ANA CAROLINA D'OLIVEIRA PAVAN

**Sistemática e história evolutiva do gênero de
morcegos neotropical *Pteronotus* (Chiroptera:
Mormoopidae)**

Systematics and evolutionary history of the neotropical bats
Pteronotus (Chiroptera: Mormoopidae)

São Paulo

2014

ANA CAROLINA D'OLIVEIRA PAVAN

**Sistemática e história evolutiva do gênero de morcegos
neotropical *Pteronotus* (Chiroptera: Mormoopidae)**

Systematics and evolutionary history of the neotropical bats *Pteronotus*
(Chiroptera: Mormoopidae)

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Genética e Evolução, na
Área de Biologia / Genética.

Orientador(a): Prof. Dr. Gabriel
Marroig

São Paulo

2014

Ficha Catalográfica

Pavan, Ana Carolina
Sistemática e história evolutiva do gênero
de morcegos neotropical *Pteronotus*
(Chiroptera: Mormoopidae)
212 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Genética e Biologia
Evolutiva.

1. Evolução 2. Filogenética 3.
Taxonomia I. Universidade de São Paulo.
Instituto de Biociências. Departamento de
Genética e Biologia Evolutiva.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Orientador(a)

"Nothing in biology makes sense except in the light of evolution"

Theodosius Dobzhansky

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador, Gabriel Marroig, pela confiança depositada e pelo profundo aprendizado que me proporcionou ao longo desses anos.

Aos colegas do Laboratório de Evolução de Mamíferos: Pato, Ogro, Monique, Dani, Tafinha, Paulinha, Papete, Alex, Harley, Lugar, Wally e Edgar, pela convivência, troca de idéias e por toda ajuda que me deram durante a elaboração dessa tese.

Aos curadores, alunos e técnicos das coleções científicas que visitei ou que me concederam empréstimos de material para utilização na tese, agradeço pela prestatividade e suporte oferecido: Nancy Simmons, Eileen Westwig e Neil Duncan – AMNH; Don Wilson, Kristofer Helgen, Darrin Lunde e Suzanne Peurach – NMNH; Bruce Patterson – FMNH; Robert Timm – KU; Ben Marks – TCWC; Robert Baker, Heath Garner e Kathy Macdonald – TTU; Jim Dines – LACM; Burton Lim – ROM; Maria Nazareth da Silva, Manoela Borges e Solange Farias – INPA; Isaí Castro e Claudia Silva – IEPA; Diego Astua e Patrícia Pilatti Alves – UFPE; Pedro Estrela e Anderson Feijó – UFPB; Adriano Paglia, Fabrício Santos, Ligiane Moras e Marina Bento – UFMG; Eliana Morielle - IBILCE e Mario de Vivo e Juliana Gualda - MZUSP.

Aos pesquisadores que me concederam amostras de tecido, tornando possível a execução desse projeto: Valéria Tavares, Ana Carolina Martins, Adalberto Césari, Caroline Aires, Anderson Feijó, Patrício Rocha, Felipe Martins, Leila Pessoa, Monik Oprea, Marcelo Marcos, Tadeu Oliveira, Enrico Bernard, Benoit de Thoisy e François Catzeflis.

Agradeço a Paul Velazco, Norberto Gianini, Albert Ditchfield, Adalberto Césari e Felipe Martins, pesquisadores que contribuíram em diferentes momentos da execução dessa tese, e que foram de grande importância nos conhecimentos que adquiri nesse período.

Obrigada àqueles que me ajudaram e proporcionaram momentos descontraídos no decorrer da coleta de dados para a tese. À Marli Lojudice, pelo apoio e atenção que me deu no período que visitei a coleção de São José do Rio Preto. A Antonio Peloso pela calorosa recepção em Austin, e pela carona fundamental para College Station. À Bruna Alves pela acolhida brasileira em College Station. A David Santana, que adorava reunir brasileiros em sua casa em Washigton, D.C. À Pollyana Patrício-Costa, pelos ótimos momentos que passamos juntas em NY e Chicago.

Minha gratidão a Natália Guimarães, Juliana Ferreira, Maria Helena Maia, Camila Clozato, Rodrigo Francisco, Anna Milo, Helena Tadielo e Helena Bernardes pela amizade, e a todos os amigos que me acompanharam nesse período. Um obrigada especial à Sofia Marques pela amizade, conselhos e ajuda nos momentos que mais precisei.

Agradeço à minha irmã Silvia (Mima), pelas incontáveis e muitas vezes intermináveis conversas e trocas de opiniões. Saiba que você foi parte fundamental na construção desse trabalho. Obrigada também, Mima e Pedro, pela acolhida em NY no período que visitei coleções científicas nos EUA, o que definitivamente foi fundamental para que esse fosse um período extremamente agradável do meu doutorado.

Agradeço aos meus pais, Terezinha e Donário, de todo o coração, pelo apoio que sempre me deram durante minha jornada acadêmica. Obrigada pelo amor e incentivo constante de vocês em minha vida.

Por fim, agradeço a Fernando, meu amor e amigo, por todo esse tempo que esteve ao meu lado. Obrigada pelo seu carinho, companheirismo e paciência.

Índice

Resumo	01
Abstract	02
Introdução Geral	03
Evolução e Sistemática	03
Objeto de estudo	04
Histórico Taxonômico	12
Objetivos	14
Capítulo 1. Sistemática Molecular do gênero <i>Pteronotus</i>	15
I. Introdução	16
II. Materiais e Métodos	19
III. Resultados	25
IV. Discussão	41
V. Conclusões	49
Capítulo 2. Delimitação de espécies e taxonomia do gênero <i>Pteronotus</i>	51
I. Introdução	52
II. Material e Métodos	57
III. Resultados	68
IV. Discussão	90
V. Conclusões	99
Capítulo 3. Integração morfológica nos crânios de <i>Pteronotus</i> e consequências evolutivas	100
I. Introdução	101
II. Materiais e Métodos	105
III. Resultados	113
IV. Discussão	131
V. Conclusões	141
Capítulo 4. Diversificação espacial e temporal no gênero <i>Pteronotus</i>	142
I. Introdução	143
II. Materiais e Métodos	145
III. Resultados	149
IV. Discussão	153
V. Conclusões	160
Referências Bibliográficas	161
Anexos	175

Resumo

Uma abordagem multidisciplinar integrando sistemática molecular, morfometria e genética quantitativa foi utilizada para investigar a história evolutiva do gênero *Pteronotus* (Chiroptera: Mormoopidae). Esse grupo de morcegos neotropical que tem recebido particular atenção na última década por possuir uma diversidade genética incompatível com a variação morfológica e diversidade taxonômica atualmente descritas. A última revisão sistemática do gênero descreve seis espécies e 17 subespécies, mas trabalhos recentes têm reportado elevados níveis de divergência genética entre táxons coespecíficos, sugerindo que a diversidade do grupo está subestimada. Até o momento, nenhum trabalho foi realizado reunindo evidências genéticas e variação morfométrica de todas as unidades taxonômicas atualmente reconhecidas no gênero. Baseada numa ampla amostragem que incluiu grande parte da extensão geográfica do grupo e representantes de 19 dentre os 20 táxons nominais existentes, eu investiguei a variação genética, morfométrica e o padrão de covariação fenotípica entre os caracteres que compõem o crânio das espécies do gênero *Pteronotus*. Investigações adicionais foram feitas a fim de propor intervalos de datas para os principais eventos de diversificação dentro do grupo, e quais processos evolutivos e biogeográficos foram os principais responsáveis pelo número e o padrão de distribuição das espécies atuais. As análises filogenéticas, utilizando cinco *loci*, confirmam resultados prévios sobre a diversidade críptica do grupo, além de sugerirem uma elevada correspondência entre as linhagens genéticas e as subespécies atualmente reconhecidas. Análises discriminantes de 41 variáveis que descrevem tamanho e forma dos ossos do crânio corroboram a elevação das linhagens genéticas ao *status* de espécie. Um novo arranjo taxonômico é proposto para o gênero, composto por 18 espécies. O padrão de integração nos crânios da Família Mormoopidae apresenta uma estrutura relativamente conservada, concordando com resultados observados em outros grupos de mamíferos, acompanhada por magnitudes gerais de integração relativamente baixas na maioria das espécies. Os resultados sugerem que os crânios dos mormoopídeos são bastante modulares e que o padrão estrutural de associação entre os caracteres cranianos não pode ser explicado apenas por ação da deriva genética na maioria dos nós da filogenia. Os dados indicam que os crânios em Mormoopidae devem ser bastantes flexíveis em suas respostas evolutivas e que a seleção natural agiu conjuntamente sobre eixos de variação distintos da estrutura craniana ao longo da diversificação do grupo. O gênero *Pteronotus* se originou no Mioceno, há cerca de 17 milhões de anos, e os eventos de diversificação que deram origem aos principais clados do táxon ocorreram entre 15 e 7 milhões de anos atrás. O padrão replicado de ocupação geográfica entre os diferentes clados de *Pteronotus* sugere um modelo de especiação essencialmente vicariante, mas que requer dispersão para explicar a distribuição de algumas linhagens atuais, assim como as áreas ancestrais estimadas em alguns nós da filogenia. Muitas das espécies do gênero surgiram nos últimos três milhões de anos, período em que o continente americano sofreu algumas reorganizações geográficas e oscilações climáticas intensas, enquanto os eventos de diversificação intraespecífica são bastante recentes, tendo ocorrido no Pleistoceno tardio.

Abstract

A multidisciplinary approach integrating molecular systematics, morphometrics and quantitative genetics was used to investigate the evolutionary history of the genus *Pteronotus* (Chiroptera: Mormoopidae). This Neotropical bat group has received particular attention in the last decade for harboring a genetic diversity much higher than morphological variation and taxonomic diversity currently described. According to the last systematic review this genus has six species with 17 subspecies. However, recent studies reported high levels of genetic divergence among conspecific taxa, suggesting an underestimated diversity for the genus. To date, no work combining genetic evidences and morphometric variation from all taxonomic units currently recognized in this group was performed. Based on a comprehensive sampling including most of the geographic range and 19 from 20 nominal taxa recognized for the genus, I investigated the genetic and morphological variation and the phenotypic covariance patterns among skull characters of *Pteronotus* species. Additional investigations were made to propose date intervals for the main diversification events within the group, and possible evolutionary and biogeographic processes responsible for the number and distributional patterns of current species. The phylogenetic analyses, using five *loci*, corroborate previous results on the cryptic diversity of the group, and suggest a high correspondence among the genetic lineages and the currently recognized subspecies. Discriminant analysis of 41 variables describing size and shape of cranial bones support the rising of these groups to the specific status. Therefore, we present an updated taxonomic arrangement composed by 18 species. The cranial integration pattern of the family Mormoopidae shows a relatively conserved structure, in accordance with previous results for other mammal groups, followed by low levels of overall magnitude of integration in the majority of species. Results suggest a highly modular skull for mormoopids, and a pattern of structural association among characters that cannot be explained by genetic drift alone in most part of phylogeny nodes. Data indicates that skulls of Mormoopidae should be very flexible in their evolutionary responses, and that natural selection acted together over different lines of variation in cranial structure during the group's diversification. *Pteronotus* arose in Miocene, around 17 million years ago, and the diversification events yielding to the main clades within the genus took place from 15 to 7 million years ago. The replicated pattern of geographic occupancy among different clades of *Pteronotus* suggest an essentially vicariant model of speciation, but dispersion is also required to explain the geographic range of some of the current lineages, as well as the estimated ancestral areas of some phylogeny nodes. Many of the species in the genus arose in the last three million years, when the American continent underwent some geographic reorganizations and severe climatic oscillations, while the intraspecific diversification events are very recent, having occurred in the Late Pleistocene.

Introdução Geral

Evolução e Sistemática

Evolução é a base unificadora da biologia. Seu estudo pode ser visto de duas perspectivas, que envolvem diferentes escalas de tempo. Microevolução se refere a processos que operam ao longo de poucas gerações, tendo como foco a diversificação que ocorre entre grupos geográficos coespecíficos (Arnold *et al.* 2001). A macroevolução, por outro lado, envolve grandes escalas temporais e se preocupa com padrões percebidos entre grupos taxonômicos superiores, comumente descritos na sistemática e paleontologia. A ponte entre essas duas perspectivas é a especiação, mecanismo que dá origem a novas espécies e um dos objetos mais estudados na biologia evolutiva (Cracraft 1982). Como micro e macroevolução se conectam é uma questão em aberto, onde visões distintas são amplamente discutidas. Enquanto alguns autores defendem que a evolução de novos táxons e novos complexos adaptativos resultam de “saltos” evolutivos, que não podem ser explicados somente pelos mecanismos microevolutivos (Eldredge & Gould 1972; Stanley 1979), outros autores argumentam que grandes mudanças evolutivas ocorrem através dos mesmos processos que promovem diversificação dentro das espécies (Mayr 1942; Simpson 1944; Lande 1980).

Um ponto de vista que emerge desses dois lados é que evolução resulta de uma variedade de processos em interação, operando em diferentes escalas temporais de maneira que seu efeito seja percebido como padrões intra e interespecíficos (Funk & Brooks 1990). À Sistemática cabe revelar os padrões existentes entre espécies distintas e entender como eles surgiram. Sendo uma disciplina voltada para o estudo dos organismos, sua diversidade e toda e qualquer relação entre eles (Simpson 1962), a sistemática reúne princípios e hipóteses aplicáveis em diversas áreas da biologia, estando intimamente relacionada à evolução. Essa estreita relação ficou evidenciada por trabalhos até a metade do século XX (Huxley 1940; Mayr 1942; Simpson 1944), onde sistematistas estavam preocupados em questões ligadas à variação geográfica das espécies, sua delimitação, e aos mecanismos causadores de especiação. O aparecimento da Sistemática Filogenética (Hennig 1966) causou uma mudança de paradigma na Sistemática, com a proposição de que grupos de organismos deveriam ser delimitados de modo a refletir somente a relação de ancestralidade e descendência entre os táxons, da mesma maneira que classificações biológicas formais deveriam ser consistentes com essas relações (Wiley & Lieberman 2011). Sua principal ferramenta, a árvore ou filogenia, consiste em uma estrutura hierárquica que possibilita a classificação dos organismos em grupos naturais (monofiléticos), ou seja, respeitando a história genealógica dos táxons. Como reflexo das idéias e métodos de sistemática filogenética que rapidamente se popularizaram, as pesquisas sistemáticas nas décadas seguintes passaram a se preocupar com a reprodução dos padrões de relacionamento entre os organismos, o que gerou um intenso acúmulo de filogenias, mas sem um interesse em investigar as causas ou processos subjacentes (Coyne & Orr 2004).

As últimas duas décadas continuam vivenciando mudanças significativas na sistemática, principalmente no que concerne à metodologia aplicada para inferência das relações e a criticidade dos pesquisadores na avaliação dos diferentes métodos disponíveis (Wiley & Lieberman 2011). Como disciplina, ela abandonou a “linha puramente taxonômica” de descrição de espécies e subespécies, passando para uma abordagem que permitiu uma descrição objetiva dos padrões observados, até se caracterizar, mais recentemente, como trabalhos integrando descrições quantitativas a filogenias moleculares, ecologia e testes de hipóteses biogeográficas (Thorpe 2002). Por possuir uma ampla aplicabilidade, filogenias são hoje utilizadas tanto em estudos que investigam dinâmicas macroevolutivas de especiação e extinção, como em estudos intraespecíficos, que buscam descrever o padrão de variação dentro de uma única espécie (Avice *et al.* 1987; Avice 1998). O estudo e conhecimento dessa variação, seja ela fenotípica ou genética, é crucial para a forma como dividimos e ordenamos a diversidade biológica, assim como para o entendimento de como esta diversidade surge e é mantida (Lewontin 1974; Lande 1980).

Muitos dos avanços metodológicos estiveram relacionados ao objetivo primário de qualquer estudo sistemático: entender a diversidade de espécies existente em determinado grupo. A maneira como as espécies devem ser delimitadas, contudo, permanece ainda hoje como uma ativa discussão dentro da biologia. Essa discussão excede a questão da aplicabilidade, tornando-se muitas vezes filosófica, ou seja, o que é visto como espécie (e que definição facilita sua identificação na natureza) em cada grupo biológico investigado. Atualmente pelo menos 24 conceitos diferentes de espécies podem ser citados (de Queiroz 2007), cujas definições foram elaboradas visando contemplar diferentes tipos de organismos e, dessa maneira, apresentando incompatibilidades que dificultam sua aplicação de maneira generalizada sobre a diversidade biológica. Essa questão com o passar do tempo trouxe abordagens complementares ao “problema de espécies” (ex.: O'Hara 1993; Frost e Kluge 1994; de Queiroz 1998, 2007), que sugeriam que uma distinção entre conceitos na teoria e na prática era necessária. Numa tentativa de reconciliar todas essas definições, buscando seu elemento comum, de Queiroz (1998) propõe um conceito unificado de espécie. Segundo o Conceito Geral de Linhagem (*General Lineage Concept of Species*, de Queiroz 1998), espécies são segmentos de linhagens em nível de metapopulações que evoluem separadamente, apresentando trajetórias evolutivas independentes de outras metapopulações. Dentro desse contexto, uma linhagem é definida como uma população que se estende durante certo período de tempo (contínuo ancestral-descendentes). De acordo com de Queiroz (1998), os distintos conceitos encontrados na biologia evolutiva representam na verdade critérios alternativos para a definição de espécie, dentro de um mesmo conceito unificado (Aleixo 2007). Tais critérios diferem apenas no momento que se encontram durante o longo processo de cladogênese que dá origem a duas espécies distintas, onde as mesmas podem, por exemplo, já constituírem grupos monofiléticos (conceito filogenético, Rosen 1979) mas não apresentarem ainda isolamento reprodutivo completo (conceito biológico, Mayr 1942). A definição desse conceito traz como vantagem a possibilidade de realização de um teste empírico a partir do estudo de vários caracteres independentes (ex.: bioacústicos, morfológicos e genéticos), permitindo que uma

espécie seja delimitada através de dois critérios claros: se a população em questão é diagnosticável e independente evolutivamente (monofilética) com relação a outras (Aleixo 2007).

Objeto de estudo

Os avanços no desenvolvimento da sistemática têm proporcionado um aumento significativo no conhecimento da diversidade de inúmeros grupos de organismos, muitos deles na Região Neotropical. Os morcegos (ordem Chiroptera) figuram como um dos grupos de mamíferos que teve sua diversidade bastante influenciada por estudos sistemáticos nas últimas duas décadas. Com uma distribuição mundial, estes mamíferos constituem um dos grupos mais bem sucedidos no planeta, estando ausentes somente nas regiões polares e algumas ilhas oceânicas isoladas, e representam a maior parte da mastofauna, tanto em riqueza como em abundância local, em ambientes neotropicais (de Vivo 1997; Taddei 1983). Sua grande diversidade e ampla ocorrência pode ser atribuída às suas novidades adaptativas, a ecolocação e o voo, que possibilitaram a esse grupo a exploração de diversos nichos não antes ocupados por mamíferos. Adicionalmente, a ordem Chiroptera exhibe inúmeras especializações que os tornam aptos para a utilização de fontes alimentares variadas. Especializações para diferentes hábitos alimentares, por sua vez, requerem uma ampla diversificação nas adaptações morfológicas e comportamentais relacionadas a tais estratégias, contribuindo para a grande variedade de formas encontradas.

De acordo com a última estimativa, a ordem Chiroptera é constituída por 18 famílias, 186 gêneros e cerca de 1100 espécies (Simmons 2005), sendo que o número de espécies conhecidas era 10% inferior cinco anos antes (~1001 *sensu* Hutson *et al.* 2001). Dentre os fatores que têm contribuído para o incremento no conhecimento do número de espécies de morcegos está o aperfeiçoamento e diversificação de técnicas de amostragem, o aumento do esforço de captura por escolha metodológica e, como já mencionado, o aprimoramento de revisões sistemáticas, as quais têm revelado que a riqueza de espécies está subestimada em muitos casos (Tavares *et al.* 2009). Estudos filogenéticos com morcegos têm sido publicados em grande quantidade, com filogenias bem-suportadas estando disponíveis hoje para diversos grupos. Esse crescente banco de dados conta principalmente com informações moleculares, que sugerem fortemente que muitos grupos tradicionalmente reconhecidos na taxonomia não são monofiléticos ou constituídos por uma só espécie (Simmons 2005). Como resultado, as hipóteses de relações evolutivas fornecidas por esses novos trabalhos oferecem oportunidades sem precedentes para a reconstrução de padrões históricos de mudança em diferentes linhagens de Chiroptera (Simmons 2000). É dentro desse contexto que apresento a minha tese de doutorado, buscando não apenas descrever a diversidade existente em um grupo de morcegos neotropicais, mas também investigar, através de diferentes aspectos biológicos, como e quais fatores ocasionaram a diversificação observada hoje.

História Natural do gênero Pteronotus (Chiroptera: Mormoopidae)

Mormoopidae é uma pequena família de morcegos estritamente insetívoros, que ocorrem desde o sudoeste dos Estados Unidos (Texas) até a região central brasileira, incluindo Pequenas e Grandes Antilhas (Simmons & Conway 2001) e oeste do Andes até o Peru (Patton & Gardner 2007). A família Mormoopidae habita uma grande variedade de habitats, desde florestas tropicais úmidas a regiões subtropicais áridas e semi-áridas inferiores a 3.000 metros de altitude (Patton & Gardner 2007). As espécies dessa família são gregárias, se abrigando exclusivamente em cavernas e formando colônias mistas que podem exceder os milhares de indivíduos (Silva-Taboada 1979; de la Torre & Medellín 2010; Rocha *et al.* 2011). Apresentam pouca habilidade de resistir ao frio, não conseguindo manter sua temperatura corporal elevada em ambientes mais frios que 15°C por longos períodos de tempo (Bonaccorso *et al.* 1992). As grandes colônias observadas nas espécies de mormoopídeos podem ser consequência de sua susceptibilidade à temperatura, auxiliando os indivíduos na termoregulação durante as épocas mais frias do ano (de la Torre & Medellín 2010).

Os mormoopídeos caracterizam-se por possuir lábios expandidos e ornados com diversas dobras que dão uma aparência de “funil” à cavidade oral quando a boca está aberta. As narinas estão incorporadas ao lábio superior, formando uma placa lábio-nasal, sendo que o formato dessa placa é informativo na distinção das espécies da família (Smith 1972). A pelagem é curta, fina e densamente distribuída ao longo do corpo. Sua coloração é bem variada, e tal variação chegou a ser utilizada para a descrição de subespécies por pesquisadores no passado (ex.: Wagner 1843; Thomas 1892; Allen 1911). Smith (1972) propôs que a existência de colorações distintas pode estar associada ao envelhecimento dos pêlos e ao clareamento devido a ação da amônia existente no guano, que se acumula em grandes quantidades em cavernas habitadas por essas espécies. Devido à troca anual da pelagem, os pêlos novos que surgem, com uma coloração marrom escura, se misturam com os antigos, de coloração ocrácea ou alaranjada, formando diferentes mosaicos e padrões de coloração nos indivíduos.

Mormoopidae contém dois gêneros descritos, *Pteronotus* Gray 1838 e *Mormoops* Leach 1821, e oito espécies reconhecidas (*sensu* Simmons 2005). No gênero *Pteronotus* estão atualmente descritas seis espécies: *Pteronotus davyi* Gray (1838), *P. macleayi* (Gray 1839), *P. quadridens* (Gundlach 1840), *P. parnellii* (Gray 1843), *P. personatus* Wagner (1843) e *P. gymnonotus* Wagner 1843, sendo que as três últimas ocorrem no Brasil. O gênero *Mormoops* é representado por duas espécies: *Mormoops blainvillei* Leach 1821 e *M. megalophylla* Peters 1864. Duas espécies adicionais de mormoopídeos, *Mormoops magna* e *Pteronotus pristinus*, são conhecidas por registros fósseis do Quaternário (Silva-Taboada 1974), e um novo gênero e espécie do início do Oligoceno (Terciário) está em vias de descrição (Morgan & Czaplewski 2012). A distribuição geográfica das espécies atuais do gênero *Pteronotus* está apresentada na Figura 1 e das espécies de *Mormoops* na Figura 2 (IUCN 2008). *Pteronotus macleayi*, *P. quadridens* e *Mormoops blainvillei* são endêmicos das Grandes Antilhas, no Caribe; *Pteronotus personatus* é uma espécie amplamente distribuída nas Américas Central e do Sul, desde o México até o Centro-oeste do Brasil, sem ocorrência, contudo, nas Ilhas

do Caribe (Simmons & Conway 2001); *Pteronotus gymnonotus* ocorre do México até Guianas, Peru, Bolívia e centro do Brasil (Patton & Gardner 2007); *Pteronotus davyi* apresenta atualmente uma distribuição disjunta, pois é encontrado desde o México até o norte da América do Sul (costa da Venezuela e Pequenas Antilhas) e possui uma população isolada no noroeste do Peru, nos dois lados dos Andes (Simmons & Conway 2001). Similarmente, *Mormoops megalophylla* está distribuído do sudeste do Texas até Honduras e El Salvador. Na América do Sul é conhecido para a costa de Colômbia e Venezuela, ilhas de Trinidad e Antilhas Holandesas, e norte do Equador. *Pteronotus parnellii* é a maior espécie da família, sendo amplamente distribuída na Região Neotropical. Ocorre desde o México e Grandes Antilhas até Peru, Bolívia e região central e norte do Brasil (Simmons & Conway 2001; Tavares *et al.* 2009).

A dieta de todas as espécies é insetívora, mas diferenças existem na composição e proporção com que diferentes grupos de insetos são consumidos. Em *Mormoops*, o consumo inclui predominantemente lepidópteros, além de coleópteros e himenópteros (Simmons & Conway 2001; Rolfe & Kurta 2012). Já *Pteronotus* é mais generalista. Apesar de consumir uma elevada proporção de coleópteros (Rolfe & Kurta 2012), apresenta uma maior diversidade de outros artrópodes na sua dieta do que *Mormoops*, como lepidópteros, dípteros, ortópteros, himenópteros e homópteros (Mancina 2005; Rolfe & Kurta 2012).

As espécies do gênero *Pteronotus* variam em tamanho desde *P. quadridens* (tamanho do antebraço = 35-40mm, comprimento condilobasal do crânio = 12-14mm) até *P. parnellii* (tamanho do antebraço = 48-66mm, comprimento condilobasal do crânio = 16-22mm) (Simmons & Conway 2001). Elas diferenciam-se de *Mormoops* por apresentar estados considerados mais simples em alguns caracteres, trago menos ornamentado, rosto mais longo e pouco elevado com relação à linha da caixa craniana, e orelhas pontiagudas (Herd 1983). Uma comparação da morfologia externa e craniana de representantes dos gêneros *Pteronotus* e *Mormoops* pode ser feita através das Figuras 3 e 4, respectivamente. Adicionalmente, uma característica morfológica que diferencia mais notadamente as espécies *P. davyi* e *P. gymnonotus* das demais do gênero *Pteronotus* é a extensão do plagiopatágio dos indivíduos até a espinha dorsal, cobrindo assim a pelagem do dorso e dando a essas espécies o aspecto de “costas nuas” (*naked-backed bats*). Apesar de não existirem dados empíricos que apontem alguma diferença funcional entre esse patágio estendido e o padrão comum das demais espécies, Bonaccorso *et al.* (1992) afirmam que essa morfologia pode facilitar a dissipação de calor pelos indivíduos em ambientes muito quentes.

Figura 1. Distribuição geográfica das espécies do gênero *Pteronotus* conforme dados da IUCN 2008.

Figura 2. Distribuição geográfica das espécies do gênero *Mormoops* conforme dados da IUCN 2008.

Figura 3. Morfologia externa lateral (A e B) e frontal (C e D) de exemplares do gênero *Pteronotus* e *Mormoops*. A = *P. parnellii rubiginosus*, C = *P. parnellii parnellii*; B = *M. megalophylla megalophylla*; D = *M. blainvillei*.

Figura 4. Morfologia craniana em vista dorsal (linha superior) e lateral (linha inferior) de espécimes de *Pteronotus parnellii* (A) e *Mormoops megalophylla* (B) evidenciando as diferenças descritas no texto.

Outra característica bastante diagnóstica dentre as espécies de *Pteronotus* é o seu padrão de ecolocação. Diversos trabalhos sugerem que a utilização de detectores de ultrassons é bastante apropriada para a identificação de espécies de Mormoopídeos, assim como para estudos de uso do habitat e atividade temporal no grupo (Mancina *et al.* 2012). Para se compreender a relevância dos chamados de ecolocação para a diversificação de Mormoopidae é importante fazer uma breve explicação sobre o assunto. No geral, os chamados de ecolocação em morcegos variam em forma, duração e amplitude, e estão correlacionados com parâmetros do ambiente ocupado pela espécie (Teeling *et al.* 2012). A emissão do chamado e o eco resultante podem ser separados tanto no tempo como na sua frequência e essa diferença é utilizada para classificar os morcegos em dois grupos distintos. Algumas espécies emitem longos pulsos de frequência constante (CF) ou quase-constante (QCF), se baseando na sua velocidade de voo para ajustar a frequência dos chamados através da compensação por efeito Doppler, e garantir que os ecos retornantes tenham uma frequência distinta dos pulsos emitidos. Essa estratégia de ecolocação é denominada *High Duty Cycle* (HDC), onde os pulsos emitidos possuem uma longa duração quando comparados ao intervalo de tempo existente entre pulsos sucessivos. De maneira alternativa, os morcegos podem emitir pulsos curtos de frequência modulada (FM), que estão separados entre si por longos períodos de silêncio. Esse grupo é conhecido por *Low Duty Cycle* (LDC) e inclui a maioria das espécies. Os morcegos com esse tipo de ecolocação tipicamente não emitem pulsos e recebem os ecos de maneira sobreposta. Eles produzem o som e escutam o eco retornante antes de emitirem um novo som. O termo *duty cycle* nesse caso descreve a razão de duração do som em relação a extensão total do chamado, sendo medido em porcentagem. Os morcegos HDC possuem uma razão elevada, com o pulso ocupando cerca de 34.7% a 56.3% do intervalo total do chamado, enquanto na estratégia LDC essa razão está entre 6.1% e 9.2% (Fenton *et al.* 2012).

No gênero *Pteronotus*, a maioria das espécies (assim como as espécies de *Mormoops*) são classificadas como LDC. *Pteronotus parnellii* é a única espécie dos Neotrópicos que utiliza a estratégia HDC. As espécies classificadas como HDC estão presentes em apenas 3 famílias de Chiroptera, Rhinolophidae e Hipposideridae no Velho Mundo, e Mormoopidae (*P. parnellii*) no Novo Mundo. Acredita-se que a estratégia HDC seja uma condição derivada, por ser fisiologicamente mais complexa e por estar presente em menos de 20% das espécies (Lazure & Fenton 2011). Essas espécies apresentam um intervalo pequeno de frequências às quais são grandemente sensíveis, o que é referido como fôvea acústica, e procuram sempre manter as frequências dos ecos dentro desse intervalo. Essa fôvea acústica permite aos morcegos detectar alvos em movimento com muito mais precisão que espécies LDC, tornando-as mais aptas a forragear em áreas de vegetação densa e com muitos ruídos de fundo (Fenton *et al.* 2012). Nesse sentido, *P. parnelli* se diferencia por utilizar uma estratégia de forrageamento única, que evita a competição por recursos alimentares com outras espécies. Para as demais espécies de Mormoopidae, a mesma estratégia de ecolocação é contrabalançada pela composição diferenciada dos pulsos FM, que são emitidos em frequências e com durações distintas em cada espécie. Em combinação com a morfologia das asas, tais características refletem diferenças no comportamento de forrageamento e

possibilitam a repartição de recursos e coexistência de diversas espécies de Mormoopidae numa mesma área (Mancina *et al.* 2012).

Histórico Taxonômico

O histórico de classificação nomenclatural em Mormoopidae é complexo e durante a maior parte do século XX este táxon foi classificado como subfamília Chilonycterinae, incluído dentro da família Phyllostomidae. Smith (1972) foi o primeiro a realizar uma revisão aprofundada da literatura sistemática do grupo, reconhecendo a necessidade de elevação de seu status taxonômico para família. Smith (1972) reconheceu dois gêneros, três subgêneros e oito espécies para o táxon, e esse arranjo permanece praticamente inalterado até hoje, sofrendo apenas algumas mudanças nomenclaturais. O autor dividiu o gênero *Pteronotus* em três subgêneros: *Phyllodia*, incluindo apenas *Pteronotus parnellii*; *Chilonycteris*, incluindo *Pteronotus macleayi*, *P. fuliginosus* (= *P. quadridens*) e *P. personatus*; e *Pteronotus*, incluindo *P. davyi* e *P. suapurensis* (= *P. gymnonotus*). Além disso, foram reconhecidas mais de 20 subespécies em Mormoopidae, com o objetivo de representar a variação geográfica intraespecífica observada pelo autor. A Tabela 1 apresenta a diversidade taxonômica descrita para Mormoopidae por Smith (1972), com as respectivas distribuições geográficas. *Pteronotus parnellii* representa o táxon com maior variação, tendo sido reconhecidas inicialmente oito subespécies. Uma nona subespécie, *P. p. paraguayensis*, foi descrita posteriormente para a península de Paraguaná, no norte da Venezuela (Linares & Ojasti 1974).

Também é atribuída a Smith (1972) a primeira representação das relações filogenéticas em Mormoopidae, mesmo seu trabalho tendo sido desenvolvido numa época pré-cladista (Simmons & Conway 2001). Isso fica demonstrado pela decisão tomada pelo autor de agrupar *P. personatus* com *P. macleayi* e *P. quadridens* no subgênero *Chilonycteris*, mesmo apresentando um arranjo que posiciona *P. personatus* como mais relacionado filogeneticamente ao subgênero *Pteronotus* (Fig.14, Pág.47 de Smith 1972). Nessa representação das relações filogenéticas em Mormoopidae proposta por Smith (1972), os subgêneros *Chilonycteris* e *Pteronotus* são grupos-irmãos, enquanto *Phyllodia* é posicionado como linhagem basal do gênero.

Trabalhos posteriores com o grupo foram realizados através de estudos cariotípicos (Baker & Bickham 1980; Patton & Baker 1978; Sites *et al.* 1981) e demonstraram que todas as espécies de Mormoopidae apresentam o mesmo cariótipo geral (2N=38, FN=60). O início dos anos 2000 marcou o surgimento de crescente interesse nas relações filogenéticas dentro da família, com análises morfológicas (Simmons & Conway 2001), moleculares (Lewis-Oritt *et al.* 2001; Van Den Bussche & Weyandt 2003) e combinadas (Van Den Bussche *et al.* 2002) tendo sido publicadas em rápida sucessão. Tais trabalhos confirmaram, de maneira independente, a monofilia da família e dos gêneros de Mormoopidae, mas apresentaram inconsistências e suportes fracos das relações filogenéticas encontradas entre algumas espécies de *Pteronotus*. Adicionalmente, Lewis-Oritt *et al.* (2001) sugeriram a existência de mais de uma espécie dentro dos táxons *P. parnellii* e *P. davyi* baseados na magnitude das distâncias nucleotídicas encontradas. Publicações recentes exploraram de maneira mais

abrangente a variação genética previamente reportada e confirmaram a existência de linhagens divergentes em diversos táxons de *Pteronotus* (Dávalos 2006; Borinsenko *et al.* 2008; Clare *et al.* 2011). Nesse período, um trabalho sobre variação morfológica em *P. parnellii* foi realizado com as três subespécies encontradas na Venezuela: *rubiginosus*, *fuscus* e *paraguanensis* (Gutiérrez & Molinari 2008). Os autores acrescentam uma nova espécie ao subgênero *Phyllodia* ao considerarem *P. p. paraguanensis* como espécie válida. Por fim, Clare *et al.* (2013) em uma investigação utilizando ferramentas moleculares, morfológicas e acústicas, encontraram evidências de que *P. parnellii* corresponde a um complexo de, no mínimo, quatro espécies.

Tabela 1. Diversidade taxonômica do gênero *Pteronotus*, segundo Smith (1972).

Espécie	Subespécie	Distribuição
<i>Pteronotus parnellii</i>	<i>P. p. parnellii</i>	Cuba e Jamaica
	<i>P. p. pusillus</i>	Rep. Dominicana e Haiti
	<i>P. p. gonavensis</i>	Ilha de Gônavé, Haiti
	<i>P. p. portoricensis</i>	Porto Rico
	<i>P. p. mexicanus</i>	Sonora e Tamaulipas até Oaxaca e Veracruz, México
	<i>P. p. mesoamericanus</i>	Sul do México e costa pacífica da América Central até Panamá
	<i>P. p. fuscus</i>	Costa caribenha de Colômbia e Venezuela, acima do Rio Orinoco
	<i>P. p. rubiginosus</i>	Desde Honduras através da costa caribenha da América Central, incluindo Trinidad; planície amazônica e Escudo das Guianas, sul da Venezuela, Centro do Peru e Centro-oeste do Brasil
	<i>P. p. paraguanensis*</i>	Península de Paraguaná, Venezuela
<i>Pteronotus personatus</i>	<i>P. p. personatus</i>	Centro-oeste do Brasil à costa pacífica da Costa Rica
	<i>P. p. psilotis</i>	Costa leste de Honduras e El Salvador à Sonora e Tamaulipas, México
<i>Pteronotus davyi</i>	<i>P. d. davyi</i>	Costa caribenha da América do Sul e Pequenas Antilhas ao sul da Nicarágua
	<i>P. d. fulvus</i>	Costa leste de Honduras e El Salvador à Sonora e Tamaulipas, México
	<i>P. d. incaae</i>	Centro-oeste do Peru
<i>Pteronotus gymnonotus</i>	---	Centro-oeste do Brasil à Veracruz, México
<i>Pteronotus macleayi</i>	<i>P. m. macleayi</i>	Cuba
	<i>P. m. griseus</i>	Jamaica
<i>Pteronotus quadridens</i>	<i>P. q. quadridens</i>	Cuba
	<i>P. q. fuliginosus</i>	Jamaica, Haiti, Rep. Dominicana, Porto Rico
<i>Mormoops megalophylla</i>	<i>M. m. megalophylla</i>	EUA a Honduras e El Salvador
	<i>M. m. tumidiceps</i>	Colômbia, Venezuela e Trinidad
	<i>M. m. intermedia</i>	Pequenas Antilhas (Holandesas)
	<i>M. m. carteri</i>	Equador
<i>Mormoops blainvillii</i>	---	Grandes Antilhas

* subespécie descrita por Linares & Ojasti (1974)

Tais trabalhos, baseados principalmente em dados moleculares, sugerem que a diversidade em Mormoopidae como atualmente considerada (Smith 1972; Simmons & Conway 2001) está subestimada. Alguns deles serão discutidos em mais detalhes nos próximos capítulos, tendo seus resultados comparados com aqueles encontrados para o presente trabalho. Apesar desse extenso histórico de trabalhos investigando a variação existente no grupo, muitos dos resultados descritos basearam-se em um número reduzido de indivíduos ou utilizaram uma área geográfica restrita em sua amostragem. Por consequência, mesmo com todas as evidências citadas, a taxonomia-alfa de Mormoopidae tem se mantido praticamente inalterada desde a sua revisão nomenclatural na década de 1970. O presente trabalho inclui um elevado número de espécimes analisados e abrange amplamente a distribuição geográfica dessas espécies. Ele está dividido em duas partes. A primeira delas envolve a descrição dos padrões existentes no gênero e inclui os Capítulos 1 e 2. Tais capítulos abordam, respectivamente, as relações filogenéticas através de dados moleculares e a delimitação de grupos morfológicos por meio de caracteres cranianos, e trazem como resultado comum a proposição de um novo arranjo taxonômico em *Pteronotus*, que contempla a diversidade de espécies existente no gênero como reconhecidas aqui e sugestivamente indicada em trabalhos prévios. A segunda parte da tese, composta pelos Capítulos 3 e 4, investiga os processos responsáveis pela diversificação do grupo. Enquanto o Capítulo 3 compara as matrizes de covariâncias fenotípicas obtidas para os crânios das diferentes espécies, avaliando as consequências evolutivas dos padrões e das magnitudes de integração nesse grupo, o Capítulo 4 aborda alguns aspectos da diversificação temporal e espacial do gênero *Pteronotus*.

Objetivos

Este trabalho possuiu como objetivo principal a revisão sistemática do gênero de morcegos neotropical *Pteronotus* (Chiroptera: Mormoopidae), levantando hipóteses sobre os padrões e processos responsáveis pela diversificação e evolução das espécies neste táxon. Para tal, as seguintes metas foram estabelecidas:

- Descrever as relações filogenéticas do gênero *Pteronotus* a partir de informações de múltiplos *loci*;
- Caracterizar a variação morfométrica craniana das espécies do gênero *Pteronotus*;
- Determinar o número de espécies válidas para o gênero segundo uma abordagem multidisciplinar;
- Comparar o padrão e a intensidade com que os caracteres cranianos estão associados nas espécies de *Pteronotus*, abordando as consequências evolutivas para a evolução fenotípica dos crânios desse táxon;
- Avaliar a influência de deriva genética e seleção natural na diversificação craniana observada atualmente no gênero *Pteronotus*;
- Inferir datas de origem e diversificação do gênero *Pteronotus* e investigar possíveis fatores responsáveis pelo padrão atual de distribuição das espécies do grupo.

Sistemática Molecular do gênero *Pteronotus*

I. INTRODUÇÃO

Sistemática molecular

A biologia molecular é uma ferramenta cada vez mais presente na sistemática filogenética, tendo propiciado uma mudança metodológica incontestável nessa área. O surgimento de tecnologias que permitem sequenciar porções crescentes do genoma dos organismos em curtos intervalos de tempo foi um dos fatores que impulsionou de vez a incorporação dessa metodologia em estudos de filogenia, tornando-a muitas vezes fundamental para a compreensão dos padrões de relacionamento em alguns grupos de organismos. Essas novas técnicas moleculares também proporcionaram avanços teóricos, que se caracterizaram por uma nova geração de conceitos e premissas necessários para lidar com o grande volume de dados gerados, incluindo modelos matemáticos para estimar mudanças de bases nucleotídicas, diferentes taxas evolutivas entre linhagens e reconstruções filogenéticas que levassem em conta processos estocásticos na obtenção dos padrões (Nei & Kumar 2000; Arbogast *et al.* 2002; Edwards 2009). Como consequência, a introdução de dados moleculares em estudos filogenéticos têm causado mudanças conceituais na área, afetando não apenas a estratégia de reconstrução das filogenias, mas também a maneira com que a sistemática filogenética se relaciona com outras disciplinas evolutivas, tais como a teoria coalescente (Kingman 1983) e a filogeografia (Avice *et al.* 1987). Adicionalmente, inúmeros trabalhos discutindo conceitos de espécies e métodos de delimitação das mesmas baseiam-se em evidências moleculares no estabelecimento de suas hipóteses (Baum & Shaw 1995; de Queiroz 2005; Baker & Bradley 2006; Wiens 2007), o que demonstra a relevância dessa área de pesquisa dentro da sistemática contemporânea.

Mesmo com as inúmeras vantagens da inclusão de dados moleculares em estudos de sistemática, sua crescente utilização passou a revelar erros potenciais na utilização desse tipo de dados para inferir relações evolutivas entre organismos. Como exemplo, a discrepância entre árvores de genes e árvores de espécies emergiu como uma das principais dificuldades enfrentadas por filogeneticistas na interpretação de padrões (Maddison 1997; Slowinski and Page 1999), assunto que permanece ativo até hoje. Apesar do conhecimento de que relações inferidas através de um só gene podem não representar a história evolutiva do grupo, essa tendência prevaleceu em trabalhos de filogenética molecular por anos (Degnan & Rosenberg 2009). Mais recentemente, novas abordagens surgiram na busca por solucionar essa questão, com o aparecimento de diversas ferramentas analíticas e de simulação que tornaram possível a investigação do nível de discordância entre diferentes árvores de genes sob modelos probabilísticos. Aos poucos, essas novas ferramentas metodológicas causaram uma mudança de escopo na sistemática filogenética, onde abordagens tradicionais, que usualmente igualavam o padrão de relacionamento obtido por apenas um gene à filogenia da espécie, foram substituídas pela amostragem de vários genes independentes (*multi-locus*), na tentativa de conciliar padrões observados à história de divergência subjacente, fornecendo assim estimativas diretas de árvores de espécies (Maddison & Knowles 2006; Degnan & Rosenberg 2009; Knowles 2009). Essas novas abordagens muitas vezes incorporam modelos da teoria coalescente (*multispecies coalescent*), utilizados para que fenômenos relativamente comuns

no processo de diversificação de linhagens, tais como duplicação gênica, transferência horizontal (incluindo hibridização) e sorteio incompleto de linhagens (Maddison 1997; Edwards 2009), sejam levados em conta por representarem fontes comuns de erro no processo de inferência filogenética. Dentre tais fenômenos, o sorteio incompleto de linhagens provavelmente representa a causa mais comum de discordância entre árvores de genes e de espécie, principalmente em linhagens que divergiram recentemente, devido ao curto tempo decorrido para a fixação de caracteres por deriva genética nas populações divergentes (Maddison & Knowles 2006). Um quarto fator, associado às taxas heterogêneas de mutação entre diferentes genes amostrados, também pode representar uma fonte potencial de inconsistência filogenética nos dados. Do mesmo modo que o sorteio incompleto de linhagens, taxas distintas promovem a mistura nas árvores de genes, uma situação que pode levar a erros na reconstrução de filogenias (Edwards 2009).

Essa revolução atualmente vivenciada nos métodos para inferir relações entre espécies é referida por muitos como uma mudança de paradigma estabelecida na sistemática molecular, representando um importante momento de confluência entre filogenética, filogeografia e genética de populações (Edwards 2009; Knowles 2009). A utilização de modelos coalescentes e métodos bayesianos nas inferências filogenéticas é considerada uma abordagem que possibilita estimar relações entre espécies com elevada acurácia quando comparada a métodos prévios, como a concatenação de diferentes genes em uma só matriz (Kubatko & Degnan 2007; Heled & Drummond 2010). Devido a isso, ela se popularizou rapidamente, causando uma grande repercussão em estudos de sistemática que buscam compreender tanto a diversidade de espécies existente em grupos de organismos, como a forma com que esta diversidade surge.

Estudos em Chiroptera

A inclusão de dados moleculares na reconstrução de padrões macroevolutivos tem causado mudanças significativas sobre o conhecimento acerca de Chiroptera, tanto na sua relação com as demais ordens de mamíferos (Bininda-Emonds *et al.* 2007; Meredith *et al.* 2011) quanto na maneira com que as diferentes famílias dentro do grupo estão relacionadas (Eick *et al.* 2005; Teeling *et al.* 2005). Essa mudança não se restringe apenas à escala macroevolutiva, já que diversos gêneros tiveram sua diversidade incrementada a partir da análise de um ou múltiplos genes (Baker *et al.* 2002, 2004; Porter *et al.* 2007; Redondo *et al.* 2008; Velasco & Patterson 2008, 2013; Parlos *et al.* 2014).

A situação na Família Mormoopidae é semelhante. Esse táxon já foi investigado através de dados morfológicos (Smith 1972; Simmons & Conway 2001; Gutierrez & Molinari 2008), genéticos (Lewis-Oritt *et al.* 2001; Davalos 2006; Borisenko *et al.* 2008; Clare *et al.* 2011) e combinados (Van Den Bussche *et al.* 2002; Clare *et al.* 2013; de Thoisy *et al.* 2014), com as evidências moleculares apontando incongruências com a diversidade tradicionalmente descrita pela morfologia. A grande quantidade de trabalhos envolvendo o grupo é reflexo dessa discrepância, o que provocou o recente interesse em compreender a real diversidade de espécies existente no táxon e as relações evolutivas entre elas. Lewis-Oritt *et al.* (2001) foram os primeiros a inferir as relações entre as espécies de Mormoopidae através de dados moleculares, publicando a filogenia de

37 espécimes obtida através da análise dos genes Citocromo b (CITB) e RAG2. Os autores descrevem altos valores de divergência genética intraespecífica para *P. davyi*, *P. personatus* e *P. parnellii*, sugerindo que esses táxons poderiam conter mais de uma espécie válida. Adicionalmente, o trabalho aponta *P. parnellii* como a espécie mais basal e divergente dentro do gênero, e sugere que *P. personatus* deveria ser alocada em um novo subgênero, fornecendo assim relações entre as espécies distintas daquelas previamente estabelecidas por dados morfológicos. Van Den Bussche *et al.* (2002) testaram as relações filogenéticas em Mormoopidae analisando uma combinação de dados moleculares e morfológicos em 19 indivíduos de 5 famílias, mas relações obtidas entre as espécies de *Pteronotus* não ficaram elucidadas devido à escassa amostragem. Posteriormente, em trabalho sobre a história biogeográfica de Mormoopidae, Dávalos (2006) avaliou as relações filogenéticas e os limites geográficos das espécies por meio de dois marcadores mitocondriais e um nuclear. A autora foi a primeira a reportar com mais detalhes a variação intraespecífica em *P. parnellii*, sugerindo o reconhecimento de algumas populações como espécies válidas. Juntamente com a variação observada em outras espécies de *Pteronotus*, Dávalos (2006) propõe a existência de pelo menos 13 espécies na família Mormoopidae. Outros trabalhos corroboraram a existência de mais linhagens no gênero *Pteronotus* que o número de espécies reconhecidas na taxonomia (Borinsenko *et al.* 2008; Clare *et al.* 2011), porém tais trabalhos se basearam apenas na variação encontrada no gene mitocondrial Citocromo Oxidase 1 (COI). Em trabalho recente, Clare *et al.* (2013) investigaram a variação em parte da distribuição do táxon *P. parnellii* através de três marcadores moleculares conciliados a dados morfométricos e acústicos. Os autores concluem pela existência de quatro entidades evolutivas distintas na extensão geográfica avaliada, sugerindo a equivalência de uma delas (*Pteronotus* sp1) ao táxon *P. p. mesoamericanus* na América Central, que deveria assim ser considerado uma espécie válida. As demais linhagens reconhecidas pelos autores permanecerem sem uma direta associação à taxonomia do grupo devido à heterogeneidade da amostragem utilizada. Um último trabalho envolvendo *P. parnellii* (De Thoisy *et al.* 2014) descreveu com maiores detalhes a diversidade críptica do táxon na América do Sul, estabelecendo comparações entre duas das linhagens não nomeadas por Clare *et al.* (2013).

Em resumo, existe um consenso geral de que a diversidade no gênero *Pteronotus* está subestimada e que novas espécies ao longo da distribuição geográfica do gênero necessitam serem reconhecidas (Dávalos 2006; Gutierrez & Molinari 2008; Clare *et al.* 2013). As evidências moleculares existentes, no entanto, são fragmentadas por terem sido produzidas para responder outras questões biológicas, não contemplando toda a diversidade taxonômica e amplitude geográfica do gênero. Pelo fato das inferências filogenéticas terem sido realizadas com amostragens parciais e genes distintos, o padrão de relacionamento reproduzido entre os diferentes trabalhos é desconexo, dificultando a interpretação de um padrão geral para o gênero derivado dessas fontes de dados. Por fim, a maioria dos dados gerados pelos trabalhos prévios são provenientes de partes de uma molécula não-recombinante, o DNA mitocondrial, não permitindo que uma estimativa confiável sob a perspectiva do modelo coalescente de multiplas espécies seja realizada. Dentro desse contexto, o presente capítulo se propõe a apresentar as relações filogenéticas para o gênero *Pteronotus* através de uma abordagem atual, contemplando a maioria dos táxons atualmente reconhecidos no gênero, amostrando a

diversidade dentro destes táxons de maneira a cobrir amplamente suas distribuições e comparando diferentes métodos para a estimativa da árvores de espécies nesse grupos de morcegos.

II. MATERIAL E MÉTODOS

Amostras

No total, amostras de 411 indivíduos de todas as espécies do gênero foram obtidas via empréstimo/doação de diversas instituições de pesquisa e pesquisadores brasileiros. A Tabela 1.1 apresenta o número de amostras de tecido obtidas, por espécie, em cada instituição e/ou pesquisador. Essa lista representa a quantidade total de amostras disponíveis, sendo que algumas dessas se tratavam, na realidade, de outras espécies (troca de material) ou não foram sequenciadas por insucesso em alguma etapa da metodologia descrita a seguir. Uma descrição mais detalhada das amostras utilizadas e suas respectivas localidades pode ser encontrada no Anexo I. Os mapas contendo as localidades geográficas amostradas em cada espécie, incluindo tanto dados moleculares como morfológicos, serão apresentados no Capítulo 2.

Marcadores Moleculares

Foram determinados seis marcadores moleculares para a realização do estudo, com diferentes tipos de herança e taxas de mutação. No DNA mitocondrial (DNAm), uma molécula haplóide de herança materna, foram selecionados dois marcadores: Citocromo b (CITB) e Citocromo Oxidase I (COI), cujas elevadas taxa de mutação permitem uma grande diferenciação entre populações de uma mesma espécie, e devido a isso se caracterizam por sua extensa utilização em trabalhos de filogeografia e diversificação recente de grupos (Dávalos 2006; Borinsenko *et al.* 2008; Clare *et al.* 2007, 2011, 2013).

Com objetivo de complementar o padrão de herança uniparental, foi selecionado um marcador paterno, DBY, um intron localizado no gene *Ddx3y* do cromossomo Y (DEAD box RNA helicase Y). O gene *Dby* também tem sido utilizado em estudos filogenéticos recentes com morcegos neotropicais (Lim *et al.* 2008; Clare *et al.* 2013), o que permitiu uma comparação direta dos resultados gerados com aqueles já disponíveis nos bancos de dados públicos (Genbank). Esse marcador apresenta uma percentagem de variação inferior aos marcadores mitocondriais (Lim *et al.* 2008), o que permitiu sua utilização para o resgate de relações filogenéticas mais profundas, não contempladas por meio dos marcadores mitocondriais.

Em adição, foram incluídos no trabalho dois marcadores nucleares não-codificantes (íntrons) já testados e padronizados para morcegos: PRKC1 e STAT5A (Eick *et al.* 2005). A escolha desses marcadores teve como objetivo amostrar sequências nucleares com uma elevada taxa de mutação, que pudessem apresentar variação suficiente para diferenciar as espécies do gênero, sendo passíveis de comparação com os dados mitocondriais.

Por fim, optei pelo sequenciamento de um éxon (RAG2), que apresenta uma menor taxa de mutação, para uma fração das amostras. A inclusão no banco de dados de um marcador mais conservado do ponto de vista evolutivo permitiu o acesso das relações filogenéticas mais profundas dentro do gênero, fato que se mostrou

Tabela 1.1. Relação de amostras de tecido obtidas.

Instituição / Pesquisador	Espécie	Quantidade	Total
FMNH	<i>P. parnellii</i>	5	10
	<i>P. quadridens</i>	5	
ROM	<i>P. parnellii</i>	7	18
	<i>P. gymnonotus</i>	5	
	<i>P. personatus</i>	3	
	<i>P. davyi</i>	3	
AMNH	<i>P. parnellii</i>	15	33
	<i>P. davyi</i>	2	
	<i>P. quadridens</i>	11	
	<i>P. macleayi</i>	2	
	<i>Pteronotus sp</i>	3	
TTU	<i>P. parnellii</i>	79	122
	<i>P. gymnonotus</i>	4	
	<i>P. personatus</i>	5	
	<i>P. davyi</i>	23	
	<i>P. quadridens</i>	8	
	<i>P. macleayi</i>	3	
MZUSP	<i>P. parnellii</i>	37	52
	<i>P. gymnonotus</i>	4	
	<i>P. personatus</i>	11	
UFMG	<i>P. parnellii</i>	5	5
UFES	<i>P. parnellii</i>	1	1
Ana Carolina Pavan	<i>P. parnellii</i>	4	
IEPA /Ana Carolina Martins	<i>P. parnellii</i>	21	21
Monik Oprea	<i>P. parnellii</i>	19	21
	<i>P. gymnonotus</i>	1	
	<i>P. personatus</i>	1	
Valeria Tavares	<i>P. parnellii</i>	37	76
	<i>P. gymnonotus</i>	17	
	<i>P. personatus</i>	22	
UFRJ/ Leila Pessoa	<i>P. gymnonotus</i>	4	4
Tadeu Oliveira	<i>P. parnellii</i>	3	3
Anderson Feijó	<i>P. gymnonotus</i>	5	10
	<i>P. personatus</i>	5	
Patrício Rocha	<i>P. gymnonotus</i>	6	12
	<i>P. personatus</i>	6	
UFPE/ Diego Ástua	<i>P. gymnonotus</i>	1	1
Benoit de Thoisy	<i>P. parnellii</i>	14	14
François Catzeflis	<i>P. personatus</i>	4	4
TOTAL			411

FMNH = Field Museum of Natural History; ROM = Royal Ontario Museum; AMNH = American Museum of Natural History; TTU = Texas Tech University; MZUSP = Museu da Universidade de São Paulo; UFMG = Universidade Federal de Minas Gerais; UFES = Universidade Federal do Espírito Santo; IEPA = Instituto Estadual de Pesquisas do Amapá; UFRJ = Universidade Federal do Rio de Janeiro; UFPE = Universidade Federal de Pernambuco.

difícil com os marcadores descritos anteriormente, devido à grande variação encontrada nas sequências mitocondriais e não-codificantes. A Tabela 1.2 apresenta algumas informações sobre os marcadores utilizados.

Tabela 1.2. Marcadores moleculares utilizados.

Marcador	Gene / Região	Tamanho do fragmento alinhado	Referência
CITB	Citocromo b	1140pb	Ditchfield (2000)
COI	Citocromo Oxidase 1	651pb	Borinsenko <i>et al.</i> (2008)
PRKC1	Proteína-quinase C	462pb	Eick <i>et al.</i> (2005)
STAT5A	Signal transducer and activator of transcription 5A	605pb	Eick <i>et al.</i> (2005)
DBY	Ddx3y / DEAD box RNA helicase Y	510pb	Lim <i>et al.</i> (2008)
RAG2	Recombination Activating Gene 2	804pb	Baker <i>et al.</i> (2000)

Obtenção dos dados moleculares

A maioria das amostras de tecido foi submetida ao protocolo padrão de extração de DNA com sal NaCl/SDS/Proteinase K (Bruford *et al.* 1992). Algumas delas, contudo, fornecidas em pequenas quantidades, foram extraídas com kits de extração (Invitrogen Charge Switch Mini Tissue Kit e Qiagen DNeasy Blood & Tissue Kit). A amplificação dos marcadores selecionados foi realizada via Reação em Cadeia da Polimerase (PCR), em reações contendo pelo menos 50ng de DNA, utilizando os perfis descritos na Tabela 1.3.

Os genes mitocondriais foram sequenciados nos equipamentos ABI Prism 3730 DNA Analyzer e ABI Prism 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems/Hitashi) no Departamento de Genética e Biologia Evolutiva, Instituto de Biociências/USP. O sequenciamento dos demais marcadores foi terceirizado, sendo realizado por empresa especializada em equipamento Applied Biosystems 3500 Genetic Analyzer.

A montagem e edição das seqüências foi realizada utilizando os programas Phred, Phrap e Consed (Ewing & Green 1998; Ewing *et al.* 1998; Gordon *et al.* 1998), ou alternativamente, com o software Geneious v.7.1 (Biomatters). O alinhamento dos espécimes para cada marcador foi feito manualmente para regiões codificantes (CITB, COI e RAG2), ou com o auxílio da ferramenta ClustalW para os íntrons (STAT5A, PRKC1, DBY), ambos no programa MEGA v.6 (Tamura *et al.* 2013). As seqüências dos marcadores mitocondriais foram submetidas à análise de saturação no programa DAMBE5 (Xia 2013).

As seqüências heterozigotas para posição (ou seja, que continham polimorfismos – SNP's) obtidas durante o sequenciamento dos marcadores nucleares foram representadas nas respectivas base de dados através de códigos ambíguos estabelecidos pela IUPAC, que são reconhecidos pelos programas de inferência filogenética. No caso dos introns PRKC1 e STAT5A, também foram encontrados indivíduos heterozigotos para inserções/deleções (INDELS), que foram representados pela seqüência mais longa nas análises filogenéticas.

Tabela 1.3. Perfis das reações de PCR em cada marcador molecular utilizado.

Marcador	Etapa inicial	Ciclos	Etapa Final
CITB	10' - 94°C	38 x 30" - 94°C 45" - 51°C 1' - 72°C	10' - 72°C
COI	10' - 94°C	5 x 30" - 94°C 40" - 50°C 1' - 72°C	35 x 30" - 94°C 40" - 54°C 1' - 72°C
PRKC1	4' - 94°C	35 x 30" - 94°C 30" - 50°C 1' - 72°C	4' - 72°C
STAT5A	4' - 94°C	35 x 45" - 94°C 30" - 57°C 1' - 72°C	4' - 72°C
DBY	5' - 94°C	35 x 45" - 94°C 45" - 50°C 45" - 72°C	4' - 72°C
RAG2	7' - 94°C	37 x 30" - 94°C 45" - 60°C 1' - 72°C	10' - 72°C

Inferências filogenéticas

As amostras foram sequenciadas inicialmente para os dois marcadores do mtDNA e analisadas à medida que eram geradas. Devido à quantidade de amostras disponíveis, esse panorama geral fornecido pelos dados mitocondriais serviu para a realização de uma triagem nas amostras que seriam sequenciadas para os demais marcadores. A escolha das amostras utilizou como critério sua posição filogenética em análises preliminares do mtDNA e o quanto as mesmas divergiam das demais. A partir disso foi selecionado um subconjunto de amostras para serem sequenciadas para os demais marcadores, que fosse representativo da diversidade genética existente no gênero. O banco de dados obtido para cada um dos marcadores separadamente foi utilizado para a construção de filogenias preliminares através dos métodos de Neighbor-joining (NJ) e Máxima Verossimilhança (ML), a fim de se comparar a congruência das topologias obtidas entre os diferentes marcadores.

Os conjuntos de dados foram então concatenados por meio do programa SequenceMatrix (Vaidya *et al.* 2010) formando bases de dados distintas (*dataset*): a) dados mitocondriais (CITB e COI) – *dataset* mtDNA; b) introns autossômicos (PRKC1 e STAT5A) - *dataset* nDNA; c) os dois anteriores – *dataset* mtDNA + nDNA d) dados mitocondriais (mtDNA) e os três introns unificados (PRKC1, STAT5A e DBY) – *dataset* 5genes e e) todos os seis marcadores- *dataset* completo, representativo de todas as linhagens encontradas no gênero *Pteronotus* pelas análises dos bancos de dados parciais. A integração de um número cada vez maior de marcadores ao conjunto de dados analisado foi inversamente proporcional à quantidade de espécimes

analisados, e serviu para fornecer uma idéia de quão relevantes o número de caracteres (pares de bases) e o número de espécimes foram na robustez das análises (Heled & Drummond 2010).

O modelo de substituição nucleotídica que melhor explica a variação encontrada (Nei & Kumar 2000) em cada um desses *datasets* foi estimado no programa PartitionFinder v.1.1.0 (Lanfear *et al.* 2012), que permitiu assim a determinação de esquemas particionados adequados para as análises filogenéticas multi-locus subsequentes. Por esquema particionado entende-se que cada um dos marcadores analisados possui taxa evolutiva e modelo de substituição nucleotídica próprios, sendo definido, portanto, como uma partição independente do conjunto de dados. A definição desses esquemas permite que a busca filogenética seja realizada levando em conta essas propriedades dos marcadores. O melhor esquema de partição encontrado para cada *dataset* foi utilizado para inferências pelos métodos de Máxima Verossimilhança (ML) e Bayesiano (BI). Análises através do critério de Máxima Parcimônia (MP) também foram realizadas utilizando os marcadores concatenados.

Inferências pelo método bayesiano foram realizadas no programa Mr. Bayes 3.2.2 (Ronquist & Huelsenbeck 2003) com duas corridas independentes de quatro Cadeias de Markov (1 *cold* e 3 *heated*) com 10 milhões de gerações para o *dataset* do mtDNA e 5 milhões de gerações para os demais. A amostragem das cadeias foi realizada a cada 1000 gerações e o tempo para estabelecimento da estacionariedade (*burn in time*) foi de 25% das amostras obtidas. A convergência das corridas foi confirmada através do programa Tracer v.1.6 (Rambaut *et al.* 2013), sendo consideradas apenas as análises onde as distribuições *a posteriori* dos parâmetros estimados exibiram valores de ESS (*Effective Sample Size*) superiores a 100, sugerindo que uma amostragem satisfatória ocorreu durante a análise.

Análises de ML foram feitas no programa Garli 2.0 (Zwickl 2006) com 5 milhões de gerações, adotando-se valores padrão sugeridos para a configuração dos principais parâmetros da análise. Foram realizadas entre cinco e oito réplicas distintas em cada um dos *datasets* analisados, a fim de se comparar os valores de *likelihood* (Ln) obtidos por buscas independentes. Foi mantida como melhor topologia a árvore com menor valor de Ln, desde que essa fosse encontrada pelo menos por duas buscas distintas. Os valores de bootstrap foram acessados pela estimativa de 100 réplicas da análise, cujos valores foram plotados na melhor árvore.

As análises por MP foram implementadas no programa TNT v.1.1 (Goloboff *et al.* 2000) através de buscas heurísticas com 1000 réplicas utilizando algoritmos rápidos de busca (*sectorial searches*, *drift*, *ratchet* e *tree-fusing mixed trees*) de maneira combinada (Goloboff 1999). O suporte dos ramos foi obtido através da reamostragem dos dados por 1000 réplicas de bootstrap, e os valores foram plotados no consenso de maioria obtido pela análise anterior. Os gaps do conjunto de dados foram tratados como um quinto estado.

Árvore de espécies

Em adição às inferências filogenéticas multi-locus, uma abordagem bayesiana foi utilizada para estimativa da árvore de espécies em *Pteronotus*. Essa abordagem, denominada coalescência de múltiplas espécies (Heled & Drummond 2010), é um modelo que considera o sorteio incompleto de linhagens como uma das principais fontes de inconsistência entre árvores de genes e árvores de espécies, e assume a inexistência de transferência gênica horizontal ou hibridização entre indivíduos das espécies investigadas. A análise foi implementada através do método *BEAST (StarBEAST), no programa BEAST v.1.8 (Drummond & Rambaut 2007). A abordagem utilizada no *BEAST assume que as árvores de genes estão “incorporadas” dentro da árvore de espécies segundo o processo estocástico assumido pela teoria coalescente (Degnan & Rosenberg 2009). Embora o programa forneça estimativas de parâmetros da história evolutiva tais como tempo de divergência e tamanhos efetivos das populações ancestral e descendentes, o método foi utilizado aqui apenas com o intuito de obter a relação de ancestralidade entre as espécies do gênero (topologia).

O banco de dados utilizado na inferência da árvore de espécies contou com 5 genes, e foi dividido em nove partições, sendo seis delas correspondentes às posições 1, 2 e 3 dos genes CITB e COI, enquanto as outras três equivaliam aos introns DBY, PRKC1 e STAT5A. Foram adotados modelos de substituição nucleotídica independentes para cada uma das partições, seguindo resultado obtido pelo programa Partition Finder. Taxas evolutivas e topologias estimadas a partir das partições do mtDNA (pos1, 2 e 3 de CITB e COI) foram unidas, de modo a gerar apenas uma estimativa desses parâmetros para a molécula, e mantidas independentes nos demais marcadores. A análise utilizou como *tree prior* o modelo de especiação de Yule, seguindo uma distribuição exponencial de média 0.8 (yule.birthRate). Os priors utilizados para as taxas de substituição nas partições (ucld.mean) seguiram um modelo de distribuição lognormal com média 0.05 substituições/sítio/milhões de anos (subs/sítio/ma) para o mtDNA e 0.02 para os introns, com um desvio igual a 2 (Drummond *et al.* 2006).

A análise correu por 50 milhões de gerações, com a amostragem das cadeias MCMC sendo realizada a cada 5000 gerações. A convergência dos parâmetros da análise foi confirmada no programa Tracer v.1.6, seguindo os mesmos critérios adotados para a análise bayesiana. As árvores resultantes foram sumarizadas pelo programa TreeAnnotator v.1.8 (Rambaut & Drummond 2002) e o consenso obtido foi visualizado no programa FigTree v.1.4 (Rambaut 2006). As árvores obtidas também foram visualizadas no programa DensiTree v.2.1.11 (Bouckaert 2010) para a observação de incongruências entre as topologias resultantes da análise.

III. RESULTADOS

Amostras analisadas

Dentre o total de amostras listadas, 392 foram extraídas e amplificadas para, pelo menos, um fragmento de um dos marcadores do mtDNA utilizados. Dentre essas, três se tratavam de amostras de outras espécies (TK101339, ROM95741, BOC543), provavelmente confundidas durante armazenamento ou envio do material. Dezenove amostras não apresentaram resultado positivo nas tentativas de amplificação de qualquer dos marcadores, e portanto não foram utilizadas no trabalho. Na maioria dos casos, essas amostras foram obtidas de patágio (membrana da asa) de indivíduos não sacrificados, ou então a partir do cérebro de espécimes fixados, e o DNA obtido pelo procedimento de extração estava em quantidade muito reduzida ou então degradado. É importante notar que para alguns dos espécimes fixados o sequenciamento de pelo menos alguma parte do CITB ou COI foi possível (ver Anexo I), o que permitiu o teste da posição filogenética desses espécimes ao menos para um dos marcadores.

Varição nos marcadores e Modelos evolutivos

Foram obtidas sequências completas de CITB e COI de 328 e 350 espécimes, respectivamente. O *dataset* mtDNA, utilizado nas análises subsequentes, continha 314 indivíduos e 1791 pares de bases (CITB=1140pb + COI=651pb), representando o total de espécimes que possuíam sequências completas para os dois marcadores. O *dataset* mitocondrial apresentou uma grande variação, contendo 794 sítios variáveis, 659 dos quais parsimoniosamente informativos. O melhor modelo evolutivo para explicar a variação nos dados leva em conta diferenças de posição dos nucleotídeos no aminoácido (posição 1, 2 e 3 dos códons) e está apresentado no Quadro 1.1, juntamente com os modelos propostos para os outros *datasets* analisados.

Para os íntrons autossômicos, PRKC1 e STAT5A, foram obtidas sequências de 124 espécimes. Esses marcadores também apresentaram uma variação significativa, incluindo a presença de diversos SNP's e INDELs informativos filogeneticamente. Do total de 1067 sítios alinhados, 163 continham variação e 137 eram informativos. No caso do intron de herança parterna, DBY, o número de espécimes analisados foi reduzido devido ao fato de só machos poderem ser sequenciados e a dificuldades na padronização da metodologia. Foram obtidas sequências para 70 indivíduos, e a variação encontrada foi semelhante àquela observada para os íntrons autossômicos. Dentre os 510 sítios alinhados, 85 continham variação e 66 eram parsimoniosamente informativos. Os resultados obtidos pela análise separada desse marcador não foram comparados explicitamente no decorrer dessa seção com os padrões de herança mitocondrial ou nuclear devido ao baixo número de amostras sequenciadas e o tamanho reduzido do marcador, o que dificultou a obtenção de relações com suportes satisfatórios entre os táxons. Dessa maneira, as sequências obtidas para o DBY foram utilizadas apenas nas inferências filogenéticas multi-locus utilizando também os outros dois *datasets*, assim como no conjunto completo de marcadores. O marcador RAG2, como esperado, foi o que apresentou menor variação entre as espécies analisadas. Devido ao seu estado conservado e à ampla

Quadro 1.1. Modelos evolutivos utilizados para cada um dos datasets analisados. N = tamanho amostral, pb = pares de bases analisados.

<i>Dataset (N, pb)</i>	Partições	Modelo proposto	Características
mtDNA (320, 1791)	CITB_pos1, COI_pos1	SYM+G	6 taxas de substituição nucleotídica distintas, nucleotídeos com frequências iguais, sequência heterogênea
	CITB_pos2, COI_pos2	HKY+I+G	2 taxas de substituição nucleotídicas distintas (1 transição e 1 transversão), nucleotídeos com frequências diferentes, sequência heterogênea e com sitios invariáveis
	CITB_pos3, COI_pos3	GTR+I+G	6 taxas de substituição nucleotídicas distintas, nucleotídeos com frequências diferentes, sequência heterogênea e com sitios invariáveis
nDNA (129, 1067)	PRKC1, STAT5A	K80+G	2 taxas de substituição nucleotídicas distintas (1 transição e 1 transversão), nucleotídeos com frequências iguais
mtDNA + nDNA (125, 2858)	CITB_pos1, CITB_pos2, COI_pos1, COI_pos2, PRKC1, STAT5A	GTR+I+G	6 taxas de substituição nucleotídicas distintas, nucleotídeos com frequências diferentes, sequência heterogênea e com sitios invariáveis
	CITB_pos3, COI_pos3	GTR+I+G	6 taxas de substituição nucleotídicas distintas, nucleotídeos com frequências diferentes, sequência heterogênea e com sitios invariáveis
5 genes (62, 3368)	CITB_pos1, CITB_pos2, COI_pos1, COI_pos2, DBY, PRKC1, STAT5A	K81uf+I+G	3 taxas de substituição nucleotídicas distintas (1 transição e 2 transversões), nucleotídeos com frequências diferentes, sequência heterogênea e com sitios invariáveis
	CITB_pos3, COI_pos3	GTR+I+G	6 taxas de substituição nucleotídicas distintas, nucleotídeos com frequências diferentes, sequência heterogênea e com sitios invariáveis
completo (28, 4172)	CITB_pos1, CITB_pos2, COI_pos1, COI_pos2, RAG2	TrN+I+G	2 taxas de substituição nucleotídicas distintas (2 transições), nucleotídeos com frequências diferentes, sequência heterogênea e com sitios invariáveis
	DBY, PRKC1, STAT5A	GTR+G	6 taxas de substituição nucleotídicas distintas, nucleotídeos com frequências diferentes, sequência heterogênea
	CITB_pos3, COI_pos3	GTR+I+G	6 taxas de substituição nucleotídicas distintas, nucleotídeos com frequências diferentes, sequência heterogênea e com sitios invariáveis

SYM = symmetrical model; HKY = Hasegawa-Kishino-Yano; K80 = Kimura 2-parameter; K81 = Kimura 3-parameter; TrN = Tamura-Nei; GTR = General time reversible; Fonte: <http://www.molecularrevolution.org/resources/models/nucleotide>

representatividade no Genbank, consequente dos trabalhos anteriores investigando variação no gênero *Pteronotus*, o gene RAG2 foi sequenciado somente em 23 indivíduos, equivalente ao mínimo de um representante por linhagem identificada pela análise do *dataset* mtDNA. A eles foram acrescentadas as sequências disponíveis no Genbank, totalizando 50 indivíduos analisados para o marcador, que apresentaram 42 posições informativas em 56 sítios variáveis, em um fragmento de 804 pares de bases alinhadas. Esse marcador foi incluído somente na análise total, que continha todos os seis marcadores e um número menor de espécimes, contemplando a variação existente em cada uma das linhagens encontradas no gênero pelas análises dos outros *datasets*. O *dataset* de 5 genes incluiu 57 indivíduos num total de 3368 pares de bases enquanto o *dataset* completo compreendeu 23 indivíduos e 4172 pares de bases.

Adicionalmente foram incluídas em todos os *datasets* sequências das espécies *Peropteryx kappleri* (Emballonuridae), *Noctilio albiventris* (Noctilionidae), *Mormoops megalophylla* (Mormoopidae), *Glossophaga soricina* e *Trachops cirrhosus* (Phyllostomidae), que foram utilizadas como grupos externos (*outgroups*) nas análises filogenéticas. Para as espécies *Mormoops megalophylla* e *Noctilio albiventris* não existem sequências do marcador DBY disponíveis no Genbank, e estas foram representadas por N (codificado como dados ausentes) nos *datasets* completo e de 5 genes. Os modelos evolutivos apresentados na Quadro 1.1 foram estimados a partir do conjunto de dados incluindo tais espécies.

Inferências filogenéticas

A análise preliminar de cada um dos marcadores utilizados se mostrou bastante congruente, recuperando padrões semelhantes de relação entre os indivíduos analisados. Independentemente do tipo de herança associada ao marcador e da sua taxa evolutiva, os espécimes analisados foram alocados sempre nos mesmos grupos e a monofilia dos taxons atualmente reconhecidos como espécies em *Pteronotus* foi confirmada, assim como do próprio gênero. A única exceção foi *Pteronotus davyi*, que apresentou uma relação basal de seus dois clados com a espécie *P. gymnonotus* nas análises com marcadores mitocondriais. As topologias encontradas para os marcadores separados pode ser encontrada no Anexo II. A seguir serão apresentados os resultados encontrados pela análise de cada um dos *datasets* descritos anteriormente. Para facilitar a descrição do padrão filogenético encontrado, os principais clados da filogenia (grandes clados) foram enumerados. O padrão de estruturação dentro de cada um desses grandes clados foi organizado com letras (clados), e uma subestruturação desses clados foi novamente enumerada. Desse modo, o Grande Clado 1, por exemplo, possui Clados A e B. O Clado A por sua vez exibe uma estrutura dicotômica, que é legendada como A1 e A2.

dataset mtDNA

A Figura 1.1 apresenta as relações filogenéticas recuperadas pelos três métodos de inferência para o *dataset* mtDNA, destacando as espécies atualmente reconhecidas no gênero *Pteronotus*. A filogenia obtida pela análise do mtDNA aponta para a existência de quatro grandes clados em *Pteronotus*, todos com suporte moderado (MP) a elevado (ML e BI): o Clado 1 é ocupado por *P. davyi* e *P. gymnonotus*; o Clado 2 é

composto por *P. macleayi* e *P. quadridens*; o Clado 3 equivale a *P. personatus*; e o Clado 4 corresponde a *P. parnellii*. Esses quatro grupos são recuperados independentemente do método filogenético utilizado, sugerindo uma relação próxima entre as espécies *P. gymnonotus* e *P. davyi*, que compõem o Clado 1, e as espécies *P. quadridens* e *P. macleayi* no Clado 2. Os dados mitocondriais, contudo, não apontam com grande consistência qual o padrão de relacionamento entre esses grandes clados, com os diferentes métodos de inferência fornecendo relações com suportes baixos. Existe um consenso entre os métodos de ML, BI e MP na proximidade filogenética entre os Clados 1 e 2, mas o suporte para essa relação só foi elevado na BI (probabilidade posterior - bpp = 0,99). As topologias de ML e BI também sugerem uma posição basal para o Clado 4 (*P. parnellii*). Para facilitar a visualização dos resultados, os terminais da filogenia foram condensados de modo a resumir apenas a relação entre linhagens mitocondriais distintas identificadas dentro do gênero. O Anexo III apresenta a topologia expandida dos quatro clados separadamente (BI), onde é possível observar a posição das amostras, cujas localizações geográficas podem ser verificadas no Anexo I.

Na análise do Clado 1, a topologia obtida pelo mtDNA não confirma a monofilia do táxon *P. davyi* (Clado 1A). Este engloba duas linhagens que divergem entre si cerca de 8%, mesmo valor em que divergem do seu grupo-irmão, a espécie *P. gymnonotus* (Clado 1B). Uma das linhagens de *P. davyi* (A1) está distribuída no norte da América do Sul (ilhas de Santa Lúcia, Dominica e Trinidad, Pequenas Antilhas) e corresponde geograficamente à distribuição da subespécie *P. d. davyi* (Smith 1972). A outra linhagem (A2) ocupa a América Central (Honduras a México) e equivale em distribuição à subespécie *P. d. fulvus*. A relação entre essas duas linhagens e *P. gymnonotus* não ficou bem estabelecida nas análises do mtDNA, variando conforme o método utilizado. Enquanto a ML propõe uma relação de ancestralidade mais recente entre as duas linhagens de *P. davyi* (bootstrap = 63, dado não apresentado na Figura 1.1), a MP e a BI sugerem uma maior proximidade de *P. gymnonotus* com *P. d. davyi*, relação exibida na topologia da Figura 1.1. A espécie *P. gymnonotus*, apesar de toda a sua extensão geográfica (Brasil à Panamá), apresenta-se bem homogênea geneticamente, com haplótipos mitocondriais da América do Sul e Central divergindo em menos de 1%.

Com relação ao Clado 2, composto pelas espécies endêmicas das Grandes Antilhas *P. macleayi* (Clado 2A) e *P. quadridens* (Clado 2B), é observada uma estruturação nos haplótipos mitocondriais, mas com uma divergência nucleotídica igual ou menor que 1% entre os grupos geográficos formados. Em *P. quadridens* observa-se o agrupamento dos indivíduos de República Dominicana e Porto Rico em um clado, e dos espécimes de Cuba em outro (Anexo III). As amostras da Jamaica possuem posição basal dentro do clado formado pela espécie, sem formar um grupo monofilético. Já em *P. macleayi* os haplótipos estão separados em Cuba e Jamaica, mas a diferenciação desses grupos em clados reciprocamente monofiléticos não é uma constante em todas as análises. Em ambas as espécies, a estruturação observada não apresenta uma correspondência estrita com as subespécies atualmente reconhecidas (ver Tabela 1, Introdução Geral).

Figura 1.1. Relações filogenéticas no gênero *Pteronotus* a partir do mtDNA, destacando os grupos observados. Clado 1 = *P. davyi* + *P. gymmonotus*; Clado 2 = *P. macleayi* + *P. quadridens*; Clado 3 = *P. personatus*; Clado 4 = *P. parnellii*. A = topologia obtida pela BI e ML com valores de probabilidade posterior (bpp) / bootstrap dos ramos; B = árvore de MP com valores de bootstrap. ● Nós com suporte máximo em BI e ML; *Relação não recuperada na ML.

No caso de *P. personatus* (Clado 3), observa-se um clado bastante homogêneo, composto por praticamente todas as amostras da América do Sul (Clado 3A). Um único espécime da Guiana (ROM97943) aparece basal a esse clado em todas as análises, divergindo aproximadamente 4% no mtDNA. As demais amostras incluídas na análise, provenientes da Guatemala e México, e que estão incluídas dentro da distribuição geográfica proposta para a subespécie *P. p. psilotis* (Smith 1972), parecem não possuir uma relação de monofilia entre si. Os indivíduos do México formam um pequeno clado basal dentro do Clado 3 (3B), mas todas as análises realizadas consistentemente posicionam a sequência da Guatemala fora desse grupo, deixando-a basal ao clado de *P. p. personatus*. Além disso, a divergência genética observada entre sequências do México e Guatemala possui um valor bem superior àquele encontrado entre os indivíduos sul-americanos, divergindo cerca de 9%.

Em *Pteronotus parnellii* (Clado 4) observa-se três clados principais. Um deles (A) é ocupado apenas por espécimes sul-americanos, o segundo (B) engloba indivíduos das Grandes Antilhas (Jamaica, República Dominicana e Porto Rico) enquanto o terceiro (C) inclui norte da América do Sul (Venezuela, Guiana e Pequenas Antilhas), América Central e México. Esses agrupamentos estão presentes em todas análises realizadas, mas a relação entre eles difere entre as topologias da MP, BI e ML. Dentro dessa diversificação inicial é encontrada uma estruturação mais complexa, com a presença de duas linhagens distintas no Clado A, três no Clado B e outras três linhagens no Clado C. As duas linhagens presentes no Clado A (A1 e A2) são formadas por amostras de Brasil, Guianas e Suriname, indicando que elas ocorrem em simpatria ao longo da distribuição desse complexo. O Clado B exibe uma distribuição alopátrica de suas três linhagens (B1 a B3), cada uma estando localizada em uma ilha distinta das Grandes Antilhas. O Clado C, por sua vez, apresenta um padrão parapátrico de distribuição das linhagens, em um contínuo a partir do norte da América do Sul até a região central do México. Dentro desse terceiro clado observa-se uma linhagem composta por espécimes da Venezuela, São Vicente e Granadinas, Trinidad, e um espécime da Guiana (C1); uma linhagem composta exclusivamente por espécimes da costa ocidental do México (C2); e outra linhagem mais ampla, que engloba indivíduos desde o Centro-sul mexicano até o Panamá (C3). Os valores de divergência nucleotídica observados entre alguns desses clados são bastante elevados, chegando a superar 11%. A única exceção é a comparação entre as linhagens C2 e C3, que divergem entre si cerca de 3%.

Ao todo portanto, o mtDNA aponta para existência de oito linhagens independentes dentro do táxon *P. parnellii*. Em todos os clados, as linhagens encontradas parecem possuir correlação com subespécies previamente reconhecidas dentro desse táxon (Smith, 1972). Dentro do Clado B, é possível estabelecer uma correspondência das amostras da Jamaica (Clado B1) com a subespécie *P. p. parnellii*; espécimes da República Dominicana (B2) com *P. p. pusillus* e amostras de Porto Rico (B3) com *P. p. portoricensis*. Para o Clado C, a linhagem C1 corresponde ao táxon *P. p. fuscus*; a linhagem C2, restrita ao México, se assemelha muito à distribuição proposta para o táxon *P. p. mexicanus*; e as amostras pertencentes à linhagem C3 estão incluídas na distribuição do táxon *P. p. mesoamericanus*. Para o Clado A, uma das linhagens sul-americanas equivale à subespécie atualmente descrita para a América do Sul abaixo do Rio Orinoco, *P. p. rubiginosus*.

Após a análise completa da filogenia encontrada para o mtDNA, é possível constatar a existência de mais de uma linhagem genética em três das espécies: *Pteronotus parnellii*, *P. personatus* e *P. davyi*. Como já descrito, a distribuição geográfica dessas linhagens apresenta uma elevada correspondência com a distribuição geográfica das subespécies atualmente reconhecidas para essas espécies (Tabela 1, Introdução Geral). No entanto, é importante ressaltar que os valores de divergência genética observados entre os grupos são significativamente superiores àqueles descritos como variação intraespecífica em outras espécies de morcegos e mamíferos neotropicais (Bradley e Baker 2001, Baker e Bradley 2006). A Tabela 1.4 apresenta as comparações feitas entre todos os grupos ou linhagens identificados pela análise do mtDNA. Como todos esses grupos puderam ser diretamente associados a um táxon dentro do gênero, a tabela lista tanto a identificação apresentada nas filogenias, como o respectivo nome atribuído à linhagem previamente na literatura.

dataset nDNA

Os resultados encontrados pela análise do *dataset* nDNA podem ser visualizados na Figura 1.2. A monofilia das espécies de *Pteronotus* é confirmada em todas as análises realizadas. Assim como no mtDNA, esse conjunto de dados confirma a existência de quatro grandes clados no gênero, reforçando a relação próxima entre as espécies *P. gymnonotus* e *P. davyi* no Clado 1 e *P. macleayi* e *P. quadridens* no Clado 2. As topologias fornecidas pelos diferentes métodos novamente são inconsistentes na definição das relações intragenéricas, mas as análises de ML e BI apresentam um padrão semelhante ao observado para o mtDNA ao posicionar o Clado 4 como basal na filogenia. No que se refere à diversificação dentro dos grandes clados, como os íntrons apresentam menor variação que o mtDNA, uma estruturação genética menos evidente é observada em cada grupo. Sendo assim, os íntrons autossômicos recuperam a maioria das linhagens de mtDNA descritas, mas com menor suporte dos ramos. Para *P. personatus* e *P. davyi*, isso se reflete no agrupamento de todos os espécimes analisados em somente um clado por espécie.

Dentro do Clado 1, a espécie *P. davyi* é recuperada como grupo monofilético, com a linhagem de *P.d. davyi* (A1) formando um clado aninhado dentro do clado maior, que contém os espécimes de *P. d. fulvus* (A2). Um padrão semelhante é observado na relação entre os espécimes de *P. personatus* para o Clado 3, onde as análises de ML e BI destacam um pequeno clado com as amostras mexicanas dentro do grupo contendo as demais. É importante ressaltar que na análise dos íntrons o espécime da Guatemala não se mostrou distinto das sequências sul-americanas, como aconteceu no mtDNA.

Dentro do Clado 4 foram observados os três principais clados (A, B e C) em todas as análises, mas as linhagens dentro de cada um desses clados nem sempre foram resgatadas como grupos monofiléticos. No Clado A os espécimes das duas linhagens são separados em dois clados, mas com um suporte muito fraco (MP) ou com o Clado A2 aninhado dentro do Clado A1 (ML e BI). No Clado B sempre se observa a separação da linhagem da Jamaica (B1) em um clado bem suportado. O Clado C, que parece apresentar as linhagens com menor diferenciação, não exibe estruturação.

Tabela 1.4. Divergência nucleotídica média entre as linhagens encontradas em cada um dos clados descritos na filogenia de mtDNA do gênero *Pteronotus*. Os valores descritos abaixo da diagonal estão corrigidos conforme o modelo evolutivo inferido, enquanto aqueles acima da diagonal são valores sem correção. Os valores na diagonal descrevem a variação dentro de cada grupo.*espécime da Guatemala incluído na estimativa.

	Clado 1			Clado 2		Clado 3		Clado 4							
	A1	A2	B	A	B	A	B*	A1	A2	B1	B2	B3	C1	C2	C3
nome da linhagem	<i>dav</i>	<i>ful</i>	<i>gym</i>	<i>mac</i>	<i>qua</i>	<i>per</i>	<i>psi</i>	<i>rubi</i>	<i>sp1</i>	<i>par</i>	<i>pus</i>	<i>por</i>	<i>fus</i>	<i>mex</i>	<i>meso</i>
<i>dav</i>	0.004	0.07	0.07	0.15	0.14	0.17	0.16	0.17	0.16	0.16	0.17	0.17	0.16	0.17	0.17
<i>ful</i>	0.08	0.006	0.07	0.15	0.14	0.17	0.16	0.17	0.17	0.16	0.17	0.16	0.17	0.17	0.17
<i>gym</i>	0.08	0.08	0.004	0.13	0.13	0.16	0.15	0.16	0.16	0.15	0.16	0.16	0.16	0.17	0.16
<i>mac</i>	0.20	0.20	0.18	0.007	0.13	0.15	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16	0.16
<i>qua</i>	0.19	0.19	0.18	0.18	0.011	0.15	0.16	0.17	0.17	0.16	0.17	0.17	0.16	0.16	0.16
<i>per</i>	0.24	0.24	0.22	0.21	0.21	0.003	0.09	0.16	0.17	0.16	0.17	0.17	0.17	0.18	0.17
<i>psi</i>	0.22	0.23	0.21	0.22	0.22	0.11	0.064	0.16	0.16	0.16	0.17	0.17	0.16	0.17	0.16
<i>rubi</i>	0.23	0.24	0.22	0.23	0.23	0.23	0.22	0.007	0.05	0.12	0.11	0.12	0.12	0.11	0.11
<i>sp1</i>	0.22	0.23	0.22	0.23	0.24	0.24	0.23	0.06	0.004	0.11	0.11	0.11	0.11	0.11	0.10
<i>par</i>	0.22	0.21	0.21	0.23	0.23	0.23	0.23	0.16	0.14	0.001	0.08	0.07	0.10	0.10	0.10
<i>pus</i>	0.23	0.25	0.22	0.22	0.24	0.24	0.25	0.14	0.14	0.09	0.006	0.04	0.10	0.11	0.10
<i>por</i>	0.24	0.23	0.22	0.22	0.25	0.24	0.24	0.15	0.14	0.09	0.05	0.001	0.10	0.10	0.10
<i>fus</i>	0.22	0.23	0.22	0.23	0.22	0.23	0.22	0.15	0.14	0.13	0.12	0.12	0.005	0.05	0.05
<i>mex</i>	0.23	0.24	0.23	0.23	0.22	0.25	0.23	0.14	0.13	0.13	0.14	0.13	0.05	0.005	0.03
<i>meso</i>	0.23	0.24	0.22	0.22	0.23	0.24	0.23	0.14	0.12	0.12	0.12	0.13	0.06	0.03	0.007

Apesar de não recuperar todas as linhagens mitocondriais, a observação direta das sequências alinhadas desses grupos permite a identificação de SNPs e até mesmo INDELs específicos de cada uma das linhagens. Essas diferenças, porém, parecem ainda serem incipientes e não darem suporte para uma separação robusta nas análises filogenéticas. Para efeito de comparação, a Tabela 1.5 apresenta a média de divergência nucleotídica entre as linhagens de *Pteronotus* confirmadas pela análise dos íntrons e os valores dos mesmos clados nos dados mitocondriais. A divergência genética no mtDNA é notoriamente superior aos íntrons, apesar dos últimos já apresentarem taxas de diferenciação que fornecem evidências da separação observada no mtDNA.

Tabela 1.5. Divergência nucleotídica (valores corrigidos) entre as linhagens de *Pteronotus* encontradas pelo dataset nDNA (abaixo da diagonal) e os mesmos grupos no dataset mtDNA (acima da diagonal).

	Clado 1		Clado 2		Clado 3		Clado 4		
	A	B	A	B	A	B	A	B	C
A	--	0.077	0.192	0.181	0.234	0.223	0.221	0.221	0.224
B	0.008	--	0.172	0.172	0.218	0.210	0.211	0.209	0.218
A	0.036	0.037	--	0.170	0.202	0.224	0.218	0.213	0.217
B	0.043	0.041	0.020	--	0.203	0.221	0.225	0.229	0.215
A	0.061	0.061	0.049	0.055	--	0.114	0.229	0.229	0.233
B	0.062	0.063	0.051	0.057	0.001	--	0.227	0.230	0.221
A	0.040	0.038	0.033	0.040	0.057	0.059	--	0.139	0.131
B	0.043	0.044	0.039	0.045	0.060	0.062	0.015	--	0.124
C	0.036	0.037	0.032	0.039	0.053	0.055	0.009	0.006	--

Dataset mtDNA + nDNA

Tendo sido observada uma elevada congruência entre as filogenias obtidas pelos dois conjuntos de dados anteriores, optei por realizar uma análise com os dois *datasets* unificados, a fim de verificar se uma melhor resolução das relações basais dentro do gênero seria encontrada. O resultado obtido está apresentado na Figura 1.3, que contrasta as topologias obtidas pelos métodos de ML/BI e MP. Como observado, as relações entre os Clados 1, 2 e 3 ficam melhor estabelecidas para as análises por ML e BI. Ambas apontam para uma relação de ancestralidade mais recente entre os Clados 1 e 2 com suportes moderado (ML, bootstrap = 83) a alto (BI, bpp = 98). As duas análises também corroboram a posição basal de *P. parnellii* na filogenia do gênero, mas com suportes um pouco menores que a relação anterior (ML, bootstrap = 78; BI, bpp = 90). A MP mais uma vez não apresentou resultados congruentes com as demais análises, nem suportes satisfatórios para as relações estabelecidas.

Dentro do Clado 1, todas as análises apontam para a monofilia de *P. davyi*, mas os suportes das análises de MP (bootstrap = 46) e ML (bootstrap = 79) não sugerem uma associação robusta entre as duas linhagens. No Clado 3, todas as análises resultam na existência dos Clados A e B, que diferenciam espécimes sul-americanos e mexicanos. Com relação ao Clado 4, a análise conjunta favoreceu uma relação mais recente entre os clado B e C, que foi recuperada em todas as análises. No entanto, assim como ocorreu para a relação encontrada entre as linhagens do Clado 1, as análises de MP e ML não apresentaram suportes elevados.

Figura 1.3. Relações filogenéticas no gênero *Pteronotus* obtidas pela análise conjunta dos *datasets* mtDNA e nDNA. A = topologia de ML e BI, com valores de probabilidade posterior (bpp) / bootstrap; B= topologia de MP, com valores de bootstrap. ● Nós com suporte máximo em BI e ML.

Dataset 5 genes e completo

As análises realizadas incluindo os dois últimos marcadores buscaram um refinamento das relações pré-estabelecidas, através da ampliação do número de bases analisadas e da eliminação de espécimes que não acrescentassem maior resolução nas relações dentro do gênero. A determinação de um conjunto de dados com 5 genes tornou-se necessária ao fim do trabalho, devido à dificuldade de obtenção de sequências do marcador RAG2 para todas as linhagens observadas anteriormente. Desse modo, a análise do *dataset* de 5 genes representou uma tentativa de incrementar o poder de análise dos dados mantendo todas as linhagens de interesse. A análise do banco de dados completo, por fim, envolveu todos os seis marcadores sequenciados para o trabalho, e contou com no mínimo um representante de cada uma das linhagens identificadas com os dados mitocondriais. As exceções foram duas linhagens do Clado 4: *P. p. mexicanus* (Clado C2) e *P. p. portoricensis* (Clado B2), cujas tentativas de sequenciamento do RAG2 não foram bem sucedidas. Apesar de estarem ausentes na análise final, a posição filogenética desses dois grupos já ficou bem resolvida nas análises anteriores, não interferindo assim na interpretação do padrão geral de diversificação obtido pela análise do dataset completo.

A figura 1.4 apresenta as filogenias obtidas pelas análises do *dataset* de 5 genes (A) e completo (B) através de BI, contendo os valores de suporte encontrados para os clados pelas três análises distintas. A ML recupera a mesma relação entre os espécimes que a BI tanto para a análise de 5 genes quanto para todo o conjunto de dados. Ambas sugerem uma relação próxima entre os Clados 1 e 2, e a posição basal do Clado 4 na filogenia. A MP permanece com valores baixos de suporte para as relações basais do gênero (< 50) na análise do dataset de 5 genes, sugerindo que a topologia apresentada não é melhor que uma politomia. Na análise completa esses valores aumentam, apesar de ainda permanecerem bem inferiores aos suportes encontrados pelas análises por BI e ML. Ainda assim, a topologia da análise completa por MP resgata a mesma relação entre os grandes clados encontradas por ML e BI.

No que se refere ao processo de diversificação dentro dos grandes clados, as análises finais resgatam *P. davyi* como grupo monofilético no Clado 1, mas não apresentam suportes elevados para a relação das linhagens A1 e A2, repetindo o padrão observado nas análises prévias. As relações dentro dos Clados 2 e 3 permanecem idênticas às anteriormente descritas. No Clado 4, os resultados da ML e BI concordam para uma relação mais próxima entre o grupo das Antilhas (Clado B) e da América Central (Clado C), deixando as duas linhagens sul-americanas como clado-irmão desse grupo B + C.

Como esperado, a análise completa confirma a monofilia do gênero e dos quatro clados descritos anteriormente. Os dados indicam uma relação mais próxima entre os Clados 1 e 2, seguido pela maior proximidade filogenética do Clado 3, e o Clado 4 sendo grupo-irmão de todos os demais. No geral, o resultado reflete com bastante fidelidade o padrão encontrado pelos dados mitocondriais, mas fornece evidências mais robustas para as relações mais basais dentro do gênero.

Figura 1.4. Relações filogenéticas no gênero *Pteronotus* obtidas pela análise do *dataset* de 5 genes (A) e do *dataset* completo (B). A topologia de BI é apresentada em ambos os casos, com valores nos ramos de bpp e bootstrap por ML e MP, conforme legenda. Para ML e MP, branco indica frequências de bootstrap <50% ou relação não recuperada pelo método, cinza indica frequências de bootstrap entre 50% e 70%, cinza escuro frequências entre 70% e 90% e preto indica frequências acima de 90%. Para BI, cinza escuro aponta valores de bpp entre 0.8 e 0.95, enquanto preto indica bpp acima de 0.95. Terminais sem suporte representam linhagens amostradas por apenas um espécime.

Árvore de espécies

A árvore de espécies foi estimada a partir do conjunto particionado de 5 genes devido a ausência do RAG2 para duas linhagens. Foi utilizado o mesmo conjunto de sequências utilizadas para a inferência multi-locus com o dataset de 5 genes, exceto que somente *Mormoops megalophylla* foi utilizado como *outgroup* por questões de otimização do tempo de análise, e por não haver dúvida acerca da monofilia do gênero *Pteronotus*. Cada um dos táxons reconhecidos como subespécies na taxonomia atual das espécies *P. parnellii*, *P. davyi* e *P. personatus* foi considerada uma espécie dentro da abordagem utilizada para a estimativa da árvore. Adicionalmente, as duas linhagens identificadas nas análises anteriores que não possuem nome disponível na taxonomia do gênero foram nomeadas *Pteronotus* sp1 (grupo *P. parnellii*, Clado4-A2) e *Pteronotus* sp2 (grupo *P. personatus*, espécime da Guatemala). A análise por coalescência de múltiplas espécies teve como objetivo confirmar através de outra metodologia as relações sugeridas pelas inferências filogenéticas para os membros do gênero *Pteronotus*. Desse modo, não serão apresentadas estimativas de tempo de divergência entre os clados, tema que será abordado no Capítulo 3.

A análise gerou 10 mil árvores, que ocasionaram algumas topologias distintas. As topologias encontradas podem ser visualizadas na Figura 1.5, que fornece uma abordagem qualitativa da diferença entre elas. A incerteza existente em algumas relações internas do gênero *Pteronotus* fica evidenciada pelas regiões mais fracamente delineadas ao redor dos nós da filogenia. As linhas exibidas representam consensos das árvores encontradas com cada uma das topologias, sendo a intensidade dos traços, portanto, correspondente à frequência dessas topologias na análise das 10 mil árvores. Por fim, as árvores obtidas foram sumarizadas em uma única topologia que apresenta os clados encontrados com maior credibilidade nesses dados. Essa topologia representa a árvore de espécies para o gênero *Pteronotus* e está apresentada na Figura 1.6. Como observado, o resultado obtido com a análise coalescente confirma as relações encontradas para as espécies do grupo através das inferências filogenéticas.

Figura 1.5. Consensos das topologias encontradas pela análise sob modelo coalescente de múltiplas espécies para as relações no gênero *Pteronotus*. A intensidade das linhas reflete a frequência das topologias no total de árvores obtidas.

Figura 1.6. Relações obtidas entre as espécies do gênero *Pteronotus* para o dataset de 5 genes segundo abordagem de coalescência de múltiplas espécies

IV. DISCUSSÃO

Padrão de diversificação do gênero

Os resultados obtidos pelos métodos de inferência probabilísticos (BI e ML) apresentaram maior congruência entre si do que os resultados de MP. Isso pode ser consequência da estratégia de busca distinta entre eles. Os métodos de probabilidade inferem relações evolutivas através de análises multi-locus (ou particionadas), que consideram diferentes modelos e taxas evolutivas para cada um dos *loci* analisados. O método de MP, por outro lado, utiliza a sequência concatenada de todos os marcadores, analisando o conjunto de dados como um só bloco. Desse modo, é possível que os resultados obtidos pelos métodos de ML e BI tenham se sobressaído devido à grande variação genética apresentada pelo conjunto de dados, que pode conter características, tais como saturação ou mais de duas variantes polimórficas nos mesmos sítios, que apenas são contabilizados quando modelos de evolução nucleotídica são adotados na análise. Adicionalmente, Kubatko & Degnan (2007) afirmam que em casos onde os eventos de especiação dentro de um grupo são separados por longos intervalos de tempo, a análise de *datasets* concatenados pode possuir uma elevada performance. Os autores demonstram, por outro lado, que a inferência filogenética por dados concatenados é inconsistente quando existe sorteio incompleto de linhagens em algum dos genes investigados ou a árvore apresenta ramos internos curtos na sua parte basal, tornando a inferência das relações entre os grupos pouco acurada. Dado o padrão constante e semelhante entre os métodos de BI e ML, os resultados discutidos a seguir serão baseados nas relações propostas por essas filogenias.

Como cenário geral, os resultados apresentados pelos diferentes conjuntos de dados foram bastante congruentes no estabelecimento dos principais clados do gênero *Pteronotus*, assim como no reconhecimento das linhagens que os compõem. Todos os dados suportam a existência de quatro clados no gênero, e sua composição foi mantida constante independentemente do *dataset* analisado. Esse resultado confirma trabalhos anteriores, que também descrevem a mesma estruturação para as espécies do gênero (Lewis-Oritt *et al.* 2001, Van Den Bussche & Weyandt 2003). No que se refere ao padrão de relacionamento entre esses clados, as análises parciais nem sempre apontaram resultados concordantes. A topologia encontrada pela análise do mtDNA refletiu com fidelidade o padrão encontrado na análise completa, sem contudo oferecer suportes elevados para as relações apresentadas. Foi necessário um conjunto de dados maior, contendo genes com diferentes taxas evolutivas e padrões de herança, para que as relações basais do gênero fossem melhor delineadas, fornecendo uma filogenia com suportes de ramos mais adequados.

O padrão filogenético encontrado entre as linhagens de *Pteronotus* apontam para uma relação bem próxima entre os táxons *P. gymnonotus* e *P. davyi* no Clado 1, e entre *P. macleayi* e *P. quadridens* no Clado 2, que foram resgatados como grupos-irmãos em todas as análises realizadas. Os resultados também sugerem que esses dois clados (1 e 2) possuem uma relação de ancestralidade mais recente que os demais clados do gênero, enquanto apontam que o clado composto por *P. parnellii* (Clado 4) divergiu primeiro na história evolutiva do grupo, apresentando uma posição basal na maioria das topologias analisadas. A incerteza

observada no estabelecimento das relações pelos *datasets* iniciais pode ser consequente de uma diversificação aproximadamente simultânea dando origem aos clados 1+2, 3 e 4 do gênero (comprimento dos ramos internos separando os clados muito curtos). Mesmo assim, a posição basal de *P. parnellii* em *Pteronotus* mostrou ser uma alternativa mais bem suportada que as demais (*P. personatus* basal, ou clados 3 e 4 irmãos). Além de refletir um padrão encontrado anteriormente em dados moleculares (Lewis-Oritt *et al.* 2001; Van Den Bussche & Weyandt 2003; Dávalos 2006), ela também recebe suporte de fontes de dados independentes. Trabalhos prévios já dividem o gênero de maneira dicotômica entre *P. parnellii* e as demais espécies seja pela discrepância no tamanho e em características morfológicas externas (Smith 1972) ou pela distinção nos pulsos de ecolocação e estratégia de forrageamento (Novick 1963; Fenton *et al.* 2012; Mancina *et al.* 2012).

Do ponto de vista taxonômico, a filogenia encontrada confirma os subgêneros *Phyllodia* (Clado 4) e *Pteronotus* (Clado 1) como grupos naturais, mas não o subgênero *Chilonycteris* (Clado 2 + 3). De acordo com Smith (1972), esse subgênero é composto pelas espécies *P. macleayi*, *P. quadridens* e *P. personatus* e Simmons & Conway (2001) confirmam a monofilia do grupo a partir de dados morfológicos. Os dados moleculares, no entanto, não suportam esse agrupamento, sugerindo que o clado composto pelo táxon *P. personatus* está distante filogeneticamente de *P. macleayi* e *P. quadridens*. Essa separação já foi reportada por Lewis-Oritt *et al.* (2001), que sugeriram a alocação de *P. personatus* em um novo subgênero.

Os resultados obtidos também corroboram trabalhos anteriores sugerindo que a diversidade no gênero *Pteronotus* está bastante subestimada (Lewis-Oritt *et al.* 2001; Dávalos 2006; Clare *et al.* 2011, 2013). Três dos clados encontrados pelas análises filogenéticas parecem representar complexos de espécies crípticas, contendo duas ou mais linhagens evolutivas reconhecidas pelo mesmo nome na taxonomia atual: *Pteronotus davyi*, *P. personatus* e *P. parnellii*. A seguir será discutido o resultado encontrado em cada um dos clados separadamente.

Relações dentro do Clado 1

Os resultados moleculares confirmam a existência de duas linhagens distintas em *P. davyi*, concordando com trabalhos anteriores (Lewis-Oritt *et al.* 2001, Dávalos 2006). A distribuição geográfica dessas linhagens coincide perfeitamente com as subespécies *P. d. davyi* e *P. d. fulvus*, descritas por Smith (1972) para o táxon. De acordo com a filogenia obtida pelo mtDNA, o táxon *P. davyi* não corresponde a um grupo monofilético, com a linhagem A1 (*P. d. davyi*) estando mais próxima filogeneticamente de *P. gymnonotus*. Essa relação, no entanto, se altera na inferência através dos marcadores nucleares, e a monofilia de *P. davyi* é mantida com os conjuntos de dados mais completos. Apesar disso, nem mesmo as análises finais apresentam as linhagens A1 e A2 como um nó bem suportado (ver Fig. 1.4).

As relações obtidas dentro do Clado 1 não incluíram a terceira subespécie do táxon *P. davyi* (*P. d. incae*), que ocorre no Noroeste do Peru e pode corresponder a uma outra linhagem do grupo. A inclusão de um espécime

de *P. d. inca* pode fornecer evidências mais robustas para a monofilia do complexo *P. davyi*, ou apresentar uma relação mais estreita dessa possível linhagem com a espécie *P. gymnonotus*, o que confirmaria de vez a parafilia do táxon. De qualquer maneira, os presentes dados apontam fortemente que *P. davyi* corresponde a no mínimo duas linhagens com trajetórias evolutivas independentes (*sensu* de Queiroz 1998).

A outra espécie do Clado 1, *P. gymnonotus*, exibiu baixa divergência entre espécimes da América do Sul e Central, sem uma estruturação evidente na variação genética dos marcadores analisados. Como característica principal, foi observada uma filogenia rasa e com ramos internos curtos para as amostras investigadas, sugestiva de um rápido crescimento populacional ou origem recente da espécie (Nordborg 2001; Wakeley 2004). Padrões similares podem ser encontrados para outras espécies de morcegos, como *N. leporinus* (Pavan *et al.* 2013).

Uma última evidência da proximidade filogenética entre *P. davyi* e *P. gymnonotus* é a existência de introgressão do mtDNA da linhagem de *P. d. fulvus* em *P. gymnonotus*, encontrada em um espécime da Guatemala (ROM98442), o que sugere que fluxo gênico ainda pode ocorrer entre as espécies do clado. Esse indivíduo é agrupado com os demais espécimes de *P. gymnonotus* de acordo com os marcadores nucleares e DBY, mas possui sequências mitocondriais da linhagem A2 de *P. davyi*. De acordo com Petit & Excoffier (2009), colonização é um processo onde se observa muito frequentemente o fenômeno de introgressão, com espécies colonizadoras, que sofrem uma expansão populacional abrupta, tendo seus genomas introgrididos pelas espécies locais, mais estáveis demograficamente. Essa idéia também oferece suporte à hipótese de que *P. gymnonotus* passou por processo de expansão demográfica recente.

Relações dentro do Clado 2

As duas espécies que compõem o Clado 2 apresentaram uma certa estruturação geográfica de seus haplótipos mitocondriais, mas com valores de divergência genética entre populações de ilhas distintas comparáveis aos existentes na literatura como variação intraespecífica em morcegos (Bradley & Baker 2001). Em *P. quadridens* foi observado a formação de um clado contendo indivíduos de Porto Rico e República Dominicana e outro com espécimes de Cuba, mas essa separação não se mantém nas análises incluindo marcadores mais conservados. Adicionalmente, a estruturação observada não corresponde à delimitação das subespécies *P. q. quadridens* e *P. q. fuliginosus* (Smith 1972). A diferenciação de haplótipos mitocondriais também acontece em *P. macleayi*, que exibe uma estruturação da variação genética em dois grupos (Jamaica e Cuba). Essa separação coincide com as subespécies *P. m. macleayi* e *P. m. griseus*, mas a divergência genética é inferior a 1%.

Diferentemente das demais espécies do gênero, cuja variação encontrada possivelmente representa a existência de espécies crípticas, nas espécies do Clado 2 a estruturação observada parece corresponder a uma variação populacional. Uma característica marcante em todas as análises realizadas foi a existência de longos

comprimentos de ramos separando essas espécies, entre si e das demais, indicando que se tratam de linhagens bem diferenciadas e que divergiram há algum tempo.

Relações dentro do Clado 3

Os dados moleculares indicam que o padrão de diversificação no Clado 3 é bem mais complexo que o reconhecido pela taxonomia atual, e o táxon *P. personatus* pode representar um complexo de quatro linhagens independentes. A maioria dos espécimes amostrados na América do Sul (Brasil, Guianas e Suriname) foram alocados no clado 3A, formando um grupo coeso com divergência nucleotídica inferior a 1% no mtDNA. Esse clado corresponde em geografia à subespécie *P. p. personatus* por incluir todos os espécimes brasileiros, para onde está descrito o holótipo desse táxon (Mato Grosso, Brasil). O único indivíduo da Guiana fora desse clado (ROM97943) não foi utilizado nas análises mais completas, pois não fazia parte das amostras disponíveis no presente trabalho e só continha sequências mitocondriais e de RAG2 no Genbank. Mas os resultados preliminares obtidos para CITB e COI (Anexo II) sugerem que esse espécime pode pertencer a uma linhagem que ocupa Venezuela, Guiana e Suriname, e que seria grupo-irmão do clado 3A. A existência de duas linhagens de *P. personatus* no Escudo das Guianas foi apontada por Dávalos (2006) para o CITB e por Borisenko *et al.* (2008) através do COI. Devido à menor distância nos haplótipos mitocondriais entre esse espécime e o clado sul-americano (4,5%), as sequências de RAG2 não os diferenciam.

Os espécimes do México formam um agrupamento basal no Clado 3 reconhecido em todas as análises (3B). Analogamente ao Clado 3A, esse agrupamento mexicano representa a outra subespécie atualmente descrita em *P. personatus* por incluir amostras de Oaxaca, México, a localidade-tipo de *P. p. psilotis* (Smith 1972). De acordo com Smith (1972), essa subespécie ocorreria do México à Honduras. Apesar do único espécime da Guatemala (ROM98438) amostrado para todos os marcadores não estar agrupado nesse clado, análises parciais sugerem que a linhagem de *P. p. psilotis* de fato pode se estender ao sul do México, já que outros indivíduos da Guatemala são agrupados com as amostras mexicanas segundo o marcador COI (Anexo II). Como o espécime citado acima não é agrupado em nenhum dos cladros anteriores, exibindo divergências nucleotídicas elevadas tanto para o clado sul-americano (~8%) quanto para o mexicano (~10%), ele pode pertencer a uma quarta linhagem, que ocorre na América Central e é mais próxima filogeneticamente às linhagens sul-americanas. Clare *et al.* (2011) apontam cinco linhagens em *P. personatus*, e não quatro como descrito aqui, e essa discrepância se deve a um espécime da Guatemala com posição basal ao clado de *P. p. psilotis* (Anexo II), que é considerado pelos autores como outra linhagem. Essa divergência, no entanto, é inferior a 3% e está sendo considerada aqui como variação intraespecífica, até que dados mais consistentes sejam publicados fornecendo informações sobre a delimitação geográfica dessas novas linhagens. A existência de haplótipos divergentes no Clado 3 (Guiana e Guatemala) demonstra como a diversidade do táxon *P. personatus* não está bem compreendida, e que suas linhagens ainda não foram corretamente delimitadas devido à escassez de amostras dessa espécie no norte da América do Sul (Colômbia e Venezuela) e na América Central. Os dados disponibilizados só permitem uma avaliação mais detalhada das linhagens de *P. p.*

personatus e *P. p. psilotis* para os próximos capítulos da tese, mas é importante ter em mente que esse clado deve conter no mínimo o dobro da diversidade que está sendo reconhecida aqui.

Relações dentro do Clado 4

O Clado 4 é formado por indivíduos que na taxonomia atual compõem diferentes populações (ou subespécies) da espécie *Pteronotus parnellii*. Ele representa o grupo mais diverso do gênero *Pteronotus*, incluindo três clados geograficamente localizados ao longo da distribuição atualmente considerada para essa espécie (Brasil à Mexico, incluindo Antilhas). Os clados internos (A, B e C) são recuperados em todas as análises apresentadas, e também nas inferências realizadas para cada marcador separadamente (Anexo II). A relação entre esses três clados variou no decorrer das análises, apenas ficando bem estabelecida com os conjuntos de dados finais. A filogenia suporta uma relação mais recente entre os clados B e C, mas também sugere que o processo de diversificação dando origem aos três grupos foi muito próximo temporalmente, dado o pequeno comprimento de ramo que os separam.

Os dados mitocondriais identificam oito linhagens em *P. parnellii*, com taxas de divergência nucleotídica variando de 3 a 15%. Esse resultado supera os níveis de diversidade descritos previamente para o grupo (Dávalos 2006; Clare *et al.* 2011, 2013) e aponta que a divergência encontrada entre grupos atualmente considerados coespecíficos no clado 4 é superior à separação de outras espécies já reconhecidas dentro do gênero (*P. gymnonotus* x *P. davyi*). Os demais marcadores, quando avaliados separadamente, indicam uma separação mais discreta, muitas vezes não oferecendo suporte para a existência das linhagens observadas no mtDNA. É importante ressaltar aqui que nenhuma incongruência filogenética entre os diferentes marcadores foi observada, e sim uma ausência de caracteres fixados que permitissem uma delimitação dessas linhagens pelos marcadores nucleares. Essa ausência de monofilia recíproca, no entanto, é esperada em marcadores com uma taxa de mutação mais lenta e em grupos cuja diversificação ocorreu mais recentemente dentro da história evolutiva do grupo (Nordborg 2001; Wakeley 2004). Por possuir um tamanho populacional efetivo menor quando comparado ao DNA nuclear, o sorteio de linhagens no mtDNA ocorre mais rapidamente, sendo uma das razões pela qual um padrão divergente nas relações observadas para essa molécula é antecipado como evidência de especiação (Knowles 2007; Weisrock *et al.* 2010). Essa argumentação associa-se ao fato de que padrões de diversidade genética obtidos via processos populacionais operando sobre linhagens divergentes potencialmente geram espécies distintas (Avice 2000; Rosenberg & Nordborg 2002), mesmo que o tempo necessário ainda não tenha se passado para produzir o padrão filogenético diagnóstico de trajetórias evolutivas independentes (*sensu* de Queiroz 1998), ou seja, monofilia recíproca em *multiplus loci*.

Nos três clados observa-se linhagens com distribuições geográficas iguais ou similares às subespécies reconhecidas por Smith (1972) para *P. parnellii*. O Clado B é o grupo onde a correspondência é mais fiel pelo fato das populações estarem separadas nas diferentes ilhas do Caribe. Em todas as análises realizadas o padrão de relação entre as 3 linhagens encontradas no Clado B foi o mesmo, com o grupo de espécimes da Jamaica (B1) sempre apresentando posição basal no clado, enquanto as linhagens de República Dominicana (B2) e

Porto Rico (B3) representam grupos-irmãos. A única população que não teve seu *status* acessado nessa região pelas análises moleculares foi Cuba, que Smith (1972) classificou como área de ocorrência da subespécie *P. p. parnellii*. Devido à maior proximidade geográfica com Jamaica e Haiti/República Dominicana, é possível que os espécimes de Cuba pertençam à uma das linhagens encontradas nessas ilhas (B1 e B2, respectivamente). Alternativamente, a hipótese dessa população representar uma nova linhagem é factível, já que aparentemente o isolamento entre as Grandes Antilhas agiu como barreira ao fluxo gênico nesse grupo, dando origem a linhagens específicas em cada ilha.

No Clado C, a linhagem identificada no México (C2) equivale em distribuição a *P. p. mexicanus*, incluindo amostras da localidade-tipo desse táxon (Nayarit, México). A única diferença é no limite sul da distribuição, que para a subespécie é descrita como o oeste mexicano até o istmo de Tehuantepec (Oaxaca) e inclui o platô central mexicano. Já a distribuição da linhagem C2 está limitada apenas à costa oeste mexicana, não tendo sido encontrada no platô central. Na comparação entre *P. p. mesoamericanus* e a linhagem C3 ocorre o contrário, pois a linhagem se estende mais ao norte no México que a distribuição atribuída à subespécie, incluindo uma localidade no centro-leste do país (San Luis Potosi). Outra diferença é que as amostras de toda extensão da América Central (México à Panamá, leste à oeste do continente) são da linhagem C3, enquanto Smith (1972) propôs que a subespécie *P. p. mesoamericanus* ocuparia somente a porção ocidental (costa pacífica) do continente, enquanto a costa atlântica seria ocupada pela subespécie *P. p. rubiginosus* (que corresponde a outro clado dentro do complexo). Por fim, a linhagem C1 acrescenta Guiana e Pequenas Antilhas à distribuição descrita para *P. p. fuscus*, mas a ausência de amostras não permitiu a confirmação dessa linhagem na costa colombiana. Da mesma maneira, também não foi possível testar se a população da Península de Paraguaná, reconhecida como uma espécie válida por Gutierrez & Molinari (2008), corresponde a uma nova linhagem no noroeste da Venezuela. Caso essa hipótese venha a ser confirmada futuramente, é provável que a linhagem de *P. paraguanensis* seja grupo irmão da linhagem C1, de *P. p. fuscus*, que ocorre tanto ao sul (na Venezuela) quanto ao norte (Trinidad, São Vicente e Granadinas).

No clado A a correspondência só foi possível devido à ampla amostragem realizada no Brasil. Como somente uma subespécie é reconhecida para a região (*P. p. rubiginosus*) e duas linhagens simpátricas foram identificadas, uma avaliação mais detalhada da distribuição geográfica das mesmas foi necessário para descobrir qual delas equivale ao táxon já descrito. Apesar de ambas as linhagens ocorrerem em simpatria nas Guianas e Suriname, quando se observa sua distribuição dentro do Brasil, é possível verificar que o Clado A1 se estende até a região Centro-Oeste brasileira, incluindo todos os espécimes amostrados em Mato Grosso, Goiás e Tocantins. O Clado A2, por outro lado, limita-se a espécimes do Amapá e Pará, parecendo ter sua distribuição restrita à Região Amazônica. Levando em conta essas informações, a linhagem A1 equivale ao táxon *P. p. rubiginosus*, cuja localidade-tipo está descrita como sendo Caiçara, MT (Patton & Gardner 2007). Como consequência, a linhagem A2 não possui nome disponível na taxonomia do gênero, e foi nomeada *Pteronotus* sp1.

Dentro de *P. parnellii* o Clado C foi o único que não recebeu suportes completos para o estabelecimento das relações entre suas três linhagens nas análises das Figuras 1.3 e 1.4A. Uma diversificação mais recente nesse grupo, aliada a sua maior extensão geográfica, explicaria essa discrepância, sugerindo que processos demográficos podem ter causado uma inconsistência no padrão de relacionamento das três linhagens nas diferentes análises. Além disso, o número de espécimes desse clado nas análises finais foi reduzido (1 ou 2 indivíduos de cada linhagem), o que pode ter influenciado no poder de inferência dos dados. Segundo Maddison & Knowles (2006), em casos onde a divergência entre linhagens ocorreu recentemente, a quantidade de espécimes utilizados na reconstrução da filogenia exerce maior influência sobre a acurácia da análise do que a quantidade de genes analisados.

A diversidade críptica do táxon *P. parnellii* já foi reportada em diversos trabalhos e a variação descrita por alguns deles será comparada aos resultados aqui apresentados. Dávalos (2006), baseada na divergência observada entre os haplótipos mitocondriais, sugere a elevação de diversas subespécies do táxon ao *status* específico. Isso se aplicaria às populações das diferentes ilhas das Antilhas (*parnellii*, *portoricensis* e *pusillus*), e à população do continente americano, que deveria ser reconhecida como *Pteronotus rubiginosus*. Dávalos (2006) também destaca a existência de um clado com espécimes da Guiana Francesa e Suriname mais próximo às linhagens das Antilhas, e que poderia representar uma espécie não-descrita. Essas interpretações foram feitas, contudo, sem uma amostragem contínua das subespécies continentais, o que gerou uma interpretação equivocada do padrão encontrado nessa região. O clado atribuído à *Pteronotus rubiginosus* pela autora contém espécimes de México, Honduras e Guiana, e representa na verdade o Clado C, que agrupa as subespécies *mexicanus*, *mesoamericanus* e *fuscus*. Já o clado da Guiana Francesa e Suriname representaria o Clado A, sendo um espécime (Suriname) da linhagem de *rubiginosus* e o outro (Guiana Francesa) da linhagem A2. Um trabalho mais recente, realizado por Clare *et al.* (2013), apresenta uma série de evidências sobre a diversidade críptica em *P. parnellii*. Os autores reúnem dados morfológicos, bioacústicos e de variação genética em três marcadores (COI, DBY e RAG2) para demonstrar a existência de quatro linhagens distintas no táxon, nomeadas Grupos 1 a 4. A composição de espécimes em cada um desses grupos permitiu ao autores identificarem o Grupo 1 como a linhagem de *P. p. mesoamericanus*, e proporem o reconhecimento desse táxon como espécie válida. Aos outros grupos, no entanto, não foram sugeridos nomes da taxonomia atual, devido a ausência de amostragem em toda a distribuição de *P. parnellii* e incompatibilidades entre a distribuição dos clados observados e as subespécies descritas na região investigada. Ao incluir alguns dos espécimes utilizados por Clare *et al.* (2013) nas análises descritas aqui, foi possível concluir que o grupo 2 descrito pelos autores corresponde à linhagem C1 (*P. p. fuscus*) e os grupos 3 e 4 ao clado 4A. Por fim, de Thoisy *et al.* (2014) faz uma comparação mais detalhada dos Grupos 3 e 4 descritos por Clare *et al.* (2013), demonstrando a equivalência entre o grupo 3 e a linhagem de *P. p. rubiginosus*, enquanto o grupo 4 corresponde à linhagem A2 (ou *Pteronotus* sp4 *sensu* Clare *et al.* 2013). Os autores também estendem a ocorrência dessa linhagem não-descrita para o Brasil (Amapá), apresentando evidências bioacústicas e morfométricas que permitem uma diferenciação das duas linhagens genéticas. Ambos os trabalhos destacam a

elevada divergência genética encontrada entre as linhagens de *P. parnellii*, sugerindo o reconhecimento de espécies válidas para cada uma delas. Clare *et al.* (2013) discute adicionalmente a importância da ecolocação como mecanismo de isolamento e especiação nesse complexo de espécies, levantando a hipótese de especiação simpátrica ter ocorrido no processo de diferenciação dos grupos 3 e 4 no norte da América do Sul.

Os resultados apresentados nesse capítulo estendem a simpatria dessas duas linhagens mais ao sul da Região Amazônica, onde espécimes sintópicos foram coletados no Sul do Pará (Itaituba). Eles modificam, no entanto, as evidências utilizadas por Clare *et al.* (2013) para propor um modelo de especiação simpátrica nesse clado, por demonstrar que uma das linhagens possui uma distribuição mais ampla, se estendendo até o centro-oeste brasileiro.

História evolutiva do gênero Pteronotus

No geral, a árvore de espécies indica com bastante confiança as relações filogenéticas dentro do gênero e reforça os resultados encontrados nas análises anteriores. A Figura 1.5 demonstra que incertezas existem sobre a posição basal de *P. parnellii*, já que em algumas topologias uma relação mais próxima entre esse grupo de espécies e o grupo *P. personatus* foi encontrada ou, alternativamente, uma posição basal de *P. personatus* na filogenia. Esses arranjos alternativos, no entanto, foram recuperados em somente 5,5% e 7% das árvores, respectivamente.

O resultado apresentado pela árvore de espécies não permitiu apenas confirmar a relação de ancestralidade entre as linhagens do Clado 4C, que compreendem *P. p. mexicanus*, *P. p. mesoamericanus* e *P. p. fuscus*. De acordo com a estatística dos cladogramas mais frequentes obtidos na análise, *P. p. fuscus* e *P. p. mesoamericanus* são linhagens irmãs em 31% das topologias e *P. p. fuscus* e *P. p. mexicanus* em 26%. A terceira alternativa, que foi apresentada na Figura 1.6, é a relação mais próxima entre *P. p. mesoamericanus* e *P. p. mexicanus*, que apareceu em 42% das topologias. Apesar de ser um valor baixo para uma hipótese de relação filogenética, ainda sim é a relação mais provável, principalmente quando a localização geográfica dessas três linhagens é analisada. Para que as relações no clado 4C sejam confirmadas, uma investigação mais aprofundada será necessária, incluindo um maior número de espécimes e melhor cobertura geográfica. Isso se refere principalmente a linhagem de *P. p. fuscus*, que foi amostrada nesse trabalho apenas em duas localidades da Venezuela e um país das Pequenas Antilhas. A inclusão de amostras da Colômbia e de outras localidades da Venezuela, como a região de ocorrência da recém-descrita espécie *P. paraguayensis* é essencial para traçar a história evolutiva dentro desse grupo de linhagens.

De acordo com trabalhos que investigaram a eficácia de incluir diferentes tipos de marcadores para inferência das relações entre espécies, a adição do mtDNA a outros tipos de marcadores resulta em melhoras substanciais na resolução da árvore de espécies. Desse modo, é possível ter uma filogenia para um grupo de espécies bem resolvida com poucos *loci* independentes caso um marcador mitocondrial também seja utilizado na análise

(Sanchez-Gracia & Castresana, 2012; Corl & Ellegren 2013). Desse modo, os resultados encontrados aqui parecem consistir numa hipótese filogenética robusta para as espécies do gênero *Pteronotus*.

V. CONCLUSÕES

A variação genética e as relações dentro do gênero *Pteronotus* foram acessadas através da análise de cinco *loci* independentes, que levaram em conta sistemas de transmissão dos genes (materno, paterno e autossômico) e taxas evolutivas distintas. O gênero *Pteronotus* foi recuperado em todas as análises como um grupo monofilético composto por 4 grandes clados. Dois desses clados correspondem aos subgêneros *Pteronotus* (Clado 1: *P. davyi* e *P. gymnonotus*) e *Phyllodia* (Clado 4: *P. parnellii*), previamente reconhecidos para o gênero (Smith 1972). Os outros dois clados, formados por *P. personatus* (Clado 3), *P. quadridens* e *P. macleayi* (Clado 2) não formam um grupo monofilético nas análises moleculares, indicando que o agrupamento dessas três espécies no subgênero *Chilonycteris* (Smith 1972) representa um grupo artificial. As relações obtidas entre os quatro grandes clados sugerem uma relação mais próxima entre os Clados 1 e 2, enquanto o Clado 4 apresenta uma posição basal na filogenia. A separação basal de *P. parnellii* em relação às demais espécies do gênero também é reconhecida por outros aspectos da biologia desse grupo, como morfologia (Smith 1972) e comportamento (Novick 1963; Fenton *et al.* 2012; Mancina *et al.* 2012).

Com relação ao padrão de diversificação dentro de cada clado, os dados moleculares sugerem níveis de divergência genética incompatíveis com a atual diversidade de espécies do gênero. Três dentre as seis espécies exibem valores de divergência nucleotídica intraespecífica para os marcadores do mtDNA equivalente ou superiores a comparações entre espécies válidas em outros gêneros (Baker & Bradley 2006). A divergência observada nos marcadores nucleares e cromossomo Y, apesar de mais discreta, é congruente com a diferenciação apontada pelo mtDNA. Os dados concordam com trabalhos prévios realizados no grupo ao sugerirem que as espécies *P. parnellii*, *P. davyi* e *P. personatus* representam, na realidade, complexos de espécies crípticas.

Os dados indicam a existência de duas linhagens independentes em *P. davyi*, igualmente divergentes de *P. gymnonotus*, e cuja distribuição geográfica coincide com a descrição de duas subespécies, *P. d. davyi* e *P. d. fulvus*. Para *P. personatus*, os resultados confirmam que o táxon possui no mínimo duas linhagens divergentes que também correspondem em distribuição às subespécies *P. p. psilotis* e *P. p. personatus*. No entanto, eles apontam outras duas linhagens que, devido a escassez de amostras em algumas partes da distribuição do táxon, foram identificadas por dados parciais (ou apenas um espécime), e necessitam de estudos adicionais para serem confirmadas e bem delimitadas.

A análise do grupo *P. parnellii* foi a que resultou em um maior número de linhagens recuperadas. Esse táxon engloba três clados bastante divergentes, que são resgatados inclusive por marcadores nucleares conservados como o RAG2. Um dos clados está distribuído nas Grandes Antilhas e compreende três linhagens que possuem distribuições equivalentes às subespécies reconhecidas para as ilhas: *P. p. parnellii*, *P. p. pusillus* e

P. p. portoricensis. O segundo clado possui uma ampla distribuição, abrangendo México, Américas Central e norte da América do Sul, e também exibe correspondência com três subespécies descritas nessa região: *P. p. mexicanus*, *P. p. mesoamericanus* e *P. p. fuscus*. Por fim o outro clado é exclusivo de indivíduos da América do Sul, onde são encontrados dois grupos monofiléticos em simpatria, sendo um deles equivalente à distribuição da subespécie *P. p. rubiginosus*.

Baseado nos resultados moleculares obtidos, foram identificadas 15 linhagens distintas no gênero *Pteronotus*, que direcionaram o levantamento de hipóteses acerca da diversidade de espécies existente nesse grupo, e que foram testadas na análise de dados quantitativos do Capítulo 2.

**Delimitação de espécies e Taxonomia do
gênero *Pteronotus*: uma abordagem
integrativa**

I. INTRODUÇÃO

Taxonomia

Dois dos principais objetivos em estudos de sistemática são o descobrimento e descrição de espécies e a inferência das relações de parentesco entre elas. A incorporação de novos métodos e conceitos por volta da década de 1980 causou uma mudança de tendência na sistemática onde os clássicos estudos taxonômicos, descrições baseadas em morfologia comparada, foram aos poucos sendo substituídos por reconstruções de filogenias e sua utilização para abordar questões evolutivas e biogeográficas. Nos últimos anos, devido à incorporação de tecnologias cada vez mais eficazes para a geração de dados, esses estudos passaram a revelar uma diversidade desconhecida em diversos grupos de organismos, que não podia ser acompanhada de perto pela taxonomia tradicional. O grande volume de informações resultantes desses métodos emergentes, aliado a uma frequente incongruência dos resultados com relação ao conhecimento taxonômico disponível, impulsionou o aparecimento de trabalhos diretamente relacionados à questão prática de como definir limites entre espécies a partir dessa nova base de dados (Sites & Marshall 2003; Knowles & Carstens 2007; Degnan & Rosenberg 2009). Em contraste à tradicional visão de que espécies são delimitadas a partir de um ou mais caracteres morfológicos que não apresentam sobreposição com outras espécies (Wiens 2007), novos métodos e dados, principalmente moleculares, vêm proporcionando a descrição de diversas novas espécies e ocupando uma porção cada vez maior dentro de estudos de sistemática. Essa nova demanda traz a taxonomia de volta a uma posição fundamental em estudos evolutivos, já que a inferência de limites entre espécies de maneira super ou subestimada pode confundir estudos que almejam compreender os processos microevolutivos subjacentes. Similarmente, espécies são frequentemente utilizadas como unidades de investigação em estudos macroevolutivos, biogeográficos e ecológicos, e nesse caso uma delimitação incorreta também pode trazer consequências indesejadas (Sites & Marshall 2003).

Essa taxonomia integrativa (Padiál *et al.* 2010), que incorpora novas teorias e métodos estatísticos ao seu estudo, tem sido bem recebida por pesquisadores da área, que passaram a sugerir diferentes alternativas de como integrar novos métodos e abordagens de genética de populações em estudos taxonômicos. Nesse sentido, uma das maiores discordâncias diz respeito a qual nível de congruência entre diferentes fontes de dados deve ser adotado ao se considerar uma ou mais populações como espécies distintas. Muitos taxonomistas defendem que a congruência entre dados genéticos e morfológicos é um requisito necessário à descrição de uma nova espécie (integração por congruência) enquanto outros argumentam que a separação por qualquer dos caracteres taxonômicos é evidência de que uma nova espécie existe (integração por acumulação). Nesse último caso, congruência é desejável mas não necessária (Padiál *et al.* 2010). A crítica a cada uma dessas abordagens, por sua vez, é óbvia, pois enquanto a primeira assume o risco de subestimar a diversidade por desconsiderar que o processo de especiação nem sempre está acompanhado por mudanças de caracteres em todos os níveis, o segundo pode levar a uma utilização pouco criteriosa das evidências, o que acarreta numa superestimativa da diversidade. A utilização de ambas abordagens pode ser encontrada amplamente em

estudos de sistemática, e resultou em protocolos e terminologias que buscam categorizar o processo de separação de dois agrupamentos em espécies válidas, tais como a proposição de "espécies candidatas" e "linhagens coespecíficas divergentes" (Padial *et al.* 2010).

Essa discussão é particularmente pertinente no caso de complexos de espécies crípticas, nos quais duas ou mais espécies são classificadas com o mesmo nome na taxonomia por serem morfologicamente indistintas, ao menos numa inspeção superficial (Bickford *et al.* 2007). A utilização ampla de sequências de DNA em estudos de sistemática tem levado a uma enorme aceleração na identificação de tais complexos que, juntamente com a existência de caracteres comportamentais ou ecológicos, possibilitam sua confirmação com uma espécie válida. Como exemplo, a bioacústica vem sendo usada para discriminar espécies de vertebrados proximamente relacionadas em diversos táxons de sapos (Padial & de la Riva 2009; Peloso *et al.* 2014), morcegos (Clare *et al.* 2013; Ramasindrazana *et al.* 2014; de Thoisy *et al.* 2014) e aves (Alström *et al.* 2008, 2010). A descrição de espécies a partir de grupos não distintos morfologicamente baseia-se na assunção de que mudanças morfológicas nem sempre estão correlacionadas com o processo de especiação ou são evidências fortes na discriminação das mesmas (Adams *et al.* 2009). Um dos principais argumentos dessa idéia é que muitas espécies não dependem de diferenciação em características visuais para se isolarem; outros sentidos como olfato e audição são mais desenvolvidos e, portanto, mais importantes no seu sistema de comunicação e acasalamento, que potencialmente promovem especiação. Os morcegos possivelmente se encaixam nesse padrão. Uma segunda explicação é que espécies consideradas crípticas podem estar sendo alvo de seleção que promove estase morfológica (Bickford *et al.* 2007; Pfenninger & Schwenk 2007). Apesar disso, muitas espécies classificadas como crípticas são passíveis de separação através de caracteres morfológicos, mesmo que minimamente, quando uma investigação mais detalhada é realizada (Alström *et al.* 2010; Duellman *et al.* 2014; de Thoisy *et al.* 2014).

A revolução observada no campo da sistemática, contudo, não invalida a utilização da morfologia em estudos taxonômicos, e muitos trabalhos tentam resgatar essa importância (Scotland 2003; Wiens 2004; Will & Rubino 2004). Por questões práticas e históricas, caracteres morfológicos servem para classificar espécimes de maneira imediata por inspeção visual, e sua identificação de maneira acurada através da morfologia é necessária em diversas áreas da biologia além da sistemática. Mais notadamente, caracteres morfológicos possuem uma função insubstituível no estudo de fósseis e suas relações evolutivas com táxons atuais (Padial *et al.* 2010; Dávalos *et al.* 2014). Adicionalmente, existem muitos táxons não-extintos cuja amostragem em estudos moleculares é difícil por serem conhecidos apenas por suas descrições originais ou serem pouco amostrados devido a sua limitada distribuição geográfica, *status* de ameaça ou outros fatores (Wiens 2004). Existe uma discussão, porém, a respeito da abordagem correta para utilização da morfologia em estudos de sistemática (Wiens 2007). Apesar de existir uma percepção já antiga de que a maioria dos genes que afetam a morfologia são pleiotrópicos, ou seja, têm efeito sobre mais de uma característica do fenótipo simultaneamente (Falconer 1960, Lande 1980), a independência dos caracteres continua sendo um dos pressupostos mais importantes da sistemática baseada em dados morfológicos. Outro aspecto constantemente

citado é a utilização de caracteres considerados “qualitativos” mas que na verdade representam diferentes estados de um contínuo, e que deveriam portanto serem redefinidos como traços quantitativos (Wiens 2001). Características morfológicas qualitativas ou discretas são frequentemente vistas como critério de separação entre espécies ou utilizadas para reconstruir as relações filogenéticas em diversos grupos, sendo que o padrão de herança envolvido na expressão desse caráter não é compreendido e muitas vezes utilizado de maneira que fere premissas básicas do método filogenético utilizado (Kangas *et al.* 2004; Springer *et al.* 2007). Problemas como esses fazem com que muitos sistematas favoreçam resultados obtidos por filogenias moleculares, por entenderem que as bases para a inferência das relações evolutivas entre espécies com dados morfológicos permanecem até hoje mal compreendidas (Wiens 2007).

Apesar de ainda existirem sérias restrições ao seu uso na inferência de relações evolutivas entre as espécies, a utilização de caracteres morfológicos na delimitação de espécies pode ser uma poderosa ferramenta, principalmente quando aliada a dados moleculares. A análise de caracteres quantitativos que em conjunto sejam capazes de descrever a forma de determinada estrutura dos organismos frequentemente traz resultados positivos em estudos taxonômicos (Marroig & Cheverud 2004; Marroig *et al.* 2004). Nesse sentido, a incorporação de conceitos da teoria da genética quantitativa em estudos sistemáticos é bastante promissora, pois ela fornece a base teórica necessária para que o estudo de morfologias complexas, geralmente de herança poligênica e distribuição contínua fenotípica, seja realizado de maneira coerente. A genética quantitativa evolutiva, por investigar o padrão de herança e evolução dessas características complexas, pode representar uma peça adicional da taxonomia integrativa, aliando-se à biologia molecular para a construção de uma abordagem conjunta no estudo da sistemática evolutiva.

Variação morfológica em Pteronotus

O primeiro estudo investigando amplamente a variação morfológica do gênero *Pteronotus* foi feito por Smith (1972). Os dados morfológicos avaliados pelo autor podem ser divididos em duas categorias: 21 caracteres quantitativos cranianos (distâncias e ângulos) e um corporal (tamanho do antebraço), e 20 caracteres qualitativos descrevendo diferentes aspectos externos e anatômicos do gênero. Através da elaboração de matrizes de distâncias e fenogramas, Smith (1972) propõe um arranjo taxonômico para o gênero composto por três subgêneros, seis espécies e 17 subespécies, com a relação entre as espécies apresentada pela Figura 2.1.

Um segundo estudo (Simmons & Conway 2001) reavaliou as relações filogenéticas em Mormoopidae incluindo as seis espécies reconhecidas para *Pteronotus*, além de uma espécie fóssil publicada após o trabalho de Smith (1972). Essa nova espécie, *P. pristinus* Silva-Taboada (1974), descrita a partir de depósitos fossilíferos em Cuba, é classificada inicialmente como pertencendo ao subgênero *Chilonycteris* devido ao seu tamanho (comprimento total do crânio ~17.3mm) e similaridade com espécies endêmicas das Antilhas (Silva-Taboada 1974). Através da análise de 209 caracteres morfológicos, Simmons & Conway (2001) corroboraram a monofilia de Mormoopidae e dos dois gêneros, recuperando também como monofiléticos os subgêneros de *Pteronotus* propostos por Smith (1972). Porém, os suportes encontrados para a maioria das relações dentro do

gênero *Pteronotus* não foram satisfatórios. Os resultados encontrados por Simmons & Conway (2001) divergem de Smith (1972) apenas no que concerne a relação de parentesco entre os subgêneros reconhecidos, que apontam para uma maior proximidade entre *Chilonycteris* e *Phyllodia*, sendo *Pteronotus* basal (Figura 2.2). Adicionalmente, os autores sugerem a realocação de *P. pristinus* no subgênero *Phyllodia*, como grupo-irmão de *P. parnellii*. É importante destacar, contudo, que os caracteres analisados por Simmons & Conway (2001) eram em sua totalidade informações qualitativas, e que a posição filogenética de *P. pristinus* foi inferida a partir de apenas 16% dos caracteres descritos, já que os demais representavam fontes de variação não observáveis no fóssil. Com isso, o suporte apresentado pelos autores para essa relação também foi fraco.

Figura 2.1. Arranjo filogenético proposto por Smith (1972) para as espécies do gênero *Pteronotus* e *Mormoops*. Redesenhado a partir de Smith (1972: Fig. 14, Pag. 47).

Por fim, um trabalho mais recente (Gutiérrez & Molinari 2008) comparou a variação morfométrica em 267 espécimes de *Pteronotus parnellii* das três subespécies encontradas na Venezuela: *rubiginosus*, *fuscus* e *paraguanensis*. Eles utilizaram 33 distâncias cranianas e apendiculares, que descreveram uma variação significativa entre os três grupos investigados, e particularmente entre *P. p. paraguanensis* e os demais. Como resultado, os autores propõem a elevação desse táxon ao status específico, reconhecendo assim *Pteronotus paraguanensis* Linares & Ojasti 1974. Entretanto, essa análise não inclui dados moleculares e considera apenas parte da variação morfológica existente dentro de *P. parnellii*, podendo ter resultados distintos quando todas as subespécies são analisadas conjuntamente.

Figura 2.2. Árvore mais parcimoniosa recuperada pela análise de Simmons & Conway (2001).

Esse histórico de trabalhos morfológicos com o gênero demonstra como a literatura atual não fornece evidências amplas e congruentes para a compreensão do padrão de variação em *Pteronotus*, principalmente ao se levar em conta as recentes evidências moleculares, e que uma investigação nesse sentido é mais que necessária. Baseado nisso, o presente capítulo oferece uma análise quantitativa dos padrões de diferenciação na morfologia craniana das espécies do gênero *Pteronotus*. A existência de discontinuidades nos dados morfométricos, juntamente com outros critérios como geografia dos grupos investigados e informações sobre a biologia das espécies, foram consideradas evidências sólidas que se agregaram aos dados moleculares apresentados no Capítulo 1 para a delimitação das espécies existentes no gênero seguindo a proposta do Conceito Filético Geral de Espécie.

II. MATERIAL E MÉTODOS

*Estabelecimento dos marcadores anatômicos nos crânios das espécies do gênero *Pteronotus**

Foi realizada uma revisão detalhada do material disponível na coleção de mamíferos do Museu de Zoologia da USP (MZUSP), incluindo a limpeza dos espécimes a serem medidos posteriormente, e o estudo anatômico do crânio de *Pteronotus*. A maioria dos marcadores foi identificada com o auxílio de literatura (Giannini *et al.* 2006). Para o esclarecimento das dúvidas remanescentes, era necessário analisar o crânio de um espécime jovem, pois os mesmos apresentam os ossos do crânio pouco fusionados, o que auxilia no entendimento das suturas cranianas que não são fáceis de visualizar no indivíduo adulto. Devido à indisponibilidade de espécimes de *Pteronotus* jovens na coleção do MZUSP, optei por diafanizar um feto. A diafanização é uma técnica utilizada para estudar o esqueleto de animais pequenos, comumente adotada em estudos comparativos de anatomia e embriologia. O processo consiste em submeter o espécime a um processo químico que resulta no clareamento dos tecidos moles, deixando-os transparentes ou translúcidos. Em seguida, um corante é utilizado para tingir os ossos de vermelho e outro para tingir as cartilagens de azul (Wassersug, 1976). A técnica se mostrou bem sucedida com o feto de *Pteronotus* e, apesar do mesmo apresentar ainda muitas estruturas cranianas não ossificadas, foi bastante útil para esclarecer a localização de algumas suturas que permaneciam em dúvida. A diafanização permitiu a confirmação de uma característica específica de Microchiroptera, que é a ausência do osso lacrimal, nunca verificada em um feto (N. Giannini, com. pess.). Por fim, também foi observado que *Pteronotus* possui o osso interparietal dividido bilateralmente, fato que não ocorre em outros grupos de morcegos.

A posição dos marcadores no crânio de *Pteronotus* pôde posteriormente ser reforçada através do estudo dos crânios de dois espécimes neonatais de *Pteronotus parnellii* encontrados na coleção da Universidade do Kansas (KUM). Tais espécimes apresentavam todas as suturas cranianas bastante evidentes e, devido à escassez de espécimes tão jovens preparados em coleções científicas, representam um importante material para estudos de desenvolvimento. O resultado da diafanização e a descrição anatômica de alguns ossos do crânio a partir dos espécimes jovens analisados estão apresentados no Anexo IV.

Marcadores anatômicos e distâncias euclidianas

Foram estabelecidos 22 marcadores anatômicos no crânio de *Pteronotus*, sendo 21 destes homólogos àqueles de estudos prévios desenvolvidos no Laboratório de Evolução de Mamíferos e, portanto, comparáveis entre diferentes grupos de mamíferos (Marroig & Cheverud 2004; Porto *et al.* 2009; Hubbe 2013; Costa 2013; Rossoni 2013). O outro marcador, na lateral do processo zigomático do osso temporal, foi criado posteriormente, assim como algumas novas distâncias entre os marcadores já existentes, na tentativa de se explorar melhor a variação morfológica observada entre as diferentes espécies do gênero. Diferentemente dos demais, este novo marcador não foi estabelecido em suturas ósseas, não tendo sido utilizado para os testes de hipóteses sobre integração morfológica que serão apresentados no Capítulo 4. Entretanto, juntamente com

outros marcadores cranianos apresentados, ele permite o cálculo de distâncias comumente utilizadas em trabalhos de morfometria clássica, possibilitando uma comparação direta com outros trabalhos de sistemática do grupo (Smith 1972; Simmons e Conway 2001; Gutiérrez e Molinari 2008). A Tabela 2.1 descreve os marcadores anatômicos utilizados, que podem ser visualizados na Figura 2.3. A partir do conjunto de pontos foram obtidas 41 distâncias lineares (Tabela 2.2), sendo que as 35 primeiras estão classificadas em cinco unidades funcionais e de desenvolvimento (Cheverud 1982, Marroig & Cheverud 2001) e também serão utilizadas nas análises do Capítulo 3.

Tabela 2.1. Marcadores cranianos utilizados.

1) Intradental superior (IS)
2) Sutura Premaxilar-maxilar, no alvéolo, direito e esquerdo (PM)
3) Nasale (NSL)
4) Násion (NA)
5) Bregma (BR)
6) Pterion, direito e esquerdo (PT)
7) Zigomaxilar superior, direito e esquerdo (ZS)
8) Zigomaxilar inferior, direito e esquerdo (ZI)
9) Tuberosidade maxilar, direito e esquerdo (MT)
10) Espinho nasal posterior (PNS)
11) Região anterior do petrosal, direito e esquerdo (APET)
12) Básion (BA)
13) Opístion (OPI)
14) Meato auditivo externo anterior, direito e esquerdo (EAM)
15) Meato auditivo externo posterior, direito e esquerdo (PEAM)
16) Sutura zigo-temporal anterior, direito e esquerdo (ZYGO)
17) Junção Temporo-esfeno-parietal, direito e esquerdo (TSP)
18) Junção temporo-esfenoidal, no petroso, direito e esquerdo (TS)
19) Processo jugular, direito e esquerdo (JP)
20) Lambda (LD)
21) Astérion, direito e esquerdo (AS)
22) Largura do zigomático, direito e esquerdo (ZB)

Figura 2.3. Fotos do crânio de *Pteronotus parnellii* (MZUSP 29504) em vistas dorsal, ventral e lateral, respectivamente, destacando os marcadores anatômicos utilizados. Escala = 1mm.

Tabela 2.2. Relação das distâncias calculadas nos crânios de *Pteronotus*. As distâncias não associadas a grupos funcionais / desenvolvimento foram utilizadas apenas nas análises desse capítulo.

Distâncias	Grupo Funcional/Desenvolvimento	Região
IS-PM	Oral	Face
IS-NSL	Nasal	Face
IS-PNS	Oral, Nasal	Face
PM-ZS	Oral	Face
PM-ZI	Oral	Face
PM-MT	Oral	Face
NSL-NA	Nasal	Face
NSL-ZS	Nasal	Face
NSL-ZI	Oral, Nasal	Face
NA-BR	Calota	Neurocrânio
NA-PNS	Nasal	Face
BR-PT	Calota	Neurocrânio
BR-APET	Calota	Neurocrânio
PT-APET	Calota	Neurocrânio
PT-BA	Calota	Neurocrânio
PT-EAM	Calota	Neurocrânio
PT-ZYGO	Zigomático	Face
PT-TSP	Calota, Zigomático	Face e Neurocrânio
ZS-ZI	Oral	Face
ZI-MT	Oral	Face
ZI-ZYGO	Zigomático	Face
ZI-TSP	Zigomático	Face
MT-PNS	Oral	Face
PNS-APET	Base	Neurocrânio
APET-BA	Base	Neurocrânio
APET-TS	Base	Neurocrânio
BA-EAM	Base	Neurocrânio
EAM-ZYGO	Zigomático	Face
ZYGO-TSP	Zigomático	Face
LD-AS	Calota	Neurocrânio
BR-LD	Calota	Neurocrânio
OPI-LD	Calota	Neurocrânio
PT-AS	Calota	Neurocrânio
JP-AS	Base	Neurocrânio
BA-OPI	Base	Neurocrânio
EAM-PEAM	---	Neurocrânio
JP-TS	---	Neurocrânio
ZBd-ZBe	---	Face
ASd-ASe	---	Neurocrânio
PTd-PTe	---	Face e Neurocrânio
IS-LD	---	Face e Neurocrânio

Amostras

A coleta dos dados morfológicos incluiu o material de 13 instituições científicas, no Brasil e EUA, totalizando 1814 espécimes medidos (Tabela 2.3). Foram medidos 1626 espécimes do gênero *Pteronotus* e, adicionalmente, 188 espécimes do gênero *Mormoops*, que também foram utilizados em análises do Capítulo 4. As localidades geográficas amostradas em cada espécie do gênero *Pteronotus*, que teve uma amostragem significativamente mais ampla que *Mormoops*, estão apresentadas na Figura 2.4 juntamente com as amostras moleculares utilizadas no Capítulo 1. Os espécimes e localidades incluídas nas análises morfométricas estão listados no Anexo V.

Tabela 2.3. Relação das instituições de pesquisa visitadas e quantidade de espécimes medidos.

Instituição	Local	País	Número de espécimes medidos
MZUSP	São Paulo, SP	Brasil	72
IEPA	Macapá, AP	Brasil	55
UFMG	Belo Horizonte, MG	Brasil	45
INPA	Manaus, AM	Brasil	92
UFPE	Recife, PE	Brasil	36
UFPB	João Pessoa, PB	Brasil	19
AMNH	New York, NY	EUA	232
TCWC	College Station, TX	EUA	227
KUM	Lawrence, KS	EUA	331
NMNH	Washington, DC	EUA	485
FMNH	Chicago, IL	EUA	78
LACM	Los Angeles, CA	EUA	55
TTU	Lubbock, TX	EUA	87
TOTAL	---	---	1814

Coleta e tratamento dos dados

Cada espécime teve 22 marcos anatômicos registrados utilizando um digitalizador Microscribe MX. A tomada desses pontos foi realizada duas vezes em cada crânio, de modo a minimizar erros associados à mensuração. A partir dessa base de dados, análises exploratórias através da ferramenta *Stem-and-Leaf* foram executadas para cada grupo de espécies no software SYSTAT 11, a fim de observar o padrão de distribuição dos valores encontrados para cada variável, e se ocorriam desvios da normalidade. Esse passo inicial foi necessário para se verificar a existência de erros na coleta de dados e de possíveis valores discrepantes na amostra (*outliers*).

Após organização e limpeza dos dados coletados, foram realizados testes de repetibilidade e análises exploratórias em cada amostra representante das espécies incluídas no estudo. Em seguida, foram aplicadas análises de componente principal (PCA) e testes multivariados (MANOVA) para observar o padrão de variação dos dados, e análises discriminantes (DFA) a fim de testar as diferenças entre grupos definidos a priori, indicando a separação das espécies ou grupos dentro de cada espécie. Os resultados observados foram então comparados com aqueles obtidos pela biologia molecular.

Figura 2.4. Distribuição das amostras moleculares (círculos) e crânios (quadrados) utilizadas no presente estudo em cada espécie do gênero *Pteronotus*.

Repetibilidade

Como cada espécime foi medido duas vezes, cálculos de repetibilidade foram realizados sobre a amostra. A repetibilidade pode ser definida como a porcentagem da variação total das medidas que deve ser atribuída às diferenças entre espécimens e não está associada ao erro de observação intra-individual (diferença entre a primeira e segunda medição). Este cálculo foi realizado através de uma função desenvolvida no ambiente de programação R (R Development Core Team, 2010), seguindo o cálculo de repetibilidade proposto por Lessels e Boag (1987).

Definição dos grupos em *Pteronotus*

A partir desse ponto, a classificação dos espécimes do banco de dados morfométrico em grupos que refletem a história evolutiva do gênero foi fundamental. Como regra geral, os grupos morfológicos testados nas análises do presente capítulo foram determinados conforme o critério de monofilia (*Conceito Geral de Linhagem*, de Queiroz 1998) nos dados moleculares. Com base na filogenia apresentada no Capítulo 1, as espécies *P. parnellii*, *P. davyi* e *P. personatus* passaram a serem consideradas complexos de espécies, unidades taxonômicas que englobam duas ou mais linhagens evolutivas, mas que recebem o mesmo nome na taxonomia atual. Levando isso em conta, no decorrer desse capítulo me refiro às linhagens dentro de cada um desses complexos de espécies como as categorias utilizadas nas análises morfométricas. A delimitação dessas categorias em geral coincide com a distribuição geográfica das subespécies reconhecidas para o táxon. Em alguns casos, contudo, as linhagens apresentaram uma distribuição geográfica discrepante das subespécies correspondentes. Nessa situação, os dados moleculares foram utilizados para a criação de hipóteses de agrupamento dos indivíduos e teste de sua correspondência morfológica, de modo que tais categorias fossem congruentes do ponto de vista evolutivo.

A mais importante alteração nas categorias morfológicas se refere ao limite de distribuição das linhagens *rubiginosus* / *mesoamericanus* / *fuscus* dentro do complexo *P. parnellii*, que abrange um conjunto de espécies cujas respectivas distribuições geográficas ainda não está claramente estabelecida. Segundo Smith (1972), *P. p. rubiginosus* apresenta a maior extensão geográfica do grupo *P. parnellii*, ocorrendo a partir da costa Atlântica de Honduras e demais países ao sul na América Central, passando pelas Guianas e planície amazônica, até o Brasil Central e norte do Peru, incluindo Trinidad e Tobago, nas Pequenas Antilhas. Na América Central, essa subespécie apresentaria uma extensa zona de contato com *P. p. mesoamericanus*, que se estende desde o sul do México até o Panamá, ao longo da costa pacífica do continente. No norte da América do Sul, a distribuição de *P. p. rubiginosus* estaria interposta à de *P. p. mesoamericanus*, na costa oeste do Panamá, e a de *P. p. fuscus*, que se estenderia na costa caribenha de Colômbia e Venezuela, fazendo com que a distribuição dessas duas últimas não fosse contígua. Quando a diversidade genética no grupo *P. parnellii* é observada, no entanto, é possível verificar que todos os indivíduos da América Central são agrupados em um clado divergente daquele dos indivíduos da América do Sul (Figura 1.1, Cap. 1), não coincidindo com a distribuição previamente proposta. Mais ainda, os espécimes amostrados em Trinidad e Tobago são agrupados

com os espécimes da Venezuela em uma terceira linhagem genética, o que reforça que tais populações não se tratam de uma única entidade evolutiva. Do ponto de vista geográfico, também é coerente separá-las, já que espécimes da costa Leste da América Central possuem maior chance de estabelecer fluxo gênico com indivíduos da costa oeste do que com populações nas Guianas ou Brasil, assim como espécimes de Trinidad estão mais próximos de populações na Venezuela do que de outros países da América do Sul. Essa decisão também foi reforçada pela baixa resolução nas análises morfométricas nessa área geográfica apresentadas por Smith (1972), que afirma existir uma complexa zona de intergradação entre *mesoamericanus*, *rubiginosus* e *fuscus* no norte da América do Sul. Sendo assim, limitei a distribuição da linhagem *rubiginosus* aos espécimes que ocorrem na América do Sul, exceto por localidades da Colômbia e acima do Rio Orinoco na Venezuela, que foram atribuídas a *fuscus*. Os indivíduos de Trinidad e Tobago também foram considerados *fuscus*, enquanto espécimes da América Central foram todos considerados como grupo *mesoamericanus*. Os demais grupos do complexo *P. parnellii* (*parnellii*, *portoricensis*, *pusillus* e *mexicanus*) foram mantidos com a distribuição idêntica àquela descrita para as subespécies. A subespécie *gonavensis* está representada por apenas um fóssil, com distribuição restrita a Ilha de Gônave, Haiti, onde atualmente está distribuído o grupo *pusillus*. Por se tratar de um crânio fragmentado e, portanto, com diversas medidas faltantes, esse espécime não foi incluído em todas as análises do grupo descritas a seguir. Uma análise discriminante com um número de variáveis parcial foi realizado para que fosse possível incluir esse espécime, com o intuito de verificar sua posição com relação aos demais táxons do grupo *parnellii*.

Adicionalmente, é importante citar o último trabalho taxonômico realizado dentro do complexo *P. parnellii*. Gutiérrez & Molinari 2008 consideram a população da Península de Paraguaná, no estado de Falcón, Venezuela, uma espécie válida, *P. paraguanensis*. A elevação do status taxonômico de *P. p. paraguanensis* foi baseado num conjunto de caracteres cranianos e apendiculares, não existindo atualmente trabalhos moleculares acessando a posição dessa população dentro da filogenia do complexo *P. parnellii*. O presente estudo amostrou somente dois espécimes dessa região (NMNH 444165, 444168) e não incluiu amostras genéticas, não permitindo que uma comparação da variação nesse grupo com relação às demais linhagens do complexo *P. parnellii* fosse realizada de maneira robusta. Apesar do pequeno número amostral, uma DFA comparando esses indivíduos com os demais espécimes do continente foi realizada para verificar sua posição. Independentemente do resultado obtido, considero tentativamente a espécie *P. paraguanensis* como válida para o arranjo taxonômico atual do gênero *Pteronotus*, pelo fato do trabalho anterior fornecer uma avaliação mais completa do que me foi permitido.

A definição de todos os grupos morfológicos em *P. personatus* e *P. davyi* seguiu a distribuição das subespécies atualmente descritas. Apesar de não terem sido obtidas amostras genéticas que comprovem a existência de uma terceira linhagem em *P. davyi*, correspondente a *incae*, o fato de essa população estar isolada geograficamente do restante do grupo *davyi*, e dos espécimes do Peru serem visivelmente maiores, me levou a analisá-los como grupo independente. As demais espécies, *P. macleayi*, *P. quadridens* e *P. gymnonotus*, foram mantidas como unidades morfológicas, apesar das duas primeiras apresentarem variação geográfica. Tal

decisão se justifica pela diferenciação morfológica atualmente descrita não estar refletida numa estruturação genética profunda, como ocorreu nos outros grupos.

A Tabela 2.4 apresenta a diversidade taxonômica de Mormoopidae com suas respectivas distribuições geográficas, levando-se em conta os critérios descritos acima para classificação, e lista o número de indivíduos medidos em cada espécie / grupo de espécies. Tais agrupamentos foram utilizados em análises multivariadas e discriminantes, de maneira a refletir mais realisticamente a história evolutiva do gênero *Pteronotus*, estando de acordo com as minhas hipóteses de clados/linhagens dentro do gênero. O resultado final desse capítulo consiste numa atualização da diversidade taxonômica no gênero *Pteronotus*, baseada nas evidências obtidas conjuntamente pelas ferramentas moleculares e morfométricas, com algumas variações dependendo do caso.

Análises morfométricas

Foram estimadas 41 distâncias distintas nos crânios de *Pteronotus* e *Mormoops*. As distâncias foram obtidas extraíndo-se a média entre a primeira e a segunda mensuração. Nos casos onde os pontos tomados eram constituídos de lado direito e esquerdo, também foram calculados valores médios entre eles. As análises descritas a seguir foram realizadas apenas na matriz contendo espécimes do gênero *Pteronotus*, já que o gênero *Mormoops* foi representado por um conjunto reduzido de dados e cuja análise não está incluída nos objetivos do presente capítulo.

Inicialmente, a matriz de variância/covariância de todo o conjunto de dados foi submetida a uma PCA, que transforma um conjunto de variáveis correlacionadas em um novo conjunto de variáveis não-correlacionadas. Essa técnica é frequentemente aplicada em dados morfométricos por “concentrar” a variação em um menor número de dimensões que o número original de variáveis testadas e, devido a sua propriedade de descrever a variação independentemente de hipóteses *a priori*, a PCA pode ser utilizada como ponto de partida para investigações de padrões (Monteiro e Reis, 1999). Nessa análise, a eventual segregação de observações (nesse caso, espécimes medidos) em subconjuntos é uma evidência de estruturação no conjunto das variáveis analisadas.

A variação intraespecífica devido ao sexo (dimorfismo sexual) foi testada estatisticamente em cada um dos conjuntos de dados através de MANOVAs, assim como a interação desse fator com a geografia. No caso de diferença significativa ($p < 0.05$), tal variação foi controlada antes da utilização do respectivo conjunto de dados em análises subsequentes.

Tabela 2.4. Diversidade taxonômica e número de espécimes medidos na família Mormoopidae, conforme hipótese de linhagens propostas.

Táxon	Linhagem	Distribuição	Quantidade	TOTAL
<i>Pteronotus parnellii</i>	<i>parnellii</i>	Cuba e Jamaica	31	759
	<i>pusillus</i>	Rep. Dominicana e Haiti	18	
	<i>gonavensis</i>	Ilha de Gônave, Haiti	1	
	<i>portoricensis</i>	Porto Rico	14	
	<i>mexicanus</i>	México	68	
	<i>mesoamericanus</i>	Chiapas, México a Panamá	173	
	<i>fuscus</i>	Colômbia, Venezuela e Pequenas Antilhas	97	
	<i>rubiginosus</i>	Escudo das Guianas e Sul da Venezuela ao Centro-Oeste do Brasil, leste do Peru e Bolívia	357	
<i>Pteronotus paraguayensis</i>	<i>paraguayensis</i>	Península de Paraguaná, Falcon, Venezuela	2	2
<i>Pteronotus personatus</i>	<i>personatus</i>	Brasil à Costa Rica	98	278
	<i>psilotis</i>	Honduras e El Salvador a México	180	
<i>Pteronotus davyi</i>	<i>davyi</i>	Norte da América do Sul e Pequenas Antilhas à Nicarágua	77	253
	<i>fulvus</i>	Honduras a México	164	
	<i>incae</i>	Peru	12	
<i>Pteronotus gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Centro-oeste do Brasil a Veracruz, México	211	211
<i>Pteronotus macleayi</i>	<i>macleayi</i>	Cuba	16	45
	<i>macleayi</i>	Jamaica	29	
<i>Pteronotus quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Cuba	34	77
	<i>quadridens</i>	Jamaica, Haiti, Rep. Dominicana, Porto Rico	43	
<i>Mormoops megalophylla</i> *	<i>M. m. megalophylla</i>	EUA a Honduras e El Salvador	79	160
	<i>M. m. tumidiceps</i>	Colômbia, Venezuela e Trinidad	34	
	<i>M. m. intermedia</i>	Pequenas Antilhas (Holandesas)	21	
	<i>M. m. carteri</i>	Equador	26	
<i>Mormoops blainvillei</i> *	---	Grandes Antilhas	28	28
TOTAL				1814

* Variação genética não acessada. Classificação *sensu* Smith (1972).

Após exploração da variação dos dados através da PCA, análises discriminantes (DFA) foram realizadas dentro de cada um dos grupos de espécies apresentado, visando testar se os dados morfométricos são capazes de separar os espécimes conforme as hipóteses de linhagens / espécies propostas. A análise discriminante, ou de variáveis canônicas, fornece uma descrição das diferenças entre grupos especificados *a priori* em um conjunto de dados multivariados (Monteiro & Reis 1999). Essa técnica verifica a magnitude das diferenças entre os grupos relativa à existente dentro de cada grupo, buscando assim maximizar a primeira relação. A DFA gera tabelas de classificação dos espécimes nos grupos definidos *a priori*, que terá valores apenas em sua diagonais quando a análise gera funções que predizem com eficiência os grupos testados. Essa tabela é produzida de duas maneiras, utilizando a classificação original dos dados e, alternativamente, por validação cruzada através do método jackknife (remoção aleatória e reclassificação das observações). Se os valores de classificação fornecidos pelo método jackknife são próximos daqueles feitos pela classificação original, representam uma evidência de que as funções discriminantes geradas pela análise conseguem diferenciar os grupos com eficiência.

Além da separação dos dados por grupo de espécies, também foram realizadas DFAs adotando-se os agrupamentos filogenéticos (clados) encontrados. O objetivo dessa segunda análise foi comparar espécies-irmãs, que se originaram no mesmo intervalo de tempo das espécies dentro dos outros grupos (idades similares do ancestral comum mais recente) no decorrer da história evolutiva do gênero. Sendo assim, as DFAs foram feitas com espécimes de *Pteronotus* divididos nos seguintes conjuntos de dados: complexo *P. davyi*, complexo *P. davyi* + *P. gymnonotus* (Clado 1); *P. macleayi*, *P. quadridens*, *P. macleayi* + *P. quadridens* (Clado 2); complexo *P. personatus* (Clado 3); todas as linhagens e apenas linhagens continentais do complexo *P. parnellii* (Clado 4). Apesar das espécies *P. quadridens* e *P. macleayi* terem sido mantidas como unidades morfológicas coesas segundo a classificação dos grupos apresentada anteriormente, sua variação morfológica intraespecífica, reconhecida na forma de subespécies, também foi testada nas análises. A PCA e DFA foram realizadas no programa SYSTAT 11 enquanto os testes multivariados foram executados através de funções básicas no ambiente de programação R.

Por fim, os grupos estabelecidos dentro de cada um dos clados para as DFAs foram comparados entre si através do cálculo da distância de Mahalanobis (D^2). Essa métrica fornece uma estimativa da distância entre os grupos, normalizada pela matriz de variância/covariância dentro dos grupos (matriz W). Dessa maneira, o valor fornecido pela distância de Mahalanobis compara distâncias entre grupos independentemente da variação existente dentro de cada um desses grupos. A distância de Mahalanobis foi calculada através de uma rotina utilizando o pacote Morphometrics, disponível no ambiente de programação R.

III. RESULTADOS

Material examinado

Como primeiro assunto a ser abordado nos resultados desse capítulo, achei necessário mencionar a contribuição de algumas amostras examinadas no conhecimento da distribuição geográfica das espécies do gênero *Pteronotus*. O Brasil é área de ocorrência de três espécies: *Pteronotus personatus*, *Pteronotus gymnonotus* e *Pteronotus parnellii*. Mesmo não considerando a atualização taxonômica que será apresentada nesse capítulo, a distribuição atualmente proposta para essas espécies (ex.: Patton & Gardner 2007; IUCN 2008) é deficiente, excluindo grandes áreas do território brasileiro devido a escassez de informações. Isso se deve a uma ausência histórica de trabalhos divulgando os registros dessas espécies para a área brasileira (ou mesmo sua publicação em português, em revistas menores), e a dificuldade de acesso aos espécimes, muitas vezes não tombados, em coleções científicas brasileiras. Citando um exemplo, os principais trabalhos investigando a variação do grupo (Smith 1972, Simmons & Conway 2001) e, que por consequência, também serviram de ponto de partida para a inferência da distribuição geográfica das espécies, incluíram muito poucos espécimes brasileiros na análise, de regiões pontuais.

O presente trabalho proporcionou uma avaliação minuciosa dos espécimes existentes em coleções brasileiras, muitos deles armazenados como material não tombado, e possivelmente nunca utilizados em trabalhos científicos. Juntamente com informações fornecidas por publicações recentes (Tavares *et al.* 2009, 2012; Rocha *et al.* 2011), essa avaliação trouxe como resultado uma atualização significativa da distribuição dessas espécies no Brasil, o que pode ser verificado pelo contraste entre a distribuição atual apresentada na Figura 1 (*sensu* IUCN 2008) e os pontos amostrados nos mapas da Figura 2.4.

Estatísticas descritivas e repetibilidade

A média das variáveis foi calculada para cada um dos grupos morfológicos testados, conforme classificação descrita no Material e Métodos, e está apresentada na Tabela 2.5. Para estimativas de repetibilidade, foi utilizada a classificação original dos dados, ou seja, baseada nos grupos de espécies. Essa estimativa foi realizada para todos os táxons medidos da família Mormoopidae e está descrita na Tabela 2.6. Observa-se valores de repetibilidade variando entre 0,68 e 0,99 (apenas três inferiores a 0,8), com média de 0,95 e desvio padrão de 0,03. Os menores valores de repetibilidade em cada uma das variáveis são constantemente observados para as espécies *P. quadridens* e *M. blainvilli*, e possivelmente estão associados ao tamanho reduzido dessas duas espécies (as menores da família Mormoopidae). Apesar disso, é possível observar valores acima de 0.9 para a maioria das variáveis avaliadas. Os valores encontrados sugerem um erro pequeno na determinação das medidas, podendo ser considerado desprezível nas análises subseqüentes.

Tabela 2.5. Médias das variáveis dos grupos morfológicos investigados no gênero *Pteronotus*. *apesar das espécies *P. quadridens* e *P. macleayi* serem mantidas para as análises subsequentes, as estimativas foram realizadas pelas subespécies atualmente descritas.

Táxon	IS-PM	IS-NSL	IS-PNS	PM-ZS	PM-ZI	PM-MT	NSL-NA	NSL-ZS	NSL-ZI	NA-BR	NA-PNS	BR-PT	BR-APET	PT-APET
<i>P. d. davyi</i>	1.55	3.25	7.96	7.33	7.57	7.15	3.84	8.21	8.69	2.75	5.32	3.60	7.01	5.03
<i>P. d. fulvus</i>	1.49	3.10	7.61	7.04	7.23	6.81	3.81	7.78	8.17	2.65	4.88	3.45	6.42	4.48
<i>P. d. incaie</i>	1.59	3.29	8.27	7.82	8.08	7.44	4.18	8.75	9.25	2.84	5.37	3.80	7.25	5.08
<i>P. gymnonotus</i>	1.75	3.56	8.65	8.36	8.16	7.78	4.04	9.30	9.47	2.96	5.90	3.97	7.59	5.34
<i>P. q. fuliginosus</i> *	1.40	2.77	7.41	6.84	6.83	6.47	4.33	7.38	7.60	2.51	4.28	2.95	5.51	3.76
<i>P. q. quadridens</i> *	1.38	2.74	7.24	6.56	6.61	6.26	4.16	7.09	7.36	2.39	4.14	2.89	5.36	3.69
<i>P. m. griseus</i> *	1.50	3.11	8.32	7.67	7.66	7.28	5.13	8.14	8.32	2.64	4.33	3.21	5.81	3.91
<i>P. m. macleayi</i> *	1.42	3.04	8.08	7.47	7.47	7.07	5.15	7.96	8.21	2.45	4.21	3.08	5.52	3.71
<i>P. p. personatus</i>	1.45	3.10	7.58	7.13	7.17	6.77	4.18	8.05	8.41	2.81	5.15	3.42	6.45	4.58
<i>P. p. psilotis</i>	1.41	2.92	6.94	6.27	6.59	6.35	4.17	7.30	7.82	2.65	4.86	3.30	6.19	4.35
<i>P. p. fuscus</i>	1.86	4.49	10.70	9.99	10.25	9.85	6.05	11.22	11.84	3.69	6.79	4.49	8.20	5.79
<i>P. p. mesoamericanus</i>	1.86	4.40	10.58	9.70	10.12	9.82	6.04	10.96	11.69	3.70	6.76	4.49	8.17	5.81
<i>P. p. mexicanus</i>	1.75	4.14	10.15	9.22	9.73	9.51	5.79	10.38	11.12	3.43	6.38	4.23	7.70	5.54
<i>P. p. parnellii</i>	1.70	4.14	10.39	9.77	9.92	9.46	6.30	10.85	11.35	3.35	6.19	3.97	7.43	5.20
<i>P. p. portoricensis</i>	1.68	4.04	10.22	9.65	9.75	9.30	6.14	10.62	11.04	3.24	6.07	3.95	7.33	5.12
<i>P. p. pusillus</i>	1.57	3.73	9.43	8.86	9.02	8.63	5.68	9.84	10.31	2.89	5.76	3.70	7.01	4.93
<i>P. p. rubiginosus</i>	1.90	4.67	11.08	10.07	10.56	10.18	6.04	11.22	12.06	3.95	7.06	4.65	8.55	6.17

Continuação

Espécie	PT-BA	PT-EAM	PT-ZYGO	PT-TSP	ZS-ZI	ZI-MT	ZI-ZYGO	ZI-TSP	MT-PNS	PNS-APET	APET-BA	APET-TS	BA-EAM
<i>P. davyi</i>	7.36	5.54	5.04	3.84	1.14	1.89	2.12	2.54	2.11	3.60	2.75	1.04	4.02
<i>P. fulvus</i>	6.73	5.07	4.61	3.45	1.04	1.74	1.93	2.38	2.03	3.33	2.62	0.93	3.76
<i>P. incae</i>	7.56	5.64	5.20	3.90	1.17	2.08	1.96	2.53	2.16	3.57	2.96	0.84	4.14
<i>P. gymnonotus</i>	7.93	5.99	5.48	4.15	1.45	2.06	2.29	2.78	2.31	3.95	3.09	1.04	4.36
<i>P.q. fuliginosus*</i>	5.81	4.45	4.15	2.92	1.02	1.50	1.86	2.23	1.91	3.09	2.39	0.85	3.50
<i>P. q. quadridens*</i>	5.70	4.31	4.07	2.80	1.01	1.45	1.85	2.22	1.88	2.99	2.35	0.86	3.43
<i>P. m. griseus*</i>	5.99	4.58	4.28	2.94	0.96	1.63	2.14	2.62	2.01	3.54	2.37	0.96	3.59
<i>P. m. macleayi*</i>	5.87	4.39	4.18	2.80	1.05	1.52	1.99	2.53	1.94	3.30	2.46	0.90	3.53
<i>P. personatus</i>	6.88	5.10	4.69	3.42	1.20	1.81	1.96	2.51	2.02	3.52	2.65	1.01	3.90
<i>P. psilotis</i>	6.52	4.99	4.53	3.43	1.02	1.66	1.97	2.36	1.88	3.43	2.54	0.93	3.71
<i>P. fuscus</i>	9.56	6.89	6.19	4.37	1.38	2.63	3.10	3.40	2.50	5.26	4.02	1.43	5.57
<i>P. mesoamericanus</i>	9.51	6.93	6.20	4.37	1.30	2.62	3.24	3.37	2.48	5.36	3.94	1.52	5.69
<i>P. mexicanus</i>	9.12	6.59	5.86	4.18	1.19	2.43	3.05	3.17	2.38	5.09	3.80	1.47	5.39
<i>P. parnellii</i>	8.65	6.39	5.82	4.04	1.35	2.38	2.82	3.11	2.41	4.57	3.77	1.17	5.25
<i>P. portoricensis</i>	8.63	6.34	5.68	3.91	1.23	2.32	2.82	3.01	2.35	4.50	3.82	1.19	5.13
<i>P. pusillus</i>	8.16	5.97	5.45	3.80	1.23	2.16	2.55	2.84	2.22	4.14	3.56	1.06	4.82
<i>P. rubiginosus</i>	9.95	7.20	6.51	4.59	1.48	2.64	3.32	3.57	2.72	5.58	4.02	1.65	5.88

Continuação

Espécie	EAM-ZYGO	ZYGO-TSP	LD-AS	BR-LD	OPI-LD	PT-AS	JP-AS	BA-OPI	EAM-PEAM	JP-TS	ZBd-ZBe	ASd-ASe	PTd-PTe	IS-LD
<i>P. davyi</i>	2.08	2.25	4.86	7.73	3.28	7.41	3.19	4.10	1.49	3.40	9.66	7.05	5.02	15.96
<i>P. fulvus</i>	2.03	2.11	4.62	7.11	3.24	6.87	3.09	3.99	1.52	3.25	9.17	6.73	4.73	15.25
<i>P. incae</i>	2.15	2.37	4.90	7.84	3.49	7.68	3.49	4.20	1.47	3.49	10.01	7.30	5.17	16.36
<i>P. gymnonotus</i>	2.39	2.50	5.11	8.42	3.34	7.89	3.46	4.36	1.53	3.67	10.65	7.51	5.45	17.18
<i>P.q. fuliginosus*</i>	1.65	1.82	4.28	6.19	3.39	6.31	2.97	3.67	1.34	3.05	8.27	6.12	4.04	14.61
<i>P. q. quadridens*</i>	1.59	1.83	4.06	6.16	3.14	6.21	2.95	3.59	1.31	3.00	8.06	5.87	4.00	14.27
<i>P. m. griseus*</i>	1.91	2.02	4.82	6.26	4.06	6.62	3.28	4.02	1.46	3.17	8.78	6.69	4.42	15.95
<i>P. m. macleayi*</i>	1.78	2.00	4.65	6.05	3.85	6.36	3.07	3.91	1.35	3.18	8.39	6.46	4.26	15.41
<i>P. personatus</i>	1.93	2.18	4.54	7.35	3.37	7.26	3.21	3.85	1.42	3.24	9.27	6.58	4.55	15.76
<i>P. psilotis</i>	1.82	1.98	4.62	7.23	3.45	6.98	3.28	4.05	1.53	3.22	8.81	6.78	4.60	15.36
<i>P. fuscus</i>	2.78	3.02	5.31	10.64	3.58	10.13	3.85	4.55	1.76	4.74	12.89	8.01	5.55	22.15
<i>P. mesoamericanus</i>	2.68	3.06	5.39	10.68	3.71	10.07	3.87	4.52	1.76	4.73	12.93	8.16	5.48	22.15
<i>P. mexicanus</i>	2.61	2.83	5.14	10.27	3.45	9.65	3.69	4.34	1.73	4.62	12.17	7.84	5.30	21.16
<i>P. parnellii</i>	2.41	2.84	4.88	9.50	3.54	9.14	3.55	4.12	1.69	4.54	11.89	7.45	5.03	20.66
<i>P. portoricensis</i>	2.35	2.77	4.78	9.47	3.46	9.04	3.49	4.06	1.55	4.52	11.57	7.24	5.04	20.39
<i>P. pusillus</i>	2.23	2.62	4.58	9.09	3.43	8.55	3.39	3.98	1.54	4.22	10.94	6.93	4.84	19.05
<i>P. rubiginosus</i>	2.88	3.19	5.48	10.90	3.77	10.45	4.13	4.68	1.68	4.94	13.45	8.34	5.72	22.85

Tabela 2.6. Valores de repetibilidade estimados para as variáveis em cada uma das espécies / grupos de espécies em Mormoopidae. Células em negrito destacam valores inferiores a 0.8.

Espécie	IS-PM	IS-NSL	IS-PNS	PM-ZS	PM-ZI	PM-MT	NSL-NA	NSL-ZS	NSL-ZI	NA-BR	NA-PNS	BR-PT	BR-APET	PT-APET	PT-BA
<i>P. parnellii</i>	0.933	0.977	0.991	0.992	0.992	0.991	0.966	0.990	0.992	0.982	0.990	0.979	0.992	0.990	0.989
<i>P. personatus</i>	0.872	0.937	0.976	0.991	0.983	0.973	0.912	0.988	0.983	0.951	0.960	0.941	0.966	0.963	0.957
<i>P. gymnonotus</i>	0.909	0.942	0.952	0.986	0.962	0.969	0.958	0.981	0.969	0.946	0.928	0.950	0.969	0.949	0.932
<i>P. davyi</i>	0.836	0.898	0.964	0.982	0.986	0.974	0.887	0.974	0.971	0.914	0.946	0.944	0.977	0.986	0.985
<i>P. macleayi</i>	0.865	0.871	0.924	0.938	0.953	0.890	0.888	0.938	0.958	0.956	0.940	0.933	0.968	0.952	0.917
<i>P. quadridens</i>	0.758	0.864	0.893	0.963	0.956	0.953	0.892	0.966	0.960	0.940	0.913	0.927	0.938	0.939	0.903
<i>M. megalophylla</i>	0.897	0.955	0.965	0.978	0.985	0.956	0.921	0.980	0.980	0.941	0.978	0.934	0.975	0.971	0.979
<i>M. blainvillii</i>	0.868	0.816	0.955	0.947	0.971	0.942	0.916	0.962	0.969	0.955	0.964	0.855	0.966	0.958	0.958

Espécie	PT-EAM	PT-ZYGO	PT-TSP	ZS-ZI	ZI-MT	ZI-ZYGO	ZI-TSP	MT-PNS	PNS-APET	APET-BA	APET-TS	BA-EAM	EAM-ZYGO
<i>P. parnellii</i>	0.978	0.981	0.974	0.970	0.954	0.986	0.981	0.967	0.983	0.962	0.968	0.982	0.974
<i>P. personatus</i>	0.945	0.950	0.950	0.958	0.924	0.962	0.929	0.891	0.926	0.944	0.919	0.947	0.945
<i>P. gymnonotus</i>	0.925	0.945	0.943	0.975	0.899	0.986	0.953	0.900	0.945	0.938	0.905	0.927	0.926
<i>P. davyi</i>	0.963	0.967	0.967	0.862	0.922	0.947	0.890	0.844	0.917	0.944	0.920	0.965	0.918
<i>P. macleayi</i>	0.955	0.894	0.928	0.948	0.874	0.976	0.912	0.847	0.932	0.910	0.862	0.923	0.976
<i>P. quadridens</i>	0.882	0.935	0.949	0.867	0.865	0.888	0.921	0.785	0.855	0.893	0.871	0.864	0.913
<i>M. megalophylla</i>	0.960	0.961	0.957	0.964	0.947	0.941	0.945	0.859	0.954	0.934	0.936	0.946	0.920
<i>M. blainvillii</i>	0.912	0.950	0.939	0.954	0.893	0.964	0.893	0.824	0.882	0.833	0.890	0.857	0.855

Espécie	ZYGO-TSP	LD-AS	BR-LD	OPI-LD	PT-AS	JP-AS	BA-OPI	EAM-PEAM	JP-TS	ZBd-ZBe	ASd-ASe	PTd-PTe	IS-LD
<i>P. parnellii</i>	0.962	0.964	0.986	0.956	0.995	0.976	0.956	0.931	0.968	0.995	0.966	0.979	0.998
<i>P. personatus</i>	0.929	0.936	0.947	0.953	0.975	0.936	0.922	0.911	0.850	0.974	0.900	0.926	0.989
<i>P. gymnonotus</i>	0.891	0.929	0.958	0.950	0.954	0.936	0.874	0.862	0.871	0.980	0.893	0.971	0.992
<i>P. davyi</i>	0.915	0.944	0.965	0.953	0.986	0.950	0.873	0.885	0.866	0.978	0.936	0.959	0.988
<i>P. macleayi</i>	0.868	0.913	0.953	0.968	0.964	0.938	0.841	0.924	0.834	0.976	0.894	0.918	0.986
<i>P. quadridens</i>	0.843	0.904	0.936	0.934	0.953	0.873	0.843	0.847	0.804	0.885	0.861	0.906	0.970
<i>M. megalophylla</i>	0.925	0.960	0.963	0.976	0.974	0.932	0.910	0.921	0.953	0.977	0.936	0.964	0.985
<i>M. blainvillii</i>	0.858	0.905	0.936	0.941	0.955	0.894	0.682	0.849	0.897	0.955	0.873	0.920	0.958

Análise de Componentes Principais

A partir da PCA foi possível obter um panorama de como a variação morfológica craniana está distribuída dentro do gênero *Pteronotus*. Essa análise serviu como confirmação das hipóteses de grupos levantadas e guiou a separação dos dados em subconjuntos para análises subsequentes. A análise de PCA envolveu 1626 espécimes com 41 variáveis, e os dois primeiros componentes principais (PCs) descrevem praticamente toda a variação encontrada nos dados. A observação dos *loadings* das variáveis (contribuição de cada variável nos PCs gerados) em cada um dos dois PCs da análise permite a interpretação do primeiro PC (PC1) como um vetor majoritariamente de tamanho (Tabela 2.7), o que é sugerido pela existência de valores de mesmo sinal em todas as variáveis. Essa tendência ficou evidente quando comparei a ANOVA do PC1 e da variável IS-LD, que basicamente representa o comprimento do crânio, entre as espécies do gênero (Figura 2.5).

O contraste entre o PC1 e PC2 posicionou os espécimes de *Pteronotus* em dois grandes conjuntos (Figura 2.6 - A), separados pelo tamanho (PC1): *Pteronotus parnellii* e os demais. Dentre as espécies menores, é perceptível uma diferenciação ao longo do PC2, que está associada às diferentes relações alométricas entre o rostró e o comprimento total do crânio, como destacado pela elevada contribuição das distâncias envolvendo o marcador ptérion (PT) e a distância NSL-NA nesse eixo de variação (Tabela 2.7). A diferença na proporção do rostró entre as espécies também pode ser demonstrada pela razão obtida entre o comprimento do rostró (NSL-NA + NA-BR) e do neurocrânio (BR-LD), que gera índices menores que 1 em algumas espécies e maiores que 1 em outras (Tabela 2.8). Parte da sobreposição observada no espaço dos PCs para as espécies menores pode ser justificada pela dominância de *P. parnellii*, o grupo nitidamente mais variável, na análise. Uma segunda análise de PCA foi realizada sobre os dados modificados (Figura 2.6 - B). Essa modificação envolveu a seleção de um conjunto de espécimes representativo de uma única população do gênero, ou seja, excluindo variação geográfica. Foram selecionados 39 indivíduos de *Pteronotus p. rubiginosus* de uma mesma localidade do Peru, a partir dos quais foram extraídos os cinco primeiros PCs. Em seguida, as variáveis originais de todos os espécimes foram projetadas nesses PCs, através da multiplicação dessas duas matrizes. O resultado foi uma matriz contendo o valor de cinco PCs para todos os espécimes, corrigidos pela variação encontrada em uma única população do grupo. Ou seja, esse resultado, representando novos escores dos espécimes nos PCs, não é um espaço que mistura em sua definição a variação observada dentro e entre grupos. Isso o torna interessante, pois a permanência de estruturação nos dados tratados é uma forte evidência de que diferenças existem no conjunto de dados testado. O valor dos PCs 1 e 2 dessa matriz foram então contrastados novamente, e comparados ao plot da PCA original.

Figura 2.5. Similaridade entre a ANOVA do PC1 (A) e da variável ISLD (B), evidenciando como o tamanho contribui para o primeiro componente principal na análise de PCA em *Pteronotus*.

Figura 2.6. Contraste entre os componentes principais 1 e 2 obtidos através de (A) PCA com variáveis de todos os espécimes do gênero *Pteronotus*; (B) Projeção das variáveis de todos os indivíduos medidos de *Pteronotus parnellii rubiginosus* (Peru).

Variação sexual

A existência de dimorfismo sexual nos espécimes foi investigada por meio de análises multivariadas, cujo resultado está apresentado na Tabela 2.9. Apesar da MANOVA ter apontado diferenças significativas entre sexos nas médias multivariadas de algumas espécies, outros testes realizados, como análise discriminante entre os sexos de uma espécie (resultados não apresentados), sugerem que essa diferença é mínima, superando 5% apenas em algumas variáveis, e pode não exercer influência nas análises subsequentes. Algumas das espécies onde a diferença nas médias foi significativa entre sexos representam táxons cuja delimitação geográfica não está completamente estabelecida e podem, portanto, estar incluindo indivíduos de espécies vizinhas em seu agrupamento. Para solucionar essa questão, foram aplicadas MANOVAs em populações de áreas geográficas limitadas das espécies identificadas com dimorfismo pela MANOVA inicial. O objetivo desse teste foi remover a variação geográfica de espécies com amplas distribuições, e que podem apresentar variações locais em sua médias, assim como uma possível variação interespecífica, resultante de incertezas no agrupamento. Como observado na Tabela 2.9, essa segunda MANOVA resultou em diferenças não-significativas para algumas das espécies que apresentaram dimorfismo previamente.

Para aqueles grupos onde a segunda MANOVA permaneceu com resultado significativo, os valores das variáveis das fêmeas foram reajustados a fim de eliminar a variação observada entre os dois sexos. Note que dentre os grupos que permaneceram com resultado significativo nos testes da segunda MANOVA estão *rubiginosus* e *psilotis*, agrupamentos que sabidamente contém variação morfológica interespecífica, mas cuja separação não foi possível no presente trabalho (ver discussão). O reajuste foi feito calculando-se a média das variáveis para machos e fêmeas separadamente em cada uma das espécies, e obtendo-se a diferença de valor entre essas duas médias. Esse número foi então acrescido ao valor das variáveis de cada uma das fêmeas de cada espécie. O conjunto de dados contendo machos e fêmeas corrigidas para variação sexual foi utilizado para as análises discriminantes.

Tabela 2.7. Loadings das variáveis nos PCs obtidos na análise de PCA para todos os espécimes de *Pteronotus*. Em negrito, valores absolutos maiores que 0.2.

Variável	PC1	PC2
IS-PM	-0.027	-0.037
IS-NSL	-0.102	-0.007
IS-PNS	-0.226	0.151
PM-ZS	-0.202	0.073
PM-ZI	-0.222	0.124
PM-MT	-0.221	0.134
NSL-NA	-0.131	0.469
NSL-ZS	-0.227	0.032
NSL-ZI	-0.253	0.054
NA-BR	-0.078	-0.027
NA-PNS	-0.137	-0.199
BR-PT	-0.080	-0.116
BR-APET	-0.139	-0.351
PT-APET	-0.107	-0.293
PT-BA	-0.209	-0.213
PT-EAM	-0.137	-0.196
PT-ZYGO	-0.119	-0.181
PT-TSP	-0.073	-0.244
ZS-ZI	-0.022	-0.094
ZI-MT	-0.061	-0.025
ZI-ZYGO	-0.086	0.051
ZI-TSP	-0.071	0.008
MT-PNS	-0.042	-0.039
PNS-APET	-0.137	0.033
APET-BA	-0.094	0.024
APET-TS	-0.042	0.006
BA-EAM	-0.134	0.019
EAM-ZYGO	-0.059	-0.073
ZYGO-TSP	-0.070	-0.034
LD-AS	-0.054	-0.125
BR-LD	-0.245	-0.119
OPI-LD	-0.024	0.058
PT-AS	-0.223	-0.021
JP-AS	-0.056	-0.052
BA-OPI	-0.042	-0.116
EAM-PEAM	-0.016	0.015
JP-TS	-0.107	0.054
ZBd-ZBe	-0.278	-0.118
ASd-ASe	-0.103	-0.184
PTd-PTe	-0.066	-0.234
IS-LD	-0.475	0.311
Autovalor	48.43	0.77
Porcentagem da variação	95%	2%

Tabela 2.8. Razão estimada entre o comprimento do rostro, descrito pelas variáveis NSL-NA + NA-BR, e o comprimento do neurocrânio, descrito pela variável BR-LD. As proporções distintas do rostro entre as espécies do gênero *Pteronotus* é explicada pelo segundo componente principal da PCA.

Espécie	Razão rostro/ neurocrânio
<i>P. gymnonotus</i>	0.83
<i>P. davyi</i>	0.89
<i>P. parnellii</i>	0.92
<i>P. personatus</i>	0.95
<i>P. quadridens</i>	1.08
<i>P. macleayi</i>	1.24

Tabela 2.9. Resultados dos testes multivariados de variação sexual no gênero *Pteronotus* abrangendo toda a distribuição das espécies (MANOVA1) e áreas específicas (localidade testada) de cada linhagem (MANOVA2). Resultados significativos estão descritos como + ($p < 0.05$) e não-significativos como -.

Clado	Grupo	Espécie	MANOVA 1	MANOVA 2	Localidade testada
1	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	+	- / +	Venezuela / Peq. Antilhas
		<i>fulvus</i>	-	-	México
		<i>incae</i>	-	-	Peru
	---	<i>gymnonotus</i>	+	- / -	Panamá / Brasil
2	---	<i>quadridens</i>	+	-	Jamaica, Hispaniola e Porto Rico
	---	<i>macleayi</i>	-	-	
3	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	+	-	Panamá e Colômbia
		<i>psilotis</i>	+	+	México
4	<i>parnellii</i>	<i>parnellii</i>	-	-	
		<i>pusillus</i>	-	-	
		<i>portoricensis</i>	-	-	
		<i>mexicanus</i>	-	-	
		<i>mesoamericanus</i>	+	-	Guatemala, Belize e El Salvador
		<i>fuscus</i>	-	-	
		<i>rubiginosus</i>	+	- / - / +	Peru / Venezuela / Brasil

Análises discriminantes

A seguir estão descritas as análises discriminantes realizadas em cada um dos clados encontrados nas análises moleculares, e as respectivas linhagens neles contidas (Figura 1.4, Capítulo 1). O Clado 1 corresponde ao subgênero *Pteronotus* (*P. davyi* + *P. gymnonotus*), o Clado 2 compreende *P. quadridens* e *P. macleayi*, o Clado 3 equivale a *P. personatus* e o Clado 4 representa o subgênero *Phyllodia* (*P. parnellii*).

Clado 1: complexo P. davyi e P. gymnonotus

Devido à proximidade filogenética verificada pelas análises do Capítulo 1 entre o complexo *P. davyi* e a espécie *P. gymnonotus*, análises discriminantes foram realizadas em dois conjuntos de dados, um incluindo somente as linhagens atualmente reconhecidas como subespécies de *P. davyi*: *davyi*, *fulvus* e *incae*, e o segundo envolvendo todas as linhagens do Clado 1, a fim de observar qual a relação de *P. gymnonotus* com os grupos morfológicos do complexo *P. davyi*. O resultado da DFA mostra que as três funções discriminantes

(DFs) extraídas pela comparação dos quatro grupos morfológicos definidos nesse clado foram altamente significativas (Wilk's lambda= 0.016, df= 123, 1208, $p < 0.001$). As DFs 1, 2 e 3 responderam por 92%, 6% e 2% da variação dos dados e suas correlações canônicas foram de 0.97, 0.73 e 0.52, respectivamente. A Tabela 2.10 destaca o resultado da DFA incluindo todas as linhagens do Clado 1, onde se observa as taxas de acerto dos espécimes a partir das DFs em cada uma das categorias determinadas originalmente e por reamostragem (jackknife). Os valores de classificação sugerem uma separação morfológica consistente em quatro grupos dentro desse clado, onde somente a linhagem *davyi* apresentou valor inferior a 90%. A DFA realizada somente para o complexo *P. davyi* exibiu taxas similares (dados não apresentados).

A Tabela 2.11 apresenta a correlação das DFs com as variáveis originais dentro do Clado 1, permitindo uma interpretação de seu significado biológico. A DF1 nitidamente descreve a variação de tamanho no grupo, apresentando elevadas correlações (acima de 0.7) para 34 das 41 variáveis analisadas. As variáveis PT-APET, APET-TS e ZI-ZYGO possuem as maiores contribuições na DF2, que representa um contraste na proporção dos componentes da região zigomática com relação ao tamanho total do crânio. A DF3 expressa a variação entre alguns componentes do rosto e novamente da região zigomática. A Figura 2.7 compara as duas primeiras funções discriminantes (DF1 e DF2) geradas pela DFA apenas do complexo *P. davyi* (A) e do Clado 1 (B), que também, inclui *P. gymnonotus*, onde se pode observar a similaridade no padrão de separação dos espécimes.

Tabela 2.10. Tabela de classificação da DFA do Clado 1, apresentando a porcentagem de acerto dos espécimes pertencentes às categorias apresentadas nas linhas da tabela, dentro das categorias das colunas.

SEM REAMOSTRAGEM					
	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	<i>gymnonotus</i>	<i>incae</i>	% correta
<i>davyi</i>	66	4	0	1	93
<i>fulvus</i>	1	157	0	0	99
<i>incae</i>	0	0	0	12	100
<i>gymnonotus</i>	0	0	206	0	100
Total	67	161	206	13	99
REAMOSTRAGEM VIA JACKKNIFE					
	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	<i>gymnonotus</i>	<i>incae</i>	% correta
<i>davyi</i>	61	9	0	1	86
<i>fulvus</i>	1	157	0	0	99
<i>incae</i>	0	0	0	12	100
<i>gymnonotus</i>	0	0	206	0	100
Total	62	166	206	13	98

Tabela 2.11. Valores das correlações entre as três funções discriminantes (DF1 a DF3) e as variáveis originais para os grupos do Clado 1. Valores em negrito: DF1 >0.7; DF2 e DF3 >0.2 ou <-0.2.

Variável	DF1	DF2	DF3	Variável	DF1	DF2	DF3
IS-PM	0.862	0.079	0.027	ZI-TSP	0.753	-0.166	0.113
IS-NSL	0.816	0.012	0.058	MT-PNS	0.811	-0.018	0.004
IS-PNS	0.903	0.002	-0.101	PNS-APET	0.781	-0.164	0.107
PM-ZS	0.898	0.152	-0.106	APET-BA	0.816	0.142	-0.154
PM-ZI	0.850	0.025	-0.267	APET-TS	0.265	-0.327	0.389
PM-MT	0.892	-0.023	-0.101	BA-EAM	0.874	-0.071	-0.056
NSL-NA	0.388	0.057	-0.308	EAM-ZYGO	0.752	0.058	0.062
NSL-ZS	0.937	0.086	-0.102	ZYGO-TSP	0.872	-0.040	-0.087
NSL-ZI	0.925	-0.025	-0.191	LD-AS	0.760	-0.053	0.017
NA-BR	0.615	-0.031	-0.005	BR-LD	0.932	-0.154	0.006
NA-PNS	0.943	-0.037	0.032	OPI-LD	0.176	0.020	-0.167
BR-PT	0.847	0.075	-0.111	PT-AS	0.938	-0.178	-0.125
BR-APET	0.941	-0.138	-0.077	JP-AS	0.685	0.148	-0.291
PT-APET	0.877	-0.268	-0.013	BA-OPI	0.728	0.081	-0.061
PT-BA	0.931	-0.134	-0.059	EAM-PEAM	0.031	-0.021	0.117
PT-EAM	0.909	-0.142	-0.012	JP-TS	0.905	-0.066	-0.018
PT-ZYGO	0.907	-0.127	-0.051	ZBd-ZBe	0.950	-0.004	-0.045
PT-TSP	0.864	-0.144	-0.014	ASd-ASe	0.839	-0.001	-0.106
ZS-ZI	0.750	0.117	0.061	PTd-PTe	0.909	-0.073	-0.031
ZI-MT	0.786	-0.039	-0.299	IS-LD	0.935	-0.060	-0.031
ZI-ZYGO	0.442	-0.205	0.201	--	--	--	--

Figura 2.7. Contraste entre a primeira (DF1) e segunda (DF2) funções discriminantes na análise do complexo *P. davyi* (A) e do Clado 1 (B).

A comparação dos grupos estabelecidos através da distância de Mahalanobis gerou resultados concordantes com as funções discriminantes. Como apresentado na Tabela 2.12, o grupo *davyi* exibe as menores distâncias para com os demais grupos do Clado 1, e uma posição intermediária entre *fulvus* e *incae*. Já a espécie *P. gymnonotus* possui uma maior proximidade com o grupo *incae*, o que também é perceptível na visualização da Figura 2.7 - B. Ainda assim, o índice de Mahalanobis demonstra que *P. gymnonotus* apresenta no geral maiores distâncias morfológicas do que as comparações entre os grupos definidos dentro de *P. davyi*.

Tabela 2.12. Distância de Mahalanobis estimada entre os quatro grupos morfológicos do Clado 1.

	<i>fulvus</i>	<i>davyi</i>	<i>incae</i>	<i>gymnonotus</i>
<i>fulvus</i>	0.00	19.82	41.77	97.50
<i>davyi</i>		0.00	17.52	47.33
<i>incae</i>			0.00	39.89
<i>gymnonotus</i>				0.00

Clado 2: P. macleayi e P. quadridens

Para as espécies do Clado 2 foram realizadas análises discriminantes entre os espécimes atribuídos a cada uma das subespécies reconhecidas por Smith (1972) a fim de verificar a diferenciação morfológica entre as mesmas. Nos dois casos a DF extraída foi significativa (*P. macleayi*: Wilk's lambda= 0.074, df= 33, 10, $p=0.015$; *P. quadridens*: Wilk's lambda= 0.134, df= 41, 35, $p<0.001$) e representa a variação de tamanho entre as subespécies, como destacado na Tabela 2.13. A Tabela 2.14 descreve os valores de classificação da DFA de *P. quadridens*, enquanto a Tabela 2.15 apresenta o resultado para *P. macleayi*.

Em ambos os casos, as funções discriminantes geradas não permitiram uma separação estrita dos dados. Em *P. quadridens*, a discriminação entre as duas categorias definidas foi parcial, com valores superiores a 80% de acerto. A distância de Mahalanobis estimada entre as duas subespécies foi de 3.45. Em *P. macleayi* a taxa de classificação foi menor, não sendo diferente da chance ao acaso (50%) para uma das subespécies. Já a distância de Mahalanobis entre as duas subespécies foi ligeiramente maior que em *P. quadridens*, com $D^2 = 4.57$ entre os grupos morfológicos definidos. Comparativamente, a distância calculada entre as duas espécies do clado foi de 97.83.

Tabela 2.13. Valores das correlações entre a função discriminante (DF1) e as variáveis originais para os grupos (subespécies) de *P. macleayi* e de *P. quadridens*. Valores em negrito <-0.5.

Variável	DF1 <i>P. macleayi</i>	DF1 <i>P. quadridens</i>	Variável	DF1 <i>P. macleayi</i>	DF1 <i>P. quadridens</i>
IS-PM	-0.519	-0.169	ZI-TSP	-0.373	-0.035
IS-NSL	-0.412	-0.125	MT-PNS	-0.416	-0.181
IS-PNS	-0.597	-0.467	PNS-APET	-0.630	-0.414
PM-ZS	-0.436	-0.603	APET-BA	0.274	-0.135
PM-ZI	-0.333	-0.457	APET-TS	-0.377	0.032
PM-MT	-0.403	-0.593	BA-EAM	-0.04	-0.243
NSL-NA	0.103	-0.484	EAM-ZYGO	-0.352	-0.266
NSL-ZS	-0.386	-0.623	ZYGO-TSP	-0.167	0.054
NSL-ZI	-0.214	-0.495	LD-AS	-0.351	-0.645
NA-BR	-0.475	-0.331	BR-LD	-0.366	-0.057
NA-PNS	-0.275	-0.516	OPI-LD	-0.306	-0.470
BR-PT	-0.421	-0.25	PT-AS	-0.720	-0.364
BR-APET	-0.633	-0.439	JP-AS	-0.614	-0.06
PT-APET	-0.507	-0.263	BA-OPI	-0.311	-0.333
PT-BA	-0.277	-0.297	EAM-PEAM	-0.381	-0.197
PT-EAM	-0.508	-0.451	JP-TS	0.075	-0.332
PT-ZYGO	-0.355	-0.255	ZBd-ZBe	-0.722	-0.664
PT-TSP	-0.391	-0.388	ASd-ASe	-0.434	-0.595
ZS-ZI	0.276	0.000	PTd-PTe	-0.363	-0.179
ZI-MT	-0.441	-0.284	IS-LD	-0.721	-0.549
ZI-ZYGO	-0.319	-0.039	--	--	--

Tabela 2.14. Tabela de classificação da DFA em *P. quadridens*, apresentando a porcentagem de acerto dos espécimes pertencentes às duas subespécies.

SEM REAMOSTRAGEM			
	<i>fuliginosus</i>	<i>quadridens</i>	% correta
<i>fuliginosus</i>	42	0	100
<i>quadridens</i>	0	35	100
Total	42	35	100
REAMOSTRAGEM VIA JACKKNIFE			
	<i>fuliginosus</i>	<i>quadridens</i>	% correta
<i>fuliginosus</i>	37	5	88
<i>quadridens</i>	6	29	83
Total	43	34	86

Tabela 2.15. Tabela de classificação da DFA em *P. macleayi*, apresentando a porcentagem de acerto dos espécimes pertencentes às duas subespécies.

SEM REAMOSTRAGEM			
	<i>griseus</i>	<i>macleayi</i>	% correta
<i>griseus</i>	29	0	100
<i>macleayi</i>	0	15	100
Total	29	15	100
REAMOSTRAGEM VIA JACKKNIFE			
	<i>griseus</i>	<i>macleayi</i>	% correta
<i>griseus</i>	22	7	76
<i>macleayi</i>	7	8	53
Total	29	15	68

Clado 3: Grupo *P. personatus*

A análise discriminante do Clado 3, que inclui o complexo *P. personatus*, foi realizada a partir dos grupos morfológicos definidos por Smith (1972), que descreve a subespécie *P. p. personatus* para os espécimes distribuídos do Brasil à Costa Rica, e *P. p. psilotis* de Honduras à México. Apesar dos dados moleculares do Capítulo 1 não sugerirem a existência de uma só linhagem incluindo os espécimes do norte da distribuição (que equivaleria à *psilotis*), e trabalhos anteriores reportarem a existência de uma linhagem não descrita na Guiana, Suriname e Venezuela (Dávalos 2006; Borisenko *et al.* 2008), a escassez de indivíduos amostrados geneticamente nessas áreas também não permitiu o levantamento de uma hipótese alternativa para o agrupamento dos espécimes medidos, como foi feito para o complexo *P. parnellii*. Sendo assim, optei por testar na análise discriminante os grupos morfológicos originais.

A análise gerou uma função discriminante significativa (Wilk's lambda= 0.103, df= 41, 228, $p < 0.001$), que permitiu uma separação consistente dos dois grupos morfológicos. O resultado está apresentado na Tabela 2.16, que descreve taxas de acerto na classificação dos espécimes próximas a 100%. Mesmo com a possibilidade de a delimitação utilizada aqui para *psilotis* não incluir apenas uma linhagem genética, sua separação dos espécimes do sul (*personatus*) foi incontestável. A função que separa os dois grupos morfológicos parece descrever a variação de tamanho, por possuir uma correlação de mesmo sinal (negativo) para a maioria das variáveis (Tabela 2.17). No entanto, a observação de que algumas variáveis apresentam uma correlação positiva elevada com a função (ex.: BA-OPI, EAM-PEAM e ASd-ASE) pode ser indício de que essa função não representa tamanho, ou como discutido anteriormente, de que ela está sendo extraída entre grupos morfológicos que reúnem variação interespecífica. Como exemplo dessa ultima possibilidade, caso o grupo definido como *personatus* na DFA incluía indivíduos das duas linhagens simpátricas que podem existir na América do Sul (*P. p. personatus* e a linhagem da Guiana, Suriname e Venezuela), e a diferenciação entre essas duas linhagens não esteja alinhada ao eixo de tamanho, isso inflaria a variação observada dentro desse grupo nesse determinado eixo de variação, e interferiria na tendência capturada pela DFA entre os dois grupos morfológicos testados (que realmente diferenciam-se por tamanho). Baseada nisso, investiguei os escores dos espécimes no PC1 utilizando agrupamentos geográficos menores, a fim de verificar a existência de descontinuidades que podem indicar a existência de outras unidades morfológicas nesse complexo de espécies. A Figura 2.8 apresenta a ANOVA feita com o PC1 dos espécimes do Clado 3 em função da geografia. Essa delimitação, feita por país, permitiu que os dados fossem contrastados com as evidências moleculares, que sugerem a existência de uma linhagem não descrita na Venezuela e outra na Guatemala (Capítulo 1). O resultado mostra que os espécimes da Guatemala apresentam uma distribuição de escores no PC1 aproximadamente contínua à de outros países incluídos na distribuição do grupo *psilotis* (Belize, Honduras e México), apesar de possuírem alguns valores menores. Já os espécimes da Venezuela apresentaram escores no PC1 bastante distintos do intervalo de valores observados para outros países incluídos no grupo *personatus* (Brasil, Colômbia, Costa Rica e Panamá).

Tabela 2.16. Tabela de classificação da DFA no Clado 3, apresentando a porcentagem de acerto dos espécimes nas categorias definidas.

SEM REAMOSTRAGEM			
	<i>personatus</i>	<i>psilotis</i>	% correta
<i>personatus</i>	95	1	99
<i>psilotis</i>	0	174	100
Total	95	175	100
REAMOSTRAGEM VIA JACKKNIFE			
	<i>personatus</i>	<i>psilotis</i>	% correta
<i>personatus</i>	94	2	98
<i>psilotis</i>	1	173	99
Total	95	175	99

Tabela 2.17. Valores das correlações entre a função discriminante (DF1) e as variáveis originais para os grupos do Clado 3. Valores em negrito <-0.5.

Variável	DF1	Variável	DF1
IS-PM	-0.286	ZI-TSP	-0.557
IS-NSL	-0.475	MT-PNS	-0.670
IS-PNS	-0.883	PNS-APET	-0.248
PM-ZS	-0.924	APET-BA	-0.316
PM-ZI	-0.857	APET-TS	-0.295
PM-MT	-0.831	BA-EAM	-0.565
NSL-NA	-0.028	EAM-ZYGO	-0.366
NSL-ZS	-0.888	ZYGO-TSP	-0.693
NSL-ZI	-0.806	LD-AS	0.194
NA-BR	-0.332	BR-LD	-0.202
NA-PNS	-0.662	OPI-LD	0.142
BR-PT	-0.352	PT-AS	-0.554
BR-APET	-0.554	JP-AS	0.195
PT-APET	-0.516	BA-OPI	0.491
PT-BA	-0.682	EAM-PEAM	0.405
PT-EAM	-0.241	JP-TS	-0.113
PT-ZYGO	-0.332	ZBd-ZBe	-0.770
PT-TSP	0.022	ASd-ASe	0.412
ZS-ZI	-0.543	PTd-PTe	0.143
ZI-MT	-0.568	IS-LD	-0.492
ZI-ZYGO	0.015	--	--

Figura 2.8. ANOVA do PC1 dos espécimes do Clado 3 (grupo *P. personatus*) em função da geografia. Número de espécimes analisados por país em parêntesis. Note o valor intermediário dos indivíduos da Venezuela.

Com o intuito de demonstrar a variação morfológica existente do Clado 3, foram feitas comparações das categorias definidas no complexo *P. personatus* com as duas espécies do Clado 2, que possuem tamanhos similares, e são consideradas pela taxonomia atual como pertencentes ao mesmo subgênero, *Chilonycteris* (Smith 1972; Simmons & Conway 2001). A DFA gerou três funções significativas (Wilk's lambda= 0.001, df= 123, 1055, $p < 0.001$), que descrevem respectivamente 75%, 15% e 10% da variação total. O contraste entre as duas primeiras DFs está apresentado na Figura 2.9, onde é possível observar que os grupos *psilotis* e *personatus* apresentam uma diferenciação próxima àquela existente entre *P. quadridens* e *P. macleayi*. Nesse caso a DF1 não correspondeu à diferença de tamanho entre os grupos. Essa função pode ser interpretada como diferentes proporções (razão comprimento/largura) do rostro em relação ao crânio, com grandes contribuições de variáveis associadas ao marcador PT (Tabela 2.18). A DF2, por sua vez, parece expressar a variação de tamanho nos quatro grupos morfológicos testados, com *P. p. personatus* e *P. macleayi* possuindo crânios maiores que seus grupos-irmãos (Figura 2.9). Essa separação entre as duas linhagens do grupo *P. personatus* também fica nítida pela distância de Mahalanobis calculada entre os dois grupos. Enquanto os valores descritos para as subespécies do Clado 2 foram inferiores a 5, a distância estimada entre *psilotis* e *personatus* foi de 36.64.

Figura 2.9. Contraste entre a primeira (DF1) e segunda (DF2) funções discriminantes na análise dos Clado 2 e 3, que incluem as menores linhagens do gênero *Pteronotus*.

Tabela 2.18. Valores das correlações entre as três funções discriminantes (DF1 a DF3) e as variáveis originais para os grupos dos Clados 2 e 3. Em negrito, valores absolutos acima de 0.5.

Variável	DF1	DF2	DF3	Variável	DF1	DF2	DF3
IS-PM	-0.084	-0.325	-0.190	ZI-TSP	-0.049	-0.616	-0.478
IS-NSL	0.077	-0.571	-0.355	MT-PNS	-0.140	-0.644	-0.002
IS-PNS	-0.681	-0.629	-0.170	PNS-APET	0.350	-0.426	-0.510
PM-ZS	-0.590	-0.730	-0.074	APET-BA	0.404	-0.340	-0.047
PM-ZI	-0.488	-0.710	-0.251	APET-TS	0.173	-0.362	-0.119
PM-MT	-0.479	-0.689	-0.392	BA-EAM	0.512	-0.534	-0.122
NSL-NA	-0.686	-0.143	-0.523	EAM-ZYGO	0.227	-0.451	-0.333
NSL-ZS	-0.195	-0.859	-0.213	ZYGO-TSP	0.312	-0.706	-0.225
NSL-ZI	0.072	-0.804	-0.340	LD-AS	0.170	-0.174	-0.714
NA-BR	0.313	-0.358	-0.116	BR-LD	0.839	-0.271	-0.186
NA-PNS	0.784	-0.489	-0.134	OPI-LD	-0.304	-0.089	-0.560
BR-PT	0.541	-0.437	-0.355	PT-AS	0.704	-0.508	-0.258
BR-APET	0.723	-0.488	-0.272	JP-AS	0.346	-0.076	-0.485
PT-APET	0.754	-0.449	-0.184	BA-OPI	0.332	0.114	-0.654
PT-BA	0.743	-0.533	-0.179	EAMP-EAM	0.371	0.134	-0.404
PT-EAM	0.704	-0.326	-0.234	JP-TS	0.446	-0.307	-0.433
PT-ZYGO	0.579	-0.399	-0.189	ZBd-ZBe	0.538	-0.688	-0.284
PT-TSP	0.757	-0.165	-0.222	ASd-ASe	0.486	-0.066	-0.683
ZS-ZI	0.174	-0.487	0.183	PTd-PTe	0.632	-0.217	-0.553
ZI-MT	0.469	-0.557	-0.180	IS-LD	0.240	-0.585	-0.596
ZI-ZYGO	-0.032	-0.123	-0.323	--	--	--	--

Clado 4: Grupo *P. parnellii*

Como observado na Tabela 2.4, grande parte do total de crânios medidos corresponde ao grupo *P. parnellii* devido à sua ampla distribuição e abundância. Esse táxon também é o mais complexo do ponto de vista taxonômico. Os resultados de variação molecular obtidos para *P. parnellii* (Capítulo 1) sugerem que ele representa um complexo de espécies crípticas, contendo 8 linhagens evolutivas independentes. Grande parte dessa variação coincide com a variação morfológica descrita por Smith (1972) e serviu de base para a delimitação dos grupos morfológicos que foram investigados nas análises discriminantes. O complexo *P. parnellii* foi separado em sete grupos morfológicos: *parnellii*, *pusillus* e *portoricensis* na Ilhas do Caribe, seguindo a distribuição geográfica original das subespécies; *mexicanus*, *mesoamericanus*, *fuscus* e *rubiginosus* no continente americano, cuja classificação dos espécimes foi embasada pelos critérios esclarecidos anteriormente. As duas linhagens simpátricas existentes na América do Sul, correspondentes à *rubiginosus* e uma espécie nova, não foram separadas nas análises discriminantes devido à inexistência até o momento de caracteres morfológicos que possibilitem sua classificação *a priori*. A geografia, por sua vez, também não permitiu que tal separação fosse feita. Os únicos espécimes já classificados nesse estudo como pertencentes à espécie nova foram aqueles sequenciados (N= 31). Como alocar somente esses espécimes numa categoria morfológica separada, mantendo aqueles não sequenciados como *rubiginosus* não faria sentido, optei por tratar todos os indivíduos como um só grupo e ressalvas sobre o resultado da análise discriminante no que se refere a essas duas linhagens serão feitas na discussão.

A DFA apontou que todas as seis funções discriminantes foram significativas (Wilk's lambda= 0.017, df= 287, 4912, $p < 0.001$), sendo que as três primeiras explicam 70%, 17% e 5% da variação total, e apresentaram correlações canônicas de 0.93, 0.78 e 0.59, respectivamente. Conforme apresentado na Tabela 2.19, a função que descreve a maior variação nesse grupo (DF1) está associada ao tamanho, pois apresentou correlações positivas com todas as variáveis, sendo que essa correlação está acima de 0.7 em 27 delas. Já a DF2 expressa uma diminuição dos componentes da face em relação ao tamanho total do crânio, representando um eixo importante de diferenciação das linhagens continentais. A Tabela 2.20 descreve a classificação dos espécimes em cada uma das categorias determinadas originalmente e por reamostragem (jackknife) obtida pela análise de ambos os sexos. Apesar da sobreposição parcial em alguns dos grupos morfológicos definidos em *P. parnellii*, a DFA resultou em geral numa separação satisfatória. As porcentagens de acerto na tabela sem reamostragem e naquela reamostrada por jackknife apontam para maiores incertezas na alocação dos espécimes das categorias *fuscus* x *mesoamericanus* e *parnellii* x *portoricensis*. Como observado pela Figura 2.10, esses grupos apresentam grande sobreposição de espécimes pelas duas primeiras funções discriminantes, sugerindo que se tratam de unidades morfológicas bastante semelhantes.

Tabela 2.19. Valores das correlações entre as quatro primeiras funções discriminantes (DF1 a DF4) e as variáveis originais para os grupos do Clado 4. Valores em negrito: DF1 >0.7; DF2, DF3 e DF4 >0.2 ou <-0.2.

Variáveis	DF1	DF2	DF3	DF4
IS-PM	0.713	-0.009	0.153	0.263
IS-NSL	0.779	-0.263	0.075	0.155
IS-PNS	0.758	-0.378	0.018	0.263
PM-ZS	0.494	-0.393	0.287	0.257
PM-ZI	0.730	-0.330	0.068	0.232
PM-MT	0.766	-0.191	-0.002	0.226
NSL-NA	0.068	-0.205	0.201	0.466
NSL-ZS	0.553	-0.268	0.385	0.347
NSL-ZI	0.736	-0.246	0.197	0.308
NA-BR	0.635	-0.133	-0.044	0.168
NA-PNS	0.855	-0.127	0.031	0.152
BR-PT	0.794	0.001	0.053	0.116
BR-APET	0.867	-0.132	-0.007	0.126
PT-APET	0.846	-0.124	-0.156	0.031
PT-BA	0.888	-0.098	-0.031	0.066
PT-EAM	0.809	-0.109	-0.053	0.192
PT-ZYGO	0.780	-0.221	-0.093	0.192
PT-TSP	0.711	-0.137	-0.080	0.057
ZS-ZI	0.401	-0.411	-0.016	0.046
ZI-MT	0.577	0.076	0.267	0.295
ZI-ZYGO	0.499	0.071	-0.113	0.202
ZI-TSP	0.660	-0.166	-0.003	0.133
MT-PNS	0.733	-0.439	-0.251	0.065
PNS-APET	0.854	0.076	-0.092	0.125
APET-BA	0.432	-0.088	0.223	0.133
APET-TS	0.672	0.050	-0.286	-0.005
BA-EAM	0.816	-0.073	-0.145	0.336
EAM-ZYGO	0.690	-0.098	0.056	-0.142
ZYGO-TSP	0.733	-0.187	-0.072	0.311
LD-AS	0.783	0.104	-0.003	0.239
BR-LD	0.824	0.143	0.054	0.084
OPI-LD	0.355	-0.096	-0.143	0.322
PT-AS	0.920	-0.033	0.054	0.084
JP-AS	0.718	-0.202	-0.196	0.046
BA-OPI	0.672	-0.033	0.019	0.022
EAM-PEAM	0.060	0.289	0.281	0.164
JP-TS	0.763	-0.233	-0.104	0.114
ZBd-ZBe	0.907	-0.127	-0.008	0.261
ASd-ASe	0.794	0.077	-0.094	0.218
PTd-PTe	0.777	-0.094	0.010	-0.001
IS-LD	0.880	-0.092	0.046	0.253

Tabela 2.20. Tabela de classificação da DFA do Clado 4, apresentando a porcentagem de acerto dos espécimes pertencentes às categorias / espécies apresentadas nas linhas da tabela, dentro das categorias das colunas.

SEM REAMOSTRAGEM								
	<i>fusc</i>	<i>meso</i>	<i>mexi</i>	<i>parn</i>	<i>port</i>	<i>pusi</i>	<i>rubi</i>	% correta
<i>fuscus</i>	86	7	3	0	0	0	3	87
<i>mesoamericanus</i>	9	146	11	0	0	0	7	84
<i>mexicanus</i>	0	3	65	0	0	0	0	96
<i>parnellii</i>	0	0	0	30	1	0	0	97
<i>portoricensis</i>	0	0	0	1	13	0	0	93
<i>pusillus</i>	0	0	0	0	0	18	0	100
<i>rubiginosus</i>	20	12	0	0	0	0	312	91
Total	115	168	79	31	14	18	322	90
REAMOSTRAGEM VIA JACKKNIFE								
	<i>fusc</i>	<i>meso</i>	<i>mexi</i>	<i>parn</i>	<i>port</i>	<i>pusi</i>	<i>rubi</i>	% correta
<i>fuscus</i>	77	12	5	0	0	0	5	78
<i>mesoamericanus</i>	10	143	12	0	0	0	8	83
<i>mexicanus</i>	0	4	64	0	0	0	0	94
<i>parnellii</i>	0	0	0	27	4	0	0	87
<i>portoricensis</i>	0	0	0	4	10	0	0	71
<i>pusillus</i>	0	0	0	0	0	18	0	100
<i>rubiginosus</i>	24	17	0	0	0	0	303	88
Total	111	176	81	31	14	18	316	86

Figura 2.10. Contraste entre a primeira (DF1) e segunda (DF2) funções discriminantes do Clado 4, mostrando a relação entre as categorias morfológicas definidas. As elipses delimitam.

A estimativa da distância de Mahalanobis entre os grupos do Clado 4 (Tabela 2.20) fornece uma análise comparativa do quão divergente cada grupo é dos demais. Por meio desses valores é possível perceber uma maior separação entre grupos insulares e continentais, como já sugerido pela Figura 2.5. De modo semelhante, também podemos observar as distâncias reduzidas entre *parnellii* e *portoricensis* nas Antilhas, e entre as linhagens contíguas no continente, destacando-se o menor valor entre *mesoamericanus* e *fuscus*.

Com o intuito de testar a separação dos espécimes identificados de *Pteronotus* sp1 e dos dois indivíduos atribuídos a *P. paraguayensis*, uma DFA envolvendo apenas os grupos morfológicos do complexo *P. parnellii* do continente foi realizada. Nessa análise, foram definidos *a priori* apenas aqueles grupos determinados na análise anterior, ou seja, *mexicanus*, *mesoamericanus*, *fuscus* e *rubiginosus*, enquanto os espécimes das linhagens testadas foram mantidos sem classificação. Assim, foi possível checar a posição dos espécimes de interesse no espaço das funções sem assumir a hipótese de que eles compõem grupos morfológicos separados, o que direcionaria a análise para a busca de funções discriminantes entre tais. A Figura 2.11 apresenta o contraste entre as duas primeiras DFs para os grupos morfológicos analisados, indicando uma grande sobreposição entre espécimes de *P. p. rubiginosus* e *Pteronotus* sp1. Os espécimes de *P. paraguayensis*, por outro lado, ficam distantes da nuvem de *P. p. fuscus*, exibindo uma maior similaridade de suas funções discriminantes com o grupo *P. p. mexicanus*.

Tabela 2.20. Distância de Mahalanobis estimada entre os sete grupos morfológicos do Clado 4.

	<i>parnellii</i>	<i>pusillus</i>	<i>portoricensis</i>	<i>mexicanus</i>	<i>mesoamericanus</i>	<i>fuscus</i>	<i>rubiginosus</i>
<i>parnellii</i>	0.00	22.26	7.53	43.00	56.50	52.79	75.57
<i>pusillus</i>		0.00	19.29	57.51	86.10	89.54	119.75
<i>portoricensis</i>			0.00	43.24	59.27	55.88	80.47
<i>mexicanus</i>				0.00	8.26	15.72	26.43
<i>mesoamericanus</i>					0.00	7.61	11.56
<i>fuscus</i>						0.00	9.01
<i>rubiginosus</i>							0.00

Uma última DFA envolvendo somente as espécies insulares foi realizada com um subconjunto das variáveis. O objetivo dessa análise foi incluir a linhagem de *P. parnellii gonavensis* e observar sua posição no espaço morfológico com relação às demais linhagens. Essa subespécie é representada por uma série de 11 indivíduos coletados em um depósito fóssil recente dentro de uma caverna na Ilha de La Gonâve, Haiti. Representada no conjunto de dados por apenas um espécime (os demais correspondem a fragmentos de crânio) para o qual foram obtidas 37 distâncias, *gonavensis* é posicionado pela DFA próximo ao espaço ocupado pela linhagem *pusillus* (dados não apresentados).

Figura 2.11. Contraste entre a primeira (DF1) e segunda (DF2) funções discriminantes do grupos continentais do complexo *P. parnellii*, mostrando a posição dos espécimes de *Pteronotus* sp1 e *P. paraguayensis* em relação aos demais.

IV. DISCUSSÃO

Padrão geral de variação em Pteronotus

A PCA aponta para o posicionamento distinto no espaço dos PCs das seis espécies atualmente descritas para o gênero *Pteronotus*, confirmando que as mesmas representam unidades morfológicas independentes. Aliado a isso, todos os grupos testados estão associados a clados divergentes nos marcadores moleculares analisados.

O panorama geral de variação craniana fornecido pela PCA aponta para uma separação dentro do gênero bastante associada ao tamanho. Essa grande variação foi acompanhada por alterações mais discretas das relações alométricas do rostro com o resto do crânio, dando origem às formas associadas aos grupos morfológicos atualmente reconhecidos como espécies. Essa diversificação forneceu padrões facilmente reconhecíveis, onde identificamos diferentes proporções do rostro (face) em relação ao tamanho total do crânio nas espécies, como fica claro pelos valores apresentados na Tabela 2.8, e exemplificado pelas pranchas de crânios disponíveis no Anexo VI. Sendo assim, é possível encontrar desde formas mais básicas, com comprimentos similares entre a face e o neurocrânio (razão ~ 1), como é o caso dos complexos *P. parnellii* e *P. personatus*, passando por modificações onde se observa um discreto alongamento do rostro (razão > 1) no Clado 2 (*P. macleanyi* e *P. quadridens*) ou o seu encurtamento (razão < 1), incluindo a alteração do ângulo de alinhamento entre os componentes (rostro voltado para cima) no Clado 1 (*P. davyi* e *P. gymnonotus*). Esse

padrão de relação entre componentes do crânio é utilizado como característica de diagnose das espécies em Mormoopidae (Smith, 1972; Simmons & Conway, 2001).

A diferenciação morfológica observada nos crânios de *Pteronotus* sugere uma relação dicotômica dentro do gênero, sendo um dos ramos composto pelas linhagens do complexo *P. parnellii* e o outro pelas demais espécies. Essa separação, primariamente interpretada pela diferença de tamanho, é enfatizada em trabalhos prévios com o grupo (Smith 1972) e também possui suporte na biologia da espécie. Um dos exemplos que diferenciam o complexo *P. parnellii* das demais linhagens do gênero é o padrão de ecolocação. Enquanto *P. parnellii* se caracteriza pela utilização de frequências quasi-constantes (FQC) na sua ecolocação, com ciclos elevados de emissão dos pulsos, as demais espécies se orientam por frequência modulada (FM), separando pulsos e ecos no tempo para evitar sobreposição dos sons. A sobreposição causada entre os longos pulsos e os ecos na orientação de *P. parnellii* é superada através da adaptação do grupo para interpretação das ondas sonoras por compensação do efeito Doppler. Tal adaptação traz consequências estruturais, dentre as quais uma bula auditiva significativamente mais volumosa, protegida pelo osso petrosal, que diferencia morfológicamente *P. parnellii* das outras espécies do gênero. O padrão de emissão de pulso também traz diferenças de hábitos, já que espécies com alta frequência de emissão (*high duty cycle* - HDC) possuem uma habilidade significativamente superior de detectar insetos contra a vegetação e, portanto, estão mais aptas a forragear no subdossel (Fenton *et al.* 2012). Essa capacidade permitiu a *P. parnellii* explorar um nicho distinto das demais espécies do gênero, que se alimentam de insetos acima do dossel ou áreas abertas.

Diversidade taxonômica no gênero

A investigação da variação morfológica craniana e sua relação com a diversidade taxonômica no gênero *Pteronotus* é discutida abaixo. A discussão dos resultados foi feita separadamente para os clados descritos previamente e inclui uma proposição do número de espécies válidas em cada um desses clados.

Clado 1

A DFA confirma o complexo *P. davyi* como possuindo três grupos morfológicos distintos. Além dele, um quarto grupo, correspondente a *P. gymnonotus* também é confirmado dentro do clado. As estimativas de distância morfológica pelo índice de Mahalanobis apontam valores elevados entre esses grupos, comparáveis a distâncias entre alguns gêneros de primatas (Marroig & Cheverud 2001). Juntamente com os dados moleculares, os resultados são consistentes com o reconhecimento das subespécies de *P. davyi* como espécies válidas. Dessa maneira, assume-se a existência de quatro espécies dentro do Clado 1: *P. davyi*, *P. fulvus*, *P. inca* e *P. gymnonotus*. Esse clado corresponde ao subgênero *Pteronotus* descrito por Smith (1972).

Com relação à DFA feita apenas para as espécies do complexo *P. davyi*, a maior incerteza na alocação dos espécimes de *P. davyi* (Tabela 2.10) pode ser explicada pelo tamanho intermediário desses indivíduos entre as duas outras espécies, e pelas mesmas não representarem unidades discretas de variação e sim um gradiente

da menor (*P. fulvus*) para a maior (*P. incae*). Outro resultado interessante foi a sobreposição de valores entre alguns espécimes de *P. davyi* e *P. incae* nas duas primeiras DFs. Em adição, foi observado que algumas variáveis comparadas via ANOVA nessas quatro linhagens não apresentaram diferenças significativas entre *P. davyi* e *P. incae* (dados não apresentados). Essa similaridade craniana, principalmente levando-se em conta a distribuição geográfica das duas linhagens, pode ser consequente de uma maior proximidade filogenética entre *P. davyi* e *P. incae*.

Por fim, a DFA incluindo a espécie *P. gymnonotus* confirma a distinção morfológica desse grupo, e sugere uma maior similaridade com as linhagens do complexo *P. davyi* da América do Sul (*P. incae* e *P. davyi*, Tabela 2.12). Como apresentado no Capítulo 1, a linhagem de *P. gymnonotus* parece ter surgido recentemente, apresentando valores de divergência genética similares para *P. davyi* e *P. fulvus*. Enquanto os dados mitocondriais sugerem uma relação filogenética mais próxima da linhagem de *P. davyi* com *P. gymnonotus*, o conjunto de dados completo aponta para a relação de monofilia das duas linhagens dentro do complexo *P. davyi* amostradas (*P. davyi* e *P. fulvus*). Infelizmente, não foi possível incluir amostras moleculares de *P. incae* a fim de verificar sua posição filogenética dentro do Clado 1, deixando em aberto se o complexo *P. davyi* realmente corresponde a um grupo monofilético, ou se a maior similaridade morfológica verificada de *P. gymnonotus* com *P. incae* e *P. davyi* poderia ser reflexo de uma relação de ancestralidade mais recente entre essas linhagens.

Clado 2

As espécies *P. quadridens* e *P. macleayi* apresentam as distribuições geográficas mais restritas do gênero *Pteronotus*. A variação genética intraespecífica (cerca de 1%) e morfológica ($D^2 < 5$) nessas espécies também é menor que aquela observada nos demais clados, sendo compatível com uma estruturação populacional.

Como apresentado pela DFA, *P. quadridens* apresenta uma diferenciação morfológica entre Cuba (subespécie *quadridens*) e as demais Grandes Antilhas (subespécie *fuliginosus*). Apesar das funções discriminantes permitirem uma separação de, em média, 86% dos espécimes testados, tais valores são bastante reduzidos se comparados à classificação original, que discrimina 100% dos indivíduos de maneira correta. Além disso, a diferenciação obtida entre as duas subespécies, interpretada pelo valor da distância de Mahalanobis, não é grande quando comparada àquela encontrada em outras unidades taxonômicas do gênero *Pteronotus*. Por fim, a estruturação morfológica não concorda com os dados genéticos, onde espécimes de Cuba e Jamaica possuem haplótipos mitocondriais muito semelhantes e não se diferenciam nos marcadores nucleares.

A análise de *P. macleayi* também produziu resultados similares, apresentando porém uma estruturação menos marcada que aquela observada em *P. quadridens*. A classificação dos espécimes nas categorias definidas *a priori* a partir da DFA foi baixa, sendo que para a subespécie *macleayi* ela não superou a chance aleatória de classificação (duas categorias = chance de acerto de 1/2). Esse resultado também é congruente com os dados moleculares, que não apontam para uma divergência genética elevada entre os espécimes de Jamaica e Cuba.

A homogeneidade genética e morfológica nas duas espécies do Clado 2 chama a atenção, pois ambas se caracterizam por longos comprimentos de ramos na filogenia do gênero (Figura 1.6, Capítulo 1), o que se traduz na existência dessas linhagens há um tempo relativamente grande. Enquanto a semelhança nos haplótipos mitocondriais pode ser reflexo de uma história de fluxo gênico recente entre as populações que ocupam as diferentes ilhas, as similaridades morfológicas podem ser fruto de adaptações ao habitat insular, ou simplesmente resultantes de um pequeno período sob deriva após interrupção do fluxo gênico. Baseada nas evidências morfológicas e nos dados moleculares previamente reportados, a diversidade taxonômica do Clado 2 permanece inalterada.

Clado 3

Apesar da incerteza no agrupamento dos espécimes do complexo *P. personatus* em somente duas categorias, o resultado da DFA foi conclusivo na existência das duas unidades morfológicas definidas dentro desse táxon. Juntamente com os dados genéticos já apresentados, que mostram uma divergência intraespecífica superior a 10% nas linhagens mitocondriais, e a grande diferenciação morfológica observada pelo índice de Mahalanobis ($D^2=36.6$), os resultados encontrados sugerem que o complexo *P. personatus* contém unidades evolutivas independentes e, portanto, suportam o reconhecimento de espécies distintas dentro do táxon. Baseado em tais resultados, considero a existência de pelo menos duas espécies no Clado 3: *P. personatus* e *P. psilotis*. É provável que uma amostragem mais completa no norte da América do Sul e América Central revele a existência de outras linhagens nesse complexo, que não foi possível ser realizada aqui.

A espécie mais facilmente delimitada a partir dos resultados é *P. personatus*, cuja distribuição geográfica parece incluir indivíduos desde o Centro-Oeste do Brasil até a Costa Rica. Dentro dessa distribuição, foi verificado que os espécimes da Venezuela apresentam uma variação nos crânios distinta da de outras localidades, com valores das variáveis intermediários aos observados entre *P. personatus* e *P. psilotis*. Isso se reflete numa descontinuidade nos escores desses indivíduos no PC1 em relação às outras áreas geográficas de *P. personatus* (Figura 2.8). Essa diferença pode indicar que a variação morfológica de outra linhagem está representada nessa região (discussão Capítulo 1). Contudo, o número de amostras da Venezuela é reduzido ($N=8$) e essa interpretação preliminar pode ser consequência do baixo número de espécimes analisados. A princípio, os espécimes da Venezuela foram mantidos como parte da variação da espécie *P. personatus*. Dentro das demais localidades consideradas como área de ocorrência de *P. personatus*, dois subgrupos são fracamente delimitados, mais ainda sim perceptíveis pelos dados morfométricos: um deles corresponde aos espécimes do Brasil e Guiana e o outro inclui Colômbia, Panamá e Costa Rica. Devido à indisponibilidade de amostras genéticas do extremo norte da América do Sul e América Central, as análises moleculares só permitem a confirmação de que a linhagem de *P. personatus* ocorre no Brasil, Guianas e Suriname, deixando o limite norte de sua distribuição em aberto.

A outra espécie, *P. psilotis*, originalmente está distribuída do México à Honduras, e os dados morfométricos não contradizem tal hipótese. Contudo, as únicas amostras genéticas obtidas dentro da distribuição de *P.*

psilotis (México e Guatemala) apresentam sequências bastante divergentes no mtDNA, superior à distância observada do espécime da Guatemala com a linhagem de *P. personatus* na América do Sul. Tal resultado pode ser uma evidência de que populações dessas duas localidades representam na verdade espécies distintas. Como mencionado, uma amostragem mais completa é necessária para descrever a variação genética do que aqui considero uma única espécie.

Clado 4

Diferentemente da DFA realizada nos demais clados, onde os grupos morfológicos testados foram separados praticamente sem sobreposição no espaço das funções, a análise do Clado 4 demonstrou a existência de similaridades entre várias linhagens do complexo *P. parnellii*. A divisão mais marcante ocorre entre linhagens insulares e continentais, que já fica evidente na PCA. Essa “quebra” se deve principalmente à diferença no PC1 entre os dois grandes grupos geográficos (ilha x continente). As linhagens insulares são menores, e o tamanho aumenta progressivamente a partir do grupo *mexicanus*, no norte da distribuição continental, para *rubiginosus*, ao sul, cujos espécimes apresentam os maiores tamanhos do complexo *P. parnellii*. Essa separação entre ilhas e continente na variação craniana do complexo *P. parnellii*, contudo, não é concordante com as relações de ancestralidade acessadas pelos marcadores moleculares dentro do clado, que apontam para uma maior proximidade filogenética das linhagens insulares com aquelas do norte do continente americano, com as linhagens do sul do continente formando um clado basal.

Para as linhagens distribuídas nas Antilhas, observa-se uma separação das funções discriminantes dos espécimes de *pusillus*, enquanto *portoricensis* e *parnellii* são completamente sobrepostos. A similaridade morfológica também está refletida no índice de Mahalanobis, que exibiu pequena distinção essas duas linhagens ($D^2 = 7.5$). Essa semelhança já havia sido apontada por Smith (1972), que afirmou não ter encontrado evidências morfológicas para a separação dessas populações, e que só as reconheceu como subespécies distintas devido ao seu isolamento geográfico. Segundo o autor, por estarem separadas geograficamente pela população reconhecida como *pusillus*, notavelmente menor e, portanto, diagnosticável morfolologicamente, dificilmente *portoricensis* e *parnellii* manteriam um fluxo gênico. De fato, apesar das análises discriminantes apontarem uma similaridade significativa entre esses dois grupos morfológicos, os dados moleculares sugerem fortemente que se tratam de linhagens distintas, não sendo nem mesmo grupos-irmãos (Figura 1.6, Capítulo 1). Dessa maneira, passo a considerar as três subespécies insulares do complexo *P. parnellii* como espécies válidas: *P. parnelli*, *P. portoricensis* e *P. pusillus*. Com relação à DFA incluindo a subespécie *P. p. gonavensis*, a análise de apenas um espécime não permitiu resultados conclusivos, mas sugerem uma pequena diferenciação com relação à *P. pusillus*, espécie que hoje ocorre na localidade-tipo de *P. p. gonavensis*. Por outro lado, a sobreposição geográfica e a proximidade nas funções discriminantes entre *P. p. gonavensis* e *P. pusillus* podem ser evidência que estas se tratam da mesma espécie, amostradas em diferentes momentos da história evolutiva dessa linhagem, e que devido a isso, podem apresentar diferenças morfológicas. Tal hipótese tem fundamento em muitos trabalhos envolvendo espécies insulares de mamíferos,

que sugerem uma modificação morfológica mais acelerada nesses táxons que em espécies continentais (Millien 2006).

De maneira similar, também é possível observar uma grande sobreposição de espécimes das linhagens continentais na DFA e valores pequenos distinguindo-as no índice de Mahalanobis. Essa sobreposição é gradual e concorda com a geografia, com espécimes dos grupos *mexicanus* e *rubiginosus*, extremos da distribuição, formando unidades discretas e completamente separadas pelas duas primeiras funções discriminantes. Os espécimes pertencentes aos grupos intermediários, *mesoamericanus* e *fuscus*, são bastante similares e, por consequência, classificados incorretamente entre si, ou mesmo com os grupos dos extremos. Esse resultado condiz com a observação feita por Smith (1972), que afirma distinguir *fuscus* e *mesoamericanus* como subespécies distintas somente por sua localização geográfica não contígua, assim como feito com as linhagens insulares. Nesse caso, porém, o autor reconhece as duas subespécies por acreditar que as mesmas estavam separadas por *rubiginosus*, cuja distribuição proposta se estendia até a costa atlântica de Honduras. De acordo com a distribuição geográfica aqui proposta para *rubiginosus*, limitada ao norte pelo Rio Orinoco, as linhagens de *fuscus* e *mesoamericanus* são parapátricas, não sendo possível contudo sugerir a posição geográfica de sua zona de contato. Essa similaridade também se reflete nos dados moleculares, que indicam uma relação de ancestralidade recente entre essas duas linhagens. É importante ressaltar que a determinação das categorias também pode ter influenciado no erro de classificação dos espécimes, além da própria similaridade já descrita, pois como os limites geográficos entre linhagens contíguas não estão bem delimitados, possivelmente alguns espécimes foram originalmente alocados em grupos incorretos. Além disso, como explicado anteriormente, as duas linhagens simpátricas distribuídas no Brasil e Escudo das Guianas não foram classificadas em grupos distintos. Como consequência, a variação observada para a categoria *rubiginosus* está superestimada, por conter diversos espécimes que são da espécie nova (*Pteronotus* sp1).

A DFA incluindo apenas os grupos morfológicos continentais do complexo *P. parnellii* sugere que as duas linhagens simpátricas da América do Sul apresentam uma alta similaridade morfológica. No entanto, é importante lembrar que a análise não foi realizada identificando dois grupos dentro dessa amostra, mas simplesmente classificando os espécimes de *Pteronotus* sp1 dentro dos grupos estabelecidos *a priori*. Um exame preliminar de alguns espécimes de *Pteronotus* sp1 sugere que essa espécie possui um crânio ligeiramente menor que os de *rubiginosus*, com um rostro mais curto e largo proporcionalmente, e trabalhos anteriores reportam uma separação morfométrica entre indivíduos desses dois grupos (Clare *et al.* 2013; de Thoisy *et al.* 2014). É possível, portanto, que a variação nessa espécie tenha sido responsável por uma maior confusão entre espécimes de *fuscus* e *rubiginosus* nas tabelas classificatórias, por ser intermediária em fenótipo. Já os espécimes de *P. paraguayensis* apresentaram uma alta distinção morfológica pelas funções discriminantes dos demais grupos continentais, fornecendo suporte ao status taxonômico atribuído a essa população por Gutierrez & Molinari (2008).

Apesar das linhagens continentais do complexo *P. parnellii* exibirem uma sobreposição nas variáveis cranianas testadas, a análise discriminante apresentou resultados consistentes, sugerindo a existência de grupos morfológicos distintos ao longo dessa distribuição. Juntamente com os dados moleculares, eles suportam o reconhecimento de todos os táxons atualmente descritos na categoria de subespécies como espécies válidas. As evidências para alteração do status taxonômico de *rubiginosus* são fortes, e muitos trabalhos envolvendo o grupo já sugeriram sua elevação a espécie (Dávalos 2006; Clare *et al.* 2013; de Thoisy *et al.* 2014). Entretanto, o sub-clado continental composto por *mexicanus* + *mesoamericanus* + *fuscus* possui uma razoável sobreposição no espaço das funções discriminantes e uma relação recente de ancestralidade. A partir da filogenia obtida no Capítulo 1 (Figura 1.6), observa-se que *mesoamericanus* e *mexicanus* são grupos-irmãos, com *fuscus* tendo uma posição basal a essa relação. Essa proximidade filogenética está refletida na menor divergência genética entre as linhagens no mtDNA e no sorteio incompleto de linhagens nucleares e paternas. Valores de distância nucleotídica têm sido utilizados como critério para separação de linhagens mitocondriais em espécies distintas em mamíferos (Bradley & Baker 2001; Baker & Bradley 2006). Baseado apenas no valor de divergência sugerido por tais trabalhos (2%), as três linhagens dentro desse sub-clado merecem o status específico. Tais valores, no entanto, são apenas um guia geral, e resumem de maneira muito simples a complexidade do evento de especiação. Por se tratar de um processo contínuo, linhagens divergentes exibem partes de seus genomas em diferentes momentos dessa separação (de Queiroz 2005), e podem até mesmo representar espécies completas a partir das mudanças nas frequências de um único gene, que venha a causar seu isolamento reprodutivo. Diante apenas dos dados morfométricos e moleculares apresentados, acredito que considerar *mexicanus*, *mesoamericanus* e *fuscus* como espécies válidas é tão coerente quanto considerá-las variações geográficas (em processo de diferenciação) de uma única espécie. Contudo, quando outras informações são consideradas, como o hábito de vida da espécie e suas características bioacústicas, a separação desses grupos em espécies completas torna-se mais factível. Devido ao seu hábito gregário e dependência de cavernas, indivíduos de *Pteronotus* de uma população podem ter sua dispersão limitada pela presença desse recurso e, dessa maneira, manterem-se isolados geograficamente de outras populações. Aliado a isso, trabalhos prévios reportam frequências de ecolocação distintas ao longo da distribuição geográfica do complexo *P. parnellii* (Gutierrez & Molinari 2008; Clare *et al.* 2013; de Thoisy *et al.* 2014). Devido ao fato dos chamados de ecolocação possuírem uma dupla função nas interações ecológicas dessas espécies, atuando na aquisição de alimentos e na comunicação intraespecífica, a seleção sobre a frequência do chamado pode ter implicações no processo de especiação (Kingston & Rossiter 2004). No caso de espécies HDC, onde a fôvea acústica está ajustada para um curto intervalo de frequências às quais os indivíduos são mais sensíveis, uma pequena alteração na frequência utilizada pode desencadear o processo de diferenciação através de acasalamento preferencial (Clare *et al.* 2013). Sendo assim, a adaptação dessas espécies à sua estratégia de ecolocação parece ser a chave para entender o processo de diversificação dentro do grupo. Ao mesmo tempo que a seleção sobre o chamado proporcionou o isolamento e divergência genética observada para as diferentes linhagens desse complexo, os requisitos anatômicos e fisiológicos necessários para utilização da estratégia

HDC podem ter agido como restrições evolutivas, fazendo com que os crânios dessas espécies tenham se mantido muito similares ao longo da sua história evolutiva.

Baseada na idéia de uma abordagem integrativa, considerando evidências genéticas, morfológicas e ecológicas das populações desse clado, assumo a existência potencial de cinco espécies dentro do complexo *P. parnellii* para o continente: *P. mexicanus*, *P. mesoamericanus*, *P. fuscus*, *P. rubiginosus* e *Pteronotus* sp1. Trabalhos adicionais são fundamentais para que mais aspectos da biologia desses grupos sejam contemplados, incluindo a investigação de caracteres morfológicos discretos que permitam a delimitação das espécies continentais, e a identificação de possíveis zonas de contato. O conhecimento mais aprofundado da variação bioacústica também é necessário, visto que ainda são escassos trabalhos sistemáticos incluindo essa ferramenta. Por fim, a inclusão de dados morfométricos e genéticos do grupo *paraguanensis* é fundamental para que sua posição filogenética e status taxonômico sejam verificados. Assumindo sua validade como espécie e considerando as espécies reconhecidas para as Grandes Antilhas, a diversidade taxonômica no Clado 4 pode chegar a nove espécies. Uma décima espécie, *P. gonavensis*, no Haiti, pode ter existido, mas a avaliação de um único espécime não permitiu tal decisão taxonômica e, contrariamente a Smith (1972) que considera esse táxon distinto de *P. pusillus*, interpreto a diferença observada como uma possível variação temporal da linhagem. Finalmente, quando consideramos o registro fóssil em Mormoopidae, o subgênero *Phyllodia* contém mais uma espécie, *Pteronotus pristinus*, avaliado como grupo-irmão do Clado 4 por Simmons & Conway (2001).

Classificação das espécies e arranjo taxonômico do gênero Pteronotus

A partir das evidências moleculares e morfométricas apresentadas, proponho um novo arranjo taxonômico para o táxon, composto atualmente por 17 espécies (mais uma espécie fóssil). Esse arranjo eleva consideravelmente a diversidade de espécies em *Pteronotus*, e sugere também a existência de um novo subgênero. O Quadro 2.1 apresenta a nova classificação proposta para o gênero *Pteronotus*, e também inclui aquela aceita atualmente para o gênero *Mormoops* (*sensu* Simmons & Conway 2001).

Muito da diversidade aqui descrita para o gênero *Pteronotus* não é novidade, tendo sido reportada em diversos trabalhos que investigaram a variação em uma ou mais espécies do grupo (Lewis-Oritt *et al.* 2001; Dávalos 2006; Clare *et al.* 2011, 2013). Nas publicações anteriores, porém, essa avaliação incluiu um menor número de observações ou foi realizada em escalas mais locais, com amostragens menos contínuas e sem contemplar a amplitude geográfica total do grupo investigado. Sendo assim, tais trabalhos apresentaram deficiências nas alterações taxonômicas sugeridas dentro do gênero. O primeiro trabalho a descrever a variação molecular em Mormoopidae (Lewis-Oritt *et al.* 2001) já sugere o reconhecimento de um novo subgênero em *Pteronotus* para alocação de *P. personatus*. Apesar desse trabalho abranger diversos táxons de Mormoopidae, sua limitada amostragem previniu os autores de fazer muitas inferências sobre os resultados encontrados e eles discutiram com maior clareza apenas a validade de *P. personatus psilotis* como agrupamento natural e a

possibilidade da existência de mais de uma espécie em *P. davyi*. Dávalos (2006) também faz algumas considerações taxonômicas em seu trabalho, sugerindo que a diversidade em Mormoopidae deveria conter no mínimo 13 espécies. Em *Phyllodia*, a autora propõe o reconhecimento das três populações insulares como espécies válidas e a alocação das três subespécies continentais analisadas (*mexicanus*, *mesoamericanus* e *rubiginosus*) dentro da espécie *P. rubiginosus*. Para as outras espécies, Dávalos propõe a elevação do status taxonômico em subespécies de *P. davyi* e *P. personatus*, sem contudo fornecer informações sobre suas distribuições. Por fim, Clare *et al.* (2013) propõe o reconhecimento da espécie *P. mesoamericanus* para a população da América Central e que a espécie *P. parnellii* seja limitada às populações das Grandes Antilhas. Esse trabalho também descreve a existência de três espécies adicionais de *Phyllodia* no continente, sem contudo atribuir nomes a elas.

Quadro 2.1. Classificação proposta para Mormoopidae.

Superfamília Noctilionoidea

Família Mormoopidae

Gênero *Mormoops*

Mormoops blainvillei

Mormoops megalophylla

Mormoops magna †

Gênero *Pteronotus*

Subgênero *Pteronotus*

Pteronotus davyi

Pteronotus fulvus

Pteronotus incae

Pteronotus gymnonotus

Subgênero *Chilonycteris*

Pteronotus quadridens

Pteronotus macleayi

Subgênero *Phyllodia*

Pteronotus parnellii

Pteronotus portoricensis

Pteronotus pusillus

Pteronotus mexicanus

Pteronotus mesoamericanus

Pteronotus fuscus

Pteronotus paraguayensis

Pteronotus rubiginosus

Pteronotus sp1

Pteronotus pristinus †

Novo subgênero

Pteronotus personatus

Pteronotus psilotis

† Táxons extintos

O presente trabalho, portanto, representa a investigação mais completa já feita para o gênero *Pteronotus* envolvendo fontes de dados independentes (herança materna, paterna, autossômica e morfometria craniana). É importante destacar, contudo, que a diagnose de cada uma das espécies sugeridas, que permitiria sua identificação de forma imediata, foge ao escopo do trabalho, por requerer a identificação de caracteres

discretos representativos de cada táxon. A variação craniana analisada aqui foi apenas quantitativa, não qualitativa, e um estudo mais aprofundado das espécies reveladas é necessário para que esse objetivo seja alcançado. Enquanto esse estudo descritivo não se concretiza, proponho que a identificação das espécies aqui reconhecidas para o gênero *Pteronotus* siga provisoriamente um critério geográfico. Tal critério consegue definir de maneira satisfatória a grande maioria das espécies existentes, exceto pelas possíveis zonas de contato discutidas anteriormente. A diagnose de todos os subgêneros de *Pteronotus* pode ser encontrada em Simmons & Conway (2001). Os subgêneros *Pteronotus* e *Phyllodia* não foram modificados, e contém sua descrição explicitada nesse trabalho (ambos na pág. 79). Para o subgênero novo, a diagnose apresentada por esses autores para a espécie *P. personatus* pode ser adotada (pág. 81). Já o subgênero *Chilonycteris* deve ser sinonimizado à descrição proposta para o Clado 2 (*Unnamed Clade 2*, pag. 81), por ter sua diversidade restrita às espécies endêmicas das Grandes Antilhas.

V. CONCLUSÕES

Os resultados das análises morfométricas suportam o reconhecimento de quase todos os táxons subespecíficos atuais do gênero *Pteronotus* como espécies válidas. A partir dos resultados apresentados nos Capítulos 1 e 2, reconheço os táxons *P. parnellii*, *P. davyi* e *P. personatus* como complexos de espécies, contendo respectivamente nove, três e duas espécies válidas. Juntamente com as demais espécies do gênero, *P. gymnonotus*, *P. quadridens* e *P. macleayi*, elas compõem 4 clados distintos em *Pteronotus*, que correspondem a três subgêneros descritos por Smith (1972) e um novo. Com isso, proponho um novo arranjo taxonômico para o gênero *Pteronotus*, que inclui a existência de 17 espécies atuais, além de uma espécie fóssil.

A discriminação das unidades evolutivas através das variáveis cranianas foi inequívoca para as espécies dos Clados 1, 2 e 3. Já no Clado 4, essa separação não é tão óbvia, com os espécimes dos grupos continentais exibindo um contínuo de variação ao longo da distribuição geográfica que dificulta a delimitação exata das espécies. Um estudo mais detalhado das espécies reveladas, incluindo investigações sobre a variação bioacústica, morfológica e de outros aspectos da sua biologia é necessário para que sua distribuição geográfica exata seja definida e uma descrição taxonômica detalhada seja realizada.

**Integração morfológica nos crânios de *Pteronotus* e
consequências evolutivas**

I. INTRODUÇÃO

Integração morfológica e genética quantitativa

A compreensão de que organismos são sistemas complexos, formados por diferentes caracteres que interagem entre si através de vias genéticas ou ontogenéticas compartilhadas, está cada vez mais presente na biologia. Em substituição à visão simplista que cada caráter sofre evolução de maneira independente dos demais, essa perspectiva prediz que os caracteres estão associados em maior ou menor grau devido a essas interações (Steppan *et al.* 2002). Isso implica que características que possuem origem comum no desenvolvimento ou que compartilham uma função no organismo têm maior influência umas sobre as outras do que aquelas sem função ou origem comum de desenvolvimento (Olson & Miller 1958). Essa relação entre caracteres, por sua vez, influencia a mudança evolutiva de diversas maneiras, desde restringindo a variabilidade dos caracteres individualmente até facilitando a mudança de grupos de caracteres funcionalmente relacionados (Arnold 1992; Schluter 1996; Marroig & Cheverud 2005). Duas linhas de investigação distintas dentro da biologia, que surgiram independentemente e em momentos diferentes da história, contribuíram para a construção da visão integrada e complexa que se tem hoje sobre o fenótipo individual: a integração morfológica e a genética quantitativa.

A integração morfológica refere-se às relações e conexões entre os elementos morfológicos, tendo ganhado um maior destaque com o trabalho de Olson & Miller (1958). Empiricamente, ela é reconhecida pela presença de maiores correlações entre algumas partes de um organismo, que por sua vez estão fracamente correlacionadas com outras partes do mesmo organismo. Essas estruturas mais altamente correlacionadas constituem unidades denominadas módulos (ou pleíades de correlação *sensu* Berg, 1960), e podem ser reconhecidas em todos os níveis de organização biológica. Sendo assim, módulos funcionais são representados pelos diversos componentes que atuam juntos no desempenho de uma função; módulos de desenvolvimento correspondem, por exemplo, a partes de um embrião que são relativamente autônomas com respeito ao padrão de formação e diferenciação total; e módulos de variação são compostos por caracteres que variam conjuntamente e são relativamente independentes de outros conjuntos de caracteres (Wagner *et al.* 2007). Em um certo sentido, módulos de variação são a representação quantitativa dos efeitos dos módulos de função e de desenvolvimento, que por sua vez não necessariamente são coisas independentes já que função e desenvolvimento podem estar intimamente relacionados.

A organização modular observada em diversos aspectos da biologia de um organismo é reflexo da sua arquitetura genética (Falconer & Mackay 1996), termo proveniente da genética quantitativa para designar o conjunto de genes e seus efeitos lineares (aditividade) e não-lineares (dominância e epistasia) que em conjunto constroem um fenótipo. A teoria da genética quantitativa é uma extensão da genética mendeliana clássica voltada para o estudo dos genes e suas propriedades (pleiotropia, epistasia, dominância, desequilíbrio e mutação) atuantes na transmissão de caracteres quantitativos (ou contínuos) do organismo (Falconer &

Mackay 1996). Ela prediz a existência de associações ao nível genético das características fenotípicas, causadas por pleiotropia ou desequilíbrio de ligação, que se refletem numa “integração genotípica” de caracteres morfológicos (Falconer 1960). Isto implica que caracteres fenotípicos que são geneticamente correlacionados devem evoluir conjuntamente (Cheverud 1982). Os conhecimentos derivados dessa disciplina fornecem uma perspectiva para a compreensão de como estruturas fenotípicas definidas por caracteres contínuos se modificam ao longo do tempo como reflexo da evolução da arquitetura genética subjacente, sendo uma importante ferramenta na investigação dos processos microevolutivos atuantes sobre uma população.

Com o conhecimento fornecido pela genética quantitativa, o fenômeno da integração morfológica passou a ser enxergado de uma maneira mais completa, sendo incorporado a estudos de biologia do desenvolvimento e evolução. Uma das constatações derivadas da história de origem/desenvolvimento comuns dos módulos é que os caracteres formando uma estrutura modular provavelmente são influenciados pelo mesmo conjunto de genes (Cheverud 1982). Portanto, segundo a teoria da genética quantitativa, espera-se que tais caracteres, integrados em um módulo, respondam conjuntamente a pressões evolutivas, e que evoluam como unidades relativamente independentes de outros módulos (Wagner *et al.* 2007). A unificação de conceitos de integração morfológica com genética quantitativa forneceu o arcabouço teórico necessário para investigar a existência de modularidade em organismos e como ela também evolui (Marroig & Cheverud 2001; Marroig *et al.* 2004; Porto *et al.* 2009; Pavlicev & Hansen 2011).

Modularidade e a evolução da morfologia

Dentro da genética quantitativa, as associações entre caracteres são resumidas pela matriz de variância/covariância genética aditiva (matriz-G), que corresponde à parte da variação genética herdável, e que portanto pode ser utilizada nos modelos de genética quantitativa para prever uma mudança no fenótipo (Falconer & Mackay 1996). Uma maneira de estudar a modularidade em organismos é investigar o padrão de covariâncias e correlações entre os componentes de uma matriz-G, pois caracteres com função ou desenvolvimento comum tendem a formar complexos de variação relativamente independentes entre si, ou seja, módulos. Se existe organização modular em um organismo, seria esperado um padrão em que houvesse correlações altas entre características dentro dos módulos e correlações baixas entre módulos (Olson & Miller 1958; Cheverud 1982). A partir dessa assumption, Lande (1979) propôs uma equação que tenta explorar como os diferentes níveis de associação genética dos caracteres podem influenciar numa mudança evolutiva do fenótipo quando um gradiente de seleção é aplicado sobre eles. Essa equação multivariada de resposta à seleção é definida como:

$$\Delta z = G \beta$$

onde β representa a seleção natural (vetores de seleção) que atua sobre a matriz G , e Δz corresponde à mudança nas médias dos caracteres da matriz. A derivação dessa equação tem duas consequências importantes. A primeira delas é a existência de seleção indireta sobre caracteres que não são alvo de seleção. Ou seja, caracteres herdados conjuntamente (representados através de elevadas covariâncias na matriz G) com um determinado carácter que está sofrendo seleção também terão suas médias alteradas. A segunda é que o carácter selecionado muitas vezes não irá responder exatamente na mesma direção em que a seleção está ‘puxando’, simplesmente pelo fato de que ele está altamente correlacionado com outros caracteres, e todos irão responder à força de seleção conjuntamente (Oliveira *et al.* 2009). A equação de Lande se tornou central no estudo da evolução de caracteres quantitativos em um contexto multivariado (Steppan *et al.* 2002; Hansen & Houle 2008), permitindo prever como as espécies responderiam a determinadas pressões de seleção.

Para quantificar e comparar a modularidade entre os grupos, dois aspectos complementares da integração morfológica devem ser analisados conjuntamente: padrão e magnitude (Marroig & Cheverud 2001). O padrão de integração se refere às relações entre os elementos morfológicos e pode ser avaliado através da análise de correlação ou covariância entre caracteres (se dois caracteres possuem correlação positiva ou negativa, por exemplo). Já a magnitude de integração refere-se ao nível ou intensidade dessa associação (quanto um segundo carácter varia conjuntamente com o primeiro). Se duas matrizes- G apresentam exatamente a mesma relação entre os caracteres (padrão), mas diferem significativamente na intensidade com que os caracteres estão conectados (magnitude), suas respostas às forças evolutivas poderão ser notoriamente diferentes (Hansen & Houle 2008; Marroig *et al.* 2009). Uma das dificuldades da realização de estudos sobre modularidade e evolução do fenótipo, no entanto, é a obtenção da matriz- G , por ser necessário um grande número de indivíduos aparentados em genealogias conhecidas para que ela seja estimada com confiança (Cheverud 1988). Por outro lado, estudos em torno da proporcionalidade de matrizes genéticas (matriz- G) e fenotípicas (matriz- P) entre diferentes populações ou espécies sugerem que as matrizes fenotípicas apresentam-se, no geral, como boas aproximações das genéticas (Cheverud 1988; Marroig & Cheverud 2001; Oliveira *et al.* 2009), principalmente para caracteres morfológicos. Baseados nisso, estudos têm cada vez mais comparado matrizes- P sob o pressuposto de que a similaridade entre elas reflete a similaridade das matrizes- G (Cheverud 1996; Marroig & Cheverud 2001, 2004; Porto *et al.* 2009).

O estudo de morfologias complexas utilizando a abordagem descrita acima tem sido historicamente realizado utilizando o crânio de mamíferos como modelo de investigação (Cheverud 1982, 1995; Steppan 1997; Marroig & Cheverud 2001). Por ser tratar de uma estrutura complexa, formada por diversos ossos que estão associados na execução de funções independentes, o crânio representa um excelente modelo de investigação das questões que a teoria da genética quantitativa e integração morfológica buscam responder sobre a evolução fenotípica. Adicionalmente, devido ao seu papel crucial para a manutenção do organismo, a estrutura craniana também se manteve razoavelmente conservada ao longo da história macroevolutiva, sendo possível estabelecer hipóteses de homologia entre os ossos do crânio de praticamente todas as ordens de mamíferos

(Elbroch 2006), por exemplo. Esse componente temporal é vantajoso, pois permite que comparações sobre os padrões e magnitudes de integração sejam realizados entre diferentes grupos de uma filogenia. Assim, a análise da matriz-P de diferentes táxons relacionados em uma hipótese filogenética permite que as diferenças entre eles sejam testadas estatisticamente.

Nesse contexto, a teoria da genética quantitativa prevê que populações evoluindo apenas sob deriva genética irão apresentar uma relação de proporcionalidade entre a variação fenotípica encontrada entre populações divergentes e dentro da população que as originou (Lande 1979), pois a variação intraespecífica é o substrato onde os processos evolutivos atuam para promover a diversificação do grupo. Essa expectativa pode ser apresentada da seguinte forma:

$$\mathbf{B} = \mathbf{G}(t/N_e),$$

onde $\mathbf{B}$ é a matriz de variância/covariância entre espécies, $\mathbf{G}$ é a matriz da variância/covariância da população das quais derivaram as espécies divergentes, t é o número de gerações desde o tempo de divergência das linhagens e N_e é o tamanho efetivo da população. Levando-se em conta que N_e e t são constantes em cada comparação, e que a matriz $\mathbf{G}$ pode ser substituída por sua equivalente fenotípica, a matriz $\mathbf{P}$, a equação apresentada acima pode ser simplificada para:

$$\mathbf{B} \propto \mathbf{W}$$

onde $\mathbf{W}$ representa a matriz ponderada de variância fenotípica intragrupo (i.e., matriz de variância/covariância fenotípica da população ancestral). Essa aproximação pode ser utilizada para testar a hipótese nula de que o padrão de diversificação morfológico entre linhagens evolutivas monofiléticas ocorreu apenas através do processo de deriva genética. Alternativamente, desvios dessa proporcionalidade podem indicar que seleção natural foi a principal responsável pela diversidade morfológica observada (Lande 1976; Marroig & Cheverud 2004). Nesse caso, se houver dados disponíveis sobre a biologia dos organismos em questão, pode-se propor quais seriam os agentes seletivos associados ao padrão observado (Marroig *et al.* 2004; Oliveira *et al.* 2009).

Com isso a genética quantitativa representa uma nova abordagem da utilização de caracteres morfológicos no estudo da interface padrões *versus* processos evolutivos. Estudos de modularidade contribuem não apenas para a inferência de processos evolutivos atuantes sobre o fenótipo investigado, mas também possuem implicações em diversas áreas relacionadas. Ao se tentar estabelecer relações filogenéticas a partir de dados morfológicos, por exemplo, pesquisadores devem estar cientes sobre a possível existência de correlação entre os caracteres utilizados (Emerson & Hastings 1998). Sendo assim, se um conjunto de caracteres está altamente correlacionado, o padrão comum de variação exibido por eles é reflexo de um menor número de fatores subjacentes, que produzem essa estrutura de covariação. A incorporação das idéias e métodos de genética quantitativa em estudos taxonômicos é importante, para que a visão geral presente na sistemática, onde caracteres são propostos e discutidos em termos de mudanças qualitativas, seja finalmente compreendida

como uma mudança quantitativa e gradual, que se dá através de alteração nas frequências alélicas (Felsenstein 1988), e que portanto não pode ser tratada em estudos de filogenia como alterações de estado discretas. Finalmente, mudanças na estrutura de correlação dos caracteres podem apresentar um importante papel na transformação de variação intraespecífica em diferenças entre espécies, representando uma ponte para a compreensão dos padrões macroevolutivos estudados pela sistemática e a paleontologia.

No presente capítulo, a estrutura de associação entre caracteres cranianos na Família Mormoopidae será investigada e comparada com resultados existentes para outros grupos de mamíferos. Algumas tendências gerais já foram estabelecidas desses trabalhos (Cheverud 1996, Marroig & Cheverud 2001; Oliveira *et al.* 2009, Porto *et al.* 2009; Shirai & Marroig 2010), e servirão como hipóteses a serem testadas: (1) os padrões de correlação são muito conservados na maioria dos táxons; (2) a magnitude de integração é plástica, mesmo em grupos próximos (Oliveira *et al.* 2009; Porto *et al.* 2009; Shirai & Marroig 2010); (3) o principal fator afetando a evolução da magnitude de integração é a porcentagem de variação associada ao primeiro componente principal, que geralmente descreve a variação de tamanho nas populações; (4) quanto maior a porcentagem de variação associada a tamanho, maiores as correlações e menos evidentes os módulos (Porto *et al.* 2009; Porto *et al.* 2013; Shirai & Marroig 2010); (5) espécies que apresentam alta magnitude geral de integração entre os caracteres do crânio possuem menor capacidade de evoluir na direção da seleção, sendo portanto mais restritas evolutivamente; alternativamente, espécies com associações mais baixas entre os caracteres cranianos apresentam maior flexibilidade evolutiva (Marroig *et al.* 2009). Ao final, a estrutura de associação obtida para os táxons de Mormoopidae também foi utilizada para investigar se os padrões de divergência observados ao longo da filogenia desviam significativamente do que seria esperado apenas por deriva genética. Esse resultado, juntamente com fontes de evidência fornecidas pelos capítulos anteriores, contribuíram para a elaboração de uma hipótese contendo os fatores responsáveis pela divergência desse grupo de morcegos.

II. MATERIAL E MÉTODOS

Amostras e Construção das matrizes

A partir da amostra total de 1814 indivíduos descrita para o presente trabalho (Tabela 2.4, Capítulo 2), um conjunto de espécimes representativo da maioria das espécies da família Mormoopidae foi selecionado para a construção das matrizes de variância e covariância (COV) e correlação (COR) a serem utilizadas nesse capítulo. As espécies do gênero *Pteronotus* foram definidas conforme o arranjo taxonômico apresentado no Capítulo 2 enquanto a delimitação no gênero *Mormoops* seguiu a taxonomia proposta por Wilson & Reeder (2005).

As matrizes de COV e COR foram geradas de duas maneiras. Em um primeiro conjunto de dados, foram definidas 11 populações distintas em *Pteronotus* e 1 população de *Mormoops*, a partir das quais foram

produzidas as matrizes (matriz de população). As populações foram compostas por indivíduos de uma região geográfica específica da distribuição total de cada espécie, e incluíram um número restrito de indivíduos, que variou conforme disponibilidade de amostras em cada uma das linhagens analisadas. No segundo conjunto de dados, as matrizes foram geradas a partir do total de espécimes medidos para cada uma das linhagens consideradas, num total de 12 matrizes em *Pteronotus* e 1 em *Mormoops* (matriz de espécie). No caso da espécie *Pteronotus rubiginosus*, devido à sua ampla amostragem no trabalho e à existência de duas linhagens simpátricas não diferenciadas morfológicamente no continente sul-americano, gerei três matrizes populacionais distintas dentro da sua distribuição (duas atribuídas a *P. rubiginosus* e uma a *Pteronotus sp1*). A matriz de *Pteronotus sp1* foi construída com indivíduos identificados por dados moleculares no Capítulo 1, assim como uma matriz de população de *P. rubiginosus* gerada com espécimes brasileiros. A terceira matriz foi gerada para indivíduos de uma única localidade no Peru, que acredita-se pertencer à linhagem de *P. rubiginosus* devido à sua localização geográfica. A matriz total da espécie foi gerada a partir de todos os espécimes medidos dentro da distribuição de *P. rubiginosus*, e portanto inclui indivíduos da linhagem de *Pteronotus sp1*. A Tabela 3.1 apresenta a quantidade de indivíduos e a informação geográfica dos espécimes de *Pteronotus* e *Mormoops* utilizados para a construção das matrizes de população e de espécie. Como regra geral foi adotado o número mínimo de 35 espécimes para a construção de uma matriz, com exceção das matrizes de *P. parnellii* e *Pteronotus sp1*, que contaram com somente 31 indivíduos cada. Como consequência, linhagens com um baixo número de espécimes medidos (*Pteronotus pusillus*, *P. portoricensis*, *P. incae* e *Mormoops blainvillei*) não foram utilizadas nas comparações de matrizes.

As matrizes de COV e COR foram construídas a partir das 35 primeiras variáveis descritas pela Tabela 2.2 (Capítulo 2), e que estão associadas a hipóteses de função e desenvolvimento comum (Cheverud 1982, Marroig & Cheverud 2001). Devido à construção dos dois conjuntos de dados distintos, algumas linhagens foram representadas por duas matrizes separadas (população e espécie) enquanto linhagens com amostras menores foram representadas somente pela matriz da espécie (Tabela 3.1). Em ambos os casos, fontes de variação geográfica e sexual foram investigadas por MANOVA e controladas quando necessário através da utilização da matriz residual do modelo geral linear estimado entre as 35 medidas (variáveis dependentes) e os fatores investigados (variáveis independentes). Isso porque ao se estimar uma matriz fenotípica sem remover o efeito de fontes de variação não desejadas, uma parte da covariância observada entre as variáveis da matriz pode estar associada às diferenças existentes entre os sexos ou regiões geográficas, e não diretamente à arquitetura genética subjacente. Os modelos utilizados na construção das matrizes também estão apresentados na Tabela 3.1.

Tabela 3.1. Relação com as espécies e respectivas populações utilizadas para a construção de matrizes COV e COR. São listados o número de indivíduos utilizados em cada matriz (N) e quais fatores foram significativos ($p < 0.05$) na MANOVA, além da região geográfica incluída nas populações (apenas em linhagens com matrizes de populações construídas). * S = sexo; G = geografia; V = variação intraespecífica (subespécies), I = interação entre fatores testados.

Espécie	N	Fatores controlados*	População	N	Fatores controlados*
<i>Pteronotus fulvus</i>	164	G, I	México	122	--
<i>Pteronotus davyi</i>	78	S, G, I	Venezuela, Trinidad, Dominica	56	I
<i>Pteronotus gymnonotus</i>	211	S, G	Panamá	72	--
<i>Pteronotus quadridens</i>	77	S, G	Jamaica e Cuba	42	--
<i>Pteronotus macleayi</i>	42	--	----	----	--
<i>Pteronotus personatus</i>	99	S, G	Colômbia e Panamá	52	S, G
<i>Pteronotus psilotis</i>	179	S, G	México (Oaxaca)	47	--
<i>Pteronotus parnellii</i>	31	--	----	----	--
<i>Pteronotus mexicanus</i>	68	S	----	----	--
<i>Pteronotus mesoamericanus</i>	173	S, G, I	Guatemala, Belize, El Salvador	52	S, G
<i>Pteronotus fuscus</i>	97	S, G	Venezuela	60	--
<i>Pteronotus rubiginosus</i>	357	S, G	Peru (Huanuco) ^A	38	--
			Brasil (PA, RO, MT e GO) ^B	55	--
			Brasil (AP, PA) e Guiana Francesa ^C	31	--
<i>Mormoops megalophylla</i>	168	S, G, V	USA (Texas) e México	77	S, G

^A *P. rubiginosus* 1; ^B *P. rubiginosus* 2; ^C *Pteronotus* sp1

Comparação entre matrizes

As comparações entre as matrizes COV e COR foram feitas através dos métodos de projeção de Krzanowski (KRZ, Krzanowski 1979) e das “adagas casualizadas” (Random Skewers - RS, Cheverud & Marroig 2007). O método de KRZ realiza a comparação através do cálculo dos ângulos entre pares de eixos ortogonais (componentes principais) obtidos a partir das matrizes, sendo uma forma alternativa de determinação da similaridade global. Os componentes principais (PCs) normalizados e ordenados em colunas das duas matrizes, denominadas de **A** e **B**, são utilizados para obter a matriz **S**. Essa matriz encontra os ângulos mínimos entre os vetores (PCs) de **A** e **B** através da equação:

$$\mathbf{S} = \mathbf{A}^T \mathbf{B} \mathbf{B}^T \mathbf{A}$$

Onde ^T representa a matriz de autovetores transposta. A soma dos autovalores de **S** dividida pelo número de dimensões (PCs) determina a similaridade global entre as matrizes, que apresenta valores entre zero (sem similaridade) e um (similaridade estrutural completa no subespaço dos PCs analisados). O número de PCs comparados entre duas matrizes pelo método KRZ corresponde a parte inteira da metade menos uma das dimensões originais extraídas dos dados. Ou seja, na comparação entre duas matrizes contendo 35 variáveis cada, serão comparados os ângulos entre os 16 primeiros PCs ($35/2 - 1$). A redução do número de dimensões analisadas através desse método é vantajoso pelo fato da PCA resumir a maior parte da variação existente nos

primeiros componentes e pelo erro se concentrar nos últimos PCs. Por consequência, o índice de similaridade obtido por KRZ possui uma menor influência do erro associado à estimativa das matrizes. Já o método RS fundamenta-se na equação da resposta multivariada à seleção (Lande 1979):

$$\Delta z = G\beta$$

onde Δz representa a resposta evolutiva nas médias dos caracteres, G (substituída pela matriz P) é a matriz contendo as relações entre os caracteres (covariâncias) e β é a força da seleção direcional aplicada independentemente a cada caráter (Cheverud & Marroig 2007). O RS simula a ação de seleção natural sobre um par de matrizes através da criação de 10.000 vetores aleatórios, cada um com o mesmo número de elementos das matrizes (ou seja, 35), extraídos de uma distribuição normal e normalizados para possuir comprimento igual a 1. Esses vetores são multiplicados pelas duas matrizes que estão sendo comparadas e caso as respostas obtidas por elas sejam semelhantes, considera-se que as matrizes são semelhantes. Isso é verificado a partir da correlação entre os vetores respostas normalizados (Δz) das duas matrizes para cada um dos vetores de seleção. A média dessa correlação representa, assim, uma medida do grau de similaridade entre as duas matrizes testadas.

Por fim, as matrizes COV também foram comparadas pelo método de Decomposição de Resposta à Seleção (SRD, Marroig *et al.* 2011). Esse método corresponde a uma extensão do RS e permite a identificação de quais variáveis se distinguem mais entre duas matrizes, assim como quais delas permanecem similares (Marroig *et al.* 2011), não sendo apenas um índice de similaridade global como o RS e o KRZ. No SRD, os vetores-resposta (Δz) obtidos são decompostos em seus subcomponentes de resposta direta (aqueles devido a seleção direta em um caráter) e indireta (devido a seleção atuando sobre os outros caracteres e a covariância destes com o caráter em questão) à seleção. Esses vetores-resposta são comparados entre cada uma das variáveis das duas matrizes através de correlações de vetores. Como são aplicados 10000 vetores aleatórios, uma distribuição de valores de correlação entre as respostas de uma dada variável nas duas matrizes é obtida. Se as matrizes comparadas são similares para determinada variável, elas apresentarão respostas semelhantes à seleção direta e correlacionada, e o valor do SRD (valor médio de correlação) será elevado e com uma variância pequena. Por outro lado, caracteres pouco similares em suas respostas à seleção irão apresentar valores baixos de SRD e variância altas.

Como os resultados do SRD são visualizados como comparações par-a-par das matrizes (11 de populações e 12 de espécies), onde cada uma das 35 variáveis são apontadas como distintas ou não, o total de comparações realizadas é muito grande. Sendo assim, o resultado obtido foi resumido de maneira a apresentar quantas vezes uma matriz diferiu dentre todas as comparações para uma variável específica, sendo exibidos na forma de frequências (resposta distintas/total de comparações). Por exemplo, nas comparações por SRD entre as matrizes de espécies, *P. davyi* diferiu significativamente na variável BAOPI em todas as comparações exceto com *P. mesoamericanus* e *P. parnellii*, sendo representada pelo valor 0.83 (10 respostas distintas/12 comparações feitas). Esse índice foi obtido para todas as variáveis, de modo a cada matriz conter um valor

entre 0 e 1 representativo da frequência de divergência do seu carácter com relação ao mesmo carácter nas demais matrizes às quais ela foi comparada. Por fim, as frequências de divergência da variável nas matrizes foram utilizadas para calcular o quanto, em média, aquela variável diverge nas comparações par-a-par realizadas.

Repetibilidades das matrizes

Como as matrizes fenotípicas são obtidas a partir de uma amostra, não expressando valores populacionais reais, elas estão sujeitas a erros (ou viés) em suas estimativas. Uma maneira de quantificar o erro associado à estimativa das matrizes é calcular suas repetibilidades, o que foi feito através da técnica de reamostragem com reposição (*bootstrap*). A partir do conjunto de dados original (amostra) foram geradas 1000 matrizes fenotípicas reamostradas, que foram comparadas à matriz original por RS e KRZ. A média das similaridades entre a matriz original e as mil reamostragens determinou o valor da repetibilidade (*t*) para cada uma das matrizes utilizadas. Esse valor reflete a representatividade da amostra em relação à população e, portanto, está associado ao tamanho *n* amostral. Ele fornece um índice de ajuste para que a similaridade entre duas matrizes seja estimada adequadamente, já que este erro ou viés limita a correlação máxima entre elas (Marroig & Cheverud 2001).

Magnitude de integração

A magnitude geral de integração dos caracteres foi estimada a partir das matrizes COR através do coeficiente de determinação médio (r^2 - Cheverud *et al.* 1989). Esse índice corresponde à média dos coeficientes de correlação elevados ao quadrado, e independe da escala do organismo, pelo fato da matriz COR já apresentar a associação entre caracteres com a escala de tamanho removida. O r^2 mede o nível geral de integração morfológica entre todas as variáveis dentro de uma matriz, indicando o quão associados estão os caracteres em cada uma delas.

De maneira similar, o coeficiente de variação dos autovalores (ICV) também estima a magnitude geral de integração, mas utilizando as matrizes COV. Ele é obtido dividindo-se os desvios padrões dos autovalores ($\sigma(\lambda)$) pela média dos autovalores (λ). Este índice é interessante por permitir comparações entre espécies de tamanhos distintos mesmo sendo baseado na matriz COV, cujas associações entre os caracteres possuem relação direta com o tamanho ou escala do organismo medido. Como os autovalores são divididos pelo seu desvio-padrão, o efeito de escala pode ser controlado através do uso do ICV.

Distância filogenética e morfológica

As relações filogenéticas entre as espécies avaliadas, assim como sua maior similaridade morfológica, podem ter relação direta com a estrutura de associação dos caracteres na matriz e sua magnitude de integração (Marroig & Cheverud 2001). Para testar essa possibilidade, matrizes de distância filogenética e morfológica

foram geradas e contrastadas com os resultados de similaridade das matrizes de correlação (RS e KRZ) e covariância (RS e KRZ) através do teste de correlação de Mantel.

Para a comparação das matrizes de COV e COR com a filogenia, foram utilizados os comprimentos de ramos que separam as espécies na árvore. Quanto maior o valor entre as espécies na matriz filogenética, portanto, mais “dissimilares” elas são no contexto filogenético. Isso é o oposto do observado para as matrizes fenotípicas, que exibem valores de similaridades entre as espécies. Dessa forma, se os padrões de similaridade nas matrizes fenotípicas foram influenciados pela história evolutiva da família Mormoopidae, espera-se encontrar uma correlação negativa e significativa entre as duas. A comparação com a matriz morfológica foi realizada através da utilização das distâncias de Mahalanobis entre as espécies do grupo. A distância de Mahalanobis é uma estimativa multivariada que se baseia em informações de variação e covariação dos dados (ver Material e Métodos, Capítulo 2), sendo frequentemente utilizada como índice de diferenciação morfológica entre grupos. Da mesma maneira que a distância filogenética, quanto maior o índice de Mahalanobis, maior a dissimilaridade morfológica entre duas estruturas, de modo que associações significativas entre morfologia e similaridade das matrizes fenotípicas são esperadas na forma de correlações negativas.

Hipóteses de modularidade

As matrizes de correlação obtidas foram comparadas a matrizes teóricas de integração, seguindo as hipóteses de função/desenvolvimento explicitadas na Tabela 2.2 (Capítulo 2). Tais matrizes são construídas com valores "0" e "1", assumindo ausência ou presença de correlação entre duas variáveis para determinado módulo. Por exemplo, para o teste de hipótese sobre a existência do módulo nasal, as variáveis IS-NSL, IS-PNS e NSL-NA foram preenchidas na matriz teórica com "1" enquanto as variáveis ISPM e PMZS, por representarem distâncias do crânio hipoteticamente não associadas à região nasal, foram marcadas com valor "0". No total, sete matrizes teóricas foram construídas e testadas. Cinco delas estão relacionadas a existência de subregiões funcionais no crânio: oral, nasal, zigomática, abóbada e base cranianas, enquanto as outras duas exploram a presença de regiões de desenvolvimento: face e neurocrânio, e englobam duas ou mais subregiões testadas. Por fim, uma oitava hipótese correspondente à integração total do crânio, onde todos os caracteres estão associados, também foi testada. A comparação entre as matrizes obtidas para as espécies de Mormoopidae e as matrizes teóricas foi realizada através do teste de correlação de Mantel.

Durante a comparação entre uma matriz observada e uma matriz teórica de integração, é obtido o valor médio de correlação entre os caracteres da matriz observada que supostamente estão integrados naquele módulo (AVG+). Do mesmo modo, a média de correlação entre os demais caracteres dessa matriz (que não pertencem ao módulo testado) também é calculada (AVG-). Se a hipótese de integração testada estiver efetivamente relacionada ao fenótipo no grupo, espera-se que a correlação entre os caracteres do módulo seja maior que aquela encontrada entre os caracteres que estão fora do módulo. Ou seja, espera-se que a razão entre AVG+ e

AVG- seja superior a 1. Essa razão $AVG+/AVG-$ é denominada índice de modularidade (Porto *et al.* 2009) e representa uma maneira de detectar a presença de módulos nas comparações das matrizes observadas com as teóricas.

Deriva x Seleção

Um teste para investigar se deriva genética foi a única força atuante na diversificação da família Mormoopidae foi realizado. Para isso, as matrizes de variância fenotípica intragrupo (matriz W) e entre grupos (matriz B) foram estimadas e comparadas. Essa comparação baseia-se na idéia que a variância observada entre os fenótipos médios de populações divergentes tendem a refletir aquela encontrada na matriz que as originou. Ou seja, se a diversificação entre as linhagens ocorreu somente por deriva genética, espera-se que o padrão da matriz de covariância fenotípica entre grupos seja proporcional ao da matriz de covariância fenotípica dentro dos grupos (Ackermann & Cheverud 2002).

A matriz W corresponde à média ponderada de todas as matrizes estimadas, e representa os valores de variância e covariância na população ancestral do grupo. Essa matriz é decomposta em autovetores (componentes principais) e autovalores (que carregam a variância associadas aos autovetores), passando assim a um morfoespaço formado por 35 PCs não correlacionados ao invés das 35 variáveis originais. Essa decomposição será referida como o espaço dos PCs da matriz W. Para a elaboração da matriz B, os seguintes passos foram seguidos. Inicialmente, as médias das 35 variáveis foram estimadas em cada uma das linhagens de Mormoopidae. Os valores dessas médias foram então multiplicados pelos coeficientes normalizados (cuja soma dos quadrados iguala 1) dos PCs da matriz W, resultando em novas médias para as linhagens dentro desse sistema de PCs. Ao final da multiplicação das 35 variáveis pelos respectivos coeficientes nos 35 componentes principais, os valores foram somados. Em resumo, foi obtida a soma do produto entre o vetor contendo as 35 médias de uma linhagem e cada autovetor da matriz W normalizado, representando a projeção média da linhagem no espaço dos PCs da matriz W. Essa operação foi realizada para todas as linhagens de *Pteronotus* e *Mormoops* onde era possível obter-se médias das 35 variáveis. Por fim, a matriz B, que corresponde à variância observada entre as projeções de cada uma das linhagens no espaço dos PCs da matriz W, foi estimada.

O teste de deriva foi realizado apenas para os nós da filogenia que continham ao menos quatro linhagens. Isso porque Oliveira (2009) determinou através de análises considerando subamostras do seu banco de dados original que realizar as análises com menos do que quatro táxons diminui consideravelmente o poder do teste. Desse modo, foram construídas e comparadas matrizes W e B para os seguintes pontos da filogenia (Figura 3.1): Nó 1, correspondente às quatro linhagens que compõem o Clado 1; Nó 2, que inclui seis linhagens, envolvendo os Clados 1 e 2; Nó 3, compreendendo oito linhagens classificadas nos Clados 1, 2 e 3; Nó 4, que reúne sete linhagens do Clado 4; Nó 5, incluindo 15 linhagens do gênero *Pteronotus* e Nó 6, que abrange as linhagens de *Pteronotus* e *Mormoops*, representando portanto o clado da Família Mormoopidae (17

linhagens). A filogenia da Figura 3.1 apresenta apenas três linhagens no Clado 1 pelo fato de *P. inca* nunca ter sido incluído em análises filogenéticas, mas as médias dessa linhagem foram utilizadas para a construção das matrizes W e B no Nó 1. Já no Nó 4, foram utilizadas médias de somente sete linhagens (e não oito conforme dados moleculares sugerem) pelo fato de não ser possível obter médias das variáveis separadamente para *P. rubiginosus* e *Pteronotus* sp1. O teste consiste em fazer uma análise de regressão entre os logaritmos naturais das matrizes W e B no espaço dos PCs de W. Se a matriz W for proporcional a matriz B, como previsto sob o modelo de deriva genética, a correlação será igual a um. Uma diferença significativa desse valor, identificada quando os limites do intervalo de confiança de 95% não englobam o valor 1, sugere que a diferenciação morfológica observada entre as espécies não ocorreu exclusivamente por deriva genética (Ackermann & Cheverud 2002; Marroig & Cheverud 2004).

Figura 3.1. Nós da filogenia de Mormoopidae utilizados no teste de deriva genética.

Uma segunda maneira de explorar os valores de projeção das médias das linhagens no espaço dos PCs da matriz W é calculando a correlação entre esses valores. Os PCs extraídos da matriz-W são, por definição, não correlacionados, ou seja, eles representam variáveis independentes. Caso a diversificação tenha ocorrido apenas por deriva genética, espera-se que os escores médios das linhagens nos diferentes PCs permaneçam não correlacionados. Por outro lado, se a correlação entre eles existir, há uma evidência de que a variação na matriz W está desalinhada da variação na matriz B, o que não é esperado sob deriva. Correlações significativas entre os escores médios ao longo dos diferentes componentes principais da matriz W indicam que ocorreu seleção conjunta (co-seleção) nas dimensões testadas. Os testes de correlação foram realizados com 3 a 7 componentes principais, dependendo no número de linhagens incluídas na comparação. A

significância estatística foi acessada através da probabilidade associada a cada correlação entre os componentes principais e o teste χ^2 de Bartlett para significância das correlações de uma matriz (multivariado).

A rejeição da hipótese nula pode acontecer, então, de duas maneiras. Caso a inclinação da reta de regressão de B sobre W seja significativamente diferente de 1, ou se pelo menos um par de PCs da matriz W com os escores das linhagens projetados esteja correlacionado. Cada um desses testes captura um aspecto distinto da ação da seleção natural: enquanto a regressão entre B e W verifica a existência de desvios da proporcionalidade entre as matrizes, o teste de correlação detecta co-seleção (caracteres independentes sendo selecionados conjuntamente em linhagens distintas). Todas as análises realizadas nesse capítulo foram desenvolvidas através do R (R Development Core Team, 2013).

IV. RESULTADOS

Similaridade global entre matrizes

Os valores de similaridade obtidos para as matrizes COR e COV foram semelhantes. Para essas comparações, as matrizes de população e de espécie foram mantidas juntas, a fim de observar a similaridade estrutural não apenas entre as diferentes espécies da Família Mormoopidae, mas também entre duas matrizes de um mesmo táxon que foram construídas com bases de dados distintas. Como algumas das espécies do gênero *Pteronotus* não possuem a sua delimitação geográfica bem estabelecida, uma eventual dissimilaridade entre matrizes de população e espécie em alguns táxons poderia sugerir a inclusão de variação interespecífica nos valores da matriz de espécie.

No geral, foram observados valores de similaridade maiores nas comparações realizadas com o método KRZ do que através do RS, mas essa diferença foi pequena. Também foi observada uma distinção entre os dois tipos de matrizes nas comparações pelos dois métodos. Enquanto o RS apontou valores de similaridade discretamente superiores nas comparações das matrizes COR, o KRZ encontrou maiores valores nas comparações entre as matrizes COV. Os valores obtidos nas comparações das matrizes COV por KRZ e RS estão descritos nas Tabelas 3.2 e 3.3, respectivamente, enquanto os índices de similaridade a partir da análise das matrizes COR são apresentadas na Tabela 3.4 (KRZ) e Tabela 3.5 (RS). Em todas as tabelas apresentadas são descritos os valores de similaridade observados e ajustados pelas estimativas de repetibilidade de cada matriz, que são apresentadas na diagonal das respectivas tabelas. Os valores de repetibilidades foram elevados, o que sugere uma confiabilidade nos dados utilizados.

Tabela 3.2. Valores de similaridade obtidos a partir das matrizes COV pelo método KRZ. Estão listadas matrizes de espécies, identificadas pelo nome do táxon, e matrizes de população (pop) definidas conforme especificações da Tabela 3.1. Os valores da diagonal, em negrito, correspondem à repetibilidade das matrizes estimadas. pelo mesmo método. Valores abaixo da diagonal representam valores brutos de correlação entre as respectivas matrizes, enquanto valores acima da diagonal representam índices reajustados pela repetibilidade.

	Matriz	N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	<i>davyi</i> pop	56	0.88	1.04	0.84	0.84	0.83	0.82	0.85	0.87	0.84	0.81	0.84	0.81	0.82	0.87	0.82	0.84	0.83	0.81	0.82	0.79	0.80	0.76	0.79	0.82	0.70
2	<i>davyi</i>	78	0.93	0.90	0.86	0.86	0.85	0.85	0.87	0.89	0.85	0.82	0.85	0.84	0.84	0.88	0.79	0.84	0.83	0.83	0.85	0.81	0.83	0.78	0.82	0.84	0.72
3	<i>fulvus</i> pop	122	0.76	0.78	0.92	1.04	0.85	0.86	0.87	0.89	0.83	0.84	0.87	0.84	0.89	0.89	0.83	0.84	0.85	0.84	0.91	0.84	0.86	0.81	0.86	0.89	0.77
4	<i>fulvus</i>	164	0.76	0.79	0.97	0.93	0.86	0.86	0.87	0.91	0.83	0.84	0.88	0.86	0.90	0.89	0.83	0.85	0.86	0.84	0.93	0.85	0.87	0.79	0.85	0.90	0.76
5	<i>fuscus</i> pop	60	0.73	0.75	0.77	0.78	0.88	1.04	0.88	0.89	0.84	0.80	0.83	0.86	0.91	0.87	0.80	0.86	0.84	0.84	0.88	0.82	0.83	0.79	0.85	0.86	0.77
6	<i>fuscus</i>	97	0.73	0.77	0.79	0.79	0.93	0.91	0.87	0.88	0.81	0.82	0.84	0.87	0.91	0.88	0.79	0.87	0.86	0.84	0.88	0.82	0.84	0.80	0.86	0.87	0.77
7	<i>gymno</i> pop	72	0.75	0.78	0.79	0.79	0.78	0.78	0.89	0.96	0.83	0.82	0.85	0.81	0.85	0.85	0.83	0.83	0.82	0.82	0.85	0.83	0.82	0.77	0.83	0.84	0.74
8	<i>gymno</i>	211	0.79	0.82	0.83	0.85	0.81	0.81	0.88	0.93	0.84	0.83	0.88	0.83	0.88	0.86	0.82	0.84	0.87	0.81	0.88	0.83	0.83	0.76	0.84	0.86	0.74
9	<i>macleayi</i>	42	0.73	0.75	0.74	0.74	0.73	0.72	0.73	0.75	0.86	0.80	0.83	0.79	0.81	0.82	0.78	0.85	0.82	0.82	0.85	0.82	0.81	0.77	0.84	0.82	0.76
10	<i>megalophylla</i> pop	77	0.72	0.74	0.76	0.77	0.72	0.74	0.73	0.76	0.70	0.90	0.99	0.84	0.80	0.82	0.77	0.84	0.83	0.79	0.82	0.77	0.81	0.78	0.79	0.84	0.77
11	<i>megalophylla</i>	160	0.76	0.77	0.80	0.81	0.75	0.77	0.77	0.81	0.73	0.89	0.91	0.84	0.83	0.89	0.79	0.85	0.87	0.81	0.85	0.80	0.84	0.80	0.84	0.86	0.76
12	<i>mesoamericanus</i> pop	52	0.70	0.74	0.75	0.77	0.75	0.77	0.71	0.74	0.68	0.74	0.74	0.86	0.94	0.85	0.81	0.85	0.83	0.81	0.87	0.83	0.85	0.79	0.82	0.86	0.79
13	<i>mesoamericanus</i>	173	0.74	0.77	0.83	0.83	0.82	0.83	0.77	0.81	0.72	0.73	0.76	0.84	0.93	0.89	0.85	0.87	0.85	0.81	0.90	0.82	0.84	0.82	0.86	0.90	0.78
14	<i>mexicanus</i>	68	0.77	0.78	0.81	0.81	0.77	0.79	0.75	0.79	0.72	0.74	0.80	0.74	0.81	0.89	0.84	0.83	0.85	0.82	0.85	0.80	0.82	0.84	0.88	0.89	0.77
15	<i>parnellii</i>	31	0.71	0.70	0.73	0.74	0.69	0.70	0.72	0.73	0.67	0.67	0.70	0.69	0.75	0.73	0.85	0.81	0.80	0.78	0.83	0.80	0.82	0.77	0.79	0.82	0.76
16	<i>personatus</i> pop	52	0.73	0.74	0.75	0.76	0.75	0.77	0.73	0.76	0.73	0.74	0.76	0.73	0.78	0.73	0.69	0.87	0.99	0.85	0.87	0.85	0.85	0.80	0.83	0.87	0.77
17	<i>personatus</i>	99	0.74	0.75	0.79	0.80	0.75	0.78	0.74	0.80	0.73	0.75	0.80	0.74	0.78	0.77	0.71	0.88	0.92	0.84	0.85	0.83	0.86	0.78	0.83	0.85	0.75
18	<i>psilotis</i> pop	47	0.71	0.73	0.75	0.76	0.73	0.74	0.72	0.74	0.71	0.70	0.72	0.70	0.72	0.72	0.67	0.74	0.75	0.87	0.90	0.78	0.84	0.75	0.82	0.83	0.71
19	<i>psilotis</i>	179	0.75	0.78	0.85	0.86	0.80	0.81	0.78	0.83	0.76	0.75	0.78	0.78	0.84	0.78	0.74	0.78	0.79	0.81	0.94	0.83	0.88	0.80	0.85	0.89	0.76
20	<i>quadridens</i> pop	42	0.69	0.72	0.75	0.76	0.72	0.73	0.72	0.75	0.71	0.67	0.71	0.72	0.73	0.70	0.69	0.74	0.74	0.68	0.74	0.86	0.98	0.78	0.81	0.86	0.71
21	<i>quadridens</i>	77	0.72	0.74	0.79	0.79	0.74	0.76	0.73	0.77	0.71	0.73	0.76	0.75	0.77	0.73	0.71	0.76	0.78	0.74	0.81	0.86	0.90	0.81	0.83	0.88	0.75
22	<i>rubiginosus</i> pop1	38	0.68	0.70	0.74	0.73	0.70	0.73	0.69	0.70	0.68	0.71	0.73	0.70	0.75	0.75	0.68	0.71	0.71	0.67	0.74	0.69	0.73	0.90	0.79	0.93	0.76
23	<i>rubiginosus</i> pop2	55	0.69	0.73	0.77	0.77	0.74	0.76	0.73	0.75	0.73	0.70	0.75	0.71	0.77	0.78	0.68	0.72	0.74	0.71	0.76	0.70	0.73	0.70	0.87	1.01	0.80
24	<i>rubiginosus</i>	357	0.72	0.75	0.80	0.81	0.76	0.78	0.74	0.78	0.72	0.75	0.77	0.75	0.81	0.79	0.71	0.76	0.77	0.73	0.81	0.75	0.79	0.83	0.88	0.88	0.79
25	<i>Pteronotus</i> sp1	31	0.60	0.62	0.67	0.67	0.66	0.67	0.64	0.65	0.64	0.67	0.66	0.67	0.68	0.66	0.64	0.65	0.65	0.60	0.67	0.60	0.65	0.66	0.68	0.68	0.83

Tabela 3.3. Valores de similaridade obtidos a partir das matrizes COV pelo método RS. Estão listadas matrizes de espécies, identificadas pelo nome do táxon, e matrizes de população (pop) definidas conforme especificações da Tabela 4.1. Os valores da diagonal, em negrito, correspondem à repetibilidade das matrizes estimadas. Valores abaixo da diagonal representam valores brutos de correlação entre as respectivas matrizes, enquanto valores acima da diagonal representam índices reajustados pela repetibilidade. Todas as correlações foram significativas para $\alpha = 0.01$ em 10000 permutações.

	Matriz	N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	<i>davyi</i> pop	56	0.91	1.00	0.77	0.80	0.76	0.79	0.83	0.82	0.79	0.72	0.82	0.73	0.77	0.71	0.78	0.82	0.83	0.79	0.86	0.72	0.77	0.67	0.66	0.66	0.55
2	<i>davyi</i>	78	0.93	0.94	0.76	0.78	0.80	0.81	0.83	0.83	0.79	0.70	0.80	0.75	0.79	0.74	0.78	0.84	0.83	0.82	0.87	0.69	0.76	0.68	0.66	0.67	0.58
3	<i>fulvus</i> pop	122	0.73	0.73	0.97	0.97	0.77	0.84	0.84	0.85	0.84	0.64	0.75	0.74	0.76	0.69	0.75	0.81	0.75	0.79	0.90	0.85	0.88	0.80	0.67	0.70	0.70
4	<i>fulvus</i>	164	0.76	0.75	0.94	0.97	0.77	0.83	0.85	0.85	0.84	0.66	0.77	0.77	0.80	0.81	0.74	0.82	0.77	0.80	0.88	0.83	0.86	0.77	0.67	0.69	0.69
5	<i>fuscus</i> pop	60	0.71	0.75	0.74	0.73	0.94	1.01	0.81	0.84	0.76	0.62	0.75	0.78	0.80	0.71	0.70	0.81	0.77	0.72	0.83	0.66	0.77	0.75	0.67	0.71	0.68
6	<i>fuscus</i>	97	0.74	0.77	0.81	0.80	0.96	0.96	0.86	0.89	0.80	0.68	0.79	0.81	0.84	0.75	0.74	0.85	0.80	0.78	0.87	0.71	0.82	0.79	0.70	0.74	0.71
7	<i>gymno</i> pop	72	0.76	0.78	0.80	0.81	0.76	0.81	0.94	0.94	0.83	0.70	0.80	0.81	0.82	0.72	0.81	0.88	0.81	0.81	0.88	0.79	0.86	0.81	0.69	0.72	0.73
8	<i>gymno</i>	211	0.78	0.79	0.83	0.83	0.80	0.85	0.90	0.97	0.84	0.71	0.81	0.81	0.84	0.76	0.78	0.86	0.87	0.81	0.90	0.77	0.85	0.83	0.79	0.82	0.75
9	<i>macleani</i>	42	0.72	0.73	0.78	0.79	0.70	0.75	0.76	0.79	0.90	0.65	0.79	0.78	0.79	0.71	0.75	0.88	0.77	0.79	0.86	0.81	0.83	0.75	0.74	0.73	0.65
10	<i>megalophylla</i> pop	77	0.67	0.66	0.61	0.63	0.58	0.64	0.66	0.68	0.60	0.94	0.98	0.61	0.65	0.56	0.64	0.68	0.71	0.74	0.71	0.62	0.67	0.58	0.60	0.59	0.44
11	<i>megalophylla</i>	160	0.77	0.76	0.73	0.74	0.71	0.76	0.76	0.78	0.74	0.93	0.96	0.73	0.76	0.64	0.76	0.79	0.79	0.82	0.83	0.74	0.79	0.67	0.66	0.66	0.55
12	<i>mesoamericanus</i> pop	52	0.67	0.70	0.70	0.73	0.73	0.76	0.75	0.77	0.71	0.57	0.69	0.92	0.95	0.75	0.74	0.82	0.75	0.73	0.82	0.69	0.80	0.78	0.64	0.67	0.72
13	<i>mesoamericanus</i>	173	0.72	0.76	0.73	0.78	0.77	0.81	0.78	0.81	0.74	0.62	0.73	0.90	0.97	0.84	0.76	0.83	0.77	0.76	0.84	0.71	0.79	0.76	0.70	0.72	0.72
14	<i>mexicanus</i>	68	0.66	0.71	0.67	0.78	0.67	0.72	0.68	0.73	0.66	0.53	0.62	0.71	0.81	0.96	0.63	0.72	0.70	0.71	0.75	0.61	0.68	0.67	0.66	0.67	0.65
15	<i>parnellii</i>	31	0.70	0.71	0.70	0.69	0.64	0.68	0.74	0.73	0.67	0.59	0.70	0.67	0.71	0.59	0.89	0.84	0.79	0.74	0.80	0.74	0.78	0.71	0.64	0.65	0.57
16	<i>personatus</i> pop	52	0.76	0.78	0.76	0.77	0.76	0.79	0.82	0.81	0.80	0.63	0.75	0.76	0.78	0.67	0.76	0.92	0.90	0.80	0.87	0.76	0.83	0.78	0.69	0.72	0.68
17	<i>personatus</i>	99	0.77	0.78	0.71	0.74	0.73	0.77	0.77	0.83	0.71	0.67	0.75	0.70	0.74	0.66	0.72	0.84	0.95	0.79	0.84	0.70	0.78	0.67	0.73	0.74	0.59
18	<i>psilotis</i> pop	47	0.72	0.76	0.74	0.75	0.67	0.73	0.75	0.75	0.72	0.68	0.76	0.67	0.71	0.66	0.67	0.73	0.73	0.90	0.96	0.73	0.78	0.67	0.61	0.61	0.60
19	<i>psilotis</i>	179	0.81	0.84	0.87	0.85	0.79	0.84	0.84	0.87	0.80	0.68	0.80	0.77	0.82	0.72	0.75	0.82	0.80	0.90	0.97	0.81	0.87	0.78	0.71	0.73	0.72
20	<i>quadridens</i> pop	42	0.66	0.64	0.80	0.78	0.61	0.67	0.73	0.73	0.74	0.58	0.69	0.64	0.67	0.57	0.67	0.70	0.66	0.66	0.76	0.91	0.99	0.75	0.67	0.67	0.62
21	<i>quadridens</i>	77	0.72	0.72	0.84	0.83	0.73	0.78	0.81	0.82	0.77	0.63	0.76	0.75	0.76	0.64	0.71	0.77	0.74	0.72	0.84	0.92	0.95	0.82	0.68	0.71	0.71
22	<i>rubiginosus</i> pop1	38	0.62	0.63	0.75	0.73	0.70	0.74	0.75	0.79	0.69	0.54	0.63	0.72	0.72	0.62	0.65	0.72	0.62	0.61	0.74	0.69	0.76	0.92	0.70	0.79	0.74
23	<i>rubiginosus</i> pop2	55	0.61	0.62	0.64	0.64	0.63	0.67	0.65	0.76	0.68	0.57	0.63	0.60	0.67	0.63	0.58	0.64	0.69	0.56	0.68	0.62	0.65	0.65	0.94	0.99	0.60
24	<i>rubiginosus</i>	357	0.63	0.65	0.68	0.68	0.68	0.72	0.69	0.80	0.69	0.57	0.64	0.64	0.71	0.65	0.61	0.69	0.72	0.58	0.71	0.64	0.69	0.76	0.96	0.99	0.66
25	<i>Pteronotus</i> sp1	31	0.50	0.55	0.66	0.65	0.63	0.67	0.68	0.71	0.60	0.41	0.52	0.67	0.69	0.61	0.52	0.63	0.55	0.55	0.68	0.57	0.66	0.69	0.56	0.63	0.93

Tabela 3.4. Valores de similaridade obtidos a partir das matrizes COR pelo método KRZ. Estão listadas matrizes de espécies, identificadas pelo nome do táxon, e matrizes de população (pop) definidas conforme especificações da Tabela 3.1. Os valores da diagonal, em negrito, correspondem à repetibilidade das matrizes estimadas. Valores abaixo da diagonal representam valores brutos de correlação entre as respectivas matrizes, enquanto valores acima da diagonal representam índices reajustados pela repetibilidade.

	Matriz	N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	<i>davyi</i> pop	56	0.87	1.03	0.81	0.83	0.78	0.77	0.82	0.87	0.80	0.77	0.81	0.77	0.81	0.87	0.83	0.83	0.82	0.79	0.84	0.81	0.80	0.78	0.78	0.82	0.70
2	<i>davyi</i>	78	0.90	0.89	0.81	0.83	0.78	0.79	0.84	0.89	0.79	0.77	0.81	0.81	0.82	0.86	0.80	0.86	0.83	0.78	0.85	0.82	0.81	0.75	0.77	0.82	0.69
3	<i>fulvus</i> pop	122	0.73	0.73	0.91	1.04	0.83	0.82	0.83	0.87	0.85	0.84	0.86	0.84	0.86	0.87	0.81	0.85	0.85	0.80	0.90	0.82	0.85	0.82	0.79	0.86	0.74
4	<i>fulvus</i>	164	0.75	0.76	0.96	0.94	0.84	0.83	0.82	0.87	0.86	0.85	0.87	0.83	0.86	0.90	0.81	0.86	0.86	0.80	0.92	0.82	0.86	0.80	0.80	0.86	0.73
5	<i>fuscus</i> pop	60	0.67	0.68	0.74	0.75	0.86	1.02	0.84	0.87	0.84	0.80	0.85	0.85	0.86	0.85	0.80	0.83	0.84	0.81	0.85	0.80	0.82	0.75	0.82	0.85	0.75
6	<i>fuscus</i>	97	0.68	0.71	0.74	0.76	0.89	0.89	0.85	0.87	0.82	0.81	0.84	0.85	0.86	0.84	0.79	0.83	0.86	0.80	0.85	0.81	0.82	0.75	0.81	0.85	0.74
7	<i>gymno</i> pop	72	0.72	0.74	0.75	0.75	0.73	0.75	0.89	0.95	0.82	0.78	0.83	0.82	0.84	0.81	0.82	0.85	0.82	0.78	0.84	0.83	0.86	0.77	0.79	0.82	0.72
8	<i>gymno</i>	211	0.78	0.80	0.80	0.81	0.78	0.79	0.85	0.92	0.83	0.81	0.85	0.82	0.87	0.87	0.80	0.86	0.87	0.78	0.88	0.83	0.84	0.78	0.81	0.85	0.71
9	<i>macleayi</i>	42	0.69	0.70	0.75	0.77	0.72	0.72	0.71	0.74	0.86	0.76	0.82	0.79	0.82	0.83	0.81	0.84	0.83	0.80	0.87	0.82	0.83	0.77	0.81	0.79	0.73
10	<i>megalophylla</i> pop	77	0.68	0.69	0.77	0.78	0.71	0.72	0.70	0.74	0.67	0.90	0.98	0.80	0.81	0.82	0.75	0.82	0.84	0.77	0.84	0.76	0.80	0.72	0.79	0.84	0.69
11	<i>megalophylla</i>	160	0.72	0.73	0.79	0.81	0.76	0.76	0.75	0.79	0.73	0.90	0.92	0.82	0.85	0.85	0.77	0.82	0.85	0.79	0.87	0.78	0.83	0.76	0.81	0.87	0.70
12	<i>mesoamericanus</i> pop	52	0.68	0.72	0.75	0.75	0.74	0.75	0.72	0.74	0.69	0.71	0.74	0.88	0.98	0.84	0.80	0.82	0.81	0.76	0.86	0.82	0.83	0.80	0.76	0.83	0.76
13	<i>mesoamericanus</i>	173	0.73	0.75	0.78	0.80	0.76	0.77	0.76	0.80	0.73	0.74	0.78	0.88	0.92	0.90	0.82	0.85	0.83	0.78	0.89	0.80	0.82	0.80	0.82	0.86	0.75
14	<i>mexicanus</i>	68	0.77	0.77	0.79	0.82	0.75	0.75	0.72	0.79	0.73	0.73	0.77	0.75	0.81	0.89	0.83	0.81	0.85	0.79	0.89	0.81	0.81	0.79	0.84	0.89	0.74
15	<i>parnellii</i>	31	0.71	0.69	0.71	0.72	0.68	0.69	0.71	0.70	0.69	0.66	0.68	0.69	0.73	0.72	0.85	0.80	0.82	0.78	0.84	0.78	0.82	0.73	0.74	0.78	0.72
16	<i>personatus</i> pop	52	0.73	0.76	0.76	0.78	0.72	0.73	0.75	0.78	0.73	0.73	0.74	0.72	0.76	0.72	0.69	0.88	0.97	0.82	0.86	0.84	0.85	0.76	0.80	0.83	0.72
17	<i>personatus</i>	99	0.73	0.75	0.78	0.80	0.74	0.77	0.74	0.79	0.74	0.76	0.78	0.72	0.76	0.76	0.72	0.87	0.91	0.81	0.88	0.82	0.83	0.74	0.79	0.82	0.71
18	<i>psilotis</i> pop	47	0.68	0.69	0.71	0.72	0.70	0.71	0.69	0.70	0.69	0.68	0.71	0.66	0.70	0.69	0.67	0.72	0.72	0.87	0.90	0.75	0.81	0.74	0.76	0.80	0.66
19	<i>psilotis</i>	179	0.75	0.77	0.83	0.85	0.76	0.77	0.76	0.81	0.77	0.77	0.80	0.77	0.82	0.80	0.74	0.78	0.81	0.80	0.92	0.83	0.90	0.79	0.81	0.89	0.72
20	<i>quadridens</i> pop	42	0.70	0.72	0.73	0.74	0.69	0.71	0.73	0.73	0.70	0.67	0.69	0.71	0.71	0.71	0.67	0.73	0.72	0.65	0.74	0.86	0.97	0.77	0.79	0.82	0.71
21	<i>quadridens</i>	77	0.71	0.72	0.77	0.78	0.72	0.73	0.76	0.76	0.73	0.72	0.75	0.73	0.74	0.73	0.71	0.76	0.75	0.71	0.82	0.85	0.89	0.79	0.79	0.85	0.71
22	<i>rubiginosus</i> pop1	38	0.69	0.67	0.75	0.74	0.67	0.67	0.69	0.71	0.68	0.65	0.69	0.71	0.73	0.71	0.64	0.67	0.67	0.66	0.72	0.67	0.71	0.90	0.79	0.91	0.71
23	<i>rubiginosus</i> pop2	55	0.67	0.67	0.70	0.72	0.71	0.70	0.68	0.72	0.69	0.69	0.72	0.66	0.73	0.73	0.63	0.69	0.70	0.65	0.72	0.68	0.69	0.69	0.85	0.99	0.76
24	<i>rubiginosus</i>	357	0.72	0.73	0.77	0.79	0.74	0.75	0.72	0.76	0.69	0.75	0.79	0.73	0.78	0.79	0.68	0.73	0.74	0.70	0.80	0.72	0.75	0.81	0.86	0.88	0.76
25	<i>Pteronotus</i> sp1	31	0.62	0.62	0.67	0.67	0.66	0.66	0.65	0.65	0.64	0.63	0.64	0.67	0.68	0.66	0.63	0.64	0.65	0.59	0.66	0.62	0.63	0.64	0.67	0.68	0.90

Tabela 3.5. Valores de similaridade obtidos a partir das matrizes COR pelo método RS. Estão listadas matrizes de espécies, identificadas pelo nome do táxon, e matrizes de população (pop) definidas conforme especificações da Tabela 3.1. Os valores da diagonal, em negrito, correspondem à repetibilidade das matrizes estimadas. Valores abaixo da diagonal representam valores brutos de correlação entre as respectivas matrizes, enquanto valores acima da diagonal representam índices reajustados pela repetibilidade. Todas as correlações foram significativas para $\alpha = 0.01$ em 10000 permutações.

	Matriz	N	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
1	<i>davyi</i> pop	56	0.91	1.00	0.80	0.82	0.81	0.83	0.85	0.87	0.82	0.78	0.84	0.78	0.82	0.73	0.78	0.84	0.83	0.80	0.87	0.75	0.81	0.74	0.73	0.78	0.62
2	<i>davyi</i>	78	0.92	0.94	0.82	0.82	0.83	0.85	0.88	0.90	0.83	0.78	0.84	0.80	0.85	0.78	0.78	0.86	0.83	0.83	0.89	0.73	0.80	0.78	0.76	0.82	0.69
3	<i>fulvus</i> pop	122	0.75	0.78	0.96	0.98	0.79	0.84	0.85	0.86	0.84	0.72	0.79	0.79	0.80	0.74	0.77	0.84	0.78	0.82	0.91	0.83	0.87	0.80	0.74	0.78	0.70
4	<i>fulvus</i>	164	0.77	0.78	0.94	0.97	0.78	0.83	0.83	0.86	0.85	0.73	0.80	0.80	0.84	0.82	0.76	0.84	0.80	0.82	0.90	0.82	0.87	0.78	0.74	0.77	0.68
5	<i>fuscus</i> pop	60	0.74	0.78	0.75	0.75	0.94	1.02	0.81	0.84	0.76	0.67	0.77	0.77	0.82	0.74	0.70	0.81	0.77	0.75	0.84	0.65	0.77	0.75	0.71	0.77	0.71
6	<i>fuscus</i>	97	0.77	0.80	0.80	0.80	0.97	0.95	0.85	0.88	0.79	0.72	0.80	0.81	0.85	0.78	0.72	0.84	0.81	0.79	0.87	0.69	0.81	0.79	0.75	0.82	0.74
7	<i>gymno</i> pop	72	0.79	0.82	0.81	0.79	0.76	0.80	0.94	0.95	0.82	0.75	0.82	0.81	0.82	0.74	0.79	0.89	0.84	0.83	0.87	0.77	0.83	0.78	0.76	0.81	0.70
8	<i>gymno</i>	211	0.82	0.86	0.83	0.83	0.80	0.85	0.90	0.97	0.87	0.77	0.85	0.83	0.86	0.78	0.79	0.89	0.89	0.83	0.90	0.77	0.85	0.81	0.83	0.88	0.73
9	<i>macleani</i>	42	0.74	0.77	0.79	0.79	0.70	0.73	0.76	0.81	0.90	0.71	0.80	0.77	0.80	0.73	0.76	0.89	0.81	0.80	0.87	0.79	0.82	0.74	0.81	0.81	0.63
10	<i>megalophylla</i> pop	77	0.72	0.73	0.68	0.70	0.63	0.68	0.70	0.74	0.66	0.94	0.99	0.68	0.72	0.63	0.67	0.74	0.76	0.78	0.77	0.65	0.72	0.65	0.69	0.70	0.52
11	<i>megalophylla</i>	160	0.79	0.80	0.77	0.77	0.73	0.77	0.78	0.82	0.74	0.94	0.96	0.76	0.80	0.69	0.75	0.81	0.81	0.84	0.85	0.74	0.80	0.71	0.75	0.77	0.59
12	<i>mesoamericanus</i> pop	52	0.71	0.74	0.74	0.76	0.72	0.76	0.75	0.79	0.70	0.63	0.72	0.92	0.96	0.79	0.73	0.83	0.78	0.77	0.83	0.70	0.80	0.77	0.69	0.74	0.74
13	<i>mesoamericanus</i>	173	0.77	0.81	0.77	0.81	0.78	0.82	0.78	0.84	0.75	0.68	0.77	0.91	0.97	0.87	0.76	0.85	0.80	0.79	0.86	0.72	0.81	0.76	0.75	0.79	0.74
14	<i>mexicanus</i>	68	0.68	0.74	0.71	0.79	0.70	0.74	0.70	0.75	0.68	0.59	0.66	0.74	0.83	0.95	0.66	0.75	0.72	0.74	0.78	0.63	0.69	0.70	0.72	0.76	0.70
15	<i>parnellii</i>	31	0.70	0.71	0.71	0.70	0.63	0.66	0.72	0.74	0.68	0.61	0.69	0.66	0.70	0.61	0.88	0.83	0.79	0.73	0.80	0.71	0.76	0.71	0.68	0.72	0.58
16	<i>personatus</i> pop	52	0.77	0.79	0.79	0.79	0.75	0.78	0.82	0.84	0.81	0.69	0.76	0.76	0.80	0.71	0.74	0.92	0.92	0.81	0.88	0.74	0.82	0.77	0.76	0.81	0.69
17	<i>personatus</i>	99	0.77	0.78	0.75	0.76	0.73	0.77	0.79	0.86	0.75	0.72	0.77	0.73	0.76	0.68	0.73	0.86	0.95	0.79	0.84	0.73	0.80	0.69	0.79	0.83	0.62
18	<i>psilotis</i> pop	47	0.73	0.77	0.77	0.76	0.69	0.74	0.76	0.78	0.72	0.72	0.78	0.70	0.74	0.69	0.66	0.74	0.74	0.90	0.96	0.75	0.81	0.71	0.71	0.74	0.66
19	<i>psilotis</i>	179	0.81	0.85	0.88	0.87	0.80	0.84	0.83	0.87	0.81	0.73	0.82	0.78	0.83	0.75	0.74	0.83	0.80	0.89	0.97	0.81	0.88	0.80	0.79	0.83	0.74
20	<i>quadridens</i> pop	42	0.68	0.68	0.77	0.77	0.60	0.65	0.71	0.72	0.72	0.60	0.69	0.64	0.67	0.59	0.63	0.68	0.67	0.68	0.76	0.91	0.99	0.71	0.69	0.71	0.56
21	<i>quadridens</i>	77	0.75	0.75	0.83	0.83	0.72	0.76	0.78	0.81	0.76	0.68	0.77	0.74	0.77	0.66	0.70	0.77	0.76	0.75	0.84	0.92	0.94	0.78	0.71	0.76	0.64
22	<i>rubiginosus</i> pop1	38	0.69	0.74	0.77	0.75	0.71	0.75	0.74	0.78	0.69	0.62	0.69	0.72	0.73	0.67	0.66	0.72	0.66	0.66	0.77	0.67	0.74	0.96	0.71	0.83	0.69
23	<i>rubiginosus</i> pop2	55	0.67	0.70	0.69	0.69	0.66	0.70	0.70	0.78	0.73	0.64	0.70	0.63	0.71	0.67	0.61	0.69	0.73	0.65	0.74	0.63	0.66	0.66	0.91	1.03	0.64
24	<i>rubiginosus</i>	357	0.72	0.76	0.74	0.73	0.72	0.77	0.75	0.84	0.74	0.66	0.73	0.69	0.75	0.71	0.65	0.75	0.77	0.68	0.79	0.65	0.71	0.78	0.95	0.93	0.71
25	<i>Pteronotus</i> sp1	31	0.58	0.65	0.68	0.65	0.68	0.71	0.66	0.71	0.59	0.50	0.57	0.69	0.71	0.67	0.53	0.65	0.59	0.61	0.71	0.52	0.61	0.66	0.60	0.67	0.96

COR - KRZ

COV - RS

Figura 3.2. Similaridade média dos valores observados e ajustados entre populações e espécies da Família Mormoopidae, baseada em comparações de matrizes COR pelo método de Krzanowski (COR-KRZ) e de matrizes COV pelo método Random Skewers (COV-RS).

Os menores valores observados nas quatro análises de similaridade global (RS-COV, RS-COR, KRZ-COV, KRZ-COR) foram obtidos nas comparações da matriz de *Pteronotus* sp1, cujas similaridades ficaram em torno de 0.6, chegando ao mínimo de 0.415 na comparação não-corrigida com a matriz populacional de *M. megalophylla* (RS-COV, Tabela 3.3). Os valores observados nas comparações das matrizes COV de *M. megalophylla* pelo método RS também foram sensivelmente menores que as similaridades obtidas para a matriz COR ou pelo KRZ. A média geral dos valores de similaridade entre as matrizes foi de 0.78 para as comparações pelo método KRZ (desvio = 0.06) e de 0.75 para o RS (desvio = 0.08). Os gráficos da Figura 3.2 apresentam as similaridades médias das matrizes COR de espécies e populações estimadas por KRZ, onde foram observados os valores mais elevados, e matrizes COV comparadas por RS, que retornou as menores similaridades.

Similaridade entre matrizes de espécie e população

Dentre as estimativas de similaridades descritas acima, foi observado especificamente os valores encontrados entre as matrizes de população e respectivas espécies geradas em alguns dos táxons da família Mormoopidae. O resultado está resumido na Tabela 3.6. Como observado, a maioria dos táxons apresenta valores altos de similaridade entre as duas matrizes testadas, sugerindo que a estrutura de associação entre os caracteres da matriz populacional reflete àquela encontrada entre todos os espécimes amostrados na distribuição geográfica da espécie. Os valores mais baixos foram encontrados nas comparações feitas em *P. personatus*, *P. psilotis*, na população 1 de *P. rubiginosus* e em *Pteronotus* sp1, que foi comparada com a matriz de espécie de *P. rubiginosus* por essa incluir espécimes dessa linhagem.

Tabela 3.6. Valores de similaridade obtidos para as comparações entre matrizes de populações e espécies em alguns táxons de Mormoopidae. A matriz de *Pteronotus* sp1 foi comparada com a matriz de espécie de *P. rubiginosus*. OBS = valor observado; AJUST = valor ajustado pela repetibilidade das matrizes. *Tamanho da matriz populacional.

Matriz	N*	COV				COR			
		RS		KRZ		RS		KRZ	
		OBS	AJUST	OBS	AJUST	OBS	AJUST	OBS	AJUST
<i>P. davyi</i>	56	0.93	1.00	0.93	1.04	0.92	1.00	0.90	1.03
<i>P. fulvus</i>	122	0.94	0.97	0.97	1.04	0.94	0.98	0.96	1.04
<i>P. fuscus</i>	60	0.96	1.01	0.93	1.04	0.97	1.02	0.89	1.02
<i>P. gymnonotus</i>	72	0.90	0.94	0.88	0.96	0.90	0.95	0.85	0.95
<i>P. megalophylla</i>	77	0.93	0.98	0.89	0.99	0.94	0.99	0.90	0.98
<i>P. mesoamericanus</i>	52	0.90	0.95	0.84	0.94	0.91	0.96	0.88	0.98
<i>P. personatus</i>	52	0.84	0.90	0.88	0.99	0.86	0.92	0.87	0.97
<i>P. psilotis</i>	47	0.90	0.96	0.81	0.90	0.89	0.96	0.80	0.90
<i>P. quadridens</i>	42	0.92	0.99	0.86	0.98	0.92	0.99	0.85	0.97
<i>P. rubiginosus</i> pop1	38	0.76	0.79	0.83	0.93	0.78	0.83	0.81	0.91
<i>P. rubiginosus</i> pop2	55	0.96	0.99	0.88	1.01	0.95	1.03	0.86	0.99
<i>Pteronotus</i> sp1	31	0.63	0.66	0.68	0.79	0.67	0.71	0.68	0.76

Identificação das variáveis similares

A análise por SRD gerou 288 combinações, que representam cada um dos pares de comparações de matrizes realizadas para identificação das variáveis similares e dissimilares entre elas. Essa análise foi realizada separadamente para matrizes populacionais e de espécie. Sendo assim, foram obtidas 156 comparações entre as 13 matrizes de espécies e mais 132 entre as 12 matrizes populacionais. Uma observação importante deve ser feita aqui, que diz respeito a quais táxons foram comparados em cada um desses conjuntos de matrizes. A isso me refiro ao fato de que *P. macleyi*, *P. parnellii* e *P. mexicanus* possuem matrizes apenas de espécies e, portanto, só foram comparados quanto a dissimilaridades dos caracteres através desse conjunto de dados. Por outro lado, *P. rubiginosus* possui duas matrizes populacionais comparadas e *Pteronotus* sp1 só foi amostrado no conjunto de matrizes populacionais. Essas diferenças devem ser levadas em conta na interpretação dos resultados.

Dois exemplos de gráficos gerados pela comparação par-a-par do SRD podem ser vistos na Figura 3.3, que apresentam as médias de similaridade assim como as variáveis distintas entre as matrizes de espécie de *Pteronotus davyi* e *Mormoops megalophylla* (A) e entre *P. mesoamericanus* e *P. mexicanus* (B). Na parte esquerda do gráfico observa-se a estimativa de similaridade do SRD para cada distância, com o intervalo de confiança de 95%. À direita está a relação entre média e desvio padrão centralizados destes escores, com destaque para as variáveis mais divergentes. Elas contribuem significativamente para a dissimilaridade entre as duas matrizes, pois apresentam valores baixos de SRD e valores altos de desvio-padrão.

A Tabela 3.7 resume em frequências o quanto cada uma das 35 variáveis foi considerada distinta (divergente) dentre as comparações de espécies e populações. Nessa tabela, cada célula representa a média dentre as comparações par-a-par feitas para aquela variável. Os resultados estão dispostos em ordem decrescente de divergência observada e variam um pouco entre as comparações no dois tipos de matrizes. No entanto, pode-se observar uma tendência geral, com caracteres que são distintos com muita frequência: EAM-ZYGO, APET-TS, ZI-ZYGO, BA-OPI, ZI-TSP, NA-BR, e que não são: PT-ZYGO, IS-PNS, NSL-ZI, BR-APET, PT-BA, PT-EAM, PT-AS. Três variáveis apresentaram médias de divergência diferenciadas nas comparações entre matrizes de espécie e de populações: MT-PNS, BR-LD e OPI-LD. Nessa última, foi observado que a diferença se deve em parte à população de *Pteronotus* sp1, em que a variável foi distinta em todas as 11 comparações, fato que não ocorreu nas outras comparações par-a-par dessa variável, o que inflou a média. Com relação aos outros dois caracteres, as respostas foram realmente mais dissimilares nas populações do que nas espécies em várias comparações.

Uma outra maneira de sintetizar os resultados do SRD é apresentada na Tabela 3.8. Ela fornece a perspectiva de quais táxons foram mais divergentes, ao invés das variáveis, apresentando a média de divergência de cada matriz para todas as comparações realizadas com as 35 variáveis. Dentre as matrizes populacionais, *M. megalophylla* apresentou com mais frequência variáveis divergentes. O índice se altera, no entanto, quando as

matrizes de espécies são observadas, apontando para *P. parnellii* como a matriz que divergiu mais vezes nas comparações, seguida por *M. megalophylla* e *P. macleayi*. Duas alternativas derivam desse resultado: 1) caso os táxons *P. macleayi* e *P. parnellii* também tivessem sido incluídos nas comparações por matrizes de populações, talvez seus valores de divergência fossem similares a *M. megalophylla*; 2) O baixo valor amostral das matrizes dessas duas espécies influenciou as comparações por SRD, fazendo com que variáveis divergentes fossem identificadas com mais frequência devido a alta variância nos dados.

Figura 3.3. Comparação entre as matrizes COV de espécie de *Pteronotus davyi* e *Mormoops megalophylla* (A) e *Pteronotus mesoamericanus* e *P. mexicanus* (B) através do método SRD. À esquerda estão os valores médios de SRD para as 35 distâncias. O quadro da direita mostra a relação entre média e desvio padrão centralizados nos escores. Círculos abertos indicam variáveis cujos valores nestes dois parâmetros são significativamente menores que o valor médio ($p < 0.025$).

Tabela 3.7. Médias das frequências de divergências das variáveis cranianas nos dois conjuntos de matrizes de Mormoopidae, obtidas pelo método de SRD.

Região	Variável	Populações	Espécies
Face	EAM-ZYGO	0.80	0.87
Neurocrânio	APET-TS	0.76	0.82
Face	ZI-ZYGO	0.83	0.82
Neurocrânio	BA-OPI	0.83	0.79
Face	ZI-TSP	0.73	0.74
Face	NA-BR	0.77	0.68
Face	IS-NSL	0.56	0.64
Face	ZS-ZI	0.51	0.59
Face	IS-PM	0.44	0.56
Neurocrânio	APET-BA	0.57	0.55
Face	MT-PNS	0.72	0.53
Neurocrânio	JP-AS	0.55	0.50
Face	NSL-NA	0.48	0.49
Neurocrânio	BR-PT	0.44	0.44
Neurocrânio	PNS-APET	0.33	0.44
Face	ZYGO-TSP	0.40	0.42
Face	ZI-MT	0.37	0.32
Neurocrânio	LD-AS	0.31	0.29
Face	NSL-ZS	0.17	0.22
Neurocrânio	BR-LD	0.40	0.17
Face	PM-ZS	0.25	0.14
Face	PM-MT	0.00	0.13
Face	NA-PNS	0.00	0.13
Face	PM-ZI	0.14	0.09
Face/Neurocrânio	PT-TSP	0.11	0.09
Neurocrânio	BA-EAM	0.08	0.04
Neurocrânio	PT-APET	0.11	0.03
Face	PT-ZYGO	0.00	0.01
Face	IS-PNS	0.00	0.00
Face	NSL-ZI	0.00	0.00
Neurocrânio	BR-APET	0.03	0.00
Neurocrânio	PT-BA	0.00	0.00
Neurocrânio	PT-EAM	0.00	0.00
Neurocrânio	OPI-LD	0.23	0.00
Neurocrânio	PT-AS	0.08	0.00

Tabela 3.8. Frequência com que cada matriz divergiu nas comparações de todas as variáveis analisadas pelo método SRD.

População	Divergência	Espécie	Divergência
<i>M. megalophylla</i>	0.462	<i>P. parnellii</i>	0.374
<i>P. gymnonotus</i>	0.369	<i>M. megalophylla</i>	0.355
<i>P. rubiginosus</i> 2	0.364	<i>P. macleayi</i>	0.345
<i>P. mesoamericanus</i>	0.351	<i>P. fuscus</i>	0.338
<i>P. psilotis</i>	0.348	<i>P. mexicanus</i>	0.338
<i>P. quadridens</i>	0.343	<i>P. personatus</i>	0.326
<i>P. davyi</i>	0.330	<i>P. mesoamericanus</i>	0.324
<i>P. rubiginosus</i> 1	0.325	<i>P. gymnonotus</i>	0.321
<i>P. personatus</i>	0.322	<i>P. fulvus</i>	0.321
<i>P. fuscus</i>	0.309	<i>P. rubiginosus</i>	0.321
<i>P. fulvus</i>	0.304	<i>P. psilotis</i>	0.314
<i>Pteronotus sp1</i>	0.291	<i>P. quadridens</i>	0.305
----	----	<i>P. davyi</i>	0.302

Magnitude de integração

Os valores da magnitude geral de integração entre os caracteres cranianos das espécies de Mormoopidae estão apresentados na Tabela 3.9 tanto para matrizes COR (r^2) quanto para matrizes COV (ICV). Foram calculados valores com base nas matrizes de espécie e população. Os índices no geral foram bem semelhantes, exceto pelos valores notavelmente superiores nas estimativas feitas para *Pteronotus* sp1. Observa-se valores variando entre 0.06 e 0.25 no r^2 e 1.86 e 3.76 no ICV. Os valores apresentados para a população de *P. rubiginosus* se referem à população 2, e foram muito semelhantes aos da população 1 (ver Figura 3.4).

Foram estimados intervalos de confiança para os valores de r^2 através de 1000 réplicas de bootstrap e o resultado está apresentado na Figura 3.3. Nela é possível observar que os valores calculados para as matrizes, fornecidos na Tabela 3.9, nem sempre estão posicionados no meio da distribuição estimada. Essa observação é particularmente relevante no caso da matriz de *P. parnellii*, cujo valor calculado de r^2 está fora no intervalo estimado por bootstrap, o que sugere um erro na estimativa do valor. Ainda assim, o intervalo de valores encontrados pela simulação é próximo, e não altera a interpretação dos resultados obtidos.

Tabela 3.9. Índices de magnitude geral de integração obtidos para matrizes COR (r^2) e COV (ICV) em matrizes de população e espécie na Família Mormoopidae. * valores da população 2.

Táxon	r^2		ICV	
	População	Espécie	População	Espécie
<i>P. davyi</i>	0.067	0.080	1.864	2.073
<i>P. fulvus</i>	0.087	0.079	2.198	2.057
<i>P. fuscus</i>	0.113	0.096	2.478	2.243
<i>P. gymnonotus</i>	0.076	0.069	1.909	1.921
<i>P. macleayi</i>	--	0.076	--	1.899
<i>M. megalophylla</i>	0.070	0.054	1.860	1.577
<i>P. mesoamericanus</i>	0.077	0.064	1.941	1.683
<i>P. mexicanus</i>	--	0.118	--	2.434
<i>P. parnellii</i>	--	0.073	--	1.812
<i>P. personatus</i>	0.074	0.072	1.781	1.828
<i>P. psilotis</i>	0.070	0.069	1.717	1.784
<i>P. quadridens</i>	0.089	0.083	2.130	2.142
<i>P. rubiginosus</i>	0.095*	0.097	2.492*	2.472
<i>Pteronotus</i> sp1	0.256	--	3.761	--

Figura 3.4. Intervalos de confiança obtidos por 1000 réplicas de bootstrap para o índice r^2 nas matrizes de Mormoopidae.

Influência da filogenia e morfologia no padrão de integração

Os testes para verificar a existência de associação das matrizes fenotípicas com a filogenia do grupo e sua morfologia foram realizados de duas maneiras distintas. Numa primeira comparação (teste 1), foram utilizadas as matrizes de populações representativas de cada linhagem de *Pteronotus* e *Mormoops*. Na segunda (teste 2) foram utilizadas somente matrizes de espécies. Como *P. macleayi*, *P. mexicanus* e *P. parnellii* estão representados por apenas uma matriz, estas foram utilizadas nos dois testes. Para as comparações do teste 1 foi utilizada a matriz de população 2 de *P. rubiginosus*, por conter um maior número de indivíduos e ter apresentado valores de similaridade fenotípica mais próximos à matriz de espécie desse táxon. A linhagem de *Pteronotus* sp1 não foi utilizada na comparação do teste 2, pelo fato de sua variação estar contida na matriz de espécie de *P. rubiginosus*. Portanto, no teste 1 foram contrastadas as distâncias entre 14 linhagens, enquanto no teste 2 essa comparação foi feita entre 13 linhagens (Tabela 3.10). A filogenia utilizada na obtenção das distâncias filogenéticas foi gerada pelo método de inferência bayesiano, e incluiu apenas os 14 terminais para os quais foram extraídas as matrizes fenotípicas. Desse modo, o terminal que representa a espécie *Pteronotus* sp1 na filogenia foi removido posteriormente para a elaboração da matriz de distância filogenética utilizada nas comparações do teste 2.

A relação de distâncias filogenéticas e morfológicas com a similaridade na estrutura das matrizes foi investigada a partir das quatro análises de similaridade global, tanto para valores observados como ajustados, totalizando oito testes de correlação com distâncias filogenéticas e mais oito com distâncias morfológicas para cada conjunto de matrizes fenotípicas utilizadas (testes 1 e 2). Na comparação com as distâncias filogenéticas, os valores de correlação obtidos foram negativos, mas em nenhum dos casos essa associação foi significativa. Já a comparação das matrizes fenotípicas com as distâncias morfológicas gerou correlações negativas e significativas a partir das quatro matrizes de similaridade estimadas através do método RS (cor = -0.43 a -0.53, $p < 0.05$). Esse resultado foi encontrado para o conjunto de matrizes do teste 1 (matrizes de população), sendo que nas comparações do teste 2 (matrizes de espécie) foram encontradas apenas correlações negativas mas não-significativas.

Como padrão geral resultante das comparações das matrizes fenotípicas com a filogenia e morfologia, foram observados maiores valores de correlação (significativos ou marginalmente significativos) nas análises do teste 1, envolvendo matrizes de populações. Desse modo, os valores atipicamente baixos de similaridade encontrados nas comparações da matriz de *Pteronotus* sp1, que fez parte desse conjunto de dados, me levou a elaborar um terceiro teste de correlação (teste 3). Nele foram consideradas as matrizes utilizadas no teste 1, mas *Pteronotus* sp1 foi excluído das comparações. A Tabela 3.10 resume a estrutura dos três testes, e os resultados de correlação obtidos para as comparações com a distância morfológica (Mahalanobis) e genética (Filogenia). O teste 3 gerou correlações negativas e significativas entre a similaridade na estrutura das matrizes e as distâncias filogenéticas em três comparações distintas (cor = -0.33 a -0.39, $p < 0.05$). Isso demonstra que a influência da história evolutiva no padrão de estruturação dos caracteres fenotípicos do

crânio em Mormoopidae pode realmente existir, e estar “mascarada” devido a valores de similaridade mal estimados por consequência de heterogenidade ou baixo valor amostral, como parece ser o caso da matriz de *Pteronotus* sp1. No caso das distâncias de Mahalanobis, o resultado do teste 3 expandiu a significância das correlações negativas encontradas no teste 1 para quase todas as comparações. Apenas as matrizes de COV e COR observadas por KRZ não apresentaram correlações significativas nesse terceiro teste. As distâncias filogenéticas e morfológicas, como esperado, apresentaram uma elevada associação ($cor = 0.88$, $p < 0.001$), sugerindo que as médias do caracteres das espécies de Mormoopidae evoluíram de acordo com a filogenia.

Tabela 3.10. Resultado dos testes comparando similaridade estrutural das matrizes com distâncias morfológicas (Mahalanobis) e genéticas (Filogenia). O teste 3 utilizou os mesmos valores de similaridade do teste 1, com a diferença que excluiu *Pteronotus* sp1 das comparações. Valores em negrito e sublinhado: $p < 0.05$; somente em negrito: $0.05 < p < 0.1$.

Teste	Matrizes	Comparação	COV				COR			
			RS		KRZ		RS		KRZ	
			OBS	AJUST	OBS	AJUST	OBS	AJUST	OBS	AJUST
1	Populações	Filogenia	-0.30	-0.30	-0.09	-0.20	-0.21	-0.21	-0.10	-0.18
	14 linhagens	Mahalanobis	<u>-0.52</u>	<u>-0.53</u>	-0.15	<u>-0.26</u>	<u>-0.43</u>	<u>-0.44</u>	-0.18	<u>-0.26</u>
2	Espécies	Filogenia	-0.04	-0.05	-0.06	-0.14	-0.02	-0.07	0.03	-0.08
	13 linhagens	Mahalanobis	-0.20	-0.24	-0.08	-0.12	-0.16	-0.22	-0.05	-0.14
3	Populações	Filogenia	<u>-0.39</u>	<u>-0.38</u>	-0.23	<u>-0.39</u>	<u>-0.28</u>	<u>-0.29</u>	-0.17	<u>-0.33</u>
	13 linhagens	Mahalanobis	<u>-0.58</u>	<u>-0.59</u>	-0.23	<u>-0.38</u>	<u>-0.47</u>	<u>-0.50</u>	-0.20	<u>-0.35</u>

Hipóteses de Modularidade

A Tabela 3.11 exibe o resultado dos testes de correlação entre as matrizes observadas e as matrizes teóricas de integração. Os valores fornecidos correspondem ao índice de modularidade (AVG+/AVG-), representando a razão entre correlações encontradas dentro e fora do módulo testado.

A matriz teórica de integração total, que testa a hipótese de que as cinco sub-regiões cranianas estão integradas, correlacionou-se positiva e significativamente em 19 das 25 matrizes. Nas demais, ainda que o teste não tenha apontado correlações significativas, observa-se que o valor de AVG+/AVG- é sempre superior a 1, indicando que a média das correlações entre caracteres dentro dos módulos é maior do que a média das demais correlações.

Foram encontradas associações significativas para as regiões de desenvolvimento da face e neurocrânio apenas em algumas matrizes (duas e três, respectivamente), mas o índice de modularidade, mais uma vez, foi positivo na maioria dos casos. Para as subregiões associadas a funções distintas do crânio, foi observada uma elevada frequência de correlações significativas para as hipóteses de módulo oral e nasal. A subregião da abóbada também apresentou correlações significativas em mais da metade das comparações. O módulo da região zigomática só foi identificado em uma matriz (*P. rubiginosus* 2), mas apresentou valores acima de 1 em metade das matrizes testadas. A subregião da base, no entanto, apresentou valores da razão AVG+/AVG-

muito baixos para todas as matrizes, incluindo índices negativos, não parecendo constituir uma hipótese robusta de integração nos crânios de Mormoopidae.

Tabela 3.11. Índice de modularidade (AVG+/AVG-) das hipóteses teóricas de integração investigadas nos crânios de Mormoopidae. Matrizes de populações (pop) e espécies foram testadas. Números destacados em negrito itálico representam correlações significativas ($p < 0.05$) e valores somente em negrito, correlações marginalmente significativas ($0.1 < p < 0.05$).

Táxon	SUBREGIÕES				REGIÕES			TOTAL
	oral	nasal	zigomática	abóbada	base	face	neurocrânio	
<i>P. davyi</i> pop	1.80	2.44	0.77	1.95	-0.08	1.08	1.30	1.31
<i>P. davyi</i>	1.29	1.71	0.79	2.44	-0.03	0.93	1.52	1.31
<i>P. fulvus</i> pop	2.12	2.88	0.80	1.53	0.14	1.24	1.01	1.21
<i>P. fulvus</i>	2.06	2.90	0.77	1.60	-0.07	1.22	1.05	1.23
<i>P. gymnonotus</i> pop	1.13	2.73	1.27	1.33	0.18	1.28	0.86	1.11
<i>P. gymnonotus</i>	1.22	2.25	0.96	1.60	0.15	1.21	1.05	1.21
<i>P. macleayi</i>	1.89	2.86	1.33	1.64	0.04	1.34	1.11	1.39
<i>P. quadridens</i> pop	3.03	4.30	0.68	1.68	-1.40	1.43	0.64	1.04
<i>P. quadridens</i>	2.60	3.31	0.50	1.83	-0.25	1.26	0.99	1.21
<i>P. personatus</i> pop	1.59	2.22	1.05	1.55	0.05	1.24	1.03	1.23
<i>P. personatus</i>	1.52	2.05	1.40	2.07	0.00	1.05	1.08	1.11
<i>P. psilotis</i> pop	1.80	1.85	1.13	1.38	0.25	1.30	0.96	1.22
<i>P. psilotis</i>	1.86	2.25	1.09	1.71	0.20	1.28	1.19	1.41
<i>P. parnellii</i>	1.93	3.50	1.46	2.02	-0.66	1.55	1.36	1.92
<i>P. mexicanus</i>	1.54	1.74	1.11	1.60	0.20	0.98	1.29	1.20
<i>P. mesoamericanus</i> pop	2.08	3.55	0.40	1.50	0.21	1.20	0.98	1.15
<i>P. mesoamericanus</i>	1.50	2.62	0.67	1.78	0.00	1.08	1.29	1.29
<i>P. fuscus</i> pop	1.73	1.10	1.04	1.46	0.36	1.04	1.14	1.14
<i>P. fuscus</i>	1.76	1.61	1.08	1.41	0.33	1.21	1.03	1.21
<i>P. rubiginosus</i> pop1	1.87	2.70	0.52	1.65	-0.19	1.14	0.90	1.04
<i>P. rubiginosus</i> pop2	1.79	2.97	1.96	2.08	-0.55	1.34	1.29	1.58
<i>P. rubiginosus</i>	1.52	2.34	1.32	1.86	-0.12	1.10	1.27	1.30
<i>Pteronotus</i> sp1	1.59	2.07	0.69	0.88	0.47	1.36	0.77	1.10
<i>M. megalophylla</i> pop	1.43	1.44	1.42	1.97	0.04	1.18	1.25	1.36
<i>M. megalophylla</i>	1.71	1.84	1.07	1.85	0.31	1.15	1.26	1.34

Deriva x Seleção

Como apresentado na seção anterior, o teste para investigar a ação de deriva na diversificação de Mormoopidae foi realizado em apenas alguns nós da filogenia, devido a limitações de tamanho amostral (número de linhagens por clado). Para cada um desses nós foi estimada uma matriz W, que corresponde à média ponderada das matrizes fenotípicas que compõem esse nó e representa a matriz de variância dentro do grupo. O Anexo VII lista os oito primeiros autovetores (componentes principais) extraídos de cada uma dessas matrizes. A soma dos primeiros três PCs nas matrizes W estimadas explicou entre 47 e 57% da variação total observada (Tabela 3.12). Valores bem similares de contribuição dos primeiros PCs são observados na maioria dos nós da filogenia. A matriz estimada para a Família Mormoopidae (nó 6) contém cerca de 50% de sua

variação explicada pelos três primeiros PCs, sendo que 31% está alocada no PC1. Esse valor se mantém semelhante no nó 5, que corresponde a separação das linhagens do gênero *Pteronotus*. A matriz W do nó 4 de *Pteronotus* (grupo *P. parnellii*) foi a que apresentou maior variação total nos três primeiros PCs, com 36% de variação associada ao primeiro e 14% ao segundo. No caso das matrizes W estimadas nos demais nós de *Pteronotus* (nós 3, 2 e 1), a contribuição do PC1 variou entre 27 e 29%, enquanto a variação nos demais PCs se manteve constante em relação aos nós mais basais, o que provocou um pequeno decréscimo na soma dos três primeiros PCs. Ainda assim, o PC1 representou o vetor onde a maior parte da variação foi encontrada em todas as matrizes W estimadas. A Tabela 3.13 descreve os valores das projeções de cada espécie nos sete PCs da matriz W de Mormoopidae, cuja variância é utilizada para estimar a matriz B. A observação dos escores das espécies no PC1 da matriz permite uma rápida interpretação desse vetor como equivalente a tamanho, já que seus valores absolutos são proporcionalmente maiores nas espécies com maior comprimento do crânio.

Tabela 3.22. Contribuição dos três primeiros PCs na variação das matrizes W estimadas nos nós da filogenia de Mormoopidae utilizados no teste de deriva.

Nó	Grupo	% PC1	% PC2	% PC3	% Total
1	Clado 1	0.30	0.11	0.08	0.48
2	Clados 1+2	0.29	0.11	0.08	0.49
3	Clados 1+2+3	0.27	0.12	0.08	0.47
4	Clado 4	0.36	0.14	0.07	0.57
5	<i>Pteronotus</i>	0.32	0.13	0.07	0.51
6	Mormoopidae	0.31	0.12	0.07	0.50

Tabela 3.13. Projeção das médias das espécies no espaço dos PCs da matriz W de Mormoopidae. A variância observada para cada PC representa a matriz B, que foi comparada com W no teste de regressão.

Espécie	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7
<i>P. davyi</i>	-28.755	3.881	0.258	4.264	0.230	2.483	-0.305
<i>P. fulvus</i>	-27.003	3.284	-0.146	4.040	0.338	2.355	-0.221
<i>P. incae</i>	-30.024	3.469	0.041	4.251	0.142	2.532	-0.353
<i>P. gymno</i>	-31.410	3.792	0.331	4.695	0.105	2.558	-0.350
<i>P. quadridens</i>	-24.690	2.373	-0.735	3.606	0.990	2.295	0.014
<i>P. macleayi</i>	-26.949	2.030	-1.597	3.781	1.689	2.521	0.416
<i>P. personatus</i>	-27.536	3.305	-0.126	4.064	0.453	2.632	-0.203
<i>P. psilotis</i>	-25.945	3.716	0.049	3.795	0.461	3.005	-0.033
<i>P. parnellii</i>	-35.856	2.565	-0.113	5.763	2.011	2.437	-0.688
<i>P. pusillus</i>	-33.035	2.698	0.257	5.214	1.700	2.543	-0.786
<i>P. portoricensis</i>	-35.252	2.566	0.008	5.717	2.022	2.380	-0.810
<i>P. mexicanus</i>	-35.937	3.779	0.468	6.310	1.924	2.645	-0.919
<i>P. mesoamericanus</i>	-37.702	4.016	0.340	6.557	1.880	2.866	-0.895
<i>P. fuscus</i>	-38.004	3.659	0.360	6.564	1.752	2.718	-0.869
<i>P. rubiginosus</i>	-39.130	4.407	0.289	6.852	1.756	2.733	-0.935
<i>M. megalophylla</i>	-32.199	4.992	-0.472	3.088	-0.897	2.347	-1.019
<i>M. blainvillei</i>	-28.900	2.750	-0.955	3.434	0.167	2.274	-0.628

A comparação dessas duas matrizes (W e B) através de dois testes independentes permitiu investigar a influência de processos evolutivos na diversificação fenotípica do grupo em diferentes momentos da sua história evolutiva. A Tabela 3.14 resume o resultado tanto dos testes de regressão como de correlação realizados para os seis nós da filogenia de Mormoopidae. Na maior parte dos casos analisados, a hipótese nula de que a diversificação craniana do grupo pode ser explicada somente por deriva genética foi rejeitada.

Tabela 3.14. Testes de regressão e correlação para a hipótese de diversificação craniana em alguns nós da filogenia de Mormoopidae. Valores em negrito indicam casos em que a hipótese de deriva foi rejeitada. Estão apresentadas apenas as correlações encontradas dos três primeiros PCs.

Filogenia		Número de linhagens	Regressão		Correlação			PCs comparados	PCs correlacionados
Nó	Clado		β	IC 95%	χ^2	gl	<i>p</i> -valor		
1	1	4	1.19	0.94<>1.45	3.23	3	0.35	3	0
2	1+2	6	1.41	1.13<>1.7	31.36	10	0.00	5	1/5,2/3,2/4,3/4
3	1+2+3	8	1.32	1.14<>1.51	40.4	10	0.00	5	1/3,1/4,2/5,3/4
4	4	7	1.34	1.14<>1.53	36.29	10	0.00	5	1/2,1/4,2/4,3/4
5	<i>Pteronotus</i>	15	1.39	1.17<>1.61	147.24	21	0.00	7	1/4,1/5,2/3
6	Mormoopidae	17	1.05	0.79<>1.32	116.14	21	0.00	7	1/3,1/4,2/3,3/4

Em todos os testes realizados o PC1 parece ter exercido a maior influência no resultado, sendo o que mais desviou das retas de regressão (Figura 3.5). Ambos os testes apontaram desvios do esperado sob o modelo de deriva para nós internos em *Pteronotus* (nós 2 a 4), assim como para o nó de origem do gênero (nó 5). O teste de correlação entre PCs realizado para as linhagens do Nó 1 não foi significativo, mas ainda sim apresentou uma correlação elevada do PC1 com o PC3 ($cor = 0.87$, $p=0.12$), o que também é possível notar pelo desvio do PC1 na Figura 3.5 (Nó 1). Para o Clado de Mormoopidae (Nó 6), o teste de regressão não retornou desvio significativo na inclinação da reta (β), o que indica que as matrizes B e W nesse grupo são proporcionais. Entretanto, o teste de correlação foi significativo, apontando que as médias das linhagens de Mormoopidae definidas no espaço dos PCs de W são correlacionadas umas com as outras, ou seja, foram selecionadas conjuntamente. Esse resultado chama a atenção pelo fato dos clados aninhados a esse na filogenia, que correspondem ao gênero *Pteronotus* e suas espécies, terem desviado significativamente do esperado por deriva nos dois testes. No caso da regressão, isso significa que a inclusão das duas espécies do gênero *Mormoops* foi o fator responsável pela proporcionalidade entre B e W observada no nó mais basal da filogenia.

Devido à rejeição de deriva em vários nós da filogenia, um segundo teste de regressão foi realizado sem considerar a influência do PC1 na construção da matriz B. O intuito desse teste era verificar se tamanho foi o principal fator responsável pela diferença encontrada entre as matrizes W e B. Como resultado, todos os nós permaneceram com desvios significativos nas inclinações de β , o que sugere que a seleção ocorreu também ao longo de outros eixos de variação.

Figura 3.5. Reta de regressão e intervalo de confiança (95%) da matriz B em relação à matriz W nos seis nós da filogenia testados. Os pontos enumerados representam os componentes principais.

IV. DISCUSSÃO

Similaridade das matrizes em Mormoopidae

A comparação da estrutura de variação das matrizes em Mormoopidae sugere uma grande semelhança no padrão de integração entre as espécies desse grupo. Em média, foi observada uma correlação de 0.76 entre duas matrizes, sendo que o valor variou de 0.41 nas matrizes mais dissimilares a 1.04 nas comparações entre algumas matrizes de populações e espécies do mesmo táxon. Na comparação entre os dois métodos, os valores encontrados por RS compreenderam um maior intervalo que aqueles obtidos por KRZ. Por outro lado, as repetibilidades calculadas por KRZ foram menores tanto para matrizes COV quanto COR, o que gerou maior distância entre valores observados e ajustados por esse método que pelo RS.

Como mencionado nos resultados, os menores valores de similaridade foram encontrados para a matriz de *Pteronotus* sp1 (incluindo o valor de 0.41 reportado acima). Esses valores chamaram a atenção não apenas por serem baixos, mas também pela discrepância com relação aos demais. Qualquer matriz selecionada na tabela de comparações terá seu menor valor de similaridade a partir da comparação com *Pteronotus* sp1. Esse resultado provavelmente está associado ao baixo número de indivíduos utilizados para a construção das matrizes (31), que contou somente com espécimes já sequenciados que também possuíam crânio disponível para mensuração. A relação entre tamanho amostral e similaridade média das matrizes já foi descrita para outros grupos de mamíferos (Marroig & Cheverud 2001; Oliveira *et al.* 2009, Porto *et al.* 2009) e pode ser entendida pelo gráfico da Figura 3.6. Ele apresenta uma relação entre as estimativas de similaridade obtidas por RS para as matrizes COV e a média harmônica das duas matrizes que estão sendo comparadas. Os valores par-a-par dessa comparação similaridade *versus* tamanho amostral demonstram como o número de indivíduos influencia drasticamente nos valores de similaridade das matrizes abaixo de determinado valor amostral. Apesar da matriz de *P. parnellii* também ter sido construída com apenas 31 indivíduos mas não ter exibido valores visivelmente mais baixos em suas similaridades, acredito que a alta dissimilaridade da matriz de *Pteronotus* sp1 se deva a uma maior variação associada aos caracteres desses indivíduos. Uma inspeção visual nas matrizes de *Pteronotus* sp1 e *P. parnellii* indica covariâncias com uma ordem de grandeza de diferença entre elas. Desse modo, o baixo N associado à alta variância explicaria os valores atípicos encontrado para a matriz de *Pteronotus* sp1.

Figura 3.6. Relação entre o tamanho amostral e a similaridade estrutural das matrizes COV e COR estimadas através do método RS. Note que matrizes estimadas com menos que 40 indivíduos subestimam os valores de similaridade.

Essas observações também nos levam, por consequência, a interpretar a razão de existirem valores de similaridade iguais ou superiores a 1 em algumas comparações. Eles representam estimativas ajustadas de similaridade entre matrizes de espécie e de populações dos mesmos táxons. Comparar duas matrizes que são compostas, ao menos em parte, pelos mesmos espécimes implica em que parte da variação exibida entre os caracteres é compartilhada por elas. Isso significa que o padrão de variância/covariância encontrado na matriz de população está “diluído” na matriz de espécie, por esta conter todos os indivíduos da primeira, e que os demais espécimes que agregam variação na matriz de espécie não alteraram muito esse padrão, fazendo com que a similaridade encontrada entre as duas seja maior que a expectativa. Isso se traduz em valores acima de 1 no índice ajustado. Os altos valores descritos na Tabela 3.6, que apresenta a similaridade entre populações e espécies, é algo positivo da perspectiva taxonômica. Eles indicam que há uma elevada congruência no padrão de variação fenotípica entre os espécimes que compõe parte e o total da distribuição geográfica do táxon, sugerindo que a delimitação taxonômica está adequada. Como esperado, os valores de similaridade são menores em táxons onde a delimitação feita no Capítulo 2 não ficou totalmente esclarecida. Sendo assim, é possível que as matrizes de espécie definidas para *P. psilotis* e *P. personatus* contenham variação interespecífica. Do mesmo modo, a matriz 1 de *P. rubiginosus*, definida a partir de um grupo de espécimes de Huanuco, Peru, fez suspeitas serem levantadas acerca de sua identidade. Devido à localização geográfica, esses espécimes são atribuídos a *P. rubiginosus*, mas a diversidade genética dessa população nunca foi acessada. Os menores valores de similaridade encontrados na comparação dessa população com a matriz de espécie de *P. rubiginosus* em comparação aos da população 2 pode ser uma evidência de que a variação ali existente é representativa de outra linhagem. Alternativamente, como já abordado para a matriz de *Pteronotus* sp1, os baixos valores podem ser mero efeito do tamanho amostral, que foi menor nessa população (N=38) que na população 2 (N=55).

Valores de similaridade superiores a 0.9 foram raros nas comparações entre matrizes de espécies distintas, o que se justifica tanto pelo aspecto estatístico como biológico das comparações. No primeiro caso, uma matriz obtida a partir de uma amostra da população certamente apresentará algum grau de erro, pelo simples fato delas serem estimadas (e não conhecidas a partir de valores populacionais). Sendo assim, por mais similares que duas matrizes sejam, esse erro amostral já é suficiente para garantir que elas não sejam totalmente idênticas (Cheverud & Marroig 2007). No segundo caso, a expectativa *a priori* é que quaisquer populações com reprodução sexuada e recombinação gênica produzam matrizes cujos caracteres se associem de alguma forma de maneira distinta. Isso porque é improvável que duas populações isoladas exibam a mesma estrutura de covariação, já que cada uma possui um *pool* genético (conjunto de todos os alelos) distinto (Porto *et al.* 2009). Levando-se em conta os fatores descritos acima, e trabalhos prévios descrevendo similaridade de matrizes entre espécies do mesmo gênero ou proximamente relacionadas (Marroig & Cheverud 2001; Oliveira 2009; Rossoni 2013), pode-se considerar as matrizes de Mormoopidae como similares o suficiente para permitir que estudos aplicando a genética quantitativa na inferência de processos evolutivos sejam realizados de modo confiável (Marroig & Cheverud 2001; Marroig *et al.* 2009).

A similaridade no padrão de estruturação dos caracteres cranianos observada entre as linhagens de Mormoopidae é algo já reconhecido para diversos grupos de mamíferos. Apesar da grande plasticidade de formas encontradas nas diferentes linhagens desse grupo, resultados de trabalhos prévios demonstram que o padrão de associação dos caracteres é bastante conservado (Cheverud 1996; Marroig & Cheverud 2001; Oliveira *et al.* 2009; Porto *et al.* 2009; Shirai & Marroig 2010). Essa tendência geral sugere que as relações entre os caracteres cranianos podem estar sendo mantidas por seleção estabilizadora interna (Cheverud, 1996; Marroig & Cheverud, 2001), como resultado da exigência de coesão estrutural para que aspectos do desenvolvimento e função do crânio fossem preservados ao longo da história evolutiva (Porto *et al.* 2009).

Magnitudes de integração

Os índices de magnitude geral de integração, que mensuram a intensidade de associação dos caracteres cranianos, foram baixos dentro do espectro de valores já descritos para mamíferos (Porto *et al.* 2009). Esses resultados estão de acordo com os índices calculados para outros gêneros de morcegos, da Família Phyllostomidae (Rossoni 2013). A análise da Tabela 3.9, que descreve os valores de r^2 e ICV nas matrizes de Mormoopidae, demonstra que o intervalo de valores encontrados também foi pequeno. Ainda assim, a magnitude de integração foi encontrada como uma métrica mais variável do que os padrões de similaridade das matrizes (coeficientes de variação de 19% e 7%, respectivamente). Essas diferenças na magnitude das correlações, mesmo que sutis, poderão implicar em respostas consideravelmente distintas às forças evolutivas, como seleção natural por exemplo (Hansen & Houle 2008; Marroig *et al.* 2009). Em geral, grupos com baixas magnitudes de integração respondem mais frequentemente na direção dos gradientes de seleção, enquanto altas magnitudes estão associadas a flexibilidades baixas (Hansen & Houle 2008; Porto *et al.* 2009; Marroig *et*

al. 2009). Os baixos valores de r^2 e ICV encontrados sugerem que os crânios das espécies de Mormoopidae devem ser bastantes flexíveis em suas respostas evolutivas.

Mais uma vez os valores de *Pteronotus* sp1 destoaram do restante das matrizes e a explicação novamente se relaciona ao baixo valor amostral utilizado na construção dessa matriz. Matrizes mal estimadas, por exemplo, devido a um pequeno número de indivíduos, concentram boa parte da sua variância no primeiro componente principal, simplesmente devido ao erro associado à amostragem (Marroig *et al.* 2012). O cálculo da magnitude geral de integração está positivamente correlacionado à porcentagem de variância explicada pelo primeiro PC. Consequentemente, matrizes obtidas a partir de pequenas amostragens tendem a exibir valores mais altos de magnitude geral de integração. Essa característica pode ter sido responsável pelo elevado valor encontrado na matriz de *Pteronotus* sp1. O teste de bootstrap apresentado na Figura 3.3 foi feito com o objetivo de explorar a variação de valores possíveis de r^2 a partir da amostra de *Pteronotus* sp1. Como observado, apesar de ter sido encontrado um amplo intervalo de valores possíveis, ele não se sobrepõem ao intervalo de qualquer outra matriz em *Pteronotus* ou *Mormoops*. O resultado da simulação, no entanto, não pode ser utilizado como evidência final que *Pteronotus* sp1 realmente apresenta um índice de integração mais elevado, pelo fato das estimativas terem sido feitas sobre uma matriz que não é positiva definida (número de espécimes utilizados na construção da matriz inferior ao número de variáveis analisadas), o que o torna pouco confiável. O alto índice de integração obtido para a matriz de *Pteronotus* sp1 foi atribuído, a princípio, ao reduzido tamanho amostral, mas a inclusão de variação interespecífica na construção dessa matriz é uma possibilidade que não pode ser descartada, já que produziria resultados semelhantes. Uma investigação futura, conduzida após o estudo mais detalhado na variação morfológica dessas duas espécies simpátricas, e que inclua uma maior quantidade de espécimes para a elaboração da matriz de variância dessa linhagem, será necessário. Outro resultado interpretado como consequência do baixo valor amostral foi observado para a matriz de *P. parnellii*, cujo valor do índice de integração não está incluído no intervalo obtido pela análise de bootstrap. As duas matrizes acima representam reflexos distintos do tamanho amostral no cálculo da magnitude de integração numa matriz fenotípica.

Relação das variáveis com a divergência nos crânios de Mormoopidae

A análise por SRD possibilitou a identificação de algumas variáveis que divergem entre os pares de matrizes comparadas com alta frequência, respondendo potencialmente pelas diferenças nas relações entre os caracteres cranianos que caracteriza cada espécie de Mormoopidae. A variável EAM-ZYGO foi a que apresentou maior divergência no total de comparações, diferindo cerca de 80% das vezes. Ela compreende a distância entre a borda anterior do meato auditivo (EAM) e a sutura temporozigomática inferior (ZYGO), localizada entre o processo zigomático do osso temporal e o osso jugal, que forma o arco zigomático. Essa distância apresentou valores bem variáveis, desde 1.3mm nos menores espécimes de *P. quadridens* até 3.6 mm nos maiores de *P. rubiginosus*, com um desvio-padrão equivalente a 0.43, o que supera 30% da média das menores espécies. Do ponto de vista anatômico, o tamanho dessa variável está associada à área da fossa glenóide, região de

articulação com a mandíbula, e ao tamanho do processo zigomático, que é a área de inserção do músculo temporal, um dos responsáveis pela mastigação.

A segunda maior frequência de divergência foi encontrada para APET-TS, que descreve uma pequena distância na base do crânio, entre o ponto mais lateral da sutura do osso basioccipital e basisfenóide, junto ao petrosal (APET) e a sutura do basisfenóide com o temporal (TS). Ela variou entre 0.7 e 2.2 mm nos crânios de Mormoopidae e essa variação parece ter influência do diâmetro do forâmen oval, estrutura presente na base do crânio responsável pela passagem do nervo mandibular (V_3). Esse nervo é o maior dos três ramos do nervo trigêmeo, e supre com funções motoras e sensoriais toda a mandíbula (Evans & Evans 1993; Giannini *et al.* 2006). A distância ZI-ZYGO variou igualmente, e basicamente descreve o comprimento do osso jugal em vista ventral. Assim como em EAM-ZYGO, essa variável parece ter uma estreita relação com o aparato masticatório, já que o tamanho do arco zigomático prediz o volume de musculatura que liga o crânio à mandíbula. O mesmo pode ser afirmado sobre a variável ZI-TSP, que também apresentou alta divergência.

Todos esses caracteres parecem estar relacionados à função alimentar do crânio e o resultado encontrado é bastante congruente com o verificado nos gêneros da Família Phyllostomidae (Rossoni 2013). Segundo esses dados, os caracteres mais divergentes são encontrados em partes do crânio que expressam grande variação morfológica qualitativa e estão relacionadas aos diferentes hábitos alimentares em Phyllostomidae (Rossoni 2013). Em Mormoopidae todas as espécies são insetívoras, mas existe uma clara partição dos recursos alimentares entre as espécies do grupo (Rolfe & Kurta 2012; Emrich *et al.* 2013). Enquanto *Mormoops* se alimenta predominantemente de lepidópteros, *Pteronotus* inclui uma ampla diversidade de artrópodes em sua dieta, sendo que o tamanho da espécie e sua estratégia de forrageamento estão diretamente associados aos itens mais consumidos por cada espécie (Aguirre *et al.* 2003). Além disso, autores sugerem uma importante função não apenas do tamanho, mas também da dureza na seleção de presas por espécies insetívoras (Freeman 1979). Com isso, apesar de provavelmente todas as espécies de *Pteronotus* incluírem uma certa proporção de coleópteros em sua dieta, somente as espécies maiores terão condições biomecânicas de consumirem besouros grandes, pois a dureza desses artrópodes cresce mais rapidamente com o aumento da massa do que qualquer outro item alimentar (animal ou vegetal) consumido por morcegos (Aguirre *et al.* 2003). Essa evidência prediz, por exemplo, que espécies do complexo *P. parnellii* possuem condições de comer um amplo espectro de tamanhos de coleópteros, mas que há uma predileção pelos maiores devido ao maior retorno energético dos mesmos. Ao mesmo tempo, *P. quadridens* só consegue processar coleópteros minúsculos, por possuir uma força de mordida inferior, enquanto *P. davyi* tende a consumir artrópodes não-coleópteros (Adams 1989). Devido ao comportamento dos morcegos de pré-processamento intenso do alimento na mastigação (Aguirre *et al.* 2003), o consumo de coleópteros demanda uma robusta musculatura masticatória associada. Esse fato possui particular importância na compreensão das variáveis mais divergentes nos crânios de Mormoopidae, que provavelmente se relacionam à dureza dos alimentos consumidos por cada uma das espécies.

Outras distâncias que também apresentaram alta divergência na análise por SRD foram BA-OPI e NA-BR. A interpretação da razão pela qual esses caracteres variaram tanto é menos óbvia que para os demais, apesar de algumas possibilidades serem levantadas. No caso do BA-OPI, ele representa a largura do forâmen magno, que está relacionado ao alinhamento do crânio com relação ao resto do corpo do organismo através da coluna cervical. Diferentes estratégias de forrageamento (intimamente relacionadas às características de voo) e preferências alimentares podem exercer influência sobre esse ângulo de alinhamento, de modo a facilitar a captura das presas durante o voo. Por outro lado, BA-OPI também representa a variável que mais diverge em matrizes de mamíferos testadas, e o resultado encontrado pode ser meramente reflexo disso. Essa variável pode estar mais relacionada com o esqueleto axial, em particular da articulação entre o crânio e a primeira vértebra, do que com o crânio propriamente (Kessel *et al.* 1990; Skuntz *et al.* 2009), o que justificaria as baixas correlações verificadas com outras variáveis cranianas. Para o NA-BR, a divergência encontrada provavelmente é reflexo da razão entre altura e comprimento total do crânio, que caracteriza as diferentes espécies do táxon e é bastante acentuada na transição do rostro para o início da caixa craniana (ver Figura 2.12, Capítulo 2). Sendo assim, a distância do NA ao BR em espécies de *Pteronotus* com os crânios mais planos, como *P. macleayi* e o complexo *P. parnellii*, vai sofrendo uma gradual redução e inclinação nas espécies *P. davyi* e *P. gymnonotus*, que possuem o rostro levemente voltado para cima, até o extremo observado em *Mormoops*, com o NA situado numa “depressão” formada pela curvatura do osso nasal, e o BR muito próximo, na sutura do osso frontal (bastante reduzido) com o enorme parietal encontrado nesse gênero.

Influência da filogenia e morfologia nos padrões fenotípicos

Os testes de correlação das similaridades fenotípicas com filogenia e evolução das médias dos caracteres em Mormoopidae retornaram resultados em parte contraditórios. No geral, correlações negativas e significativas (ou marginalmente significativas) foram observadas somente nas comparações entre matrizes de populações. Os resultados dos testes utilizando as matrizes fenotípicas de espécie chegaram a apresentar correlações negativas, mas esses valores foram muito baixos, raramente ultrapassando -0.2 nas comparações tanto com distâncias filogenéticas como morfológicas. Acredito que a discrepância no resultado entre os dois conjuntos de matrizes se deva principalmente ao fato de algumas matrizes de espécies terem sido mal estimadas. Como já explicado anteriormente, as matrizes de espécies de *P. personatus*, *P. psilotis* e principalmente, *P. rubiginosus*, podem conter variação interespecífica na sua estrutura, influenciando nas estimativas de similaridade obtidas entre elas e as demais espécies. As matrizes de populações, por sua vez, tendem a apresentar valores de similaridade mais confiáveis, devido à delimitação geográfica aplicada. Com isso, os testes de Mantel não detectaram uma correlação evidente das similaridades entre as matrizes de espécies com as distâncias filogenéticas ou morfológicas, enquanto para matrizes de populações sim.

No que se refere aos testes realizados com matrizes de populações, inicialmente foram encontradas associações significativas apenas entre a similaridade estrutural das matrizes fenotípicas e as distâncias de Mahalanobis, indicando que quanto maior a divergência na média dos caracteres, mais distintas são as

matrizes em Mormoopidae. O teste de Mantel retornou resultados significativos com as distâncias de Mahalanobis para as quatro matrizes de RS (COV e COR, observadas e ajustadas), enquanto duas comparações através de matrizes obtidas por KRZ (COV e COR ajustadas) foram marginalmente significativas ($0.05 < p < 0.1$). A decisão de refazer o teste de Mantel excluindo a matriz de população de *Pteronotus sp1* se baseou justamente na observação de que essa matriz exibia valores de similaridade muito baixos em todas as comparações e que, assim como aconteceu na análise com matrizes de espécies, provavelmente isso era consequência de ter sido mal estimada. Sendo assim, o teste 3, que excluiu essa matriz, resultou em correlações negativas e significativas das matrizes fenotípicas tanto com distâncias filogenéticas como morfológicas. Foram observadas seis correlações significativas dentre as comparações com as distâncias de Mahalanobis (mesmas do teste 1) e três com a filogenia (KRZ-COV e COR ajustados e RS-COV), sendo outras três marginalmente significativas ($0.05 < p < 0.1$).

Os resultados encontrados pelos testes de correlação das distâncias fenotípicas com distâncias filogenéticas e morfológicas sugerem que pelo menos alguma parte da estruturação observada nas matrizes pode ser atribuída à história evolutiva do grupo, assim como ser explicada pela semelhança morfológica das espécies. Diferentemente do que foi encontrado para morcegos da Família Phyllostomidae (Rossoni 2013), aqui pode-se afirmar que filogenia, evolução das médias e da estrutura de associação dos caracteres cranianos evoluíram de forma parcialmente dependente entre as espécies de Mormoopidae, ao menos pelo padrão de similaridade descrito para matrizes populacionais do grupo.

Presença de módulos nos crânios de Mormoopidae

O método utilizado no presente estudo se baseia na construção de hipóteses *a priori* para a detecção de modularidade com base em aspectos de desenvolvimento e função do crânio. Cada uma dessas hipóteses representa, em geral, uma hierarquia muito simples de um nível, presença ou ausência de correlações entre elementos, o que é considerado uma limitação do método. No caso da existência de correlações muito altas entre os componentes do módulo nasal, como foi observado para *P. quadridens*, por exemplo, em todos os outros módulos testados essas altas correlações serão observadas entre caracteres fora do módulo, o que diminuirá o valor da razão $AVG+/AVG-$ e poderá tornar o teste de correlação não significativo. Casos como esse demonstram que a presença muito evidente de um módulo no crânio pode “mascarar” a presença dos demais, por suas correlações se sobressairem no cálculo da razão de modularidade. Isso não significa que outros módulos não existem no crânio, e sim que os caracteres que o compõem podem estar associados com menor intensidade e o método falha em percebê-los. Isso deve ser levado em conta na interpretação dos resultados apresentados na Tabela 3.10. Por outro lado, a vantagem é que, embora seja um método grosseiro, ele é capaz de revelar os módulos mais evidentes, de maneira que o achado de uma correlação significativa, ou mesmo marginalmente significativa, deve ser considerado como de potencial importância biológica (Oliveira 2009). Além disso, nas hipóteses mais complexas (que englobam vários módulos) este problema é minimizado, dando um panorama geral da integração nas estruturas testadas.

Ao menos dois módulos distintos foram identificados para cada matriz de Mormoopidae testada. A única exceção foi a matriz populacional de *P. fuscus*, que apresentou resultados significativos somente para o módulo oral. Os módulos oral e nasal se sobressairam com frequência nos testes com relação às demais subregiões, sendo identificados na maioria das matrizes testadas. Quando consideramos a integração total, no entanto, que avalia a ocorrência conjunta de todos os módulos do crânio, verificamos que o resultado foi positivo em quase todas as matrizes. Isso indica que correlações mais intensas entre os caracteres dentro dos módulos são encontradas em todos os casos. A presença de módulos oral e nasal mais evidentes corroboraram trabalhos com outros grupos de mamíferos (Oliveira *et al.* 2009; Porto *et al.* 2009; Shirai & Marroig 2010; Hubbe 2013; Rossoni 2013). A exemplo do que foi explicado acima como limitação do teste, verificamos que os poucos casos onde o módulo oral ou nasal não foi significativo representam matrizes cujo outro módulo foi demasiadamente evidente. Apesar disso, a observação do índice de modularidade nos permite afirmar que os caracteres relacionados às funções mastigatória e respiratória estão fortemente associados em todas as matrizes de Mormoopidae. Essa intensa associação permitiria que o rosto sofresse um encurtamento/alongamento ao longo da filogenia, como é nítido no contraste entre os crânios de *Pteronotus* e *Mormoops*, sem que a estrutura perdesse sua coesão e funcionalidade.

A identificação do módulo da abóbada craniana, apesar de não ser um resultado comum, é congruente com os dados obtidos para outras linhagens de morcegos (Rossoni 2013). Foram encontrados valores de integração particularmente elevados nas matrizes de *P. davyi*, *P. personatus* e *P. parnellii*, além da matriz da população 2 de *P. rubiginosus*. A integração dos caracteres da abóbada também chamou a atenção nas matrizes de *M. megalophylla*, justamente pelo fato dessa espécie apresentar ossos parietais bastante inflados (região de proteção do cerebelo), o que corresponde a uma característica específica do gênero *Mormoops* dentre morcegos (Simmons & Conway 2001).

Foi encontrado um módulo evidente na região zigomática apenas na população 2 de *P. rubiginosus*. A ausência de correlação alta entre os caracteres dessa região é congruente com os resultados do SRD, que apontam para a existência de grandes dissimilaridades entre as matrizes nessa área do crânio. Se imaginarmos que diferentes preferências alimentares dentro do padrão insetívoro demandam exigências distintas da articulação tempomandibular e musculatura associada, faz sentido pensar que os caracteres dessa região precisam variar de maneira mais independente uns dos outros ao invés de conjuntamente. Essa independência permitiria que a variação de apenas um carácter (enquanto outros permanecem inalterados) já produzisse um perfil diferenciado (relação largura/altura/comprimento da região zigomática), atendendo as necessidades particulares de cada espécie.

Por fim, nenhuma das matrizes apresentou integração entre os componentes da base craniana, o que era esperado dentro do padrão descrito para outras ordens de mamíferos (Marroig & Cheverud, 2001; Oliveira *et al.*, 2009; Porto *et al.*, 2009; Shirai & Marroig, 2010) e também coincide com os resultados encontrados para morcegos da Família Phyllostomidae (Rossoni 2013).

A evolução nos crânios de Mormoopidae pode ser explicada por deriva genética?

O teste de deriva genética como único fator responsável pela diferenciação dos crânios na Família Mormoopidae foi refutado na maioria dos nós da filogenia, o que sugere que seleção natural atuou em pelo menos parte da diversificação morfológica observada atualmente no grupo. Seguindo uma ordem cronológica, das divergências mais basais para as mais recentes, os testes foram inequívocos em rejeitar a hipótese nula de deriva na origem do gênero *Pteronotus* e nos eventos de diversificação intragenéricos que originaram as espécies do complexo *P. parnellii* (nó 4) e separaram linhagens em cada um dos demais clados (1, 2 e 3) desse gênero. O resultado obtido para o nó de origem da família não foi tão esclarecedor, devido à contradição entre os dois testes. Enquanto o teste de regressão sugere que as matrizes dentro e entre as linhagens de Mormoopidae são proporcionais nesse ponto da filogenia, o teste de correlação aponta que diversos PCs da matriz sofreram seleção conjunta. A co-seleção entre PCs pode ocorrer quando eles interagem entre si para realizar alguma função comum ou quando fatores ambientais resultam em seleção em mais do que uma dimensão do morfoespaço.

A análise das matrizes W de cada um dos nós da filogenia permitiu a interpretação de quais variáveis contribuem mais em cada um dos PCs nessas matrizes e, desse modo, o que cada um deles representa biologicamente na estrutura dos crânios. A interpretação do significado de cada PC é importante para a compreensão de quais foram as direções do morfoespaço que variaram mais ou menos do que esperado segundo a hipótese de divergência entre as linhagens somente por deriva genética. Um padrão semelhante de contribuição das variáveis nos PCs foi observado entre as matrizes calculadas em cada nó, o que permitiu interpretar seus três primeiros PCs da mesma maneira. Assim, sabemos que o PC1 representa tamanho alométrico, já que apresentou valores com o mesmo sinal em todas as variáveis da matriz W, e exibiu valores absolutos proporcionalmente mais altos nos escores das espécies com maior comprimento de crânio. O PC2 parece estabelecer um contraste entre a proporção do rostro e da calota craniana na composição do crânio. Espécies com o rostro grande em relação ao neurocrânio possuem escores baixos, tais como *P. macleayi* e *P. quadridens*, enquanto espécies de neurocrânio mais volumoso, como *P. rubiginosus* e *M. megalophylla*, possuem altos escores (Tabela 3.13). As variáveis que mais influenciaram positivamente na variação do PC2 foram justamente aquelas relacionadas ao ponto PT (Anexo VII), que está localizado na sutura dos ossos frontal, parietal e alisfenóide, e que delimita, portanto, a transição do rostro para a calota. Assim, variações nessa região promovem expansão e alargamento dos ossos frontal e parietal, acompanhado de expansão no arco zigomático e redução na proporção do rostro. Uma interpretação similar foi obtida para o PC3. Esse vetor está associado principalmente à variação no neurocrânio, com expansão da variável BR-LD e retração das variáveis NA-BR e OPI-LD. Devido a presença de altos escores em algumas variáveis associadas ao ponto PT, o PC3 parece representar não apenas um eixo de variação dentro do neurocrânio, mas sim de robustez (relação comprimento/largura/altura) no crânio como um todo. Assim, espécies com crânios estreitos e longos (afilados) posicionam-se num extremo dos escores, enquanto crânios proporcionalmente mais largos e curtos

(robustos) ficam no outro extremo. Note que para esse PC, as espécies de *Mormoops* possuem valores negativos, juntamente com as espécies de *Pteronotus* de crânios afilados (Tabela 3.12). Isso porque apesar dos crânios de *Mormoops* serem relativamente mais largos, eles também são muito altos, o que os torna delicados. A partir do PC4 a interpretação se tornou bem mais complexa, passando a representar eixos de variação mais locais dos crânios de Mormoopidae, e que parecem contribuir com alguma modificação da variação descrita em um dos três primeiros PCs.

Em todos os nós onde os testes rejeitaram a hipótese nula foi observado que o PC1 era o mais variável, estando sempre acima do intervalo de confiança de 95% nas retas de regressão (Figura 3.5.) ou correlacionado com alguma outra dimensão do morfoespaço. Esse resultado levou a re-elaboração de ambos os testes (regressão e correlação) sem a utilização do primeiro componente principal da matriz W, com o objetivo de verificar se a evidência de seleção era confirmada para os demais eixos de variação. Todos os testes que rejeitaram a hipótese de deriva inicialmente permaneceram válidos, ou seja, também ocorreu seleção sobre outros eixos de variação dos crânios de Mormoopidae. Desse modo, o padrão geral capturado pelos testes de deriva nas linhagens de Mormoopidae indica a existência de muita divergência no primeiro componente principal entre as espécies, apesar de não estar limitada apenas a isso. O tamanho nesse grupo, assim como na grande maioria dos mamíferos, representa a dimensão multivariada de maior variância fenotípica, o que significa que possivelmente representa a linha de menor resistência evolutiva (Schluter 1996; Marroig e Cheverud 2005). O fato do tamanho alométrico ter sido coseleccionado com outras dimensões do morfoespaço em todos os nós testados sustenta a importância do tamanho na diversificação morfológica desses morcegos. Para que outros eixos de variação pudessem atuar na diversificação dos crânios, como foi constatado pelos testes realizados, foi necessário que houvesse também um aumento/diminuição dos crânios nas diferentes linhagens do grupo. Um resultado interessante foi a correlação entre os PC 1 e 2 encontrada somente no Clado 4 (nó 4). Do ponto de vista biológico, isso significa que a seleção atuou na divergência de tamanho e na variação entre rostro/neurocrânio simultaneamente nas espécies desse grupo. É importante lembrar que o Clado 4 é o único que possui um padrão de ecolocação distinto. Essa co-seleção nos dois maiores eixos de variação, portanto, pode ter agido como mecanismo efetivo para que todas as linhagens mantivessem a estrutura craniana funcional para a utilização de ciclos de alta frequência na sua orientação. Nos demais nós de Mormoopidae, a seleção conjunta ocorreu entre o tamanho e eixos de menor variação total, como o terceiro e quarto componentes principais. Também foi observada co-seleção entre a proporção de face/neurocrânio (PC2) e a robustez dos crânios (PC3) nos nós mais basais, sugerindo que esses eixos de variação influenciaram simultaneamente a estrutura de variação fenotípica durante a separação dos gêneros *Pteronotus* e *Mormoops* e a diversificação inicial dentro do gênero *Pteronotus*.

V. CONCLUSÕES

As matrizes fenotípicas em Mormoopidae se mostraram bastante similares, sugerindo que elas podem ser aplicadas para inferências no contexto macroevolutivo. O padrão de relação entre os componentes do crânio se manteve constante ao longo da diversificação do grupo. As intensidades de associações entre os caracteres dos crânios foram mais variáveis, mas ainda assim permaneceram similares e comparativamente baixas em relação a outros grupos de mamíferos em sua imensa maioria. De modo geral, os resultados encontrados permitiram a conclusão de que espécies de Mormoopidae, assim como outros grupos de Chiroptera, devem ser bastantes flexíveis em suas respostas evolutivas, pelo menos no que se refere à evolução fenotípica craniana. Este resultado, juntamente com a ausência de deriva verificada, sugerem que a reconstrução dos padrões de seleção neste grupo foram razoalmente bem estimados.

A variação craniana do grupo parece ter sido influenciada pela seleção natural. Ao menos nos eventos de diversificação que originaram o gênero *Pteronotus* e suas linhagens, a hipótese nula de deriva genética foi rejeitada. Os testes indicam que a linha de menor resistência evolutiva, definida como o primeiro componente principal, contém mais divergência (variação entre grupos) que o esperado ao acaso em todas as comparações, estando correlacionada com eixos menores de variação no crânio das espécies. Essa relação pode ter moldado as morfologias cranianas associadas aos principais grupos de espécies no gênero *Pteronotus*, e atuado como mecanismo para a manutenção de funções extremamente especializadas do crânio, como o padrão de ecolocação.

**Diversificação espacial e temporal
do gênero *Pteronotus***

I. INTRODUÇÃO

Processos determinantes na biodiversidade

A origem e evolução da diversidade biótica são questões que atraem o interesse de biólogos evolutivos desde os tempos de Darwin e Wallace. Perguntas como porque uma espécie ou grupo taxonômico está limitado ao seu espaço atual, que relação existe entre os continentes e sua biota, e qual a atuação do clima, topografia e interações interespecíficas na distribuição geográfica das espécies sempre motivaram pesquisadores (Wallace 1876; Simpson 1943; Mayr 1944), e hoje são reunidas como foco de investigação da biogeografia. Desde o seu surgimento como disciplina da biologia, estudos biogeográficos são fundamentados em conceitos ecológicos, evolutivos e geográficos, sendo influenciados de perto pelos padrões emergentes da sistemática, que instigam a busca por hipóteses para explicar sua origem (Brown & Lomolino 2006). Tais hipóteses podem ser ecológicas, quando invocam aspectos da biologia atual das espécies (interações interespecíficas e capacidade de dispersão) para explicar o padrão observado, ou históricas, quando associam alterações na distribuição dos organismos com a história evolutiva do planeta (por exemplo, movimentos tectônicos e alterações de massas de água no tempo geológico).

Padrões investigados pela biogeografia geralmente são assumidos como produto de especiação alopátrica, ou geográfica, que é considerado o processo mais simples e frequente de surgimento de novas espécies (Mayr 1942, Brown & Lomolino 2006). Alternativamente, fortes evidências são necessárias, e encontradas menos frequentemente, para que especiação simpátrica ou parapátrica sejam favorecidas (Coyne & Orr 2004). Dentro da biogeografia histórica, a vicariância se tornou o modelo mais comum na explicação dos padrões de distribuição alopátricos observados entre espécies numa filogenia, onde a correspondência entre os táxons e suas distribuições geográficas são utilizados para a formulação de hipóteses sobre o relacionamento histórico das áreas (Platnick & Nelson 1978). No entanto, modelos que incorporam tanto eventos vicariantes como dispersão têm sido utilizados mais recentemente para explicar padrões de relacionamento de áreas em filogenias (Brooks 2005, Halas *et al.* 2005), fornecendo uma hipótese alternativa à vicariância estrita. Nesse caso, a distribuição alopátrica de linhagens também poderia ser consequência de repetidos eventos de dispersão ao longo do tempo (pulsos ou ciclos) para novos habitats a partir da área original de ocorrência da espécie (área ou centro estável), que eventualmente resultariam em isolamento e especiação (Erwin 1979). O modelo propõe que o padrão de distribuição das linhagens seria, inicialmente, semelhante ao modelo vicariante (distribuição alopátrica), por ser resultante de divergência da população ancestral em habitats espacialmente distintos, mas com o tempo levaria a um obscurecimento desse padrão pela ocorrência de outros eventos de dispersão, produzindo uma relação reticulada entre as áreas ocupadas (Halas *et al.* 2005) e um padrão diagnóstico na filogenia, onde espécies proximamente relacionadas ocupam a mesma área geográfica (Antonelli *et al.* 2009).

A região Neotropical representa umas das áreas mais diversas do planeta (Meyers *et al.* 2000) e muitos mecanismos históricos e ecológicos foram hipotetizados para explicar o acúmulo de linhagens e a origem dos

padrões biogeográficos observados nessa região (Haffer 1969; Stehli & Webb 1985; Ayres & Clutton-Brock 1992; Bush 1994; Kaufman 1995; Antonelli *et al.* 2009). Inúmeros padrões de diversificação de linhagens descritos na região têm sido tradicionalmente atribuídos a eventos vicariantes, como o estabelecimento do canal do Panamá, o soerguimento dos Andes e a dinâmica de rios, mediados por eventos geológicos no final do Terciário, ou às mudanças climáticas recentes que teriam ocorrido ao longo dos últimos 2.6 milhões de anos (Rull 2008). Revisões recentes a respeito do tema sugerem que não existe uma tendência dos eventos de especiação estarem concentrados em somente um desses períodos, e que propostas enfatizando apenas um desses fatores fornecem perspectivas incompletas sobre o padrão de biodiversidade atual (Rull 2008, 2011).

Apesar de apresentarem seu pico de diversidade nos neotrópicos (Simmons 2005), os morcegos não contribuíram substancialmente para discussões iniciais acerca da origem e biogeografia de mamíferos nessa região, principalmente devido ao seu registro fóssil escasso (Morgan & Czaplewski 2012). Além disso, por serem o único grupo com capacidade de vôo, as espécies de morcegos geralmente possuem altas capacidades de dispersão e amplas distribuições, características pouco atrativas no contexto da biogeografia histórica (Lim 2009). Durante as últimas décadas, no entanto, o desenvolvimento de métodos em sistemática filogenética incorporando dados moleculares acelerou o descobrimento de padrões em muitos grupos de mamíferos neotropicais, incluindo morcegos, e proporcionou o aparecimento de métodos de datação para estimar a idade de clados e espécies, fornecendo uma base de dados maior e melhor para que abordagens biogeográficas fossem realizadas (Brown & Lomolino 2006). Após isso diversas linhagens neotropicais de Chiroptera já foram alvo de estudos biogeográficos que buscavam inferir locais de origem e fatores associados ao seu padrão de diversificação (Dávalos 2005, 2006, 2007; Lim 2008; Velazco & Patterson 2013) assim como foram utilizadas em investigações biogeográficas mais amplas (Teeling *et al.* 2005; Rojas *et al.* 2012; Ramos Pereira & Palmeirim 2013).

Hipóteses sobre o padrão de diversificação em Mormoopidae

A biogeografia da Família Mormoopidae foi primeiramente abordada por Smith (1972), que ressaltou a importância das Grandes Antilhas (Cuba, Jamaica, Hispaniola e Porto Rico) na evolução e diferenciação do grupo. O autor propôs uma origem dessa família no sul da América Central ou noroeste da América do Sul, com a existência de repetidos eventos de dispersão do México ou da América Central para a colonização das ilhas do Caribe, que teriam dado origem inicialmente às espécies endêmicas da região, *Pteronotus macleani* e *P. quadridens*, e posteriormente às linhagens insulares do complexo *P. parnellii*. O autor discorre sobre a influência dos eventos geológicos e climáticos do final do Terciário e Quaternário na diversificação desse grupo, tanto nas ilhas como no continente, associando o padrão de distribuição das subespécies de alguns táxons à hipótese dos Refúgios (Haffer 1969).

Outra hipótese sobre a biogeografia de Mormoopidae foi levantada por Czaplewski & Morgan (2003), que sugerem a colonização das Antilhas pelo grupo no início de sua história evolutiva, e que a dispersão para a América do Sul ocorreu somente após o surgimento do canal do Panamá, durante o Plioceno. Essa hipótese é

retomada pelos autores posteriormente (Morgan & Czaplewski 2012), ao reportarem a existência de um fóssil na família datando do Terciário (Oligoceno), há cerca de 31 milhões de anos (M.a.). Esse novo mormoopídeo é considerado mais semelhante a *Mormoops* que *Pteronotus* baseado em algumas características dentárias e de pós-crânio e ocorre em duas faunas separadas na península da Flórida (I-75 Alachua County e Brooksville 2 Hernando County). Para destacar a relevância dessa descoberta, o fóssil mais antigo da família anteriormente conhecido era um esqueleto parcial de *P. parnelii* de El Salvador datado do início do Pleistoceno (Webb & Perrigo 1984). A existência de um fóssil do Oligoceno na Flórida, segundo os autores, indica uma origem na zona temperada da América do Norte para a Família Mormoopidae, apesar da sua atual distribuição neotropical. Por fim, essa distribuição mais ampla de Mormoopidae no passado também representaria uma nova rota de dispersão de linhagens ancestrais para as Grandes Antilhas, que abriga uma elevada diversidade de fósseis pleistocênicos e riqueza de espécies atual, reforçando a hipótese de Czaplewski & Morgan (2003) de que o grupo passou por um longo período de evolução insular.

Um único trabalho investigando o padrão biogeográfico da Família Mormoopidae através de dados moleculares foi realizado até hoje. Utilizando dois marcadores mitocondriais (Citocromo b e 16S) e um nuclear (RAG2), Dávalos (2006) inferiu as relações filogenéticas no grupo e testou qual das hipóteses biogeográficas acima descritas explicava melhor o padrão filogenético encontrado. O resultado corrobora a hipótese de origem do grupo no norte da sua distribuição atual (Czaplewski & Morgan 2003). A autora descreve maiores divergências entre América Central e Antilhas na filogenia do grupo do que entre linhagens meso e sul-americanas, sugerindo que os mormoopídeos diversificaram no México, América Central e Grandes Antilhas antes de dispersarem para o sul. Apesar de a hipótese de origem da Família Mormoopidae na região norte do Neotrópico ser suportada pelo registro fóssil, inferências sobre locais e eventos que influenciaram a diversificação do gênero *Pteronotus* foram limitadas por inconsistências ou pouca resolução nas relações dentro do grupo. Desse modo, um estudo utilizando uma hipótese filogenética robusta para inferir datas de diversificação e testar possíveis fatores responsáveis pelo padrão atual de distribuição das espécies do gênero *Pteronotus* torna-se interessante.

II. MATERIAL E MÉTODOS

Amostras e Marcadores moleculares

Dentre os espécimes que compunham o conjunto de dados utilizado no Capítulo 1, foram selecionados 36 para a realização das análises do presente capítulo, sendo 32 espécimes do gênero *Pteronotus* e quatro grupos externos (Tabela 4.1). O *dataset* composto por 5 genes, conforme definido no Capítulo 1, foi selecionado para as análises por conter todas as 15 linhagens de *Pteronotus* reconhecidas como espécies pelo resultado conjunto dos capítulos anteriores, e para as quais dados moleculares estavam disponíveis. Cada uma dessas linhagens foi representada nas análises biogeográficas por um a quatro indivíduos. A linhagem não descrita do Clado 3 (grupo *personatus*) representada por um único espécime da Guatemala (*Pteronotus* sp2) também foi incluída na análise de datação da filogenia.

Estimativas de tempo de divergência

Estimativas do tempo de divergência entre as linhagens / clados encontrados foram realizadas utilizando o pacote BEAST v.1.8 (Drummond *et al.* 2012), uma plataforma com diversos programas que integra diferentes análises moleculares por inferências bayesianas, utilizando modelos de relógio molecular estrito ou relaxado para mensuração de tempo em filogenias.

Como mencionado no Capítulo 1, um esquema particionado que reconhecia modelos de substituição distintos para cada uma das posições codificantes dos marcadores mitocondriais foi o que melhor se adequou à variação dos dados. Desse modo, o conjunto de cinco marcadores utilizado para a inferência filogenética no BEAST foi dividido em nove partições com modelos de substituição nucleotídica independentes, conforme definido previamente no programa Partition Finder (Quadro 1.1). As taxas de evolução das partições dos marcadores mitocondriais foram ligadas de modo a gerar apenas uma estimativa para a molécula, e mantidas independentes para os demais marcadores. A estimativa de uma só filogenia (árvore) a partir de todas as partições foi configurada. A não adequação dos conjuntos de dados ao modelo de relógio molecular estrito foi confirmada no programa MEGA, o que levou à adoção do relógio molecular relaxado lognormal, que permite a variação nas taxas mutacionais ao longo da árvore (Drummond *et al.* 2006). A análise utilizou como *tree prior* o modelo de especiação de Yule, seguindo uma distribuição exponencial de média 0.8 (yule.birthRate). Os *priors* utilizados para as taxas de substituição nas partições (ucld.mean) seguiram um modelo de distribuição lognormal com média 0.05 substituições/sítio/milhões de anos para o DNA mitocondrial (mtDNA) e 0.02 substituições/sítio/milhões de anos para os íntrons, com desvio igual a 2 (Drummond *et al.* 2006).

A árvore recebeu um ponto de calibração fóssil baseado na existência de uma espécie de Mormoopidae datando do Oligoceno (cerca de 31 M.a., Morgan & Czaplewski 2012). Essa evidência foi incorporada na análise como especificação da distribuição *a priori* do tempo de divergência do nó calibrado (Heled & Drummond 2010). Ou seja, a idade desse fóssil foi utilizada como limite inferior de uma distribuição lognormal que define o intervalo de separação dos gêneros *Pteronotus* e *Mormoops*. A análise foi conduzida por 200 milhões de gerações, com as cadeias MCMC sendo amostradas a cada 20000 gerações. As árvores e parâmetros estimados equivalentes aos 10% iniciais da análise foram desconsiderados das sumarizações dos resultados (*burn-in*). A convergência dos parâmetros da análise foi verificada no programa Tracer v.1.6 e os programas TreeAnnotator v.1.8 e FigTree v.1.4 foram utilizados para obtenção e visualização da árvore contendo as estimativas de divergência dos grupos.

Tabela 4.1. Relação do número de espécimes incluídos por linhagem nas análises do Capítulo 4.

Clado	Linhagem	Nº Espécimes
1	<i>P. fulvus</i>	1
1	<i>P. davyi</i>	2
1	<i>P. gymnonotus</i>	3
2	<i>P. macleayi</i>	1
2	<i>P. quadridens</i>	2
3	<i>P. personatus</i>	3
3	<i>P. psilotis</i>	2
3	<i>Pteronotus sp2</i>	1
4	<i>P. rubiginosus</i>	4
4	<i>Pteronotus sp1</i>	2
4	<i>P. parnellii</i>	2
4	<i>P. pusillus</i>	1
4	<i>P. portoricensis</i>	2
4	<i>P. fuscus</i>	1
4	<i>P. mesoamericanus</i>	3
4	<i>P. mexicanus</i>	2
	<i>M. megalophylla</i> , <i>T.</i>	
Grupos externos	<i>cirrhosus</i> , <i>G. soricina</i> , <i>P.</i> <i>kappleri</i>	4

Inferência de áreas ancestrais

Inferências biogeográficas foram realizadas através do pacote BioGeoBEARS (Matzke 2013), disponível no ambiente de programação R (R Development Core Team 2013). Esse pacote foi desenvolvido para comparar, dentro de uma mesma abordagem, diferentes modelos de inferência de áreas ancestrais sobre filogenias, que utilizam parâmetros referentes a eventos biogeográficos distintos (expansão e retração da distribuição, especiação por simpatria e vicariância e efeito-fundador). Foram implementados no BioGeoBEARS três modelos bastante utilizados em trabalhos biogeográficos: DIVA (Ronquist 1997), DEC (Ree & Smith 2008) e BayArea (Landis *et al.* 2013), em uma abordagem comum de máxima verossimilhança (ML). No modelo estabelecido pelo DIVA (*dispersal-vicariance analysis*), distribuições ancestrais são inferidas com base em uma matriz tridimensional de custos derivada de um modelo biogeográfico simples: são estabelecidos critérios de otimização e custo para eventos de extinção (custo 1 por área perdida) e dispersão (custo 1 por área ganha), enquanto vicariância e especiação simpátrica não geram custo (Ronquist 1997). O modelo DEC (*dispersal-extinction-cladogenesis*) estabelece eventos de dispersão e extinção local de linhagens em um conjunto de áreas discretas como sendo eventos estocásticos ao longo do tempo, incorporando informações sobre o tempo de divergência entre linhagens e a existência de conexões entre as áreas (Ree *et al.* 2005). O número esperado de cada tipo de evento ao longo de um ramo filogenético é proporcional ao tamanho desse ramo (Lamm & Redelings 2009). O modelo do BayArea utiliza cadeias de Markov (MCMC) para estimar valores de

probabilidade posterior dos padrões biogeográficos alternativos e dos parâmetros influentes na evolução da distribuição a partir de uma matriz de presença/ausência e uma filogenia calibrada (Landis *et al.* 2013). É importante ressaltar que os modelos testados pelo BioGeoBEARS dos métodos DIVA e BayArea representam implementações por ML de análises originalmente baseadas em parcimônia e inferência bayesiana, respectivamente. O pacote também permite a adição de um parâmetro extra nos modelos que prevê a ocorrência de dispersão seguida por especiação por efeito fundador (modelo +J). Essa implementação é relevante devido ao fato de especiação via efeito-fundador ter se apresentado como um processo crucial em diversos clados investigados, embora seja melhor mensurado em sistemas insulares (Matzke 2014). No total, seis modelos foram comparados, cada um dos acima citados, com e sem efeito fundador. Os modelos biogeográficos foram comparados estatisticamente através do Critério de Akaike - AIC (Burnham & Anderson 2002), e tais valores foram transformados em pesos pelo *Akaike weight* (AICwt - Wagenmakers & Farrell 2004), que possibilitam sua interpretação direta como probabilidades condicionais.

Para realizar estas análises, duas fontes de dados foram necessárias. A primeira delas corresponde a uma árvore ultramétrica (onde os terminais são igualmente distantes da raiz) fornecendo as relações filogenéticas entre as linhagens investigadas, com seus respectivos comprimentos de ramos; a árvore resultante da análise do BEAST foi utilizada. A segunda informação diz respeito à delimitação de áreas ao longo da distribuição do grupo, para criação de uma matriz de ocorrência dos táxons. As 15 espécies determinadas na filogenia foram codificadas como presentes/ausentes em seis regiões geográficas: América Central (AC), Grandes Antilhas (GA), Norte da América do Sul ou Costa do Caribe (CC), Pequenas Antilhas (PA), Região Amazônica (AM) e Escudo Brasileiro (EB), este abrangendo partes dos biomas Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica. Essa divisão foi adaptada de Velazco & Patterson (2013), que propuseram um conjunto de áreas similar para reconstruir padrões biogeográficos em outro gênero de morcegos neotropicais. Foram estabelecidos cenários que permitiam aos ancestrais de cada nó ocupar até quatro áreas, que corresponde à extensão geográfica máxima observada entre as linhagens atuais de *Pteronotus*. A dispersão entre áreas não contíguas foi limitada, de modo a expressar valores menos prováveis de colonização sem que a área intermediária fosse ocupada. Devido ao desconhecimento da distribuição geográfica da linhagem não descrita do Clado 3 (*Pteronotus* sp2), esse espécime foi removido da filogenia utilizada para a reconstrução de áreas ancestrais. Os grupos externos também foram removidos, já que eles estão sub-representados do ponto de vista taxonômico na filogenia e associados a longos comprimentos de ramos, fatores que interfeririam negativamente no resultado da análise. Além disso, o objetivo da reconstrução era inferir a distribuição apenas para os ancestrais do gênero *Pteronotus*.

III. RESULTADOS

Estimativas de tempo de divergência

O alinhamento utilizado na análise totalizou 3368 pares de bases, com 1481 sítios variáveis, dos quais 1049 parsimoniosamente informativos. As árvores estimadas no BEAST foram resumidas através do método de credibilidade máxima dos clados, que gera a árvore com o maior produto de probabilidades posteriores de todos os nós. A topologia está apresentada na Figura 4.1, e recupera o mesmo padrão de relacionamento encontrado pelas análises do Capítulo 1 (Figura 1.6). São observados quatro clados, compostos pelas mesmas espécies descritas anteriormente. O Clado 4, que engloba espécies do complexo *P. parnellii*, foi o primeiro a divergir dentro do gênero, seguido do grupo *P. personatus* (Clado 3). Por fim os Clados 1 e 2 são proximamente relacionados, tendo divergido mais recentemente na história evolutiva do grupo. A única diferença verificada entre as topologias das Figuras 4.1 e 1.4 está nas relações dentro do Clado 4C, onde a inferência fornecida pelo BEAST sugere uma relação de ancestralidade mais recente entre *P. mesoamericanus* e *P. mexicanus*, com *P. fuscus* assumindo uma posição basal dentro do clado.

A estimativa do tempo de divergência indica que o Ancestral Comum Mais Recente (ACMR) do gênero *Pteronotus* surgiu no início do Mioceno, há 17.6 milhões de anos (M.a.), com a estimativa do intervalo de confiança (95% HPD) sendo entre 13 e 22.8 M.a. A origem da Família Mormoopidae foi estimada como tendo ocorrido há aproximadamente 33 M.a. (95% HPD = 30.1 – 40.9 M.a.). Observa-se que os eventos de diversificação dando origem aos principais grupos em *Pteronotus* estão bem distribuídos ao longo da filogenia. Assim, a separação entre o Clado 3 e o ancestral dos Clados 1 e 2 teria ocorrido cedo na história evolutiva do gênero (~15.3 M.a.), sendo sucedida pela separação dos Clados 1 e 2 (~12.5 M.a.) e finalmente pelo surgimento dos grupos de espécies proximamente relacionadas (entre 8.7 e 3.2 M.a.). As radiações dentro dos Clados 1, 3 e 4 parecem ser recentes, tendo ocorrido no decorrer do Plioceno, com os pares de espécies-irmãs divergindo nos últimos 3 M.a. As espécies *P. macleayi* e *P. quadridens* (Clado 2) possuem um ACMR mais antigo que os demais pares, representando linhagens evolutivas que teriam divergido há mais de 8 M.a. A Tabela 4.2 fornece as idades do ACMR das linhagens que foram representadas por mais de um espécime na análise.

Inferência de áreas ancestrais

Os resultados obtidos pelos seis modelos biogeográficos testados no BioGeoBEARS são apresentados na Tabela 4.3, que descreve os valores de Log-verossimilhança (LnL) encontrados para cada um deles. As estatísticas comparativas sugerem que o modelo DIVA é o que melhor reproduz os estados ancestrais na filogenia do gênero (LnL = -33.59; AIC = 71.35). Sua comparação com o modelo de segundo melhor resultado (DIVAj) aponta maior probabilidade para o modelo DIVA (AICwt = 0.71 *versus* AICwt = 0.29 do DIVAj).

Figura 4.2. Árvore ultramétrica com datas de divergência no gênero *Pteronotus* e grupos externos, obtidas através da análise com calibração fóssil realizada no software BEAST. As barras representam o intervalo de tempo correspondente a 95% das probabilidades posteriores (95% HPD). Escala em milhões de anos. P = Plioceno; Pl = Pleistoceno. Clado 4A = *P. rubiginosus* e *Pteronotus sp1*; Clado 4B = *P. parnellii*, *P. pusillus* e *P. portoricensis*; Clado 4C = *P. fuscus*, *P. mesoamericanus* e *P. mexicanus*.

Tabela 4.2. Estimativa de idade do Ancestral Comum Mais Recente (T_{ACMR}) das espécies do gênero *Pteronotus* que foram representadas na análise de datação por dois ou mais espécimes. M.a. = milhões de anos.

Espécie	T_{ACMR} (M.a.)
<i>P. davyi</i>	0.135
<i>P. gymnonotus</i>	0.134
<i>P. quadridens</i>	0.269
<i>P. psilotis</i>	0.201
<i>P. personatus</i>	0.084
<i>Pteronotus</i> sp1	0.165
<i>P. rubiginosus</i>	0.115
<i>P. portoricensis</i>	0.087
<i>P. parnellii</i>	0.131
<i>P. mesoamericanus</i>	0.354
<i>P. mexicanus</i>	0.145

Tabela 4.3. Descrição dos valores de Log-verossimilhança (LnL) para os seis modelos testados - DIVA, DIVAj, DEC, DECj, BAYAREA e BAYAREAj. Os valores de LnL foram comparados pelo critério de Akaike (AIC). Os dois melhores valores de LnL estão destacados em negrito, assim como o AIC do melhor modelo. AICwt calculado apenas entre os dois modelos com melhores valores de AIC. N° parâm. = número de parâmetros testados pelo modelo.

Modelo	N° Parâm.	LnL	AIC	AICwt
DEC	2	-37.00	78.01	--
DIVA	2	-33.68	71.35	0.71
BAYAREA	2	-49.23	102.50	--
DECj	3	-35.58	77.16	--
DIVAj	3	-33.59	73.18	0.29
BAYAREAj	3	-40.08	86.17	--

A implementação do modelo DIVA envolve dois parâmetros livres (d - taxa de dispersão/aumento de distribuição, e e - taxa de extinção/retração de distribuição), e parâmetros fixos de cladogênese: probabilidades iguais de vicariância em todos os tamanhos de distribuição; ausência de especiação por efeito-fundador; e eventos de especiação simpátrica limitados a originar espécies distribuídas em somente uma área. O resultado da reconstrução de áreas ancestrais através do DIVA está apresentado na Figura 4.2. O modelo sugere que o ancestral comum do gênero *Pteronotus* ocupava uma ampla área geográfica, ocorrendo desde a América Central até a Região Amazônica. Essa também foi a distribuição proposta para o ancestral do Clado 4 e para a linhagem que deu origem aos Clados 1, 2 e 3. A distribuição encontrada para o ancestral do Clado 3 também foi ampla, diferindo apenas na inclusão do escudo Brasileiro e exclusão das Grandes Antilhas na reconstrução. Para os demais eventos de cladogênese, a maioria mais recentes, as estimativas foram mais restritas. Foi encontrada uma provável origem dos Clados 1 + 2 e dos clados irmãos dentro do Clado 4 (B+C) a partir de ancestrais distribuídos nas Grandes Antilhas e América Central, assim como a origem do Clado 4C na Amazônia.

Figura 4.2. Estimativa de distribuição geográfica dos nós ancestrais da filogenia do gênero *Pteronotus* segundo o modelo DIVA. (A) Distribuição atual do gênero (parte colorida do mapa), apresentando as divisões biogeográficas utilizadas para codificar a ocorrência das espécies: AC = América Central, GA = Grandes Antilhas, PA = Pequenas Antilhas, CC = Costa do Caribe, AM = Amazônia, EB = Escudo Brasileiro. (B) Reconstrução das áreas ancestrais sobre a árvore ultramétrica, com a distribuição atual das espécies exibida no lado direito. Os números e letras se referem aos clados recuperados na filogenia de *Pteronotus*, descritos no Capítulo 1. Em cada nó é apresentada a área ou combinação de áreas biogeográficas que possuem a maior probabilidade marginal de representarem a distribuição geográfica daquele ancestral.

IV. DISCUSSÃO

Padrão temporal e geográfico da evolução do gênero Pteronotus

Os resultados da análise de datação sugerem que os eventos iniciais de cladogênese no gênero *Pteronotus* foram graduais, abrangendo um longo intervalo de tempo dentro da sua história evolutiva. A origem do gênero, entre 13 e 23 milhões de anos (M.a.), corresponde a pouco mais da metade da idade do ancestral comum mais recente (ACMR) da família Mormoopidae, que foi estimada como possuindo no mínimo 30 M.a. Essa peculiaridade da filogenia do grupo indica que o ancestral comum das linhagens de *Pteronotus* passou por um longo período de evolução sem sofrer cladogênese, ou que linhagens basais que preenchiam essa lacuna de mais de 15 M.a. foram extintas. O ancestral comum das linhagens de *Pteronotus* é bastante antigo (~ 18 M.a.), equivalente à idade de divergência entre gêneros de outras famílias de Chiroptera (Lim 2008; Velazco & Patterson 2013). Ainda assim, *Pteronotus* possui um número pequeno de espécies, comparativamente a outros gêneros de morcegos, que são homogêneas na morfologia craniana e características externas. Essa variação fenotípica discreta obscureceu a diversidade de espécies diagnosticadas no gênero pela taxonomia morfológica, as quais são caracterizadas por profundas divergências genéticas (Tabela 1.4, Capítulo 1).

A reconstrução biogeográfica suporta um modelo majoritariamente vicariante para explicar o padrão de distribuição geográfica do gênero *Pteronotus* (Tabela 4.2). Esse modelo propõe ancestrais amplamente distribuídos no início da história evolutiva do gênero, o que de certo modo não acrescenta suporte a nenhuma das hipóteses biogeográficas do grupo (Smith 1972; Czaplewski & Morgan 2003). É importante lembrar, no entanto, que a distribuição ancestral ótima segundo o método de busca do DIVA é aquela que minimiza o número de eventos de dispersão e extinção. Com isso, esse modelo possui um viés de evitar eventos iniciais de dispersão e tende a reconstruir áreas ancestrais amplas nos nós mais basais para explicar os padrões de distribuição geográfica observados nos terminais da filogenia (Ronquist 1997; Ree *et al.* 2005). No caso do gênero *Pteronotus*, onde a distribuição de algumas espécies não se encaixa no modelo explicitamente vicariante, a análise pode artefactualmente ter reproduzido um ancestral cuja distribuição está associada ao número máximo de áreas geográficas limitadas na análise (Lamm & Redelings 2009).

O padrão de distribuição das espécies de *Pteronotus* mostra que as áreas biogeográficas definidas na análise são homogeneamente ocupadas pelas espécies dos diferentes clados do grupo. Nota-se que todas as áreas incluídas na distribuição geográfica do gênero contêm entre duas e quatro espécies de *Pteronotus* ocorrendo em simpatria. Desse modo, uma das interpretações que emerge mais rapidamente através da observação da Figura 4.2 é a existência de um padrão replicado de distribuição. Os clados 1+2, 3 e 4 ocupam regiões geográficas similares, contendo linhagens análogas para cada uma das grandes regiões neotropicais: América do Sul, América Central e Grandes Antilhas. As únicas excessões a esse padrão observadas nos dados são a ausência de uma linhagem do Clado 3 (grupo *personatus*) nas Grandes Antilhas, e a ampla distribuição de *P. gymnonotus*. Esse padrão replicado entre as áreas geográficas dentro da filogenia de *Pteronotus*, acrescido do

fato das réplicas não possuírem tempos de diversificação similares, é sugestiva de que o grupo pode representar um exemplo de diversificação em pulsos (*taxon pulse diversification*, Erwin 1979), que resulta de episódios alternados de vicariância e expansão, dando origem a um padrão diagnosticável de relacionamento entre as áreas.

O modelo de diversificação em pulsos assume que a distribuição geográfica da espécie ancestral flutuaria em torno de um centro estável, que era permanentemente ocupado, e que eventos de dispersão promovendo a ocupação de novas áreas ocorreriam de tempo em tempo. Essa dispersão poderia ser interrompida pela formação de barreiras, o que produziria episódios de especiação por vicariância. A quebra posterior da barreira ocasionaria nova frente de expansão, acompanhado por outros episódios vicariantes (Halas *et al.* 2005). Tal modelo possui predições que são esperadas no padrão de relacionamento geral dos táxons numa filogenia, como a existência de linhagens filogeneticamente próximas distribuídas na mesma área, e tempos de origens distintos entre elas (Halas *et al.* 2005). Tais características são de fato observadas no padrão de diversificação inicial (separação das linhagens ancestrais dos clados 4, 3+2+1 e 2+1) de *Pteronotus*. Esse seria um cenário alternativo para a diversificação inicial do grupo em relação ao cenário estimado pela reconstrução biogeográfica do DIVA, que requer separações incongruentes e eventos de dispersão pós-especiação adicionais para explicar os sucessivos nós amplamente distribuídos na base da filogenia (Lim 2008). Um protocolo que permite a distinção entre pulsos e vicariância estrita na filogenia está disponível (Halas *et al.* 2005), mas não foi possível de ser executado em tempo para a inclusão no presente capítulo. Note que a diferença básica entre as duas hipóteses apresentadas no que se refere à distribuição geográfica é que o modelo de diversificação por pulsos implicaria em uma área de distribuição menos extensa para os ancestrais do gênero e dos clados 4 e 3+2+1.

Considerar que a diversificação no gênero *Pteronotus* ocorreu principalmente por vicariância estaria de acordo com a biologia das espécies atuais. Todas elas são cavernícolas obrigatórias, formando densas colônias de milhares de indivíduos, que se abrigam preferencialmente em sistemas de amplas cavernas com elevadas temperatura e umidade (Morgan & Woods 1986; Morgan & Czaplewski 2012). Assumindo que essa característica ecológica estava presente na população ancestral do grupo, sua dispersão foi possivelmente limitada à presença de áreas cársticas onde os indivíduos pudessem se alojar. Aliado ao fato de mormoopídeos serem sensíveis a baixas temperaturas (Bonnacorso *et al.* 1992), o período de resfriamento global e variações no nível do mar que caracterizou o Mioceno (Miller *et al.* 2005) pode ter provocado heterogeneidades no ambiente que facilitaram o eventual isolamento de populações desse táxon.

Entretanto, dispersão é um evento necessário em ambos os modelos apresentados. Assim, um cenário com episódios de expansão e contração biótica com isolamento periférico (especiação peripátrica), seguido de expansão subsequente para a área ancestral e reforço secundário entre a espécie ancestral e descendente (Coyne & Orr 2004), fornece uma explicação para os primeiros eventos de cladogênese de *Pteronotus* segundo a hipótese de diversificação por pulsos. Ao mesmo tempo, o modelo vicariante proposto pelo DIVA

implicaria que as populações ancestrais dos primeiros nós da filogenia: 1) tivessem sofrido especiação simpátrica dentro de sua extensa distribuição, ou 2) dispersassem em parte do continente após sofrerem especiação por vicariância, antes que o evento de cladogênese seguinte ocorresse.

Diversificação das linhagens continentais

Baseada nas hipóteses levantadas para explicar a diversificação de Mormoopidae (Smith 1972; Czaplewski & Morgan 2003), Dávalos (2006) testou algumas predições sobre a filogenia inferida que permitiriam corroborar qual o melhor cenário biogeográfico para o grupo. A partir dos resultados encontrados, a autora sugere que a diversificação dos mormoopídeos no norte de sua distribuição (México, América Central e Grandes Antilhas) teria ocorrido antes da dispersão desse grupo para o continente sul-americano, fornecendo suporte para a hipótese de Czaplewski & Morgan (2003). A filogenia apresentada por Dávalos (2006), no entanto, apresenta algumas inconsistências, derivadas do pequeno número de marcadores e da ausência de uma amostragem geográfica completa. A autora reporta maiores divergências entre linhagens do Caribe e continentais que entre linhagens meso e sul-americanas para embasar sua hipótese da diversificação do grupo. A filogenia aqui apresentada não está de acordo com essa relação. Enquanto as Grandes Antilhas abrigam duas espécies (*P. macleayi* e *P. quadridens*) que realmente possuem uma longa história de evolução autóctone e comprovam a existência de eventos de diversificação antigos no norte (~8 M.a.), as linhagens insulares do Clado 4 são um exemplo de ocupação recente (~3 M.a.) e possuem seu ACMR com as espécies mesoamericanas, contradizendo a hipótese de Dávalos (2006). O padrão de diversificação do Clado 4 indica que o ancestral das linhagens sul-americanas divergiu antes dos demais, e que a colonização da América do Sul pode ter acontecido ainda no Mioceno. Essa estimativa está em desacordo com a hipótese de ocupação tardia levantada por Morgan & Czaplewski (2003) e representa uma evidência de que a América do Sul pode ter tido um papel importante para a diferenciação desse conjunto de linhagens (Smith 1972).

A partir da estimativa de áreas ancestrais discutida acima para os primeiros nós da filogenia e levando-se em conta a distribuição geográfica das linhagens dentro dos clados, a hipótese de origem e diversificação do grupo no norte da distribuição atual não recebe suporte. A América Central, no entanto, parece ser um elemento comum na maioria dos nós ancestrais. Uma distribuição na América Central é inferida pelo modelo biogeográfico para o ancestral dos Clados 1+2 e dos clados 4B + 4C (Figura 4.2), e também está presente na hipótese de distribuição dos ancestrais basais a esses na filogenia. Levando-se em conta que a distribuição geográfica dos nós basais de *Pteronotus* pode ter sido menor que aquela sugerida pelo DIVA, pelos motivos explicitados anteriormente, uma origem para o grupo dentro da América Central, como sugerido por Smith (1972), é uma hipótese congruente com os dados biogeográficos. Desse modo, eventos estritamente vicariantes ou pulsos de dispersão e vicariância numa população distribuída nessa região podem ter originado os ancestrais dos Clados 4, 3+2+1 e 2+1, os quais teriam se diversificado posteriormente via especiação alopátrica, ocupando Grandes Antilhas, México e América do Sul.

Linhagens presentes nos Clados 1 e 3 (*P. fulvus* x *P. davyi* e *P. psilotis* x *P. personatus*) exibem um padrão de separação norte x sul, cuja zona de contato estaria na América Central segundo Smith (1972), mais especificamente na região da Costa Rica e Nicarágua (Tabela 2.4), o que pode ser evidência que essa região abrigava as respectivas populações ancestrais. Infelizmente em nenhum desses clados amostras moleculares do sul da América Central (Nicarágua, Costa Rica e Panamá) foram obtidas, a fim de se verificar sua posição na filogenia (se pertenceriam à linhagens sul-americanas ou mesoamericanas). No Clado 3, é possível inferir que a separação das linhagens ocorreu do norte para o sul, já que *P. psilotis*, que ocupa o México até à Guatemala, é basal à linhagem não descrita da Guatemala e a de *P. personatus* (Figura 4.1), que parece ter se diversificado recentemente (Tabela 4.1). É importante ressaltar que a reconstrução biogeográfica do Clado 3 pode ter sido prejudicada pelo fato da linhagem da Guatemala, exibida na Figura 4.1, estar omitida da inferência apresentada na Figura 4.2 (sua distribuição geográfica não é conhecida; ver discussão Capítulo 1). Consequentemente, a análise propôs um ancestral amplamente distribuído para as duas linhagens analisadas no Clado 3 (Figura 4.2), mas que pode não corresponder à área real ocupada por ele.

Colonização das Grandes Antilhas

Segundo Morgan & Czaplewski (2012), a habilidade de dispersão ativa sobre a água provavelmente foi um dos fatores promotores de diversificação da fauna neotropical de morcegos. Os movimentos tectônicos ocorridos até o início do Cenozóico proporcionaram o surgimento de pontes temporárias entre as massas de terra e facilitaram eventos de dispersão da fauna entre a América Central, norte da América do Sul e Ilhas do Caribe (Griffiths & Klingener 1988). No gênero *Pteronotus*, o resultado apresentado na Figura 4.2 aponta que existiram dois eventos independentes de colonização das Grandes Antilhas ao longo da história evolutiva do grupo. O primeiro corresponde à ocupação pelo ancestral das espécies *P. macleayi* e *P. quadridens*, entre 12 e 8 M.a., no Mioceno tardio, enquanto o segundo foi mais recente, durante a diversificação das linhagens insulares do Clado 4 no fim do Plioceno (entre 5 e 3.2 M.a.).

Diversas hipóteses foram propostas até hoje para explicar como a fauna continental conquistou as Grandes Antilhas, envolvendo uma disputa entre eventos vicariantes (Rosen 1975; Iturralde-Vinent & MacPhee 1999) e dispersão estrita (Koopman 1958; Hedges 1982, 2001). De acordo com os dados levantados por esses trabalhos, modelos vicariantes que envolviam a existência de pontes de terra ou arquipélagos (Proto-Antilhas e GAARlandia) poderiam explicar a ocupação das ilhas pela fauna até o Oligoceno (Griffiths & Klingener 1988), mas não padrões de diversificação que ocorreram na parte final do Terciário e Quaternário. A partir do Mioceno Médio (~16 M.a.), essas pequenas ilhas que serviriam como alpondras para a passagem da fauna do continente para as ilhas da Placa Caribenha já estariam amplamente separadas (Iturralde-Vinent & MacPhee 1999) e o único evento posterior a isso que causou uma diminuição sensível no isolamento das Antilhas (apesar de não ter existido ligação física) foi a diminuição no nível do mar durante as glaciações (Griffiths & Klingener 1988). Desse modo, as datas estimadas por este trabalho do ancestral comum e da divergência das linhagens de *Pteronotus* que atualmente ocupam as Grandes Antilhas (Fig. 4.1) permitem que o padrão de

distribuição das mesmas seja explicado somente por dispersão sobre a água (Morgan & Woods 1986). Essa dispersão pelo ancestral das espécies *P. macleayi* e *P. quadridens* teria ocorrido relativamente cedo na história evolutiva do gênero, como sugerido previamente (Smith 1972; Czaplewski & Morgan 2003).

Duas rotas de dispersão independentes têm sido utilizadas para explicar padrões de distribuição de morcegos nas Grandes Antilhas: uma delas propõe a colonização de Cuba ou Jamaica a partir do México ou América Central (Smith 1972; Koopman 1989; Morgan 2001), enquanto a outra sugere a ocupação a partir do norte da América do Sul, através das Pequenas Antilhas, chegando em Porto Rico (Baker & Genoways 1978). Dados filogeográficos (mtDNA) das espécies do Clado 2 são sugestivos de que a ocupação se deu a partir da Jamaica, que abriga os haplótipos mais basais dessas linhagens (Anexo III). No caso da espécie *P. quadridens*, cuja distribuição atual é mais ampla, o padrão filogeográfico se caracteriza por haplótipos basais da Jamaica, um clado contendo haplótipos de Cuba, e outro com haplótipos de Hispaniola e Porto Rico, o que oferece suporte para um ancestral proveniente da América Central, como sugerido pela reconstrução biogeográfica. A idade do ancestral das espécies *P. parnellii*, *P. pusillus* e *P. portoricensis* (clado 4B) coincide com o período de flutuações climáticas que marcou o final do Terciário e o Pleistoceno (Bagley & Johnson 2014). Nesse período, a diminuição no nível do mar entre 100 e 150 metros expôs áreas de terra que podem ter facilitado a dispersão desse grupo para Cuba a partir das penínsulas da Flórida ou Yucatán, ou para a Jamaica a partir do platô da Nicarágua (Griffiths & Klingener 1988), como pode ser visualizado na Figura 4.3. As relações filogenéticas observadas entre as espécies insulares do Clado 4 (Figura 4.1) suportam a hipótese de colonização das Antilhas a partir da Jamaica, que abriga a linhagem basal desse grupo (*P. parnellii*), enquanto Hispaniola e Porto Rico, ilhas mais afastadas do continente, possuem linhagens derivadas (*P. pusillus* e *P. portoricensis*, respectivamente). O conhecimento da posição filogenética da população que habita Cuba é fundamental para se inferir a rota de dispersão do ancestral do Clado 4B nas Grandes Antilhas. A existência de outra linhagem em Cuba, como sugerido no Capítulo 1, que apresentasse uma relação basal à *P. parnellii* (Jamaica), suportaria a hipótese de colonização das Antilhas a partir dessa ilha. Juntamente com o registro fóssil abundante dessa região, contando com espécimes do complexo *P. parnellii* de diversas ilhas das Bahamas e costa de Cuba (Morgan & Woods 1986), além das espécies fósseis *P. pristinus* e *M. magna* (Silva-Taboada 1974), ambas descritas para Cuba, tais dados representariam uma evidência do papel de Cuba na colonização pleistocênica das Grandes Antilhas. Por outro lado, a manutenção da espécie *P. parnellii* como basal em relação à população cubana reforçaria o modelo de dispersão via Jamaica, como parece ter sido o caso do Clado 2.

Um fato que chama a atenção na história de ocupação das Grandes Antilhas pelas linhagens de *Pteronotus* é que as espécies *P. macleayi* e *P. quadridens*, apesar de estarem na região há quase 9 M.a., não sofreram uma divergência significativa entre as populações que habitam as diferentes ilhas. De modo contrário, o ancestral das espécies insulares do Clado 4, apesar de ter alcançado a região há pouco mais de 3 M.a., se diversificou rapidamente em linhagens exclusivas de cada ilha. Isso sugere que fatores não-geográficos também foram determinantes no processo de especiação do gênero.

Figura 4.3. Mapa da América Central e Caribe. Linhas finas: conformação das massas de terra atualmente. Linhas espessas: conformação durante as glaciações Pleistocênicas, quando o nível do mar teria diminuído, revelando diversas ilhas e expandindo a área de outras. Setas vermelhas: rotas de dispersão entre Flórida/América Central e Cuba; Seta azul: rota de dispersão entre América Central e Jamaica. G. B. Bank = banco das Bahamas. Adaptado de Griffiths & Klingener (1988).

Diversificação no Quaternário

Enquanto o Neógeno teria sido marcado por significativas reorganizações paleogeográficas e tectônicas, que levariam à criação de novas rotas e barreiras para a fauna, as principais mudanças no Quaternário seriam climáticas, estando associadas a alternância de períodos glaciais e interglaciais (Rull 2011). Esse período é considerado o auge da diversidade de Mormoopidae, com duas espécies fósseis e inúmeros registros em áreas fora da distribuição geográfica atual do grupo (Silva-Taboada 1974; Morgan & Woods 1986; Czaplewski & Cartelle 1998; Salles *et al.* 2014). De acordo com os resultados, a separação entre vários pares de espécies-irmãs ocorreu nos últimos 2.5 M.a., e os ACMRs de todas as linhagens estimadas (aquelas onde mais de um espécime foi incluído na análise) apontam uma diversificação intraespecífica há 350 mil anos ou menos (Tabela 4.2).

Segundo Bagley & Johnson (2014), as mudanças mais significativas na parte baixa da América Central (Costa Rica e Panamá) ocorreram a partir do final do Plioceno, quando a emergência gradual do Istmo ligou permanentemente os dois continentes americanos (3.5 - 3.1 M.a.). Sucessivos eventos de elevação no nível do mar afetaram o sul da América Central após o aparecimento do Istmo, alterando a composição espacial e de habitat na região. Tais elevações podem ter causado inundações nas terras baixas recém-emergidas, comprometendo a ligação entre América Central e América do Sul, assim como limitando dispersões para

Guatemala e Nicarágua (Bagley & Johnson 2014). Esse eventos podem ter promovido a separação de *P. davyi* e *P. fulvus* (Clado 1), há cerca de 2.4 M.a., assim como influenciado a diversificação do Clado 4C, que contém as linhagens *P. mexicanus*, *P. mesoamericanus* e *P. fuscus* e surgiu há 1.7 M.a. Dados filogeográficos de *P. fulvus* apontam uma tendência de redução da diversidade genética na espécie com o aumento latitudinal das populações do México, sendo condizente com o modelo de expansão populacional nessa região (Guevara-Chumacero *et al.* 2010). Esses dados sugerem que *P. fulvus* pode ter dispersado de sul para norte na América Central, tendo ocupado o México numa data mais recente que os países centro-americanos.

As variações do nível do mar nessa época também explicam a origem de *P. pusillus* e *P. portoricensis*, através da colonização das ilhas mais afastadas das Grandes Antilhas por uma população ancestral há 1.3 M.a. A maior proximidade entre as ilhas consequente da diminuição no nível do mar, ao mesmo tempo que proporcionou dispersão seguida de especiação no Clado 4 (*P. pusillus* e *P. portoricensis*), também pode ter sido o fator responsável pela manutenção de fluxo gênico entre as populações de *P. quadridens* e *P. macleayi*. Como já mencionado, apesar de apresentarem uma longa história evolutiva na região, essas espécies possuem populações entre as diferentes ilhas com baixos valores de divergência nucleotídica, e o ACMR das amostras analisadas de *P. quadridens* (Cuba e Jamaica) existiu há apenas 270 mil anos (Tabela 4.2). Em adição, são encontrados registros pleistocênicos de *P. macleayi*, *P. quadridens* e *P. cf parnellii* nas Bahamas (Morgan, 1989) e de *P. macleayi* em Hispaniola (Velazco *et al.* 2013), sugerindo que a distribuição dessas espécies foi maior no passado.

Já a origem de *P. rubiginosus* e *Pteronotus* sp1 (Clado 4A) parece ter ocorrido na região Amazônica há pouco mais de 2 M.a. Diversos mecanismos promotores de especiação já foram propostos para a Amazônia, envolvendo eventos geotectônicos, incursões marinhas, barreiras por rios e refúgios pleistocênicos devido a flutuações climáticas (Antonelli *et al.* 2009). A data de separação entre as duas espécies do Clado 4A coincide com um modelo paleobiogeográfico proposto mais recentemente, que sugere que a diversificação biótica na região teria ocorrido devido ao estabelecimento do sistema de drenagem atual da Bacia Amazônica há aproximadamente 3 - 2 M.a. (Ribas *et al.* 2011). Esse evento pode ter sido um fator determinante na separação da população ancestral do Clado 4A, pois *Pteronotus* sp1 ocorre no Escudo das Guianas enquanto *P. rubiginosus* se estende por toda a Amazônia e Brasil Central. Assumindo a hipótese da especiação no grupo ter sido promovida pelo início da drenagem do Rio Amazonas para leste (~2.5 M.a., Campbell Jr *et al.* 2006), a divergência entre as duas espécies teria sido sucedida pela posterior dispersão de *P. rubiginosus* para norte do Rio Amazonas, fornecendo o padrão geográfico de simpatria observado hoje nessa área. Entretanto, é importante ressaltar que outras hipóteses, tais como fatores ecológicos promovendo especiação simpátrica (Clare *et al.* 2013) não podem ser descartadas.

Por fim, a idade do ACMR de todas as linhagens do gênero *Pteronotus*, principalmente daquelas distribuídas na América do Sul, é particularmente recente, indicando que todas elas parecem ter sofrido influência de um fator comum nesse intervalo de tempo (Tabela 4.2). Como já mencionado, a pequena tolerância a baixas

temperaturas nesse grupo (Bonaccorso *et al.* 1992) pode ter sido um fator causador de reduções populacionais significativas ao longo do Quaternário, refletindo na baixa diferenciação genética intraespecífica encontrada nas linhagens de *Pteronotus* (Tabela 1.4, Capítulo 1). Adicionalmente, registros pleistocênicos apontam que *Mormoops megalophylla* e *Pteronotus davyi*, espécies hoje restritas ao norte da América do Sul, já ocorreram no interior da Bahia, Brasil (Czaplewski & Cartelle 1998; Morgan & Czaplewski 2012) e essa extinção local também foi associada a flutuações climáticas do período pelos trabalhos anteriores.

V. CONCLUSÕES

O padrão de diversificação espacial e temporal estimado para o gênero *Pteronotus* sugere uma história biogeográfica complexa, que requer modelos distintos para explicar os eventos de cladogênese ao longo da história evolutiva do táxon. O ancestral do gênero *Pteronotus* foi estimado como existindo há cerca de 17 milhões de anos (M.a.), e o surgimento dos principais clados ocorreu entre 15 e 7 M.a. Os dados sugerem que *Pteronotus* representa um grupo antigo se comparado à origem de outros gêneros de morcegos neotropicais, e com um número relativamente pequeno de espécies dada a sua idade. O padrão replicado entre as áreas geográficas na filogenia de *Pteronotus* parece ser congruente com o modelo de diversificação em pulsos, que resulta de episódios alternados de vicariância e expansão, e fornece um cenário alternativo à vicariância estrita para os primeiros eventos de cladogênese do grupo. A partir da distribuição inferida para alguns nós ancestrais e do padrão de relacionamento atual das espécies, uma origem para o gênero na América Central é proposta. A partir dessa região, a dispersão para as Grandes Antilhas representou um evento que contribuiu significativamente para a diferenciação de espécies no gênero, tendo ocorrido em dois momentos distintos na história evolutiva do grupo, um durante o Mioceno (~12 a 8 M.a.) e outro no Plioceno (~5 a 3.2 M.a.). Eventos vicariantes no fim do Plioceno e ao longo do Pleistoceno promoveram a diferenciação dentro de cada um dos clados continentais, com a diversificação intraespecífica das linhagens de *Pteronotus* sendo bastante recente (inferior a 350 mil anos) e provavelmente influenciada pelas flutuações climáticas que ocorreram nesse período.

Referências Bibliográficas

- Ackermann RR, Cheverud JM. 2002.** Discerning evolutionary processes in patterns of tamarin (genus *Saguinus*) craniofacial variation. *American Journal of Physical Anthropology* **117**: 260-271.
- Adams DC, Berns CM, Kozak KH, Wiens JJ. 2009.** Are rates of species diversification correlated with rates of morphological evolution? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Adams JK. 1989.** *Pteronotus davyi*. *Mammalian species* **346**: 1-5.
- Aguirre LF, Herrel A, Damme RV, Matthysen E. 2003.** The Implications of Food Hardness for Diet in Bats. *Functional Ecology* **17**: 201-212.
- Aleixo A. 2007.** Conceitos de espécie e o eterno conflito entre continuidade e operacionalidade: uma proposta de normatização de critérios para o reconhecimento de espécies pelo Comitê Brasileiro de Registros Ornitológicos. *Revista Brasileira de Ornitologia* **15**: 297-310.
- Allen JA. 1911.** Mammals from Venezuela collected by Mr. M. A. Carriker, Jr., 1909 - 1911. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **30**: 239-273.
- Alström PER, Davidson P, Duckworth JW, Eames JC, Le TT, Nguyen CU, Olsson U, Robson C, Timmins ROB. 2010.** Description of a new species of *Phylloscopus* warbler from Vietnam and Laos. *Ibis* **152**: 145-168.
- Alström PER, Rasmussen PC, Olsson U, Sundberg PER. 2008.** Species delimitation based on multiple criteria: the Spotted Bush Warbler *Bradypterus thoracicus* complex (Aves: Megaluridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **154**: 291-307.
- Antonelli A, Nylander JAA, Persson C, Sanmartín I. 2009.** Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **106**: 9749-9754.
- Arbogast BS, Edwards SV, Wakeley J, Beerli P, Slowinski JB. 2002.** Estimating Divergence Times from Molecular Data on Phylogenetic and Population Genetic Timescales. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 707-740.
- Arnold SJ. 1992.** Constraints on Phenotypic Evolution. *The American Naturalist* **140**.
- Avice JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC. 1987.** Intraspecific phylogeography the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 489-522.
- Avice JC. 1998.** The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology* **7**: 371-379.
- Baker R, Bradley R. 2006.** Speciation in mammals and the Genetic Species Concept. *Journal of Mammalogy* **87**: 643-662.
- Baker R, Porter C, Patton J, Van Den Bussche R. 2000.** Systematics of Bats of the Family Phyllostomidae Based on RAG2 DNA Sequences. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* **202**: 1-16.
- Baker RJ, Bickham JW. 1980.** Karyotypic evolution in bats: evidence of extensive and conservative chromosomal evolution in closely related taxa. *Systematic Zoology* **29**: 239-253.

- Baker RJ, Genoways HH. 1978.** Zoogeography of Antillean Bats. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication* **13**: 53-97.
- Baker RJ, Solari S, Hoffmann FG. 2002.** A new central american species from the *Carollia brevicauda* complex. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* **217**.
- Baum DA, Shaw KL. 1995.** Genealogical perspectives on the species problem. In: Hoch PC and Stephenson AG, eds. *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics*. St. Louis, Missouri, USA.: Missouri Botanical Garden. 289-303.
- Bickford D, Lohman DJ, Sodhi NS, Ng PKL, Meier R, Winker K, Ingram KK, Das I. 2007.** Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **22**: 148-155.
- Bininda-Emonds ORP, Cardillo M, Jones KE, MacPhee RDE, Beck RMD, Grenyer R, Price SA, Vos RA, Gittleman JL, Purvis A. 2007.** The delayed rise of present-day mammals. *Nature* **446**: 507-512.
- Bonaccorso FJ, Arends A, Genoud M, Cantoni D, Morton T. 1992.** Thermal Ecology of Moustached and Ghost-Faced Bats (Mormoopidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy* **73**: 365-378.
- Borisenko AV, Lim BK, Ivanova NV, Hanner RH, Hebert PDN. 2008.** DNA barcoding in surveys of small mammal communities: a field study in Suriname. *Molecular Ecology Resources* **8**: 471-479.
- Bouckaert RR. 2010.** DensiTree: making sense of sets of phylogenetic trees. *Bioinformatics* **26**: 1372-1373.
- Bradley RD, Baker RJ. 2001.** A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy* **82**: 960-973.
- Brooks DR. 2005.** Historical biogeography in the age of complexity: expansion and integration. *Revista mexicana de biodiversidad* **76**: 79-94.
- Brown JH, Lomolino MV. 2006.** *Biogeografia, 2ª edição*. FUNPEC.
- Bruford MW, Hanotte O, Brookfield JFY, Burke T. 1992.** Single-locus and multilocus DNA fingerprinting. In: Hoelzel AR, ed. *Molecular genetic analyses of populations. A practical Approach*. Oxford: IRL Press. 225-269.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002.** *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer.
- Bush MB. 1994.** Amazonian speciation: a necessarily complex model. *Journal of Biogeography*: 5-17.
- Campbell Jr KE, Frailey CD, Romero-Pittman L. 2006.** The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **239**: 166-219.
- Cheverud JM, Marroig G. 2007.** Comparing covariance matrices: random skewers method compared to the common principal components model. *Genetics and Molecular Biology* **30**: 461-469.
- Cheverud JM, Wagner GP, Dow MM. 1989.** Methods for the Comparative-Analysis of Variation Patterns. *Systematic Zoology* **38**: 201-213.
- Cheverud JM. 1982.** Phenotypic, Genetic and Environmental Morphological Integration in the Cranium. *Evolution* **36**: 499-516.
- Cheverud JM. 1988.** A Comparison of Genetic and Phenotypic Correlations. *Evolution* **42**: 958-968.

- Cheverud JM. 1995.** Morphological integration in the saddle-back tamarin (*Saguinus fuscicollis*) cranium. *American Naturalist* **145**: 63-89.
- Cheverud JM. 1996.** Quantitative genetic analysis of cranial morphology in the cotton-top (*Saguinus oedipus*) and saddle-back (*S. fuscicollis*) tamarins. *Journal of Evolutionary Biology* **9**: 5-42.
- Clare EL, Adams AM, Maya-Simões AZ, Eger JL, Hebert PD, Brock FM. 2013.** Diversification and reproductive isolation: cryptic species in the only New World high-duty cycle bat, *Pteronotus parnellii*. *BMC Evolutionary Biology* **13**.
- Clare EL, Lim BK, Engstrom MD, Eger JL, Hebert PDN. 2007.** DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana *Molecular Ecology Notes* **7**: 184–190.
- Clare EL, Lim BK, Fenton MB, Hebert PDN. 2011.** Neotropical bats: Estimating species diversity with DNA barcodes. *PloS ONE* **6**: e22648.
- Coates AG, Jackson JBC, Collins LS, Cronin TM, Dowsett HJ, Bybell LM, Jung P, Obando JA. 1992.** Closure of the Isthmus of Panama: The near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. *Geological Society of America Bulletin* **104**: 814-828.
- Corl A, Ellegren H. 2013.** Sampling strategies for species trees: The effects on phylogenetic inference of the number of genes, number of individuals, and whether loci are mitochondrial, sex-linked, or autosomal. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **67**: 358-366.
- Coyne JA, Orr HA. 2004.** *Speciation*. W.H. Freeman.
- Czaplewski NJ, Cartelle C. 1998.** Pleistocene bats from cave deposits in Bahia, Brazil. *Journal of Mammalogy* **79**: 784-803.
- Czaplewski NJ, Morgan GS. 2003.** Fossil bats of the Americas. <http://www.snomnh.ou.edu/collections%26research/>
- Dávalos LM. 2005.** Molecular phylogeny of Funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae), with notes on biogeography and conservation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **37**: 91–103.
- Dávalos LM. 2006.** The geography of diversification in the mormoopids (Chiroptera: Mormoopidae). *Biological Journal of the Linnean Society* **88**: 101-118.
- Dávalos LM. 2007.** Short-faced bats (Phyllostomidae:Stenodermatina): a Caribbean radiation of strict frugivores. *Journal of Biogeography* **34**: 364–375.
- de la Torre JA, Medellín RA. 2010.** *Pteronotus personatus* (Chiroptera: Mormoopidae). *Mammalian Species* **42**: 244-250.
- de Queiroz K. 1998.** The General Lineage Concept of Species, Species Criteria, and the Process of Speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. In: Howard DJ and Berlocher SH, eds. *Endless Forms. Species and Speciation*. Oxford, England, UK.: Oxford University Press 470.
- de Queiroz K. 2005.** A unified species concept and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Sciences* **56**: 196-215.
- de Queiroz K. 2007.** Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic biology* **56**: 879-886.
- de Thoisy BD, Pavan AC, Delaval M, Lavergne A, Luglia T, Pineau K, Ruedi M, Rufay V, Catzeflis F. 2014.** Cryptic Diversity in Common Mustached Bats *Pteronotus cf. parnellii* (Mormoopidae) in

French Guiana and Brazilian Amapa. *Acta Chiropterologica* **16**: 1-13.

de Vivo M. 1997. Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semiarid vegetation of northeastern Brazil. *Journal of Comparative Biology* **2**: 65-73.

Degnan JH, Rosenberg NA. 2009. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. *Trends in Ecology & Evolution* **24**: 332-340.

Ditchfield AD. 2000. The comparative phylogeography of Neotropical mammals: patterns of intra-specific mitochondrial DNA variation among bats contrasted to nonvolant small mammals. *Molecular Ecology* **9**: 1307-1318.

Drummond AJ, Ho SYW, Phillips MJ, Rambaut A. 2006. Relaxed Phylogenetics and Dating with Confidence. *PLoS Biol* **4**: e88.

Drummond AJ, Rambaut A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* **7**.

Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A. 2012. Bayesian Phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* **29**: 1969-1973.

Duellman WE, Barley AJ, Venegas PJ. 2014. Cryptic species diversity in marsupial frogs (Anura: Hemiphractidae: Gastrotheca) in the Andes of northern Peru. *Zootaxa*; Vol 3768, No 2: 25 Feb. 2014.

Edwards SV. 2009. Is a new and general theory of Molecular Systematics emerging? *Evolution* **63**: 1-19.

Eick GN, Jacobs DS, Matthee CA. 2005. A Nuclear DNA Phylogenetic Perspective on the Evolution of Echolocation and Historical Biogeography of Extant Bats (Chiroptera). *Mol Biol Evol* **22**: 1869-1886.

Elbroch M. 2006. *Animal Skulls: A Guide to North American Species*. Stackpole Books.

Emerson SB, Hastings PA. 1998. Morphological correlations in evolution: consequences for phylogenetic analysis *Quarterly Review of Biology* **73**: 141-162.

Emrich MA, Clare EL, Symondson WOC, Koenig SE, Fenton MB. 2014. Resource partitioning by insectivorous bats in Jamaica. *Molecular Ecology* **23**: 3648-3656.

Erwin TL. 1979. Thoughts on the Evolutionary History of Ground Beetles: Hypotheses Generated from Comparative Faunal Analyses of Lowland Forest Sites in Temperate and Tropical Regions. In: Erwin TL, Ball GE, Whitehead DR and Halpern AL, eds. *Carabid Beetles*: Springer Netherlands. 539-592.

Evans SA, Evans HE. 1993. *Miller's Anatomy of the Dog*. Saunders (W.B.) Co Ltd.

Ewing B, Green P. 1998. Basecalling of automated sequencer traces using Phred II. Error probabilities. *Genome Research* **8**: 186-194.

Ewing B, Hillier L, Wendl M, Green P. 1998. Basecalling of automated sequencer traces using phred. I. Accuracy assessment. *Genome Research* **8**: 175-185.

Falconer D. 1960. *An Introduction to Quantitative Genetics*. New York, NY: Ronald Press.

Falconer DS, Mackay TFC. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. Longmans Green: Harlow, Essex, UK

Felsenstein J. 1988. Phylogenies and Quantitative Characters. *Annual Review of Ecology and Systematics* **19**: 445-471.

- Fenton MB, Faure PA, Ratcliffe JM. 2012.** Evolution of duty cycle echolocation in bats. *Journal of Experimental Biology* **215**: 2935-2944.
- Freeman PW. 1979.** Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. *Journal of Mammalogy* **60**: 467-479.
- Frost DR, Kluge AG. 1994.** A consideration of epistemology in systematic, with special reference to species. *Cladistics* **10**: 259-294.
- Funk VA, Brooks DR. 1990.** Phylogenetic Systematics as the Basis of Comparative Biology. *Smithsonian Contributions to Botany* **73**: 45.
- Giannini NP, Wible JR, Simmons NB. 2006.** On the Cranial Osteology of Chiroptera. I. *Pteropus* (Megachiroptera: Pteropodidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **295** 1-134.
- Goloboff P, Farris S, Nixon K. 2000.** TNT (Tree analysis using New Technology) 1.1 ed. Tucumán, Argentina: Published by the authors.
- Goloboff PA. 1999.** Analyzing Large Data Sets in Reasonable Times: Solutions for Composite Optima. *Cladistics* **15**: 415-428.
- Gordon D, Abajian C, Green P. 1998.** Consed: A Graphical Tool for Sequence Finishing. *Genome Research* **8**: 195-202.
- Gould SJ, Eldredge N. 1977.** Punctuated Equilibria: The Tempo and Mode of Evolution Reconsidered. *Paleobiology* **3**: 115-151.
- Gould SJ, Eldredge N. 1986.** Punctuated Equilibrium at the Third Stage. *Systematic Zoology* **35**: 143-148.
- Gray JE. 1838.** A revision of the genera of bats (Vespertilionidae), and the description of some new genera and species. *Magazine of Zoology and Botany* **2**: 483-505.
- Gray JE. 1839.** Description of some Mammalia discovered in Cuba by W. S. MacLeay. *Esq. Annual Natural History* **4**: 1-7.
- Gray JE. 1843.** Letter addressed to the Curator. *Proc. Zool. Soc. London*: 50.
- Griffiths TA, Klingener D. 1988.** On the Distribution of Greater Antillean Bats. *Biotropica* **20**: 240-251.
- Guevara-Chumacero LM, López-Wilchis R, Pedroche FF, Juste J, Ibáñez C, Barriga-Sosa IDLA. 2010.** Molecular phylogeography of *Pteronotus davyi* (Chiroptera: Mormoopidae) in Mexico. *Journal of Mammalogy* **91**: 220-232.
- Gundlach J. 1840.** Beschreibung von vier auf Cuba gefangnen Fledermauden. *Arch. Naturgesch* **6**: 356-358.
- Gutiérrez EE, Molinari J. 2008.** Morphometrics and taxonomy of bats of the genus *Pteronotus* (subgenus *Phyllodia*) in Venezuela. *Journal of Mammalogy* **89**: 292-305.
- Haffer J. 1969.** Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science* **165**: 131-137.
- Halas D, Zamparo D, Brooks DR. 2005.** A historical biogeographical protocol for studying biotic diversification by taxon pulses. *Journal of Biogeography* **32**: 249-260.
- Hansen TF, Houle D. 2008.** Measuring and comparing evolvability and constraint in multivariate characters. *Journal of Evolutionary Biology* **21**: 1201-1219.

- Hedges SB. 1982.** Caribbean Biogeography: Implications of Recent Plate Tectonic Studies. *Systematic Zoology* **31**: 518-522.
- Heled J, Drummond AJ. 2010.** Bayesian Inference of Species Trees from Multilocus Data. *Molecular Biology and Evolution* **27**: 570-580.
- Herd RM. 1983.** *Pteronotus parnellii*. *Mammalian species* **209**: 1-5.
- Hubbe A. 2013.** Análise morfológica craniana de Xenarthra atuais e extintos: inferências evolutivas e funcionais. Unpublished PhD., Universidade de São Paulo.
- Hutson AM, Mickleburgh SP, Racey PA. 2001.** *Microchiropteran bats: global status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Chiroptera Specialist Group.: IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Huxley JS. 1940.** *The New Systematics*. Oxford University Press: Oxford.
- Iturralde-Vinent MA, MacPhee RDE. 1999.** Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography* **238**: 1-95.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2008.** IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.1.
- Kangas AT, Evans AR, Thesleff I, Jernvall J. 2004.** Nonindependence of mammalian dental characters. *Nature* **432**: 211-214.
- Kaufman DM. 1995.** Diversity of New World Mammals: Universality of the Latitudinal Gradients of Species and Bauplans. *Journal of Mammalogy* **76**: 322-334.
- Kingman JFC. 1982.** On the genealogy of large populations. *Journal of Applied Probability* **19A**: 27-43.
- Kingston T, Rossiter SJ. 2004.** Harmonic-hopping in Wallacea's bats. *Nature* **429**: 654-657.
- Knowles LL, Carstens BC. 2007.** Delimiting Species without Monophyletic Gene Trees. *Systematic Biology* **56**: 887-895.
- Knowles LL. 2009.** Estimating Species Trees: Methods of Phylogenetic Analysis When There Is Incongruence across Genes. *Systematic Biology* **58**: 463-467.
- Koopman KF. 1958.** Land Bridges and Ecology in Bat Distribution on Islands off the Northern Coast of South America. *Evolution* **12**: 429-439.
- Koopman KF. 1989.** A review and analysis of the bats of the West Indies. In: Woods CA, ed. *Biogeography of the West Indies: Past, Present, and Future*. Gainesville, Florida: Sandhill Crane Press, Incorporated. 635–644.
- Krzanowski WJ. 1979.** Between-Groups Comparison of Principal Components. *Journal of the American Statistical Association* **74**: 703-707.
- Kubatko LS, Degnan JH. 2007.** Inconsistency of Phylogenetic Estimates from Concatenated Data under Coalescence. *Systematic Biology* **56**: 17-24.
- Lamm KS, Redelings BD. 2009.** Reconstructing ancestral ranges in historical biogeography: properties and prospects. *Journal of Systematics and Evolution* **47**: 369-382.

- Lande R. 1976.** Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* **30**: 314-334.
- Lande R. 1979.** Quantitative genetic analysis of multivariate evolution applied to brain: body size allometry. *American Naturalist* **33**: 402-416.
- Lande R. 1980.** Genetic Variation and Phenotypic Evolution During Allopatric Speciation. *The American Naturalist* **116**: 463-479.
- Landis MJ, Matzke NJ, Moore BR, Huelsenbeck JP. 2013.** Bayesian Analysis of Biogeography when the Number of Areas is Large. *Systematic Biology*.
- Lanfear R, Calcott B, Ho SYW, Guindon S. 2012.** PartitionFinder: Combined Selection of Partitioning Schemes and Substitution Models for Phylogenetic Analyses. *Molecular Biology and Evolution* **29**: 1695-1701.
- Lazure L, Fenton MB. 2011.** High duty cycle echolocation and prey detection by bats. *Journal of Experimental Biology* **214**: 1131-1137.
- Leach RP. 1821.** The characters of seven genera of bats with foliaceous appendages to the nose. *The Transactions of the Linnean Society of London* **13**: 73-82.
- Lessells CM, Boag PT. 1987.** Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *The Auk*: 116-121.
- Lewis-Oritt N, Porter CA, Baker RJ. 2001.** Molecular Systematics of the Family Mormoopidae (Chiroptera) Based on Cytchrome *b* and Recombination Activating Gene 2 Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **20**: 426-436.
- Lewontin RC. 1974.** *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press: New York, USA.
- Lim BK, Engstrom MD, Bickham JW, Patton JC. 2008** Molecular phylogeny of New World sheath-tailed bats (Emballonuridae: Diclidurini) based on loci from the four genetic transmission systems in mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* **93**: 189-209.
- Linares OJ, Ojasti J. 1974.** Una nueva subespecie del murciélago *Pteronotus parnellii*, en las cuevas de la Península de Paraguaná, Venezuela (Chiroptera: Mormoopidae). . *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* **5**: 73-78.
- Maddison WP, Knowles LL. 2006.** Inferring Phylogeny Despite Incomplete Lineage Sorting. *Systematic Biology* **55**: 21-30.
- Maddison WP. 1997.** Gene Trees in Species Trees. *Systematic Biology* **46**: 523-536.
- Mancina CA, García-Rivera L, Miller BW. 2012.** Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats *Journal of Mammalogy* **93**: 1308-1317.
- Mancina CA. 2005.** *Pteronotus macleayii*. *Mammalian species* **778**: 1-3.
- Marroig G, Cheverud JM, Wainwright P. 2005.** Size as a line of least evolutionary resistance: diet and adaptive morphological radiation in new world monkeys. *Evolution* **59**: 1128-1142.
- Marroig G, Cheverud JM. 2001.** A comparison of phenotypic variation and covariation patterns and the role of phylogeny, ecology, and ontogeny during cranial evolution of New World Monkeys. *Evolution* **55**: 2576-2600.
- Marroig G, Cheverud JM. 2004.** Cranial Evolution in Sakis (*Pithecia*, Platyrrhini) I: Interspecific Differentiation and Allometric Patterns. *American Journal of Physical Anthropology* **125**: 266-278.

- Marroig G, Cropp S, Cheverud JM. 2004.** Systematics and Evolution of the Jacchus Group of Marmosets (Platyrrhini). *American Journal of Physical Anthropology* **123**: 11-22.
- Marroig G, de Vivo M, Cheverud JM. 2004.** Cranial evolution in sakis (Pithecia, Platyrrhini) II: evolutionary processes and morphological integration. *Journal of Evolutionary Biology* **17**: 144-155.
- Marroig G, Melo D, Porto A, Sebastião H, Garcia G. 2011.** Selection Response Decomposition (SRD): A New Tool for Dissecting Differences and Similarities Between Matrices. *Evolutionary Biology* **38**: 225-241.
- Marroig G, Shirai L, Porto A, de Oliveira F, De Conto V. 2009.** The Evolution of Modularity in the Mammalian Skull II: Evolutionary Consequences. *Evolutionary Biology* **36**: 136-148.
- Matzke N. 2013.** BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and Likelihood) Evolutionary Analysis in R Scripts. Berkeley, Berkeley, CA: University of California.
- Matzke NJ. 2014.** Model Selection in Historical Biogeography Reveals that Founder-Event Speciation Is a Crucial Process in Island Clades. *Systematic Biology*.
- Mayr E. 1942.** *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press: New York, NY, USA.
- Mayr E. 1944.** Wallace's Line in the Light of Recent Zoogeographic Studies. *The Quarterly Review of Biology* **19**: 1-14.
- Meredith RW, Janečka JE, Gatesy J, Ryder OA, Fisher CA, Teeling EC, Goodbla A, Eizirik E, Simão TLL, Stadler T, Rabosky DL, Honeycutt RL, Flynn JJ, Ingram CM, Steiner C, Williams TL, Robinson TJ, Burk-Herrick A, Westerman M, Ayoub NA, Springer MS, Murphy WJ. 2011.** Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg Extinction on Mammal Diversification. *Science* **334**: 521-524.
- Miller KG, Kominz MA, Browning JV, Wright JD, Mountain GS, Katz ME, Sugarman PJ, Cramer BS, Christie-Blick N, Pekar SF. 2005.** The Phanerozoic Record of Global Sea-Level Change. *Science* **310**: 1293-1298.
- Millien V. 2006.** Morphological Evolution Is Accelerated among Island Mammals *PLoS Biology* **4**.
- Monteiro LR, dos Reis SF. 1999.** *Princípios de Morfometria Geométrica*. Holos: Ribeirão Preto.
- Morgan G. 2001.** Patterns of Extinction in West Indian Bats. In: Woods CA and Sergile FE, eds. *Biogeography of the West Indies: Patterns and Perspectives, Second Edition*: CRC Press. 369-407.
- Morgan GS, Czaplewski NJ. 2012.** Evolutionary history of the Neotropical Chiroptera: the fossil record. In: Gunnell GF and Simmons NB, eds. *Evolutionary History of Bats: Fossils, Molecules and Morphology*. New York, USA: Cambridge University Press. 105-161.
- Morgan GS, Woods CA. 1986.** Extinction and the zoogeography of West Indian land mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* **28**: 167-203.
- Morgan GS. 1989.** Fossil Chiroptera and Rodentia from the Bahamas, and the historical biogeography of the Bahamian mammalian fauna. In: Woods CA, ed. *Biogeography of the West Indies: Past, Present, and Future*. Gainesville: Sandhill Crane Press. 685-740.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots for

conservation priorities. *Nature* **403**: 853-858.

- Myers P, Espinosa R, Parr CS, Jones T, Hammond GS, Dewey TA. 2014.** The Animal Diversity Web (online). Accessed at <http://animaldiversity.org>.
- Nei M, Kumar S. 2000.** *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press: New York, USA.
- Nordborg M. 2001.** Coalescent theory. *Handbook of statistical genetics*.
- O' Hara RJ. 1993.** Systematic generalization, historical fate and the species problem. *Systematic biology* **42**: 231-246.
- Oliveira FBd, Porto A, Marroig G. 2009.** Covariance structure in the skull of Catarrhini: a case of pattern stasis and magnitude evolution. *Journal of Human Evolution* **56**: 417-430.
- Oliveira FBd. 2009.** Evolução do crânio dos macacos do Velho Mundo: uma abordagem de genética quantitativa. Unpublished PhD, Universidade de São Paulo.
- Olson EC, Miller RL. 1958.** *Morphological integration*. Univ. of Chicago Press: Chicago, Illinois.
- Padial J, Miralles A, De la Riva I, Vences M. 2010.** The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* **7**: 16.
- Padial JM, De La Riva I. 2009.** Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **155**: 97-122.
- Parlos JA, Timm RM, Swier VJ, Zeballos H, Baker RJ. 2014.** Evaluation of paraphyletic assemblages within Lonchophyllinae, with description of a new tribe and genus. *Occasional Papers of Museum of Texas Tech University* **320**.
- Patton JC, Baker RJ. 1978.** Chromosomal homology and evolution of phyllostomatoid bats. *Systematics Zoology* **27**.
- Patton JL, Gardner AL. 2007.** Family Mormoopidae. In: Gardner AL, ed. *Mammals of South America*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press. Pp. 376-384.
- Pavan AC, Martins FM, Morgante JS. 2013.** Evolutionary history of bulldog bats (genus *Noctilio*): recent diversification and the role of the Caribbean in Neotropical biogeography. *Biological Journal of the Linnean Society* **108**: 210-224.
- Pavlicev M, Hansen T. 2011.** Genotype-Phenotype Maps Maximizing Evolvability: Modularity Revisited. *Evolutionary Biology* **38**: 371-389.
- Peloso PLV, Sturaro MJ, Forlani MC, Gaucher P, Motta AP, Wheeler WC. 2014.** Phylogeny, taxonomic revision, and character evolution of the genera *Chiasmocleis* and *Syncope* (Anura, Microhylidae) in Amazonia, with descriptions of three new species *Bulletin of the American Museum of Natural History* **386**.
- Peters W. 1864.** Über einige neue Säugethiere (*Mormoops*, *Macrotus*, *Vesperus*, *Molossus*, *Caprimys*), Amphibien (*Platydacylus*, *Otocryptis*, *Euprepes*, *Ungalia*, *Dromicus*, *Tropidonotus*, *Xenodon*, *Hylodes*) und Fische (*Sillago*, *Sebastes*, *Channa*, *Myctophum*, *Carassius*, *Barbus*, *Capoëta*, *Poecilia*, *Saurechelys*, *Leptocephalus*). *Monatsbericht des Akademie der Wissenschaften zu Berlin* **3**: 381-399.
- Petit RJ, Excoffier L. Gene flow and species delimitation. Trends in Ecology & Evolution** **24**: 386-393.
- Pfenninger M, Schwenk K. 2007.** Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and

biogeographical regions. *BMC Evolutionary Biology* **7**: 121.

Platnick NI, Nelson G. 1978. A Method of Analysis for Historical Biogeography. *Systematic Biology* **27**: 1-16.

Porter CA, Hoofer SR, Cline CA, Hoffmann FG, Baker RJ. 2007. Molecular phylogenetics of the phyllostomid bat genus *Micronycteris* with descriptions of two new subgenera. *Journal of Mammalogy* **88**: 1205-1215.

Porto A, Shirai LT, de Oliveira FB, Marroig G. 2013. Size variation, growth strategies, and the evolution of modularity in the mammalian skull. *Evolution* **67**: 3305-3322.

Porto AGC, Bandoni F, Shirai LT, Conto V, Marroig G. 2009. The evolution of modularity in the mammalian skull I: morphological integration patterns and magnitudes. *Evolutionary Biology* **36**: 118-135.

R Development Core Team. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Ramasindrazana B, Goodman SM, Schoeman MC, Appleton B. 2011. Identification of cryptic species of *Miniopterus* bats (Chiroptera: Miniopteridae) from Madagascar and the Comoros using bioacoustics overlaid on molecular genetic and morphological characters. *Biological Journal of the Linnean Society* **104**: 284-302.

Rambaut A, Suchard M, Drummond A. 2013. Tracer. 1.6 ed: Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh.

Rambaut A. 2012. FigTree. 1.4 ed: Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh.

Ramos Pereira MJ, Palmeirim JM. 2013. Latitudinal Diversity Gradients in New World Bats: Are They a Consequence of Niche Conservatism? *PLoS ONE* **8**: e69245.

Redondo RAF, Brina LPS, Silva RF, Ditchfield AD, Santos FR. 2008. Molecular systematics of the genus *Artibeus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**: 44-58.

Ree RH, Moore BR, Webb CO, Donoghue MJ. 2005. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution* **59**: 2299-2311.

Ree RH, Smith SA. 2008. Maximum Likelihood Inference of Geographic Range Evolution by Dispersal, Local Extinction, and Cladogenesis. *Systematic Biology* **57**: 4-14.

Ribas CC, Aleixo A, Nogueira ACR, Miyaki CY, Cracraft J. 2011. A palaeobiogeographic model for biotic diversification within Amazonia over the past three million years. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.

Rocha PA, Feijó JA, Mikalauskas JS, Ferrari SF. 2011. First records of mormoopid bats (Chiroptera, Mormoopidae) from the Brazilian Atlantic Forest *Mammalia* **75**: 295-299.

Rojas D, Vale Á, Ferrero V, Navarro L. 2012. The role of frugivory in the diversification of bats in the Neotropics. *Journal of Biogeography* **39**: 1948-1960.

Rolfe AK, Kurta A. 2012. Diet of Mormoopid Bats on the Caribbean Island of Puerto Rico. *Acta Chiropterologica* **14**: 369-377.

Ronquist F, Huelsenbeck JP. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models.

Bioinformatics **19**: 1572-1574.

Ronquist F. 1997. Dispersal-Vicariance Analysis: A New Approach to the Quantification of Historical Biogeography. *Systematic Biology* **46**: 195-203.

Rosen DE. 1975. A Vicariance Model of Caribbean Biogeography. *Systematic Zoology* **24**: 431-464.

Rosen DE. 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: Revisionary studies and comparative geography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **162**: 267–376.

Rossoni D. 2013. Integração morfológica craniana em morcegos da Família Phyllostomidae. Unpublished PhD., Universidade de Sao Paulo.

Rull V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology* **17**: 2722-2729.

Rull V. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology & Evolution* **26**: 508-513.

Salles LO, Arroyo-Cabrales J, Lima ACDM, Lanzelotti W, Perini FA, Velazco PM, Simmons NB. 2014. Quaternary Bats from the Impossível-Ioiô Cave System (Chapada Diamantina, Brazil): Humeral Remains and the First Fossil Record of *Noctilio leporinus* (Chiroptera, Noctilionidae) from South America. *American Museum Novitates*: 1-32.

Sánchez-Gracia A, Castresana J. 2012. Impact of Deep Coalescence on the Reliability of Species Tree Inference from Different Types of DNA Markers in Mammals. *PLoS ONE* **7**: e30239.

Schluter D. 1996. Adaptive Radiation along Genetic Lines of Least Resistance. *Evolution* **50**: 1766-1774.

Scotland RW, Olmstead RG, Bennett JR. 2003. Phylogeny Reconstruction: The Role of Morphology. *Systematic Biology* **52**: 539-548.

Shirai LT, Marroig G. 2010. Skull modularity in neotropical marsupials and monkeys: size variation and evolutionary constraint and flexibility. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* **314B**: 663-683.

Silva-Taboada G. 1974. Fossil Chiroptera from cave deposits in central Cuba, with descriptions of two new species (genera *Pteronotus* and *Mormoops*) and the first West Indian record of *Mormoops megalophylla*. *Acta Zoologica Cracoviensia* **19**: 34-73.

Silva-Taboada G. 1979. *Los murciélagos de Cuba : taxonomía, morfología, distribución, biogeografía, ecología, importancia económica*. Editorial Academia: La Habana, Cuba.

Simmons NB, Conway TM. 2001. Phylogenetic relationships of mormoopid bats (Chiroptera: Mormoopidae) based on morphological data. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **258**: 97pp.

Simmons NB. 2000. Bat phylogeny: an evolutionary context for comparative studies. In: Adams RA and Pedersen SC, eds. *Ontogeny, functional ecology, and evolution of bats* Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Simmons NB. 2005. Order Chiroptera. In: Wilson DE and Reeder DM, eds. *Mammal species of the World: a taxonomic and geographic reference*. 3^a ed ed. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press.

Simpson GG. 1943. Mammals and the nature of continents. *American Journal of Science* **241**: 1-31.

Simpson GG. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press.

- Simpson GG. 1962.** *Princípios de Taxonomia Animal, 2ª edição*. Columbia University Press: New York e London.
- Sites JW, Bickham JW, Haiduk MW. 1981.** Conservative chromosomal change in the bat family Mormoopidae. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* **23**: 459-467.
- Sites JW, Marshall JC. 2003.** Delimiting species: a Renaissance issue in systematic biology. *Trends in Ecology & Evolution* **18**: 462-470.
- Slowinski JB, Page RDM. 1999.** How Should Species Phylogenies Be Inferred from Sequence Data? *Systematic Biology* **48**.
- Smith JD. 1972.** Systematics of the chiropteran family Mormoopidae. *Miscellaneous Publication, Museum of Natural History, University of Kansas* **56**: 1-132.
- Spironello M, Brooks DR. 2003.** Dispersal and diversification in the evolution of Inseliellium, an archipelagic dipteran group. *Journal of Biogeography* **30**: 1563-1573.
- Springer MS, Burk-Herrick A, Meredith R, Eizirik E, Teeling E, O'Brien SJ, Murphy WJ. 2007.** The Adequacy of Morphology for Reconstructing the Early History of Placental Mammals. *Systematic Biology* **56**: 673-684.
- Stanley SM. 1979.** *Macroevolution: Pattern and Process*. Freeman: San Francisco, CA.
- Stehli FG, Webb SD. 1985.** *The Great American biotic interchange*. Plenum Press: New York.
- Steppan SJ, Phillips PC, Houle D. 2002.** Comparative quantitative genetics: evolution of the G matrix. *Trends in Ecology & Evolution* **17**: 320-327.
- Steppan SJ. 1997.** Phylogenetic analysis of phenotypic covariance structure. I. Contrasting results from matrix correlation and common principal component analyses. *Evolution* **51**: 571-586.
- Taddei VA. 1983.** Morcegos: algumas considerações sistemáticas e biológicas. *Boletim técnico, Coordenadoria de assistência técnica integral* **172**: 1-31.
- Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S. 2013.** MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* **30**: 2725-2729.
- Tavares VC, Gregorin R, Peracchi AL. 2009.** A diversidade de morcegos no Brasil: lista atualizada com comentários sobre distribuição e taxonomia. In: Pacheco SM, ed. *Morcegos no Brasil: Biologia, Sistemática, Ecologia e Conservação*.
- Tavares VDC, Palmuti CFDS, Gregorin R, Dornas TT. 2012.** Morcegos. In: Martins FD, Castilho AF, Campos J, Hatano FM and Rolim SG, eds. *Fauna da Floresta Nacional de Carajás: Estudos sobre Vertebrados Terrestres*: VALE. 162-178.
- Teeling EC, Dool S, Springer MS. 2012.** Phylogenies, fossils and functional genes: the evolution of echolocation in bats. In: Gunnell GF and Simmons NB, eds. *Evolutionary History of Bats: Fossils, Molecules and Morphology*. New York, USA: Cambridge University Press. 1-22.
- Teeling EC, Springer MS, Madsen O, Bates P, O'Brien SJ, Murphy WJ. 2005.** A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record. *Science* **307**: 580-584.
- Thomas O. 1892.** A preliminary list of the mammals of Trinidad. *Journal Trinidad Field Naturalists' Club* **1**: 158-168.

- Thorpe RS. 2002.** Geographic Variation. In: Pagel M, ed. *Encyclopedia of Evolution*: Oxford University Press. 430-435.
- Vaidya G, Lohman DJ, Meier R. 2011.** SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information. *Cladistics* **27**: 171-180.
- Van Den Bussche RA, Hofer SR, Simmons NB. 2002.** Phylogenetic relationships of mormoopid bats using mitochondrial gene sequences and morphology. *Journal of Mammalogy* **83**: 40-48.
- Van Den Bussche RA, Weyand SE. 2003.** Mitochondrial and nuclear DNA sequence data provide resolution to sister-group relationships within Pteronotus (Chiroptera: Mormoopidae). *Acta Chiropterologica* **5**: 1-13.
- Velazco PM, O'Neill H, Gunnell GF, Cooke SB, Rímoli RO, Rosenberger AL, Simmons NB. 2013.** Quaternary bat diversity in the Dominican Republic. *American Museum novitates* **3779**.
- Velazco PM, Patterson BD. 2013.** Diversification of the Yellow-shouldered bats, Genus *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae), in the New World tropics *Molecular Phylogenetics and Evolution* **68**: 683-698.
- Velazco PM, Patterson BD. 2008.** Phylogenetics and biogeography of the broad-nosed bats, genus *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**: 749-759.
- vertebrate_paleontology/fossil_bats/index.shtml.**
- Wagenmakers E-J, Farrell S. 2004.** AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic Bulletin & Review* **11**: 192-196.
- Wagner GP, Pavlicev M, Cheverud JM. 2007.** The road to modularity. *Nat Rev Genet* **8**: 921-931.
- Wagner JA. 1843.** Diagnosen neuer Arten brasilischer Handflügler. *Arch. Naturgesch* **9**: 365-368.
- Wakeley J. 2004.** Inferences about the structure and history of populations: coalescents and intraspecific phylogeography. In: Singh RS and Uyenoyama MK, eds. *The Evolution of Population Biology*: Cambridge University Press.
- Wallace AR. 1876.** The Geographical Distribution of Animals.
- Wassersug RJ. 1976.** A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Technology* **51**: 131 - 134.
- Webb SD, Perrigo SC. 1984.** Late Cenozoic Vertebrates from Honduras and El Salvador. *Journal of Vertebrate Paleontology* **4**: 237-254.
- Weisrock DW, Rasoloarison RM, Fiorentino I, Ralison JM, Goodman SM, Kappeler PM, Yoder AD. 2010.** Delimiting Species without Nuclear Monophyly in Madagascar's Mouse Lemurs. *PLoS ONE* **5**: e9883.
- Wiens JJ. 2001.** Character Analysis in Morphological Phylogenetics: Problems and Solutions. *Systematic Biology* **50**: 689-699.
- Wiens JJ. 2004.** The Role of Morphological Data in Phylogeny Reconstruction. *Systematic Biology* **53**: 653-661.
- Wiens JJ. 2007.** Species Delimitation: New Approaches for Discovering Diversity. *Systematic Biology* **56**:

875-878.

Wiley EO, Lieberman BS. 2011. *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons: New Jersey, NY, USA.

Will KW, Rubinoff D. 2004. Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics* **20**: 47-55.

Xia X. 2013. DAMBE5: A comprehensive software package for data analysis in molecular biology and evolution. *Molecular Biology and Evolution*.

Zwickl DJ. 2006. GARLI: Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph.D. dissertation, The University of Texas at Austin.

Anexos

Anexo I. Relação das amostras de tecidos do gênero *Pteronotus* analisadas no Capítulo 1, com suas respectivas identificações e procedências. BIZ=Belize, BRA=Brasil, CUB=Cuba, DOM=Dominica, ESA=El Salvador, GUA=Guatemala, GUI=Guiana, GUF=Guiana Francesa, HON=Honduras, JAM=Jamaica, LCA=Santa Lucia, MEX=México, PAN=Panamá, PER=Peru, PUR=Porto Rico, REP=República Dominicana, SUR=Suriname, TRI=Trinidad & Tobago, VEN=Venezuela, VIN=São Vicente & Granadines.

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
Adalberto Cesari /MZUSP	AC1005*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari /MZUSP	AC1046	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari /MZUSP	AC1047	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari /MZUSP	AC1088	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari /MZUSP	AC1215	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC1362	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Cuiabá, MT	BRA	sim
Adalberto Cesari /MZUSP	AC1396	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Rondonópolis, MT	BRA	sim
Adalberto Cesari /MZUSP	AC1470	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari /MZUSP	AC1515	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC1524	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC1817*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Vilhena, RO	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC1820*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Vilhena, RO	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC1831	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC1910	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC1911	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC1919	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC2034	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC2237	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC241*	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC254*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC296*	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC377*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	não
Adalberto Cesari/MZUSP	AC501*	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC505*	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari/MZUSP	AC670*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá, PA	BRA	sim
Adalberto Cesari /MZUSP	AC939	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Tesouro, MT	BRA	sim
Adalberto Cesari /MZUSP	RB06	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Ribeirãozinho, MT	BRA	sim
Adalberto Cesari /MZUSP	RB09	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Ribeirãozinho, MT	BRA	sim
AMNH	AT50	<i>parnellii</i>	<i>pusillus</i>	Maria TRI Sanchez, La Entrada, Cueva de Chelo	REP	sim
AMNH	AT58	<i>parnellii</i>	<i>pusillus</i>	Maria TRI Sanchez, La Entrada, Cueva de Chelo	REP	sim
AMNH	AT59	<i>parnellii</i>	<i>pusillus</i>	Maria TRI Sanchez, La Entrada, Cueva de Chelo	REP	sim
AMNH	AT60	<i>parnellii</i>	<i>pusillus</i>	Maria TRI Sanchez, La Entrada, Cueva de Chelo	REP	sim
AMNH	AT61	<i>parnellii</i>	<i>pusillus</i>	Maria TRI Sanchez, La Entrada, Cueva de Chelo	REP	sim
AMNH	AT64	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Maria TRI Sanchez, La Entrada, Pozo de Caballos	REP	sim
AMNH	AT71	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Sanchez Ramirez, Cotui, Platanal Don Miguel	REP	sim
AMNH	AT72	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Sanchez Ramirez, Cotui, Platanal Don Miguel	REP	sim
AMNH	AT73	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Sanchez Ramirez, Cotui, Platanal Don Miguel	REP	sim
AMNH	AT74	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Sanchez Ramirez, Cotui, Platanal Don Miguel	REP	sim

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
AMNH	AT75	<i>parnellii</i>	<i>pusillus</i>	Sanchez Ramirez, Cotui, Platanal Don Miguel	REP	sim
AMNH	AT78	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Sanchez Ramirez, Cotui, Platanal Don Miguel	REP	sim
AMNH	LDM105	<i>parnellii</i>	<i>parnellii</i>	Westmoreland, Geneva Mountain	JAM	sim
AMNH	LDM106	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Westmoreland, Geneva Mountain	JAM	sim
AMNH	LDM107	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Westmoreland, Geneva Mountain	JAM	sim
AMNH	LDM108	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Westmoreland, Geneva Mountain	JAM	sim
AMNH	LDM109	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Westmoreland, Revival, Monarva Cave	JAM	sim
AMNH	LDM123	<i>parnellii</i>	<i>parnellii</i>	Saint Thomas, Botany Bay; Ratbat Hole	JAM	sim
AMNH	LDM127	<i>parnellii</i>	<i>parnellii</i>	Saint Catherine, Ewarton, Saint Clair Cave	JAM	sim
AMNH	LDM133	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Saint Catherine, Ewarton, Saint Clair Cave	JAM	sim
AMNH	LDM98	<i>parnellii</i>	<i>parnellii</i>	Trelawny, Windsor, Great Cave	JAM	sim
AMNH	LMD112	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Westmoreland, Revival, Monarva Cave	JAM	sim
AMNH	LMD113	<i>macleayi</i>	<i>macleayi</i>	Westmoreland, Revival, Monarva Cave	JAM	sim
AMNH	LMD126	<i>macleayi</i>	<i>macleayi</i>	Saint Catherine, Ewarton, Saint Clair Cave	JAM	sim
AMNH	LMD129	<i>macleayi</i>	<i>macleayi</i>	Saint Catherine, Ewarton, Saint Clair Cave	JAM	sim
AMNH	LMD132	<i>macleayi</i>	<i>macleayi</i>	Saint Catherine, Ewarton, Saint Clair Cave	JAM	sim
AMNH	NBS809	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Cayenne, Sinnamary, Paracou	GUF	sim
AMNH	NBS904	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Cayenne, Sinnamary, Paracou	GUF	sim
AMNH	NBS914	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Orange Walk District, Gallon Jug	BEZ	sim
AMNH	NBS915	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Orange Walk District, Gallon Jug	BEZ	sim
AMNH	NBS921	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	Orange Walk District, Gallon Jug	BEZ	sim
AMNH	NBS922	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	Orange Walk District, Gallon Jug	BEZ	sim
AMNH	SES209	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Cayenne, Sinnamary, Paracou	GUF	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP276 (IEPA380)	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Rio Cupixi, RDS Iratapuru, Pedra Branca do Amapari, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP311 (IEPA415)	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Rio Cupixi, RDS Iratapuru, Pedra Branca do Amapari, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP313 (IEPA417)	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Rio Cupixi, RDS Iratapuru, Pedra Branca do Amapari, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP314 (IEPA418)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Rio Cupixi, RDS Iratapuru, Pedra Branca do Amapari, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP324 (IEPA428)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Rio Cupixi, RDS Iratapuru, Pedra Branca do Amapari, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP336 (IEPA454)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	P.N.Tumucumaque, Rio Anoteie, Oiapoque, AP	BRA	não
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP338 (IEPA456)	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	P.N.Tumucumaque, Rio Anoteie, Oiapoque, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP358 (IEPA476)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	P.N.Tumucumaque, Rio Anoteie, Oiapoque, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP377 (IEPA525)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	P.N.Tumucumaque, Rio Anoteie, Oiapoque, AP	BRA	sim

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP385 (IEPA533)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	P.N.Tumucumaque, Rio Anotie, Oiapoque, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP402 (IEPA550)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	P.N.Tumucumaque, Rio Anotie, Oiapoque, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP406 (IEPA554)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	P.N.Tumucumaque, Rio Anotie, Oiapoque, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP437 (IEPA722)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Fazenda Aricari/BR156, km147, Tartarugalzinho, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP463 (IEPA748)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Fazenda Aricari/BR156, km147, Tartarugalzinho, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP473 (IEPA758)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Fazenda Aricari/BR156, km147, Tartarugalzinho, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	MAP475 (IEPA760)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Fazenda Aricari/BR156, km147, Tartarugalzinho, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	UHSA22A (IEPA1833)	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Rio Jari, Laranjal do Jari, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	UHSA32A (IEPA1843)	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Rio Jari, Laranjal do Jari, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	UHSA36A (IEPA1847)	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Rio Jari, Laranjal do Jari, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	UHSA42A (IEPA1853)	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Rio Jari, Laranjal do Jari, AP	BRA	sim
Ana Carolina Martins/IEPA	UHSA30B (IEPA1893)	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Rio Jari, Laranjal do Jari, AP	BRA	sim
Ana Pavan	ACP32	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Tocantinzinho, PA	BRA	sim
Ana Pavan	ACP135	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Tocantinzinho, PA	BRA	sim
Ana Pavan	ACP158	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Tocantinzinho, PA	BRA	sim
Ana Pavan	ACP173	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Tocantinzinho, PA	BRA	sim
Anderson Feijó/UFPB	AF489	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Estação Ecológica Aiuaba, Aiuaba, CE	BRA	sim
Anderson Feijó/UFPB	AF491	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Estação Ecológica Aiuaba, Aiuaba, CE	BRA	sim
Anderson Feijó/UFPB	AF492	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Estação Ecológica Aiuaba, Aiuaba, CE	BRA	sim
Anderson Feijó/UFPB	AF494	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Estação Ecológica Aiuaba, Aiuaba, CE	BRA	sim
Anderson Feijó/UFPB	AF496	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Estação Ecológica Aiuaba, Aiuaba, CE	BRA	sim
Anderson Feijó/UFPB	AF486	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Estação Ecológica Aiuaba, Aiuaba, CE	BRA	sim
Anderson Feijó/UFPB	AF498	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Estação Ecológica Aiuaba, Aiuaba, CE	BRA	sim
Anderson Feijó/UFPB	AF487	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Estação Ecológica Aiuaba, Aiuaba, CE	BRA	sim
Anderson Feijó/UFPB	AF497	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Estação Ecológica Aiuaba, Aiuaba, CE	BRA	sim
Anderson Feijó/UFPB	AF500	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Estação Ecológica Aiuaba, Aiuaba, CE	BRA	sim
Benoit de Thoisy	PTERO01	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTERO03	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTERO04	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTERO10	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTERO11	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTERO13	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTERO15	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTERO16	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
Benoit de Thoisy	PTERO17	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTERO18	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTERO19	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Grotte Mathilde, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTEROMG1	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Montagne de Gouffres, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTEROMG2	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Montagne de Gouffres, Kaw	GUF	sim
Benoit de Thoisy	PTEROMG3	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Montagne de Gouffres, Kaw	GUF	sim
Caroline Aires/MZUSP	CCA1840*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Vila Mutum, Jirau, Porto Velho, RO	BRA	não
Caroline Aires/MZUSP	CCA919*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Vila Mutum, Jirau, Porto Velho, RO	BRA	não
Caroline Aires/MZUSP	CCA1899*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Vila Abuna, Jirau, Porto Velho, RO	BRA	sim
Caroline Aires/MZUSP	CCA1226	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Jirau, Porto Velho, RO	BRA	sim
Caroline Aires/MZUSP	CCA1267	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Jirau, Porto Velho, RO	BRA	sim
Caroline Aires/MZUSP	CCA1324	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Jirau, Porto Velho, RO	BRA	sim
Cristie Bernabé/UFES	FIOL 4.5	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Conceição do Tocantins, TO	BRA	sim
Enrico Bernanrd/UFPE	UFPE1973	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Usina Serra Grande, Ibateguara, AL	BRA	sim
Edmara Gonçalves/MZUSP	EG153*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	E.E. Serra das Araras, Cáceres, MT	BRA	sim
Edmara Gonçalves/MZUSP	EG241*	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	E.E. Serra das Araras, Cáceres, MT	BRA	não
Edmara Gonçalves/MZUSP	EG246*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	E.E. Serra das Araras, Cáceres, MT	BRA	sim
Felipe Martins/MZUSP	FM43	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Jangada, MT	BRA	sim
Felipe Martins/MZUSP	FM45	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Jangada, MT	BRA	sim
Felipe Martins/MZUSP	FM47	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Jangada, MT	BRA	sim
Felipe Martins/MZUSP	FM48	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Jangada, MT	BRA	sim
Felipe Martins/MZUSP	FM52	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Jangada, MT	BRA	sim
FMNH	206488	<i>parnellii</i>	<i>portoricensis</i>	Mata de Platano Field Station, Arecibo	PUR	sim
FMNH	206489	<i>parnellii</i>	<i>portoricensis</i>	Mata de Platano Field Station, Arecibo	PUR	sim
FMNH	206490	<i>parnellii</i>	<i>portoricensis</i>	Mata de Platano Field Station, Arecibo	PUR	sim
FMNH	206491	<i>parnellii</i>	<i>portoricensis</i>	Mata de Platano Field Station, Arecibo	PUR	sim
FMNH	206492	<i>parnellii</i>	<i>portoricensis</i>	Mata de Platano Field Station, Arecibo	PUR	sim
FMNH	206504	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Mata de Platano Field Station, Arecibo	PUR	sim
FMNH	206505	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Mata de Platano Field Station, Arecibo	PUR	sim
FMNH	206506	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Mata de Platano Field Station, Arecibo	PUR	sim
FMNH	206508	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Mata de Platano Field Station, Arecibo	PUR	sim
FMNH	206509	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Mata de Platano Field Station, Arecibo	PUR	sim
François Catzefflis	T-6585	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Cacao	GUF	sim
François Catzefflis	T-6607	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Cacao	GUF	sim
François Catzefflis	T-4677	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Kaw	GUF	sim
François Catzefflis	T-4678	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Kaw	GUF	sim
Leila Pessoa/UFRJ	IAS45	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Chapada Diamantina, BA	BRA	sim
Leila Pessoa/UFRJ	IAS20	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Chapada Diamantina, BA	BRA	sim
Leila Pessoa/UFRJ	IAS19	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Chapada Diamantina, BA	BRA	sim

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
Leila Pessoa/UFRJ	IAS23	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Chapada Diamantina, BA	BRA	sim
Marcelo Marcos/UFGM	ARI03	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Aripuanã, MT	BRA	sim
Marcelo Marcos/UFGM	ARI08	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Aripuanã, MT	BRA	sim
Marcelo Marcos/UFGM	ARI16	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Aripuanã, MT	BRA	sim
Marcelo Marcos/UFGM	ARI33	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Aripuanã, MT	BRA	sim
Maria Olímpia/UFGM	MOL174	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Rio Sono, TO	BRA	sim
Monik Oprea/UFG	11	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	12	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	15	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	sim
Monik Oprea/UFG	28	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	39	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	51	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	sim
Monik Oprea/UFG	63	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	64	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	67	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	68	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	69	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	70	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	71	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	72	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Niquelândia, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	272	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Barro Alto, GO	BRA	sim
Monik Oprea/UFG	273	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Barro Alto, GO	BRA	sim
Monik Oprea/UFG	284	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Barro Alto, GO	BRA	não
Monik Oprea/UFG	445	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Barro Alto, GO	BRA	sim
Monik Oprea/UFG	BB140	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	PN Chapada dos Veadeiros, GO	BRA	sim
Monik Oprea/UFG	BB44	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Resex Terra Ronca, GO	BRA	sim
Monik Oprea/UFG	BB92	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Resex Terra Ronca, GO	BRA	sim
MZUSP	MN70-07	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	São Vicente, MT	BRA	sim
MZUSP	MN70-14	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	São Vicente, MT	BRA	sim
MZUSP	MN70-21	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	São Vicente, MT	BRA	sim
MZUSP	MN70-30	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	São Vicente, MT	BRA	sim
MZUSP	MN70-37	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	São Vicente, MT	BRA	sim
MZUSP	MN70-42	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	São Vicente, MT	BRA	sim
MZUSP	N2012*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Vilhena, RO	BRA	sim
MZUSP	QTPC13	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	UHE Teles Pires, Paranaíta, MT	BRA	sim
MZUSP	QTPC18	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	UHE Teles Pires, Paranaíta, MT	BRA	sim
MZUSP	SAMA12*	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Minaçuí, GO	BRA	não
Patrício Rocha/UFPB	PR100	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
Patrício Rocha/UFPB	PR104	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
Patrício Rocha/UFPB	PR105	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
Patrício Rocha/UFPB	PR106	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
Patrício Rocha/UFPB	PR107	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
Patrício Rocha/UFPB	PR109	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
Patrício Rocha/UFPB	PR11	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
Patrício Rocha/UFPB	PR111	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
Patrício Rocha/UFPB	PR112	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
Patrício Rocha/UFPB	PR96	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
Patrício Rocha/UFPB	PR98	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
Patrício Rocha/UFPB	PR99	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Itabaiana, SE	BRA	sim
ROM	95741	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Campeche, 44km S Constitucion e 70km E Escarcega	MEX	sim
ROM	95742	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	Campeche, 44km S Constitucion e 70km E Escarcega	MEX	sim
ROM	98438	<i>personatus</i>	<i>psilotis</i>	Grutas de Lanquin, Alta Verapaz	GUA	sim
ROM	98442	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Grutas de Lanquin, Alta Verapaz	GUA	sim
ROM	99234	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	El Peten, 1.5km S, 1km W Poptun	GUA	sim
ROM	99291	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	Tikal, El Peten	GUA	sim
ROM	101338	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	El Possible, El Refugio, Ahuachapan	ESA	sim
ROM	101360	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Parque Nacional Monte Cristo, bosque Nebuloso, Santa Ana	ESA	sim
ROM	104205	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Gamboa, Canal Zone	PAN	sim
ROM	104265	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Parque Nacional Altos de Campana, Panama	PAN	sim
ROM	107925	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Hato la Florida, 35km ESE Caicara, Bolivar	VEN	sim
ROM	107300	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Reserva Iwokrama, rio Burro-burro, Potaro-Siparuni	GUI	sim
ROM	107943	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	3km E Puerto Cabello del Caura, Bolivar	VEN	sim
ROM	109253	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Pakatau falls, rio Siparuni, reserva Iwokrama, Potaro-Siparuni	GUI	sim
ROM	113978	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Brownsberg Nature Park, jeep trail, Brokopondo	SUR	sim
ROM	115699	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Iwokrama field Station, Potaro-Siparuni	GUI	sim
ROM	117362	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Bakhuis, 1.8km by road N of transect 13, Sipaliwini	SUR	sim
ROM	117539	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Bakhuis, area 8	SUR	sim
Tadeu Oliveira	91.3	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Amarante, MA	BRA	sim
Tadeu Oliveira	U.62	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Uruçuí, PI	BRA	sim
Tadeu Oliveira	92.1	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Parnarama, MA	BRA	sim
TTU	TK15530	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	St John	DOM	sim
TTU	TK15571	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	St Joseph	DOM	sim
TTU	TK15531	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	St Paul	DOM	sim
TTU	TK25127	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Arena reserve, Nariva	TRI	sim
TTU	TK27642	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	Jalisco	MEX	sim
TTU	TK136982	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	Colon	HON	sim
TTU	TK136983	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	Colon	HON	sim

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
TTU	TK150218	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	Chiapas	MEX	sim
TTU	TK148763	<i>davyi</i>	<i>fulvus</i>	Jalisco	MEX	sim
TTU	TK151288	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Castries	LCA	sim
TTU	TK161336	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Castries	LCA	sim
TTU	TK161337	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Castries	LCA	sim
TTU	TK161338	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Castries	LCA	sim
TTU	TK161339	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Castries	LCA	sim
TTU	TK161214	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Micoud	LCA	sim
TTU	TK161215	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Micoud	LCA	sim
TTU	TK161293	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Micoud	LCA	sim
TTU	TK161294	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Micoud	LCA	sim
TTU	TK161179	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Praslin	LCA	sim
TTU	TK151368	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Castries	LCA	sim
TTU	TK151369	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Castries	LCA	sim
TTU	TK151370	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Castries	LCA	sim
TTU	TK161247	<i>davyi</i>	<i>davyi</i>	Soufriere	LCA	sim
TTU	TK22845	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Huanuco	PER	sim
TTU	TK22744	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Huanuco	PER	sim
TTU	TK101339†	<i>gymnonotus</i>	<i>Sturnira</i> sp.	Comayagua	HON	sim
TTU	TK151464	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Brokopondo	SUR	sim
TTU	TK32008	<i>macleayi</i>	<i>macleayi</i>	Guantanamo	CUB	sim
TTU	TK32162	<i>macleayi</i>	<i>macleayi</i>	Guantanamo	CUB	sim
TTU	TK32172	<i>macleayi</i>	<i>macleayi</i>	Guantanamo	CUB	sim
TTU	TK15397	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Miranda	VEN	sim
TTU	TK14516	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	San Luis Potosi	MEX	sim
TTU	TK14517	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	San Luis Potosi	MEX	sim
TTU	TK4817	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Guerrero	MEX	sim
TTU	TK4820	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Guerrero	MEX	sim
TTU	TK4734	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Nayarit	MEX	sim
TTU	TK4735	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Nayarit	MEX	sim
TTU	TK4708	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Sinaloa	MEX	sim
TTU	TK4709	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Sinaloa	MEX	sim
TTU	TK4724	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Sinaloa	MEX	sim
TTU	TK4725	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Sinaloa	MEX	sim
TTU	TK27582	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Jalisco	MEX	sim
TTU	TK27586	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Jalisco	MEX	sim
TTU	TK27583	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Jalisco	MEX	sim
TTU	TK27608	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Jalisco	MEX	sim
TTU	TK27581	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Jalisco	MEX	sim

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
TTU	TK27587	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Jalisco	MEX	sim
TTU	TK27683	<i>parnellii</i>	<i>parnellii</i>	St. Anns Parish	JAM	sim
TTU	TK27704	<i>parnellii</i>	<i>parnellii</i>	St. Anns Parish	JAM	sim
TTU	TK21800	<i>parnellii</i>	<i>portoricensis</i>	Pueblito del Rio, Las Piedras	PUR	sim
TTU	TK21806	<i>parnellii</i>	<i>portoricensis</i>	Pueblito del Rio, Las Piedras	PUR	sim
TTU	TK40197	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Valle	HON	sim
TTU	TK40301	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Valle	HON	sim
TTU	TK93286	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Chiapas	MEX	sim
TTU	TK93287	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Chiapas	MEX	sim
TTU	TK101798	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Atlantida	HON	sim
TTU	TK101799	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Atlantida	HON	sim
TTU	TK101800	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Atlantida	HON	sim
TTU	TK101863	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101864	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101865	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101866	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101867	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101868	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101869	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101870	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101871	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101872	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101873	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101874	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101875	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101876	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101877	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101878	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101879	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101880	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101881	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101882	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK101883	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Copan	HON	sim
TTU	TK102046	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Olancho	HON	sim
TTU	TK136762	<i>parnellii</i>	<i>mesoamericanus</i>	Colon	HON	sim
TTU	TK150567	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Michoacan	MEX	sim
TTU	TK150591	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Michoacan	MEX	sim
TTU	TK128419	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128441	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
TTU	TK128442	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128740	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128729	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128730	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128731	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128732	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128733	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128734	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128735	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128736	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128395	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128396	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128330	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128331	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128332	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128333	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128586	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK128594	<i>parnellii</i>	<i>fuscus</i>	Charlotte	VIN	sim
TTU	TK145282	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Sipaliwini	SUR	sim
TTU	TK145283	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Sipaliwini	SUR	sim
TTU	TK145284	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Sipaliwini	SUR	sim
TTU	TK145285	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Sipaliwini	SUR	sim
TTU	TK148761	<i>parnellii</i>	<i>mexicanus</i>	Jalisco	MEX	sim
TTU	TK151456	<i>parnellii</i>	<i>sp1</i>	Sipaliwini	SUR	sim
TTU	TK12041	<i>personatus</i>	<i>psilotis</i>	Oaxaca	MEX	sim
TTU	TK12042	<i>personatus</i>	<i>psilotis</i>	Oaxaca	MEX	sim
TTU	TK12043	<i>personatus</i>	<i>psilotis</i>	Oaxaca	MEX	sim
TTU	TK12044	<i>personatus</i>	<i>psilotis</i>	Oaxaca	MEX	sim
TTU	TK148764	<i>personatus</i>	<i>psilotis</i>	Jalisco	MEX	sim
TTU	TK27697	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	St. Anns Parish	JAM	sim
TTU	TK32013	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Guantanamo	CUB	sim
TTU	TK32105	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Guantanamo	CUB	sim
TTU	TK32055	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Guantanamo	CUB	sim
TTU	TK32160	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Guantanamo	CUB	sim
TTU	TK32161	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Guantanamo	CUB	sim
TTU	TK32170	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Guantanamo	CUB	sim
TTU	TK32171	<i>quadridens</i>	<i>quadridens</i>	Guantanamo	CUB	sim
Valeria Tavares	BOC541	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	BOC543	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
Valeria Tavares	BOC544	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	BOC548	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	BOC553	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	BOC555	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	BOC575	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	BOC602	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	BOC603†	<i>gymnonotus</i>	<i>Lonchorrhina sp.</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	BOC652	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	BOC655	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	IC12 (INPA6085)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Rio Madeira, Porto Velho, RO	BRA	sim
Valeria Tavares	IF09 (INPA6100)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Rio Madeira, Porto Velho, RO	BRA	sim
Valeria Tavares	JCDA08 (INPA6120)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Rio Jaci-Paraná, Porto Velho, RO	BRA	sim
Valeria Tavares	JCDD16 (INPA6129)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Rio Jaci-Paraná, Porto Velho, RO	BRA	sim
Valeria Tavares	JRDB13 (INPA6162)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Rio Jaci-Paraná, Porto Velho, RO	BRA	sim
Valeria Tavares	JRDD06 (INPA6172)	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Rio Jaci-Paraná, Porto Velho, RO	BRA	sim
Valeria Tavares	MM107	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Mina do Sossego, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	MM112	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Mina do Sossego, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	TG22	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Teotônio, Porto Velho, RO	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1072	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Parauapebas/Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1103	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Parauapebas/Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1135	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Parauapebas/Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1188	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Parauapebas/Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1358	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Parauapebas/Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1444	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Parauapebas/Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1741W	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1742W	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1758W	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1773W	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1775W	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1793W	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1869	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1871	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1873	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1971	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1972	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT1997	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim

COLETOR/COLEÇÃO	ID	ESPÉCIE / COMPLEXO DE ESPÉCIES	LINHAGEM	LOCALIDADE	PAÍS	SEQUÊNCIA
Valeria Tavares	VCT2018	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT2092	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT2369	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT2824	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT3048	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT3055	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT3082	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT3084	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT3846	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Tapa Oeste, Xinguara, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT3880	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Serra do Tapa, Xinguara, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT4330	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT4953	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT5133	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT5139	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás, Canaã dos Carajás, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6099	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	Marabá, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6175	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	Marabá, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6224	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6227	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6228	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6233	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6236	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6238	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6239	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6254	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6255	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6370	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6376	<i>parnellii</i>	<i>rubiginosus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6379	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6380	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6381	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6382	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6389	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6399	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N4, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6402	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás N6, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6407	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6408	<i>personatus</i>	<i>personatus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6409	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim
Valeria Tavares	VCT6410	<i>gymnonotus</i>	<i>gymnonotus</i>	FLONA Carajás N5, Parauapebas, PA	BRA	sim

* tecido cerebral obtido do material fixado; † amostras de outras espécies.

Anexo II. Topologia encontrada pelos marcadores moleculares analisados separadamente.

PRKC1

STAT5A

DBY

RAG2

Anexo III. Topologias expandidas da filogenia apresentada na Figura 1.1-A, listando os terminais que compõem cada um dos clados do gênero *Pteronotus*. A identificação das amostras com suas respectivas localidades geográficas está disponível no Anexo I.

Clado 1

Clado 2

Clado 3

Clado 4A

Clados 4B e 4C

Anexo IV. (A) Resultado da diafanização, feita em feto do espécime MZUSP-EG183, e (B) descrição anatômica de alguns ossos que compõem o crânio de *Pteronotus parnellii* a partir da análise dos espécimes neonatais KUM142696 e 142697.

EO: exoccipital, ES: esquamosal, ExP: exposição mastóide do petrosal, FR: frontal, IP: interparietal, MX: maxila, NA: nasal, PA: parietal, PMX: pré-maxila, SO: supraoccipital

AE: alisfenóide, BE: basisfenóide, BO: basioccipital, ET: ectotimpânico, ES: esquamosal, PE: pré-esfenóide, PL: palatino, PT: petrosal, SO: supraoccipital.

Anexo V. Lista dos espécimes analisados nos Capítulos 2 e 3.

Pteronotus davyi

COSTA RICA - **Alajuela**: 8.4mi W Atenas (LACM25640, LACM25641):9.98 -84.45; **Guanacaste**: Playas del Coco (LACM23732):10.55 -85.71; Liberia, 5 mi N (LACM26531):10.71 -85.43; **DOMINICA**: (FMNH18901, FMNH44260, MZUSP2026):15.5 -61.33; Roseau (NMNH113190):15.3 -61.4; Belvedere Estate (NMNH113573, NMNH113592):15.28 -61.25; Grand Bay (NMNH361894, NMNH391218, NMNH391219, NMNH391221, NMNH391222, NMNH391223, NMNH391224):15.23 -61.32; South Chiltern (NMNH361895, NMNH362096):15.25 -61.37; **St. Joseph**: 1mi above mouth Layou River (TTU31327):15.41 -61.43; **St. Paul**: Antrim Valley (TTU31305, TTU31328):15.35 -61.38; **NICARÁGUA** - **Matagalpa**: 3mi E San Ramon (KU70333, KU70334, KU70337, KU70415, KU70416, KU70418, KU70419, KU70421, KU70423, KU70425, KU70427, KU70428, KU70431, KU70433, KU70434, KU70435, KU70436, KU70442):12.92 -85.79; **TRINIDAD E TOBAGO** - **Caroni**: (NMNH399559):10.6 -61.38; **Mayaro**: Guayaguayare (TTU5227):10.13 -61.03; **St. George**: Cuara Valley (TTU5497):10.7 -61.35; Blanchisseuse (TTU9775):10.78 -61.3; **VENEZUELA** - **Aragua**: 3km S Ocumare de La Costa (NMNH517293, NMNH517294):10.4 -67.77; El Limon, 4km NW Maracay (NMNH517295, NMNH517296):10.28 -67.6; **Falcon**: 7 Km W Pueblo Nuevo, Peninsula de Paraguaná (NMNH444125, NMNH444126, NMNH444128, NMNH444130, NMNH444131, NMNH444143, NMNH444144, NMNH444145, NMNH444154):11.93 -69.98; **Lara**: 10km N El Tocuyo (Casserio Boro) (NMNH444164):9.88 -69.78; **Vargas**: Hda. Carapiche, Nr. El Limon, 48 Km W Caracas (NMNH385285):10.48 -67.32; **Yaracuy**: 8km N 18km W San Felipe (NMNH418749):10.43 -68.91; Minas de Aroa (NMNH418761, NMNH418762, NMNH418764, NMNH418769, NMNH418770, NMNH418771, NMNH418772, NMNH418773, NMNH418774, NMNH418775, NMNH418776, NMNH418777, NMNH418778, NMNH418781, NMNH418782, NMNH418783, NMNH418784, NMNH418786):10.43 -68.9;

Pteronotus fulvus

BELIZE - **Cayo**: Ontario Village (FMNH108738):17.22 -88.88; Unitedville, 62.25 Mile Western Hwy (FMNH108739):17.2 -88.93; Central Farm, along Garbutt's Creek (FMNH58139):17.19 -89; **Orange Walk**: Tower Hill, Belize Sugar Industries Compound (FMNH108740):18.03 -88.55; Tower Hill, Belize Sugar Industries Swim Pool (FMNH58140, FMNH58141):18.03 -88.55; **Stann Creek**: Cockscomb basin wildlife sanctuary, 80m (NMNH583006):16.77 -88.53; **Toledo**: Agriculture Station, Punta Gorda Road (FMNH108735):16.13 -88.83; San Antonio (FMNH108736):16.24 -89.02; Agriculture Station (FMNH108737):16.13 -88.83; Punta Gorda, San Antonio Rd, 1/4 mi W Agri Sta (FMNH108741):16.13 -88.84; **GUATEMALA** - **Alta Verapaz**: Lanquin cave, 1022ft (FMNH64466, FMNH65168, KU64793, KU64794, KU64795, KU64796, KU64669, KU64756, KU64757, KU64758, KU64759, KU64760, KU64761, KU64762, KU64763, KU64764, KU64765, KU64766, KU64792):15.57 -89.98; **Chiquimula**: Jocotan, near Chiquimula, 1350ft (KU84091):14.82 -89.38; **HONDURAS** - **Santa Barbara**: 2km S San Nicholas, 660m (TCWC18665, TCWC18666, TCWC18667, TCWC18668, TCWC18669, TCWC18670, TCWC18671, TCWC18672, TCWC18673, TCWC18674, TCWC18675, TCWC18676):14.91 -88.32; **MÉXICO** - **Campeche**: 5km S Champotón, 10m (KU91498, KU91499):19.28 -90.73; 12km W Escarcega (KU91500, KU91501, KU93236, KU93237):18.61 -90.86; 105km E Escarcega (KU93241):18.58 -89.74; **Chiapas**: 13mi SW Las Cruces (KU68632, KU68633, KU68635, KU68636, KU68638, KU70332):16.19 -93.97; **Colima**: 7mi W, 0.5mi S Santiago (KU36433, KU36435, KU36437, KU36438, KU36439, KU36441, KU36442, KU36460, KU36462, KU36463):19.12 -104.46; Playa de Oro, 8km W, 2km S Santiago (KU87303, KU87304):19.1 -104.44; **Guerrero**: 2mi NW Acapulco, 50ft (KU38205, KU38206, KU38208, KU38209, KU38210, KU38212, KU38213, KU38214, KU38215):16.88 -99.94; 10mi E, 2mi S Teloloapan (KU66318, KU66319, KU66322):18.34 -99.71; **Jalisco**: 5mi S El Grullo, 3100ft (KU103382):19.73 -104.23; 15km W Ameca, 4200ft (KU92709):20.55 -104.2; Chamela (TTU45007):19.53 -105.07; **Michoacan**: 7mi S Tumbiscatio, 2700ft (KU39497):18.42 -102.39; **Nayarit**: 2mi S Compostella, 2900ft (KU39496):21.2 -104.91; **Oaxaca**: Santo Domingo Tehuantepec (AMNH165952):16.33 -95.23; Arroyo Ocotito, Santo Domingo Tehuantepec (AMNH182149):16.3 -95.2; 3mi N El Jicaro, Santiago Jamiltepec (AMNH185839):16.28 -97.81; Benito Juarez Dam, Santo Domingo Tehuantepec (AMNH207073); **San Luis Potosi**: El Salto falls (AMNH177590, AMNH177592, AMNH177593, AMNH177597, AMNH177599, AMNH177600, AMNH177601, AMNH177602, AMNH177603, AMNH177604, AMNH177605, AMNH177606, AMNH177607, AMNH177608, AMNH177609, AMNH177610, AMNH177611, AMNH178078):22.58 -99.38; **Sinaloa**: 1mi S, 6mi E El Carrizo (KU105426, KU105427):26.25 -108.94; 1mi E Santa Lucia, 5650ft (KU67319):23.44 -105.83; 1mi E Sinaloa, 180ft (KU89999):25.84 -108.19; Panuco, 2050ft (KU95712, KU95714, KU95715, KU95716, KU95717, KU95718, KU95719, KU95720):23.42 -105.91; 3mi SE Plomosas, 4000ft

(KU96959):23.03 -105.47; 17mi NE Elota, 200ft (TCWC7510):24.09 -106.6; **Sonora:** Carbo, 14.9 mi SE; Cueva del Tigre (LACM12401, LACM12403, LACM12404, LACM12406, LACM12407):29.47 -110.92; 13mi S Carbo, 1200ft (TCWC7511, TCWC7514, TCWC7516, TCWC7517):29.5 -110.96; **Tamaulipas:** Rancho Santa Rosa, 25km N, 13km W Cd Victoria, 260m (KU57528, KU57529, KU57530, KU57531, KU57534):23.96 -99.31; Rancho Pano Ayuctle 6mi N Gomez Farias, 300m (KU60248):23.11 -99.16; **Veracruz:** 3km E San Andres Tuxtla, 1000ft (KU23577, KU23578, KU23579, KU23581, KU23582, KU23583, KU23584, KU23585, KU23586, KU23633, KU23634, TCWC9055, TCWC9056, TCWC9057, TCWC9058, TCWC9059, TCWC9060, TCWC9061, TCWC9062, TCWC9063, TCWC9071, TCWC9072, TCWC9073):18.46 -95.19; **Yucatan:** 3km S, 1km W Calcehtoc, Cueva de Ockintoc (TTU18413, TTU18414):20.54 -89.92; Cueva de Hochtun, 1km S Hochtun (TTU25884, TTU25885):20.86 -89.2; 6km S, 5km W Kinchil (TTU25886):20.86 -90;

Pteronotus fuscus

COLÔMBIA : (NMNH597591); **Bolivar:** Bahia de Cartagena, Bocachica, Fuerte De San Fernando (FMNH122063, FMNH122064):10.33 -75.5; Norosi (NMNH281258):8.53 -74.03; **Magdalena:** Santa Marta, Colonia Agricola De Caracolicito (NMNH281253, NMNH281254, NMNH281256):11.25 -74.2; **Sucre:** Las Campanas (FMNH69367, FMNH69369, FMNH69370, FMNH69371, FMNH69372, FMNH69389, FMNH69390, FMNH69391, FMNH69392, FMNH69393, FMNH69396):9.5 -75.35; **TRINIDAD E TOBAGO - Couva-Tabaquite-Talpar:** (FMNH20861, FMNH20863, FMNH20865):10.4 -61.37; **Sangre Grande:** Las Cuevas (KU117400):10.78 -61.38; Mt. Tamana Cave (TCWC6337, TCWC6339):10.47 -61.2; **St. Andrew:** Mount Tamana (NMNH345771, NMNH345774):10.47 -61.2; Tamana cave (TTU26436):10.47 -61.2; **St. David:** Monte Video (NMNH345785):10.82 -61.03; **St. George:** Port of Spain (NMNH101935):10.64 -61.48; Arima (NMNH345779):10.63 -61.28; Blanchisseuse (AMNH182693, TTU26437, TTU26438, TTU26439, TTU26440, TTU26441, TTU26442):10.78 -61.3; **VENEZUELA - Apure:** Hato Cariben, 32 Km NE Pto. Paez, La Villa (NMNH373203, NMNH373204, NMNH373205, NMNH373206):6.55 -67.22; Pto. Paez, 1 Km W Pto. Paez, Cerro De Murcielagos (NMNH373207, NMNH373208):6.2 -67.45; **Aragua:** Estacion Biologia Rancho Grande (FMNH122731, FMNH122732, FMNH122733):10.36 -67.68; Rancho Grande Biological Station (NMNH370057, NMNH370058, NMNH370061, NMNH370062):10.35 -67.67; **Carabobo:** Las Quiguas (AMNH31561, FMNH38868):10.4 -68; San Esteban (AMNH31567):10.43 -68.02; 10km NW Urama (NMNH373213, NMNH373216):10.52 -68.38; Montalban, 4 Km NW Montalban, La Copa (NMNH418838):10.25 -68.35; **Distrito Capital:** Los Venados, 4 Km NNW Caracas (NMNH370056):10.53 -66.9; **Falcon:** Nr. La Pastora, 14 Km ENE Mirimiri (NMNH418787):11.2 -68.62; Peninsula de Paraguana, 7 Km W Pueblo Nuevo, Cueva Del Guano (NMNH444165, NMNH444168):11.93 -69.98; Riecito, 30 Km S Mirimiri (NMNH444172):10.9 -68.77; **Guarico:** Hda. El Vira, 10 Km NE Altagracia (NMNH385263):9.92 -66.32; **Lara:** El Tocuyo, 13 Km NW El Tocuyo, Caserio Boro (NMNH442912):9.88 -69.78; **Miranda:** Curupao, 5 Km NNW Guarenas (NMNH385279):10.52 -66.63; Rio Chico, 1 Km E (NMNH385283):10.32 -65.97; El Encantado, 4 Km SW Birongo, Cueva Walter Dupouy (NMNH418830):10.45 -66.28; Birongo, 4 Km SW Birongo, Cueva Walter Dupouy (NMNH418832):10.45 -66.28; Birongo, 15 Km SE Caracas, Cueva Ricardo Zuloaga (NMNH418833):10.43 -66.77; El Encantado, 15 Km SE Caracas, Cueva Ricardo Zuloaga (NMNH418835, NMNH418836):10.43 -66.77; **Monagas:** 8km (by road) NW Caripito (KU118002):10.15 -63.15; **Nueva Esparta:** El Valle (KU117986, KU117987):10.98 -63.87; Cueva El Covento, 1km N, 1km W San Francisco de Macanao (KU117989, KU117991, KU117992, KU117994, KU117995):11.03 -64.3; Isla Margarita, 3 Km S La Asuncion (NMNH388572, NMNH388574, NMNH388575, NMNH388576, NMNH388577, NMNH388578, NMNH388579, NMNH388580, NMNH388584):11 -63.87; **Sucre:** 1.5km S (by road) Cariaco (KU117997, KU117998, KU117999):10.48 -63.55; Tacal, 11km SSW Cumana (KU118001):10.33 -64.2; 1.5km NW El Pilar (KU118003):10.56 -63.17; Trujillo: Agua Santa, 23km NW Valera (NMNH370063, NMNH370064):9.53 -70.67; Vargas: Hda. Carapiche, Nr. El Limon, 48 Km W Caracas (NMNH385261):10.48 -67.32; **Yaracuy:** Aroa, Bolivar (KU11512):10.43 -68.9; Minas De Aroa, 20 Km NW San Felipe (NMNH418797, NMNH418798, NMNH418799):10.42 -68.9;

Pteronotus gymnonotus

BRASIL - Amazonas: Caverna Maroaga Km 6 estrada acesso UHE Balbina (INPA347):-2.03 -59.95; **Ceará:** FLONA Araripe, Crato (MZUSP16644, MZUSP16645, MZUSP16646, MZUSP16647, MZUSP16648, MZUSP16649, MZUSP16650, NMNH555701):-7.37 -39.42; Nascente do Farias, Serra do Araripe, Arajara, Barbalha (UFPE1040, UFPE1041, UFPE1042, UFPE1043, UFPE1044, UFPE1049, UFPE1050, UFPE1051, UFPE1052, UFPE1289, UFPE1290, UFPE1296, UFPE1297, UFPE274, UFPE275, UFPE276, UFPE750, UFPE751, UFPE752, UFPE754):-7.37 -39.42; **Mato Grosso:** Serra das Araras (MZUSPEG146, MZUSPEG241):-15.48 -57.2; Jangada (MZUSPFM48):-15.27 -

55.22; **Pará**: Alter do Chão - fragmento 21, Rio tapajós, Santarem (INPA3947):2.5 -54.93; FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá (MZUSPAC1910, MZUSPAC1919, MZUSPAC290, MZUSPAC360):-5.77 -50.51; FLONA Carajás, Canaã dos Carajás/Parauapebas (VCT1739w, VCT1997, VCT6227, VCT6236, VCT6238, VCT6239, VCT6254, VCT6379, VCT6380, VCT6399, VCT6407, VCT6409, VCT6410):-6.4 -50.32; **Pernambuco**: Serra Talhada (UFPE121, UFPE122, UFPE123, UFPE124, UFPE125, UFPE126, UFPE127, UFPE128, UFPE129, UFPE130, UFPE131, UFPE132, UFPE133, UFPE134, UFPE136):-7.98 -38.32; Escola Agrícola de Exu, Exu (UFPE68):-7.53 -39.73; **Sergipe**: Caverna da Ribeira, Povoado Ribeira, Itabaiana (UFPB6086, UFPB6087, UFPB6089, UFPB6092, UFPB6093, UFPB6094, UFPB6096, UFPB6097, UFPB6098, UFPB6102):-10.83 -37.45; **COLÔMBIA** - **Bolívar**: Cartagena (NMNH597586, NMNH597587):10.4 -75.51; **Guajira**: Hiohacha (NMNH597584, NMNH597585):11.54 -72.91; **Sucre**: Tolu Viejo (NMNH597582, NMNH597583):9.45 -75.44; **COSTA RICA** - **Guanacaste**: 0.5km SSW Liberia (TTU29239):10.63 -85.44; **Heredia**: Parque Nacional Braulio Carrillo, 1km S 11.5km E San Miguel, 700m (NMNH562733):10.17 -83.98; **Puntarenas**: 6mi W of Rincon de Osa (KU117436):8.7 -83.57; Villa Neily (LACM25551, LACM25553):8.65 -82.93; 2.7mi N Villa Neily (LACM25555):8.64 -82.97; San Isidro, 35 mi S; Rio Ceibo (LACM25669):9.16 -83.38; **EL SALVADOR** - **Cuscatlan**: 2 km W Suchitoto, 390m (TCWC18687, TCWC18688, TCWC18689, TCWC18700, TCWC18712, TCWC18713):13.93 -89.05; 12mi W Suchitoto (TTU13423):13.93 -89.21; **GUATEMALA** - **Alta Verapaz**: Lanquin Cave, 1022ft (FMNH65167, KU64797, KU64798):15.57 -89.98; **Zacapa**: Huíte, 2km SW Aldea Anton Bran, Finca Jesus (TTU63280, TTU63281):14.94 -89.76; **HONDURAS** - **Olancho**: San Jose Rio Tinto, 340 (TCWC18723, TCWC18724, TCWC18725, TCWC18726, TCWC18727):14.93 -85.7; **NICARÁGUA** - **Matagalpa**: Matagalpa, 915m (AMNH33193); 3mi E San Ramon (KU70335, KU70336, KU70339, KU70340, KU70342, KU70417, KU70420, KU70426, KU70429, KU70430, KU70432):12.92 -85.8; **Zelaya**: Cara de Mono, 50m (KU110695, KU114768, KU114769, KU114770):12.12 -84.47; **PANAMÁ** - **Canal Zone**: Madden Dam (NMNH311888):9.22 -79.62; Allee Creek, Barro Colorado island (NMNH498707):9.17 -79.83; **Chiriqui**: San Vicente (NMNH331106):8.6 -82.63; **Cocle**: Penonomé (FMNH43065, FMNH43067, FMNH43069, NMNH300945, NMNH300946, NMNH300947, NMNH300949, NMNH300950, NMNH300951, NMNH330941, NMNH330942, NMNH330943, NMNH330944, NMNH330952, NMNH330953, NMNH330954, NMNH330955, NMNH330956, NMNH330957, NMNH330959, NMNH330960, NMNH330961, NMNH330962, NMNH330964, NMNH331105):8.52 -80.37; **Darién**: Tacarcuna Village, 3200 ft (NMNH309352, NMNH309353):8.18 -77.3; Darin National Park, Mono station (NMNH565909):7.85 -77.47; **Ngöbe-Buglé**: 25km NNE San Felix, Bocas del Toro (NMNH541058):8.5 -81.78; **Panamá**: Chilibre (NMNH305174, NMNH305176, NMNH305177, NMNH305178, NMNH305179, NMNH305180, NMNH305181, NMNH305182, NMNH305887, NMNH305888, NMNH306526, NMNH306527, NMNH306528, NMNH306529, NMNH306530, NMNH306531, NMNH311885, NMNH311886, NMNH311887, NMNH313068, NMNH313069, NMNH313070, NMNH313071, NMNH313072, NMNH313073, NMNH313168, NMNH313170, NMNH313171, NMNH313172):9.15 -79.62; **San Blas**: Armila (Quebrada Venado) (NMNH335089, NMNH335090, NMNH335091, NMNH335092, NMNH335093, NMNH335094, NMNH335095, NMNH335096, NMNH335097, NMNH335098):8.67 -77.47; **Veraguas**: 3mi E Sona (NMNH331104):8.02 -81.27; **PERU** - **Huanuco**: 3mi S Tingo Maria (TCWC11637):-9.35 -76; 9km S, 2km E Tingo Maria, Leoncio Prado (TTU46133):-9.37 -75.97; **VENEZUELA** - **Bolívar**: Suapure (AMNH17573):5.84 -62.53; **Yaracuy**: 8km N & 18km W San Felipe (NMNH418850):10.42 -68.92; Minas de Aroa (NMNH418851, NMNH418852, NMNH418853, NMNH418854, NMNH418855, NMNH418857, NMNH418859, NMNH418861, NMNH418865, NMNH418866, NMNH418867, NMNH418870, NMNH418872):10.43 -68.9;

Pteronotus incae

PERU - **Cajamarca**: San Ignacio (FPA119, QCP55):-5.13 -78.98; **Piura**: Hacienda Bigotes (FMNH81034, FMNH81035, FMNH81037, FMNH81038, FMNH81039, FMNH81040, FMNH81041, FMNH81042):-5.32 -79.8; ACR Bosques Secos Salitral (MUSM34625, MUSM34626):-5.46 -79.79;

Pteronotus macleayi

CUBA - **Artemisa**: Guanajay (NMNH103812, NMNH103813, NMNH103814):22.78 -82.63; **Guantanamo**: Baracoa (AMNH61152, FMNH34059, NMNH113771, NMNH113772, NMNH113773, NMNH113774, NMNH113775):20.35 -74.51; Guantanamo bay, U.S. Naval Station (NMNH598947, TTU52468):19.92 75.13; **Havana**: Bacuranao (AMNH174250):23.13 -82.25; **Pinar del Rio**: San Vicente, 32m (AMNH176188, AMNH176189, TCWC5770):22.72 -83.72; **JAMAICA** - **Saint Catherine**: St. Claire cave (NMNH345326, NMNH345329):18.15 -77.09; St Clair cave, 2mi S Ewarton (TTU21322, TTU21325, TTU21326):18.15 -77.09; **Saint Elizabeth**: Oxford Cave, Balaclava (AMNH45268, AMNH45269, AMNH45270):18.2 -77.63; **Saint James**: Providence Cabe, Montego Bay (AMNH45256, AMNH45257,

AMNH45258, AMNH45260, AMNH45261, AMNH45266, AMNH45267):18.45 -77.93; Montego Bay (AMNH60019, AMNH60892, AMNH60893, AMNH60895, AMNH60897, AMNH60899, AMNH60904, AMNH60905, AMNH60917, NMNH260725, NMNH260730):18.45 -77.93; **Saint Mary**: Mt. Plenty Cave, Lucky Hill (AMNH271551, AMNH271552, AMNH271553):18.35 -77.05;

Pteronotus mesoamericanus

BELIZE - **Cayo**: Ontario Village (FMNH108744):17.21 -88.88; Las Cuevas, near Millionario (FMNH108754):16.75 -89; Augustine, Cave along R Frio Cave Rd (FMNH58133, FMNH58134):16.97 -88.98; Central Farm (FMNH58136):17.18 -89; **Corozal**: 25 mi W Patchakan (FMNH108745, FMNH108746, FMNH108747):18.4 -88.85; **El Peten**: Tikal National Park (FMNH108755):17.25 -89.65; **Orange Walk**: Albion I (FMNH106765):18.13 -88.68; Honey Camp Lagoon (FMNH58135):18.03 -88.43; **Toledo**: Aguacate, Hill NE Village (FMNH108742):16.19 -89.07; Agriculture Station (FMNH108743):16.13 -88.88; Forest Home Village (FMNH108748):16.13 -88.81; Lubaantun (FMNH108749):16.26 -88.95; Miles E Wilson Road (FMNH108750, FMNH108751); San Antonio, Crique Lugarto (FMNH108752, FMNH108753):16.24 -89; Pueblo Viejo (FMNH58131):16.21 -89.14; Columbia Forest Preserve (FMNH58132):16.33 -88.98; **COSTA RICA** - **Alajuela**: Finca of Alphonso Bustos, Dos Rios district, Upala (KU158387, KU158388, KU158389, KU158390, KU158391):10.9 -85.03; **Cartago**: 4km SW Moravia de Turrialba, 1200m (KU88014, KU88015, KU88016):9.8 -83.47; **Guanacaste**: Refugio Rafael Rodriguez, Hacienda Palo Verde (NMNH562734, NMNH562735):10.38 -85.33; **Puntarenas**: Parque Nacional Caraca (FMNH180713):9.78 -84.55; Reserva Biologica Cabo Blanco, 5km SE Malpais (KU158309):9.57 -85.12; Monteverde, 2 Km W Pension Quetzal (NMNH556133):10.3 -84.82; **San José**: Las Pavas (AMNH135243):9.93 -84.13; **EL SALVADOR** - **La Libertad**: 5.7km E La Libertad, 15m (TCWC21389, TCWC21390, TCWC21391, TCWC21395, TCWC21397, TCWC21398, TCWC21399, TCWC21400, TCWC21401):13.49 -89.27; 3.5km E La Libertad, 15m (TCWC21402):13.49 -89.27; 20km W La Libertad, 250m (TCWC21404):13.51 -89.53; **GUATEMALA** - **Chimaltenango**: 0.75mi E, 1mi S Yepocapa, 4280ft (KU64722, KU64723, KU64724, KU64726, KU64727, KU64728, KU64730, KU64732, KU64733, KU64735, KU64736, KU64738, KU64739, KU64740, KU64741):14.49 -90.94; **El Peten**: Toocoq, 15km SE La Libertad, 540ft (KU81999):16.68 -90.03; 12km NNW Chinaja (KU82001, KU82002, KU82004, KU82005):16.13 -90.26; **HONDURAS** - **Atlántida**: 7mi E La Ceiba, 100ft (TCWC14540, TCWC14541):15.78 -86.7; Lancetilla, 40m (TCWC23722, TCWC23723, TCWC23724, TCWC23726, TCWC23727, TCWC23728):15.7 -87.47; **Cortez**: 8mi SW San Pedro Sula, 100m (TCWC14538, TCWC14539):15.39 -88.13; 2km W La Lima, 40m (TCWC23725):15.43 -87.95; **Olancho**: San Jose Rio Tinto (TCWC18621, TCWC18622, TCWC18623, TCWC18624, TCWC18625, TCWC18626, TCWC18627, TCWC18628, TCWC18629):14.93 -85.7; 40km NE Catcamas (TCWC18630, TCWC18631, TCWC18632, TCWC18633, TCWC18634, TCWC18635, TCWC18636, TCWC18637):15.07 -85.6; **MÉXICO** - **Campeche**: 103km SW Escarcega (KU93320, KU93321, KU93322, KU93323, KU93324):17.91 -91.4; **Chiapas**: Cueva de Zapaluta, 1.3mi SSe Zapaluta, 5700ft (TCWC8325, TCWC8326, TCWC8327):16.1 -92.04; 7km W Los Amates, 1800ft (TCWC8721, TCWC8722, TCWC8725):16.16 -93.54; 2mi S La Trinitaria, 5000ft (TCWC8726, TCWC8727, TCWC8728):16.08 -92.05; 2km NW San Lucas, 3300ft (TCWC9014, TCWC9015, TCWC9016):16.63 -92.73; 2km NE Tuxtla Gutierrez (TCWC9017, TCWC9018, TCWC9019, TCWC9020, TCWC9022):16.79 -93.07; **Tabasco**: 5mi SW Teapa (KU66311, KU66312, KU66313, KU66315):17.51 -92.88; **Veracruz**: 2mi WNW San Andres Tuxtla (TCWC9012):18.45 -95.26; **Yucatan**: 3km S, 1km W Calcehtoc, Cueva de Oxkintoc (TTU18411):20.54 -89.92; 1km S Hoctun (TTU18412):20.86 -89.2; Ruinas de Mayapan, 1.5km Tekhaquillo (TTU25889):20.63 -89.46; Cueva Spuki (TTU25945):20.54 -89.92; **NICARÁGUA** - **Boaco**: Los Cocos, 14km S Boaco (TTU29240):12.08 -85.9; **Zelaya**: El Recreo, lado sul Rio Mico, 25m (KU105946):12.17 -84.32; Cara de Mono, 50m (KU110692, KU110693, KU110694, KU114767):12.12 -84.47; Bonanza, 850ft (KU96250):14.02 -84.58; Rama 10km W (TCWC18645, TCWC18646, TCWC18647, TCWC18648, TCWC18649):12.16 -84.31; Rama, 2mi E, Bluefields, 200ft (TCWC9598, TCWC9599, TCWC9600, TCWC9601, TCWC9602, TCWC9603, TCWC9604):12.15 -84.19; **PANAMÁ** - **Cocle**: La Mesa, 3.7km NE El Valle, 850m (NMNH457936):8.63 -80.12; **Colon**: Canal Zone, Gatun (AMNH183872):9.27 -79.92; Canal Zone, Barro Colorado Island (NMNH332042, NMNH503828, NMNH503829, NMNH514957, NMNH544878):9.16 -79.84; Canal Zone, Bohio Peninsula, 4 Km Nww Frijoles (NMNH503436, NMNH503437, NMNH503438):9.19 -79.83; Canal Zone, Buena Vista Peninsula, 1.75 Km NNW Frijoles (NMNH503440, NMNH503441, NMNH503442):9.19 -79.81; **Los Santos**: Guanico (NMNH323024):7.3 -80.43; Las Palmitas (NMNH323025, NMNH323026):7.77 -80.3; Guanico Arriba, Near Jobero (NMNH323027, NMNH323028, NMNH323029):7.33 -80.5; Cerro Hoya (NMNH323030, NMNH323032, NMNH323033, NMNH323034, NMNH323035, NMNH323036):7.35 -80.55; **Panamá**: Rio Chilibrillo (AMNH36715, AMNH36716, AMNH36717, AMNH36747):9.17 -79.63;

Pteronotus mexicanus

MÉXICO - **Colima**: 7mi W, 0.5mi S Santiago (KU36410, KU36412, KU36415, KU36416):19.12 -104.46; **Guerrero**: Puente de Dios, 1700m, Yerbabuena (KU28423, KU28424, KU28425, KU28426, KU28427, KU28428, KU28429, KU28431):17.72 -98.93; 2mi NW Acapulco, 50ft (KU38184, KU38185, KU38186, KU38187, KU38189):16.88 -99.94; **Jalisco**: 8.1mi N Campo Acosta (TTU45008, TTU45009, TTU45010, TTU45012):19.86 -105.32; **Nayarit**: San Blas (NMNH89276, NMNH89277, NMNH89278, NMNH89279, NMNH89287, NMNH89289):21.55 -105.29; **Oaxaca**: 6mi NW Mixteguilla (TCWC7478, TCWC7479, TCWC7480, TCWC7481, TCWC7482, TCWC7483, TCWC7484, TCWC7485):16.42 -95.34; **Sinaloa**: Panuco, 22km NE Concordia, 2050ft (KU85572, KU85573, KU85574, KU85575, KU85576, KU85582, KU95662, KU95671, KU95672):23.42 -105.91; 1.5km S Santa Lucia, 3200ft (KU94012, KU94013, KU94016, KU94017, KU94018, KU94020, KU94021):23.42 -105.85; 1.5km W Copala, 1400ft (KU94025, KU94026, KU94027, KU94028):23.4 -105.95; **Tamaulipas**: 7mi W Ocampo, 2400ft (KU100321):22.86 -99.44; 8km W, 10km N El Encino, 400ft (KU58805, KU58806, KU58807, KU58808, KU58809, KU58813, KU58815, KU58816, KU58817, KU58818):23.22 -99.17; E Oyo de Agua, 20mi N El Manto, 3km W hwy., 300ft (KU60254, KU60255):23.06 -98.97;

Pteronotus parnellii

CUBA - **Guantanamo**: Baracoa (NMNH113767, NMNH113768, NMNH113769, NMNH113770):20.35 -74.48; **JAMAICA** - **Clarendon**: Douglas castle cave, 4mi W Kellits (TTU21365, TTU21366, TTU21367, TTU21368, TTU21390, TTU21391):18.21 -77.27; **Trelawny**: Quick Step, 5 Mi N And 2.5 Mi WNW, Cave (NMNH511219, NMNH511220, NMNH511221, NMNH511222, NMNH545128, NMNH545129, NMNH545130, NMNH545131, NMNH545132, NMNH545133, NMNH545134, NMNH545135, NMNH545136, NMNH545137, NMNH545138, NMNH545139, NMNH545140, NMNH545141, NMNH545142, NMNH545143, NMNH545144):18.32 -77.72;

Pteronotus p. gonavensis

HAITI - **Ilha de Gônave**: (NMNH295009):18.83 -73.08;

Pteronotus portoricensis

PORTO RICO - **Cayey**: Carite State Forest, 8.65km from Ranger Station (TTU70076, TTU70077):18.09 -66.03; Guanica: 0.5mi from RT334 on Cuban trail, Guanica State Forest, near Guanica (TTU70064, TTU70065, TTU70067):17.97 -66.86; **Jayuya**: 1.6km on Camino El Boro trail, Toro Negro State Forest (TTU70070, TTU70071):18.2 -66.55; **Ponce**: 16.8km N of Ponce, Hacienda Buena Vista (TTU70075):18.13 -66.63; San Juan: Pueblo Viejo (NMNH102358); Cueva de Fari, near Pueblo Viejo (NMNH102361, NMNH102362, NMNH102364); **Utua**: Rio Abajo State Forest, 2.7mi from Forest Office (TTU70066, TTU70069):18.34 -66.7;

Pteronotus pusillus

HAITI - **Artibonite**: St. Michel (NMNH293126, NMNH318988):19.37 -72.33; **Dep. Du Sud**: 1km S, 1km E Lebrun (TTU22501, TTU22502, TTU22504, TTU22507):18.42 -73.14; 4km S Lebrun (TTU22508, TTU22509, TTU22510, TTU22511):18.42 -73.14; **REP. DOMINICANA** - **La Altagracia**: 3km N Boca de Yuma (NMNH535296, NMNH535297, NMNH535298, NMNH535305, NMNH535307):18.41 -68.6; **San Cristobal**: Cueva La Chepa, 10km N Bayaguana (NMNH535249, NMNH535250):18.84 -69.63; **Santiago**: Cueva Duran, 4km SW Monción (AMNH212996):19.43 -71.17;

Pteronotus personatus

BRASIL - **Pará**: FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá (MZUSPAC1047, MZUSPAC1215, MZUSPAC1470, MZUSPAC1515, MZUSPAC1831, MZUSPAC2034, MZUSPAC2237, MZUSPAC241, MZUSPAC501, MZUSPAC505):-5.78 -50.54; FLONA Carajás, Canaã dos Carajás/Parauapebas (VCT1358, VCT1444, VCT1758W, VCT1793W, VCT1972, VCT2018, VCT3082, VCT5133, VCT6233, VCT6381, VCT6382, VCT6389, VCT6402, VCT6408):-6.01 -49.87; **Piauí**: Valença do Piauí (Fazenda Olho d'água) (MZUSP16642, MZUSP16643):-6.41 -41.75; **Roraima**: Estação Ecológica da Ilha de Maracá, rio Uraricoera (INPA1423):3.37 -61.42; **Sergipe**: Caverna da Ribeira, Povoado Ribeira, Itabaiana (UFPB6088, UFPB6090, UFPB6091, UFPB6099, UFPB6100, UFPB6101, UFPB6103, UFPBCR189a, UFPBCR189b):-10.83 -37.45; **COLÔMBIA** : (NMNH597588); **Bolívar**: Cartagena (NMNH430123, NMNH430130, NMNH430134, NMNH430141, NMNH430148, NMNH430152, NMNH430161, NMNH430164, NMNH430165, NMNH430171, NMNH430174, NMNH430177, NMNH430190, NMNH430192, NMNH430198,

NMNH430216, NMNH430240, NMNH433517, NMNH433531, NMNH597589, NMNH597590, NMNH597592, NMNH597593):10.48 -75.48; Fort At Boca Chica, Approx 10 Km S Cartagena (NMNH483317, NMNH483318, NMNH483319, NMNH483320, NMNH483321, NMNH483322, NMNH483323):10.33 -75.58; **COSTA RICA** - **Puntarenas**: Osa Peninsula (LACM28568):8.55 -83.5; Llorena (Piedra El Arco), Osa Peninsula (NMNH526237); **Guanacaste**: 4.4mi S Liberia (LACM26555):10.56 -85.44; **PANAMÁ** - **Cocle**: Penonomé (NMNH330915, NMNH330916, NMNH330918, NMNH330919, NMNH330920, NMNH330921, NMNH330922, NMNH330923, NMNH330924, NMNH330925, NMNH330926, NMNH330927, NMNH330929, NMNH330930, NMNH330932, NMNH330933, NMNH331095):8.52 -80.37; **San Blas**: Armila (Quebrada Venada), Rio Armila, 1 Mi Above Mouth (NMNH335085, NMNH335086, NMNH335087):8.67 -77.47; Armila (Quebrada Venado), Rio Armila, 1 Mi Above Mouth (NMNH335088):8.67 -77.47; **VENEZUELA** - **Aragua**: Ocumare De La Costa, 3 Km S (NMNH517304):10.4 -67.77; **Bolivar**: Los Patos, 28 Km SE El Manteco (NMNH385284):7.18 -62.37; **Yaracuy**: Aroa, Bolivar (AMNH32123, AMNH32130, AMNH32132, AMNH32136, AMNH32137):10.43 -68.9; Urama, 10 Km NW Urama, El Central (NMNH373220):10.53 -68.38;

Pteronotus psilotis

BELIZE - **Toledo**: San Antonio (FMNH108757, FMNH108758):16.24 -89.02; Big Falls, along Corral at J Lindo Ranch (FMNH108759):16.25 -88.88; Crique Jute, Home of Juan (FMNH58137):16.27 -89.02; Columbia R, Up from San Pedro (FMNH58138):16.29 -88.99; **GUATEMALA** - **Alta Verapaz**: Lanquin Cave, 1022ft (KU64677, KU64678, KU64679, KU64681, KU64682, KU64683, KU64684, KU64685, KU64686):15.57 -89.98; **HONDURAS** - **Comayagua**: Comayagua, 580m (TCWC21415, TCWC21416, TCWC21417, TCWC21418, TCWC21419, TCWC21420, TCWC21421, TCWC21422, TCWC21423, TCWC21424, TCWC21425, TCWC21426, TCWC21427, TCWC21428):14.45 -87.63; **Olancho**: San Jose Rio Tinto (TCWC18658, TCWC18659, TCWC18660):14.93 -85.7; **Santa Barbara**: 5km NE Ilama (TCWC18654, TCWC18655, TCWC18656, TCWC18657):15.09 -88.19; **Valle**: 10km E San Lorenzo (TCWC18296, TCWC18297):13.43 -87.36; **MÉXICO** - **Chiapas**: Escuintla, 11 km NW (LACM18719, LACM18720):15.39 -92.74; Rio Dorado, 40mi Sse Tuxtla Gutierrez, 1800ft (TCWC16406, TCWC16407):16.17 -92.92; 38mi Sse Tuxtla Gutierrez, 1800ft (TCWC16408):16.17 -92.92; 10mi S Zapaluta (TCWC8279, TCWC8280, TCWC8281):15.96 -92.05; Santo Domingo, 4km Sse Chiapa de Corzo, 1300ft (TCWC8966):16.67 -92.99; **Colima**: Pueblo Juarez (AMNH171988):19.7 -103.92; 7mi W, 0.5mi S Santiago (KU36426, KU36427, KU36428):19.12 -104.46; Playa de Oro, 8km W, 2km S Santiago (KU87277, KU87278, KU87293, KU87294, KU87295):19.1 -104.44; 8km W, 2km S Playa de Oro, Santiago (KU87287, KU87288, KU87290, KU87292):19.1 -104.44; **Guerrero**: Acapulco, 5 mi NW (FMNH73185, FMNH73186):16.92 -99.95; 2mi NW Acapulco, 50ft (KU38169, KU38171, KU38174, KU38179, KU38182):16.88 -99.94; 10 mi E, 2mi S Teloloapan (KU66301):18.34 -99.71; **Jalisco**: 5mi S Grullo, 3100ft (KU103390, KU103391):19.73 -104.23; 2mi N Tenacatita, 25ft (KU105449, KU105457):19.31 -104.79; 2km NW Emiliano Zapata, 20m (KU120319, KU120320):19.4 -104.98; **Oaxaca**: Juchitan, San Pedro Tapanatepec (AMNH177695, AMNH177696, AMNH177697, AMNH177698, AMNH177700, AMNH177702, AMNH177703, AMNH177704, AMNH177705, AMNH177706, AMNH177709, AMNH177711, AMNH177713, AMNH177715, AMNH177720, AMNH177721, AMNH177722, AMNH177723, AMNH177724, AMNH177725, AMNH177726, AMNH177727, AMNH178468, AMNH178475, AMNH177672, AMNH177673, AMNH177674, AMNH177675, AMNH177676, AMNH177679, AMNH177680, AMNH177681, AMNH177682, AMNH177683, AMNH177684, AMNH177685, AMNH177686, AMNH177687, AMNH177688, AMNH177689, AMNH177693, AMNH177694):16.35 -94.2; Tapanatepec, 375ft (KU84084):16.38 -94.21; Santo Domingo Tehuantepec, 10m (TTU33467, TTU33468, TTU33469, TTU33470):16.32 -95.24; **San Luis Potosi**: El Salto, 1750ft (AMNH177701, AMNH177716, KU88272):22.5 -101.52; 1km S El Salto falls, (KU86087, KU86088):22.58 -99.38; 16mi S Valles (TCWC5874, TCWC5875):21.72 -98.97; **Sinaloa**: 1mi S, 6mi E El Carrizo (KU105436):26.25 -108.94; 1mi W Matatán, El Rosario (KU84985, KU84986):23.03 -105.74; 0.5mi S Concepcion, 250ft (KU84987, KU84988, KU84989, KU84990):23.39 -106.17; La Cruz, 30ft (KU90593):23.92 -106.9; 0.5mi SE Vaca, 650ft (KU95683, KU95684):26.79 -108.44; 1.5mi N Badiraquato, 750ft (KU96450, KU96451):25.39 -107.55; 4.5mi S 8mi W Pericos (TCWC7499, TCWC7500):25.01 -107.82; 4.5mi S, 8mi W Pericos (TCWC7501):25.01 -107.82; **Sonora**: La Aduana (TTU6336, TTU6338, TTU6340, TTU6354, TTU6355, TTU6362, TTU6366):27.04 -109.01; **Tamaulipas**: 7mi W Ocampo, 2400ft (KU100322):22.86 -99.44; **Veracruz**: 3km E San Andres Tuxtla, 1000ft (KU23521, KU23522, KU23523, KU23525, KU23526, KU23527, KU23529, KU23530, KU23531, KU23532, KU23533, KU23534, KU23552, KU23554, KU23556, KU23557, KU23558, KU23560, KU23561, TCWC8968, TCWC8969, TCWC8970, TCWC8971, TCWC8972, TCWC8973, TCWC8976, TCWC8978, TCWC8997, TCWC9002):18.46 -95.19;

Pteronotus quadridens

CUBA : Trinidad (NMNH141892); **Artemisa**: Guanajay (NMNH103815, NMNH103817, NMNH103820, NMNH103822, NMNH103823):22.78 -82.63; **Guantanamo**: Baracoa (NMNH113776, NMNH113785, NMNH113786, NMNH113787, NMNH113788, NMNH113789, NMNH121059, NMNH121061, NMNH216686, NMNH216687, NMNH216688, NMNH216689, NMNH300457, NMNH300459, NMNH598925):20.35 -74.48; Guantanamo bay, U.S. Naval Station (NMNH598930, NMNH598953, TTU52470, TTU52473, TTU52474, TTU52475):19.9 -75.2; **Matanzas**: Siera de Hato Nuevo (FMNH34061):22.97 -80.92; **Pinar del Rio**: Cueva del Rio, San Vicente (KU150699, KU150701, KU150702, KU150703, KU150704, KU150705):22.72 -83.72; 0.5mi S Cueva del Los Indios, San Vicente (KU150707):22.72 -83.72; **HAITI** : Cerca La Source, 4 Mi SE In Cave (NMNH253622, NMNH253623, NMNH253629, NMNH253633); Cerca La Source (NMNH253631, NMNH253632); **Ouest**: Petionville (KU150697); **JAMAICA - Saint Catherine**: St. Clair cave, Ewarton (AMNH271555):18.13 -77.03; **Trelawney**: Windsor Cave (NMNH514470, NMNH514471):18.33 -77.65; Windsor cave (TTU21268, TTU21269, TTU21270, TTU21271):18.33 -77.65; **PORTO RICO** : Trujillo Alto (AMNH39400, AMNH39401, AMNH39402, AMNH39403, AMNH39417):16.37 -66.5; 7.5km E Guánica (KU150698):17.97 -66.91; Mayaguez (NMNH112758):18.2 -67.14; Lajas (NMNH512792):18.05 -67.08; Cambalache State Forest, Bacceloneta (TTU70099, TTU70100):18.34 -66.47; Boqueron State Forest, Reserva de Verda Silvestre, Cabo Rojo (TTU70101):18.08 -66.9; Caribbean National Forest, Isabela (TTU70103):18.42 -66.98; Guajataca State Forest, Isabela (TTU70105, TTU70106):18.09 -66.03; El Toro El Yunque National Forest (TTU8905):18.27 -65.83; San Juan: Cueva de Fari, Pueblo Viejo (AMNH39354, AMNH39357, AMNH39359, AMNH39365, AMNH39367):18.47 -66.11; Pueblo Viejo (NMNH102365, NMNH102366, NMNH102367, NMNH102368, NMNH102370):18.41 -66.11; REP. DOMINICANA - Puerto Plata: Sosua (KU150695):19.75 -70.52; Santiago Rodriguez: Cueva Clavijo-Moncion (FMNH104597):19.92 -71.19; Cueva Cavijo-Moncion (NMNH395162):19.92 -71.19;

Pteronotus rubiginosus

BOLÍVIA - Santa Cruz: Parque Nacional Kempff Mercado, Meseta de Huanchaca, 508m (NMNH584498):-13.91 -60.81; **BRASIL - Amapá**: 1ª Expedição CI-IEPA (IEPA107, IEPA78, IEPA86, IEPA87):1.3 -51.59; BR156, sitio 2 (entrada da RESEX do Rio Cajari), 1ª Etapa - Mazagão (IEPA1571, IEPA1573):0.51 -52.17; BR156, trecho Macapá-Jari, 2ª Expedição (IEPA1670, IEPA1674):-0.13 -51.75; 1º Inventário ANCEL, Fazenda São Bento (IEPA1728):1.25 -50.9; UHSA IV, Vila Iratapuru, Laranjal do Jari (IEPA1833, IEPA1853):-0.62 -52.52; UHSA IV, acampamento, Laranjal do Jari (IEPA1893):-0.49 -52.69; UHSA II, Rio Jari (IEPA1957):-0.62 -52.52; UHSA III, Rio Jari (IEPA1992, IEPA2000):-0.47 -52.69; Expedição AHE Caldeirão (IEPA2136, IEPA2679):0.8 -51.32; Expedição AHE Ferreira Gomes (IEPA2194, IEPA2199, IEPA2642):0.87 -51.2; 1º Inventário ANCEL Matapi, 2ª Expedição (IEPA2222):0.49 -51.25; 2ª Expedição CI-IEPA, Igarapé Sto Antonio (IEPA248, IEPA256, IEPA259, IEPA260, IEPA263, IEPA281):1.11 -51.89; 2ª Expedição LT Laranjal do Jari (C1-Resex-cajari) (IEPA2923, IEPA2924, IEPA2928):-0.6 -52.27; 2ª Expedição LT (P3-B) (IEPA2960):1.58 -53.66; 3ª Expedição LT Laranjal do Jari (C5-Resex-cajari) (IEPA3144):-0.57 -52.28; 3ª Expedição LT Laranjal do Jari (C4-Resex-cajari) (IEPA3154):-0.57 -52.27; RDS Iratapuru (2ª Expedição CI-IEPA) (IEPA320, IEPA321, IEPA322, IEPA323, IEPA324, IEPA340, IEPA343, IEPA347, IEPA362):-0.31 -52.44; RDS Cupixi (3ª Expedição, CI-IEPA) (IEPA374, IEPA380, IEPA415, IEPA417, IEPA418, IEPA428):0.58 -52.32; P.N. Montanhas do Tumucumaque (4ª Expedição CI-IEPA), Rio Mutum (IEPA525):1.39 -51.93; P.N.Montanhas do Tumucumaque (4ª Expedição CI-IEPA), Rio Mutum (IEPA533, IEPA554):1.39 -51.93; RPPN Aricari, CI-IEPA, cerrado (IEPA722, IEPA748, IEPA760):0.95 -51.25; RPPN Aricari (CI-IEPA), cerrado (IEPA758):0.95 -51.25; Pedra Branca do Amapari, ca 15 KM, vila da Serra do Navio (INPA4004):0.89 -51.88; **Amazonas**: Serra do Cucuhy, Rio Branco (AMNH78122, AMNH78123, AMNH78124, AMNH78130, AMNH78131, AMNH78133, AMNH78134, AMNH78138, AMNH78139, AMNH78140, AMNH78141, AMNH78146, AMNH78147, AMNH78148, AMNH78149, AMNH78150, AMNH78151, AMNH78153, AMNH78154, AMNH78155, AMNH78157, AMNH78159, AMNH78160, AMNH78163, AMNH78164, AMNH78165, AMNH78167, AMNH78168, AMNH78169, AMNH78171, AMNH78172, AMNH78174, AMNH78175, AMNH78179, AMNH78180):1.2 -66.83; UHE Balbina, Presidente Figueiredo (INPA1000, INPA1001, INPA4841, INPA960, INPA961, INPA962, INPA964A, INPA964B):-1.94 -59.42; Igarapé Caititu, margem direita do rio Uatumã, 20 Km da foz (INPA1002, INPA1003, INPA1004, INPA1361, INPA1362, INPA1363, INPA1365):-2.61 -58.15; Caverna Maroaga, Km 6 da estrada de acesso da UHE Balbina (INPA1392, INPA314, INPA315, INPA316, INPA320, INPA321, INPA322, INPA324, INPA326, INPA327, INPA328, INPA329, INPA330, INPA332, INPA333, INPA337, INPA338, INPA339, INPA341, INPA343, INPA345, INPA349, INPA351, INPA352, INPA353, INPA357, INPA358, INPA359, INPA360, INPA361, INPA4855, INPA4858, INPA4860, INPA4862, INPA4866, INPA4867):-2.04 -59.95; PDBFF,

Reserva Porto Alegre, Rio Preto da Eva (INPA2624, INPA2634):-2.36 -59.96; Município de Manaus, REBIO do Cuieiros, Base de Apoio ZF-2, Trilha da Torre no cruzamento com a Trilha da Hidrologia, Terra firme, Floresta (INPA2FII 03):-2.6 -60.23; Município de Manaus, REBIO do Cuieiros, Base de Apoio ZF-2, Trilha do Quadríciclo e entorno da base de apoio, Terra firme, Floresta (INPA2FII 09, INPA2FII 10, INPA2FII 15):-2.59 -60.21; Morro Boa Esperança, São Gabriel da Cachoeira (INPA4950, INPA4954, INPA4955, INPA4958, INPA4963, INPA4966):-0.13 -67.08; Estrada S-2, UHE Balbina, margem direita do rio Uatumã (INPA515, INPA529):-1.94 -59.48; margem direita Rio Aripuanã (INPA5638):-6.33 -60.35; Mão Branca, margem direita do rio Uatumã (INPA888):-1.94 -59.48; (INPAPEB755-I); 80km N (estrada) Distrito Agropecuário da Suframa, Manaus (NMNH530943):-2.28 -60.02; **Goiás:** Ribeirãozinho (MZUSPRB06, MZUSPRB09):-16.49 -52.7; Minaçu (MZUSPSAMA12):-13.53 -48.22; **Mato Grosso:** Pontes Lacerda (MZUSP29504):-15.2 -59.37; Cuiabá (MZUSPAC1334, MZUSP35152):-15.72 -55.77; Rondonópolis (MZUSPAC1396):-16.25 -54.15; Serra das Araras (MZUSPEG153, MZUSPEG183, MZUSPEG191, MZUSPEG206, MZUSPEG235, MZUSPEG246):-15.48 -57.19; Jangada (MZUSP35147, MZUSP35148, MZUSP35149, MZUSP35150):-15.27 -55.22; São Vicente (MZUSP35153, MZUSP35154, MZUSP35155):-15.82 -55.4; Rio Teles Pires, Paranaíta (MZUSPTPO111); **Pará:** Alter do Chão - mata Andiroba, Rio tapajós, Santarém (INPA3956):-2.5 -54.86; cachoeira do espelho, rio Xingú (MZUSP22609, MZUSP22614, MZUSP22625, MZUSP22646, MZUSP22675, MZUSP22716):-3.65 -52.37; FLONA Tapirapé-Aquiri, Marabá (MZUSPAC1005, MZUSPAC1023, MZUSPAC1524, MZUSPAC254, MZUSPAC377, MZUSP670, MZUSPAC1118):-5.78 -50.54; Itaituba (MZUSPACP135, MZUSPACP158, MZUSPACP173):-6.08 -56.25; 52km SSW Altamira, E bank Rio Xingú (NMNH549333, NMNH549334, NMNH549335):-3.67 -52.37; Caverna do Valdeci, 9km SE (pela estrada) Altamira (NMNH549337):-3.25 -52.14; FLONA Carajás, Canaã dos Carajás/Parauapebas (VCT1072, VCT1103, VCT1135, VCT1737w, VCT1772W, VCT1775w, VCT1869, VCT1871, VCT1873, VCT3048, VCT3846, VCT5093, VCT5139, VCT6370, VCT6376):-6.38 -50.01; FLONA Carajás, Parauapebas (VCT6224, VCT6228, VCT6255):-6.11 -50.14; **Piauí:** Valença do Piauí (Fazenda Olho d'água) (MZUSP16641):-6.41 -41.75; **Rondônia:** Rio Madeira, margem esquerda, módulo Ilha das Pedras, Porto Velho (INPA6085, INPA6093, INPA6100, INPAIF26):-9.16 -64.63; Rio Jaciparana, Porto Velho - margem direita do rio madeira (INPA6116, INPA6120, INPA6129, INPAJCDD32, INPAJCDF21, INPAJCDF35):-9.45 -64.37; Rio Madeira, módulo Jirau margem direita, Porto velho (INPAJRDA27):-9.16 -64.71; Vilhena (MZUSPAC1817, MZUSPAC1820, MZUSPN2012):-12.72 -60.26; Rio Madeira, UHE Jirau, Porto Velho (MZUSPCCA1840, MZUSPCCA1899, MZUSPCCA919); **Roraima:** Estação Ecológica da ilha de Maracá, rio Uraricoera (INPA1178, INPA1415, INPA1416):3.37 -61.42; BR 401 a 21 Km de Boa Vista (INPA1417, INPA1418, INPA1419, INPA1421, INPA1422):2.87 -60.53; Fazenda Santa Cecília (MZUSP28344); **GUIANA - Barima-Waini:** Baramita, 142m (NMNH582260):7.37 -60.5; **Potaro-Siparuni:** Giaconda camp, Iwokrama Reserve, 5km SW of Kurupukari (KU154903, KU154905, KU154906, KU154907, KU154908, KU154909, KU154910, KU154911, KU154912, KU154913, KU154920, KU154921, KU154922, KU154923, KU154924, KU154927, KU154928):4.63 -58.69; **Upper Demerara-Berbice:** Tacama trail, 5.5mi from Ituni Junction (NMNH582261); **GUIANA FRANCESA - Paracou:** Sinnamary (AMNH267283, AMNH267285, AMNH267288, AMNH267406, AMNH267851, AMNH269115):5.38 -52.95; **PERU - Huanuco:** 3mi S Tingo Maria, 2000ft (TCWC11590, TCWC11591, TCWC11592, TCWC11593, TCWC11594, TCWC11595, TCWC11596, TCWC11597, TCWC11598, TCWC11599, TCWC11600, TCWC11601, TCWC11602, TCWC11603, TCWC11604, TCWC11605, TCWC11606, TCWC11607, TCWC11608, TCWC11611, TCWC11612, TCWC11613, TCWC11614, TCWC11615, TCWC11616, TCWC11617, TCWC11618, TCWC11619, TCWC11620, TCWC11621, TCWC11622, TCWC11623, TCWC11624, TCWC11625, TCWC11626, TCWC11627, TCWC11628, TCWC11629):-9.35 -76.01; **VENEZUELA - Amazonas:** Acampamento base - Neblina, 140m (AMNH260001, AMNH260002):0.83 -66.17; Belén, 56 Km NNW Esmeralda, Rio Cunucunuma (NMNH388609, NMNH388621):3.65 -65.77; Belén, 56 Km NNW Esmeralda, Cano Culebra (NMNH388614, NMNH388615):3.72 -65.7; Boca Mavaca, 84 Km SSE Esmeralda, 7 Km Up Rio Mavaca (NMNH388624):2.45 -65.23; Boca Mavaca, 84 Km SSE Esmeralda (NMNH388625, NMNH388626, NMNH388627, NMNH388628, NMNH388629, NMNH388630, NMNH388632, NMNH388634):2.5 -65.22; 14km S.E Puerto Ayacucho (NMNH407201, NMNH407202):5.55 -67.6; San Juan, 163 Km ESE Pto. Ayacucho, Rio Manapiare (NMNH417179, NMNH417180, NMNH417182):5.38 -66.1; **Bolívar:** Peru Mine, El Callao (AMNH30652, AMNH30654, AMNH30660, AMNH30662, AMNH30663, AMNH30664, AMNH30665, AMNH30666):7.35 -61.82; Maripa (KU118004):7.43 -65.15; Rio Supamo, 50 Km SE El Manteco (NMNH385265):7 -62.25; Los Patos, 28 Km SE El Manteco (NMNH385268):7.18 -62.37; El Manaco, 59 Km SE El Dorado, Km 74 (NMNH385275, NMNH385278):6.28 -61.32; El Manaco, 56 Km SE El Dorado, Km 67 (NMNH385276, NMNH385277):6.32 -61.32; Hato San Jose, 20 Km W La Paragua (NMNH388585, NMNH388586, NMNH388587,

NMNH388588):6.82 -63.48; Hato La Florida, 47 Km ESE Caicara (NMNH388595, NMNH388596, NMNH388598, NMNH388599, NMNH388601, NMNH388603, NMNH388604):7.5 -65.78;

Mormoops blainvillei

CUBA - Artemisa: Guanajay (AMNH256306):22.78 -82.63; **Pinar del Rio:** Cueva del Indio, San Vicente (AMNH176140):22.72 -83.72; **Santiago de Cuba:** Cueva de los Majares, Siboney (AMNH176149, AMNH176150):20.68 -76.37; Guano caves, Santiago (AMNH19108); **JAMAICA - Hanover:** Lusea (AMNH12388):18.45 -78.17; **Saint Catherine:** St. Clair, near Linstead (AMNH246123):18.13 -77.03; St. Clare cave, Ewarton (AMNH271500, AMNH271501, AMNH271503, AMNH271504, AMNH271505, AMNH271506, AMNH271507, AMNH271508, AMNH271509, AMNH271510, AMNH271511, AMNH271512, AMNH271513, AMNH271514, AMNH271515):18.13 -77.03; **Saint Elizabeth:** Oxford Cave, Balacava (AMNH45197, AMNH45200, AMNH45201, AMNH45202, AMNH45203, AMNH45204):18.17 -77.65;

Mormoops megalophylla megalophylla

GUATEMALA - Peten: 2mi S Flores (AMNH145007, AMNH145008):16.93 -89.88; **MÉXICO - Campeche:** La Tuxpena, Champoton (NMNH181268):19.27 -90.84; **Coahuila:** Sierra Del Carmen; 1 Mi N; Summit (NMNH556294, NMNH556295); **Colima:** Colima, 8 mi SE (LACM11750, LACM11751, LACM11752, LACM11753, LACM11754, LACM11755, LACM11756, LACM11757, LACM11758, LACM11759, LACM11760, LACM11761, LACM11762, LACM11763, LACM11764):19.13 -103.63; **Jalisco:** 1km N Chamela, Arroyo Chamela (NMNH559480, NMNH559481, NMNH559482, NMNH559483, NMNH559484):19.53 -105.08; **Nayarit:** Rancho Palo Amarillo, Amatlán de Canas (AMNH25078, AMNH25081, AMNH25085, AMNH25093, AMNH25095, AMNH25096, AMNH25097, AMNH25099, AMNH25100, AMNH25121, AMNH25123, AMNH25124, AMNH25127, AMNH25129, AMNH25130, AMNH25131, AMNH25132, AMNH25135, AMNH25136, AMNH25139):20.8 -104.49; **USA - Texas:** Concan, Uvalde (AMNH144509, AMNH144510, AMNH144511, LACM10676, LACM10678, LACM10680, LACM10681, LACM10682, LACM10683, LACM10684, LACM10686, LACM10687, LACM10688, LACM10689, LACM10690, LACM10691, LACM10692, LACM10693, LACM10694, LACM10695, LACM10696, LACM10698, LACM10699, LACM10700, LACM11644, LACM11646, NMNH276939, NMNH276940, NMNH276941, NMNH276942, NMNH276943, NMNH276944):29.48 -99.73; Presidio (NMNH556298); Fort Clark (NMNH84801);

Mormoops megalophylla intermedia

CURACAO : Round Cliff (AMNH149396, AMNH149397, AMNH149398); (NMNH102139, NMNH102140, NMNH102142, NMNH102149, NMNH102202, NMNH102204, NMNH102225, NMNH102268, NMNH105131, NMNH105132, NMNH105137, NMNH260085, NMNH260088, NMNH260089, NMNH260091, NMNH260092, NMNH260093, NMNH260094);

Mormoops megalophylla tumidiceps

COLÔMBIA - Bolivar: Cartagena (NMNH431558, NMNH431573, NMNH431582, NMNH431586, NMNH431590, NMNH431640, NMNH431641, NMNH597594, NMNH597596, NMNH597599, NMNH597600); **Santander:** San-Gil (NMNH431597, NMNH431609, NMNH431617, NMNH431618); **TRINIDAD E TOBAGO:** Point Gourde Caves (NMNH186443); **VENEZUELA - Bolivar:** 146km S, 7km E Cindad (Hato San Jose; 20 Km W La Paragua) (NMNH388684):6.82 -63.48; **Sucre:** Ensenada Cauranta; 9 Km NE Guiria (NMNH407206, NMNH407207, NMNH407208, NMNH407209, NMNH407210, NMNH407211, NMNH407237, NMNH407238):10.63 -62.25; Rio Salado, 90m, 9km N, 4km E Guiria (NMNH407212):10.63 -62.25; Ensenada Cauranta; 10 Km NE Guiria (NMNH407213, NMNH407215, NMNH407216, NMNH407217, NMNH407218, NMNH407219, NMNH407220):10.63 -62.25; **Yaracuy:** Minas De Aroa; 20 Km NW San Felipe (NMNH418873):10.42 -68.9;

Mormoops megalophylla carteri

EQUADOR - Carchi: Gruta Rumichaca, 8700ft (TCWC11641); 2mi E la Paz (TCWC11642, TCWC11645, TCWC11646, TCWC11647, TCWC11652, TCWC11653, TCWC11654, TCWC11655, TCWC11656, TCWC11657, TCWC11658, TCWC11659, TCWC11660, TCWC11661, TCWC11662, TCWC11663, TCWC11664, TCWC11667, TCWC11668, TCWC11669, TCWC11670, TCWC11671); **Pichincha:** 3.45 km NE Lloa, Rio Condor Huachana, 10650ft (NMNH513431, NMNH513432, NMNH513433);

Anexo VI. Pranchas comparando os diferentes perfis dos crânios dentro do gênero *Pteronotus*. (a) *P. macleayi*, (b) *P. quadridens*, (c) *P. parnellii*, (d) *P. personatus*, (e) *P. davyi*, (f) *P. gymnonotus*.

Anexo VII-A. Oito primeiros componentes principais (CP) da matriz de covariância ponderada (matriz W) das quatro linhagens que compõem o Clado 1 do gênero *Pteronotus* (nó 1). Variáveis com maior contribuição nos três primeiros PCs em negrito.

Variável	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
ISPM	-0.022	-0.014	0.015	0.004	0.058	0.027	-0.068	0.006
ISNSL	-0.083	0.026	-0.023	-0.118	0.174	0.037	0.006	0.146
ISPNS	-0.231	0.040	-0.065	-0.307	0.099	-0.006	0.003	0.018
PMZS	-0.254	0.354	-0.120	0.148	-0.174	0.031	0.261	0.212
PMZI	-0.289	0.224	-0.087	-0.389	-0.187	-0.161	0.240	0.034
PMMT	-0.221	0.075	-0.111	-0.452	-0.040	-0.016	0.120	0.114
NSLNA	-0.121	0.207	0.162	0.038	-0.105	0.164	-0.561	0.080
NSLZS	-0.287	0.376	0.051	0.364	0.017	0.055	-0.204	0.139
NSLZI	-0.340	0.267	0.103	0.006	0.016	-0.093	-0.183	-0.016
NABR	-0.054	-0.092	0.182	-0.002	0.032	-0.554	-0.120	-0.212
NAPNS	-0.209	0.018	0.060	0.103	0.209	0.021	0.074	-0.012
BRPT	-0.046	0.138	0.214	-0.041	0.289	-0.233	-0.035	-0.215
BRAPET	-0.250	-0.120	0.095	0.079	0.212	-0.200	0.048	-0.247
PTAPET	-0.228	-0.298	-0.128	0.031	-0.140	-0.135	-0.046	0.006
PTBA	-0.287	-0.208	-0.062	-0.042	-0.129	0.132	-0.058	-0.368
PTEAM	-0.232	-0.284	-0.146	0.116	-0.147	0.000	-0.063	0.072
PTZYGO	-0.236	-0.251	-0.117	0.159	-0.133	0.025	-0.038	0.171
PTTSP	-0.199	-0.301	-0.158	0.160	-0.182	-0.012	-0.060	0.061
ZSI	-0.077	-0.009	0.009	0.222	-0.086	0.052	0.153	0.022
ZIMT	-0.068	0.067	0.013	0.033	0.004	-0.053	0.020	-0.048
ZIZYGO	0.003	-0.176	0.049	-0.220	0.263	0.241	-0.258	0.333
ZITSP	-0.019	-0.076	0.073	-0.019	0.083	0.087	-0.249	0.043
MTPNS	-0.031	-0.010	0.030	-0.033	0.039	-0.002	-0.052	0.033
PNSAPET	-0.077	-0.089	0.031	-0.241	0.014	-0.055	-0.255	0.111
APETBA	-0.090	0.091	0.072	0.008	-0.033	0.323	-0.012	-0.418
APETTS	-0.008	-0.104	-0.030	-0.206	-0.011	-0.092	-0.123	0.086
BAEAM	-0.099	0.026	0.081	-0.178	0.022	0.178	-0.043	-0.255
EAMZYGO	-0.023	-0.025	-0.022	0.099	-0.006	-0.130	-0.155	-0.159
ZYGOTSP	-0.050	0.024	0.029	0.022	0.081	0.038	-0.046	0.054
LDAS	-0.103	-0.154	0.274	-0.075	0.171	0.112	0.086	0.116
BRLD	-0.103	0.007	-0.488	0.083	0.556	0.258	0.096	-0.160
OPILD	-0.174	-0.213	0.630	0.035	-0.019	0.254	0.345	0.096
PTAS	-0.177	-0.115	-0.058	0.044	0.215	-0.058	-0.017	0.012
JPAS	-0.115	-0.022	0.110	0.120	0.181	-0.029	0.158	0.105
BAOPI	0.001	-0.018	-0.009	0.148	0.292	-0.330	0.057	0.321
Autovalor	0.34	0.13	0.09	0.08	0.07	0.05	0.05	0.05

Anexo VII-B. Oito primeiros componentes principais (CP) da matriz de covariância ponderada (matriz W) das seis linhagens que compõem os Clados 1 e 2 do gênero *Pteronotus* (nó 2). Variáveis com maior contribuição nos três primeiros PCs em negrito.

Variável	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
ISPM	-0.020	0.012	0.013	0.003	0.069	-0.016	-0.073	0.007
ISNSL	-0.073	-0.022	-0.034	0.118	0.161	-0.040	-0.019	-0.114
ISPNS	-0.233	-0.051	-0.056	0.314	0.070	-0.050	0.002	-0.012
PMZS	-0.267	-0.320	-0.074	-0.164	-0.159	0.086	0.161	-0.276
PMZI	-0.307	-0.232	-0.060	0.355	-0.240	-0.015	0.287	-0.076
PMMT	-0.224	-0.086	-0.093	0.436	-0.080	-0.012	0.111	-0.121
NSLNA	-0.135	-0.204	0.129	-0.038	-0.012	0.060	-0.581	-0.024
NSLZS	-0.296	-0.342	0.055	-0.362	0.053	-0.030	-0.248	-0.126
NSLZI	-0.353	-0.259	0.092	-0.021	0.006	-0.091	-0.125	0.050
NABR	-0.046	0.079	0.210	0.034	-0.141	-0.556	0.015	0.296
NAPNS	-0.205	0.012	0.049	-0.118	0.207	0.004	0.059	0.020
BRPT	-0.054	-0.147	0.209	0.035	0.219	-0.270	0.060	0.256
BRAPET	-0.242	0.136	0.084	-0.074	0.157	-0.207	0.118	0.230
PTAPET	-0.214	0.301	-0.116	-0.015	-0.160	-0.088	-0.030	-0.029
PTBA	-0.282	0.211	-0.076	0.046	-0.104	0.185	-0.048	0.368
PTEAM	-0.220	0.293	-0.142	-0.103	-0.165	-0.016	-0.067	-0.065
PTZYGO	-0.221	0.273	-0.108	-0.154	-0.136	0.028	-0.078	-0.138
PTTSP	-0.177	0.320	-0.135	-0.153	-0.196	-0.006	-0.076	-0.063
ZSZI	-0.077	0.026	0.025	-0.232	-0.049	0.098	0.065	-0.032
ZIMT	-0.071	-0.064	0.017	-0.038	0.000	-0.023	0.046	0.035
ZIZYGO	0.020	0.171	-0.017	0.256	0.312	0.036	-0.364	-0.231
ZITSP	-0.009	0.070	0.051	0.038	0.105	-0.038	-0.283	0.008
MTPNS	-0.029	0.010	0.024	0.038	0.039	-0.026	-0.047	-0.016
PNSAPET	-0.072	0.079	0.000	0.249	0.020	-0.119	-0.237	-0.078
APETBA	-0.094	-0.076	0.044	-0.022	0.030	0.336	-0.035	0.431
APETTS	-0.007	0.085	-0.043	0.208	-0.021	-0.100	-0.111	-0.078
BAEAM	-0.104	-0.023	0.037	0.194	0.094	0.222	-0.062	0.245
EAMZYGO	-0.021	0.017	0.012	-0.119	-0.070	-0.195	-0.072	0.166
ZYGOTSP	-0.052	-0.026	0.020	-0.017	0.080	-0.007	-0.051	-0.015
LDAS	-0.098	0.165	0.244	0.101	0.225	0.056	0.062	-0.152
BRLD	-0.108	-0.011	-0.561	-0.094	0.552	0.070	0.148	0.114
OPILD	-0.171	0.245	0.621	-0.018	0.135	0.307	0.225	-0.170
PTAS	-0.177	0.118	-0.067	-0.035	0.184	-0.138	0.037	0.010
JPAS	-0.111	0.038	0.095	-0.113	0.204	-0.013	0.153	-0.088
BAOPI	0.005	0.013	0.002	-0.122	0.178	-0.384	0.122	-0.294
Autovalor	0.32	0.13	0.09	0.07	0.06	0.05	0.05	0.04

Anexo VII-C. Oito primeiros componentes principais (CP) da matriz de covariância ponderada (matriz W) das oito linhagens que compõem os Clados 1, 2 e 3 do gênero *Pteronotus* (nó 3). Variáveis com maior contribuição nos três primeiros PCs em negrito.

Variável	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
ISPM	0.023	-0.009	0.025	0.040	-0.015	0.053	0.036	-0.068
ISNSL	0.073	-0.042	0.004	0.204	0.023	0.075	-0.022	0.003
ISPNS	0.222	-0.123	-0.001	0.226	0.179	-0.027	-0.087	-0.034
PMZS	0.240	-0.311	-0.073	-0.248	0.002	-0.056	0.072	0.222
PMZI	0.281	-0.268	-0.038	0.107	0.268	-0.233	-0.176	0.292
PMMT	0.202	-0.124	-0.054	0.212	0.350	-0.094	-0.090	0.154
NSLNA	0.132	-0.205	0.102	-0.175	0.091	0.230	0.428	-0.222
NSLZS	0.277	-0.329	0.014	-0.231	-0.229	0.106	0.323	-0.087
NSLZI	0.341	-0.273	0.068	0.032	-0.089	-0.044	0.098	-0.028
NABR	0.062	0.045	0.192	0.284	-0.184	-0.493	-0.011	-0.382
NAPNS	0.211	0.022	0.040	0.031	-0.184	0.068	-0.041	0.018
BRPT	0.052	-0.169	0.192	0.272	-0.226	-0.033	-0.080	-0.193
BRAPET	0.258	0.121	0.081	0.181	-0.216	-0.046	-0.075	-0.072
PTAPET	0.230	0.275	-0.106	0.033	0.087	-0.151	0.117	0.056
PTBA	0.283	0.160	-0.074	-0.110	0.186	0.011	-0.239	-0.297
PTEAM	0.243	0.313	-0.148	-0.167	0.041	-0.090	0.079	0.001
PTZYGO	0.247	0.292	-0.112	-0.157	-0.023	-0.081	0.106	0.001
PTTSP	0.199	0.334	-0.124	-0.188	0.017	-0.111	0.094	0.006
ZSZI	0.093	0.053	0.022	-0.129	-0.173	-0.051	-0.049	0.044
ZIMT	0.074	-0.065	0.002	0.000	-0.036	-0.024	-0.020	0.007
ZIZYGO	-0.022	0.145	0.011	0.259	0.216	0.313	0.271	-0.199
ZITSP	0.017	0.059	0.041	0.064	0.033	0.096	0.165	-0.234
MTPNS	0.026	0.004	0.016	0.047	0.000	0.030	0.033	-0.033
PNSAPET	0.073	0.029	0.005	0.238	0.244	0.054	0.286	-0.026
APETBA	0.079	-0.089	0.035	-0.248	0.066	0.167	-0.395	-0.394
APETTS	0.011	0.055	-0.023	0.194	0.183	-0.021	0.198	0.043
BAEAM	0.100	-0.061	0.036	0.076	0.198	0.141	-0.175	-0.203
EAMZYGO	0.026	0.014	-0.009	-0.073	-0.131	-0.110	0.020	-0.153
ZYGOTSP	0.057	-0.016	0.007	0.031	-0.059	0.032	0.018	-0.065
LDAS	0.105	0.159	0.248	0.101	0.018	0.280	0.026	0.160
BRLD	0.120	-0.013	-0.545	0.226	-0.246	0.464	-0.223	0.066
OPILD	0.180	0.216	0.666	-0.085	0.008	0.257	-0.161	0.282
PTAS	0.192	0.098	-0.098	0.140	-0.151	0.095	-0.037	-0.053
JPAS	0.106	0.031	0.086	0.071	-0.228	0.100	-0.094	0.108
BAOPI	0.013	0.052	-0.044	0.249	-0.350	-0.062	0.196	0.225
Autovalor	0.30	0.13	0.08	0.07	0.06	0.06	0.05	0.04

Anexo VII-D. Oito primeiros componentes principais (CP) da matriz de covariância ponderada (matriz W) das sete linhagens que compõem o Clado 4 do gênero *Pteronotus* (nó 4). Variáveis com maior contribuição nos três primeiros PCs em negrito.

Variável	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
ISPM	-0.032	0.002	0.010	-0.006	0.057	-0.036	-0.010	-0.036
ISNSL	-0.115	0.063	0.149	-0.126	0.070	-0.004	-0.073	0.054
ISPNS	-0.259	0.075	0.114	0.104	0.258	0.049	-0.099	0.003
PMZS	-0.346	-0.350	0.109	0.079	-0.181	0.295	-0.047	0.297
PMZI	-0.303	-0.101	0.079	0.094	0.012	0.214	0.016	0.144
PMMT	-0.249	0.105	0.020	0.217	0.186	0.238	-0.022	0.131
NSLNA	-0.209	-0.188	-0.166	0.331	0.379	-0.327	0.152	-0.291
NSLZS	-0.347	-0.345	0.054	-0.007	-0.023	-0.084	0.077	-0.127
NSLZI	-0.339	-0.136	0.090	-0.090	0.122	-0.220	0.116	-0.261
NABR	-0.068	0.293	0.586	-0.016	-0.113	0.217	0.056	-0.287
NAPNS	-0.161	-0.002	0.118	-0.256	0.008	-0.181	0.002	-0.059
BRPT	-0.048	0.096	0.333	-0.070	0.122	0.063	-0.070	0.054
BRAPET	-0.187	0.131	0.110	-0.337	-0.048	-0.163	0.043	0.146
PTAPET	-0.149	0.224	-0.165	-0.147	-0.189	0.002	0.180	0.057
PTBA	-0.221	0.190	-0.178	0.019	-0.303	-0.020	-0.322	-0.125
PTEAM	-0.173	0.164	-0.199	0.069	-0.285	0.073	0.135	-0.193
PTZYGO	-0.174	0.199	-0.094	-0.083	-0.181	-0.081	0.096	-0.171
PTTSP	-0.129	0.127	-0.237	0.056	-0.285	-0.016	0.231	-0.130
ZSZI	-0.072	-0.016	0.102	-0.213	-0.027	-0.167	-0.025	-0.065
ZIMT	-0.075	-0.006	0.009	0.031	-0.065	0.072	0.022	0.160
ZIZYGO	-0.006	0.435	-0.035	0.085	0.350	-0.091	-0.141	-0.106
ZITSP	-0.031	0.238	-0.053	0.288	0.129	0.136	0.032	0.015
MTPNS	-0.050	0.032	0.029	0.029	0.035	0.026	-0.011	-0.014
PNSAPET	-0.134	0.184	-0.074	0.142	0.099	0.132	0.146	0.159
APETBA	-0.094	-0.070	-0.004	0.160	-0.165	-0.054	-0.510	-0.218
APETTS	0.003	0.172	-0.053	0.054	0.095	0.052	0.120	0.108
BAEAM	-0.104	0.087	0.060	0.016	-0.008	-0.096	-0.346	-0.010
EAMZYGO	-0.067	-0.011	-0.065	0.185	-0.035	0.153	0.182	0.005
ZYGOTSP	-0.064	0.076	0.048	-0.049	0.084	-0.029	-0.052	-0.031
LDAS	-0.072	0.092	0.015	0.062	-0.017	-0.148	0.095	0.162
BRLD	-0.168	0.008	-0.423	-0.424	0.291	0.095	-0.266	0.218
OPILD	-0.087	0.139	0.129	0.250	-0.174	-0.576	0.064	0.505
PTAS	-0.193	0.157	-0.159	-0.068	0.002	0.128	-0.061	-0.003
JPAS	-0.092	0.106	0.098	-0.094	0.053	-0.107	0.038	0.162
BAOPI	-0.041	0.005	-0.002	-0.300	0.165	0.120	0.387	-0.082
Autovalor	0.68	0.27	0.13	0.12	0.09	0.08	0.07	0.06

Anexo VII-E. Oito primeiros componentes principais (CP) da matriz de covariância ponderada (matriz W) das 15 linhagens que compõem o gênero *Pteronotus* (nó 5). Variáveis com maior contribuição nos três primeiros PCs em negrito.

Variável	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
ISPM	-0.030	0.001	0.027	0.024	0.015	-0.060	-0.008	-0.052
ISNSL	-0.104	0.039	0.125	0.146	-0.060	-0.035	0.090	0.039
ISPNS	-0.251	0.021	0.191	0.146	0.173	0.022	0.083	0.054
PMZS	-0.317	-0.366	-0.012	-0.070	-0.010	0.259	0.014	0.223
PMZI	-0.301	-0.148	0.104	0.057	0.098	0.245	0.047	0.314
PMMT	-0.238	0.040	0.140	0.126	0.297	0.185	0.038	0.253
NSLNA	-0.187	-0.212	0.018	-0.119	0.378	-0.358	-0.294	-0.336
NSLZS	-0.330	-0.360	-0.010	-0.065	-0.071	-0.104	-0.169	-0.224
NSLZI	-0.345	-0.173	0.098	0.036	-0.091	-0.158	-0.117	-0.175
NABR	-0.068	0.222	0.479	0.079	-0.261	0.368	-0.089	-0.283
NAPNS	-0.178	0.017	0.017	0.040	-0.261	-0.164	0.048	-0.056
BRPT	-0.053	0.018	0.347	0.169	-0.147	-0.038	0.063	-0.072
BRAPET	-0.210	0.156	0.043	0.078	-0.325	-0.139	0.021	0.029
PTAPET	-0.174	0.268	-0.184	-0.030	-0.078	0.090	-0.143	0.090
PTBA	-0.242	0.202	-0.165	-0.145	0.051	0.139	0.323	-0.167
PTEAM	-0.193	0.223	-0.254	-0.179	0.003	0.173	-0.124	-0.086
PTZYGO	-0.196	0.239	-0.182	-0.115	-0.103	0.060	-0.091	-0.135
PTTSP	-0.148	0.207	-0.280	-0.216	-0.031	0.119	-0.169	-0.050
ZSZI	-0.078	0.001	-0.014	-0.026	-0.247	-0.073	0.054	-0.061
ZIMT	-0.076	-0.025	0.016	-0.007	-0.005	0.051	0.004	0.084
ZIZYGO	0.001	0.357	0.143	0.196	0.316	-0.208	0.021	-0.209
ZITSP	-0.027	0.181	0.097	0.014	0.271	0.014	-0.087	-0.105
MTPNS	-0.042	0.023	0.042	0.025	0.032	-0.004	-0.009	-0.021
PNSAPET	-0.116	0.148	0.069	0.093	0.265	0.027	-0.192	0.133
APETBA	-0.090	-0.086	-0.013	-0.179	0.086	0.053	0.491	-0.315
APETTS	-0.002	0.150	0.040	0.087	0.151	0.011	-0.144	0.124
BAEAM	-0.105	0.051	0.094	0.012	0.082	-0.038	0.328	-0.101
EAMZYGO	-0.053	-0.014	-0.027	-0.068	0.082	0.121	-0.171	-0.004
ZYGOTSP	-0.063	0.047	0.055	0.068	-0.011	-0.048	0.021	-0.086
LDAS	-0.080	0.128	0.068	-0.133	0.009	-0.229	-0.031	0.199
BRLD	-0.155	0.009	-0.423	0.522	-0.002	-0.271	0.262	0.125
OPILD	-0.113	0.182	0.251	-0.527	-0.059	-0.423	0.106	0.394
PTAS	-0.194	0.152	-0.107	0.131	0.013	-0.001	0.028	-0.004
JPAS	-0.097	0.085	0.087	0.043	-0.137	-0.153	0.027	0.076
BAOPI	-0.031	0.027	-0.030	0.267	-0.238	-0.096	-0.362	0.045
Autovalor	0.47	0.19	0.10	0.09	0.08	0.07	0.06	0.05

Anexo VII-F. Oito primeiros componentes principais (CP) da matriz de covariância ponderada (matriz W) das 17 linhagens que compõem a Família Mormoopidae (nó 6). Variáveis com maior contribuição nos três primeiros PCs em negrito.

Variável	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
ISPM	-0.029	0.000	-0.022	0.031	0.023	0.054	0.007	-0.046
ISNSL	-0.101	0.040	-0.084	0.184	-0.076	0.027	-0.105	0.071
ISPNS	-0.250	0.012	-0.140	0.214	0.148	-0.045	-0.120	0.073
PMZS	-0.315	-0.368	-0.011	-0.061	-0.038	-0.237	0.042	0.195
PMZI	-0.300	-0.143	-0.080	0.101	0.020	-0.268	-0.108	0.322
PMMT	-0.239	0.030	-0.101	0.188	0.242	-0.228	-0.075	0.251
NSLNA	-0.184	-0.226	-0.044	-0.122	0.431	0.244	0.271	-0.332
NSLZS	-0.329	-0.368	-0.010	-0.091	-0.033	0.111	0.233	-0.228
NSLZI	-0.344	-0.175	-0.081	0.035	-0.081	0.151	0.085	-0.146
NABR	-0.062	0.222	-0.435	0.205	-0.331	-0.295	0.118	-0.301
NAPNS	-0.181	0.017	-0.006	0.023	-0.222	0.216	-0.059	-0.038
BRPT	-0.051	0.007	-0.296	0.238	-0.146	0.100	-0.042	-0.101
BRAPET	-0.210	0.155	-0.032	0.060	-0.290	0.212	-0.006	0.001
PTAPET	-0.178	0.273	0.164	-0.076	-0.076	-0.072	0.138	0.088
PTBA	-0.244	0.209	0.124	-0.149	0.033	-0.141	-0.311	-0.183
PTEAM	-0.197	0.233	0.202	-0.222	-0.015	-0.186	0.108	-0.079
PTZYGO	-0.198	0.246	0.148	-0.159	-0.099	-0.056	0.096	-0.116
PTTSP	-0.152	0.217	0.217	-0.266	-0.036	-0.134	0.156	-0.035
ZSZI	-0.076	0.014	0.011	-0.041	-0.236	0.113	-0.092	-0.035
ZIMT	-0.074	-0.023	-0.018	0.004	-0.022	-0.054	-0.015	0.083
ZIZYGO	0.001	0.331	-0.095	0.239	0.363	0.174	0.030	-0.220
ZITSP	-0.029	0.171	-0.083	0.066	0.268	-0.062	0.089	-0.103
MTPNS	-0.043	0.021	-0.032	0.036	0.033	0.003	0.013	-0.027
PNSAPET	-0.116	0.137	-0.051	0.134	0.262	-0.071	0.202	0.121
APETBA	-0.089	-0.083	-0.019	-0.148	0.062	-0.070	-0.486	-0.338
APETTS	-0.004	0.145	-0.024	0.113	0.150	-0.042	0.144	0.135
BAEAM	-0.107	0.045	-0.081	0.052	0.089	0.035	-0.312	-0.120
EAMZYGO	-0.052	-0.011	0.016	-0.051	0.052	-0.145	0.143	-0.001
ZYGOTSP	-0.063	0.044	-0.037	0.077	-0.003	0.048	-0.011	-0.080
LDAS	-0.082	0.127	-0.120	-0.125	0.058	0.215	0.046	0.200
BRLD	-0.154	0.001	0.542	0.384	0.025	0.327	-0.213	0.111
OPILD	-0.116	0.183	-0.392	-0.471	0.065	0.390	-0.116	0.372
PTAS	-0.192	0.152	0.118	0.096	0.012	0.023	-0.008	-0.013
JPAS	-0.096	0.079	-0.078	0.047	-0.095	0.191	-0.006	0.055
BAOPI	-0.030	0.026	0.077	0.213	-0.227	0.147	0.381	0.072
Autovalor	0.44	0.17	0.10	0.09	0.08	0.07	0.06	0.05