



**KARINA LOBÃO VASCONCELLOS**

**MORFOMETRIA GEOMÉTRICA DA ASA DE  
QUIRÓPTEROS NO PARQUE ESTADUAL DO  
RIO DOCE, MG**

**LAVRAS – MG**

**2014**

**KARINA LOBÃO VASCONCELLOS**

**MORFOMETRIA GEOMÉTRICA DA ASA DE QUIRÓPTEROS NO  
PARQUE ESTADUAL DO RIO DOCE, MG**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia Aplicada, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador

Dr. Renato Gregorin

**LAVRAS – MG**

**2014**

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Coordenadoria de Produtos e  
Serviços da Biblioteca Universitária da UFLA**

Vasconcellos, Karina Lobão.

Morfometria geométrica da asa de quirópteros no Parque  
Estadual do Rio Doce, MG / Karina Lobão Vasconcellos. – Lavras :  
UFLA, 2014.

44 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2014.

Orientador: Renato Gregorin.

Bibliografia.

1. Ecologia. 2. Ecomorfologia. 3. Morcego. I. Universidade  
Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 599.2

**KARINA LOBÃO VASCONCELLOS**

**MORFOMETRIA GEOMÉTRICA DA ASA DE QUIRÓPTEROS NO  
PARQUE ESTADUAL DO RIO DOCE, MG**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia Aplicada, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 24 de março de 2014.

Dr. Marco Aurélio Leite Fontes      UFLA

Dr. Marcelo Passamani                UFLA

Dr. Renato Gregorin  
Orientador

**LAVRAS – MG**

**2014**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a toda a equipe do Laboratório de Diversidade e Sistemática de Mamíferos da UFLA, a todos que colaboram durante os trabalhos de campo, e aos funcionários do Parque Estadual do Rio Doce.

À banca avaliadora, pela disponibilidade e esforço para melhorar a qualidade do documento final, a todos os professores da Pós-Graduação em Ecologia Aplicada da UFLA e, especialmente, aos professores Júlio Louzada da UFLA e Leandro Monteiro da UENF, pelo esforço em corroborar com as análises e me fazer compreender o mundo matemático ou pelo menos tentar.

Ao Biólogo Me. Nicholas Camargo, pelas longas conversas, aulas e discussões sobre morfometria geométrica e possíveis questões ecológicas.

Um agradecimento mais que especial ao pessoal do Salão Dourado, que se tornou nossa família em campo, ajudando em todos os aspectos, de suporte logístico até a localização de abrigos, participando ativamente em todas as dificuldades e conquistas em campo. Não tenho palavras para descrever a importância e carinho da Marly, que foi uma mãe, com todo o cuidado e apoio durante os momentos mais difíceis em campo, uma verdadeira guerreira que me apoiou sempre, e fez toda a diferença nesses dois anos de atividades de campo.

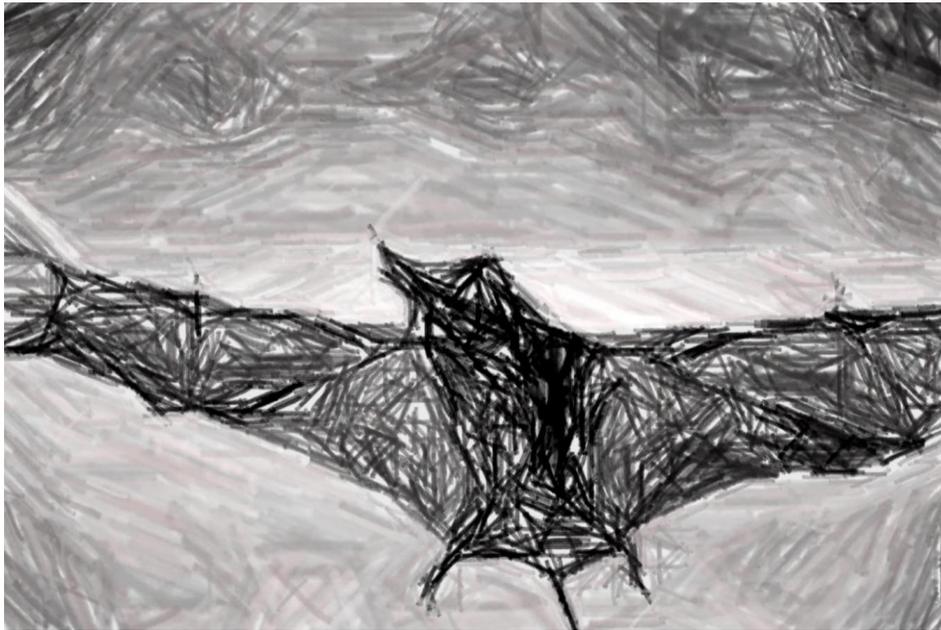
Aos colegas e amigos de Lavras, especialmente a Paula Siqueira, por todo o aprendizado e apoio durante esses dois anos curtos e intensos.

À minha mãe e meu irmão, que participaram ativamente dessa conquista, dando suporte em todos os momentos, desde o trabalho de campo, até o documento final, tendo sido os maiores incentivadores dessa busca por conhecimento e aperfeiçoamento.

E, por fim, ao meu orientador, Renato Gregorin, que mais que orientador, tornou um grande amigo, uma grande fonte de conhecimento e o mais eclético dos filósofos.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa concedida durante todo o curso.

À FAPEMIG (Fundação de Amparo a Pesquisa de Minas Gerais) pelo financiamento do Projeto Estratificação Vertical e Uso do Espaço por Morcegos no Parque Estadual do Rio Doce, MG.



"The chess board is the world, the pieces are the phenomena of the universe, the rules of the game are what we call the laws of Nature. The player on the other side is hidden from us. We know that his play is always fair, just, and patient. But also we know, to our cost, that he never overlooks a mistake, or makes the smallest allowance for ignorance."

Thomas Huxley, em "A Liberal Education", 1868

## RESUMO

Morcegos neotropicais são extremamente diversificados e especializados quanto ao uso do habitat e alimentação, apresentando adaptações morfológicas frequentemente atribuídas a fatores ecológicos. Neste estudo, as modificações na forma da asa foram analisadas pela morfometria geométrica, levando em consideração a não independência entre as unidades taxonômicas, e comparando modelos evolutivos de acordo com a preferência de habitat, a estratificação vertical, as guildas tróficas e as dietas de cada uma das 38 espécies amostradas para a assembleia de morcegos do Parque Estadual do Rio Doce, MG. O estudo concluiu que a divergência na forma da asa em uma assembleia de quirópteros da Mata Atlântica é o tipo de habitat, sendo a seleção ecológica resultante de padrões de voo em diferentes densidades da vegetação.

Palavras-chave: Ecologia. Ecomorfologia. Morcego.

## **ABSTRACT**

Neotropical bats are extremely diverse and specialized regarding the use of its habitat and feeding, presenting morphological adaptations frequently attributed to ecological factors. In this study, the changes in wing shape were analyzed through geometric morphometry, considering the non-independence between the taxonomic units, and comparing evolution models according to habitat preference, vertical stratification, trophic guilds and the diets of each of the 38 species sampled for the bat assembly in the Parque Estadual do Rio Doce, in Minas Gerais, Brazil. The study concluded that the divergence in wing form in a bat assembly of the Mata Atlantica is of the habitat type, with the ecological selection resulting from flight patterns in different vegetation density.

Keywords: Ecology. Ecomorphology. Bat.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Fotografia da asa esquerda aberta mostrando os 15 marcos anatômicos usados nas análises ..... 17
- Figura 2 Plot dos PCs no espaço de forma com superimposição da árvore filogenética com as classes de habitat (Verde = espaço aberto; Vermelho = Back Clutered; Azul = highly clutered)..... 23
- Figura 3 Relação filogenética entre as espécies amostradas sobrepostas em filogenias prévias (GUNNELL; SIMMONS, 2005) e regime adaptativo de acordo com habitat. (BC= back cluttered; HC= highly cluttered; OS= open space) ..... 26
- Figura 4 Relação filogenética entre as espécies amostradas sobrepostas em filogenias prévias (GUNNELL; SIMMONS, 2005) e regime adaptativo de acordo com estrato vertical. (D= dossel; G= generalista; SB= sub-bosque) ..... 26
- Figura 5 Relação filogenética entre as espécies amostradas sobrepostas em filogenias prévias (GUNNELL; SIMMONS, 2005) e regime adaptativo, de acordo com as guildas tróficas (BCAI= back cluttered aerial insectivorous; HCGA= highly cluttered gleaning animalivorous; HCGF= highly cluttered gleaning frugivorous; HCGN= highly cluttered gleaning nectarivorous; HCGS= highly cluttered gleaning sanguinivorous; OSAI= open space aerial insectivorous; OSWI= open space watercourse insectivorous)..... 27

Figura 6	Relação filogenética entre as espécies amostradas sobrepostas em filogenias prévias (GUNNELL; SIMMONS, 2005) e regime adaptativo de acordo com dieta (ANIM= animalívoros; FRU= frugívoros; HEM= hematófago; INS.ESP= insetívoros especialistas; NEC= nectarívoros).....	28
Figura 7	Elipses de confiança do Bootstrap para o ótimo ( $\theta$ ) adaptativo para o regime de seleção pelo habitat. (verde = espaços abertos; vermelho = bordas e corredores; azul = interior de mata – highly cluttered).....	30
Figura 8	Árvore filogenética com a distribuição da estrutura da vegetação onde as espécies foram registradas. (Verde = Open space; Vermelho = back cluttered; Azul = Highly cluttered) .....	31
Figura 9	Wireframe com grid de transformação das variações de forma representadas pelos PCs 1 e 2 (Em vermelho os valores mais negativos e em azul os valores mais positivos para cada PC.).....	32

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>12</b>
<b>2</b>	<b>ÁREA DE ESTUDO .....</b>	<b>15</b>
<b>3</b>	<b>METODOLOGIA.....</b>	<b>16</b>
<b>4</b>	<b>RESULTADOS .....</b>	<b>21</b>
<b>5</b>	<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>34</b>
<b>6</b>	<b>CONCLUSÃO.....</b>	<b>39</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>40</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Morcegos neotropicais são bastante diversificados quanto à riqueza, hábitos alimentares e exploração de habitats (FENTON, 1998). Aspectos aerodinâmicos do voo estão relacionados tanto com a dieta como com a forma de forrageio e uso do espaço, em particular a acuidade do sonar e a morfologia da asa (NORBERG; RAYNER, 1987).

A forma da asa determina a velocidade do voo, a agilidade, a manobrabilidade e o gasto energético. Assim, a compreensão da forma da asa aliada a dados sobre dieta e uso do espaço é fundamental para entender como os morcegos estão estruturados nas florestas tropicais (FENTON, 1998; KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996; SIMMONS; CONWAY, 2003).

Estudos focando a morfofuncionalidade das asas em morcegos usam parâmetros tradicionais da morfologia, como *wing loading* (peso do indivíduo dividido pela área total das asas) e *aspect ratio* (a distância entre as pontas das asas ao quadrado dividido pela área total das asas) em avaliações descritivas da relação entre a forma da asa e aspectos ecológicos, especialmente dieta e estrutura do habitat (NORBERG, 1981; NORBERG; RAYNER, 1987).

A sustentação da asa durante o voo é uma função direta da área total da asa. No entanto, grandes variações no “aspect ratio” resultam em variações muito pequenas na geração de sustentação, o que pode sugerir que a área, e não a forma, apresenta relação direta com a sustentação, manobrabilidade, maior capacidade de carga e maior adaptação para voar em ambientes com muitos obstáculos (NORBERG, 1981; NORBERG; RAYNER, 1987; SWARTZ et al., 2012).

Estudos relacionando diferentes aspectos morfológicos e aerodinâmicos (incluindo orelhas, cauda e uropatágio) ao equilíbrio entre velocidade, manobrabilidade, agilidade e custo energético, e, ainda, controle e estabilidade

(BULLEN; MCKENZIE, 2001), são parte da literatura sobre ecomorfologia de asa de morcegos, usando em geral medidas morfológicas e métodos estatísticos clássicos.

Implicações aerodinâmicas das características mecânicas da membrana alar e da complexidade e versatilidade das diversas articulações na configuração dinâmica das asas durante o voo (SWARTZ et al., 2007), recentemente inovaram questões metodológicas e teóricas. Bahlman, Swartz e Breuer (2013) desenvolveram uma asa robótica multiarticulada com o intuito de controlar variáveis cinemáticas e isolar os efeitos aerodinâmicos de fatores biológicos, podendo gerar grandes avanços na compreensão de aspectos funcionais.

Sendo a base de todas essas metodologias, a descrição detalhada e apurada da diversidade morfológica, uma ferramenta que vêm sendo cada vez mais usada, a morfometria geométrica, é a análise estatística da variação da forma e sua covariação com outras variáveis (MONTEIRO; REIS, 1999), sendo uma ferramenta adequada no estudo de divergências morfológicas e fatores ecológicos relacionados (ADAMS; RHOLF; SLICE, 2013; MONTEIRO, 1999). Uma das maiores vantagens dessa metodologia é a possibilidade de visualizar graficamente as diferenças entre as formas estudadas (ADAMS; RHOLF; SLICE, 2013; KLINGENBERG, 2013), facilitando a compreensão da relação funcional entre as diferentes formas da estrutura alar com os diversos padrões de voo apresentados pelas espécies de morcegos (KLINGENBERG, 2013; MONTEIRO, 1999).

Mais recentemente, houve um avanço no estudo das comunidades de morcegos nas porções tropicais, particularmente no emprego de redes de dossel, com uma melhora nas estimativas de diversidade e percepção sobre a comunidade como um todo, em particular, na estruturação vertical dessa comunidade (BERANRD, 2001; KALKO; HANDLEY, 2001; PEREIRA; MARQUES; PALMEIRIM, 2010; REX et al., 2011). Esses estudos recentes têm

evidenciado que trabalhos focando a quiropterofauna nos estratos mais inferiores das florestas (redes ao nível do solo) são insatisfatórios para explicar como tais comunidades estão estruturadas. No Neotrópico, tal variação foi apresentada por Handley, Wilson e Gardner (1991), mas, somente nas últimas décadas, o montante de trabalhos foi mais expressivo (BERANRD, 2001; KALKO; HANDLEY, 2001; PEREIRA; MARQUES; PALMEIRIM, 2010; REX et al., 2011).

Na mesma linha de pensamento, fatores possivelmente relacionados a tal variação vertical têm sido propostos e os morcegos têm sido classificados quanto às suas guildas tróficas por Kalko, Handley e Handley (1996). Tais guildas são definidas com base na dieta, forma de forrageio e uso do espaço nas florestas tropicais. Entretanto, fatores explanatórios para essa variação não são completamente estudados, podendo incluir fatores filogenéticos (*constrains* na forma da asa), dieta e as diferentes formas da asa que permitem a exploração de diversos ambientes e estratos nas formações florestais.

Padrões conhecidos de uso de hábitat, levando em consideração a densidade da vegetação e os estratos verticais, podem ser exemplificados pelo uso de áreas abertas pelos molossídeos; uso restrito do interior de mata na altura do sub-bosque pelos filostomíneos; e maior ocorrência de determinadas espécies de stenodermatíneos em diferentes estratos verticais (BERNARD, 2001; KALKO; HANDLEY, 2001; KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996; MARINELLO; BERNARD, 2014; NORBERG, 1981; PEREIRA; MARQUES; PALMEIRIM, 2010; REX et al., 2011).

Assim, conduziu-se o presente estudo, com o objetivo de investigar a relação entre a forma da asa e aspectos ecológicos, como tipo de habitat, estrato vertical, dieta e guildas tróficas, em uma área de Mata Atlântica, buscando compreender a seleção, empregando pioneiramente a morfometria geométrica para estudo da variação da forma da asa de uma assembleia de morcegos.

## 2 ÁREA DE ESTUDO

O Parque Estadual do Rio Doce (PERD) está localizado entre os municípios de Ipatinga, Timóteo, Cava Grande e Marliéria. Possui uma área de aproximadamente 36.000 hectares, compondo a maior reserva de floresta contínua, pertencente ao domínio da Mata Atlântica no Estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil. A área apresenta vastas áreas de vegetação primária (região do Salão Dourado) e porções de mata secundária em diversos graus de recomposição (região da Sede). Os principais impactos para a estrutura primária da floresta, foram o intenso fogo que atingiu o PERD algumas décadas atrás e áreas destinadas ao turismo, o que, certamente, impacta a quiróptero-fauna. Embora o PERD esteja em uma área com elevações que variam de 215 a 500 m, o Parque é circundado por um relevo montanhoso com picos atingindo 1.200-1500 m (VELAZCO et al., 2014). De fato, o PERD está localizado em uma área de baixada no interflúvio dos rios Doce e Piracicaba, além de sua área e adjacências possuírem dezenas de lagoas naturais. Essa configuração de relevo e hidrografia resultam em uma área quente e muito úmida, sustentando uma floresta, cujas árvores emergentes podem atingir 30-35 m de altura.

### 3 METODOLOGIA

A diversidade da quiróptero fauna presente na área foi amostrada, por meio do uso de redes de neblina no dossel e ao nível do solo em oito sítios fixos, complementarmente foram realizadas buscas ativas em abrigos e coletas em diferentes localidades do PERD.

Os indivíduos capturados foram identificados, seguindo Gardner (2008), para a fauna em geral, Gregorin e Taddei (2002) para Molossidae, e Simmons (1996) para *Micronycteris*. Características biológicas como sexo, comprimento do antebraço e peso foram registradas diretamente dos indivíduos em campo (WILSON et al., 1996), possibilitando análises de dimorfismo sexual e alometria.

Todos os indivíduos foram fotografados vivos, seguindo um mesmo protocolo, com a asa esquerda aberta, sem ultrapassar a altura dos ombros, e a articulação do joelho formando um ângulo de 90° (Figura 1). Apenas indivíduos adultos foram considerados nas análises e ambos os sexos foram considerados, pela ausência de dimorfismo sexual de forma da asa, testado por análise discriminante no programa MorphoJ (KLINGENBERG, 2011). Para a metodologia e os aspectos éticos, seguiu-se Sikes e Gannon (2011); este estudo teve autorizações prévias do IBAMA (licença permanente 18528-3).

As informações de dieta, guilda trófica, tipo de hábitat e estrato vertical foram extraídas da literatura (BERNARD, 2001; KALKO; HANDLEY, 2001; PEREIRA; MARQUES; PALMEIRIM, 2010; REX et al., 2011). Algumas informações foram adicionadas ou modificadas, quando dados da literatura não eram suficientes ou divergiam de informações da área de estudo (por exemplo, o estrato onde os indivíduos de determinadas espécies foram capturados), visto que os trabalhos citados foram conduzidos em sua maioria na Floresta Amazônica, podendo divergir em alguns aspectos da área amostrada na Mata

Atlântica. As classes de dieta “onívoro”, insetívoro generalista” e “carnívoro” foram agrupadas em uma única classe “animalívoros” (FREEMAN, 1988; MONTEIRO; NOGUEIRA, 2011), assim como as guildas “Highly Cluttered Gleaning Omnivorous”, “Highly Cluttered Gleaning Insectivorous” e “Highly Cluttered Gleaning Carnivorous” foram agrupadas numa categoria única “Highly Cluttered Gleaning Animalivorous”, visto que o habitat e a forma de forrageio não apresentam diferenças funcionais, não devendo a forma da asa ser divergente entre as classes.

Todas as fotos foram transformadas em arquivo TPS e os 15 marcos anatômicos foram capturados no programa TPSdig (ROHLF, 1998) e importados para o programa MorphoJ (KLINGENBERG, 2011). No MorphoJ, foi realizada a superimposição de Procrustes, eliminando informações de tamanho, orientação e posição, permanecendo apenas informações de forma. A forma existe no espaço curvo de Kendall, e é projetada no espaço linear tangente de Kendall, no qual análises multivariadas são realizadas (ADAMS; ROHLF; SLICE, 2013; MONTEIRO; REIS, 1999; ROHLF, 1999).

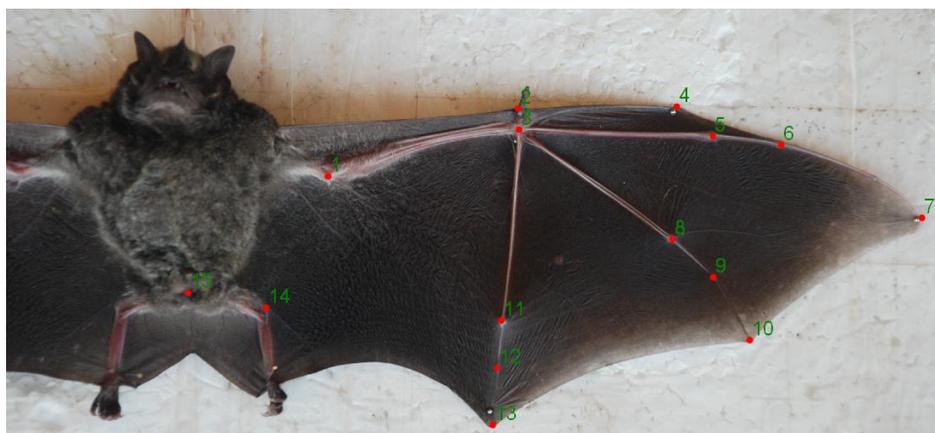


Figura 1 Fotografia da asa esquerda aberta mostrando os 15 marcos anatômicos usados nas análises

Para cada espécie (unidade taxonômica operacional (OTU)) foi calculada uma forma média, ou consenso. O consenso de cada espécie foi exportado do MorphoJ, formando uma planilha com toda a variação de forma observada para a assembleia de morcegos do PERD. Para analisar essa variação de forma, a análise de componentes principais (ACP) foi conduzida no programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2010), e foram obtidos gráficos das variações de forma representadas em cada CP. O tamanho do antebraço foi usado para uma regressão linear simples e testar se há alometria para a forma da asa.

A análise Paralela de Horn foi usada para determinar o número de componentes principais que seriam considerados (DINO, 2009; MONTEIRO; NOGUEIRA, 2011; PERES-NETO; JACKSON; SOMERS, 2005), retendo os CP com autovalores. O pacote Paran (DINO, 2010) foi usado no programa R para conduzir a análise Paralela de Horn.

Os CP de forma foram integrados à filogenia, estimando os estados ancestrais da forma da asa para cada CP e plotando os scores para cada espécie (OTU) e nó (HTU - unidades taxonômicas hipotéticas). Cada ramo foi discriminado de acordo com a classe predominante para cada variável empregada nos modelos. Um algoritmo de máxima verossimilhança (SCHLUTER et al., 1997) foi usado para estimar estados ancestrais, usando a função ACE do pacote APE do programa R (PARADIS; CLAUDE; STRIMMER, 2004; R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2010). Para as relações filogenéticas interfamiliares de Chiroptera, seguiu-se Gunnell e Simmons (2005) e para as intergenéricas e datações dos molossídeos, seguiu-se Ammerman, Lee e Tipps (2012) e Dolan (1989) para *Molossus*. A filogenia e datação estimada para os ramos em Phyllostomidae seguiu Baker et al. (2010).

A ACP foi usada para descrever as principais divergências entre as formas médias da asa de cada espécie. As informações sobre tipo de hábitat,

estrato, guilda e dieta foram usadas para ajustar modelos, postulando diferentes regimes adaptativos.

Para cada espécie, foi calculada a forma média da asa, usada para calcular prováveis formas ancestrais. As distâncias (covariâncias) entre as espécies ou OTU, e os ancestrais ou Unidades Taxonômicas Hipotéticas (HTU) são calculadas pela soma dos comprimentos dos ramos da raiz da árvore até o ancestral imediato de cada par de OTU, gerando um modelo de variação de forma ao longo da filogenia.

O modelo evolutivo assumido foi o Browniano, onde pressupõe-se que a seleção tenda a ser estabilizadora (REVELL, 2009), e, portanto, hipotetiza-se que os níveis de divergência entre as OTU sejam direta e positivamente correlacionados com as distâncias entre os terminais e seus ancestrais hipotéticos imediatos. Como o modelo Browniano requer homogeneidade nas taxas evolutivas, esse modelo tem sido substituído por outros, pois assume-se que radiações adaptativas (explosivas) ocorram, modificando as taxas de evolução em relação ao pressuposto Browniano (FRECKLETON, 2009; HANSEN; PIENAAR; ORZACK, 2008; HARVEY; RAMBAUT, 2000). Assim, as estimativas da estrutura covariante foi feita mediante o modelo proposto por Martins e Hansen (1997) que considera a seleção estabilizadora com uma restrição para o modelo evolutivo neutro.

De acordo com o modelo Ornstein-Uhlenbeck (OU), covariâncias entre OTUs podem ser representadas pela função:

$$V_{ij} = \delta \exp(-\alpha t_{ij}),$$

Onde  $\alpha$  é um parâmetro determinando a amplitude das forças, resistindo ou conduzindo a um fenótipo ótimo, e  $\delta$  é o parâmetro interpretado como a variância interespecífica em equilíbrio (trade-off entre as forças seletivas e

neutras). Com esse modelo, espera-se que uma redução da influência do ancestral comum em relação à soma dos ramos, e, como consequência, interpreta-se erroneamente o modelo de seleção como sendo estabilizadora.

O valor de  $\alpha$  foi estimado de forma integrada ao longo das adequações do modelo, via análise de verossimilhança. Essa forma integrada permite maior flexibilidade para o modelo evolutivo assumido.

O ajuste dos modelos, representando diferentes regimes adaptativos ao modelo de variação da forma da asa ao longo da filogenia, foi avaliado de acordo com Critério de Informação de Akaike (CIA) (BURNHAM; ANDERSON, 2004).

A análise de Bootstrap foi usada para calcular o intervalo de confiança da forma ótima, segundo o modelo selecionado. O ajuste do modelo aos dados originais permite calcular erros para os parâmetros; no entanto, dependem de premissas sobre os dados. A re-amostragem pela análise bootstrap permite estimar esses erros e intervalos de confiança para as formas médias da asa, sem a necessidade de assumir as premissas sobre a distribuição dos resíduos do modelo.

A matriz de covariância da forma média de cada espécie permitiu a plotagem de elipses de confiança de cada categoria do modelo selecionado sobre o gráfico de componentes principais (PCA).

#### 4 RESULTADOS

Foram obtidas 380 imagens de 38 espécies alocadas em 28 gêneros e cinco famílias (Tabela 1). A família Phyllostomidae foi a mais abundante (n= 250) e com maior número de espécies (n= 24), sendo nove espécies da Subfamília Phyllostominae e nove Stenodermatinae, a mais abundante, com 107 indivíduos.

Tabela 1 Diversidade específica de morcegos no PERD e os respectivos números de indivíduos coletados por espécie

Família	Subfamília	Espécie	N	
Emballorunidae (1)		<i>Rhynchonycteris naso</i>	13	
		<i>Eumops sp.nova</i>	1	
Molossidae (7)		<i>E. glaucinus</i>	1	
		<i>Molossus aztecus</i>	30	
		<i>M. molossus</i>	17	
		<i>M. rufus</i>	21	
		<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	11	
		<i>Promops nasutus</i>	2	
		<i>Carollia perspiscillata</i>	38	
Phyllostomidae (24)	Carolliinae (1)	<i>Carollia perspiscillata</i>	38	
	Desmodontinae(2)	<i>Desmodus rotundos</i>	23	
		<i>Diphylla eucaudata</i>	1	
	Glossophaginae (3)	<i>Anoura caudifer</i>	2	
		<i>A. geoffroyi</i>	1	
		<i>Glossophaga soricina</i>	29	
	Stenodermatidae (9)	<i>Artibeus lituratus</i>	60	
		<i>A. fimbriatus</i>	5	
		<i>A. planirostris</i>	7	
		<i>A. obscurus</i>	9	
		<i>C. villosum</i>	13	
		<i>Platyrrhinus recifinus</i>	5	
		<i>Sturnira lilium</i>	5	
		<i>Uroderma magnirostrum</i>	1	
		<i>Vampyressa pusilla</i>	1	
		Phyllostominae (9)	<i>Chrotopterus auritus</i>	1
			<i>Lophostoma brasiliense</i>	2
	<i>Macrophyllum. macrophyllum</i>		5	
	<i>Micronycteris microtis</i>		3	
	<i>M. minuta</i>		14	

“Tabela 1, conclusão”

<b>Família</b>	<b>Subfamília</b>	<b>Espécie</b>	<b>N</b>
		<i>Mimon crenulatum</i>	2
		<i>Phyllostomus hastatus</i>	4
		<i>Trachops cirrosus</i>	15
		<i>Trinycteris nicefori</i>	1
Vespertilionidae(5)	Vespertilioninae (3)	<i>Eptesicus furinalis</i>	1
		<i>Rogheessa hussoni</i>	1
		<i>Histiotus velatus</i>	6
	Myotinae (2)	<i>Myotis nigricans</i>	28
		<i>M. riparius</i>	2
Thyropteridae (1)		<i>Thyroptera wynneae</i>	2

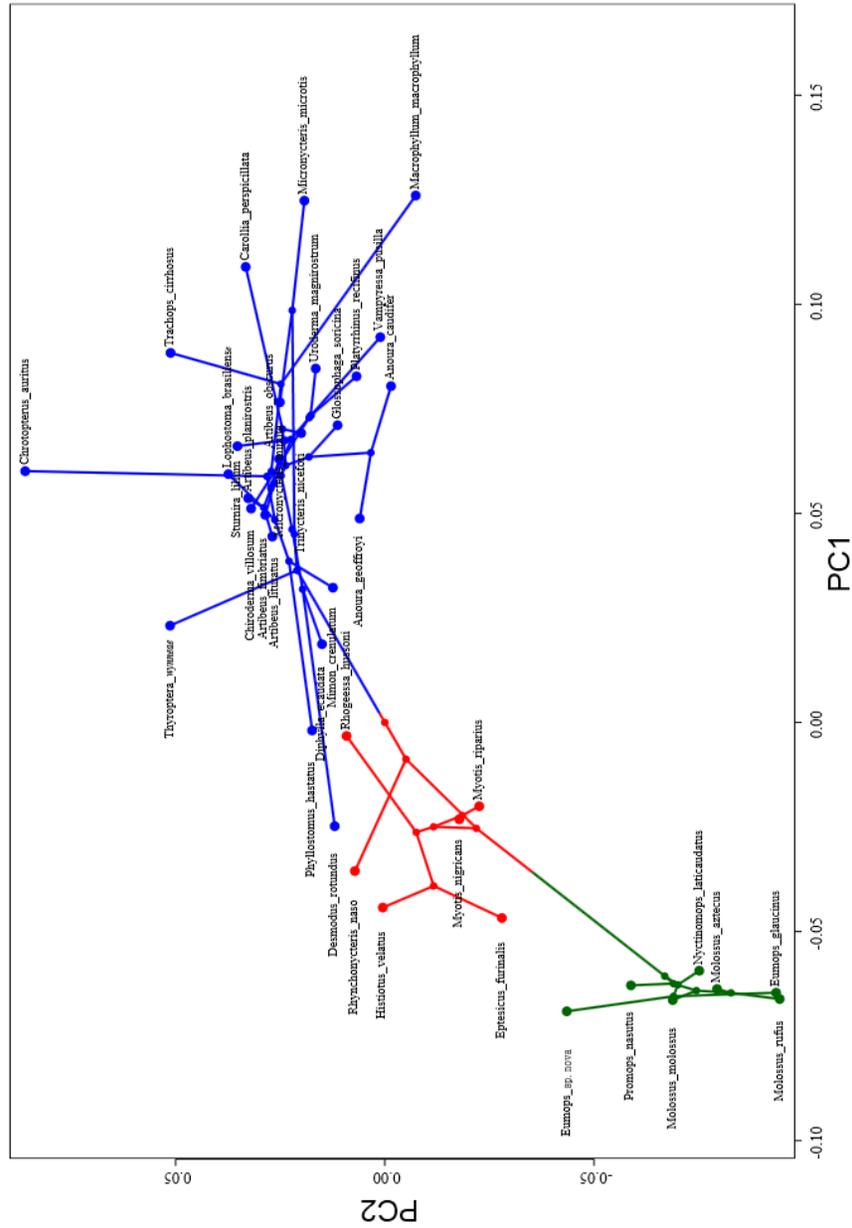


Figura 2 Plot dos PCs no espaço de forma com superimposição da árvore filogenética com as classes de habitat (Verde = espaço aberto; Vermelho = Back Clusted; Azul = highly clustered)

O primeiro e o segundo componentes principais (CP1 e CP2) destacaram especialmente os insetívoros aéreos (Figura 2), pertencentes aos Molossidae, que apresentam como característica asas estreitas e longas, adaptadas ao voo rápido e com manobrabilidade reduzida. As cinco espécies de Vespertilionidae, em conjunto com a única espécie de Emballonuridae, *Rhynconycteris naso*, tiveram valores intermediários, mais próximos ao grupo formado pelos Phyllostomidae e por *Thyroptera wynneae*, único representante da família Thyropteridae. No presente estudo, Thyropteridae divergiu de Phyllostomidae pelos valores do PC2. Nota-se um gradiente no espaço de forma, com asas de espécies de voo mais lento e manobrável, correspondendo com valores mais positivos para os CP 1 e 2.

O vespertilionídeo *R. hussoni* foi o que mais se aproximou dos filostomídeos, e quanto ao CP1, *Histiotus velatus* e *Epitesicus furinalis* tiveram valores próximos aos molossídeos. Dentre os molossídeos, a nova espécie de *Eumops* teve o maior valor para o CP 2, enquanto *Eumops glaucinus* e *Molossus rufus* tiveram os valores mais negativos para ambos os CP.

O hematófago *Desmodus rotundus* e o onívoro *Phyllostomus hastatus* tiveram valores dentro do espaço de forma da família Vespertilionidae, divergindo sutilmente para o CP2. O carnívoro predador de mamíferos *Chrotopterus auritus* destacou-se com valores extremos positivos para o CP2, seguido pelo predador de anuros, *Trachops cirrhosus*.

Os Stenodermatinae estão espacialmente coesos, em particular, as quatro espécies de *Artibeus*, *Chiroderma villosum* e *Sturnira lilium*, enquanto *Uroderma magnirostrum*, *Vampyressa pusilla* e *Platyrrhinus recifinus* foram separados pelo CP2. O primeiro agrupamento inclui os frugívoros capazes de forragear em diferentes estratos e posicionou-se centralmente em relação aos demais Phyllostomidae. Os filostomíneos insetívoros, *Trinycteris nicefori* e *Micronycteris minuta* ficaram em meio a esse aglomerado, enquanto

*Micronycteris microtis* e *Macrophyllum macrophyllum* divergiram especialmente para valores mais positivos do CP1; *Mimon crenulatum* apresentou valores mais negativos do mesmo CP. *Lophostoma brasiliense* foi o único filostomíneo com valores mais positivos para o CP2, acima de qualquer Stenodermatinae.

Os primeiros três PC foram retidos de acordo com a análise Paralela de Horn (DINNO, 2009; PEREZ-NETO; JACKSON; SOMERS, 2005), com adaptação de Monteiro e Nogueira (2011) para usar matriz de covariância, explicando um total de 87% da variação de forma da entre as espécies.

A forma da asa não apresentou alometria em análise baseada no comprimento do antebraço (Soma dos Quadrados (total) SS: 0,45478889, Estimada SS: 0,01445000, Residual SS: 0,44033889, % Estimada: 3,1773%).

Como se pode observar nas quatro árvores filogenéticas (Figura 3), a família Phyllostomidae foi a que passou por uma maior diversificação ecológica, especialmente quanto aos hábitos alimentares. No entanto, a diversificação dos hábitos alimentares aparentemente ocorreu sem paralelo com as demais variáveis ecológicas. A inclusão de novos itens na dieta dos filostomídeos, provavelmente ocorreu sem a necessidade de exploração de novos habitats ou estratos, expressos aqui pela morfologia conservadora da asa nas diversas espécies filostomíneas.

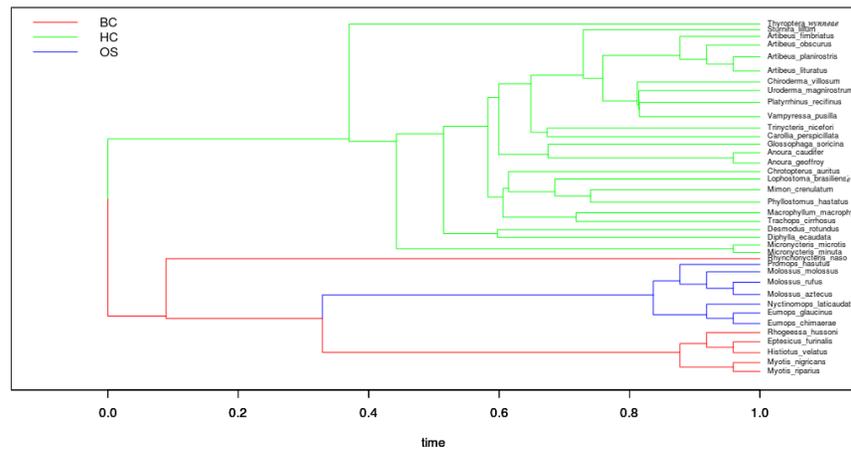


Figura 3 Relação filogenética entre as espécies amostradas sobrepostas em filogenias prévias (GUNNELL; SIMMONS, 2005) e regime adaptativo de acordo com habitat. (BC= back cluttered; HC= highly cluttered; OS= open space)

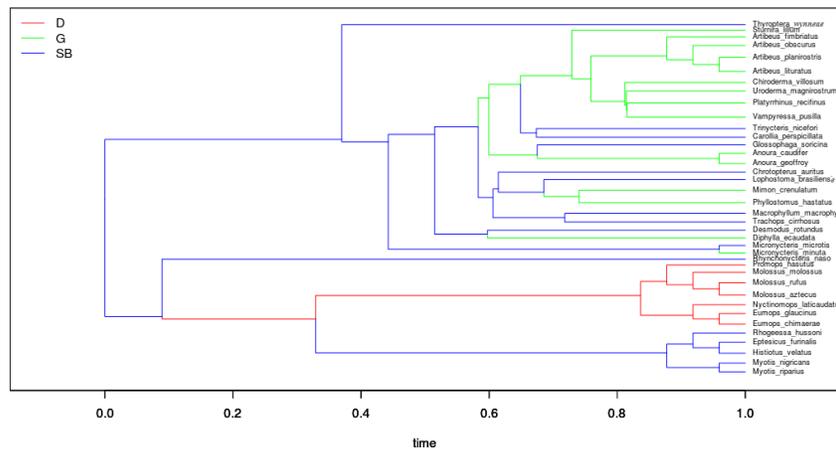


Figura 4 Relação filogenética entre as espécies amostradas sobrepostas em filogenias prévias (GUNNELL; SIMMONS, 2005) e regime adaptativo de acordo com estrato vertical. (D= dossel; G= generalista; SB= sub-bosque)

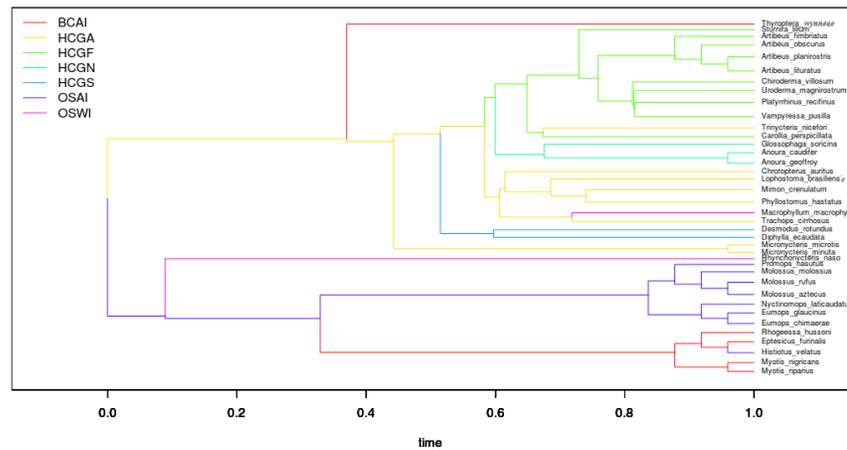


Figura 5 Relação filogenética entre as espécies amostradas sobrepostas em filogenias prévias (GUNNELL; SIMMONS, 2005) e regime adaptativo, de acordo com as guildas tróficas (BCAI= back cluttered aerial insectivorous; HCGA= highly cluttered gleaning animalivorous; HCGF= highly cluttered gleaning frugivorous; HCGN= highly cluttered gleaning nectarivorous; HCGS= highly cluttered gleaning sanguinivorous; OSAI= open space aerial insectivorous; OSWI= open space watercourse insectivorous)

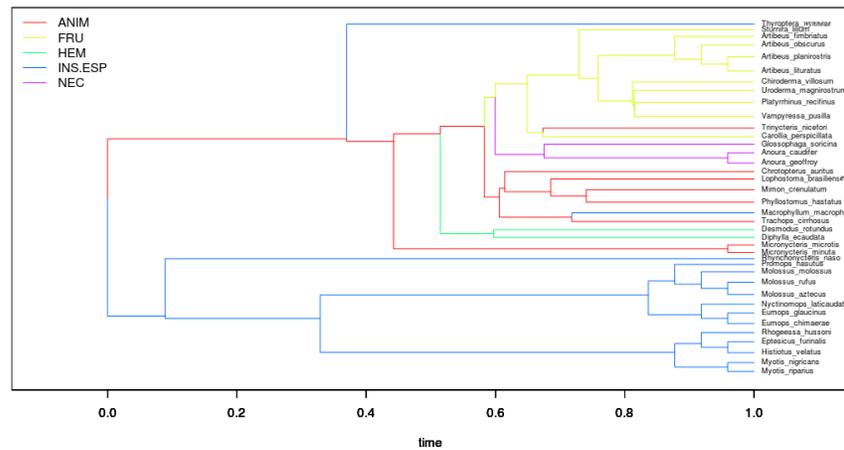


Figura 6 Relação filogenética entre as espécies amostradas sobrepostas em filogenias prévias (GUNNELL; SIMMONS, 2005) e regime adaptativo de acordo com dieta (ANIM= animalívoros; FRU= frugívoros; HEM= hematófago; INS.ESP= insetívoros especialistas; NEC= nectarívoros)

Na tabela 2, mostram-se os valores das contribuições estimadas para cada variável entre os diversos modelos testados. De acordo com o CIA (BURNHAM; ANDERSON, 2004), o modelo OU. Habitat teve o maior suporte estatístico, para modelos retendo dois ou três CP de forma.

Tabela 2 Resultados do ajuste dos modelos de acordo com CIA ( $d(AICc)$  é a diferença entre o mínimo AIC e os outros modelos;  $rel-lik$  (relative likelihoods) é a verossimilhança relativa e os pesos;  $w(AICc)$  é a probabilidade associada aos modelos.

Modelo com três PCs filogenéticos

	Browniano	OU.Habitat	OU.Estrato	OU.Dieta	Guilda
AICc	-490.42	-505.37	-487.18	-471.86	-471.76
$d(AICc)$	14.95	0	18.19	33.51	33.61
$rel-lik$	0	1	0	0	0
$w(AICc)$	0.0006	0.9993	0.0001	0.0000	0.0000
Df	9	21	21	27	33

Modelo com dois PCs filogenéticos

	Browniano	OU.Habitat	OU.Estrato	OU.Dieta	Guilda
AICc	-319.82	-333.33	-319.42	-306.98	-310.12
$d(AICc)$	13.51	0	13.91	26.35	23.21
$rel-lik$	0	1	0	0	0
$w(AICc)$	0.0012	0.9979	0.0010	0.0000	0.0000
Df	5	12	12	16	20

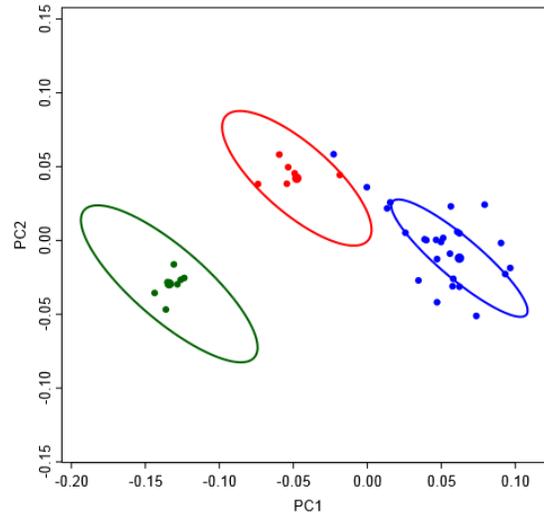


Figura 7 Elipses de confiança do Bootstrap para o ótimo ( $\theta$ ) adaptativo para o regime de seleção pelo habitat. (verde = espaços abertos; vermelho = bordas e corredores; azul = interior de mata – highly cuttered)

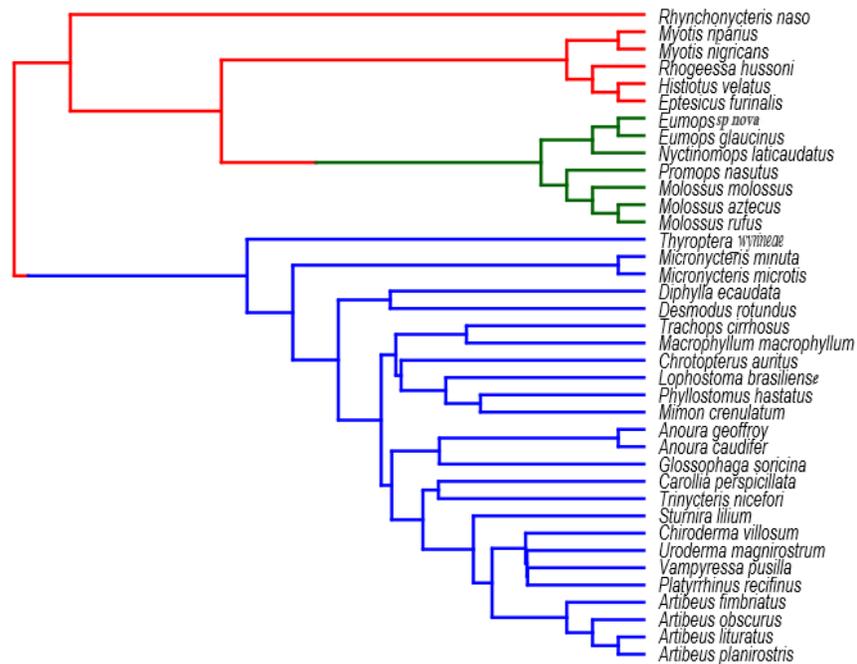


Figura 8 Árvore filogenética com a distribuição da estrutura da vegetação onde as espécies foram registradas. (Verde = Open space; Vermelho = back cluttered; Azul = Highly cluttered)

Os resultados evidenciam que o fator positivamente relacionado à forma da asa é o tipo de hábitat. Ou seja, embora as formas das asas claramente apresentem um componente filogenético formando três grandes grupos de asas quanto à forma (Molossidae, Vespertilionidae + Emballonuridae e Phyllostomidae + Thyropteridae) (Figura 8), o que denota uma estase filogenética, as peculiaridades na forma de forrageio e habitat são positivamente relacionadas à forma da asa. Isso é evidente em alguns filostomídeos com hábitos particulares (hematófagos, carnívoros e insetívoros que forrageiam sobre

corpos d'água) de destoarem da média dos outros filostomídeos. O mesmo se aplica ao vespertilionídeo *R. hussoni* e *Eumops* sp. nova.

No extremo de valores positivos para o CP1 (Figura 2), ficaram em ambiente “highly cluttered” *C. perspiscillata*, *M. microtis* e *M. macrophyllum*, todas especialistas de sub-bosque, à exceção de *U. magnirostrum*, e de tamanho corporal mediano. Seguidos de *T. cirrhosus*, *U. magnirostrum*, *G. soricina*, *P. recifinus*, *V. pusilla* e *A. caudifer*, de tamanho corporal comparativamente menor e menos restritos a vegetação densa e estratos baixos. *Anoura geoffroyi*, apesar de filogeneticamente próxima a *A. caudifer*, teve valores menos positivos, e foi registrada no dossel no presente estudo.

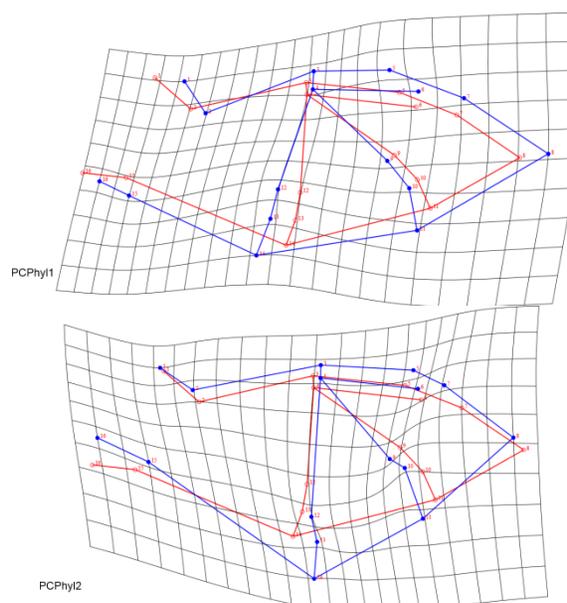


Figura 9 Wireframe com grid de transformação das variações de forma representadas pelos PCs 1 e 2 (Em vermelho os valores mais negativos e em azul os valores mais positivos para cada PC.)

Graficamente (Figura 9) é possível visualizar que o PC1 é responsável por mudanças que afetam especialmente a área de membrana, e as proporções

entre o dactilopatágio largo e o dactilopatágio longo, e entre a membrana da região do braço (*armwing*) e a membrana da região da mão (*handwing*). Essas características são condizentes para as principais variações entre os três grupos formados pelo ACP, representado pelo “filomorfoespaço” na Figura 8. O CP2 revela uma variação notável no comprimento do 5º dígito, variando desproporcionalmente quanto aos demais, provocando aumento na curvatura da asa.

## 5 DISCUSSÃO

Em decorrência de inúmeros problemas de amostragem em dossel (BARKER; PINARD, 2001; KALKO; HANDLEY, 2001), o entendimento de como as espécies usam os diferentes estratos ainda não é completamente entendido, mas alguns padrões bem estabelecidos de uso de diferentes tipos de habitats e estratos verticais (BERNARD, 2001; HANDLEY; WILSON; GARDNER, 1991; KALKO; HANDLEY, 2001; KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996; PEREIRA; MARQUES; PALMEIRIM, 2010; REX et al., 2011) foram observados no presente estudo.

Ainda que o modelo com maior suporte estatístico não tenha sido o OU.estrato, o aglomerado de Stenodermatinae no espaço de forma, com apenas três espécies divergindo numa mesma direção, pode direcionar para questões ecológicas, tais como o uso dos estratos e especificidades da dieta, como possíveis estases evolutivas dentro de Phyllostomidae.

Além de hábitos alimentares e modos de forrageio, o uso de diferentes estratos pode ocorrer para busca por abrigos (BERNARD, 2001; FENTON, 1997; KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996) e locomoção, evitando predadores ou vegetação muito densa (REX et al., 2011).

*Carollia* spp., os insectívoros que predam sobre substrato e os carnívoros são especialistas de sub-bosque (BERNARD, 1997; KALKO; HANDLEY, 2001), enquanto os frugívoros apresentam preferências por determinados estratos.

De acordo com diversos autores, a estratificação vertical de espécies frugívoras está positivamente associada à disponibilidade de recurso (frutos), que, em geral, são maiores e mais abundantes no dossel, devendo espécies maiores apresentar relação positiva com estratos mais altos, sendo esse o caso para a maior parte das espécies de Stenodermatinae (BERNARD, 2001;

HANDLEY; WILSON; GARDNER, 1991; KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996; PEREIRA; MARQUES; PALMEIRIM, 2010; REX et al., 2011), mas é difícil classificá-los, pois são capturados em todo o gradiente vertical (KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996). De fato, *Artibeus* spp., especialmente *A. lituratus* (KALKO; HANDLEY, 2001) se alimentam de *Ficus* sp., frutos encontrados mais facilmente no dossel, e Bernard (2001) concorda que a maioria das espécies desse gênero é mais frequente no estrato superior, mas capturou *A. jamaicensis*, *A. planirostris* e *A. obscurus* em diferentes estratos, e diversas espécies pequenas de Stenodermatinae no estrato superior. Considerando essa hipótese, as espécies maiores tendem a ser mais generalistas quanto ao estrato, uma vez que usam o sub-bosque para deslocamento, mas forrageiam no dossel em busca de frutos maiores (REX et al., 2011).

As asas fortemente adaptadas ao voo em ambiente com alta densidade de obstáculos (valores extremos positivos para o CP1) favorecem também a estratégia de forrageio de *C. perspiscillata*, *M. microtis* e *M. macrophyllum*, todas especialistas de sub-bosque, que capturam seu alimento sob o substrato. Seguidos de *T. cirrhosus*, *U. magnirostrum*, *G. soricina*, *P. recifinus*, *V. pusilla* e *A. caudifer*, menos restritos a vegetação densa e estratos baixos, apresentando tamanho corporal comparativamente menor, à exceção de *U. magnirostrum* e *T. cirrhosus* que apresentam tamanho mediano.

O hematófago *Desmodus rotundus*, especialista em sub-bosque, preda sobre substratos e possui a capacidade de decolar do chão, no entanto, frequentemente usa corredores e áreas abertas para forragear, seguindo trilhas e áreas com menor densidade de vegetação, em busca de mamíferos de médio e grande porte, o que pode explicar seus valores negativos para o CP1, diferenciando-se das demais espécies de filostomídeos e aproximando-se de espécies que usam bordas e corredores, representadas em sua maioria pela família Vespertilionidae.

A posição relativa do 5º dígito, observada no wireframe com grid de transformação (Fig 6) altera a proporção entre *armwing* e *handwing*, podendo estar relacionado diretamente com o balanço entre sustentação e agilidade. Sendo assim, por apresentarem voo rápido e pouco manobrável, os Molossídeos não seriam beneficiados pelo aumento de sustentação, mas sim pelo ganho de capacidade de realizar manobras, ajudando, por exemplo, na captura de insetos em pleno voo. Pela posição do 5º dígito ser uma característica mais plástica em relação às medidas dos ossos carpais e metacarpais, essa variação pode ser uma adaptação a uma seleção ecológica mais recente ou mais variável.

Na deformação observada na mesma Figura para o CP2, o alongamento do 5º dígito aumenta diretamente a curvatura da asa, afetando e melhorando a sustentação, do voo mais manobrável, lento, e eleva a capacidade de carga extra.

A variação dessas características de voo é fundamental para o sucesso de diferentes formas de forrageio. No caso dos carnívoros *C. auritus*, predador de pequenos mamíferos e *T. cirrhosus*, predador de anuros, essa variação representada pelo CP2 provavelmente reflete a seleção sobre *C. auritus* para, frequentemente, decolar do solo carregando grandes cargas extras.

Em quirópteros, as questões ecológicas estão fortemente relacionadas à filogenia. Sendo os molossídeos insetívoros aéreos de áreas abertas e os vespertilionídeos insetívoros, em geral, aéreos de bordas e corredores, a estrutura do habitat seria a única característica divergente, mesmo quando incluímos os filostomídeos nas observações. A filogenia e a variável habitat, adequam-se perfeitamente em relação à distribuição das espécies no morfoespaço gerado pela análise da asa. Esse padrão bem definido deve-se à quantidade de obstáculos presentes na rota de voo, e não na altura em que se deslocam ou forrageiam.

Algumas espécies divergem dos padrões apresentados por espécies filogeneticamente próximas, explorando um novo recurso ou habitat, como o

vespertilionídeo *Histiotus velatus*, que voa em áreas mais abertas que *Eptesicus* e *Myotis*, ou o filostomíneo *M. macrophyllum*, que habita e forrageia preferencialmente cursos d'água do que o interior da floresta, como os demais filostomídeos, sem, necessariamente, apresentar grande variação na forma da asa, provavelmente pela estase filogenética.

Da mesma forma, os Phyllostomidae apresentam divergências ecológicas, como o uso do estrato e grande diversificação nos hábitos alimentares, aparentemente sem mudanças marcantes na forma da asa. Provavelmente, um estudo focando mais a família, poderá revelar padrões relacionados ao peso e ao tamanho corpóreo. Quando focando, por exemplo, em Stenodermatinae, o uso de diferentes estratos em busca de frutos maiores, de acordo com o peso ou tamanho médio de cada espécie (BERNARD, 2001; HANDLEY; WILSON; GARDNER, 1991; KALKO; HANDLEY; HANDLEY, 1996) pode vir a apresentar uma relação positiva com a variação de forma de certas partes da asa. Para isso, é necessário um estudo mais detalhado, incluindo informações sobre a estrutura da área estudada, diversidade e abundância de frutos e taxas de capturas elevadas para um grande número de espécies. Mesmo os dados existentes na literatura não podem ser tomados como um padrão, em razão da particularidades da área e a forte relação entre forma da asa e densidade da vegetação.

Os resultados do presente estudo corroboram com o conhecimento gerado por estudos de ecomorfologia tradicional (NORBERG, 1981), concordando com os padrões clássicos de uso do habitat e forma de forrageio, os mesmos usados por Kalko (1996) na organização da diversidade de espécies em guildas tróficas, frequentemente usados em estudos recentes (MARINELLO; BERNARD, 2014) Entre os paralelos está a variação da forma da asa, graficamente representada por um gradiente onde molossídeos e filostomídeos se opõe, concordando com a divergência observada no uso do habitat e na forma

de forrageio. Embora positivamente correlacionados, esses fatores não são testados quanto às suas condições de causa e efeito. Outra divergência quanto aos demais estudos foi a observação da não independência entre as amostras, uma vez que espécies possuem uma história evolutiva em comum.

## 6 CONCLUSÃO

O fator que melhor explica a variação na forma da asa na assembleia de morcegos no PERD foi o tipo de habitat onde os indivíduos forrageiam, pela diferença na densidade de vegetação, com uma marcante estase na forma da asa, provavelmente decorrente da estase filogenética. Assim, os grandes grupos de espécies (Vespertilionidae, Phyllostomidae e Molossidae) mostram padrões distintos e os dados indicam que a forma da asa nas diversas espécies em cada família já estava presente no ancestral antes da diversificação específica notada hoje.

Este estudo foi pioneiro em testar quantitativamente, por meio da morfometria geométrica, a relação entre forma da asa e questões ecológicas como uso de habitats com diferentes graus de densidade da vegetação, estratificação vertical, hábitos alimentares e guildas tróficas. Apesar do modelo mais adequado para explicar a variação de forma da asa, ser o modelo adequado, de acordo com informações sobre o habitat, outros estudos se fazem necessários em diferentes níveis taxonômicos com o intuito de compreender as consequências da seleção natural em diferentes níveis taxonômicos.

## REFERÊNCIAS

- ADAMS, D. C.; RHOLF, F. J.; SLICE, D. E. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21 st century geometric morphometrics and the “procrustes paradigm”. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**, Pavia, 2013. In press.
- AMMERMAN, L. K.; LEE, D. N.; TIPPS, T. M. First molecular phylogenetic insights into the evolution of free-tailed bats in the subfamily Molossinae (Molossidae, Chiroptera). **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 93, n. 1, p. 12-28, 2012.
- BAHLMAN, J. W.; SWARTZ, S. M.; BREUER, K. S. Design and characterization of a multi-articulated robotic bat wing. **Bioinspiration & Biomimetics**, Bristol, v. 8, n. 1, p. 16009, 2013.
- BAKER, R. J. et al. Molecular time scale of diversification of feeding strategy and morphology in new world leaf-nosed bats (Phyllostomidae): a phylogenetic perspective: evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology. In: GUNNEL, G. F.; SIMMONS, N. B. (Ed.). **Studies in molecules and morphology: new evolutionary paradigms**. Cambridge: Cambridge University, 2010. p. 385-409.
- BARKER, M. G.; PINARD, M. A. Forest canopy research: sampling problems, and some solutions. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 153, n. 1/2, p. 23-38, Apr. 2001.
- BERNARD, E. Vertical stratification of bat communities in primary forests of Central Amazon, Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 17, n. 1, p. 115-126, Jan. 2001.
- BULLEN, R.; MCKENZIE, N. L. Bat airframe design: flight performance, stability and control in relation to foraging ecology. **Australian Journal of Zoology**, Victoria, v. 49, n. 3, p. 235-261, 2001.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. **Sociological Methods and Research**, Beverly Hills, v. 33, n. 2, p. 261-304, 2004.

DINNO, A. Exploring the sensitivity of Horn's parallel analysis to the distributional form of random data. **Multivariate Behavior Research**, London, v. 44, n. 3, p. 362-388, May 2009.

DINNO, A. **Paran**: horn's test of principal components/factors. R Package Version 1.4.3. Disponível em: <<http://CRAN.R-project.org/package=paran>>. Acesso em: 10 dez. 2010.

DOLAN, P. G. **Systematics of Middle American mastiff bats of the genus Molossus**. Lubbock: Texas Tech Museum University, 1989. 71 p. (Special Publications, 29).

FENTON, M. B. **The bat**: wings in the night sky. New York: Firefly Books, 1998. 144 p.

FRECKLETON, R. P. The seven deadly sins of comparative analysis. **Journal of Evolutionary Biology**, New York, v. 22, n. 7, p. 1367-1375, July 2009.

FREEMAN, P. W. Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera): dental and cranial adaptations. **Biological Journal of the Linnean Society of London**, London, v. 33, p. 249-272, 1988.

GARDNER, A. L. **Mammals of South America**: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats. Chicago: University of Chicago, 2008. v. 1, 690 p.

GREGORIN, R.; TADDEI, V. A. Chave artificial para a identificação de Molossídeos brasileiros (Mammalia, Chiroptera). **Mastozoología Neotropical**, Mendoza, v. 9, n. 1, p. 13-32, 2002.

GUNNELL, G. F.; SIMMONS, N. B. Fossil evidence and the origin of bats. **Journal of Mammalian Evolution**, New York, v. 12, n. 1/2, p. 109-146, June 2005.

HANDLEY, C. O.; WILSON, D. E.; GARDNER, A. L. Demography and natural history of the common frit bat, *Artibeus jamaicensis*, on Barro Colorado Island, Panamá. **Smithsonian Contributions to Zoology**, Washington, v. 511, p. 147-159, 1991.

HANSEN, T. F.; PIENAAR, J.; ORZACK, S. H. A comparative method for studying adaptation to a randomly evolving environment. **Evolution**, Lancaster, v. 62, n. 8, p. 1965-1977, Aug. 2008.

HARVEY, P. H.; RAMBAUT, A. Comparative analyses for adaptive radiations. **Philosophical Transactions of Royal Society of London B**, London, v. 355, n. 1403, p. 1599-1605, Nov. 2000.

KALKO, E. K. V. **Diversity in tropical bats**: systematics and biodiversity in tropical ecosystems. Bonn: Research Institute and Zoological Museum, 1996.

KALKO, E. K. V.; HANDLEY, C. O. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implications for conservation. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 153, p. 319-333, 2001.

KALKO, E. K. V.; HANDLEY, C. O.; HANDLEY, D. Organization, diversity, and long-term dynamics of a Neotropical bat community. In: CODY, M.; SMALLWOOD, J. (Ed.). **Long-term studies in vertebrate communities**. Los Angeles: Academic, 1996. p. 503-553.

KLINGENBERG, C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular Ecology Resources**, Oxford, v. 11, n. 2, p. 353-357, Mar. 2011.

KLINGENBERG, C. P. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes Shape and shape changes: two key concepts in geometric morphometrics. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**, Pavia, v. 24, n. 1, p. 15-24, 2013.

MARINELLO, M. M.; BERNARD, E. Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 92, n. 1, p. 141-147, 2014.

MARTINS, E. P.; HANSEN, T. F. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. **American Naturalist**, Chicago, v. 149, n. 4, p. 646-667, Apr. 1997.

MONTEIRO, L. R. Multivariate regressions models and geometric morphometrics: the search for causal factors in the analysis of shape. **Systematic Biology**, Washington, v. 48, n. 1, p. 192-199, 1999.

MONTEIRO, L. R.; NOGUEIRA, M. R. Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. **BMC Evolutionary Biology**, London, v. 11, n. 1, p. 137-140, 2011.

MONTEIRO, L. R.; REIS, S. F. **Princípios de morfometria geométrica**. Ribeirão Preto: Holos, 1999. 198 p.

NORBERG, U. M. Allometry of bat wings and legs and comparison with bird wings. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, London, v. 292, n. 1061, p. 359-398, 1981.

NORBERG, U. M.; RAYNER, J. M. V. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, London, v. 316, n. 1179, p. 335-427, 1987.

PARADIS, E.; CLAUDE, J.; STRIMMER, K. Analyses of phylogenetics and evolution in R language. **Bioinformatics**, Oxford, v. 20, n. 2, p. 289-290, July 2004.

PEREIRA, M. J. R.; MARQUES, J. T.; PALMEIRIM, J. M. Vertical stratification of bat assemblages in flooded and unflooded Amazonian forests. **Current Zoology**, Beijing, v. 56, n. 4, p. 469-478, 2010.

PERES-NETO, P. R.; JACKSON, D. A.; SOMERS, K. M. How many principal components?: stopping rules for determining the number of non-trivial axes revisited. **Computational Statistics & Data Analysis**, New York, v. 49, n. 4, p. 974-997, June 2005.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2010. Disponível em: <<http://www.R-project.org/>>. Acesso em: 10 dez. 2010.

REVELL, L. J. Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. **Evolution**, Lancaster, v. 63, n. 12, p. 3258-3268, Dec. 2009.

REX, K. et al. Vertical stratification of Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) revealed by stable carbon isotopes. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 27, n. 3, p. 211-222, May 2011.

ROHLF, F. J. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. **Evolution**, Lancaster, v. 55, n. 11, p. 2143-2160, Nov. 1999.

ROHLF, F. J. **TPSDig**. Version 1.17. Stony Brook: State University of New York at Stony Brook, 1998. Software.

SCHLUTER, D. et al. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. **Evolution**, Lancaster, v. 51, n. 6, p. 1699-1711, Dec. 1997.

SIKES, R. S.; GANNON, W. L. Animal care and use Committee of the American Society of Mammalogists: guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. **Journal of Mammalogy**, Lawrence, v. 92, n. 1, p. 235-253, 2011.

SIMMONS, N. B. A new species of *Micronycteris* (Chiroptera: Phyllostomidae) from northeastern Brazil, with comments on phylogenetic relationships. **American Museum Novitates**, New York, n. 3158, p. 1-35, 1996.

SIMMONS, N. B.; CONWAY, T. Evolution of ecological diversity in bats. In: KUNZ, T.; FENTON, N. B. (Ed.). **Bat ecology**. Chicago: University of Chicago, 2003. p. 493-535.

SWARTZ, S. M. et al. A bird? a plane? no, it's a bat: an introduction to the biomechanics of bat flight. In: GUNNELL, G.; SIMMONS, N. B. (Ed.). **Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology**. Cambridge: Cambridge University, 2012. p. 317-352.

SWARTZ, S. M. et al. Wing structure and the aerodynamic basis of flight in bats. **American Institute of Aeronautics and Astronautics Aerospace Sciences**, Reston, v. 45, p. 22-26, Jan. 2007.

VELAZCO, P. M. et al. Extraordinary local diversity of disk-winged bats (Thyropteridae: Thyroptera) in Northeastern Peru, with the description of a new species and comments on roosting behavior. **American Museum Novitates**, New York, n. 3795, p. 1-28, 2014.

WILSON, D. E. et al. **Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for mammals**. Washington: Smithsonian Institution, 1996. 409 p.