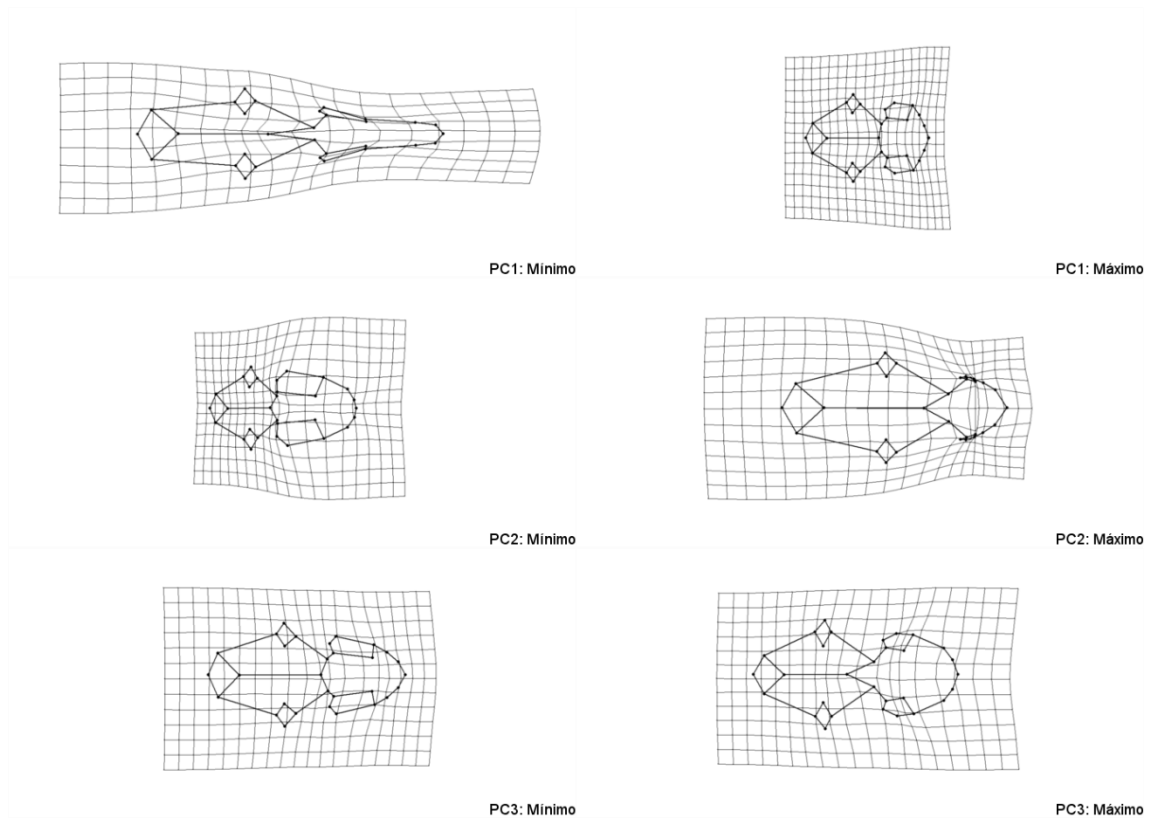


Figura 9: Valores mínimos e máximos das três primeiras PCs, obtido por meio de uma Análise de Componentes Principais.

DISCUSSÃO

FORMA E ALOMETRIA

A forma é uma variável independente complexa e multidimensional, que reage a fatores diversos em maior ou menor intensidade, com graus diferenciados de interação. O estudo de suas propriedades, causas e variações requer a análise de vários fatores simultaneamente, principalmente para evitar confusão com fatores não considerados que possam estar atuando. O principal fator, pedra fundamental nos estudos em biologia comparativa, é a informação filogenética. Um dos corolários mais importantes da Teoria da Evolução é a origem comum das espécies, implicando em uma história evolutiva compartilhada. Conseqüentemente, as espécies não são independentes em uma filogenia, levando a similaridades fenotípicas entre os táxons cuja covariância pode ser

descrita pela proporção da ancestralidade compartilhada em algum modelo específico de evolução (Adams 2014b).

A importância da informação filogenética fica evidente quando as análises históricas e não históricas são comparadas (Tabela 1). Sem a filogenia, em apenas quatro grupos analisados a correlação entre tamanho e forma não foi significativa: Noctilionidae, Mormoopidae, Lonchophyllinae e Sturnirini; com a informação filogenética, apenas quatro obtiveram correlações significativas: o grupo (Noctilionidae + Furipteridae) +Thyropteridae, Omegavarians, Mesostenodermatini e Stenodermatina. É um resultado paradoxal à primeira vista, mas que pode ser explicado pelos padrões de variação da forma quando consideramos os morcegos neotropicais são agrupados pela Guilda Alimentar ($F = 9.811$; $p = 0.009$; $R^2 = 0.298$) e nível taxonômico de subfamília ($F = 3.858$; $p = 0.038$; $R^2 = 0.382$). Além disso, se o tamanho for adicionado como uma variável aninhada, também há diferença significativa nas Guildas Alimentares ($F = 11.759$; $p = 0.015$; $R^2 = 0.374$), e quase significativo para subfamílias ($F = 4.876$; $p = 0.061$; $R^2 = 0.452$). Uma comparação dos valores de R^2 mostra que o modelo descrevendo a variação por diferenças intrínsecas às linhagens ($R^2 = 0.382$) é consideravelmente superior ao modelo descrevendo tendências evolutivas alométricas ($R^2 = 0.062$), sugerindo que diferenças específicas de cada clado fornecem explicam melhor as tendências de variação da forma quando a filogenia é considerada.

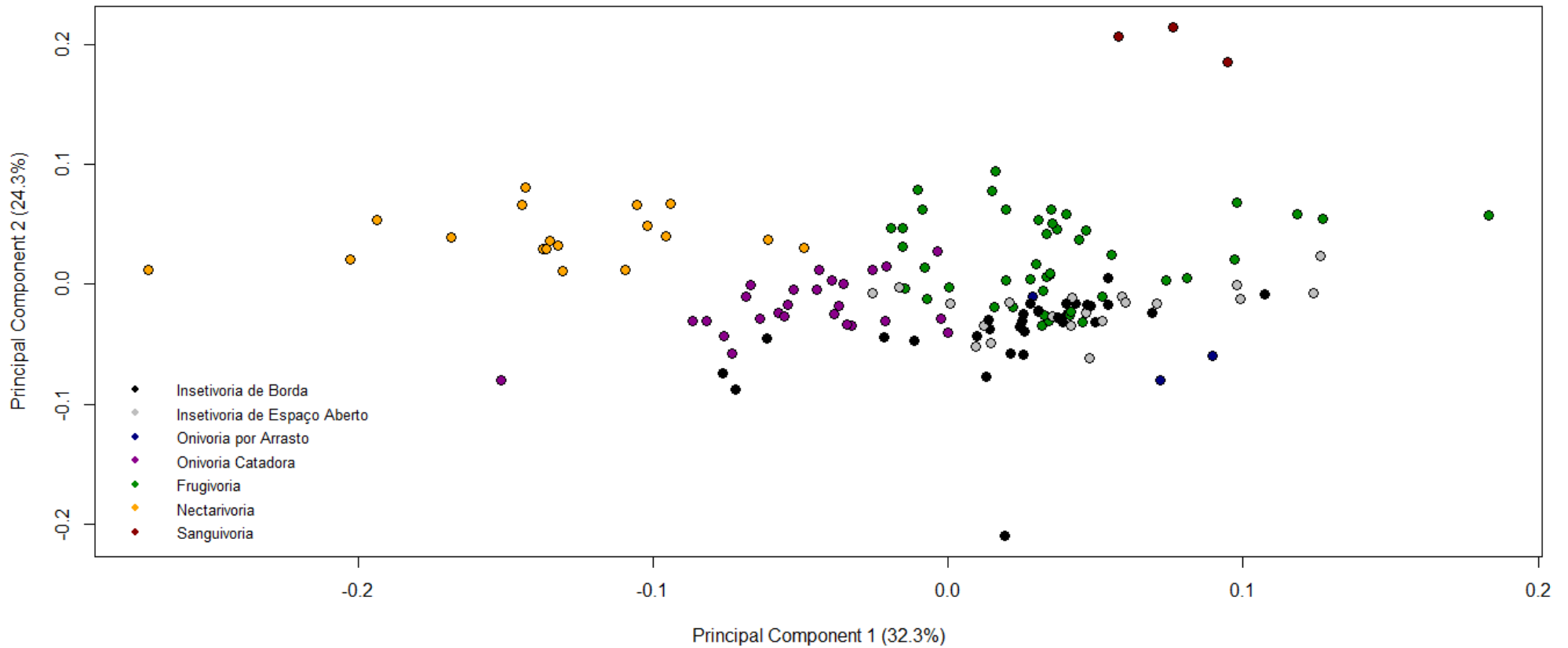


Figura 10: Morfoespaço, utilizando as duas primeiras PCs e a média das 146 espécies analisadas. As cores indicam as guildas alimentares de cada espécie. Os pontos extremos são *Mormoops megalophylla* (insetívoro de borda com menor valor na PC1), *Vampyrum spectrum* (onívoro catador com menor valor na PC2), e *Ametrida centurio* (frugívoro com menor valor na PC2).

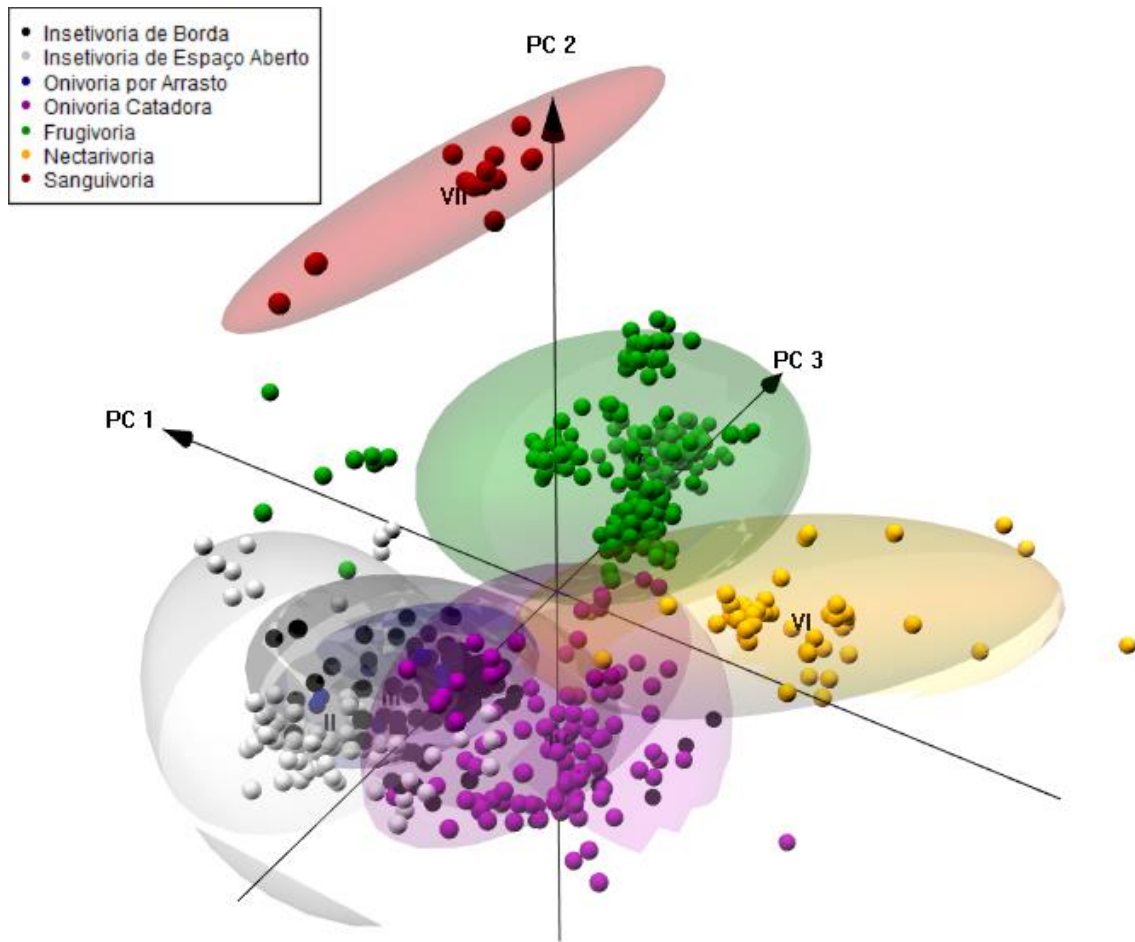


Figura 11: Morfoespaço, utilizando as três primeiras PCs.

Bolzan et al (2015) encontrou evidências de alometria utilizando medidas cranianas para os nectarívoros Glossophaginae e Lonchophyllinae, porém agindo de forma diferenciada para cada linhagem. A Figura 3 deixa evidente que são poucas as mudanças encontradas em um modelo puramente alométrico, relacionadas principalmente no encurtamento do rostro ficando mais curto e largo, e um recuo da fossa mesopterigóide com o aumento do tamanho corporal.

Métodos para inclusão de informação filogenética em análises de correlação de variáveis são conhecidos a pelo menos 30 anos, utilizando contrastes independentes (PIC) ou quadrados mínimos generalizados (PGLS) em uma

regressão filogenética (Revell & Harmon 2008). Ainda que permitisse a análise de dados multivariados, a regressão filogenética era incapaz de lidar com os padrões encontrados em dados com muitas variáveis, como a forma na ótica da Morfometria Geométrica. Recentemente, Adams (2014b) propôs um novo procedimento estatístico que finalmente permite acomodar a filogenia em um modelo de ANOVA ou regressão multivariada, possibilitando estudos com viés filogenético utilizando a forma. Até o fechamento dessa dissertação, apenas dois estudos com mamíferos foram publicados que utilizam esse novo método para analisar a alometria: Meloro et al (2015) usou o crânio e a mandíbula de Primates (e quatro grupos internos), e Jones (2015) analisou a evolução de uma vértebra lombar para dois grupos de mamíferos cursoriais, Bovidae e Felidae. Uma vez que os resultados com e sem filogenia foram bem discrepantes (Tabela 1), comparações dos resultados encontrados neste trabalho com a literatura prévia, com análises carentes de filogenia, não são confiáveis. Existe a possibilidade de que a maioria dos resultados disponíveis na literatura se revele não significativa se analisada sob um viés filogenético, assim como a maioria dos grupos neste trabalho.

Porto et al (2013), analisando crânios de representantes de 35 famílias de mamíferos, demonstrou que quanto maior a influência da variação do tamanho, maior a restrição à seleção natural, enviesando as mudanças evolutivas para o que Schluter (1996) chamou de “linhas de menor resistência”. Pelo menos nos Phyllostomidae, essa “linha de menor resistência” não é o tamanho, apesar dele também agir como uma restrição evolutiva (Rossoni 2013). A correlação reduzida em diversos clados superiores neste estudo, especialmente considerando a grande diversidade e riqueza de suas espécies (Tabela 1), é

congruente com as conclusões desses autores. De fato, uma das conclusões de um estudo abrangendo 165 milhões de anos de evolução dos mamíferos, é de que as taxas de evolução do tamanho, e por consequência muitas das variáveis morfológicas e ontogenéticas com relações alométricas, não estão vinculadas a especiação (Venditti et al 2011).

Logo, os resultados sugerem que o fator mais importante para a forma não é a alometria para os morcegos neotropicais. No entanto, os dados corroboram a hipótese de propriedades intrínsecas da filogenia, gerando cenários de convergência evolutiva quando grupos distintos são expostos as mesmas condições ecológicas. Da mesma forma, os dados dão suporte para a hipótese da filogenia atuar como fator de confusão nas análises envolvendo tamanho e forma. Se apenas fossem considerados os resultados que ignoram a informação filogenética, um modelo alométrico extremamente significativo seria incorretamente recuperado.

SIMILARIDADE E CONVERGÊNCIA

Quanto mais próximas filogeneticamente, mais as espécies se assimilam em relação ao tamanho e forma (Tabela 1). O sinal filogenético geralmente foi significativo nos grupos com maior riqueza, como nos níveis de superfamília e família, assim como nos agrupamentos não lineanos dentro de Phyllostomidae. Todos os clados nessa categoria apresentaram valores de K_{MULT} reduzidos, frequentemente menores do que 1. Valores reduzidos de K_{MULT} não necessariamente implicam na ausência de padrão nos caracteres, apenas que eles não são fortes o suficiente. Se algum valor está presente em mais de um ponto na árvore, como na ocorrência de convergência evolutiva, os valores recuperados serão baixos (Revell et al 2008, Kamilar & Cooper 2013). Com

exceção dos Desmodontinae, todos os demais grupos apresentaram sobreposição no morfoespaço, mostrando que existe convergência evolutiva entre os grupos.

O exemplo mais claro desse padrão é observado nos nectarívoros. Os morcegos nectarívoros possuem adaptações próprias para se alimentar do néctar, como a habilidade de pairar diante das flores, a língua alongada, lábio sulcado, e tendência ao alongamento do crânio nas espécies mais especializadas, chegando ao extremo em *Musonycteris harrisoni* (Figura 5, 7). A similaridade entre esses morcegos é tão grande seus membros foram todos agrupados em um único grupo, atualmente dividido em duas subfamílias distantes filogeneticamente, Glossophaginae e Lonchophyllinae (Datzmann et al 2010). Apesar do crânio alongado ser uma característica dos nectarívoros, existe uma zona de sobreposição no morfoespaço, ao longo da PC1, desses morcegos com os onívoros catadores (Figura 10). Isso se deve aos nectarívoros menos especializados, como os *Glossophaga* que complementam sua dieta de néctar com insetos e frutos (Alvarez et al 1991), e a onívoros catadores com crânio relativamente alongado, especialmente *Vampyrum spectrum*. Outro exemplo desse padrão é encontrado nos Carollinae e Rhinophyllinae, anteriormente reunidos em um único grupo devido as similaridades da forma, como ausência do arco zigomático, crânio alongado, e redução significativa dos molares (Figura 8).

O mesmo pode ser dito a respeito dos onívoros catadores, outrora reunidos nos Phyllostominae (e.g., Miller 1907, Wetterer et al 2000), devido a características em comum compartilhadas, como a dentição dilambdodonte e hábitos alimentares, além da forma do crânio similar (Figura 5, 7). Análises moleculares

demonstram que esse arranjo é polifilético, separando o grupo em cinco subfamílias distintas: Macrotinae, Phyllostominae, Micronycterinae, Glyphonycterinae, e Lonchorhininae (Van Den Bussche 1992, Baker et al 2003, Dávalos et al 2014). Evolutivamente, os onívoros catadores representam um grau evolutivo. Macrotinae representa o grupo mais primitivo não somente dos onívoros catadores como também dos Phyllostomidae, e representa muito bem a transição do espaço de borda para o espaço próximo, uma vez que suas espécies ainda capturam suas presas predominantemente no ar, usando para isso o uropatágio e cauda bem desenvolvidos.

Os maiores índices de similaridade filogenética foram encontrados nos Natalidae, Phyllostominae, e Myotinae, onde a sinal filogenético foi maior do que o esperado por Movimento Browniano (Tabela 1). Apenas três espécies de Natalidae foram analisadas, então o resultado pode ser derivado de viés amostral. No entanto, os Natalidae apresentam grandes similaridades com os Vespertilionidae, tanto que já foram agrupados no passado dentro dessa família. Dobson (1878) justificou esse arranjo dizendo que:

“This genus is evidently the representative of Kerivoula in the New World”
(p. 342).

O naturalista Augusto Ruschi descreveu uma espécie que ele julgava ser do gênero *Myotis* (Ruschi 1951), corretamente identificado posteriormente como uma espécie de *Natalus* (Ruschi 1970).

Os Phyllostominae apresentam grande variação de tamanho entre seus membros, a maior observada nos morcegos neotropicais abrangendo três ordens de grandeza, variando de 7–10 g em *Lophostoma brasiliense* a mais de

200 g em *Vampyrum spectrum*, o maior morcego da Região Neotropical, mas a forma é muito similar nas espécies mais próximas, como em *Lophostoma* e *Phyllostomus*, divergindo mais apenas em *Chrotopterus* e *Vampyrum*. As espécies de *Myotis* neotropicais são muito parecidas entre si, com identificação precisa das espécies desse gênero difícil, particularmente no complexo *Myotis nigricans*. Mesmo após a descrição de três espécies desse complexo, é possível que ainda assim o conceito de *M. nigricans* contenha espécies crípticas (Moratelli & Wilson 2011, Moratelli et al 2011).

Em qualquer escala da filogenia considerada, inclusiva ou exclusiva, os dados para os morcegos neotropicais corroboram a hipótese de que as espécies filogeneticamente mais próximas são mais similares na forma e tamanho que as espécies filogeneticamente distantes.

EVOLUÇÃO DA FORMA

Estima-se que a dieta dos morcegos do Eoceno seja insetívora devido ao tamanho corporal reduzido, estrutura corpórea e dentição similar aos insetívoros atuais, além da presença em material de provável origem estomacal em fósseis (e.g., Jepsen 1966). Simmons & Geisler (1998) sugere que *Icaronycteris* e *Archaeonycteris*, os mais primitivos, fossem predominantemente insetívoros por *perch hunting*, capturando insetos encontrados em superfícies ao se deslocar de um substrato ao outro, invés de capturar insetos aéreos durante o voo. Essa é uma estratégia muito eficaz para diminuir os custos do forrageamento, encontrada ainda hoje em alguns grupos (e.g., alguns Megadermatidae e Nycteridae) (Norberg & Rayner 1987). Grupos posteriores possuem adaptações para um voo mais refinado e prolongado, permitindo a captura de insetos em pleno voo, e maior autonomia de voo. Essa estratégia é basicamente a adotada

por grande parte dos morcegos atuais, classificada como Insetivoria Aérea de Borda, e é também aquela da qual derivam as demais formas de alimentação.

Nos morcegos neotropicais, essa forma de alimentação está presente nos Natalidae, Vespertilionidae, Emballonuridae, Furipteridae, Thyropteridae e Mormoopidae, sendo também a guilda alimentar prevista pelo modelo para o ancestral comum de todos esses grupos (Figura 5). Encontrei uma distribuição no morfoespaço congruente, com os morcegos insetívoros de borda ocupando a região central (Figura 11). A insetivoria de espaço aberto surge três vezes de forma independente, nos *Lasiurus* (Vespertilionidae), *Peropteryx* (Emballonuridae), e em Molossidae (Figura 5). A forma é tão similar, que todos os insetívoros estão basicamente sobrepostos no morfoespaço (Figura 11). Existe uma tendência a perder dentes nos Vespertilioninae, exemplificada pela perda de dois pré-molares nos *Eptesicus*, e também de um dos incisivos em *Lasiurus*, levando a um rostro mais curto e mais área proporcional dos molares. Essas alterações estão associadas a uma alimentação mais durófaga (Ghazali & Dzeverin 2013), sendo observada também nos Molossidae (e.g., *Promops*, *Molossus*; Freeman 1981) (Figura 6). *Lasiurus* e *Molossus* compartilham não somente a forma similar, mas também os mesmos hábitos alimentares (Figura 5).

A onivoria por arrasto está presente em dois pontos da filogenia dos morcegos neotropicais, nos Noctilionidae e em *Myotis albescens*. Os Noctilionidae possuem o crânio muito modificado em relação as demais espécies, enquanto *M. albescens* é muito similar aos demais *Myotis* estudados. A mesma forma de alimentação surge também em duas espécies do Novo Mundo não analisadas, *Myotis vivesi* (neártica) e *Macrophyllum macrophyllum* (crânio indisponível). A

ausência de padrão filogenético e morfológico nessa guilda sugere que ela é uma especialização alimentar pontual, surgindo quando há nichos ecológicos disponíveis. De fato, a onivoria por arrasto surge seis vezes de forma independente nos Myotinae, em regiões ecológicas diversas (Figura 12).

Com os Phyllostomidae surge uma mudança evolutiva chave para a diversidade dos morcegos, mudando o local de forrageamento do espaço de borda para o espaço imediatamente próximo do substrato, criando um novo nicho ecológico batizado de onívoros catadores. Com apenas uma exceção (*Micronycteris microtis*; Geipel et al 2013) os onívoros catadores complementam a ecolocalização com uma série de sinais auditivos, olfativos, e visuais para localizar os itens alimentares. Isso permitiu a exploração de diversos nichos não explorados, como a sanguivoria, nectarivoria e frugivoria. Essas mudanças de hábitos alimentares foram acompanhadas de mudanças significativas na forma do crânio, evidentes na distribuição das espécies no morfoespaço (Figura 10, 11) e nas alterações relativas ao ancestral estimadas pelo modelo (Figura 7, 8).

Também permitiu a existência de espécies com tamanhos maiores (Norberg & Rayner 1987). Barclay & Brigham (1991) demonstram que o tamanho das presas detectadas é proporcional ao tamanho do morcego, limitando insetívoros grandes a se alimentar de insetos grandes. No entanto, insetos grandes são raros e menos abundantes, limitando a existência de insetívoros grandes. De fato, o indomalaio *Cheiromeles torquatus* é o único insetívoro realmente grande (até 174 g; Harrison & Medway 1959, Freeman 1981), com a imensa maioria menor que 50 g (96.15% em Norberg & Rayner 1987).

O grupo mais destoante em relação a forma é composto por três espécies de morcegos vampiros, *Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata* e *Diaemus youngii*,

compondo os Desmodontinae (Figura 10, 11). Todos se alimentam predominantemente de sangue, com adaptações únicas como saliva anticoagulante e a língua e lábio inferior sulcados. O crânio possui incisivos muito desenvolvidos e projetados anteriormente, assim como molares praticamente vestigiais. Encontrei para o ancestral do grupo uma forma diferenciada do estoque ancestral dos Phyllostomidae, com redução dos molares e prolongamento do rostro na região dos incisivos (Figura 7), mas distante da forma dos Desmodontinae atuais (Figura 9, ver “PC2: Máximo”). Fenton (1992) discutiu a origem e evolução da sanguivoria e dos Desmodontinae, prevendo a existência de um ancestral com forma transicional entre uma dieta de larvas de insetos e fluidos corporais para uma especializada em sangue. A forma que encontrei neste trabalho através do modelo de estimativa ancestral é coerente com essa hipótese.

De forma geral, as mudanças na forma do crânio são pequenas, quase imperceptíveis, nos nós mais internos da filogenia (Figura 13, 14). As grandes diferenças ocorrem na base de agrupamentos mais próximos das pontas, especialmente quando ocorre uma mudança de hábitos alimentares (Figura 6, 7, 8). Os resultados sugerem um cenário de ancestrais muito similares apresentando intensa irradiação adaptativa quando em novos nichos ecológicos se mostram disponíveis, dando suporte para hipótese de que invasões de novos nichos ecológicos são acompanhadas de modificações na forma craniana. Nenhum grupo deixa isso tão evidente quanto os morcegos frugívoros da subfamília Stenodermatinae.

Um em cada quatro morcegos neotropicais é um Stenodermatinae, tamanha a diversidade do grupo. A adaptação à frugivoria é crescente dentro do grupo, com

os Sturnirini mais primitivos até os Stenodermatina, que se alimentam exclusivamente de frutas (Rojas et al 2011). A forma reflete essa especialização crescente, apresentando crânio com rostros achatados e com área dos molares grande (Figura 8). Essa tendência é tão forte nos Stenodermatina que eles são comumente chamados de *short-faced bats*, evidente em espécies como *Ametrida centurio* (Dávalos et al 2007), que possui o crânio tão achatado que a espécie se encontra no extremo positivo da PC1 no morfoespaço (Figura 10). Outras espécies complementam a dieta com outras partes da planta, como folhas em *Platyrrhinus* e *Artibeus* (Zortéa & Mendes 1993, Aguiar 2005), e grãos nos *Chiroderma* (Nogueira & Peracchi 2003). A frugivoria demanda do crânio propriedades biomecânicas únicas, mas que também permitem a expansão no morfoespaço, potencialmente elevando as taxas de especiação (Dumont et al 2012, 2014). Shi & Rabosky (2015) demonstrou que a diversificação de todos os morcegos é bem homogênea exceto pelos Stenodermatinae, que apresentam taxas de diversificação muito elevadas, demonstrando que a frugivoria foi uma adaptação chave para a diversificação dos morcegos neotropicais.

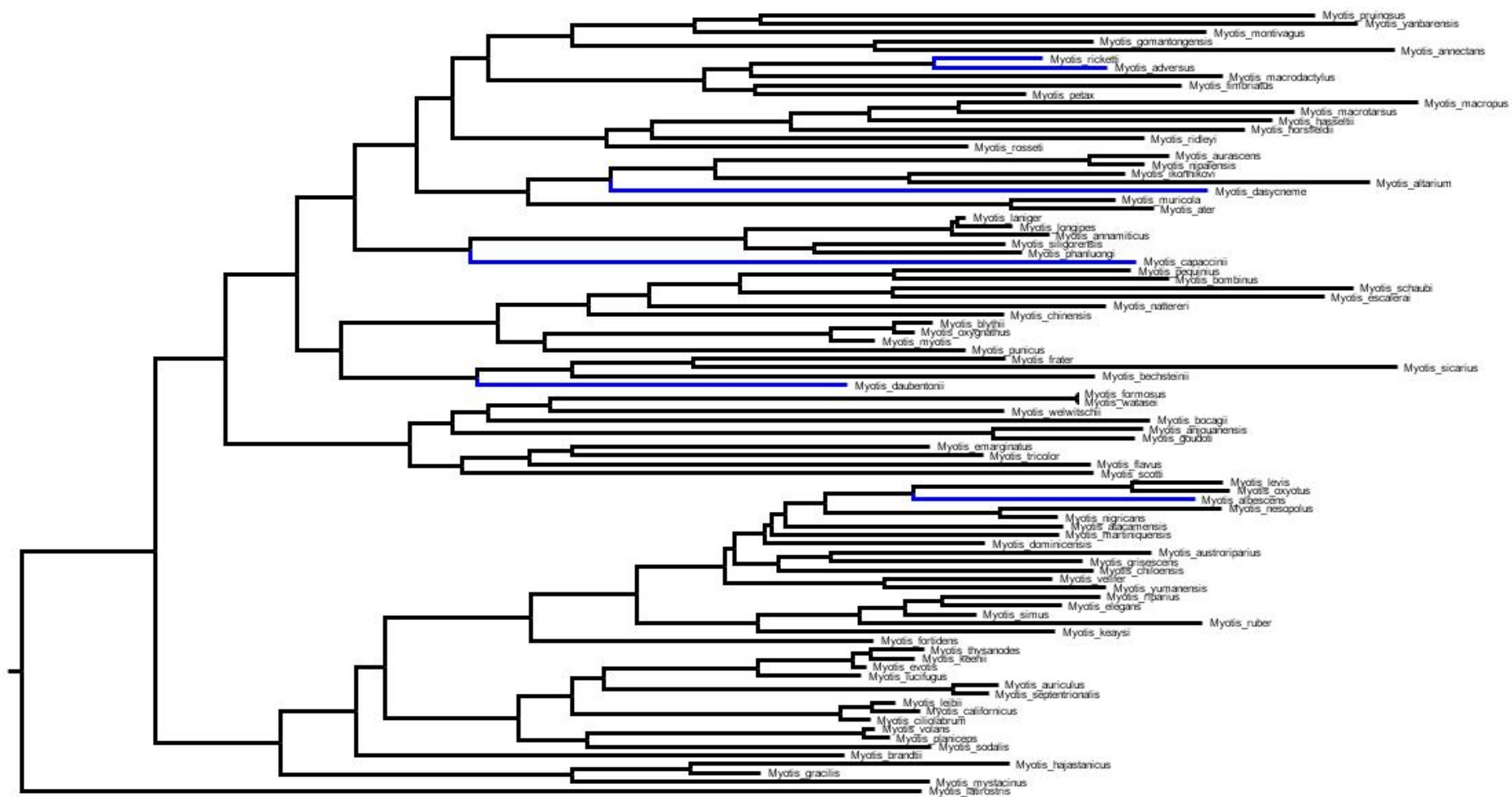


Figura 12: Filogenia abrangente da subfamília Myotinae, destacando em azul os grupos onde a onivoria por arrasto surgiu. Adaptado de Shi & Rabosky (2015).

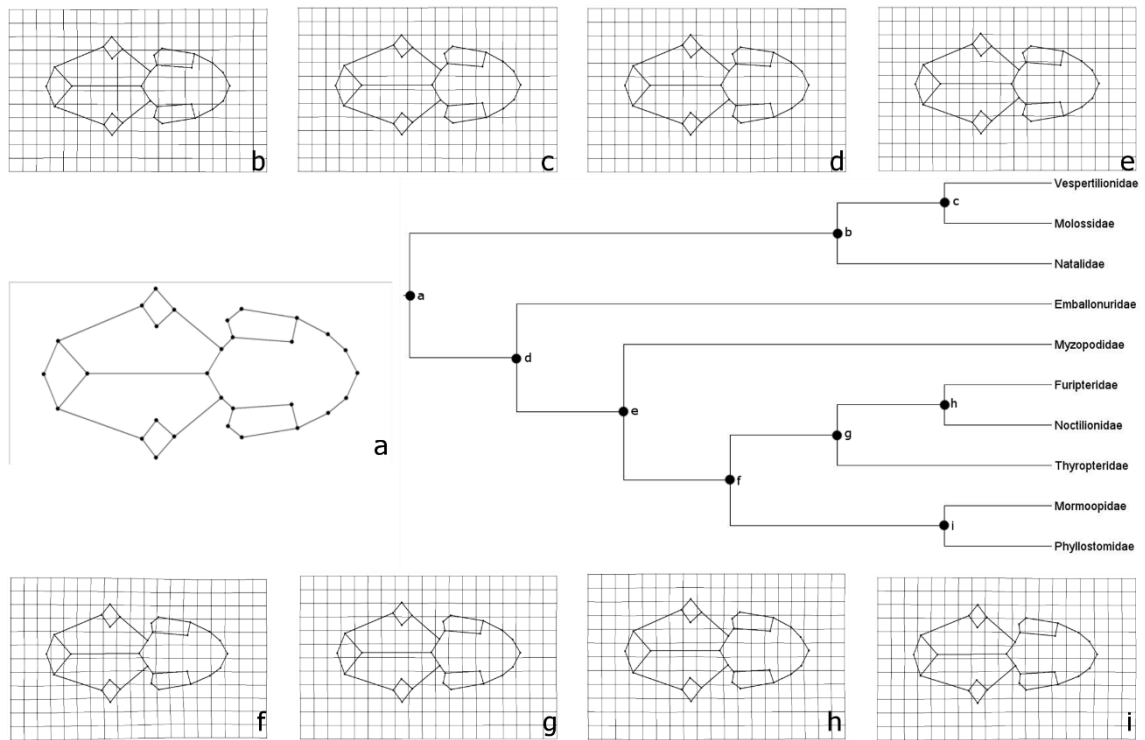


Figura 13: Grades de deformação dos nós internos da filogenia dos morcegos ancestrais. a = Yangochiroptera; b = Vespertilionoidea; e = Noctilionoidea.

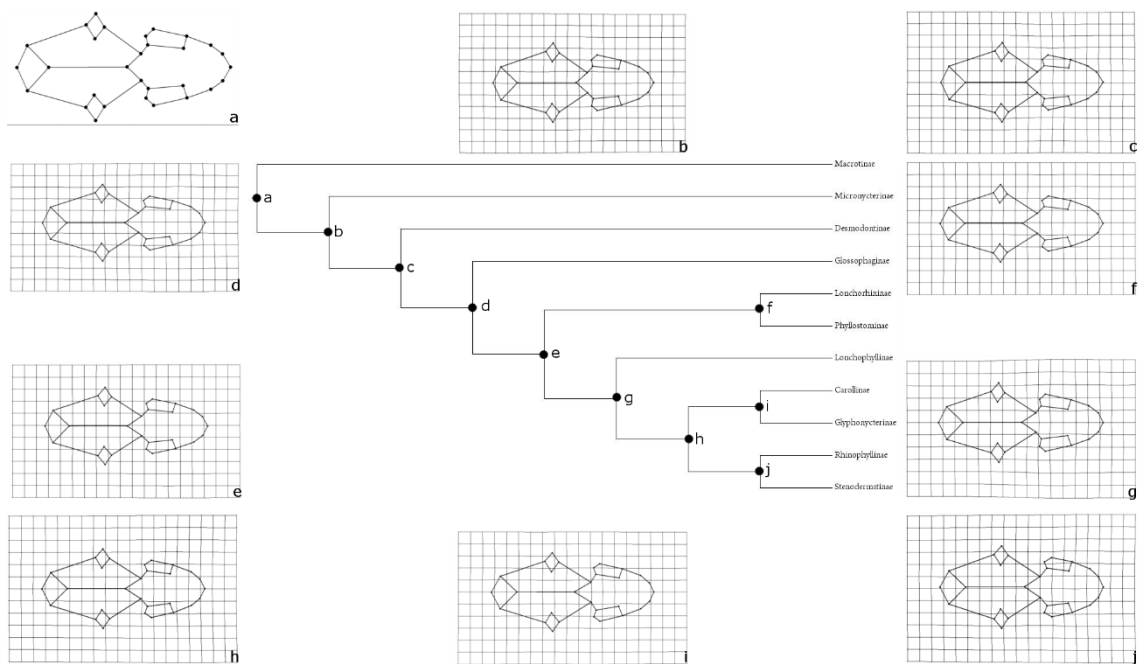


Figura 14: Grades de deformação dos nós internos da filogenia dos Phyllostomidae. b = Karyovarians; c = Victivarians; d = Phylovarians; e = "Omegavarians"; g = Dulcivarians; h = Nullicauda; j = Carporvarians.

CONCLUSÕES

A forma do crânio nos morcegos neotropicais é influenciada consideravelmente pela similaridade do nicho ecológico, com efeitos quase desprezíveis em modelos puramente alométricos, em contraste com outros grupos de mamíferos, falseando a hipótese de tendências alométricas.

É a similaridade de nicho que desempenha a maior influência na forma craniana, independentemente da posição filogenética, gerando cenários de convergência evolutiva nos morcegos neotropicais, corroborando essa hipótese. A forma possui sinal filogenético relativamente baixo, porém significativo, dando suporte para a hipótese de convergência, e também à hipótese de similaridade proporcional a proximidade filogenética.

As informações filogenéticas influenciam significativamente as análises. Sem esses dados, os modelos puramente alométricos geram resultados extremamente significativos independente do grupo analisado, enquanto modelos que a consideram praticamente não recuperam correlações significativas. Logo, a filogenia é imprescindível para qualquer análise evolutiva comparativa, devido a sua influência tanto nas variáveis dependentes quanto independentes, corroborando a hipótese de que a informação filogenética é uma variável de confusão.

As mudanças na forma estão concentradas próximas as pontas da filogenia, com os nós mais profundos apresentando pouquíssimas modificações. A mudança é quase sempre acompanhada de uma alteração nos hábitos alimentares, evidenciando um intenso papel da irradiação adaptativa, especialmente nos Stenodermatinae, e também corroborando a hipótese de que as mudanças de

nicho ecológico são acompanhadas de modificações intensas na forma do crânio.

Em conclusão, as diferenças na forma do crânio dos morcegos surgem de propriedades intrínsecas à cada linhagem evolutiva, sem o papel de tendências alométricas, quando analisadas de um ponto de vista macroevolutivo, levando a filogenia em consideração.

REFERÊNCIAS

- Adams, D. C. 2014a. A Generalized K Statistic for Estimating Phylogenetic Signal from Shape and Other High-Dimensional Multivariate Data. *Syst. Biol.* 63:685–697.
- Adams, D. C. 2014b. A Method for Assessing Phylogenetic Least Squares Models for Shape and Other High-Dimensional Multivariate Data. *Evolution* (N. Y). 68:2675–2688.
- Adams, D. C., and E. Otárola-Castillo. 2013. Geomorph: An R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods Ecol. Evol.* 4:393–399.
- Adams, D. C., F. J. Rohlf, and D. E. Slice. 2013. A field comes of age: Geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix* 24:7–14.
- Adkins, R. M., and R. L. Honeycutt. 1991. Molecular phylogeny of the superorder Archonta. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 88:10317–10321.
- Aguiar, L. M. S. 2005. First record on the use of leaves of *Solanum lycocarpum* (Solanaceae) and fruits of *Emmotum nitens* (Icacinaeae) by *Platyrrhinus*

- lineatus* (E. Geoffroy) (Chiroptera, Phyllostomidae) in the Brazilian Cerrado. Rev. Bras. Zool. 22:509–510.
- Alvarez, J., M. R. Willig, J. Knox Jones, and W. D. Webster. 1991. *Glossophaga soricina*. Mamm. Species 379:1–7.
- Avila-Flores, R., J. J. Flores-Martínez, and J. Ortega. 2002. *Nyctinomops laticaudatus*. Mamm. Species 1–6.
- Baker, R. J., S. R. Hooper, C. A. Porter, and R. A. Van den Bussche. 2003. Diversification among New World leaf-nosed bats: An evolutionary hypothesis and classification inferred from digenomic congruence of DNA sequence. Occas. Pap. Museum Texas Tech Univ. 1–32.
- Barclay, R. M. R., and R. M. Brigham. 1991. Prey detection, dietary niche breadth, and body size in bats: why are Aerial Insectivorous bats so small? Am. Nat. 137:693–703.
- Bartlett, M. S. 1937. Properties of sufficiency and statistical tests. Proc. R. Soc. London A Math. Phys. Sci. 160:268–282.
- Blumenbach, J. F. 1779. Handbuch der Naturgeschichte.
- Bookstein, F. L. 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. Stat. Sci. 1:181–242.
- Bookstein, F. L. 1989. “Size and Shape”: A Comment on Semantics. Syst. Zool. 38:173–180.

- Botero-Castro, F., M. K. Tilak, F. Justy, F. Catzeflis, F. Delsuc, and E. J. P. Douzery. 2013. Next-generation sequencing and phylogenetic signal of complete mitochondrial genomes for resolving the evolutionary history of leaf-nosed bats (Phyllostomidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 69:728–739. Elsevier Inc.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.*
- Darwin, C., and A. R. Wallace. 1858. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection. *J. Proc. Linn. Soc. London, Zool.* 3:45–62.
- Dávalos, L. M. 2007. Short-faced bats (Phyllostomidae: Stenodermatina): A Caribbean radiation of strict frugivores. *J. Biogeogr.* 34:364–375.
- Dávalos, L. M., A. L. Cirranello, J. H. Geisler, and N. B. Simmons. 2012. Understanding phylogenetic incongruence: lessons from phyllostomid bats.
- Dávalos, L. M., P. M. Velazco, O. M. Warsi, P. D. Smits, and N. B. Simmons. 2014. Integrating Incomplete Fossils by Isolating Conflicting Signal in Saturated and Non-Independent Morphological Characters. *Syst. Biol.* 63:582–600.
- Denzinger, A., and H. U. Schnitzler. 2013. Bat guilds, a concept to classify the highly diverse foraging and echolocation behaviors of microchiropteran bats. *Front. Physiol.* 4:1–15.

- Dobson, G. E. 1878. Catalogue of the Chiroptera in the Collections of the British Museum. British Museum (Natural History), London.
- Dumont, E. R., L. M. Dávalos, A. Goldberg, S. E. Santana, K. Rex, and C. C. Voigt. 2012. Morphological innovation, diversification and invasion of a new adaptive zone. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* 279:1797–1805.
- Dumont, E. R., K. Samadevam, I. Grosse, O. M. Warsi, B. Baird, and L. M. Dávalos. 2014. Selection for mechanical advantage underlies multiple cranial optima in new world leaf-nosed bats. *Evolution.* 68:1436–1449.
- Felsenstein, J. 1973. Maximum-likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters. *Am. J. Hum. Genet.* 25:471–492.
- Fenton, M. B. 1992. Wounds and the origin of blood-feeding in bats. *Biol. J. Linn. Soc.* 47:161–171.
- Flynn, J. J., and A. R. Wyss. 1998. Recent advances in South American mammalian paleontology. *Trends Ecol. Evol.* 13:449–454.
- Freeman, P. W. 1979. Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. *J. Mammal.* 60:467–479.
- Freeman, P. W. 1981. A Multivariate Study of the Family Molossidae (Mammalia, Chiroptera): Morphology, Ecology, Evolution. *Fieldiana Zool.* 7:1–173.
- Funk, D. J., and K. E. Omland. 2003. Species-Level Paraphyly and Polyphyly: Frequency, Causes, and Consequences, with Insights from Animal Mitochondrial DNA. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34:397–423.

- Gardner, A. L. 2008. Mammals of South America Volume 1 Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats. The University of Chicago Press, Chicago.
- Geipel, I., K. Jung, and E. K. V. Kalko. 2013. Perception of silent and motionless prey on vegetation by echolocation in the gleaning bat *Micronycteris microtis*. Proc. R. Soc. London B Biol. Sci. 280:20122830.
- Ghazali, M., and I. Dzeverin. 2013. Correlations Between Hardness of Food and Craniodental Traits in Nine *Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae). Vestn. Zool. 47:73–82.
- Goodall, C. 1991. Procrustes Methods in the Statistical Analysis of Shape. J. R. Stat. Soc. B 53:285–339.
- Gower, J. C. 1975. Generalized Procrustes Analysis. Psychometrika 40:33–51.
- Gregorin, R., and A. L. Cirranello. 2015. Phylogeny of Molossidae Gervais (Mammalia: Chiroptera) inferred by morphological data. Cladistics 32:1–34.
- Gunnell, G. F., B. F. Jacobs, P. S. Herendeen, J. J. Head, E. Kowalski, C. P. Msuya, F. A. Mizambwa, T. Harrison, J. Habersetzer, and G. Storch. 2003. Oldest placental mammals from Sub-Saharan Africa: Eocene microbat from Tanzania - Evidence for early evolution of sophisticated echolocation. Palaeontol. Electron. 5:1–10.
- Gunnell, G. F., and N. B. Simmons. 2005. Fossil Evidence and the Origin of Bats. J. Mamm. Evol. 12:209–246.

- Harrison, T., and Lord Medway. 1959. "Bat Erosion" at Niah Great Caves. *Nature* 183:971.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular Versus Morphological Approaches to Systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18:23–42.
- Holland, R. A. 2004. Echolocation signal structure in the Megachiropteran bat *Rousettus aegyptiacus* Geoffroy 1810. *J. Exp. Biol.* 207:4361–4369.
- Illiger, J. K. W. 1811. *Prodromus Systematis Mammalium et Avium additis Terminis Zoographicis Utriusque Classis, eorumque versione Germanica.*
- Jepsen, G. L. 1966. Early Eocene bat from Wyoming. *Science* 154:1333–1339.
- Jones, K. E. 2015. Evolutionary allometry of lumbar shape in Felidae and Bovidae. *Biol. J. Linn. Soc.* 116:721–740.
- Jones, K. E., O. R. P. Bininda-Emonds, J. L. Gittleman, G. Jones, and M. W. Holderied. 2005. Bat echolocation calls: adaptation and convergent evolution. *Evolution.* 59:2243–2255.
- Kamilar, J. M., and N. Cooper. 2013. Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 368:1–10.
- Kendall, D. G. 1977. The diffusion of shape. *Adv. Appl. Probab.* 9:428–430.
- Labandeira, C. C., and J. J. Sepkoski. 1993. Insect Diversity in the Fossil Record. *Science.* 261:310–315.

- Lim, B. K., M. D. Engstrom, J. W. Bickham, and J. C. Patton. 2008. Molecular phylogeny of New World sheath-tailed bats (Emballonuridae: Diclidurini) based on loci from the four genetic transmission systems in mammals. *Biol. J. Linn. Soc.* 93:189–209.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Tomus I. 10th ed. Laurentii Salvii, Holmiae.
- MacFadden, B. J. 2005. Fossil Horses – Evidence for Evolution. *Science*. 307:1728–1730.
- Mathee, C. A., G. Eick, S. Willows-Munro, C. Montgelard, A. T. Pardini, and T. J. Robinson. 2007. Indel evolution of mammalian introns and the utility of non-coding nuclear markers in eutherian phylogenetics. *Mol. Phylogenet. Evol.* 42:827–837.
- Meloro, C., N. C. Cáceres, F. Carotenuto, J. Sponchiado, G. L. Melo, F. Passaro, and P. Raia. 2015. Chewing on the trees: Constraints and adaptation in the evolution of the primate mandible. *Evolution*. 69:1690–1700.
- Meloro, C., P. Raia, P. Piras, C. Barbera, and P. O'Higgins. 2008. The shape of the mandibular corpus in large fissiped carnivores: Allometry, function and phylogeny. *Zool. J. Linn. Soc.* 154:832–845.
- Miller, G. S. 1907. The families and genera of bats. *Bull. U.S. Natl. Museum* 57:1–282.

- Miller, J. A., and G. Hormiga. 2004. Clade stability and the addition of data: A case study from erigonine spiders (Araneae: Linyphiidae, Erigoninae). *Cladistics* 20:385–442.
- Moratelli, R., A. L. Peracchi, D. Dias, and J. A. Oliveira. 2011. Geographic variation in South American populations of *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Chiroptera, Vespertilionidae), with the description of two new species. *Mamm. Biol.* 76:592–607
- Moratelli, R., and D. E. Wilson. 2011. A new species of *Myotis* Kaup, 1829 (Chiroptera, Vespertilionidae) from Ecuador. *Mamm. Biol.* 76:608–614.
- Mosimann, J. E. 1970. Size Allometry: Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions. *J. Am. Stat. Assoc.* 65:930–945.
- Münkemüller, T., S. Lavergne, B. Bzeznik, S. Dray, T. Jombart, K. Schiffers, and W. Thuiller. 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods Ecol. Evol.* 3:743–756.
- Nery, M. F., D. J. González, F. G. Hoffmann, and J. C. Opazo. 2012. Resolution of the laurasiatherian phylogeny: Evidence from genomic data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 64:685–689.
- Nishihara, H., M. Hasegawa, and N. Okada. 2006. Pegasoferae, an unexpected mammalian clade revealed by tracking ancient retroposon insertions. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103:9929–9934.

- Nogueira, M. R., and A. L. Peracchi. 2003. Fig-Seed Predation By 2 Species of *Chiroderma*: Discovery of a New Feeding Strategy in Bats. *J. Mammal.* 84:225–233.
- Norberg, U. M., and J. M. V. Rayner. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 316:335–427.
- Novaes, R. L., R. Souza, E. Ribeiro, A. Siqueira, A. Greco, and R. Moratelli. 2015. First evidence of frugivory in *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae, Myotinae). *Biodivers. Data J.* 3:e6841.
- Pagel, M. 1994. Detecting correlated evolution of phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* 255:37–45.
- Paradis, E., J. Claude, and K. Strimmer. 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20:289–290.
- Plumpton, D. L., and J. Knox Jones. 1992. *Rhynchonycteris naso*. *Mamm. Species* 413:1–5.
- Porto, A., L. T. Shirai, F. B. de Oliveira, and G. Marroig. 2013. Size Variation, Growth Strategies, and the Evolution of Modularity in the Mammalian Skull: Size Variation and Its Evolutionary Implications. *Evolution.* 67:3305–3322.
- Pumo, D. E., P. S. Finamore, W. R. Franek, C. J. Phillips, S. Tarzami, and D. Balzarano. 1998. Complete mitochondrial genome of a neotropical fruit bat,

Artibeus jamaicensis, and a new hypothesis of the relationships of bats to other eutherian mammals. *J. Mol. Evol.* 47:709–717.

R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing.

Raia, P., F. Carotenuto, C. Meloro, P. Piras, and D. Pushkina. 2010. The shape of contention: Adaptation, history, and contingency in ungulate mandibles. *Evolution.* 64:1489–1503.

Revell, L. J., and L. J. Harmon. 2008. Testing quantitative genetic hypotheses about the evolutionary rate matrix for continuous characters. *Evol. Ecol. Res.* 10:311–331.

Revell, L. J., L. J. Harmon, and D. C. Collar. 2008. Phylogenetic Signal, Evolutionary Process, and Rate. *Syst. Biol.* 57:591–601.

Rezsutek, M., and G. N. Cameron. 1993. *Mormoops megalophylla*. *Mamm. Species* 448:1–5.

Rohlf, F. J. 2015. The tps series of software. *Hystrix* 26:9–12.

Rojas, D., Á. Vale, V. Ferrero, and L. Navarro. 2011. When did plants become important to leaf-nosed bats? Diversification of feeding habits in the family Phyllostomidae. *Mol. Ecol.* 20:2217–2228.

Rosenberg, M. S., and S. Kumar. 2001. Incomplete taxon sampling is not a problem for phylogenetic inference. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98:10751–10756.

- Rossoni, D. M. 2013. Integração morfológica craniana em morcegos da Família Phyllostomidae. Universidade de São Paulo.
- Ruschi, A. 1951. Morcegos do Estado do Espírito Santo. Família Vespertilionidae, chave analítica para os gêneros e espécies representadas no E. Santo. Descrição de *Myotis nigricans nigricans* e *Myotis espiritosantensis* n. sp. e algumas observações a seu respeito. Bol. do Mus. Biol. Mello Leitão 4:1–13.
- Ruschi, A. 1970. Morcegos do Estado do Espírito Santo. Chaves analíticas e artificiais para a determinação das Famílias, Gêneros, espécies e subespecies dos morcegos representados no E. E. Santo, com a descrição de uma nova espécie da Família Natalidae Miller, 1899 da região do Rio Itaunas, em Conceição da Barra e Rio Mucurí ao Sul da Bahia: *Natalus espiritosantensis* n. sp. Bol. do Mus. Biol. Mello Leitão 34:1–11.
- Schluter, D. 1996. Adaptive radiation along genetic lines of least resistance. *Evolution*. 50:1766–1774.
- Scotland, R. W., R. G. Olmstead, and J. R. Bennett. 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology. *Syst. Biol.* 52:539–548.
- Sears, K. E., R. R. Behringer, J. J. Rasweiler, and L. A. Niswander. 2006. Development of bat flight: morphologic and molecular evolution of bat wing digits. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103:6581–6586.
- Shi, J. J., and D. L. Rabosky. 2015. Speciation dynamics during the global radiation of extant bats. *Evolution*. 69:1528–1545.

- Simmons, N. B. 2005a. Order Chiroptera. In *Mammal Species of the World*, 3rd edition, ed. D.E. Wilson and D.M. Reeder, p. 312-529. The John Hopkins Press, Baltimore.
- Simmons, N. B. 2005b. An Eocene Big Bang for Bats. *Science*. 307:527–528.
- Simmons, N. B., and J. H. Geisler. 1998. Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, and *Palaeochiropteryx* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bull. Am. Museum Nat. Hist.* 235:1–182.
- Simmons, N. B., K. L. Seymour, J. Habersetzer, and G. F. Gunnell. 2008. Primitive Early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation. *Nature* 451:818–821.
- Solmsen, E.-H. 1994. Vergleichende Untersuchungen zur Schädelkonstruktion der neuweltlichen Blütenfledermäuse sowie zu ihrer systematischen Ordnung unter besonderer Berücksichtigung der Glossophaginae (Phyllostomatidae, Chiroptera, Mammalia). *Bonn. Zool. Monogr.* 44:1–388.
- Springer, M. S., E. C. Teeling, O. Madsen, M. J. Stanhope, and W. W. de Jong. 2001. Integrated fossil and molecular data reconstruct bat echolocation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 98:6241–6246.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30:1312–1313.

- Teeling, E. C. 2009. Hear, hear: the convergent evolution of echolocation in bats? *Trends Ecol. Evol.* 24:351–354.
- Teeling, E. C., M. S. Springer, O. Madsen, P. Bates, S. J. O'Brien, and W. J. Murphy. 2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science*. 307:580–584.
- Uhen, M. D. 2010. The Origin(s) of Whales. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 38:189–219.
- Upham, N. S., and B. D. Patterson. 2012. Diversification and biogeography of the Neotropical caviomorph lineage Octodontoidea (Rodentia: Hystricognathi). *Mol. Phylogenet. Evol.* 63:417–429.
- Van den Bussche, R. A. 1992. Restriction-site variation and molecular systematics of New World Leaf-Nosed bats. *J. Mammal.* 73:29–42.
- Venditti, C., A. Meade, and M. Pagel. 2011. Multiple routes to mammalian diversity. *Nature* 479:393–396.
- Villalobos-Chaves, D., S. Padilla-Alvárez, and B. Rodríguez-Herrera. *No prelo.* Seed predation by the wrinkle-faced bat *Centurio senex*: a new case of this unusual feeding strategy in Chiroptera. *J. Mammal.*
- Weiner, J. 2015. pca3d: Three dimensional PCA plots. R package version 0.8.
- Wetterer, A. L., M. V. Rockman, and N. B. Simmons. 2000. Phylogeny of Phyllostomid Bats (Mammalia: Chiroptera): Data From Diverse

Morphological Systems, Sex Chromosomes, and Restriction Sites. Bull. Am. Museum Nat. Hist. 248:1–200.

Wilf, P., and C. C. Labandeira. 1999. Response of Plant-Insect Associations to Paleocene-Eocene Warming. Science. 284:2153–2156.

Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, and H. D. Sheets. 2002. Geometric morphometrics for biologists: a primer. 2nd ed. Elsevier.

Zortéa, M., and S. L. Mendes. 1993. Folivory in the Big Fruit-eating Bat, *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in eastern Brazil. J. Trop. Ecol. 9:117.

ANEXO

Lista de espécimes analisados.

Guildas

- I: Insetivoria aérea de borda
- II: Insetivoria aérea de espaço aberto
- III: Onivoria por arrasto
- IV: Onivoria catadora
- V: Frugivoria
- VI: Nectarivoria
- VIII: Sanguivoria

Instituições

- KU: Mammal Collection of the University of Kansas
- MS: Recent Mammal Collection of the American Museum of Natural History
- UFES-MAM: Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Espírito Santo
- UMMZ: Museum of Zoology, University of Michigan
- USNM: Mammal Collection of the National Museum of Natural History

Códigos de Coletor (todos armazenados no LABEQ-UFES)

- AD: Albert David Ditchfield
- AST: Arthur Setsuo Tahara
- CT: Carlos Tiago Machel
- GM: Geovana Mendes
- LN: Leandro Novaes
- MHA: Márcio Henrique Almeida
- MO: Monik Oprea
- PM: Poliana Mendes
- RF: Richelle Freitas
- RZ: Rafael Zerbini
- TM: Tatiana Matos
- TV: Thiago Vieira
- VP: Vinícius Teixeira Pimenta

Superfamília	Família	Subfamília	Espécie	Guildd	Espécimes Analisados
Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Balantiopteryx io</i>	I	UMMZ 108499
Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Balantiopteryx plicata</i>	I	UMMZ 99988
Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Centronycteris maximiliani</i>	I	UFES-MAM 2050; VP 310, 475, 500
Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Peropteryx kappleri</i>	II	UMMZ 105778
Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Peropteryx macrotis</i>	II	AD 970, 972; MS 7496; TV 68
Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Rhynchonycteris naso</i>	I	UMMZ 76741; VP 305
Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Saccopteryx bilineata</i>	I	MS 7508; UMMZ 96507; VP 215, 257, 304
Emballonuroidea	Emballonuridae	Emballonurinae	<i>Saccopteryx leptura</i>	I	MO 103B; UMMZ 160591; VP 45, 87, 272
Noctilionoidea	Myzopodidae	-	<i>Myzopoda aurita</i>	I	UMMZ
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Macrotinae	<i>Macrotus waterhousii</i>	IV	MS 2007; UMMZ 90472
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Micronycterinae	<i>Lampronycteris brachyotis</i>	IV	RF 28; VP 288
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Micronycterinae	<i>Micronycteris hirsuta</i>	IV	PM 20; UMMZ 124174; VP 507
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Micronycterinae	<i>Micronycteris megalotis</i>	IV	UMMZ 112045
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Micronycterinae	<i>Micronycteris microtis</i>	IV	AD 786, 798, 799, 926, 951, 952, 959, 996; CT 38; MO 120; RZ 84
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Micronycterinae	<i>Micronycteris minuta</i>	IV	AD 792; GM 35, 37; MO 110; VP 18, 513
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Desmodontinae	<i>Desmodus rotundus</i>	VII	TV 21; UFES-MAM 863, 1218, 2045, 2106, 2107, 2108, 2109, 2349, 2350; VP 141
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Desmodontinae	<i>Diaemus youngii</i>	VII	UFES-MAM 2782
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Desmodontinae	<i>Diphylla ecaudata</i>	VII	AD 1058; TM 14; UMMZ 99088
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Lonchorhinae	<i>Lonchorhina aurita</i>	IV	GM 33; LN 58; PM 28, 29; RF 10, 11; VP 264, 311, 316, 317
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Chrotopterus auritus</i>	IV	PM 55; RF 16; UFES-MAM 398; UMMZ 124358
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Gardnerycteris crenulatum</i>	IV	VP 39, 240, 474, 493
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Lophostoma brasiliense</i>	IV	MO 101; MS 71619; TV 20; UMMZ 160615
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Lophostoma carrikeri</i>	IV	MS 30181
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Lophostoma evotis</i>	IV	UMMZ 114381
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Lophostoma silvicola</i>	IV	UMMZ 122198
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Mimon bennettii</i>	IV	CT 49; RF 7; UFES-MAM 2781, 2791; VP 323
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Mimon cozumelae</i>	IV	UMMZ 109756
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Phylloderma stenops</i>	IV	MS 126868
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Phyllostomus discolor</i>	IV	LN 36. MO 106; TV 8, 13; UFES-MAM 296; VP 113
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Phyllostomus elongatus</i>	IV	RZ 50; UMMZ 160619
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Phyllostomus hastatus</i>	IV	AD 944, 1039, 1052, 1053; CT 28; VP 72, 286
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Tonatia bidens</i>	IV	PM 14, 24; VP 329
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Tonatia saurophila</i>	IV	VP 227, 353, 354
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Trachops cirrhosus</i>	IV	CT 19; PM 31; RF 15, 30; RZ 41, 43; TV 10, 121; UFES-MAM 2049, 2125, 2126, 2127; VP 17, 126

Superfamília	Família	Subfamília	Espécie	Guildd	Espécimes Analisados
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Phyllostominae	<i>Vampyrum spectrum</i>	IV	KU
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Anoura caudifer</i>	VI	AST 47; PM 9; TV 22; UFES-MAM 413; VP 5
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Anoura geoffroyi</i>	VI	MO 114; UFES-MAM 392, 393, 2044, 2080, 2092; VP 118
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Anoura latidens</i>	VI	USNM 370119
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Brachyphylla cavernarum</i>	VI	UMMZ
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Choeroniscus godmani</i>	VI	UMMZ 83316
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Choeroniscus minor</i>	VI	MS 6072; UFES-MAM 2783
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Choeronycteris mexicana</i>	VI	UMMZ 93564
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Erophylla bombifrons</i>	VI	UMMZ 68205
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Erophylla sezekorni</i>	VI	UMMZ 97624
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Glossophaga commissarisi</i>	VI	UMMZ 108497
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Glossophaga morenoi</i>	VI	UMMZ 114831
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Glossophaga soricina</i>	VI	AD 961; VP 49, 54, 86, 115, 127, 244, 249, 262, 263, 278, 280, 301, 302, 372, 387, 389, 463
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Hylonycteris underwoodi</i>	VI	UMMZ 113582
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	VI	UMMZ 77738
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Monophyllus redmani</i>	VI	UMMZ 123278
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glossophaginae	<i>Musonycteris harrisoni</i>	VI	UMMZ 110524
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Lonchophyllinae	<i>Hsunycteris thomasi</i>	VI	MS 16120; UMMZ 160710
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Lonchophyllinae	<i>Lionycteris spurrelli</i>	VI	UMMZ 160713
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Lonchophyllinae	<i>Lonchophylla robusta</i>	VI	UMMZ 112036
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Carollinae	<i>Carollia brevicauda</i>	V	UMMZ 160673
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Carollinae	<i>Carollia castanea</i>	V	UMMZ 160702
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Carollinae	<i>Carollia perspicillata</i>	V	AD 924; CT 5, 8, 10, 11, 14, 15, 40; RZ 27, 31, 42, 48, 55, 65, 72, 126; VP 2, 16, 31, 37, 38, 47, 59, 60, 62, 75, 99, 100, 102, 108, 114, 123, 124, 138, 153, 154, 155, 156, 168, 169, 170, 194, 196, 206, 224, 246, 281, 282, 283, 284, 285, 298, 299, 300, 315
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Carollinae	<i>Carollia subrufa</i>	V	UMMZ 116675
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glyphonycterinae	<i>Glyphonycteris daviesi</i>	IV	UFES-MAM 2784
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glyphonycterinae	<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	IV	UFES-MAM 2787; UMMZ 125173
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Glyphonycterinae	<i>Trinycteris nicefori</i>	IV	VP 327, 418, 499
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Rhinophyllinae	<i>Rhinophylla pumilio</i>	V	AD 795; AST 5; CT 17, 18, 33, 34, 35, 36, 50; VP 35, 56, 74, 97, 98, 142, 173, 211, 266, 314
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Ametrida centurio</i>	V	UMMZ 53108
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Ardops nichollsi</i>	V	MS 213951
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Artibeus fimbriatus</i>	V	AD 966; CT 16; VP 1, 6, 9, 11, 12, 130, 140, 214, 248, 452
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Artibeus fraterculus</i>	V	MS 47248

Superfamília	Família	Subfamília	Espécie	Guildd	Espécimes Analisados
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Artibeus jamaicensis</i>	V	UMMZ 123275
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Artibeus lituratus</i>	V	AD 921, 927, 929, 930, 938, 963, 964, 965, 991, 992, 1001; CT 2, 6; LN 2, 38; RZ 52; VP 8, 10, 23, 53, 57, 70, 82, 103, 117, 129, 132, 158, 251, 268, 423, 424
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Artibeus obscurus</i>	V	AD 962; CT 3, 4, 12; RZ 39; VP 19, 33, 52, 77, 91, 111, 116, 225, 235, 236, 247, 267, 427, 428, 429, 451
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Artibeus planirostris</i>	V	GM 31; RZ 61; UFES-MAM 299, 1958; VP 69
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Chiroderma doriae</i>	V	GM 1
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Chiroderma salvini</i>	V	UMMZ 112032
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Chiroderma trinitatum</i>	V	UMMZ 158061
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Chiroderma villosum</i>	V	GM 49; MO 19, 58, 60, 65; PM 54; VP 258
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Dermanura anderseni</i>	V	UMMZ 160646
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Dermanura azteca</i>	V	UMMZ 110526
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Dermanura phaeotis</i>	V	UMMZ 115142
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Mesophylla macconnelli</i>	V	MS 186433
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Phyllops falcatus</i>	V	UMMZ 123279
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	V	UMMZ 169038
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Platyrrhinus helleri</i>	V	UMMZ 112024
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Platyrrhinus infuscus</i>	V	UMMZ 160628
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Platyrrhinus lineatus</i>	V	VP 7, 110, 137, 139, 198, 213, 223
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Platyrrhinus recifinus</i>	V	VP 3, 51, 259, 261, 277
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Platyrrhinus vittatus</i>	V	UMMZ 116681
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Pygoderma bilabiatum</i>	V	AD 995; GM 23; MO 59, 64; TV 61
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Stenoderma rufum</i>	V	UMMZ 156615
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira bogotensis</i>	V	USNM 251989
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira erythromos</i>	V	UMMZ 156063
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira lilium</i>	V	GM 34; RZ 78; TV 83, 88; VP 28, 96
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira ludovici</i>	V	MS 67328, 126811; UMMZ 111339
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira magna</i>	V	UMMZ 160655
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira mordax</i>	V	UMMZ 112040
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira oporaphilum</i>	V	UMMZ 160658
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira parvidens</i>	V	USNM 126555
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Sturnira tildae</i>	V	CT 1, 22; MS 149625; UMMZ 160663; VP 276
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Uroderma bilobatum</i>	V	UMMZ 126764
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Uroderma magnirostrum</i>	V	GM 41; TV 52, 70, 72; UFES-MAM 2779; VP 210, 245

Superfamília	Família	Subfamília	Espécie	Guilda	Espécimes Analisados
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Vampyressa pusilla</i>	V	TV 118; VP 221, 231, 282, 368
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Vampyriscus nympheae</i>	V	UMMZ 168959
Noctilionoidea	Phyllostomidae	Stenodermatinae	<i>Vampyrodes caraccioli</i>	V	UMMZ 121063
Noctilionoidea	Mormoopidae	-	<i>Mormoops megalophylla</i>	I	UMMZ 79944
Noctilionoidea	Mormoopidae	-	<i>Pteronotus davyi</i>	I	UMMZ 81050
Noctilionoidea	Mormoopidae	-	<i>Pteronotus gymnonotus</i>	I	MS 17573, 33193
Noctilionoidea	Mormoopidae	-	<i>Pteronotus parnellii</i>	I	MS 31561; UMMZ 99048
Noctilionoidea	Noctilionidae	-	<i>Noctilio albiventris</i>	III	MS 234239; UMMZ 125762
Noctilionoidea	Noctilionidae	-	<i>Noctilio leporinus</i>	III	AD 932, 1014; TV 57; UMMZ 124382
Noctilionoidea	Furipteridae	-	<i>Furipterus horrens</i>	I	UFES-MAM 2005; VP 492
Noctilionoidea	Thyropteridae	-	<i>Thyroptera tricolor</i>	I	UMMZ 53240
Vespertilionoidea	Natalidae	-	<i>Natalus jamaicensis</i>	I	MS 182000
Vespertilionoidea	Natalidae	-	<i>Natalus macrourus</i>	I	TM 25
Vespertilionoidea	Natalidae	-	<i>Natalus tumidirostris</i>	I	MS 176590; UMMZ 98847
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Cynomops abrasus</i>	II	UMMZ 125800
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Cynomops planirostris</i>	II	UMMZ 125376
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Eumops auripendulus</i>	II	CT 48; MS 11836, 17570, 165943
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Eumops dabbenei</i>	II	UMMZ 133763
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Eumops patagonicus</i>	II	UMMZ 125385
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Eumops perotis</i>	II	UMMZ 77778
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Eumops underwoodi</i>	II	UMMZ 89461
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Molossops temminckii</i>	II	UMMZ 124532
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Molossus coibensis</i>	II	VP 26, 40, 66, 67, 71, 80, 83, 84, 93
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Molossus molossus</i>	II	AD 1089; MHA 1, 3; VP 25, 41, 43, 81, 134, 255, 295, 296
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Molossus rufus</i>	II	MHA 2; VP 21, 44, 64, 88, 94, 159, 161, 162, 163, 164, 165, 166, 167, 260, 293, 294
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	II	AD 985; TV 74, 75, 76; VP 489, 490
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Nyctinomops macrotis</i>	II	MS 34383; UMMZ 113271
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Promops centralis</i>	II	UMMZ 124419
Vespertilionoidea	Molossidae	Molossinae	<i>Tadarida brasiliensis</i>	II	UMMZ 69251, 79492
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Eptesicus brasiliensis</i>	I	CT 32; MS 67606; UFES-MAM 922, 2012; UMMZ 124398; VP 471
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Eptesicus diminutus</i>	I	UFES-MAM 923; VP 326, 383
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Eptesicus furinalis</i>	I	MS 37057; PM 38; VP 27, 340, 349, 375
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Eptesicus fuscus</i>	I	UMMZ 30888
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Lasiurus blossevillii</i>	II	AST 63B; RZ 77; TV 53; UFES-MAM 921, 1956

Superfamília	Família	Subfamília	Espécie	Guilda	Espécimes Analisados
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Lasiurus cinereus</i>	II	TV 91; UMMZ 78541
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Lasiurus ega</i>	II	MS 36271; UMMZ 124405
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Lasiurus intermedius</i>	II	UMMZ 110529
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Rhogeessa parvula</i>	I	MS 175263
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Vespertilioninae	<i>Rhogeessa tumida</i>	I	MS 69968, 91234; UMMZ 79938, 83314
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Myotinae	<i>Myotis albescens</i>	III	MS 205195; RZ 85; UMMZ 125338; VP 92, 390
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Myotinae	<i>Myotis chiloensis</i>	I	UMMZ 156356
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Myotinae	<i>Myotis elegans</i>	I	UMMZ 116274
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Myotinae	<i>Myotis levis</i>	I	VP 15, 85, 180
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Myotinae	<i>Myotis martiniquensis</i>	I	MS 214062
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Myotinae	<i>Myotis nigricans</i>	I	AD 950, 993, 1002, 1003, 1010, 1041, 1077, 1078; RZ 73; VP 20, 42, 61, 79, 89, 90, 148, 149, 150, 151, 152, 204, 250, 271, 297, 313, 416, 417, 421, 433, 486
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Myotinae	<i>Myotis riparius</i>	I	AD 978, 979, 980, 982; CT 27, 29, 42, 46, 55; USNM 310255; VP 4, 63, 128, 131, 176, 459, 504
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Myotinae	<i>Myotis ruber</i>	I	AD 1008; CT 37; UMMZ 125746
Vespertilionoidea	Vespertilionidae	Myotinae	<i>Myotis simus</i>	I	UMMZ 125371

