

Renato Gregorin

*[Handwritten signature]*

*EB FDS*  
*MMar*

**FILOGENIA DE MOLOSSIDAE GERVAIS, 1855**  
**(MAMMALIA: CHIROPTERA)**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da universidade de São Paulo, para a obtenção do Título de Doutor em Ciências, na Área de Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Mario de Vivo

São Paulo  
2000

INSTITUTO DE BIOCIENCIAS  
BIBLIOTECA  
TOMBO: D-837

DEFESA: 20/12/2000

G 821f

Gregorin, Renato

Filogenia de Molossidae Gervais, 1855 (Mammalia: Chiroptera)/ Renato Gregorin. - São Paulo: R. Gregorin, 2000

vii, 247 p. : il.

Tese (Doutorado) - Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, 2000.

1. Mammalia. 2. Chiroptera. 3. Molossidae - Morfologia. 4. Molossidae - Filogenia. 5. Molossidae - Sistemática. 6. Molossidae - Classificação. I. Título

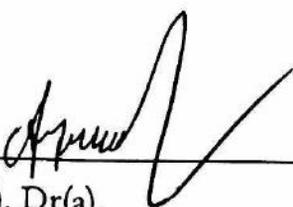
LC: QL 708

LC: QL 737.c54

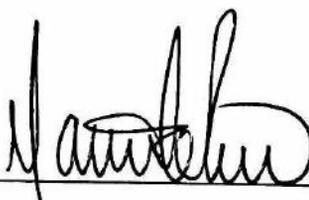
**Comissão julgadora:**

  
\_\_\_\_\_  
Prof(a). Dr(a).

  
\_\_\_\_\_  
Prof(a). Dr(a).

  
\_\_\_\_\_  
Prof(a). Dr(a).

  
\_\_\_\_\_  
Prof(a). Dr(a).

  
\_\_\_\_\_  
Prof(a). Dr(a).  
Orientador (a)

Para meu pai, Rubens, por  
ensinar a gostar dos bichos e  
da geografia

## ÍNDICE

RESUMO.....	i
ABSTRACT .....	iii
AGRADECIMENTOS.....	v
INTRODUÇÃO.....	1
Breve histórico da sistemática de Molossidae.....	4
METODOLOGIA.....	7
1. Material.....	7
Táxons analisados.....	7
Complexos anatômicos e terminologia.....	8
2. Análise filogenética.....	11
Aplicação do método.....	11
Grupo-externo.....	12
Codificação e otimização.....	15
Ponderação.....	15
Consenso.....	16
Verificação para o suporte dos ramos.....	17
Tratamento taxonômico e classificação.....	19
Fósseis.....	20
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	21
1. Análise morfológica.....	21
Face.....	21
Outras partes externas do corpo.....	41
Língua.....	47
Dentição superior.....	54
Dentição inferior.....	71
Crânio.....	78
Esqueleto pós-craniano.....	96
2. Análise filogenética.....	101
Caracteres não-ordenados e igualmente ponderados.....	101
Caracteres ordenados e igualmente ponderados.....	104
Caracteres ordenados e ponderação sucessiva.....	109
“Bootstrap”.....	113
Caracteres ordenados e ponderação sucessiva reversa.....	115
Congruência taxonômica x congruência de caráter.....	116
Breve discussões sobre as análises e conclusões gerais.....	118
3. Classificação.....	122
4. Análise de caracteres e diagnose dos ramos supragenéricos.....	124

5. Gêneros reconhecidos.....	144
<i>Tomopeas</i> .....	114
<i>Platymops</i> .....	146
<i>Mormopterus</i> .....	148
<i>Cabreramops</i> .....	154
<i>Molossops</i> .....	156
<i>Cheiromeles</i> .....	158
<i>Myopterus</i> .....	160
<i>Cynomops</i> .....	163
<i>Molossus</i> .....	166
<i>Promops</i> .....	168
<i>Austronomus</i> .....	170
<i>Tadarida</i> .....	172
<i>Otomops</i> .....	177
<i>Nyctinomops</i> .....	179
<i>Eumops</i> .....	181
<i>Mops</i> .....	184
6. As obras de Freeman (1981) e Legendre (1984a): uma análise crítica.....	91
7. Fósseis.....	202
8. Considerações biogeográficas.....	211
CONSIDERAÇÕES FINAIS E CONCLUSÕES.....	217
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	222
APÊNDICE.....	239
1. Material examinado.....	239

## RESUMO

---

No presente trabalho, realizei uma revisão sistemática da família Molossidae Gervais, 1955 (Mammalia: Chiroptera) empregando a metodologia cladística e caracteres morfológicos. Como objetivos, propus a elucidação das relações de parentesco entre os grupos de espécies, o reconhecimento e a definição dos gêneros e a proposta de uma nova classificação para a família. Também forneço alguns comentários adicionais sobre os fósseis e aspectos biogeográficos. Analisei 1242 exemplares de 83 espécies recentes e fósseis pré-quadernários de Molossidae (aproximadamente 90% dos táxons válidos). Utilizei os gêneros *Antrozous* (Antrozoidae) e *Lasiurus* (Vespertilionidae) para uma comparação inicial, complementados com *Myotis* (Vespertilionidae), *Natalus* (Natalidae), *Thyroptera* (Thyropteridae) e *Peropteryx*, *Diclidurus* e *Saccopteryx* (Emballonuridae) para uma comparação morfológica mais abrangente. Os 109 caracteres nos quais me baseei para propor as relações de parentesco e definir os gêneros pertencem aos complexos da língua, dentição, crânio, esqueleto pós-craniano e morfologia externa. Compilei dados da morfologia peniana e citogenéticos da literatura e eventualmente os utilizei no estudo para corroborar hipóteses de relações ou complementar a diagnose dos gêneros. Para a proposição de relações filogenéticas entre os táxons, segui o procedimento de análise cladística, usando os programas de computador Hennig86 e PAUP para a análise de parcimônia global. Defini os agrupamentos supragenéricos e os gêneros com base no padrão de ramificação do cladograma de consenso estrito resultante, procurando sempre conservar os nomes correntes a fim de buscar maior estabilidade nomenclatural. A classificação que propus segue um arranjo misto de seqüenciação e subordinação. Elaborei várias análises com o mesmo quadro de 109 caracteres, incluindo as 1) opções de ordenação ou não para aqueles codificados como multi-estado, 2) ponderações igual, sucessiva e reversa, e 3) a análise de "Bootstrap" para verificação das freqüências de surgimentos dos ramos. Estas análises forneceram elementos para comparar as várias formas de distribuição dos caracteres mediante os diversos procedimentos. Baseei-me na análise empregando ponderação igual dos caracteres e considerando os multi-estado, quando possível, ordenados, para o procedimento de otimização dos caracteres, a definição dos

gêneros e a proposição de uma classificação. Incluí os fósseis em uma análise separada empregando-os como táxons terminais juntamente com os recentes. Os resultados do presente estudo indicam que a família Molossidae é composta por duas subfamílias: Tomopeatinae (monotípica, incluindo o gênero *Tomopeas*) e Molossinae (composta por 16 gêneros). Nos Molossinae, o padrão de ramificação do cladograma permitiu o reconhecimento de duas tribos: Molossini, com duas subtribos (Molossina e Mormopterina) e Tadaridini, com três (Tadaridina, Austronomina e Mopsina). A primeira tribo é composta por nove gêneros e quatro subgêneros: *Platymops* (inclui *Sauromys*), *Mormopterus* (com os subgêneros *Micronomus* e o tipo), *Cabreramops*, *Molossops* (com os subgêneros *Neoplatymops* e o tipo), *Cheiromeles*, *Myopterus*, *Cynomops*, *Promops* e *Molossus*. A tribo Tadaridini é composta por *Austronomus*, *Tadarida*, *Nyctinomops*, *Mops*, *Chaerephon*, *Eumops* e *Otomops*. Os gêneros *Tadarida* e *Molossops* (*sensu lato*) não se mostraram monofiléticos; *Mops* e *Chaerephon* sempre se posicionaram distantemente de *Tadarida* e os dois primeiros não se mostraram distintos e, portanto, considere-os sinônimos. *Cheiromeles* mostrou-se derivado e, *Molossus* e *Promops* estão distantes filogeneticamente de *Eumops*. As relações de parentesco entre os táxons são ((*Tomopeas*) ((*Mormopterus* + *Platymops*) (*Cabreramops* (*Molossops* ((*Cheiromeles* + *Myopterus*) (*Cynomops* (*Molossus* + *Promops*))))))) (*Tadarida* + *Austronomus* + ((*Otomops* + *Eumops*) (*Nyctinomops* + *Mops*)))).

## ABSTRACT

---

The goal of this study is a systematic review of the family Molossidae Gervais, 1955 (Mammalia: Chiroptera) employing cladistic methodology on morphological characters. As main questions, this work proposes to solve the phylogenetic relationships among species group, to recognize and to define the valid genera, and to elaborate a classification for the family. The study also furnishes data about some fossils species position and biogeographical issues. I analyzed 1242 specimens representing 83 recent and pre-Quaternary fossils molossid species (approximately 90% of all valid taxa). I used *Antrozous* (Antrozoidae) and *Lasiurus* (Vespertilionidae) for an initial comparison and to a broader morphological study, I analyzed others genera, such as *Myotis* (Vespertilionidae), *Natalus* (Natalidae), *Thyroptera* (Thyropteridae), and *Peropteryx*, *Diclidurus*, and *Saccopteryx* (Emballonuridae). The 109 characters studied to propose the relationships and to define the genera include the following morphological complexes: tongue, dentition, skull, post-cranial skeleton, and external morphology. Eventually, I used penis morphology and karyological data compiled from literature to complement the genera diagnosis and indicate relationships among them. I employed the parsimony global procedure to assess the relationships using the Hennig86 and PAUP computational programs to calculate. Suprageneric clades were recognized based on branching patterns resulted on strict consensus tree attempting keep the mostly the current names in favor of nomenclatural stability. The classification arrangement follows a mix scheme. I elaborated several analysis considering the same 109 characters set, including 1) the ordering and non-ordering options to that multi-state coded characters, 2) using equal, successive, and reverse weighting schemes, and 3) a bootstrapping analysis to verify the frequencies of occurrence of the branches. All of these analysis provided clues to compare the several manners to distribute the characters considering the several procedures in cladistic methodology. I have based the optimization procedure, definition of the genera, and the classification proposed on equal weighting scheme and considering the ordered multi-state characters. I included the fossils in a separated analysis considering all species as terminal taxa together the recent ones. The results of this study indicate that the family Molossid is composed by two subfamilies: Tomopeatinae (a monotypic group composed *Tomopeas*), and Molossinae (encompassing 16 genera). Two tribes compose Molossinae: Molossina including two subtribes

(*Molossina* and *Mormoptera*), and *Tadaridini* with three (*Tadarina*, *Austronomina*, and *Mopsina*). The first one is composed by nine genera, and four subgenera: *Platymops* (including *Sauromys*), *Mormopterus* (with the subgenera *Micronomus* and the type one), *Cabreramops*, *Molossops* (with subgenera *Neoplatymops* and the type one), *Cheiromeles*, *Myopterus*, *Cynomops*, *Promops*, and *Molossus*. *Austronomus*, *Tadarida*, *Nyctinomops*, *Mops*, *Chaerephon*, *Eumops*, and *Otomops* compose the tribe *Tadaridini*. The genera *Tadarida* and *Molossops* (*sensu lato*) are not monophyletic groups; *Mops* and *Chaerephon* appeared far from *Tadarida* and both do not present distinctive characteristics, and thus, I considered both as synonymous. *Cheiromeles* is a derived genus, and *Molossus* and *Promops* are not phylogenetically closed with *Eumops*. The phylogenetic relationships among the genera of *Molossidae* are: ((*Tomopeas*) ((*Mormopterus* + *Platymops*) (*Cabreramops* (*Molossops* ((*Cheiromeles* + *Myopterus*) (*Cynomops* (*Molossus* + *Promops*)))))) ( *Tadarida* + *Austronomus* + ((*Otomops* + *Eumops*) (*Nyctinomops* + *Mops* )))).

## AGRADECIMENTOS

---

Após os vários anos de trabalho e visitas a diversos museus, expresso minha gratidão a um número substancial de pessoas, mas confesso ser impraticável nomear todas aqui. Àquelas pessoas que participaram indiretamente do trabalho e que proporcionaram todas as condições necessárias para a elaboração do mesmo, sou grato desde já. Àquelas pessoas que participaram diretamente na elaboração da tese, expresso meus agradecimentos especiais:

Ao Dr. Mario de Vivo, do Museu de Zoologia da USP, pela orientação durante um expressivo período de tempo desde 1988 e toda a confiança depositada em mim; Mario certamente influenciou o meu pensamento sobre a sistemática e biologia em geral. Gostaria também de expressar a profunda amizade construída durante todos estes anos em convívio e os ótimos momentos compartilhados em nossas vidas.

Ao Dr. Valdir A. Taddei, da Universidade para o Desenvolvimento do Estado e da Região do Pantanal (UNIDERP), pelo incentivo e participação durante todo o desenvolvimento do projeto. Também sou grato pela permissão da análise do material depositado no Laboratório de Chiroptera da Universidade Estadual Paulista, enquanto responsável pela coleção até o ano de 1997; Gostaria também de expressar a amizade construída durante os últimos anos de trabalho em conjunto.

A todos os profissionais da divisão de mamíferos do National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, pelo apoio e atenção durante meu estudo na instituição. Em particular, ao Dr. Alfred L. Gardner pela responsabilidade de minha permanência na referida instituição e permissão do estudo material; Ao Dr. Richard W. Thorington pelo empréstimo do material e incentivo; à Dra. Louise H. Emmons, pela hospedagem durante um período considerável de tempo em sua residência; aos Drs. Don Wilson, Charles O. Handley Jr. (*in memoriam*), Michael Carleton, David Schmidt e Helen Kafka e a Susan L. Jewett (Divisão de Peixes) pela hospitalidade e atenção durante minha estadia em Washington. Ao Dr. Joaquín Arroyo-Cabrales, do Instituto Nacional de Arqueologia e Historia do México (INAH), pelo apoio e a nova amizade construída durante nosso convívio no National Museum.

Aos profissionais da mastozoologia do American Museum of Natural History, pelo auxílio e permissão para trabalhar na instituição e empréstimo de material. Em particular à Dra. Nancy B. Simmons, que se responsabilizou pela minha permanência na instituição; à Tenley Conway e Claire Flemming por

toda a prestação de serviços e atenção; ao amigo Marcelo Weskler pelo apoio, longas discussões sobre a sistemática e hospedagem em sua residência.

Aos profissionais da divisão de mamíferos do Field Museum (of Natural History), pelo apoio, hospitalidade e permissão da análise do material, em particular, aos Drs. Bruce D. Patterson e L. R. Heaney, e aos técnicos William Stanley e Miti Solomon; ao Dr. W. F. Simpson, do Depto de Paleontologia de Vertebrados, pela permissão da análise dos fósseis. Ao Dr. Robin B. Foster e Margareth R. Metz, (Depto de Botânica), pela hospitalidade e elaboração do material fotográfico e ao Dr. John M. Bates, pelo apoio e permissão para utilizar os espaços da ornitologia do referido museu.

À Dra. Paulina D. Jenkins, do British Museum (of Natural History), e a Dra. Josefina Barreiro, do Museo de Ciencias Naturales de Madrid, pela hospitalidade e permissão do estudo das coleções depositadas na referidas instituições. Aos Drs. Nicholas J. Czaplewski, da Oklahoma University, e Harold Bryant, do Royal Saskatchewan Museum, pela doação e empréstimo, respectivamente, dos moldes de fósseis de Molossinae.

A todo o pessoal do Museu Nacional do Rio de Janeiro pela permissão da análise do material e apoio que sempre tive naquela instituição. Em especial, agradeço aos Drs. João A. de Oliveira e Leandro O. Salles, aos técnicos Stella Franco e Sérgio M. Vaz e a Leonardo S. Ávila, todos da Mastozoologia. Agradeço à Deise D. R. Henriques e ao Dr. Sérgio A. K. Azevedo, do setor de Paleovertebrados, pela permissão na análise do material fóssil. Agradeço à Dra. Sueli A. Marques-Aguiar e aos técnicos João A. L. Queiroz e Nilson Santa Brígida, da Mastozoologia do Museu Paraense Emílio Goeldi, pela permissão da análise e empréstimo de material e cativante atenção durante minha estadia na instituição. À Dra. Eliane Morielle Verssute da Universidade Estadual Paulista pela permissão da análise do material depositado na referida instituição e discussões acerca dos dados citogenéticos.

Um agradecimento muito especial a todo o pessoal do Museu de Zoologia da USP que sempre de forma tão atenciosa e eficaz tem me proporcionado bons momentos e o inestimável apoio para a elaboração dos trabalhos desde 1993; em especial, aos amigos da Mastozoologia Rogério V. Rossi, Alexandre R. Percequillo, Gilson E. I. Ximenes, Alessandra Higa, Mário M. Rollo Jr., Érika Hingst Zaher (UFRJ), Thalita M. Pires e Patrícia A. Basile. Qualquer expressão de agradecimento a essas pessoas será pouca pelo tanto que fizeram e contribuíram. Também agradeço a Alberto Akama, Nicholas L. Albuquerque, Marcelo Britto; Fábio Di Dario, Dr. Flávio A. Bockmann, Dr. Albert Ditchfield, Dra. Ângela M. Zanata, pelo

apoio e auxílio constante durante o presente estudo; a Thiago C. Ramos (*in memoriam*) pelo fornecimento do programa de computador Tree Gardener, versão 2.3, e um agradecimento especial ao Rogério Rossi pela disposição em ler detalhadamente parte o manuscrito. Sou grato ao Dr. Ubirajara R. M. de Souza pelas sugestões e esclarecimentos nomenclaturais. Agradeço à Dra. Eleonora Trajano, Dalton M. Novaes e Dr. Hussan Zaher, do Instituto de Biociências da USP, pelo apoio e auxílio; ao Prof. Dr. Antônio Carlos Marques pela leitura criteriosa de parte do manuscrito e pelas sugestões pertinentes. À Dra. Jaqueline M. Goerck, da BirdLife International, pelas sugestões nas diversas etapas do trabalho, tradução de texto na língua francesa e longas e frutificantes discussões acerca da metodologia empregada. A Eda Juste pela elaboração de algumas figuras.

Ao Dr. Alberto F. Ribeiro e ao técnico Enio Mattos, do Laboratório de Microscopia Eletrônica da USP, e a Dra. Miriam D. Marques e à técnica Lara M. Guimarães, do Laboratório de Microscopia Eletrônica do MZUSP, pela permissão e disponibilidade dos equipamentos para a análise do material. Dr. Mario C. C. de Pinna pelas sugestões sobre a metodologia cladística e pelo empréstimo dos programas de computador (Hennig86 e PAUP) para a análise cladística.

É com carinho e muita admiração que agradeço a Kátia Mello pela influência direta na minha postura e maneira de vislumbrar a vida. Sou grato a Júlio César e Maria Cristina Gregorin e toda minha família pela atenção e incondicional apoio, sempre dispostos a me auxiliarem em momentos de maiores dificuldades; aos primos Marcelo e Sarah Fernandes pela amizade e calorosa recepção em Londres.

E por fim, é com enorme carinho que agradeço especialmente à Jaqueline M. Goerck, por todo o amor, atenção e companheirismo que me foram tão valiosos nestes últimos anos; Jaqueline compartilhou e influenciou de forma inestimável no meu amadurecimento profissional e em todas as mudanças positivas ocorridas durante nossa convivência.

Este estudo foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), processo 96/02140-7. Agradeço ao assessor científico da FAPESP (em anônimo) pelas diversas sugestões e críticas expressas ao longo de todo o trabalho.

## INTRODUÇÃO

---

Nas últimas duas décadas, houve um número substancial de revisões sistemáticas propondo novas interpretações das relações de parentesco e classificação, tanto em nível familiar como subfamiliar, para vários grupos de Chiroptera. Os diversos fatores envolvidos nesse incremento de publicações são, entre os mais importantes, 1) o acúmulo de material (com ampla representatividade taxonômica) e de informações publicadas (p. ex., dados moleculares, de morfologia não osteológica, embriológicos, citogenéticos, etc.), 2) o aumento no registro fóssilífero (alguns de surpreendente qualidade como aqueles da região de Messel, Alemanha e Green River, Estados Unidos; ver Simmons & Geisler, 1998) e 3) o emprego da metodologia cladística reinterpretando os dados mediante a visão filogenética de Hennig (ver Simmons, 1993 especificamente para Archonta). Entre as revisões mais notáveis, estão aquelas para Emballonuridae (Robbins & Sarich, 1988), Hipposideridae (Bogdanowicz & Owen, 1998), Phyllostomidae (Baker *et al.*, 1989; Van den Bussche 1992; Gimenez, 1993, 1997; Wetterer *et al.*, 2000), Stenodermatinae (Lim, 1993), Rhinolophidae (Bogdanowicz & Owen, 1992), Vespertilionidae (Volleth & Heller, 1994), Plecotinae (Tim & Frost, 1992) e a subfamília molossínea Tadarinae (Hand, 1990). A primeira e única revisão elaborada para Molossidae abordando o grupo em sua plenitude foi a de Freeman (1981) que incluiu a maioria das espécies válidas e utilizou dois métodos distintos de análise, o fenético e o filogenético.

Atualmente, a ordem Chiroptera é composta por duas subordens, Mega e Microchiroptera: a primeira restringe-se aos trópicos do “Velho Mundo” e a segunda ocorre por quase todo Globo, excetuando as regiões extremas polares e desérticas. O grupo é composto por aproximadamente 925 espécies e 177 gêneros incluídos em 17 famílias (Koopman, 1993). Destas, a Molossidae é composta por 12 gêneros (a sexta mais rica) e 80 espécies recentes (a quinta mais rica) (Koopman, 1993). Contudo, as descrições mais recentes, a revalidação de determinadas espécies e as opiniões divergentes entre os autores tem elevado esse número para próximo de 90. Em relação às famílias mais diversas em termos do número de espécies (p. ex., Phyllostomidae, Pteropodidae, Rhinolophidae e Vespertilionidae), os Molossidae compõem um grupo relativamente homogêneo em alguns aspectos de sua história natural, já que são todos insetívoros, apresentam o comportamento de se abrigarem

em frestas e mostram um padrão de vôo característico, sendo este alto, rápido e reto. No plano da sistemática, dois níveis de questões têm sido abordados a este respeito: uma primeira questão refere-se à posição da família dentro de Microchiroptera e seus agrupamentos supragenéricos, principalmente no nível subfamiliar e tribal, e a outra aponta exclusivamente para os conflitos entre as várias proposições de relações filogenéticas dentro do grupo, o que culminaria com o reconhecimento e a definição dos gêneros. A primeira questão foi consistentemente respondida por Simmons (1998) e a segunda será o objeto de estudo do presente trabalho, como será visto adiante.

Assim, a classificação da ordem Chiroptera e a composição da família Molossidae propostas por Koopman (1984, 1993), de uso corrente até recentemente, tem sido modificada por Simmons (1998): Molossidae foi ampliada com a inclusão do gênero *Tomopeas*, e *Antrozous* (Antrozoidae), como grupo irmão de ambos, compondo a superfamília Molossoidea. Esta nova proposta tem sido feita mediante uma extensa e rigorosa análise cladística para a ordem Chiroptera com base em evidência total dos dados (Simmons, 1998; ver também McKenna & Bell, 1997 que reforçam esta classificação). Simmons (1998) considerou a fusão da última vértebra cervical com a primeira torácica como sinapomorfia unindo ambos os grupos, embora *Tomopeas* apresente outras características presentes em muitos molossíneos como a forma das orelhas e o desenvolvimento do epitrocanter do úmero. Conseqüentemente, o conceito e a composição da família são alterados, mas o monofiletismo dos tradicionais molossídeos (*sensu* Koopman, 1984) permanece. As classificações tradicionais propostas por Miller (1907), Van Valen (1979) e mais recentemente, Koopman (1984, 1993, 1994), consideraram *Tomopeas* e *Antrozous* dentro da família Vespertilionidae e em nível subfamiliar, Tomopeatinae e Antrozoinae, respectivamente. Como resultado, a classificação vigente (Simmons, 1998) divide os Molossidae em duas subfamílias: Molossinae (= Molossidae, *sensu* Koopman, 1984) e Tomopeatinae. Adoto aqui a recente classificação de Simmons (1998) por esta ser a mais abrangente, tanto em caracteres como em táxons empregados, e pelo seu rigor metodológico, o que resultou na mais completa e informativa análise até o presente.

No mais recente catálogo dos mamíferos vivos, a subfamília Molossinae é representada pelas espécies vernaculamente denominadas morcegos de cauda livre. Ela é composta por 12 gêneros e 80 espécies (Koopman, 1993) e apresenta uma distribuição pantropical, sendo escassas as espécies do grupo que habitam as áreas temperadas. Os representantes dessa subfamília são característicos, em seu

aspecto geral, por apresentarem as orelhas desenvolvidas, geralmente unidas na base ou muito próximas, a pelagem escura e aveludada, e a cauda estendendo-se muito além da borda distal do uropatágio. Como caracteres verdadeiramente diagnósticos, os molossíneos apresentam redução, extensibilidade e espessamento do uropatágio, pés com uma pilosidade peculiar, caracterizada pela presença de longas vibrissas nos dedos e pêlos diminutos e de ápice dilatado nos dígitos externos (Kingdon, 1974), e uma articulação complexa e dupla no ombro (Vaughan, 1970; Simmons, 1998). O estreitamento da asa e o vôo rápido, reto e muito alto em relação aos outros quirópteros também podem ser considerados como característicos dos molossíneos (Vaughan, 1966; Norberg & Rayner, 1987, entre outros), assim como a estrutura de suas orelhas e pênis (Ryan, 1990a,b). A outra subfamília, Tomopeatinae, é monotípica e seu único representante, *Tomopeas ravus*, é uma espécie endêmica às regiões áridas e semi-áridas do Peru (Davis, 1970; Koopman, 1978; Nowak, 1999). Esse táxon sempre foi considerado como pertencente aos Vespertilionidae e representando uma subfamília monotípica, Tomopeatinae, de posição filogenética questionável (Allen, 1939). Recentemente, o estudo molecular de Sudman *et al.* (1994) indicou que *Tomopeas* estava mais próximo aos morcegos de cauda livre culminando com sua transferência formal para Molossidae por Simmons (1998).

As últimas três revisões na sistemática de Molossidae (Freeman, 1981; Legendre, 1984a; Hand, 1990) apresentam divergências quando comparados seus resultados, sobretudo na definição dos gêneros, acrescidas às deficiências na metodologia empregada e aos equívocos conceituais, o que resulta em uma situação taxonômica dos gêneros questionável. Assim, algumas questões relevantes devem ser consideradas, dentre as quais estão: 1) quais são as relações de parentesco intergenéricas da família Molossidae mediante uma análise mais ampla, tanto em relação ao número de caracteres como de táxons? 2) Quantos subgrupos, expressos pelas suas morfologias peculiares, existem de fato dentro da família? 3) Quantos e quais são os gêneros válidos, quais caracteres derivados os diagnosticam e como realmente se deram as modificações dos complexos de caracteres ao longo da história do grupo? 4) Qual é a classificação mais coerente (e informativa) para o grupo expressa nas relações de parentesco? E por fim, 5) há algum padrão biogeográfico congruente com outros grupos de Chiroptera ou mamíferos em geral, e como explicá-lo?

*Breve histórico da sistemática de Molossidae* - A família Molossidae foi reconhecida primeiramente como um grupo distinto por Gervais (1955), que empregou o nome *Molossina* para referir-se a uma tribo dos vespertilionídeos; posteriormente, o nome foi adaptado para a terminologia correta da família, Molossidae, por Gill (1886). No mesmo ano, Gray (1866) propôs, em relação aos autores precedentes, uma classificação detalhada e pertinente para os Chiroptera, mas é no trabalho de Dobson (1875) que a história sistemática dos molossídeos, assim como de toda a ordem, tem seu marco. Dobson (1875) elaborou um arranjo buscando expressar as afinidades entre os diversos grupos em todos os níveis hierárquicos sendo até hoje visto como um trabalho reconhecidamente relevante. O autor dividiu pioneiramente Chiroptera nas duas subordens reconhecidas hoje, Mega e Microchiroptera. Os molossídeos (nesse caso, colocados como uma subfamília de Emballonuridae) eram compostos por cinco gêneros: *Mormopterus*, *Molossus*, *Nyctinomops*, *Cheiromeles* e *Mystacina*. Após isto, houve um período de aproximadamente 30 anos até a publicação da consagrada monografia de Miller (1907). Nesse trabalho, os gêneros de Molossidae foram definidos por descrições amplas e generalizadas com base nos caracteres externos, cranianos e dentários. Entretanto, as discussões acerca das relações de parentesco entre os táxons reconhecidos foram sumárias e praticamente sem resolução, dificultando a reconstrução hierárquica entre os dez gêneros considerados pelo autor: *Chaerephon*, *Eomops* (= *Myopterus*), *Molossops*, *Cheiromeles*, *Nyctinomus* (= *Tadarida*), *Mormopterus*, *Platymops*, *Eumops*, *Promops* e *Molossus*. Após Miller (1907), pode-se dizer que houve um hiato de aproximadamente 70 anos no estudo sistemático dos molossíneos até sua retomada no início dos anos de 1980, com três trabalhos visando esclarecer exclusivamente a questão do parentesco intergenérico dentro do grupo: Freeman (1981), Legendre (1984a) e Hand (1990). Outros trabalhos de sistemática restringiram-se à descrição de táxons dos grupos do gênero e da espécie ou revisões de menor amplitude (p. ex., Eger, 1977; Dolan, 1989).

Freeman (1981) analisou praticamente todas as espécies do grupo (84) reconhecidas naquele momento utilizando-se de 64 caracteres morfométricos e 12 qualitativos, incluindo a morfologia externa e craniana. O trabalho da autora pode ser dividido em duas partes distintas: a maior parte do corpo do trabalho aborda o estudo de morfologia funcional com base em caracteres morfométricos empregando uma análise estatística multivariada; o terço final é dedicado aos estudos filogenético e zoogeográfico. Os táxons do grupo do gênero reconhecidos por Freeman (1981) e suas relações

filogenéticas são: (*Mormopterus* (*Molossops* (*Cheiromeles* + *Myopterus*))) e (*Tadarida* (*Chaerephon* (*Mops* (*Otomops* (*Nyctinomops* (*Eumops* (*Molossus* + *Promops*)))))). *Mormopterus* inclui os subgêneros *Platymops* e *Sauromys*; *Molossops* é subdividido em *Cynomops*, *Cabreramops* e *Neoplatymops*. Embora Freeman (1981) tenha empregado o método filogenético e interpretado as modificações morfológicas resultantes com base na topologia de seu cladograma, fica evidente que a argumentação da autora para a diferenciação dos complexos anatômicos está diretamente relacionada aos processos adaptativos, sobressaindo assim, uma interpretação relacionada à escola evolutiva e não no sentido cladístico. Os gêneros de molossíneos reconhecidos *a priori* pela autora como monofiléticos são vagamente delimitados resultando em um elevado nível de homoplasias (polimorfismo entre os grupos de espécies), principalmente aqueles previamente divididos em subgêneros (p. ex., *Molossops*). Freeman (1981) forneceu uma lista sinonímica vasta e providencial tanto para o grupo do gênero como para o da espécie. Contudo, essa classificação não apresenta um arranjo hierárquico, uma vez que os táxons foram arranjados por ordem alfabética não seguindo o esquema de relações de parentesco proposto e, portanto, não informativa.

Legendre (1984a), por sua vez, restringiu a maior parte de sua análise ao grupo que o autor denominou de Tadarinae (= Tadarini, *sensu* Simmons, 1998), na qual inclui *Tadarida* e os táxons correlatos: *Chaerephon*, *Mops*, *Otomops*, *Nyctinomops* e *Mormopterus*. Apesar do restrito número de táxons e de complexos morfológicos (o autor usou apenas caracteres relacionados à dentição) em relação àquele de Freeman (1981), Legendre discute com propriedade, à luz de seus dados, a sistemática e a biogeografia do grupo, propondo uma classificação conveniente para os Molossidae com base na topologia resultante. Legendre (1984a) dividiu o grupo em três subfamílias: 1) Molossinae, composta pelos gêneros *Molossus*, *Eumops*, *Molossops* (incluindo os subgêneros *Cynomops* e *Neoplatymops*), *Myopterus* e *Promops*; 2) Tadarinae com os gêneros mencionados anteriormente e *Rhizomops*, um gênero novo; 3) Cheiromelinae, formada apenas por *Cheiromeles*. A última subfamília foi considerada a mais primitiva para Molossidae. Os resultados taxonômicos obtidos por Freeman (1981) e Legendre (1984a) não são coincidentes, tanto no que tange o reconhecimento dos táxons do grupo do gênero, como nas relações entre eles. Assim, muitos dos gêneros reconhecidos pela primeira autora, como *Chaerephon* e *Mops*, não o foram por Legendre (*op. cit.*). De mesma forma, Legendre (1984a) revalidou o nome *Micronomus* para designar as espécies de *Mormopterus* indo-australianas e

criou o nome *Rhizomops* para designar a espécie sul-americana de *Tadarida*, exacerbando assim as diferenças destes táxons em relações aos seus irmãos africanos, asiáticos e australianos. O gênero *Mormopterus* foi para Legendre (1984a), considerado mais relacionado a *Tadarida* que a *Molossops*, divergindo do sugerido previamente por Freeman (1981); esta proposição claramente baseia-se no fato dos dois primeiros gêneros apresentarem molares superiores acentuadamente tetracuspídeos. Outros aspectos conflitantes resultam destas divergências, como a elaboração dos cenários biogeográficos e evolução dos caracteres. Diferentemente de Freeman (1981), Legendre (1984a) discute e expõe com um pouco mais clareza a variação inter-específica encontrada para cada gênero e fornece uma diagnose para todos os grupos infrafamiliares reconhecidos, embora o autor se equivoque ao lidar com os níveis hierárquicos e na confirmação de determinadas homologias propostas.

Hand (1990), ao descrever um gênero novo de molossídeo fóssil, *Petramops*, fez uma revisão filogenética para Molossidae, mas como Legendre (1984a, 1985), restringiu-se apenas a um subgrupo dentro da família, Tadarinae, e empregou unicamente caracteres dentários. Toda a variação inter-específica na morfologia craniana e dentária dentro de cada gênero, assim como a posição de alguns táxons, é coincidente com os resultados de Legendre (1984a). Entre elas, estão a posição basal de *Tadarida brasiliensis* dentro dos tadaríneos e seu considerável distanciamento das espécies co-genéricas africanas e australianas, sustentando assim a denominação de *Rhizomops*. Um aspecto divergente entre Hand (1990) e Legendre (1984a, 1985) refere-se à posição de *Chaerephon* e *Mops* mais estritamente relacionados a *Otomops*, o que sustenta uma posição genérica para ambos os clados; nesse caso, o resultado de Hand (1990) concorda com o de Freeman (1981). O gênero *Mormopterus*, segundo Hand (1990), mostrou-se monofilético somente com a inclusão de *Platymops*, *Sauromys* e *Micronomus*, grupo que inclui as espécies indo-australianas de *Mormopterus*. O nome *Tadarida* foi desconsiderado pela autora e substituído por *Nyctinomus*, reativando assim uma antiga discussão acerca do nome válido para este grupo.

As questões levantadas anteriormente (pág. 3) baseiam-se em alguns pontos que ilustram sumariamente os conflitos entre os resultados dos três trabalhos discutidos e nas quais me proponho a responder.

## METODOLOGIA

### 1. MATERIAL

*Táxons analisados* - Analisei 1242 exemplares de indivíduos adultos e jovens representando 76 espécies viventes das, no mínimo, 81 (incluindo *Tomopeas ravus*) atualmente reconhecidas e válidas para Molossidae (Koopman, 1993), assim como fósseis pré-quaternários disponíveis. Utilizei as espécies *Lasiurus cinereus* (Vespertilionidae) e *Antrozous pallidus* (Antrozoidae) como grupos-externos. Eventualmente recorri à análise de indivíduos representando as famílias Mystacinidae (*Mystacina robusta*), Furipteridae (*Furipterus horrens*), Natalidae (*Natalus stramineus*), Emballonuridae (*Diclidurus albus*, *Saccopteryx bilineata* e *Peropteryx macrotis*), Thyropteridae (*Thyroptera tricolor*) e outros vespertilionídeos (*Myotis* e *Eptesicus*), para uma comparação mais abrangente dos caracteres. Para a nomenclatura supragenérica segui a classificação recente de Simmons (1998). As espécies de Molossidae analisadas aqui são aquelas reconhecidas por Koopman (1993), assim como a nomenclatura genérica e subgenérica empregada; as exceções serão comentadas adiante. Em relação aos fósseis, extraí as informações pela análise de material (ver material examinado) e compilação de literatura (Revilliod, 1920; Paula Couto, 1956; Legendre & Sigé, 1983; Storer, 1984; Legendre, 1984a,b, 1985; Legendre *et al.*, 1988; Hand, 1990; Takai *et al.*, 1990; Czaplewski, 1997; Hand *et al.*, 1999). Os espécimes analisados estão depositados nas instituições relacionadas abaixo (\* = material analisado mediante empréstimo; \*\* material doado em molde) e a partir deste ponto, elas serão referidas apenas pela sua abreviatura:

AMNH - American Museum of Natural History, Nova Iorque;

BMNH - Natural History Museum (British Museum), Londres;

DBRP - Laboratório de Zoologia de Vertebrados, Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto;

DZSJRP - Laboratório de Chiroptera, Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto.

FMNH - Field Museum (Natural History), Chicago;

IGM\*\* - Instituto Nacional de Investigaciones en Geociencias, Minería y Química, Bogotá;

- KLM\* - National Museums of Kenya, Nairobi;  
 LSU\* - Louisiana State University Museum of Zoology;  
 MCNM - Museo de Ciencias Naturales de Madrid, Madrid;  
 MN - Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro;  
 MPEG - Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém;  
 MZUSP - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo;  
 RSM\* - Royal Saskatchewan Museum, Regina, Saskatchewan (abreviatura minha);  
 USNM - National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C.

Os dados sobre o material analisado encontram-se no Apêndice 1. Cada indivíduo examinado está acompanhado do seu referido número de coleção, sexo e complexo estudado: a (material em álcool, completo ou não), b (bula auditiva), c (crânio), e (esqueleto pós-craniano), M (apenas dentes molares superiores), p (pele conservada seca) e pe (pênis). Analisei o maior número possível de espécimes com considerável representatividade geográfica e de ambos os sexos com a finalidade de evidenciar algum tipo de variação. Re-identifiquei, quando necessário, o material a ser analisado mediante comparação com as descrições originais, material depositado na coleção de Chiroptera do DZSJRP, comparações com holótipos e discussões com especialistas.

*Complexos anatômicos e terminologia* - Elaborei uma análise morfológica comparada dos principais complexos anatômicos: morfologia externa, língua, dentição, crânio e parte do esqueleto axial. O estudo anatômico foi basicamente qualitativo e eventualmente, dados morfométricos foram necessários para a caracterização das proporções entre duas ou mais estruturas. O detalhamento dos procedimentos de preparação do material e nomenclatura está exposto abaixo.

*Morfologia externa* - Não segui um trabalho em particular para a terminologia dos diversos complexos da morfologia externa, visto que a nomenclatura é homogênea e consensual entre os diversos anatomistas e quiropterologistas. De qualquer forma, como referência podem ser mencionados os trabalhos de Taddei (1973) e Freeman (1981).

*Língua* - O estudo da língua em particular merece alguns comentários no que tange ao procedimento de preparação do material e a nomenclatura. Extraí as línguas mediante uma incisão na região imediatamente posterior à glote, sem a necessidade da retirada da estrutura

craniana. Nos espécimes depositados em museus no exterior, analisei as línguas diretamente nos exemplares. O estudo da língua restringiu-se à delimitação de suas regiões específicas e a descrição das papilas nela presentes (incluindo a disposição, o número, o tamanho e a forma).

Elaborei o estudo da língua em duas partes distintas: a primeira mediante a observação da estrutura através de estereomicroscópio para uma análise mais superficial; a segunda etapa consistiu da análise morfológica mais detalhada e ilustrações das papilas através de observação por microscopia eletrônica de varredura. Diferentemente da lupa, a técnica de microscopia eletrônica exige um preparo específico do material a ser analisado. Dois procedimentos de preparo foram feitos, um mais complexo na qual lavei as línguas em dois banhos sucessivos em água destilada por 15' no ultra-som com posterior fixação em glutaldeído 3% (6 ml glutaldeído + 94 ml de água destilada) e cocadilato de sódio (42.8 g de cocadilato em 1 litro de água destilada) a 4° C por duas horas. Lavei novamente as línguas e as transferi para uma solução de tetróxido de ósmio 1% a 4° C por uma hora. Subseqüentemente, lavei novamente o material transferindo-o para uma solução de ácido tânico por trinta minutos e realizei nova lavagem de 15'. Após isto, submeti imediatamente as línguas novamente à solução de tetróxido de ósmio 1% a 4° C por mais uma hora e lavagem em três banhos sucessivos de 10' cada, em água destilada. A solução de glutaldeído tem a função de fixar proteína e a de tetróxido de ósmio de fixar lipídeos; a solução de ácido tânico tem a função de criar um maior contraste melhorando assim a imagem a ser gerada. Após esta seção, submeti as línguas ao processo de desidratação através de sucessivos em álcool 70, 80, 90% e absoluto (PA) por 20' cada, exceto a última etapa cujo material ficou exposto por 40'. Após isto, as línguas passaram pelos procedimentos de ponto crítico, para secagem, e metalização. Outro procedimento mais simplificado consistiu apenas da limpeza do material e desidratação em baterias de álcool e subseqüentemente, de acetona que também serviu para secagem. Não houve a necessidade de expor o material ao procedimento de ponto crítico antes do banho de ouro nem a utilização da química como no primeiro processo. Os resultados de ambos procedimentos foram semelhantes.

A nomenclatura das papilas foi sendo estabelecida progressivamente por diversos autores para grupos restritos de Chiroptera (Sontag, 1920; Park & Hall, 1951; Greenbaum & Phillips, 1974; Griffiths, 1982). Posteriormente, Gimenez (1993) compilou todas as informações

em um arranjo nomenclatural e classificatório para as papilas linguais de Phyllostomidae, que adoto aqui:

### 1. Papilas gustativas

1.1. Valadas (mediais e laterais)

1.2. Fungiformes

### 2. Papilas filiformes mecânicas (cônicas)

2.1. basais

2.2. carnosas médio-posteriores (monófilas, bífidas e franjadas)

2.3. escamiformes (monófilas, bífidas e franjadas)

2.4. córneas

Dentição - O número de dentes refere-se sempre à metade da arcada. Apesar de descrever e nomear os caracteres de dentição com base nos trabalhos de Hershkovitz (1977), não há em artigos científicos de língua portuguesa um consenso sobre a terminologia traduzida diretamente de termos em latim e/ou do inglês. Neste sentido, estou empregando uma terminologia que acredito ser a mais coerente para a dentição, mas passível de modificações. Os molares são indicados por  $M^1$ ,  $M^2$ ,  $M^3$  quando superiores e  $M_1$ ,  $M_2$ ,  $M_3$ , quando inferiores; o mesmo se aplica aos pré-molares (PM). A utilização da nomenclatura de Hershkovitz (1977) deve-se ao fato do autor ter exposto com mais clareza as proposições de homologias dos diversos elementos dentários em todos os tipos de dentes em alguns grupos, principalmente primatas. Eventualmente recorri aos trabalhos de Legendre (1984) e Hand (1990) para a compreensão da anatomia dentária.

A dentição dos mamíferos sempre foi foco de muita atenção ao longo de toda a história mastozoológica devido à sua extrema variação entre os grandes grupos recentes, e pela sua notável preservação e abundância nos registros paleontológicos. Através da dentição, pode-se também inferir muito sobre os hábitos alimentares e aspectos morfofuncionais dos grupos. Neste sentido, além dos trabalhos de Hershkovitz (1977), excelentes estudos acerca da evolução, diferenciação e terminologia dentária, das formas recentes e extintas, podem ser encontrados nas obras de Osborne (1888), Butler (1937, 1941, 1983), Van Valen (1966) e Jernvall (1995); para Chiroptera em particular, Miller (1907), Slaughter (1970), Barghorn (1977), Legendre (1984) e Hand (1990).

Crânio e esqueleto pós-craniano - A estrutura craniana, assim como a dentição, pode ser considerada um dos complexos morfológicos mais estudado dentro dos mamíferos, pois fornece muitos indícios acerca da evolução dos grupos, recentes e fósseis, nos diversos níveis de análise. Para a terminologia craniana, segui basicamente Vaughan (1970) e Hershkovitz (1977) complementados com os trabalhos de Henson (1970), Valdivieso *et al.*, (1979) e Novacek (1991) para o basicrânio, e McDowell (1958) e Barghorn (1977), para o basicrânio e os forames. A nomenclatura do esqueleto pós-craniano não apresenta problemas e divergências nomenclaturais. Neste caso, tanto trabalhos de grupos específicos de mamíferos como os atlas e literatura anatômica humana servem a este propósito. Os trabalhos anatômicos de esqueleto para Chiroptera que segui foram Walton & Walton (1968, 1970), Vaughan (1970), Strickler (1978b) e Simmons & Geisler (1998).

## 2. ANÁLISE FILOGENÉTICA

*Aplicação do método* - Empreguei o método cladístico para inferir hipóteses filogenéticas entre os organismos, uma vez que ele propõe que o agrupamento de táxons seja feito mediante caracteres derivados compartilhados (novidades evolutivas) e não por semelhança geral ou mesmo pela ausência desses (quando a ausência não denotar perda secundária) (ver, entre muitos outros, Hennig, 1966; Gaffney, 1979; Wiley, 1981; Farris, 1983; Platnick, 1985; Amorim, 1997; Ferrarezzi & Marques, 1997 para discussões conceituais e operacionais do método). A escola filogenética propõe também que as classificações devam refletir as relações de parentesco expressas na topologia resultante do cladograma e não serem elaboradas de forma a aceitar grupos para e polifiléticos (p. ex., Nelson, 1975 e Wiley, 1979 para uma argumentação relevante). Empreguei o princípio da parcimônia para calcular as relações de adjacência entre os grupos e melhor sintetizar as informações expressas pelo conjunto de caracteres analisados. Para a análise, utilizei o programa de computador Hennig86 (Farris, 1988) empregando o algoritmo heurístico mhennig\*bb\*. A impossibilidade do uso de um algoritmo exato como o ie ("implicit enumeration") foi devido ao tamanho da matriz (109 caracteres e 78 táxons) e ao elevado grau de conflito apresentado pelos dados (ver Platnick, 1989 e Sanderson, 1990 para uma análise dos diversos algoritmos e performance do Hennig86). Efetuei essas análises em um computador PC (com 128 mb de memória RAM; processador Pentium II). Elaborei uma segunda análise utilizando o programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony; Swofford, 1993)

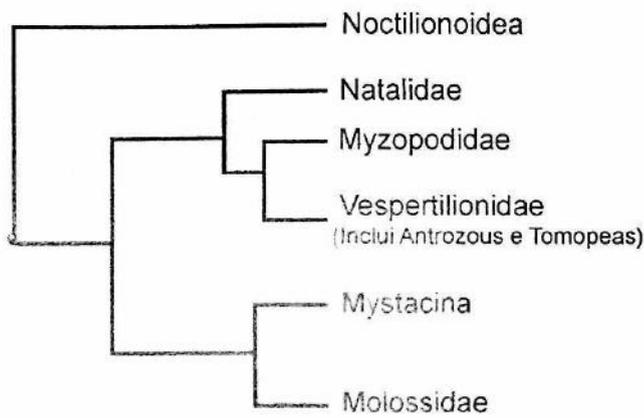
empregando o algoritmo "Stepwise addition" com a opção "simple" (utilizando um Macintosh, modelo Power Mac, 32 mb de RAM; 4 gb no disco rígido e processador de 200 mhz) com a intenção de complementar a efetuada no Hennig86. Ambas as análises resultaram em cladogramas de consenso com topologias muito similares: os poucos conflitos existentes referem-se às relações entre algumas espécies do complexo *Mops* + *Chaerephon* e, portanto, fora dos objetivos dessa tese, devido seu nível de abrangência. As discussões a respeito da taxonomia de ambos os gêneros serão abordadas em momento apropriado. Devido à semelhança nas topologias de consenso estrito, desenvolvi todo o trabalho com base nas análises efetuadas no Hennig86. O tipo de parcimônia empregado foi a de Wagner (ver Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970) o que permite igualmente o uso de reversões e convergências (Carpenter, 1988; Nixon & Carpenter, 1993; Ferrarezzi & Marques, 1997). Muitas vezes, indiquei os caracteres e seus estados no texto apenas pelo número e os sinais sobrescritos sempre indicam homoplasia: asterisco denota origem independente (convergência ou paralelismo, mas sem a distinção entre ambos) e R reversão.

Usei o método indireto mediante comparação por grupo externo para a análise dos caracteres, as proposições de homologia e polaridade. Todo o processo foi rediscutido por Farris (1982) (ver também Clark & Curran, 1986 e Nixon & Carpenter, 1993) e, diferentemente daquele proposto por Maddison *et al.* (1984), o qual impõe que o enraizamento e polarização sejam feitos *a priori*, o procedimento sumarizado por Nixon & Carpenter (1983) permite que isto seja feito após a análise de adjacência expressa em diagramas não enraizados; a análise é elaborada inicialmente considerando todos os táxons como terminais sem a proposição dos nós dos grupos interno e externo, e sem a utilização de um ancestral hipotético como desenvolvido por Maddison *et al.* (1984). Este procedimento permite obter resultados globalmente mais parcimoniosos (Nixon & Carpenter, 1993) evitando hipóteses *ad hoc* desnecessárias (Farris, 1982). Outro aspecto criticado no procedimento de Maddison *et al.* (1984) é o fato deste tratar separadamente (e *a priori*) os supostos grupos externo e interno, impossibilitando o teste de monofiletismo do grupo em estudo.

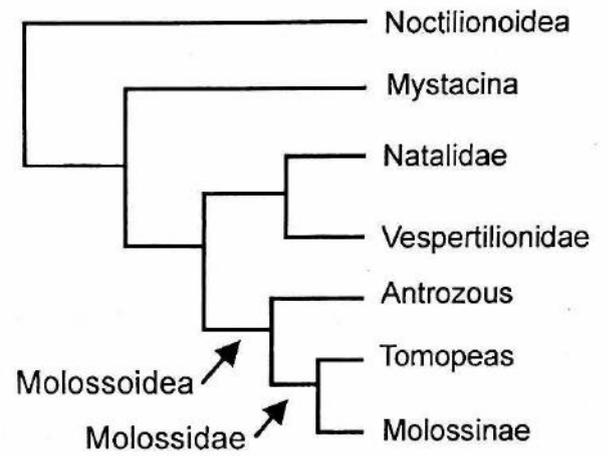
*Grupo-externo* – Escolhi para comparação os táxons *Lasiurus cinereus* (Vespertilionidae) e *Antrozous pallidus* (Antrozoidae). A escolha do grupo externo é pertinente para a análise, uma vez que dela dependerá a definição dos caracteres e a proposição de homologias primárias; o uso de

grupos próximos permite que isso seja feito com mais segurança e pode diminuir os número de caracteres não comparáveis. Também, as relações entre os táxons do grupo externo assim como deles em relação aos do interno interfere nas relações do agrupamento em estudo (Nixon & Carpenter, 1993: 422). Apesar de Nixon & Carpenter (1993: 419) terem claramente expostos que, para uma análise de parcimônia global, qualquer táxon pode ser empregado como grupo externo, é preferível utilizar os táxons mais próximos do grupo em estudo. A certeza de que um dos táxons do grupo externo escolhido é irmão do interno é conveniente, pois os caracteres podem ser comparados diretamente, evitando interrogações resultantes dos caracteres não comparáveis. É importante ressaltar também que nenhuma análise neste estudo tem sido feita para propor as relações de parentesco entre os gêneros do suposto grupo externo, embora as relações entre os táxons deste possam influenciar diretamente naquelas do interno durante análise de parcimônia.

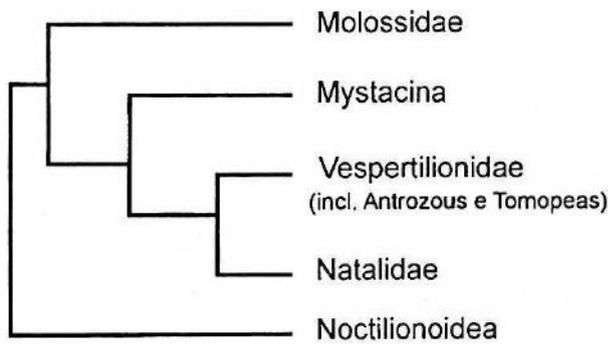
Entre os táxons escolhidos para grupo externo, *Antrozous* e *Lasiurus* sempre foram considerados mais distantes do grupo em estudo (ambos tradicionalmente pertencentes aos vespertilionídeos), embora o primeiro apresente alguns caracteres tipicamente molossídeos (Miller, 1907; Nowak, 1998). Desde o trabalho de Dobson (1875), o grupo irmão dos Molossinae (= Molossidae *sensu* Koopman, 1984) tem sido considerado *Mystacina*, ambos mais próximos filogeneticamente dos Vespertilionidae, formando a superfamília Vespertilionoidea (*sensu* Koopman, 1984) (Fig. 1). A posição de *Mystacina* tem sido discutida e evidências recentes indicam seu parentesco desse com os Noctilionoidea (Pierson *et al.*, 1986; Kirsch *et al.*, 1998) ou então uma posição basal aos Vespertilionoidea + Molossoidea + Nataloidea (Simmons, 1998). Recentemente, Simmons (1998) propôs que o provável grupo irmão dos Molossidae (incluindo *Tomopeas*) seria *Antrozous* (Fig. 1). Neste sentido, a posição relativamente próxima de *Antrozous* em relação ao grupo em estudo independente da classificação adotada aqui (Koopman, 1984 ou Simmons, 1998), o torna uma escolha mais coerente para o grupo externo. Como já mencionado, eventualmente analisei outras famílias de Chiroptera, e até de outras ordens de mamíferos, para um entendimento mais abrangente das modificações nos complexos anatômicos estudados (ver material examinado, Apêndice 1). Embora tenha tratado *Antrozous* e *Lasiurus* como táxons terminais, a denominação grupo-externo ao longo de todo o texto inclui ambos os táxons e tem apenas uma conotação prática.



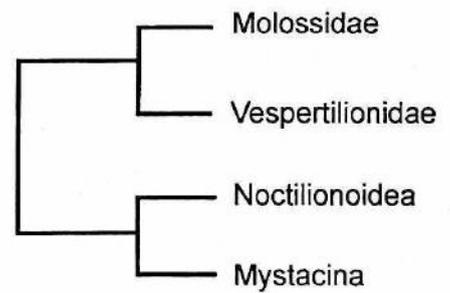
Smith (1976) e  
Koopman (1984)



Simmons (1998)



Van Valen (1979)



Kirsch et al. (1998)

FIGURA 1. Cladogramas mostrando as várias hipóteses de relação de parentesco entre Molossidae, Vespertilionidae, *Tomopeas*, *Antrozous* e *Mystacina*. As propostas mais tradicionais (Smith, Koopman, Van Valen) consideram *Mystacina* como grupo irmão de Molossidae. As hipóteses mais recentes (Simmons e Kirsch et al.) indicam uma posição distante de *Mystacina* em relação a Molossidae.

*Codificação e otimização* - Tratei os caracteres como binários ou multi-estado e denotei inicialmente pelo número zero o estado do caráter que esteve presente em ambos os grupos, interno e externo e, os dígitos um, dois e três aqueles estados presentes apenas no grupo em estudo e/ou ausente em *Antozous*. Este procedimento não é considerado polarização *a priori* (como em Watrous & Wheeler, 1981), mas a simples codificação para análise de parcimônia global, que tem como propósito inicial postular as homologias primárias (ver Pinna, 1991 para discussão pertinente). Somente após a análise de parcimônia e, do enraizamento e polarização concomitante dos caracteres, é que as proposições iniciais de homologia, se confirmadas em qualquer nível hierárquico, foram realmente presumidas e estas por fim, consideradas sinapomorfias (= homologia filogenética, Patterson, 1982, ou secundária, Pinna, 1991). Embora o sinal de interrogação na matriz (?) inclua caracteres ausentes (pela falta de informação), não comparáveis ou polimórficos, é possível fazer a distinção entre as três categorias analisando a ocorrência destes na seção de descrição morfológica. Tentei evitar ao máximo a redundância de caracteres, principalmente nos binários. Contudo, desconsiderei como redundantes aqueles caracteres supostamente correlacionados (formando complexos). Apesar do procedimento em considerar separadamente todos os caracteres de um determinado complexo atuar como uma ponderação, devido ao seu número elevado, ele não fere o conceito de homologia aqui empregado pela origem evidentemente independente.

Codifiquei alguns caracteres multi-estado como não-ordenados ou aditivos (= maximamente conectados, *sensu* Slowinski, 1993), exceto aqueles que apresentaram uma série linear e lógica de modificação com estágios intermediários, na qual considerei primariamente como ordenados (= minimamente conectados). Esse procedimento é perfeitamente coerente com a proposição inicial de homologia por similaridade. Os caracteres ambíguos apenas foram notados e discutidos, sem a preferência para uma otimização ACCTTRAN, que prioriza reversões, ou DELTRAN que considera prioritárias as convergências (Swofford & Maddison, 1987; ver também Amorim, 1997).

*Ponderação* - Utilizei o cladograma de consenso resultante da análise empregando os caracteres igualmente ponderados para as decisões taxonômicas e a otimização dos caracteres para os testes de congruência. Isto permitiu detectar o nível de homoplasias dos caracteres assim como uma

comparação direta dos resultados do presente estudo com aqueles prévios que tem utilizado o mesmo esquema de ponderação (“pesagem igual dos caracteres”). Entretanto, a idéia de que a ponderação igual dos caracteres (comumente referida como ausência de pesagem) é isenta de qualquer decisão apriorística sobre eles, seja ela por argumentação biológica ou metodológica, é equivocada. A ponderação igual denota que todos os caracteres são igualmente informativos e o seu emprego necessita obrigatoriamente de uma argumentação a este favor (Jaen, 1997).

Também empreguei a ponderação sucessiva (*a posteriori*; Farris, 1969; modificada em 1989). Ela apresenta a vantagem de ser um procedimento interativo e permite não só estimar numericamente os “pesos” dos caracteres individualmente, mediante o número de surgimentos desses e dos ramos que eles sustentam, como fazer comparações com proposições alternativas. A ponderação diferenciada dos caracteres pode ser vista como útil pois resulta, no geral, na diminuição das interferências causadas pelos caracteres homoplásicos, aplicando-se pesos distintos a cada um dos caracteres. Isto decorre do pressuposto de que “convergência (pode-se considerar aqui o termo mais amplo homoplasia) é um fenômeno real e nem todos os caracteres são igualmente correlacionados com a história evolutiva dos organismos” (Kluge & Farris, 1969: 1; tradução minha). Este procedimento tem sido defendido, entre outros, por Kluge & Farris (1969), Farris (1969), Farris (1983), Carpenter (1988, 1994), Goloboff (1995) e Jaen (1997). Tais autores proclamam que em qualquer matriz de dados, sempre haverá caracteres com utilidade (no sentido filogenético) diferenciada e que a análise de parcimônia implica na ponderação diferenciada *per se*. Utilizei a ponderação sucessiva para comparações diretas com aquela empregando pesos iguais.

*Consenso* – Empreguei o consenso estrito (ou de Sokal & Hohlfi; ver Amorim, 1997) que é o mais empregado em estudos morfológicos, dentre os diversos tipos descritos. A árvore de consenso estrito consiste na consideração somente dos componentes comuns a todas as árvores mais parcimoniosas resultantes (fundamentais) sendo considerado o mais conservativo e “seguro”, embora menos informativo (Carpenter, 1988). De fato, se esse tipo de consenso preserva somente os pontos em comum a todas as árvores fundamentais, o grau de colapso na topologia consensual é muitas vezes elevado. Assim, a otimização na árvore de consenso é prejudicada pela perda de informação durante o processo de distribuição dos caracteres e na incerteza de sua condição homóloga. Ademais,

determinado caráter pode se comportar como sinapomorfia para um ramo politômico enquanto que nas árvores fundamentais, com resolução dicotômica, ele pode ser derivado em um nível menos inclusivo. Isto é decorrente do processo de otimização mais parcimoniosa dos caracteres.

Mesmo com a redução na informação, a técnica de consenso detecta os conflitos entre caracteres (mesmo sendo uma árvore construída a partir de cladogramas e não de caracteres) e diferentemente das outras técnicas de consenso (p. ex., Adams e de maioria), ela impossibilita a formação de grupos que não estão presentes em nenhuma das árvores fundamentais. A árvore de consenso converge toda informação em comum a todas as árvores mais parcimoniosas, quando essas forem em grande número, sendo um sumário que melhor reflete a distribuição dos caracteres. Uma das críticas ao consenso refere-se à sua construção a partir de outras árvores e não diretamente dos caracteres (árvores fundamentais) e, portanto, a sua irrelevância no estudo dos mesmos. Embora haja diferenças na distribuição dos caracteres em árvores fundamentais em relação àquela de consenso, esta última é uma ferramenta útil, e muitas vezes única, para análises amplas e conflitantes (expressadas em muitas árvores fundamentais resultantes); o consenso sumariza todas as informações uma vez que a análise de cada uma das árvores mais parcimoniosas resultantes é, muitas vezes, inexequível. É importante considerar, que a técnica de consenso foi inicialmente proposta para comparar duas ou mais classificações ou hipóteses de parentesco conflitantes empregando metodologias (p. ex., cladística e fenética) ou conjuntos de caracteres diferentes (p. ex., morfológicos e moleculares) (Adams, 1972; Kluge, 1989; Carpenter, 1988; Anderberg & Tehler, 1990; Barret *et al.*, 1991). Posteriormente, o emprego desta técnica tem se expandido para ser utilizada na busca de pontos congruentes entre cladogramas resultantes de uma mesma matriz de dados, independente dela conter apenas um ou mais tipos de caracteres. De fato, em análises empregando vários complexos morfológicos distintos, esses conjuntos são vistos como bases distintas de dados de modo a justificar o emprego do consenso (ver discussão em Simmons, 1993; também Pinna, 1991).

*Verificação para o suporte dos ramos* – Efetuei três procedimentos para evidenciar, mas não testar, o suporte dos ramos (ver Kluge, 1997 para uma discussão sobre testes e refutações em hipóteses). Uma primeira análise efetuada aqui e muito difundida para indicar níveis de suporte dos ramos foi o “Bootstrap”, empregado na biologia primeiramente por Felsenstein (1985). Esse método

indica o nível de repetição dos ramos (frequência) mediante análises subsequentes (réplicas) após a retirada e manipulação aleatória dos caracteres da matriz; ele já foi descrito em vários momentos (p. ex., Sanderson, 1989; Krajewski & Dickerman, 1990; Hillis & Bull, 1993; Mort *et al.*, 2000) e não será rediscutido aqui. Devido ao número elevado de árvores fundamentais e o grau de conflito, limitei o cálculo para 100 réplicas e 1500 árvores salvas, embora esses limites impostos para as réplicas e árvores salvas sejam sabidamente baixos.

Empreguei uma segunda análise denominada ponderação sucessiva reversa, proposta recentemente por Trueman (1998). Utilizei esse método para evidenciar sinais filogenéticos alternativos e de certa maneira, indicar a robustez dos nós. O procedimento atua exatamente no caminho oposto à ponderação sucessiva, de modo que os caracteres mais estáveis, com índices de consistência iguais a um, são extraídos da matriz após uma primeira análise. Após a retirada de tais caracteres, é efetuada uma nova análise de parcimônia e a topologia da árvore resultante é comparada com aquela da análise inicial. Este procedimento é contínuo até que o sinal filogenético se torne constante. As árvores são então comparadas e quando topologias diferentes são detectadas, as alternativas são fornecidas em relação à inicial. Este procedimento é interessante, pois se a topologia da análise inicial diverge muito daquelas concorrentes previamente propostas por outros autores, tais árvores podem ser encontradas durante o processo de ponderação reversa (Trueman, 1998; H. Zaher, com. Pes.).

O terceiro procedimento relativamente simples foi a retirada de um ou mais caracteres de determinado clado para checar o quão estável o referido ramo é sem tais caracteres. Esta técnica, em termos gerais, assemelha-se àquela proposta por Davis (1993) e consiste na retirada progressiva de caracteres de determinados ramos, iniciando-se com a extração de um caráter; o procedimento finaliza quando a retirada dos caracteres resulta no colapso do ramo. Embora Davis (1983) tenha proposto o método para todos os caracteres e todas as combinações possíveis, retirei caracteres apenas para alguns ramos e ele pode, de qualquer forma, fornecer indicações diretas sobre o suporte do ramo (um procedimento semelhante ao "Jackknife"). As vantagens deste método, seguindo Davis (1993), estão relacionados ao fato dele ser menos drástico que outros procedimentos e índices, como "Bootstrap", que retira muitos caracteres concomitantemente (maior grau de perturbação na matriz),

e também ao conhecimento de qual caráter está sendo retirado e seu impacto no padrão de ramificação.

É importante considerar, como expressado por Kluge (1997), que os vários procedimentos para a robustez dos ramos, incluindo os estatísticos (p. ex., "Bootstrap"), não são de fato testes (de confiança ou acurácia), mas simples fornecimento de indicações para possível corroboração mediante o processo de repetição dos dados. Kluge (1997) tem afirmado que as hipóteses e refutações em uma análise cladística devem ser efetuadas exclusivamente sobre os caracteres (ver também Rieppel, 1989; 1992, 1996, para análise de congruência e proposição de homologias).

*Tratamento taxonômico e classificação* - Baseei-me na árvore de consenso estrito para a proposição de um arranjo classificatório para a família Molossidae. Empreguei o esquema misto, muito difundido no presente, que inclui ambos os procedimentos, por seqüenciação e subordinação (Nelson, 1972). No caso de nós que envolveram uma politomia com muitos táxons e entre estes, a inclusão de espécies representando mais de um gênero ou subgênero tradicionalmente reconhecidos, preferi utilizar apenas o nível mais basal desse ramo, não atuando nomenclaturalmente, evitando criar diversos nomes para cada uma das linhagens ou sinonimizando outros. Desta maneira, estou tomando uma atitude claramente conservadora até que análises complementares futuras possam resolver estes conflitos e os nomes sejam referidos com mais propriedade (p. ex., análise de evidência total). Os pontos delimitados na árvore para o reconhecimento dos gêneros seguem inicialmente aqueles coincidentes com a maioria dos táxons genéricos reconhecidos no presente (segundo Koopman, 1993 para uma base nomenclatural inicial) visando também a estabilidade nomenclatural. Embora eu tenha elaborado várias análises com a mesma matriz de dados, para a classificação seguirei a topologia resultante daquela empregando caracteres ordenados e igualmente ponderados seguindo a sugestão de Wheeler (1986).

Incluí na sinonímia apenas os nomes criados pelos autores e que se mostraram, de fato, sinônimos pelo princípio da prioridade. Também considero aqueles nomes que compreendem táxons amplos cujo gênero que estou reconhecendo fazia parte desse grupo mais inclusivo e aqueles nomes que indicam táxons conceitualmente equivocados. Todos os sinônimos são referidos apenas pelo

primeiro autor que descreveu o táxon novo a ser sinonimizado ou utilizou uma combinação nova. Não inclui erros tipográficos ou grafias incorretas. Citei diretamente na sinonímia os trabalhos de descrição original mencionados.

*Fósseis* – Tratei inicialmente todos os táxons fósseis como terminais, o que pode resultar em uma considerável alteração do arranjo filogenético em relação a uma análise empregando somente os táxons recentes (ver Donoghue *et al.*, 1989; Forey, 1992; Padian *et al.*, 1994; para uma discussão mais ampla). A idéia *a priori* de que um determinado táxon fóssil é ancestral dos grupos recentes é considerada equivocada (ao menos que o táxon extinto não tenha autapomorfia). Nesse sentido, seu emprego para estimar a polaridade dos caracteres por enraizamento direto no nó do grupo em estudo, como defendido por Bryant (1992; e outros autores citados na referência) é rejeitada aqui. Para esse procedimento, o fóssil teria de apresentar todos os caracteres plesiomórficos em relação ao grupo em estudo e não poderia ser utilizado em conjunção com o método indireto de grupo externo (Bryant, 1997: 338). Mas como saber, previamente à análise de parcimônia, quem é o grupo irmão do fóssil e como confirmar sua posição basal em relação aos táxons recentes? Isto só pode ser feito mediante uma análise prévia.

Elaborei uma análise alternativa utilizando-se apenas o complexo dentário, sobretudo porque o material fossilífero consiste, maiormente, de dentes isolados e às vezes, fragmentos de mandíbula, maxila e crânio inteiro. Entre os objetivos deste procedimento, estão a visualização do sinal filogenético apresentado apenas pelo complexo mastigatório (congruência taxonômica), pois os complexos estudados são conflitantes quanto à informação filogenética, e a diminuição dos ruídos resultantes da inclusão dos táxons fósseis.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

---

Dividi os resultados (incluindo as discussões) em várias partes na ordenação que acredito ser a mais coerente para o desenvolvimento da argumentação. A primeira, e mais extensa parte, refere-se à descrição dos caracteres e comentários sobre as proposições iniciais de homologia, delimitação destes e seus aspectos funcionais. Dividi os caracteres por complexos morfológicos como segue: face, outras partes externas do corpo (excetuando a face), língua, dentição superior e inferior, crânio e esqueleto pós-craniano. Utilizei os dados compilados da literatura, como cariótipo e morfologia peniana, somente nas discussões sobre os agrupamentos e na definição de alguns táxons. As outras partes do trabalho que se seguem, após a descrição dos caracteres, são: análise filogenética (incluindo diferentes esquemas de ordenação e ponderação), classificação, análise dos caracteres e diagnose dos ramos supragenéricos, o estudo dos gêneros (incluindo sinonímia, diagnose, comparações e comentários gerais sobre a taxonomia em nível genérico e específico), uma análise crítica aos trabalhos de referência para sistemática de Molossidae (Freeman, 1981 e Legendre, 1984a) e por fim, uma breve discussão incluindo alguns fósseis pré-quadernários descritos para a família e aspectos biogeográficos.

### 1. ANÁLISE MORFOLÓGICA

#### *Complexo morfológico: face*

1. **Protuberâncias faciais: ausentes (0); presentes (1).** *Molossops* (*sensu stricto*), *M. aequatorianus*, *Neoplatymops*, *Mormopterus*, *Sauromys* e *Platymops* apresentam a lateral da face coberta por protuberâncias (elevações cutâneas) dispostas tanto regular como irregularmente; no geral, cada saliência apresenta um pêlo espesso modificado cujo ápice é dilatado (Fig. 2b). Nos indivíduos com saliências dispostas mais regularmente, essas formam colunas no sentido dorso-ventral na face, lembrando os dobramentos que serão discutidos abaixo. *Mormopterus kalinowskii* e *Molossops aequatorianus* aparentam ter as protuberâncias mais semelhantes às dobras, devido à sua maior aglomeração. A forma e a disposição das protuberâncias faciais parecem estar

diretamente relacionadas, pelo menos na vasta maioria dos táxons, à presença dos pêlos curtos e rígidos e de ápice dilatado, os quais serão descritos adiante.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.92$ .

**2. Dobras faciais: ausentes (0); diminutas (1); desenvolvidas (2).** O número de pregas faciais (ou dobras cutâneas) está, no geral, relacionado ao seu desenvolvimento. Neste sentido, as dobras podem se estender por toda a lateral da face, quando menores, ou ficarem restritas apenas à região mais anterior do rosto, perto das narinas, quando maiores. A face é finamente pregueada em *Myopterus*, *Eumops bonariensis* e *E. hansae*. Este tipo estrutural resulta em uma aparência geral da face mais sulcada que pregueada. Pregas desenvolvidas estão presentes em *Tadarida*, *Nyctinomops*, *Otomops*, *Mops* e *Chaerephon*, resultando em uma face com grandes dobramentos de pele que se estendem até os lábios, tornando-os serpentinos (Fig. 2a,c). Registrei também certa variação individual no número de pregas sendo que a delimitação e o número delas é dificultado pela aparente fusão ou partição das mesmas. A posição de tais dobramentos também coincide, na vasta maioria dos táxons, com a distribuição dos espinhos faciais. Analisando detalhadamente a variação das irregularidades faciais entre os táxons e a coincidência entre essas e a presença dos espinhos, parece-me que as protuberâncias alinhadas (descritas no caráter anterior) têm uma relação direta com os dobramentos. Entretanto, a relação de parentesco estrita entre *Mormopterus* e o clado formado por *Tadarida*, *Mops*, *Chaerephon* e *Nyctinomops* é incerta (Freeman, 1981; Legendre, 1984a; Hand, 1990) e, portanto, tal pressuposição pode ser questionável. Considerarei este caráter como ordenado.  $ci = 0.4$ ;  $ri = 0.95$ .

*Comentários sobre os caracteres 1 e 2* - A presença de irregularidades cutâneas na lateral da face e no lábio superior, sejam elas elevações ou dobramentos, é uma característica conspícua presente na maior parte dos táxons de Molossinae e ausente na vasta maioria, se não em todos, os Microchiroptera (Fig. 2a-c). A presença das elevações cutâneas seriadas e regularmente dispostas pode ser considerada um estágio intermediário em uma série de transformação entre aquelas esparsas e os dobramentos faciais.

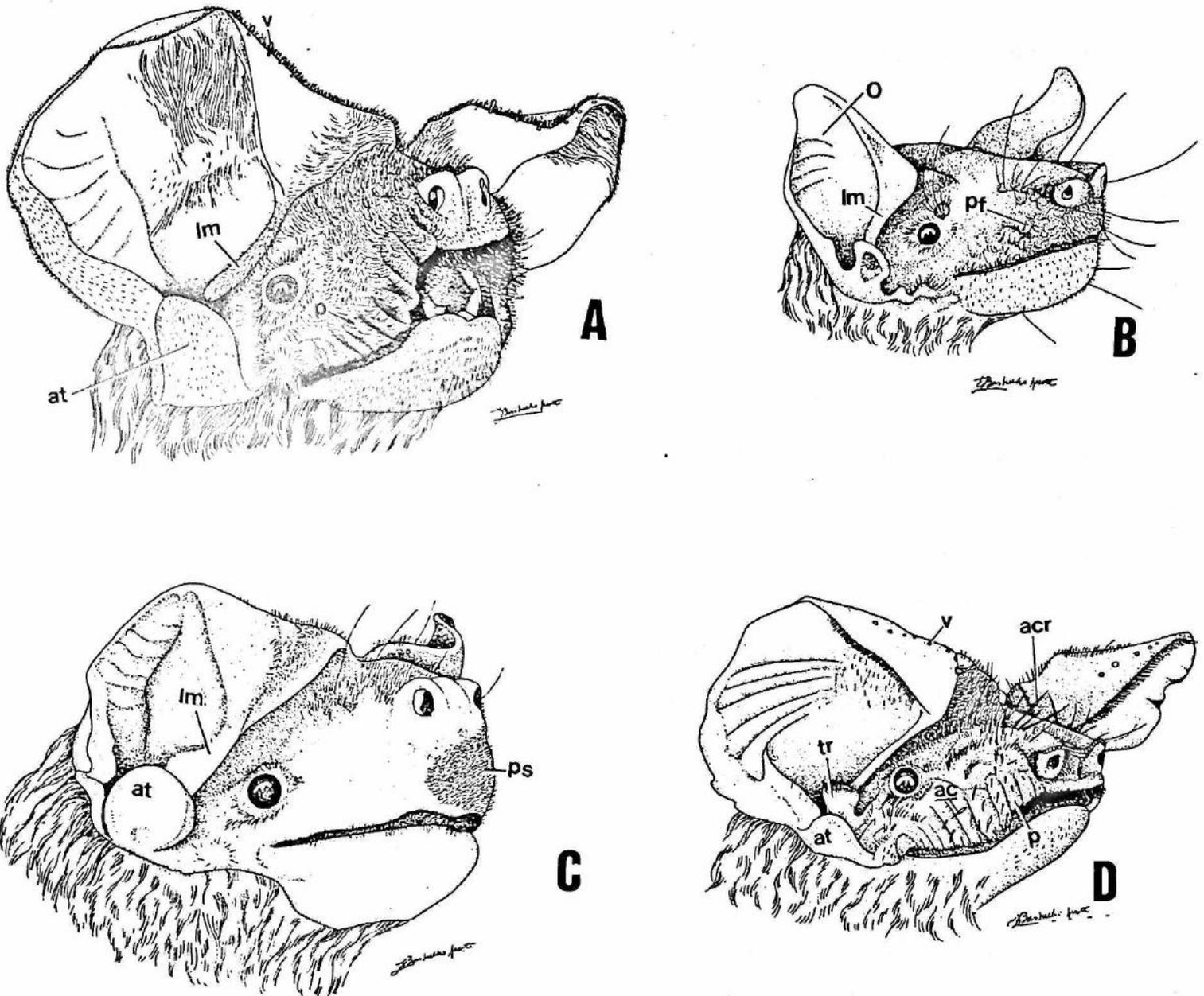


FIGURA 2. Vista látero-anterior da face de A: *Tadarida australis* (USNM 220161), B: *Molossops temminckii* (MZUSP 15410), C: *Molossus molossus* (MZUSP 8331) e D: *Tadarida brasiliensis* (MZUSP 5779). Note a excessiva pilosidade facial lateral em A, os pêlos laterais de ápice dilatado em B e os modificados em acúleos em D. Note também as pregas cutâneas em A e D e as protuberâncias dérmicas em B. ac = pêlo em forma de acúleo; acr = pêlo em acúleo na região rostral; at = antetrago; lm = lobo mediano; o = orelha (pavilhão auditivo externo); p = prega dérmica; pf = protuberância facial; ps = ilhota subnasal de pêlos com ápice dilatado; tr = trago; v = verrugas.

Essa possível fusão ainda necessita de estudos ontogenéticos para sua confirmação; neste sentido, tenho considerado a presença de elevações e dobramentos como caracteres distintos.

Por outro lado, a anatomia facial dos molossíneos tem sido vista de forma superficial por vários autores, não havendo descrições detalhadas dos diversos tipos de irregularidades nem a diferenciação dos estados entre os diversos táxons. A mais recente e coerente tentativa de diferenciação dos dobramentos faciais foi elaborada por Freeman (1981), a qual separou o caráter em quatro estados, baseada no número de pregas e não no seu desenvolvimento e forma: ausente, poucas (menos que sete), muitas (mais que sete) e, muitas e finas (microscópicas). Meus resultados divergem daqueles de Freeman (1981) tanto no aspecto de caracterização da morfologia facial como na distribuição dos diversos estados do caráter entre os táxons (codificação). A autora caracterizou, por exemplo, o gênero *Eumops* como apresentando diversos e diminutos sulcos. Na realidade, registrei dobramentos somente em *E. bonariensis* e *E. hansae*; estes variaram desde diminutos até relativamente desenvolvidos, mas a presença de pregas não pode ser extrapolada para todo o gênero. Registrei os sulcos pequenos (como definido pela autora) também para *Myopterus* o qual Freeman (*op. cit.*) considerou como tendo face lisa. Também questiono o conteúdo informativo do número das dobras, uma vez que este varia individualmente dependendo do desenvolvimento da estrutura, sendo portando, de difícil delimitação. E por fim, diferencio os verdadeiros dobramentos da pele das protuberâncias alinhadas na face.

A função dos dobramentos faciais nos molossíneos ainda é especulativa. Vaughan (1966) relacionou a função dos lábios diretamente com o mecanismo de captura de insetos. Segundo o autor, os animais voariam com a boca aberta com os dobramentos labiais estendidos, formando um sistema de funil que maximizaria a apreensão de insetos (mais eficiência com menos gasto energético), diminuindo a necessidade de vôos com maior manobrabilidade. Strickler (1978a) apresentou uma hipótese, demonstrando, através de experimentos laboratoriais, que nas espécies molossíneas possuidoras de lábios extensíveis, com ou sem pregas, tais como *N. macrotis*, *Otomops* spp., *T. brasiliensis* e *Eumops* spp., ocorre o acúmulo de alimento parcialmente mastigado entre o lábio e a arcada dentária. Nesse caso, os lábios extensíveis teriam um papel análogo às bolsas labiais de outros mamíferos, principalmente alguns grupos de roedores. Freeman (1981) por sua vez, concorda que tais dobramentos labiais estejam realmente

relacionados à apreensão de insetos, mas segundo a autora, seu papel primordial seria a manipulação de presas na boca. No gênero *Molossus*, que apresenta lábios inextensíveis, o comportamento descrito acima não foi observado. Independente das proposições acerca da função das pregas labiais, os dados indicam, e é de se esperar, que os lábios extensíveis desempenhem um importante papel na forma de alimentação de certas espécies, seja ela, na captura ou na manipulação do material a ser ingerido.

**3. Pêlos na lateral da face modificados em acúleos: ausentes (0); presentes (1).** A vasta maioria das espécies de Molossinae apresenta algum tipo de modificação nos pêlos faciais. As espécies sul-americanas e afro-asiáticas de *Tadarida*, *Platymops* e *Sauromys* apresentam pêlos faciais em forma de acúleos (Fig. 2d; pág. 23). Esses são rígidos, longos, espessos, e em geral, negros. Em *Platymops*, os espinhos estão distribuídos por toda a face, desde o rinário até a porção mais posterior, abaixo dos olhos; seu diâmetro é maior que nos demais táxons mencionados acima. *Tadarida* apresenta uma condição intermediária e *Sauromys* apresenta os pêlos reduzidos tanto no diâmetro como na distribuição na face, sendo encontrados em maior frequência na região próxima ao rinário. Werner *et al.* (1950) inferiram uma relação direta entre estes pêlos modificados e grandes glândulas sebáceas faciais em *Tadarida cynocephala* (= *T. brasiliensis*). A densidade de pêlos na lateral da face variou de forma que não consegui delimitar claramente e utilizar esta condição como caráter.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.83$ .

**4. Fileira de pêlos modificados em acúleos ao longo da região látero-dorsal do rosto: ausente (0); presente (1).** Verifiquei pêlos longos modificados em acúleos, como descrito no caráter anterior, e dispostos ao longo da região látero-dorsal do rosto nas espécies afro-asiáticas e sul-americanas de *Tadarida*, *Mormopterus* e *Sauromys* (Fig. 2d; pág. 23). Esses pêlos são inclinados medialmente em direção ao plano sagital da cabeça do animal.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.91$ .

**5. Pêlos com ápice dilatado na lateral da rosto: ausentes (0); presentes (1).** A presença de pêlos curvos e de ápice dilatado ocorre em vários táxons de Molossidae; o comprimento varia desde muito curtos em *Cheiromeles*, até muito longos como em *Myopterus*. Quanto à ocorrência, eles são bem distribuídos por toda a lateral da face, como em *Tadarida australis* (Fig. 2a; pág. 23) ou restritos basicamente à região anterior, próximo ao rinário, como em *Mormopterus*, *Myopterus* e *Neoplatymops*. Apresentam pêlos faciais laterais com ápice dilatado,

*Mormopterus* africanos e sul-americanos, *Tadarida australis*, *T. kuborensis*, *Chaerephon*, *Mops*, *Molossops* (*sensu* estrito), *M. aequatorianus*, *Myopterus* e *Neoplatymops*.  $ci = 0.2$ ;  $ri = 0.89$ .

6. **Pêlos subnasais com ápice dilatado: ausentes (0); curtos (1); longos (2).** Apresentam pêlos subnasais com ápice dilatado, *Cheiromeles* (curtos), *Molossops* (exceto *M. aequatorianus*), *Neoplatymops*, *Myopterus*, *Promops*, *Molossus*, *Chaerephon*, *Mops* e as espécies indo-australianas de *Mormopterus* (Fig. 2b,c; pág. 23). Esses pêlos estão dispostos formando uma ilhota distinta na região subnasal, principalmente em *Molossus*, *Myopterus* e *Promops*. Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 0.28$ ;  $ri = 0.92$ .

7. **Densidade de pêlos subnasais com ápice dilatado: reduzida (0); elevada (1).** Dos táxons que apresentam os pêlos subnasais com ápice dilatado destacam-se *Molossus*, *Promops* e *Myopterus* pela abundância e comprimento de tais pêlos (Fig. 2c; pág. 23). O restante dos táxons mostra pilosidade subnasal rala, com relação a este tipo de pêlo.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.88$ .

8. **Coroa de pêlos com ápice dilatado circundando o rinário: ausente (0); presente (1).** *Mormopterus*, *Tadarida kuborensis*, *T. australis* e *Molossops aequatorianus* apresentam uma disposição conspícua dos pêlos faciais com ápice dilatado. Estes formam uma fileira simples e estão alinhados ao redor do rinário, excetuando a região dorsal rostral, formando uma coroa distinta.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.88$ .

9. **“Escova” de pêlos nos lábios superiores: ausente (0); presente (1).** Uma escova de pêlos finos margeando todo o lábio superior, principalmente na região subnasal, está presente em *Tadarida*, *Nyctinomops*, *Mops*, *Chaerephon*, *Otomops* e *Eumops*. Os pêlos são longos, curvos frontalmente e dispostos perpendicularmente à boca. Essa disposição forma uma espécie de pincel encobrindo todo o lábio superior. A função desses pêlos não é conhecida, podendo estar relacionada à sensibilidade durante a captura e ingestão de insetos.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

*Comentários sobre os caracteres 3 a 9* - A pilosidade facial nos molossídeos é peculiar entre os Chiroptera. É comum na família, a presença de pêlos curvos, rígidos e de ápice dilatado e com menor freqüência, os modificados em acúleos. Também é notável a disposição na lateral da face acompanhando as dobras ou elevações cutâneas, ou os agrupamentos concentrados na porção

subnasal. Estas características, muitas vezes combinadas, fornecem um aspecto singular à maioria dos molossídeos.

A codificação separando os caracteres 3 e 4 tem um sentido biológico. Embora eu tenha considerado os pêlos como semelhantes a acúleos, os laterais de fato o são, mas aqueles presentes no rostro lembram mais um bastão que uma forma cônica.

**10. Lábio superior: inextensível (0); extensível (1).** O lábio superior dos gêneros que compõem o grupo externo e dos molossíneos *Molossops*, *Neoplatymops*, *Molossus*, *Promops*, *Myopterus*, *Cheiromeles*, *Mormopterus*, *Sauromys* e *Platymops* não apresentam a capacidade de extensibilidade, o que acontece nos outros táxons analisados. As espécies de molossíneos com a capacidade de extensibilidade apresentam, mesmo que em graus variados, uma forma peculiar no lábio. Neste caso, há uma reentrância labial superior na região anterior imediatamente à frente dos caninos e incisivos. O papel da elasticidade labial foi discutida por Strickler (1978a) e comentada anteriormente na descrição do caráter 2.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

**11. Borda superior do rinário: lisa (0); coberta por verrugas (1).** A borda superior que margeia as narinas dos Chiroptera, no geral, é lisa (Fig. 3a). Em alguns grupos, as narinas podem estar rodeadas por verrugas. Nesses casos, tais estruturas são, no geral, rígidas, pontiagudas e escuras, com seu terço final esbranquiçado e dispostas em uma fileira única superiormente ao rinário (Fig. 2c-f). Apresentam a região superior do rinário envolta por verrugas *Tadarida*, *Mops*, *Chaerephon*, *Otomops*, *Nyctinomops*, *Molossops* (*sensu stricto*), *M. aequatorianus*, *Mormopterus*, *Neoplatymops*, *Sauromys*, *Platymops* e a maioria das espécies de *Eumops*.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.94$ .

**12. Rinário coberto por pêlos: ausente (0); presente (1).** O rinário coberto por pêlos diminutos é peculiar a duas espécies de *Eumops*: *E. hansae* e *E. bonariensis*.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

**13. Região entre as aberturas nasais: lisa (0); coberta por verrugas arredondadas diminutas e carnosas (1); coberta por uma fileira simples ou dupla e regular de verrugas lanceoladas e rígidas (2).** As narinas, na maioria dos molossíneos, são conspicuamente separadas por algum tipo de estrutura em disposição e forma variada, além de uma saliência membranosa pronunciada (Fig. 3b-f). *Mops* apresenta a maior diversidade e variabilidade, inter e intra-específica, quanto ao padrão de verrugas. A maior parte das espécies apresenta uma fileira curta e

larga, formada por várias verrugas diminutas dispostas irregularmente; às vezes, a fileira é prolongada e formada apenas por duas colunas de verrugas, como na maioria dos indivíduos de *M. thersites*, ou mesmo completamente ausente, como nos dois indivíduos de *M. congicus* analisados. Em *Tadarida*, *Otomops*, *Chaerephon*, *Platymops*, *Molossops aequatorianus*, *Platymops* e *Mormopterus*, as narinas são separadas por uma fileira de verrugas arredondadas e de tamanho variado (Fig. 3b,e). Neste caso, a fileira pode ser tanto reduzida como ocorrer por toda a região internasal. Em *Nyctinomops*, as narinas são separadas por uma fileira dupla de verrugas rígidas e homomórficas, ou mais freqüentemente, por uma linha simples, duplicando-se inferiormente (Fig. 2e). Este padrão é único entre as espécies do gênero.  $ci = 0.22$ ;  $ri = 0.77$ .

**14. Fileira de pêlos diminutos e curvos ao longo de toda a região internasal: ausente (0); presente (1).** As narinas em *Eumops*, *Molossops (sensu stricto)*, *Neoplatymops* e *Nyctinomops* apresentam-se separadas por uma membrana saliente encoberta por pequenas granulações e diminutos pêlos voltados superiormente (Fig. 2c,e).  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.85$ .

**15. Quilha nasal: ausente (0); presente (1).** Denomino aqui de quilha nasal a elevação membranosa existente ao longo do eixo longitudinal do rosto, desde o ponto de junção das orelhas até o rinário (Fig. 2c; pág. 23). Registrei a presença da quilha apenas em *Molossus* e *Promops*. A análise de uma grande série de indivíduos de *M. molossus* mostrou que um pequeno número deles não apresenta a quilha ou esta é tão reduzida que sua delimitação se torna difícil. De qualquer forma, considero a quilha como presente nestes táxons até que informações ontogenética e de variação estejam disponíveis.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

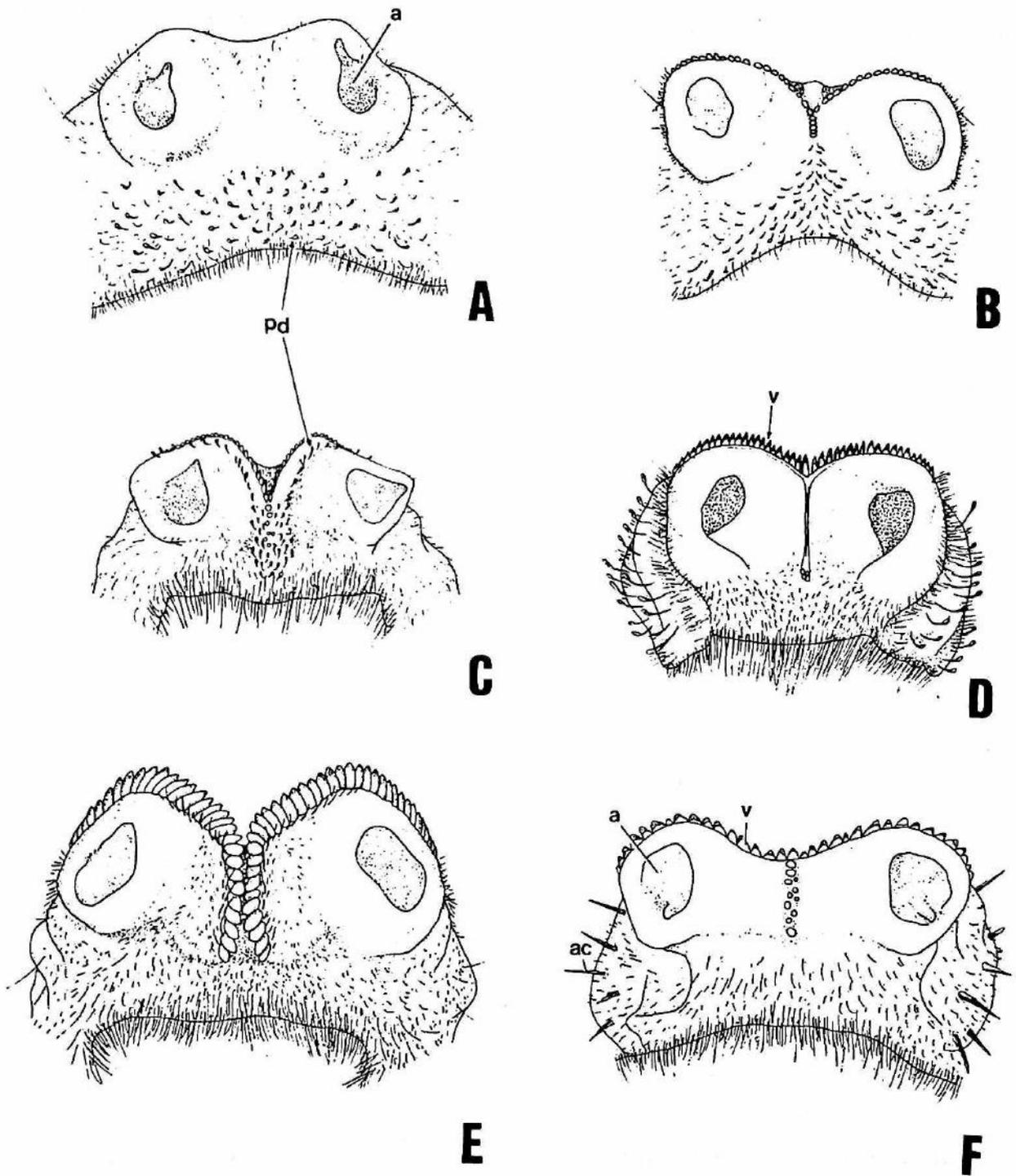


FIGURA 3. Vista anterior da face de molossídeos, destacando a região do rinário. A: *Molossops planirostris* (MZUSP 13893), B: *M. temminckii* (MZUSP 15410), C: *Eumops bonariensis* (MZUSP 15453), D: *Tadarida australis* (USNM 220161), E: *Nyctinomops macrotis* (MZUSP 15463) e F: *Tadarida brasiliensis* (MZUSP 5779). Note o rinário liso (A) e os circundados superiormente por verrugas (B-F) e entre as aberturas nasais (B, C, E, F). a = abertura nasal; ac = pêlos em forma de acúleo; e = escova subnasal de pêlos; pd = pêlos de ápice dilatado; v = verrugas.

16. Forma geral das orelhas: alongadas (0); levemente triangulares (1); arredondadas (2). *Antrozous*, assim como todos os outros táxons analisados para comparação (exceto *Lasiurus*) tem orelhas claramente alongadas (Fig. 4a), com seu comprimento muito maior que a largura. O grau de alongamento e a forma variam, desde muito longas como em *Antrozous* até mais curtas e cônicas, como em *Tomopeas*. Entre os molossíneos, *Mormopterus*, *Platymops*, *Myopterus*, *Cheiromeles*, *Molossops aequatorianus*, *Neoplatymops* e *Molossops (sensu stricto)* também apresentaram orelhas mais alongadas e relativamente delgadas e maleáveis (Fig. 4b-c). Um estágio intermediário de alargamento, e concomitantemente, do espessamento das orelhas, está presente em *Molossus*, *Promops*, *Molossops (Cynomops)* e no vespertilionídeo *Lasiurus* (Fig. 4d,e). O estágio mais desenvolvido de alargamento e espessamento das orelhas é encontrado em *Tadarida*, *Eumops*, *Mops*, *Chaerephon*, *Nyctinomops*, *Sauromys* e *Otomops*, e a condição extrema, em *Eumops perotis* (Fig. 4f). Nesses casos, as orelhas são tão largas quanto longas e de forma claramente arredondadas.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.93$ .

Vaughan (1966) propôs que a forma peculiar das orelhas dos molossíneos, assim como de *Lasiurus* (Vespertilionidae), estaria diretamente relacionada ao tipo de vôo, auxiliando na sustentação destes animais no ar. Segundo o autor, a forma ampla das orelhas auxiliaria os animais a suportarem a força contrária promovida pela corrente de ar fornecendo a eles uma maior sustentação da cabeça, que em molossíneo, é relativamente pesada se comparada aos outros grupos de Chiroptera. Freeman (1981), por outro lado, sugeriu que a forma das orelhas desenvolvida como em *Tadarida* e *Eumops*, juntamente com outros caracteres relacionados ao refinamento do sistema de sonar, estaria relacionada à captura do alimento. Muitos gêneros de morcegos apresentam uma convergência quanto ao desenvolvimento do pavilhão auditivo externo e seu papel direto na estratégia de predação. As espécies que predam contra o substrato, como os Phyllostomidae insetívoros *Tonatia*, *Macrotus*, *Micronycteris* e *Lonchorhina* (“gleaning insectivorous”) e os carnívoros *Trachops*, *Chrotopterus* e *Vampyrum* apresentam grandes superfícies do pavilhão auditivo externo para filtrar os ruídos causados pelo substrato durante o processo de ecolocalização (Henson, 1970), embora nem todas as espécies com orelhas desenvolvidas predem dessa forma.

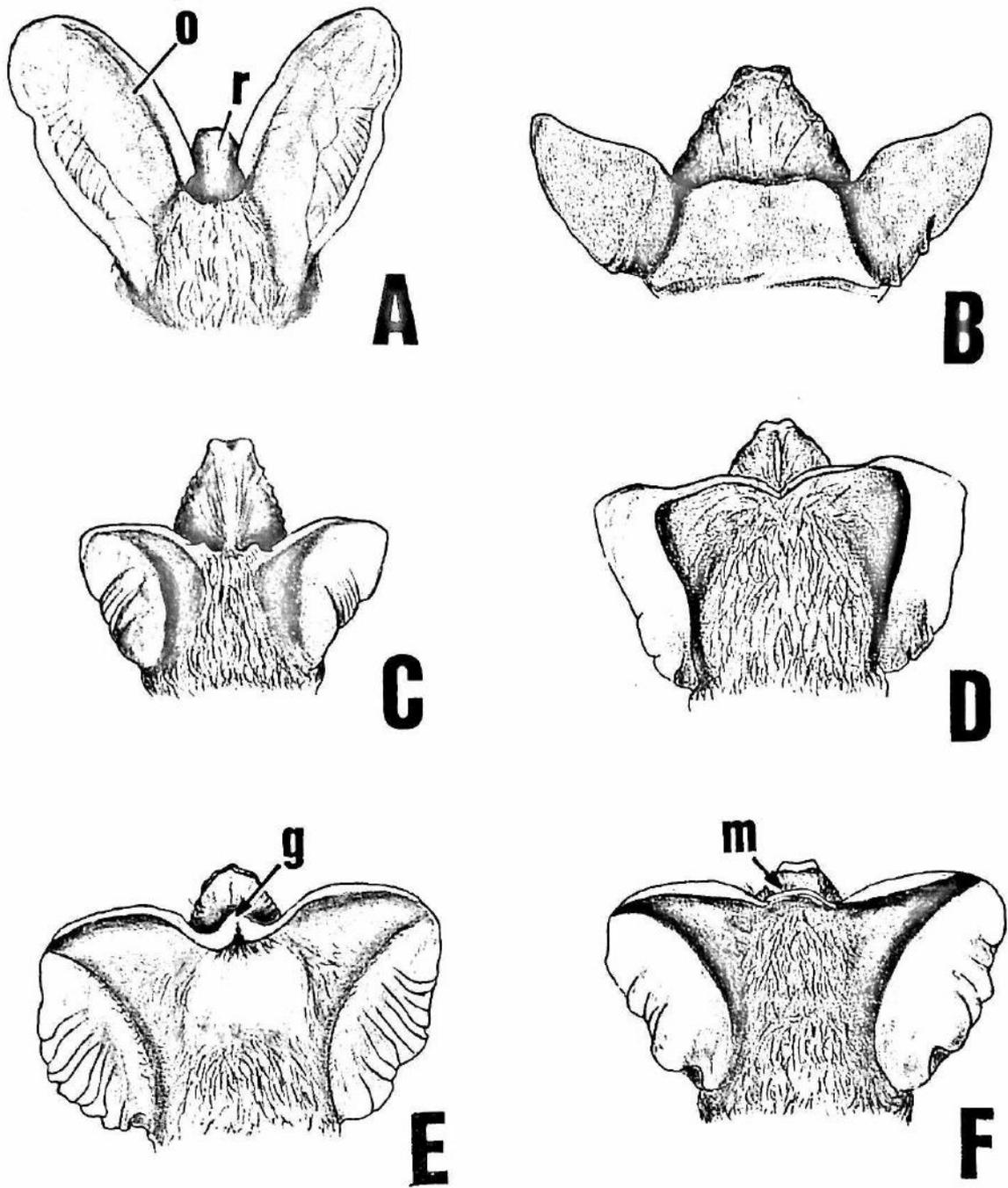


FIGURA 4. Vista dorsal da cabeça de A: *Antrozous pallidus* (NMNH 574268), B: *Cheiromeles parvidens* (USNM 219361), C: *Mormopterus diminutus* (USNM 311214), D: *Molossus molossus* (MZUSP 19883), E: *mops midas* (AMNH 219846) e F: *Eumops hansae* (MZUSP 15442). Note a tendência de alargamento das orelhas e grau de junção de suas bordas internas sobre o rostrum de A para F. A figura E mostra a glândula (g) proeminente e a F, a membrana (m) espessa unindo as orelhas. g = glândula; m = membrana; o = orelha; r = rostrum.

*Euderma maculatum* é um predador aéreo típico (Fenton, 1984) e parece que outros morcegos insetívoros das famílias Vespertilionidae e Molossidae com pavilhão desenvolvido apresentam variação nesse comportamento. *Antrozous* é um típico predador de superfície (“gleaning insectivorous”) (Fenton, 1984), enquanto outras espécies predam insetos no ar durante o voo (“aerial insectivorous”). Nesse último caso, estão incluídos, por exemplo, *Histiotus velatus*, *Lasiurus cinereus* e os molossídeos *Tadarida brasiliensis* e *Eumops* spp. Desta forma, parece que as orelhas ovaladas dos molossídeos estão mais relacionadas ao tipo de voo singular destes animais que estritamente ao modo de captura de alimento.

17. Dobra mediana da orelha: desenvolvida (0); reduzida (1). As orelhas de *Lasiurus*, *Antrozous* e a quase totalidade dos molossídeos apresentam uma dobra na face interna (Fig. 2; pág. 23). A dobra estende-se desde a borda superior da orelha até o trago, muitas vezes encobrindo-o e alcançando o antetrigo (p. ex., *Tadarida*, *Nyctinomops* e *Eumops*). A estrutura, aliada ao alargamento da base da orelha fornece uma maior rigidez a todo o pavilhão auditivo externo. O lobo está ausente ou é reduzido em *Tomopeas* e nos molossídeos *Mormopterus*, *Molossops* (*sensu stricto*), *Molossops aequatorianus*, *Myopterus*, *Tadarida ventralis*, *Sauromys*, *Platymops* e *Cheiromeles*.  $ci = 0.25$ ;  $ri = 0.84$ .

18. Espaçamento entre as bordas internas das orelhas: separadas (0); próximas (1); unidas em um ponto comum (2); unidas por uma larga membrana (3). O grau de distanciamento entre as extremidades mesiais das orelhas varia consideravelmente dentro do grupo em estudo. Enquanto que as orelhas na maior parte das famílias de Vespertilionoidea são distintamente separadas, entre os Molossoidea, o padrão é orelhas próximas ou unidas (Fig. 4, pág. 31). Considerei orelhas separadas, quando essas apresentaram a inserção da borda mesial na região lateral ou látero-dorsal da cabeça, permitindo a visualização de quase todo o rosto, quando em vista dorsal (Fig. 4a). Registrei orelhas separadas em *Tomopeas* e *Cheiromeles*; embora *Antrozous*, *Mormopterus diminutus*, *Platymops*, *Molossops* e *Neoplatymops* mostrem orelhas separadas, elas são próximas entre si que os táxons acima. Os animais com orelhas próximas apresentam a inserção mais centralizada, na altura do rosto, quase se tocando (Fig. 4d). elas formam, no geral, uma configuração em V na região centro-frontal da cabeça, já na porção superior do rosto (Fig. 4e,f). *Tadarida* e *Molossops aequatorianus* apresentam orelhas quase se

tocando. O restante dos táxons mostra as orelhas se tocando: *Molossus*, *Promops*, *Mops*, *Myopterus*, *Chaerephon*, *Nyctinomops*, *Otomops* e *Eumops*, excetuando *Eumops hansae*, que as apresentam unidas por uma ampla membrana.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.85$ .

A proximidade extrema e a junção das orelhas coincidem, no geral, com os táxons de pavilhão auditivo amplo (exceções referem-se a *Tadarida* e *Molossops aequatorianus*). Um reduzido número de indivíduos de *Molossus* apresentou a união das orelhas incipiente, o que pode significar a existência de variação ontogenética ou individual, uma vez que um indivíduo jovem de *M. molossus* (AMNH 144843) apresentou orelhas separadas. Entretanto, até que tal condição não seja esclarecida com a análise de grandes séries nos vários estágios ontogenéticos, considero o gênero como tendo orelhas unidas. Se confirmado, esse fato indica que as orelhas unidas podem ser consideradas como uma condição derivada nos molossíneos. As espécies de *Mops* e *Chaerephon*, mais *E. hansae*, apresentam as orelhas unidas por uma membrana em vários graus de desenvolvimento. Considerei este caráter como ordenado.

19. Borda superior da orelha: lisa (0); com poucas verrugas pontiagudas (1); com almofadas (2). Pequenas verrugas afiladas em forma de espinhos dérmicos estão dispostas ao longo da borda superior da orelha em *Tadarida*, *Otomops*, *Sauromys*, *Nyctinomops*, *E. bonariensis*, *M. condylurus*, *M. mops* e *Chaerephon* (exceto *C. chapini*, *C. bemmellini* e *C. major*) (Fig. 2a,d; pág. 23). Nos cinco primeiros táxons, o número de espinhos dérmicos é elevado (*Nyctinomops* tem de cinco a sete, *Otomops* seis a oito, *Tadarida* sete e *E. bonariensis* mais que sete) e nos demais táxons, o número é reduzido, geralmente dois a três, e raramente quatro. Além de *E. bonariensis* apresentar um elevado número de espinhos, a fileira de verrugas ultrapassa a borda superior do pavilhão auditivo e estende-se inferiormente, até a proximidade dos olhos; essa característica o diferencia facilmente das espécies do grupo *Tadarida*. *Eumops hansae* também apresenta verrugas arredondadas na borda superior da orelha. O restante dos táxons mostra orelhas com borda superior lisa.  $ci = 0.22$ ;  $ri = 0.72$ .

20. Antetrageo<sup>1</sup>: ausente (0); presente (1). O antetrageo não é comumente encontrado e desenvolvido nos Vespertilionoidea, situação oposta nos molossídeos (Fig. 2; pág. 23). Dos táxons analisados, apenas *Antrozous* não apresentou antetrageo.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

21. Forma do antetrageo: alongado (0); triangular (1); alto e cônico (2); ovalado com constrição inferior (3); direcionado posteriormente (4). O antetrageo é claramente alongado e reduzido (em altura) em *Mormopterus*, *Tadarida*, *Platymops*, *Sauromys*, *Otomops* e *Tomopeas* (em menor grau) (Fig. 2d; pág. 23). Na maioria dos molossíneos, o trageo é cônico, como registrado para *Chaerephon*, *Mops*, *Eumops*, *Nyctinomops* e *Myopterus*. Verifiquei dois tipos de antetrageo peculiares: um com uma dobra apical e voltado posteriormente como em *Molossops* (*sensu stricto*) (Fig. 2b; pág. 23) e outro redondo com uma constrição basal pronunciada em *Molossops* (*Cynomops*), *Molossus*, *Promops* e *Cheiromeles* (Fig. 2c). *Tadarida australis* e *T. kuborensis* apresentam um antetrageo alto e triangular (Fig. 2d).  $ci = 0.57$ ;  $ri = 0.91$ .

22. Tamanho do trageo: desenvolvido (0); reduzido (1); ausente (2). A tabela I contém as medidas do trageo e sua relação com o comprimento do corpo, excluindo a cauda, e o comprimento da orelha. O exame da tabela I evidencia que o trageo dos Molossinae é evidentemente reduzido, quando comparado a *Antrozous*, *Mystacina* e à maioria dos Vespertilionoidea. Este estado do caráter fica claro quando se relaciona o comprimento do trageo (CTR) e o corpóreo (CCO). Os dados da Tabela I mostram que todas as espécies de Molossinae apresentam a relação CTR/CCO com valores bem abaixo de 0.1 (0.01-0.07) enquanto que os dois táxons do grupo externo e os vespertilionídeos mostram valores acima de 0.1 (0.12-0.22). *Tomopeas* apresenta um estado semelhante a Molossinae (0.05-0.07), sugerindo que a redução do trageo pode ser um caráter que surgiu nos primórdios da diversificação dos Molossidae; *Otomops* não apresenta trageo. Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

<sup>1</sup> Tradicionalmente a estrutura membranosa que fica à frente do trageo é denominada de antitrageo. Em Português, o prefixo anti é usado para designar algo que combate, defende ou denota posição contrária, e o prefixo ante (transcrição literária do latim *anti*) para algo que vem a frente, antecede. Deste modo, o termo correto para a estrutura que antecede o trageo é antetrageo (= *anti-tragus* em latim). A mesma condição é aplicado corretamente à palavra antebraço, em referência à sua posição e não à função.

Somado ao tamanho reduzido, o trago dos molossíneos apresenta uma estrutura simplificada, geralmente nua e com bordas lisas, muito diferente daquela presente nos outros gêneros analisados. Nos vespertilionídeos a estrutura é completamente irregular, apresentando pilosidade elevada, prolongamentos, recortes e torções ao longo de seu eixo longitudinal. A forma do trago nos molossíneos varia consideravelmente inter e intragenericamente. Neste sentido, utilizarei a forma da estrutura apenas para definir os gêneros, ou grupo de espécies dentro de determinados gêneros, e não na análise filogenética (ver as diversas formas do trago na Figura 5 abaixo).

23. **Ápice do trago: nu (0); piloso (1).** Registrei trago apresentando pilosidade apical nos táxons do grupo externo, *Tadarida* (exceto *T. australis* e *T. kuborensis*), *Mormopterus*, *Platymops* e *Sauromys* (Fig. 5). Essa ausência de pilosidade no trago também parece estar relacionada à tendência de simplificação da estrutura em Molossidae, incluindo o tamanho, forma e grau de projeções basal e laterais.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.88$ .

24. **Bolsa glandular sobre a cabeça: ausente (0); presente (1).** Algumas espécies de *Chaerephon* e *Mops* apresentam, associada à membrana que une as orelhas, uma bolsa glandular sobre a cabeça (Fig. 4e, pág. 31). A bolsa está disposta sobre a cabeça exatamente na região intermediária entre as duas orelhas e expande-se anterior e posteriormente (apenas em *M. major*). Essa região glandular está presente em *M. major*, *M. Midas*, *M. nigeriae*, *M. condylurus* e *C. chapini*. Segundo Kingdon (1974), a glândula produz uma substância marcadora que apresenta forte cheiro e os pêlos longos presentes no dorso rostral, imediatamente à frente das orelhas, atuam como dispersores do odor.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.33$ .

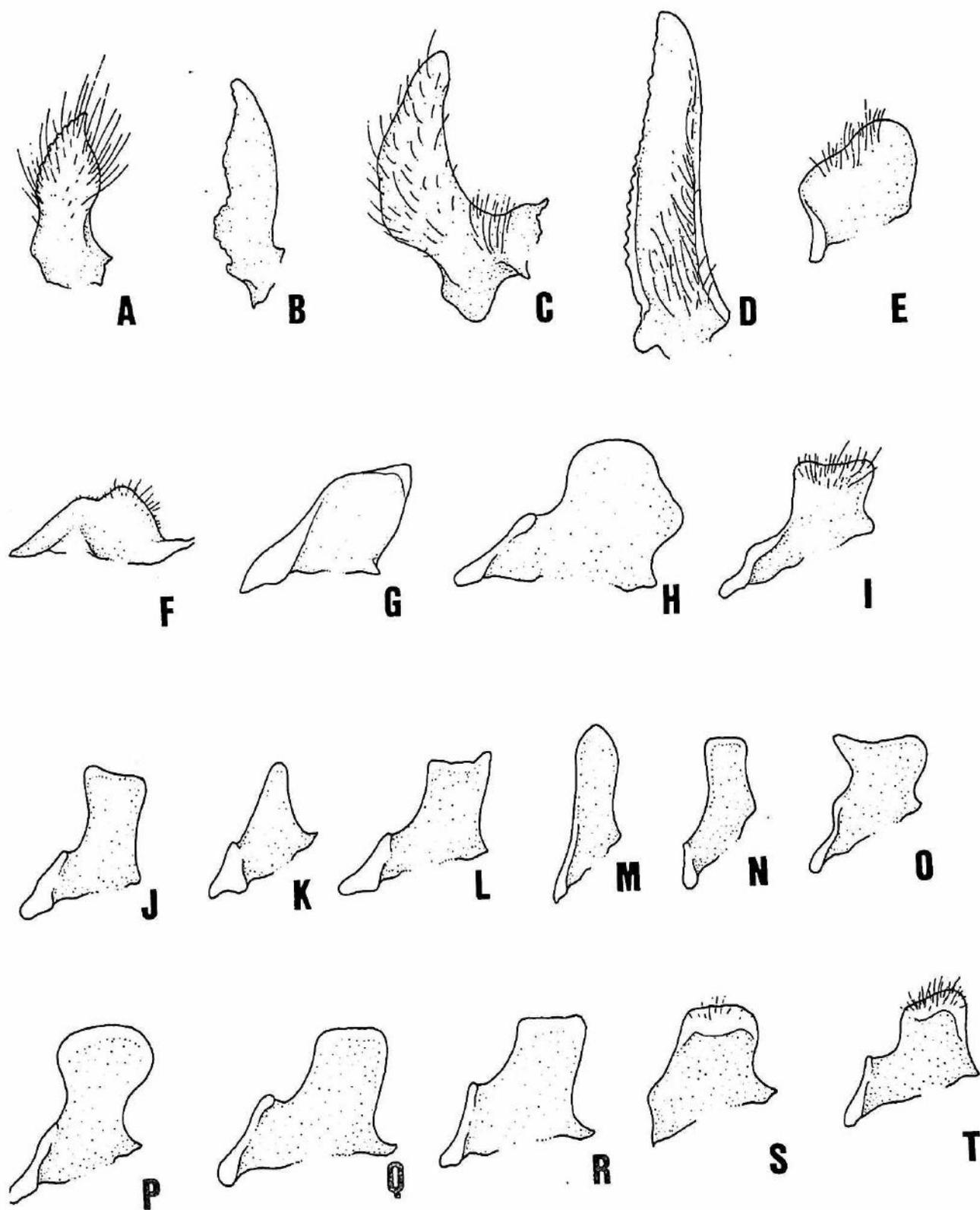


FIGURA 5. Trago esquerdo (face anterior) de Natalidae, Vespertilionidae e Molossoidea. A: *Natalus*; B: *Myotis*; C: *Lasiurus*; D: *Antrozous*; E: *Tomopeas*; F: *Cheiromeles*; G: *Myopterus*; H: *Tadarida australis*; I: *T. Myotis*; J: *Eumops glaucinus*; K: *E. auripendulus*; L: *E. bonariensis*; M: *Molossus*; N: *Promops*; O: *Nyctinomops*; P: *Mops congicus*; Q: *M. thersites*; R: *Chaerephon*; S: *Mormopterus (Micronomus)*; T: *M. (Mormopterus)*. Note a complexidade estrutural nos tragos de Natalidae, Vespertilionidae e *Antrozous* e a simplicidade nos táxons de Molossidae. O comprimento do trago nas diversas espécies estudadas estão na Tabela I, página 37.

TABELA I. Dados morfométricos (em milímetros) de várias espécies em estudo. Cco: comprimento total do corpo (excluindo a cauda); Cor: comprimento da orelha; Ctr: comprimento do trago; n: número amostral; 2fal: Comprimento da segunda falange do dedo IV.

Táxon/Caráter	n	Cco	Cor	Ctr	2fal	Ctr/Cco	Ctr/Cor	2fal/Cco
<i>Lasiurus</i>	3	63.7-67.1	9.6-12.4	5.5-6.5	13.1-15.2	0.10	0.52-0.58	0.2-0.22
<i>Antrozous</i>	3	55.3-62.3	26.6-27.4	10.8-12.4	12-12.6	0.2-0.22	0.39-0.45	0.2-0.23
<i>Mystacina</i>	1	66.9	18.9	8.0	13.8	0.12	0.42	0.21
<i>Tomopeas ravus</i>	2	34.1-35	10.0-10.5	1.9-2.4	6.1-6.3	0.05-0.07	0.19-0.23	0.17-0.18
<i>Chaerephon nigeriae</i>	3	65.2-70.7	15.8-17.4	1-1.9	11.5-12.8	0.01-0.03	0.06-0.11	0.17-0.19
<i>C. chapini</i>	2	53.1-55.8	14.6-15.4	1.3-1.5	9.8-10	0.02-0.03	0.09-0.1	0.18-0.19
<i>C. plicatus</i>	5	54.4-62.0	15.3-17.6	0.7-1.8	10.4-11.9	0.01-0.03	0.04-0.1	0.17-0.2
<i>C. jobensis</i>	3	64.0-68.6	18.3-19.9	1.2-2.4	10.8-11.8	0.02-0.03	0.06-0.12	0.16-0.17
<i>Cheiromeles parvidens</i>	1	113.0	22.8	1.7	21.7	0.02	0.07	0.19
<i>Eumops auripendulus</i>	4	69.9-81.5	14.4-17.4	1.8-1.9	4.9-6.1	0.02-0.03	0.10-0.12	0.06-0.07
<i>E. bonariensis</i>	4	62-67	14.9-18.2	2.1-2.9	4.0-5.4	0.03-0.04	0.13-0.19	0.06-0.08
<i>E. glaucinus</i>	3	76.3-86	18.8-20.1	2.9-3	5.5-5.7	0.03-0.04	0.14-0.15	0.06-0.07
<i>E. hansae</i>	1	65.3	16.3	1.6	3.3	0.02	0.10	0.05
<i>E. perotis</i>	3	106-110	37-38.6	3.9-4.6	6.0-6.7	0.04	0.10-0.12	0.5-0.6
<i>Molossus sinaloae</i>	2	72.0-80.0	16.0	1.3-1.4	3.4-3.9	0.02	0.08	0.04-0.05
<i>M. rufus</i>	4	65.0-80.3	12.6-12.9	1.5-2.1	3.2-3.9	0.02	0.11-0.16	0.04-0.05
<i>M. molossus</i>	3	57.2-63.6	9.8-10.9	1.2-1.6	2.3-2.8	0.02-0.03	0.11-0.16	0.04
<i>Molossops greenhalli</i>	4	59.6-65.1	9.6-12.6	1.8-2.5	4.0-5.0	0.03-0.04	0.16-0.24	0.06-0.08
<i>M. planirostris</i>	3	55.4-55.5	11.0-11.1	2.0-2.3	4.0-4.4	0.04	0.18-0.2	0.07-0.08
<i>M. temminckii</i>	3	45.0-46.0	9.1-10.4	1.8-2.7	10.4-11.0	0.4-0.6	0.19-0.26	0.23-0.24
<i>Mops congicus</i>	2	79.3-82.6	18.2-18.6	1.5-1.9	10.8-11.0	0.01-0.02	0.08-0.10	0.13-0.14
<i>M. leonis</i>	3	53.4-55.3	12.9-15.1	1.4-1.7	7.2-10.0	0.03	0.1-0.13	0.13-0.18
<i>M. midas</i>	1	77.7	17.3	1.3	9.7	0.02	0.07	0.12
<i>M. mops</i>	1	62.3	17.9	1.4	11.0	0.02	0.08	0.17
<i>M. nanulus</i>	4	48.9-55.3	11.4-13.5	1.2-1.6	5.7-7.3	0.02-0.03	0.09-0.12	0.11-0.14
<i>M. spurrelli</i>	1	53.0	10.6	1.3	8.3	0.02	0.12	0.15
<i>Mormopterus jugularis</i>	7	53.6-57.2	11.8-13.2	1.8-2.5	8.4-10.3	0.03-0.05	0.15-0.21	0.15-0.18
<i>M. beccarii</i>	2	56.6-58.6	12.9-14.1	2.4-2.6	10-10.9	0.04-0.05	0.17-0.2	0.18-0.19
<i>M. loriae</i>	1	50.9	12.4	2.7	10.0	0.05	0.22	0.20
<i>M. minutus</i>	5	41.9-46.1	8.2-10.3	1.9-2.4	6.5-7.8	0.04-0.06	0.19-0.27	0.15-0.17
<i>Myopterus daubentonii</i>	3	82.0-84.0	23.0-24.0	3.1-3.7	14-14.8	0.04-0.05	0.13-0.16	0.17-0.18
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	3	51.2-54.0	10.2-12.1	2.5-2.8	7.8-8.2	0.04-0.05	0.22-0.27	0.14-0.15
<i>Nyctinomops femorosaccus</i>	1	68.4	25.0	3.6	2.5	0.05	0.14	0.04
<i>N. macrotis</i>	3	66.8-74	21.9-22.6	2.8-3.2	2.4-2.9	0.04	0.12-0.14	0.04
<i>N. laticaudatus</i>	3	54.2-66	15.8-16.1	1.57-1.85	2.9-3.6	0.03-0.04	0.1-0.11	0.04-0.07
<i>Platymops setiger</i>	3	63.0-72.0	16.0-17.0	2.0	9.8-11.3	0.03	0.12-0.13	0.14-0.17
<i>Otomops martiensseni</i>	3	94-103	35.0-39.0	-	11-12.6	-	-	0.12-0.13
<i>Promops centralis</i>	1	69.2	16.9	1.8	3.8	0.03	0.11	0.05
<i>P. nasutus</i>	1	66.5	9.9	2.0	3.1	0.03	0.20	0.05
<i>Tadarida aegyptiaca</i>	2	63.0-64.0	14.9-18.1	3.1-3.2	8.2-8.4	0.05	0.18-0.21	0.13
<i>T. kuborensis</i>	3	80.0-96.0	30.0-32.0	4.4-4.8	14.8-17.5	0.05-0.06	0.14-0.16	0.18-0.19
<i>T. ventralis</i>	3	101.0-107.0	22.0-26.0	5.0-7.7	7.14-8.15	0.05-0.07	0.18-0.35	0.07
<i>T. brasiliensis</i>	4	52.9-56.5	12.0-14.4	2.0-3.7	8.4-9.5	0.04-0.06	0.16-0.18	0.15-0.17

25. Pilosidade sobre a cabeça nos machos: sem uma coroa distinta (0); com coroa (1). Os machos de *Chaerephon major* e *C. chapini* apresentam uma coroa distinta de longos pêlos localizada na porção posterior da cabeça. Ela é mais curta e de coloração marrom-avermelhada na primeira espécie e, longa e bi-colorida, com a base dos pêlos ruiva e as pontas esbranquiçadas, na segunda.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

Braestrup (1933) e Hayman (1938) tem postulado que essa crista presente nos machos varia em desenvolvimento e presença, dependendo do estágio reprodutivo da espécie. Todos os machos de *C. chapini* por mim analisados (coletados em diversas épocas do ano e, portanto, cobrindo todos os possíveis períodos reprodutivos da espécie em um ciclo anual) apresentaram a coroa desenvolvida. De mesma forma, a análise de grandes séries de outras espécies do gênero, como *C. pumilus* e *C. plicatus*, não mostrou a presença da coroa nos machos como já mencionado na literatura.

TABELA II. Matriz com os caracteres codificados referentes à morfologia externa: face.

Táxon/Caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2		
										0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	
<i>Lasiurus</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	
<i>Antrozous</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	
<i>Tomopeas</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
<i>Chaerephon pumilus</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	0	0	
<i>C. chapini</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	1	1	
<i>C. ansorgei</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	0	0	
<i>C. bemmellini</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>C. nigeriae</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	1	0	
<i>C. plicatus</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	0	0	
<i>C. jobensis</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	0	0	
<i>C. bivittatus</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	0	0	
<i>C. major</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	1	1	
<i>C. russatus</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	?	1	2	1	1	0	0	
<i>C. aloysiisabaudiae</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	0	0	
<i>Cheiromeles parvidens</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	3	1	1	0	0	
<i>C. torquatus</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	3	1	1	0	0	
<i>Eumops perotis</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>E. trumbulli</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	2	0	1	2	1	?	0	0	
<i>E. hansae</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	2	0	3	2	1	2	1	?	0	0	
<i>E. auripendulus</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>E. bonariensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	2	0	3	1	1	2	1	1	0	0	
<i>E. glaucinus</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>E. dabbeni</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>E. underwoodi</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	?	0	0
<i>Molossops aequatorianus</i>	1	0	0	0	1	0	?	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	0	1	3	1	1	0	0
<i>M. planirostris</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	3	1	1	0	0	
<i>M. abrasus</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	3	1	1	0	0	
<i>M. greenhalli</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	4	1	1	0	0	0	
<i>M. temminckii</i>	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	4	1	1	0	0	
<i>M. neglectus</i>	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	2	0	1	3	1	1	0	0
<i>Molossus molossus</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	3	1	1	0	0
<i>M. pretiosus</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	3	1	1	0	0
<i>M. rufus</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	3	1	1	0	0
<i>M. aztecus</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	3	1	1	0	0
<i>M. sinaloae</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	3	1	1	0	0
<i>M. coibensis</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	2	1	1	0	0
<i>Mops spurrelli</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	1	0	0
<i>M. condylurus</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	0
<i>M. brachypterus</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	0
<i>M. congicus</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	0
<i>M. petersoni</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	0

TABELA II. Continuação.

Táxon/Caráter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2		
										0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	
<i>M. leonis</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>M. niveiventer</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	2	?	1	2	1	1	0	0	
<i>M. mops</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	2	1	1	2	1	1	0	0	
<i>M. demonstrator</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>M. midas</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>M. thersites</i>	0	2	0	0	1	2	0	0	1	1	1	0	1	0	0	2	0	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>M. nanulus</i>	1	0	0	1	1	0	?	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>Mormopterus kalinowskii</i>	1	0	0	1	1	0	?	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>M. jugularis</i>	1	0	0	1	1	0	?	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>M. beccarii</i>	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>M. phrudus</i>	1	0	0	1	1	0	?	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>M. acetabulosus</i>	1	0	0	1	1	0	?	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>M. loriae</i>	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>M. minutus</i>	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>M. planiceps</i>	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>Myopterus whiteleyi</i>	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>M. daubentonii</i>	0	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	2	1	1	0	0	
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	1	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	0	0	
<i>Nyctinomops macrotis</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	2	1	0	2	0	2	1	1	2	1	1	0	0	
<i>N. aurispinosus</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	2	1	0	2	0	2	1	1	2	1	1	0	0	
<i>N. femorosaccus</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	2	1	0	2	0	2	1	1	2	1	1	0	0	
<i>N. laticaudatus</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	0	2	?	0	0	
<i>Otomops martiensseni</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	0	2	?	0	0	
<i>O. papuensis</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	0	2	?	0	0	
<i>O. formosus</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	0	2	?	0	0	
<i>O. secundus</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	2	1	1	0	2	?	0	0	
<i>O. wroughtoni</i>	0	2	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>Platymops setiger</i>	1	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	3	1	1	0	0
<i>Promops nasutus</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	3	1	1	0	0
<i>P. centralis</i>	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0	1	0	2	0	0	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	
<i>Sauromys petrophylus</i>	1	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	
<i>Tadarida brasiliensis</i>	0	2	1	1	0	0	?	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	
<i>T. teniotis</i>	0	2	1	1	0	0	?	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1	0	0	
<i>T. australis</i>	0	2	0	0	1	0	?	1	1	1	1	0	2	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1	0	0	
<i>T. kuborensis</i>	0	2	0	0	1	0	?	1	1	1	1	0	2	0	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	
<i>T. aegyptiaca</i>	0	2	1	1	0	0	?	0	1	1	1	0	2	0	0	2	0	1	1	1	0	1	0	0	0	
<i>T. fulminans</i>	0	2	1	1	0	0	?	0	1	1	1	0	2	0	0	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	
<i>T. ventralis</i>	0	2	1	1	0	0	?	0	1	1	1	0	2	0	0	2	1	1	1	1	0	1	0	0	0	

*Complexo morfológico: outras partes externas do corpo*

26. **Uropatágio: inextensível (0); extensível (1).** O uropatágio na maioria dos Microchiroptera apresenta capacidade de extensibilidade reduzida. Os molossíneos, por sua vez, apresentam uma série de condições que torna o complexo uropatágio-cauda peculiar a este grupo. Além de muito espesso (ver descrição abaixo), o uropatágio se apresenta, no geral, curto devido à contração muscular, resultando em uma cauda grossa, revestida pela membrana e livre cerca de 1/3 a metade do comprimento do uropatágio (Fig. 6). Nos Vespertilionoidea a membrana é longa e a cauda fica completamente contida nela. Registrei uma condição intermediária em *Tomopeas* onde o uropatágio é levemente reduzido, deixando apenas as duas últimas vértebras caudais livres. A condição da cauda livre também pode ser observada em outros grupos, como *Mystacina*. Entretanto, nos primeiros dois grupos ela ultrapassa a borda distal do uropatágio enquanto que em *Mystacina* ela perfura dorsalmente a membrana (condição encontrada em vários grupos de Chiroptera, como Emballonuridae e certos Phyllostomidae). Apesar disto, a cauda perfurando levemente a borda superior do uropatágio nestas duas famílias também é uma condição evidentemente diferente da apresentada aqui para *Mystacina*. Em Rhinopomatidae e uma espécie de Pteropodidae (*Notopteris macdonaldi*), a cauda é longa estando livre do uropatágio em 2/3 ou mais de seu comprimento total, mas também é uma condição diferenciada e não homóloga aos molossídeos.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

27. **Uropatágio: delgado (0); espesso (1).** No caso particular de Vespertilionoidea, a espessura reduzida do uropatágio permite a visualização dos feixes musculares posicionados transversalmente e o contorno do longo calcâneo. Todos os táxons do grupo externo, mais *Tomopeas*, mostraram essa estrutura (Fig. 6). Molossinae tem um uropatágio muito espesso, encobrindo de forma peculiar a cauda. *Mystacina* e alguns Phyllostomidae, entre outros, também mostram uma cauda espessa, uma condição considerada análoga.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

28. **Região dorso mediana- dos dedos: com pilosidade reduzida (0); com longas vibrissas (1).** Os dedos dos pés nos molossíneos, exceto *Cheiromeles*, apresentam vibrissas digitais longas inseridas na região mediana, as quais ultrapassam de longe a extremidade distal destes (Fig. 7). Os demais táxons analisados não apresentaram o caráter.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.75$ .

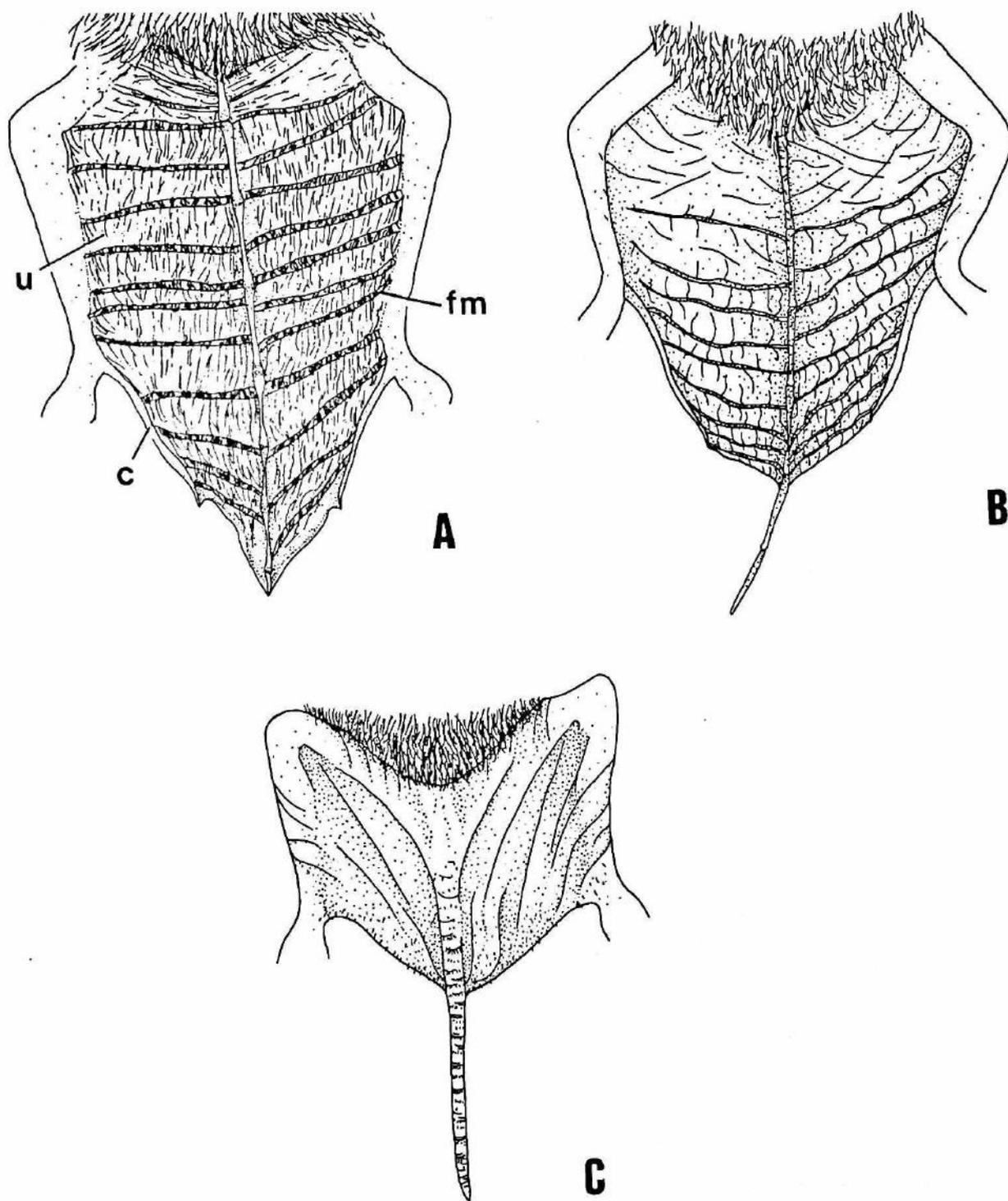


FIGURA 6. Vista ventral mostrando o conjunto uropatágio + cauda. A: *Antrozous pallidus* (USNM 523452), B: *Tomopeas rarus* (USNM 103930) e C: *Nyctinomops laticaudatus* (MZUSP 7953). Note os feixes musculares transversais (fm) em A e B indicando a condição delgada do uropatágio e uma condição diferente em C. Note também o diâmetro aumentado em C e a extensão considerável da cauda livre da membrana uropatagial. c = calcâneo; fm = feixe muscular transversal; u = uropatágio.

A ausência de vibrissas longas nos pés de *Cheiromeles* pode estar diretamente relacionada ao encurtamento extremo dos pêlos no gênero (perda secundária), caráter este que será descrito mais adiante, e não à condição putativamente plesiomórfica do táxon.

29. "Escova" lateral de pêlos nos dedos externos do pé: ausente (0); presente somente no dedo V (1); presente nos dedos I e V (2). Os pés dos molossíneos são extremamente pilosos em relação ao restante dos Chiroptera (vide o caráter anterior). Lateralmente, os dedos externos dos Molossinae apresentam uma placa saliente com várias fileiras de pêlos ao longo do dígito (Fig. 7c). Esses pêlos são curtos, rígidos e muitas vezes, com o ápice globoso. Esta placa resulta no aparente alargamento dos dedos laterais. *Cheiromeles* mostrou uma condição intermediária com a presença dos pêlos modificados apenas no dedo V (Fig. 7b). Estes pêlos podem servir como função sensorial, análogos às vibrissas rodeando o rinário (bigode), encontradas em uma considerável parte dos mamíferos, ou mecânica, auxiliando da locomoção em abrigos ou no processo de limpeza do pêlo e cata de ectoparasitas (Kingdon, 1974). Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 0.66$ ;  $ri = 0.83$ .

30. Glândula gular: ausente (0); mediana (1); desenvolvida (2). A glândula gular ou hedônica (Wilkins, 1989), quando presente nos Molossinae, é mais desenvolvida nos machos (Fig. 8). Ela apresenta a forma de um saco interno e restringe-se à região da glote; sua extensão não ultrapassa a região mediana do pescoço. Registrei este tipo glandular em *Tadarida*, *Eumops*, *Molossops* (*sensu lato*), *Neoplatymops*, *Otomops*, *Molossus*, *Promops* e *Sauromys*. Nas fêmeas dos gêneros mencionados acima, a glândula é fracamente desenvolvida ou ausente. Os indivíduos de *Tadarida australis*, *T. kuborensis* e *Cheiromeles* mostraram a glândula gular muito desenvolvida (Fig. 8b,c); no último táxon, a dobra epidérmica, formando a abertura glandular, circunda o pescoço ventral e lateralmente, próximo ao ombro. Outra característica conspícua a esse último gênero é a presença de um tufo longo de pêlos de cada lado da abertura glandular onde sua inserção é na extremidade distal da dobra glandular, internamente. Este fato se mostrou singular devido à perda de pilosidade acentuada e generalizada pelos indivíduos deste gênero.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.89$ .

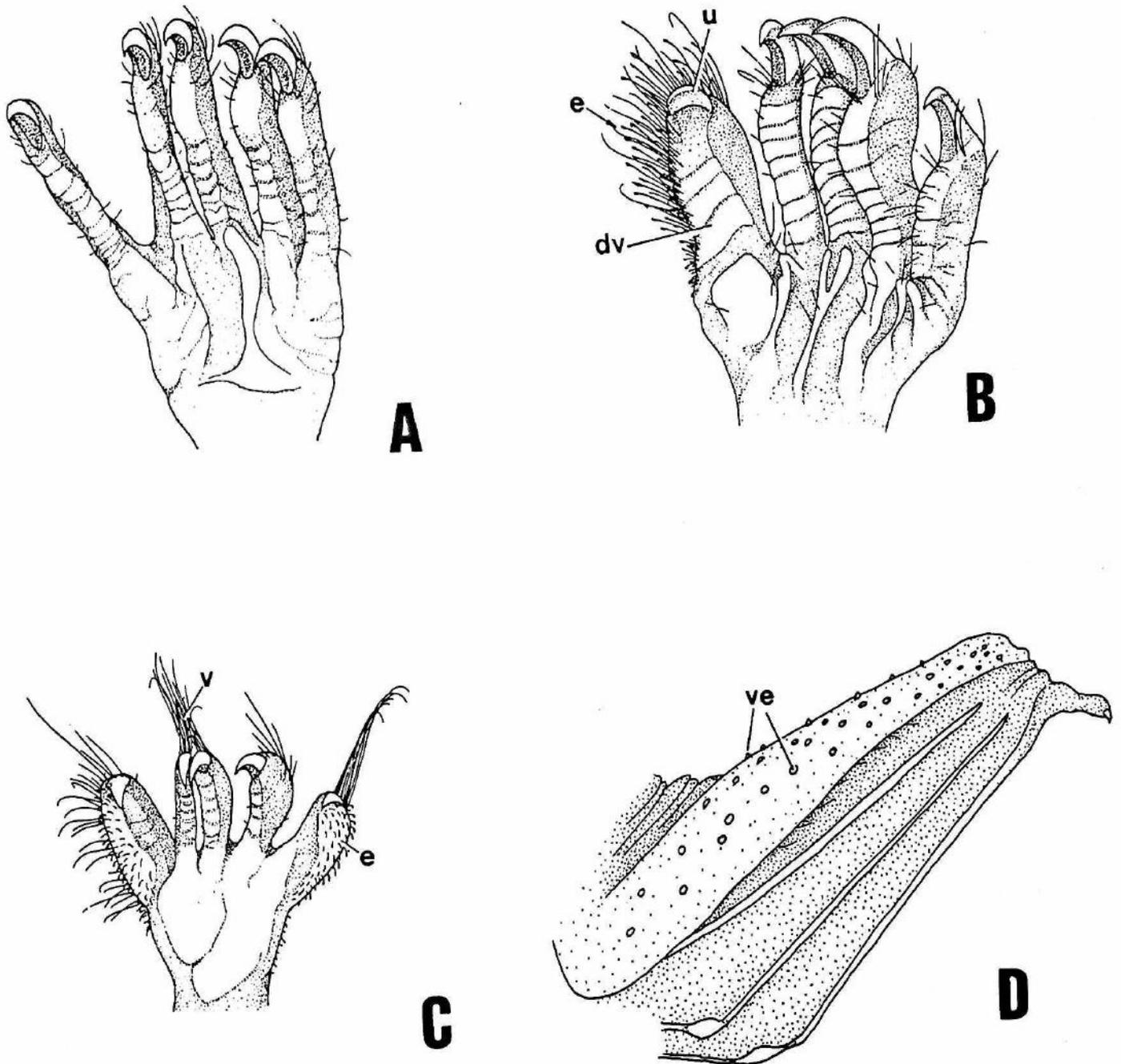


FIGURA 7. Vista ventral do pé de A: *Antrozous pallidus* (USNM 574268), B: *Mormopterus minutus* (USNM 311214) e C: *Cheiromeles parvidens* (USNM 219361) e D: do antebraço de *Neoplatymops mattogrossensis* (MZUSP 19886). Note as longas vibrissas digitais em B e a escova de pêlos com ápice dilatado na lateral dos dedos externos em B e C. Note também a garra em forma de unha no dígito I em C e as verrugosidades em D. e = "escova" de pêlos com ápice dilatado; u = garra em forma de unha; v = vibrissas; ve = Verrugas no antebraço.

A glândula gular está diretamente relacionada à reprodução, especificamente à atração sexual (Kingdon, 1974; Wilkins, 1989), e tem seu desenvolvimento acentuado nos machos. O desenvolvimento está relacionado ao estro destes morcegos, sendo que a produção da secreção aumenta pouco antes ou durante a estação reprodutiva (Wilkins, 1989). Analisei uma grande série de espécimes de *Tadarida brasiliensis* provenientes de uma mesma região dos Estados Unidos e verifiquei que parece haver uma variação temporal (ou flutuação) do desenvolvimento glandular corroborando o que foi mencionado acima. Espécimes machos coletados no mês de maio (final do inverno) apresentaram a estrutura desenvolvida, enquanto que aqueles coletados em agosto (verão) não. Isto faz sentido, uma vez que *T. brasiliensis*, na Florida, ovula em março e o acasalamento se dá cerca de cinco semanas após, ou seja, em abril ou começo de maio (Wilkins, 1989), coincidindo com minhas observações. Desta forma, após o término do estro, posteriormente ao inverno, a glândula provavelmente desaparece ou se reduz consideravelmente até a proximidade do novo ciclo. Considerei este caráter como ordenado.

31. Verrugas no antebraço: ausentes (0); presentes (1). Apenas *Neoplatymops mattogrossensis* e *Platymops setiger* apresentam a superfície dorsal do antebraço coberta por pequenas protuberâncias, conferindo-lhe um aspecto rugoso (Fig. 7d; pág. 44). Em *Platymops*, as verrugas estendem-se até a região carpal enquanto que em *Neoplatymops*, ela fica restrita ao antebraço. Willig & Knox Jones (1985) tem sugerido que a função de tais protuberâncias epidérmicas seria conferir maior adesão auxiliando tanto na postura do animal no abrigo, como permitindo uma maior resistência deste contra potenciais predadores.  $ci = 0.5$ ;  $ri =$  indeterminado.

32. Comprimento da segunda falange do dedo III: longa (0); curta (1). O comprimento da segunda falange (2fal) do dedo III foi estabelecida através de sua relação com o comprimento total do corpo (CCO). Este procedimento tem duas finalidades: 1) eliminar a variação sexual, muito comum nos molossíneos (dimorfismo), e 2) fornecer maior precisão da variável, uma vez que apenas a medida absoluta da falange não indica seu real desenvolvimento por ser dependente do tamanho total corpóreo; assim, a relação dessa com o tamanho do corpo faz-se necessário.  $ci = 0.2$ ;  $ri = 0.83$ .

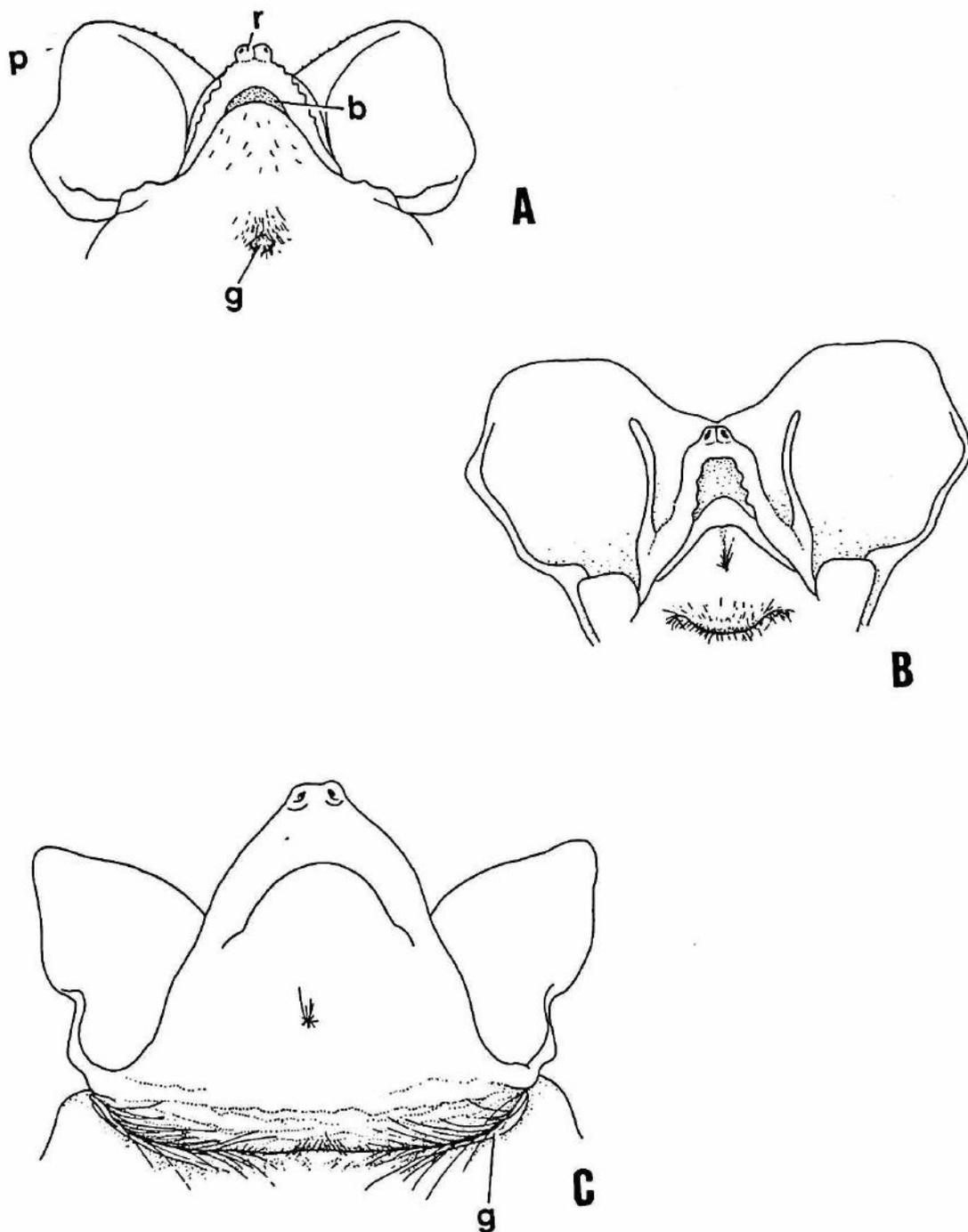


FIGURA 8. Regiões mentoniana e do pescoço de três molossídeos (vista ventral) mostrando a glândula gular. A: *Tadarida brasiliensis* (MZUSP 5779), B: *Tadarida australis* (AMNH 220161) e C: *Cheiromeles parvidens* (USNM 219361). Note o aumento progressivo da glândula de A para C e a presença de longos pêlos originados na extremidade da estrutura em C. b = boca; g = glândula gular; r = rinário.

Como regra, as espécies que apresentaram a segunda falange longa tiveram também um tamanho similar ao da primeira. Isto indica que a variação está na 2fal e permite extrapolar seu tamanho com base na similaridade em relação à 1fal. Entre as espécies analisadas (ver Tabela I; pág. 37), pode-se discernir dois principais grupos: um com a 2fal evidentemente curta (com valores entre 0.04 e 0.08) e o outro com a 2fal mais longa (valores entre 0.12 e 0.24). No primeiro caso, estão incluídos os gêneros *Nyctinomops*, *Promops*, *Molossus*, *Eumops*, *Molossops* (*Cynomops*) e as espécies *Mormopterus phrudus*, *M. kalinowski* e *Tadarida ventralis*. No segundo grupo, está o restante dos táxons analisados.

O desenvolvimento da 2fal no dedo III é um indicativo direto da largura da asa; a diferença na largura da estrutura alar, por sua vez, determina o estilo de vôo apresentado pelos animais. Desta forma, os gêneros com asa estreita (p. ex., *Eumops* e *Molossus*) podem apresentar vôo diferenciado (mesmo que de modo sutil) do restante das espécies de molossíneos.

#### Complexo morfológico: língua

33. Região dorso-mediana da língua: sem lobo (0); com lobo distinto (1). A língua dos Molossidae apresenta um lobo conspícuo que já havia sido registrado por Gimenez (1993) e confirmada aqui pela análise de um número maior de táxons, incluindo *Tomopeas ravus* (Figs. 9-11). Esse lobo consiste de uma saliência na região dorso-mediana da língua, dividindo-a em duas regiões distintas: anterior e posterior. Na base do lobo, anteriormente, há um sulco relativamente profundo. As espécies *Lasiurus cinereus* e *Antrozous pallidus* apresentam uma leve saliência na mesma região, porém esta é variável (às vezes, ausente) e não configura um lobo propriamente dito (Fig. 10a). Apesar de não possuir dados para um considerável número de espécies de Molossinae, a presença do lobo nas principais linhagens da subfamília parece ser um caráter exclusivo a ela. ci = 1; ri = 1.

34. Papilas mecânicas médio-posteriores cônicas e desenvolvidas: ausentes (0); presentes (1). Apenas *Neoplatymops*, *M. beccarii* e *Molossops* (*sensu lato*) apresentaram longas papilas carnosas médio-posteriores (Figs. 9, 10d, 11c). Estas papilas estão sobre uma região mais elevada o que resulta em um lobo ainda mais destacado no meio da língua. Os dois últimos táxons apresentaram tais papilas menos desenvolvidas que *Neoplatymops*. ci = 0.5; ri = 0.8.

**35. Disposição das papilas fungiformes laterais: irregularmente (0); linearmente (1).**

Apenas as espécies pertencentes a *Tadarida* (exceto *T. australis* e *T. kuborensis*), *Nyctinomops*, *Neoplatymops*, *Chaerephon*, *Mops* e *Mormopterus* apresentam as papilas gustativas fungiformes dispostas linearmente na lateral da língua (Fig. 10c,d). Os demais táxons apresentam essas papilas dispostas irregularmente e, no geral, em número mais elevado (Fig. 10b). ci = 0.25; ri = 0.75.

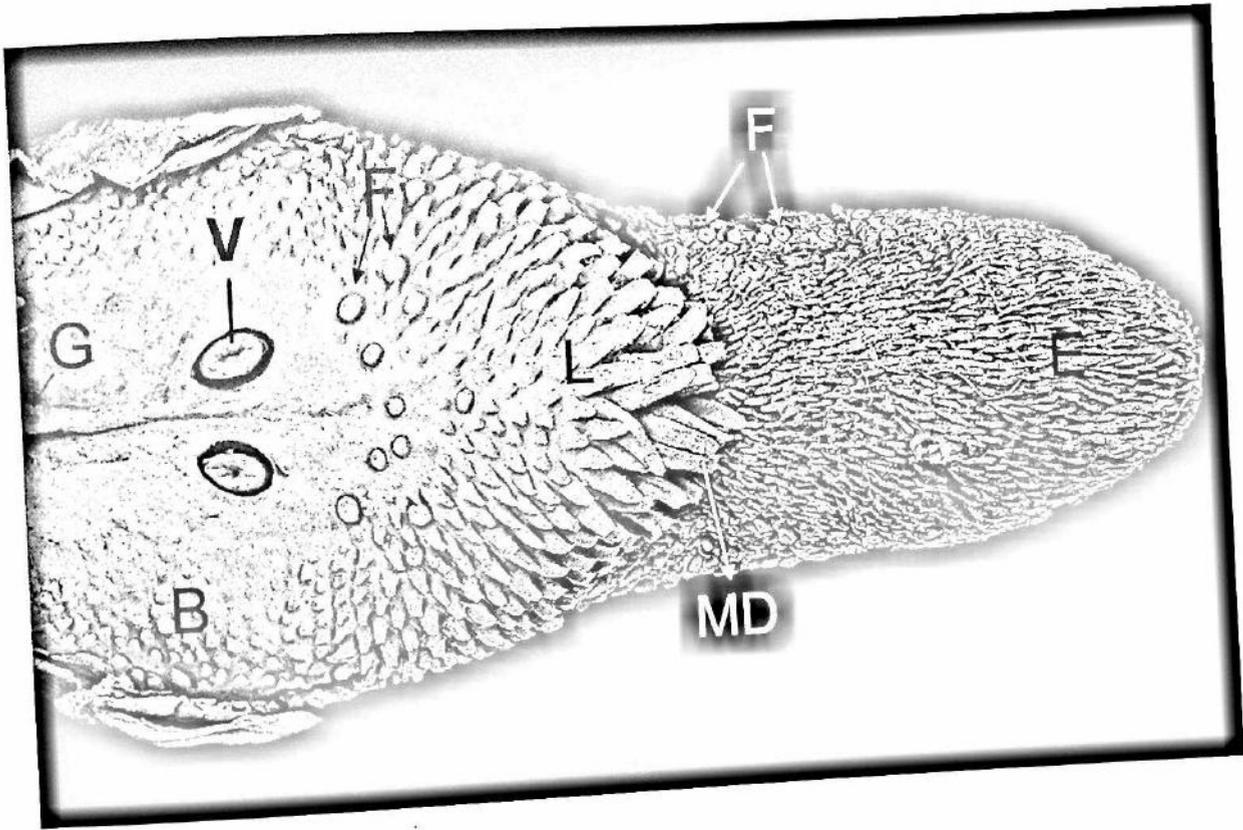


FIGURA 9. Língua do molossídeo *Molossops abrasus* (MZUSP 15655) em vista dorsal mostrando as principais papilas. B: papilas basais; E: papilas escamiformes; F: papilas fungiformes dorsal e lateral; G: glote; MD: papilas médio-posteriores (ou póstero-mediais); L: lobo mediano; V: papilas valadas.

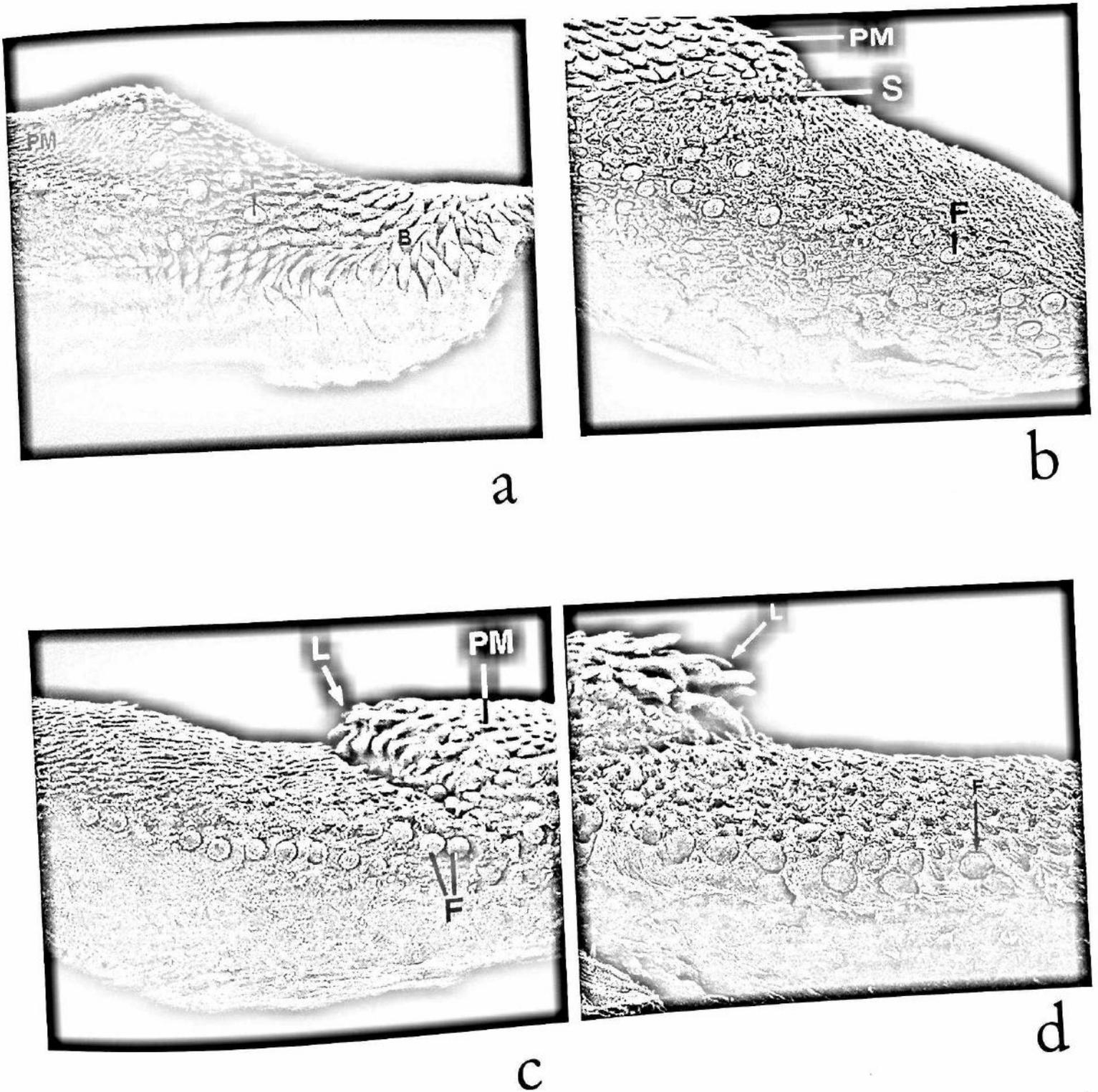


FIGURA 10. Vista látero-medial da língua mostrando os diferentes tamanhos e disposição das papilas fungiformes em a: *Lasiurus cinereus* (MZUSP 1324), b: *M. molossus* (MZUSP 7804), c: *Tadarida brasiliensis* (MZUSP 15444) e d: *Neoplatymops mattogrossensis* (MZUSP 19887). B = papilas basais, F = papilas fungiformes laterais, L = lobo mediano, PM = papilas póstero-mediais; S = sulco sob o lobo.

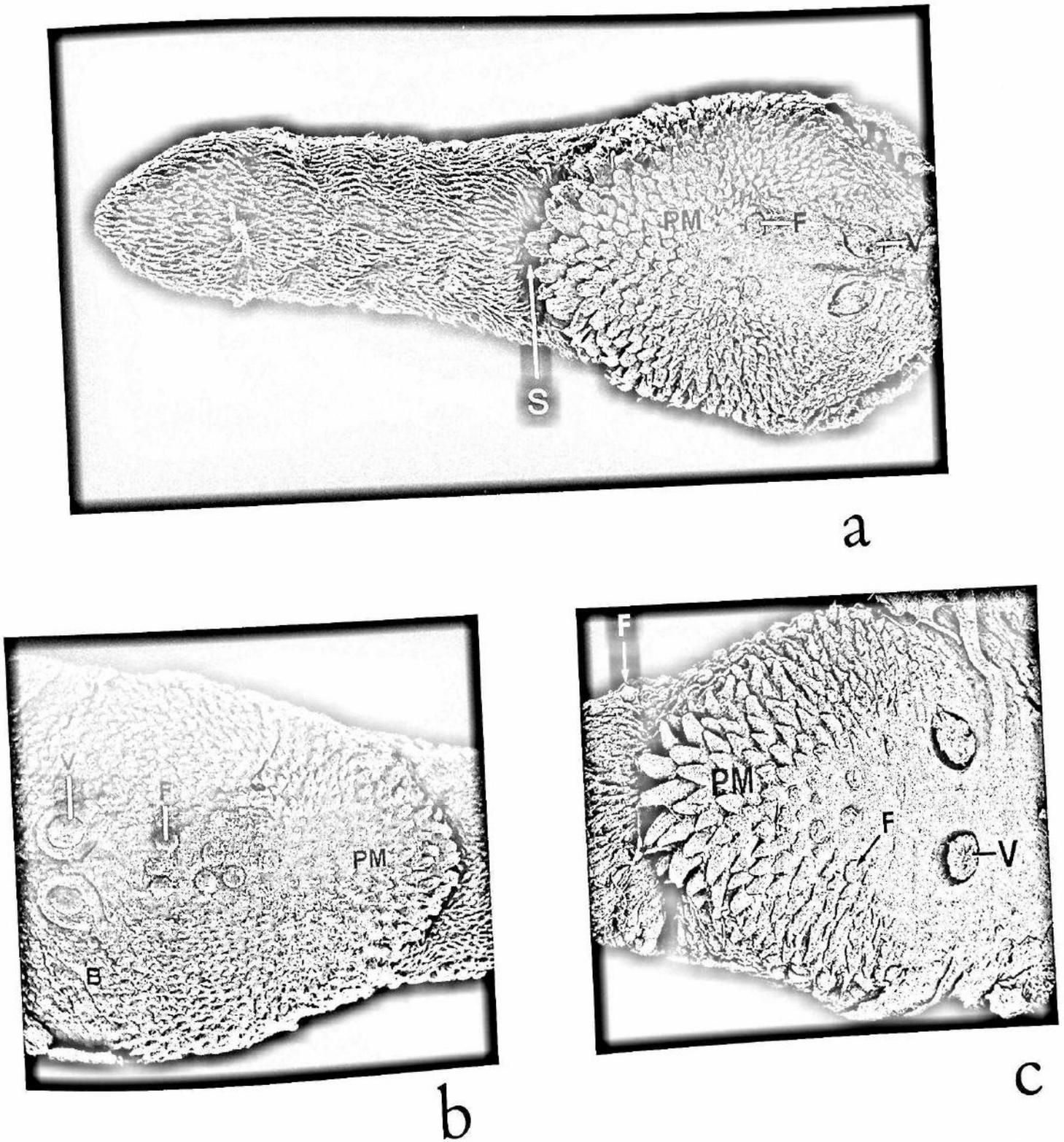


FIGURA 11. Região médio-dorsal da língua de molossídeos a: *Eumops bonariensis* (número ?), b: *Tadarida brasiliensis* (MZUSP 15444) e c: *Molossops temminckii* (MZUSP 94035). Note as diferenças das papilas póstero-mediais (ou médio-posteriores, PM) e a disposição das papilas fungiformes (F). B = papilas basais; F = papilas fungiformes; PM = papilas póstero-mediais; S = sulco sob o lobo; V = papilas valadas.

TABELA III. Matriz dos caracteres codificados referentes à morfologia externa: corpo e língua.

Táxon/Caráter	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
<i>Lasiurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Antrozous</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tomopeas</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Chaerephon pumilus</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1
<i>C. chapini</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>C. ansorgei</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>C. bemmeli</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>C. nigeriae</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>C. plicatus</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1
<i>C. jobensis</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>C. bivittatus</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>C. major</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>C. russatus</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>C. aloysiisabaudiae</i>	1	1	0	1	2	0	0	?	?	?
<i>Cheiromeles parvidens</i>	1	1	0	1	2	0	0	1	0	0
<i>C. torquatus</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>Eumops perotis</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>E. trumbulli</i>	1	1	1	2	1	0	1	?	?	?
<i>E. hansae</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>E. auripendulus</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>E. bonariensis</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>E. glaucinus</i>	1	1	1	2	1	0	1	?	?	?
<i>E. dabbenei</i>	1	1	1	2	?	0	0	1	?	?
<i>E. underwoodi</i>	1	1	1	2	?	0	0	1	1	0
<i>Molossops aequatorianus</i>	1	1	1	2	1	0	1	?	?	?
<i>M. planirostris</i>	1	1	1	2	1	0	1	?	?	?
<i>M. abrasus</i>	1	1	1	2	1	0	0	1	1	0
<i>M. greenhalli</i>	1	1	1	2	1	0	0	?	?	?
<i>M. temminckii</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>M. neglectus</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>Molossus molossus</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>M. pretiosus</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>M. rufus</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>M. aztecus</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>M. sinaloae</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1
<i>M. coibensis</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1
<i>Mops spurrelli</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1
<i>M. condylurus</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	?	?
<i>M. brachypterus</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>M. congicus</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>M. petersoni</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?

TABELA III. Continuação.

Táxon/Caráter	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35
<i>M. leonis</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	?	?
<i>M. niveiventer</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>M. mops</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1
<i>M. demonstrator</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>M. midas</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	?	?
<i>M. thersites</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1
<i>M. nanulus</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>Mormopterus kalinowskii</i>	1	1	1	2	0	0	1	?	?	?
<i>M. jugularis</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>M. beccarii</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	0	1
<i>M. phrudus</i>	1	1	1	2	0	0	1	?	?	?
<i>M. acetabulosus</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	?	?
<i>M. loriae</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>M. minutus</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	?	?
<i>M. planiceps</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>Myopterus whitleyi</i>	1	1	1	2	0	0	0	?	?	?
<i>M. daubentonii</i>	1	1	1	2	0	0	0	1	?	0
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1
<i>Nyctinomops macrotis</i>	1	1	1	2	0	0	1	1	0	1
<i>N. aurispinosus</i>	1	1	1	2	0	0	1	1	?	?
<i>N. femorosaccus</i>	1	1	1	2	0	0	1	?	?	?
<i>N. laticaudatus</i>	1	1	1	2	0	0	1	1	0	1
<i>Otomops martiensseni</i>	1	1	1	2	1	0	0	1	?	?
<i>O. papuensis</i>	1	1	1	2	1	0	0	1	?	?
<i>O. formosus</i>	1	1	1	2	1	0	0	1	?	?
<i>O. secundus</i>	1	1	1	2	1	0	0	?	?	?
<i>O. wroughtoni</i>	1	1	1	2	1	0	0	?	?	?
<i>Platymops setiger</i>	1	1	1	2	1	1	0	?	?	?
<i>Promops nasutus</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0
<i>P. centralis</i>	1	1	1	2	1	0	1	1	?	?
<i>Sauromys petrophilus</i>	1	1	1	2	1	0	0	?	?	?
<i>Tadarida brasiliensis</i>	1	1	1	2	1	0	0	1	0	1
<i>T. teniotis</i>	1	1	1	2	1	0	0	?	?	?
<i>T. australis</i>	1	1	1	2	1	0	0	1	0	0
<i>T. kuborensis</i>	1	1	1	2	1	0	0	1	?	0
<i>T. aegyptiaca</i>	1	1	1	2	1	0	0	?	?	?
<i>T. fulminans</i>	1	1	1	2	1	0	0	?	?	?
<i>T. ventralis</i>	1	1	1	2	1	0	0	?	?	?

*Complexo morfológico: dentição superior*

36. **Posição relativa dos incisivos entre si: convergentes (0), paralelos (1); divergentes a partir da metade em direção apical (2).** Registrei uma posição convergente entre os incisivos para todos os gêneros do grupo externo e para algumas espécies de *Mops* (*M. spurrelli*, *M. thersites*, *M. mops*, *M. brachypterus*, *M. leonis* e *M. nanulus*), *Tadarida* (exceto *T. fulminans*), *Mormopterus*, *Cheiromeles*, *Molossops aequatorianus* e *Molossus* (Figs. 12 e 13). Esses táxons mostram, em sua maioria, ausência do ramo pré-maxilar do palato (caráter que será visto na seção da descrição do crânio) e, portanto, os incisivos são completamente separados por um diastema desenvolvido. No caso particular dos últimos três táxons, a reentrância palatal está ausente e como resultado o contato entre os dois dentes é estreito. Embora tenha observado uma leve convergência dos incisivos em poucos espécimes de *Nyctinomops*, concordo com Legendre (1984) e Hand (1990) em considerar a posição dos dentes paralela nesses gêneros. *Tadarida fulminans*, *Mops midas*, *M. demonstrator*, *M. congicus*, *M. niveiventer*, *M. condylurus*, *M. petersoni*, *Myopterus*, *Nyctinomops*, *Otomops* e *Chaerephon* têm os incisivos claramente paralelos. *Promops*, *Neoplatymops*, *Eumops* e as espécies de *Molossops* (excetuando *M. aequatorianus*) apresentam os incisivos curvos méso-distalmente, tocando-se ou aproximando-se muito na base e divergindo a partir de sua metade apical (Fig. 12c,d,f).  $ci = 0.15$ ;  $ri = 0.73$ .

37. **Forma da face lingual dos incisivos: curva (0); plana (1).** Os táxons *Cheiromeles*, *Molossops aequatorianus*, *Mormopterus* e *Tadarida*, exceto as espécies indo-australianas, apresentam a face lingual dos incisivos superiores planas, com cíngulo póstero-lingual ausente ou pouco desenvolvido, não sendo possível notar a profossa. Os demais táxons analisados apresentam o cíngulo e uma profossa bem delimitada.  $ci = 0.20$ ;  $ri = 0.75$ .

38. **Posição dos incisivos em relação ao crânio: inclinados (0); retilíneos (1).** A posição dos incisivos no crânio pode ser observada comparando a posição de seu eixo longitudinal (da base à região distal) em relação ao eixo imaginário que passa dorso-ventralmente sobre a região mais anterior do crânio. Os incisivos podem estar posicionado de forma retilínea e nestes casos, os dentes são completamente paralelos aos caninos e perpendiculares ao eixo longitudinal do crânio, quando em vista lateral. O padrão de incisivos retilíneos também resulta, em determinados táxons, na posição mais lateral e anterior do disto-estilo, uma característica

marcante em algumas espécies de *Tadarida*, *Mormopterus*, *Mops* e *Chaerephon*. Essa disposição retilínea dos incisivos é característica de *Tomopeas*, *Tadarida* (exceto *T. fulminans*), *Nyctinomops*, *Chaerephon*, *Mops* (exceto *M. nanulus* e *M. spurrelli*), *Mormopterus*, *Molossops aequatorianus*, *Platymops*, *Sauromys* e *Otomops*. Nos demais táxons, os incisivos são inclinados e em forma de gancho, sendo cônicos e curvos tanto no sentido lábio-lingual (p. ex., *Myopterus*, *Eumops* e *Molossus*), como lateral (p. ex., *Promops* e *Molossops*). ci = 0.16; ri = 0.83.

**39. Eocrista do incisivo: reduzida (0); desenvolvida (1).** A eocrista é desenvolvida nos táxons do grupo externo, *Mormopterus jugularis*, *M. beccarii*, *Promops* e *Molossus* o que resulta em uma expansão distal do dente em vista labial formando um dente tipicamente falciforme, mais acentuado no último gênero (Figs. 12b,c e 13a, c). Devido à posição mais lateral da face bucal do dente em *Antrozous*, o incisivo assemelha-se, em vista frontal, a uma garra. ci = 0.25; ri = 0.75.

**40. Posição do disto-estilo no incisivo: distal (0); labial (1).** Os incisivos superiores da maioria dos táxons analisados têm o disto-estilo posicionado distalmente e eles têm uma posição labial em alguns gêneros de Molossinae: *Chaerephon*, *Mops*, *Nyctinomops*, *Molossus*, *Tadarida*, *Sauromys* e *Platymops* (Figs. 12c e 13a,b,c). ci = 0.25; ri = 0.91.

**41. Cíngulo disto-lingual nos incisivos: presente (0); ausente (1).** Os incisivos de *Tadarida* (excetuando as espécies indo-australianas), *Mops petersoni* e *Mormopterus* (excetuando as espécies australianas) não mostraram cíngulo na região disto-lingual. A ausência dessa estrutura acentua a condição plana das faces lingual e bucal do dente nestes táxons. ci = 0.25; ri = 0.72.

**42. Disto-estilo do incisivo: reduzido (0); desenvolvido (1).** Este caráter está presente apenas em *Platymops* (Fig. 13a). Devido à posição paralela e no mesmo plano que o eocone, o incisivo neste grupo apresenta-se bilobado com o lobo externo menor (disto-estilo). ci = 1; ri = 1.

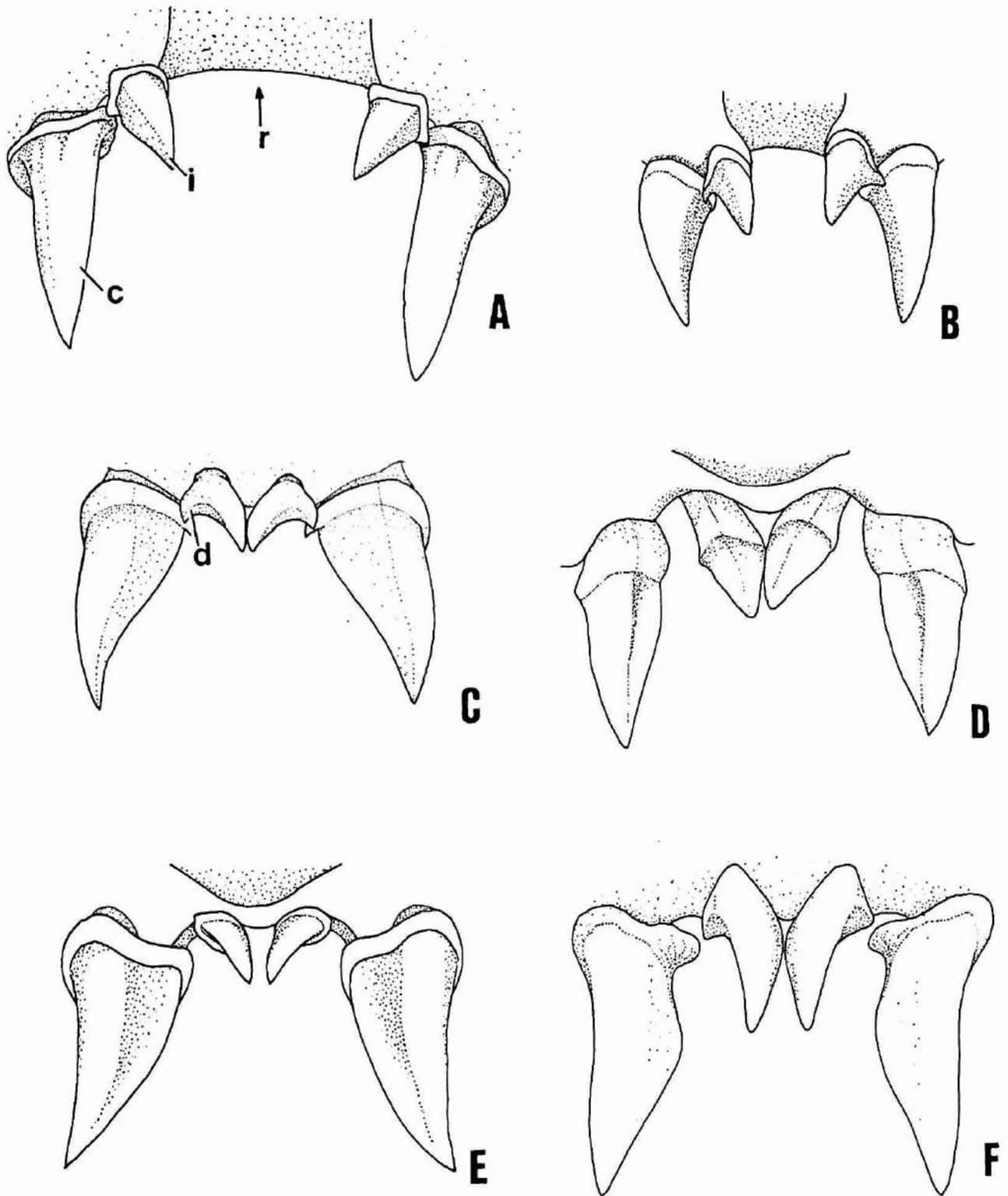


FIGURA 12. Vista frontal da maxila mostrando a forma e disposição dos incisivos e caninos superiores. A: *Lasiurus cinereus* (MZUSP 5968), B: *Antrozous pallidus* (USNM 526297), C: *Molossus molossus* (MZUSP 15582), D: *Cheiromeles parvidens* (USNM 219351), E: *Mops spurrelli* (USNM 424911) e F: *Molossops abrasus* (MZUSP 15655). c = canino; i = incisivo; r = reentrância palatal.

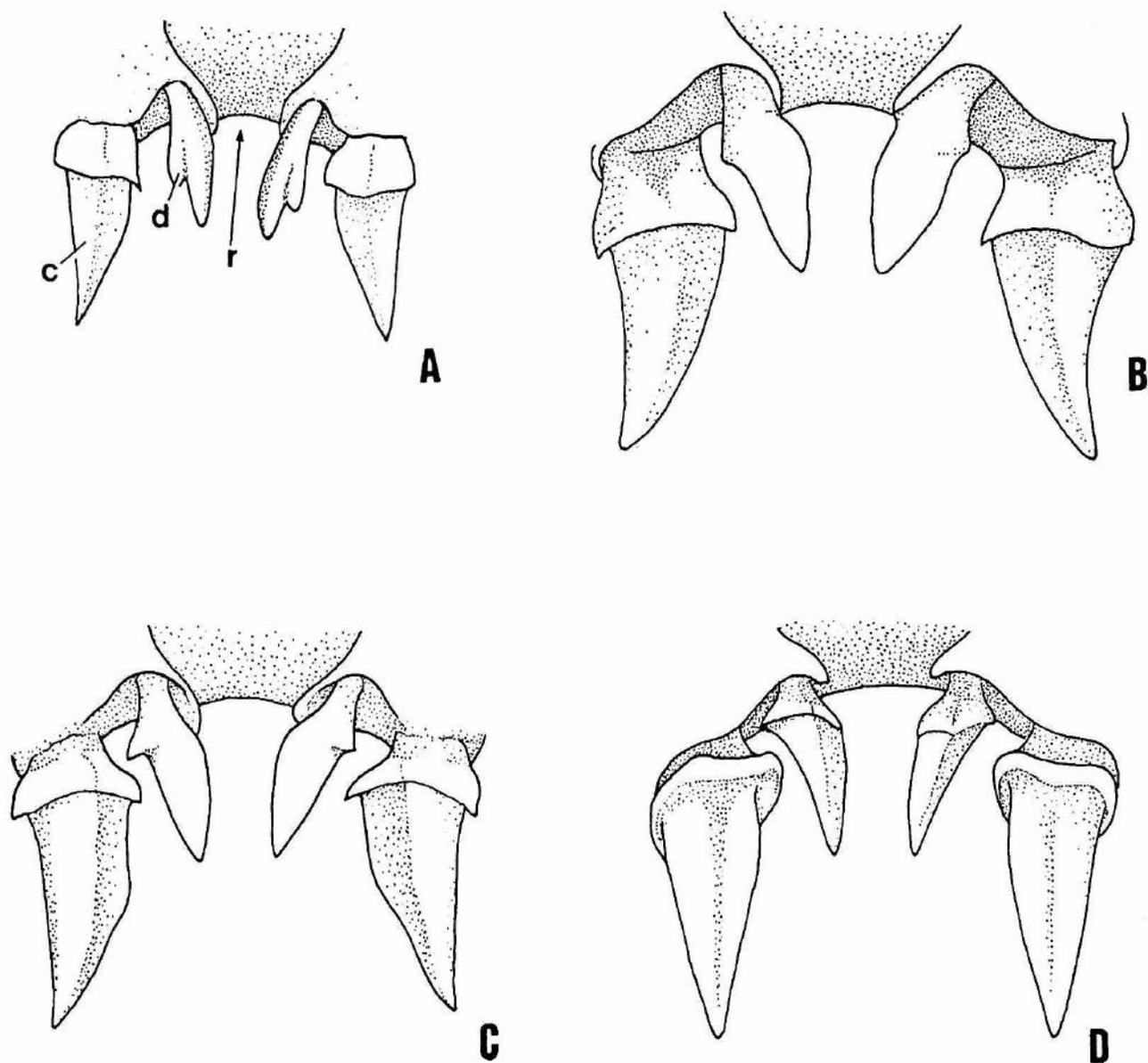


FIGURA 13. Vista frontal da maxila mostrando a forma e disposiçao dos incisivos e caninos superiores. A: *Platymops setiger* (USNM 351172), B: *Mormopterus jugularis* (USNM 577149), C: *Tadarida brasiliensis* (MZUSP 8254) e D: *Tadarida australis* (AMNH 220156). Note o desenvolvimento do disto-estilo em A. c = canino; d = disto-estilo; r = reentrancia palatal.

43. **Região disto-lingual do cíngulo nos incisivos: lisa (0); com uma cúspide secundária (1).** Como descrito por Legendre (1984a), as espécies indo-australianas de *Mormopterus* e *Tadarida kuborensis*, *T. australis*, *T. ventralis* e *Platymops* apresentam uma cúspide secundária proeminente na porção disto-lingual do cíngulo. Essa característica conspícua se torna ainda mais evidente devido à interrupção (chanfradura) do cíngulo na região póstero-distal.  $ci = 0.2$ ;  $ri = 0.42$ .

44. **Região bucal do cíngulo do canino: posiciona horizontalmente (0), expandida superiormente (1).** O cíngulo do canino na face bucal, quando o crânio é visto frontalmente, é disposto de forma plana ou pode apresentar uma elevação superior, em direção aos maxilares. Registrei a segunda condição somente no subgênero *M. (Cynomops)*.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

45. **Região distal do cíngulo no canino: estreita (0); expandida (1).** As espécies *Tadarida brasiliensis*, *T. teniotis*, *T. aegyptiaca*, *Mormopterus phrudus*, *M. kalinowskii* e *Sauromys petrophilus* apresentam a região distal do canino expandida, com um prolongamento distal. Essa extensão do canino é resultado do prolongamento do cíngulo tornando-a ainda mais acentuada devido à constrição na região provocada pelas reentrâncias posteriores ao eocone, tanto no lado lingual como no labial.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.6$ .

46. **Face lingual do canino: lisa (0); sulcada (1).** Os caninos de *Mops*, *Tadarida ventralis*, *Mormopterus jugularis*, *M. acetabulosus* e *Chaerephon* mostram dois sulcos na face lingual, intercalados por uma nervura pronunciada. Esses sulcos iniciam-se na base do dente, de forma larga e se afinam próximo ao ápice. Os caninos dos outros táxons apresentaram a face lingual lisa, ou quando muito, levemente ondulada, mas sem a presença dos sulcos descritos acima. Legendre (1984a) tem postulado este caráter como sinapomórfico e exclusivo entre *Chaerephon* e *Mops*, mas registrei-o para as outras espécies relatadas acima.  $ci = 0.25$ ;  $ri = 0.88$ .

47. **Caninos muito desenvolvidos: ausentes (0); presentes (1).** Os caninos de *Mops spurrelli*, *M. thersites* e *M. nanulus* são extremamente desenvolvidos, tanto na largura como no seu comprimento, se comparados à largura do rostro e aos outros dentes (Fig. 12e; pág. 56).  $ci = 33$ ;  $ri =$  indeterminado.

TABELA IV. Matriz dos caracteres codificados referentes à dentição superior: incisivos e caninos.

Táxon/Caráter	3	3	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4
	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7
<i>Lasiurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Antrozous</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tomopeas</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Chaerephon pumilus</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. chapini</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. ansorgei</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. bemmellini</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. nigeriae</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. plicatus</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. jobensis</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. bivittatus</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. major</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. russatus</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>C. aloysiisabaudiae</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cheiromeles parvidens</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. torquatus</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eumops perotis</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. trumbulli</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. hansae</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. auripendulus</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. bonariensis</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. glaucinus</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. dabbenei</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. underwoodi</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Molossops aequatorianus</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. planirostris</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>M. greenhalli</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>M. abrasus</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>M. temminckii</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. neglectus</i>	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Molossus molossus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. pretiosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. rufus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. aztecus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. sinaloae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. coibensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mops spurrelli</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>M. condylurus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>M. brachypterus</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>M. congicus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>M. petersoni</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0

TABELA IV. Continuação.

Táxon/Caráter	3 6	3 7	3 8	3 9	4 0	4 1	4 2	4 3	4 4	4 5	4 6	4 7
<i>M. leonis</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>M. niveiventer</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>M. mops</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>M. demonstrator</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>M. midas</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>M. thersites</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>M. nanulus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Mormopterus kalinowskii</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>M. jugularis</i>	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>M. beccarii</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>M. phrudus</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>M. acetabulosus</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>M. loriae</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>M. minutus</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>M. planiceps</i>	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Myopterus whitleyi</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. daubentonii</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nyctinomops macrotis</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. aurispinosus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. femorosaccus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. laticaudatus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Otomops martiensseni</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. papuensis</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. formosus</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. wroughtoni</i>	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platymops setiger</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	0
<i>Promops nasutus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. centralis</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sauromys petrophilus</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Tadarida brasiliensis</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>T. teniotis</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>T. australis</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>T. kuborensis</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>T. aegyptiaca</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0
<i>T. fulminans</i>	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>T. ventralis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0

**48. Número de pré-molares:** um (0); dois (1). Os táxons *Tomopeas*, *Antrozous*, *Myopterus*, *Molossus*, *Cheiromeles*, *Molossops*, *Mormopterus jugularis*, *M. minutus*, *M. acetabulosus* tem apenas um pré-molar por hemimaxila; o restante dos táxons estudados tem dois. *Mormopterus kalinowskii* e *M. phrudus* são polimórficos para este caráter. Nos dois exemplares de *M. phrudus* analisados, o USNM 194449 apresentou dois pré-molares concordando com a descrição original de Handley (1956), mas no espécime AMNH 91553, falta o primeiro. Todos os exemplares de *M. kalinowskii* analisados por mim apresentaram apenas um dente, mas Legendre (1984) registrou um exemplar com dois. O mesmo pode ser dito para o gênero *Promops* e *M. mops*, os quais podem apresentar um ou dois pré-molares. Nesses casos, o primeiro táxon tende a ter dois dentes e o segundo apenas um.  $ci = 0.25$ ;  $ri = 0.85$ .

**49. Diastema entre os pré-molares:** ausente (0); presente (1). Apenas *Nyctinomops* e *Tadarida teniotis* apresentaram diastema entre o  $PM^3$  e  $PM^4$ .  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.75$ .

**50. Posição do primeiro pré-molar ( $PM^3$ ) em relação ao canino e a fileira de dentes molares em vista oclusal:** central (0); interno (1); externo (2). A maioria dos táxons apresenta o  $PM^3$  posicionado na mesma linha da arcada ou, às vezes, levemente deslocado para um dos lados, lingual ou bucal, quando em vista oclusal. *Lasiurus* e os molossíneos *Tadarida kuborensis* e *T. australis* o tem deslocado nitidamente para a região lingual da fileira. *Eumops auripendulus*, *E. glaucinus*, *E. underwoodi*, *E. bonariensis*, *E. dabbenei*, *Promops*, *Mops demonstrator*, *M. condylurus*, *M. niveiventer*, *M. leonis* e *Mormopterus lorae* mostraram o  $PM^3$  posicionado bucalmente, ou seja, deslocado externamente em relação à fileira de dentes. *Eumops trumbulli* apresenta um leve deslocamento externo do dente, mas foi considerado aqui como tendo o estado 2 do caráter.  $ci = 0.2$ ;  $ri = 0.38$ .

**51. Forma do  $PM^3$ :** cônico (0); rombo (1). Um  $PM^3$  cônico apresenta o eocone desenvolvido e pontiagudo, com o cingulo formando uma borda distinta na base da estrutura; o dente é arredondado em vista oclusal e pontiagudo em vista bucal. Registrei este tipo de  $PM^3$  para a maioria dos táxons analisados. Pré-molares do tipo rombo apresentam o eocone mais baixo e a extremidade apical menos afilada; o cingulo também é desenvolvido, porém os dentes são arredondados em vista oclusal e abaulados em vista lateral. Esse tipo morfológico apresenta

suaves variações na forma, podendo mostrar uma estrutura abaulada ou com formas<sup>1</sup> levemente cônicas. Observei dentes rombos em *Eumops*, *Mops demonstrator*, *M. midas*, *M. niveiventer*, *M. congicus*, *M. condylurus* e *Promops* (quando presente).  $ci = 0.14$   $ri = 0.57$ .

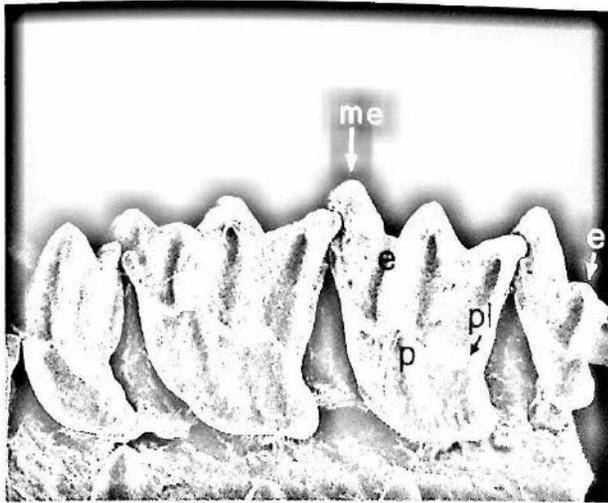
52. **Eocone do PM<sup>4</sup>:** perpendicular à maxila (0); inclinado lingualmente (1). *Cheiromeles* apresenta toda a região do eocone inclinada lingualmente. Essa disposição resulta no encobrimento da profossa, quando em vista oclusal. Alguns indivíduos de *Molossus*, *Promops* e *Molossops* apresentaram uma leve inclinação do eocone no sentido lingual, mas de difícil delimitação e nada comparável àquela de *Cheiromeles*.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

53. **Hipocone no M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup>:** ausente (0); reduzido (1); desenvolvido (2). O hipocone é desenvolvido em uma considerável parte dos molossídeos: *Chaerephon*, *Cheiromeles*, *Mops*, *Molossops aequatorianus*, *Mormopterus*, *Nyctinomops* e *Tadarida* (Fig. 14). A cúspide forma uma estrutura, no geral, cônica e bem destacada da pós-protocrista. Em *Eumops* e *Platymops* o hipocone é reduzido, apresentando-se apenas como uma lâmina adjacente à face lingual do dente. Os demais táxons não apresentam hipocone. Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 0.18$ ;  $ri = 0.82$ .

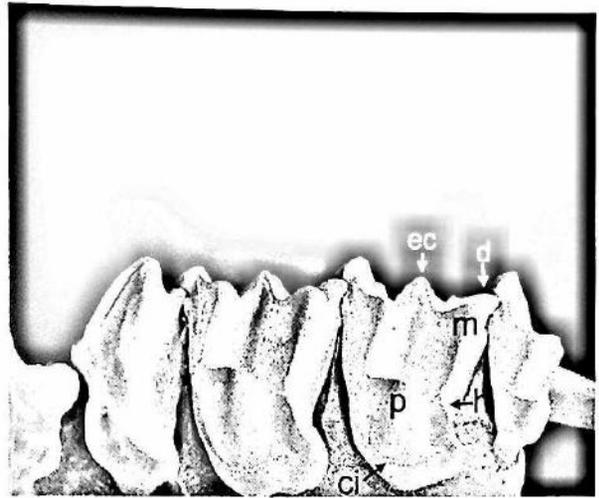
54. **Posição do hipocone:** junto protolofo (0); isolado (1). O hipocone pode estar em contato direto com o protolofo<sup>2</sup>, muitas vezes até dificultando sua visualização, como em *Cheiromeles*, *M. (Molossops)*, *Eumops*, *Neoplatymops*, *Platymops* e *Sauromys* (Fig. 14d). Em *Tadarida*, *Mops*, *Chaerephon*, *Nyctinomops* e *Mormopterus* o hipocone mostra um certo grau de isolamento do protolofo, sendo unido a ele pela entocrista; o estágio extremo ocorrendo em algumas espécies de *Tadarida* (p. ex., *T. brasiliensis*).  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.83$ .

55. **Plagiocrista do M<sup>1</sup>:** desenvolvida (0); reduzida (1); ausente (2). A porção posterior do protolofo<sup>2</sup> (= pós-protocrista, *sensu* Van Valen, 1966) é desenvolvida nos táxons de grupo externo e nos molossídeos. Ela é reduzida somente em *Mops condylurus*, *Tadarida ventralis*, *T. fulminans*, *T. australis*, *T. kuborensis* e na maioria das espécies de *Chaerephon*. O protolofo no M<sup>1</sup> está ausente em quase todo gênero *Mops*. Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 0.18$ ;  $ri = 0.74$ .

<sup>2</sup> Hershkovitz (1977) denominou a protocrista de protolofo, mas sem distinção entre as porções anterior e posterior dessa crista, como utilizada tradicionalmente: pré-protocrista e pós-protocrista.



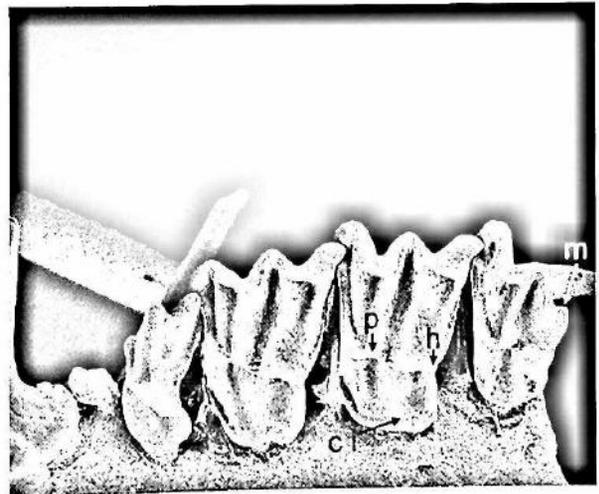
a



b



c



d

FIGURA 14. Dentição molariforme em vista lingual (lado esquerdo) de a: *Molossops (Cynomops) abrasus* (MZUSP 26711), b: *Eumops auripendulus* (MZUSP 20418), c: *Molossus rufus* (11550) e d: *Neoplatymops mattogrossensis* (MZUSP 22696). ci = cínulo ântero-lingual, cl = cínulo póstero-lingual, e = eocone, h = hipocone, m = metacone, me = meso-estilo, pl = plagiocônula, ec = ecto-estilo.

**56. Posição relativa entre o protofofo e a plagiocrista: perpendicular (0); paralela (1).** A disposição paralela da plagiocrista (= metalofo) ao longo do cíngulo póstero-lingual, fazendo com que esta se encontre com o protofofo na região do protocone, está presente apenas em *Nyctinomops* (Fig. 15). Na espécie fóssil *Mormopterus colombiensis*, a crista apresenta-se paralela, porém ela mostra seu comprimento reduzido em relação ao gênero anterior, um estado intermediário entre aquele notado para *Nyctinomops* e o restante dos molossídeos (Czaplewski, 1997).  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

**57. Plagiocônule: ausente (0); presente (1).** O plagiocônule consiste em uma pequena elevação triangular no protofofo exatamente na porção mediana entre o metacone e o paracone. Muitas vezes, devido ao seu desenvolvimento exacerbado, o plagiocônule pode ser confundido com um hipocone pouco desenvolvido (Fig. 14a; pág. 63). Ele está presente em quase todos os táxons de Molossinae, exceto *Myopterus* e *Cheiromeles* além dos táxons do grupo externo e *Tomopeas*. Neste último táxon e *Antrozous*, o plagiocônule pode ser extremamente reduzido de forma que o desgaste influencia na precisão da análise e determinação do estado do caráter; de qualquer forma, se ausente ou reduzido, este estado difere facilmente da condição desenvolvida do restante das espécies. *Lasiurus* também apresenta o plagiocônule.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.75$ .

**58. Protofofo do M<sup>2</sup>: ausente (0); presente (1).** O protofofo posterior no segundo molar está presente em *Tomopeas*, *Tadarida*, *Chaerephon* (exceto *C. plicatus*), *Mops condylurus*, *Eumops*, *Nyctinomops*, *Mormopterus*, *Molossops aequatorianus*, *Sauromys*, e *Neoplatymops*. Os demais dos táxons não mostraram a referida crista e o tálon é aberto posteriormente.  $ci = 0.14$ ;  $ri = 0.82$ .

**59. Cíngulo ântero-lingual nos M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup>: desenvolvido (0); ausente ou reduzido (1).** Como no caráter 57, o estado 1 é de difícil precisão pois o cíngulo pode estar presente, mas ser reduzido e desgastado, o que resulta superficialmente na sua ausência. Registrei o segundo estado do caráter, ausência, apenas para *Myopterus*, *Cheiromeles*, *Platymops* e *Molossus*.  $ci = 0.25$ ;  $ri = 0.72$ .



a



b

FIGURA 15. Dentição molariforme (lado direito, vista oclusal) de a: *Nyctinomops laticaudatus* (MZUSP 7949) e b: *Tadarida brasiliensis* (22458). Note a posição paralela da Plagiocrista (Pc) em relação ao Proto-lofo (Pl) em *Nyctinomops* e a condição convergente em *Tadarida*. h = hipocône, Pc = plagiocrista, Pl = proto-lofo, m = metacone.

60. Pós-paracrista no  $M^3$ : reduzida (0); mediana (1); desenvolvida (2). Esse caráter e o próximo são melhores vislumbrados em vista oclusal. A pós-paracrista é reduzida em *Antrozous* e mediana (cerca de 1/3 a 1/2 do comprimento total da pré-paracrista) em *Lasiurus*, *Tomopeas*, *Cheiromeles*, *Myopterus*, *Promops*, *Molossus*, *Eumops* (exceto *E. hansae* e *E. bonariensis*), *Molossops aequatorianus*, *Molossops* (*Cynomops*), *Mops*, *T. fulminans*, *Sauromys* e *Platymops* (Fig. 16b,d). No restante dos táxons, a pós-paracrista é desenvolvida sendo quase tão longa quanto a pré-paracrista. Considerei este caráter como ordenado. ci = 0.28; ri = 0.66.

61. Desenvolvimento da pré-metacrista em relação à pós-paracrista no  $M^3$ : ausente (0); reduzida (1); mediana (2); igual (3); maior (4). A pré-metacrista está ausente em *Antrozous*, *Lasiurus*, *Cheiromeles*, *Myopterus*, *Molossus*, *Promops*, *Molossops aequatorianus*, *Molossops* (*Cynomops*), *Mops spurrelli*, *M. demonstrator* e *M. nanulus* (Fig. 16d). Ela surge de forma vestigial ou bem reduzida em *Eumops* (exceto *E. hansae* e *E. bonariensis*) (Fig. 16b) e levemente maior (cerca de 1/3 do comprimento total da pós-paracrista) na maioria das espécies de *Mops* e *Chaerephon nigeriae*. A pré-metacrista apresenta um tamanho intermediário, ou seja, metade do comprimento da crista localizada anteriormente, em *Molossops* (*sensu stricto*), *Tadarida fulminans* e na maioria das espécies de *Chaerephon*. Ela tem o mesmo tamanho da pós-paracrista em *Mystacina*, *Tomopeas*, *Nyctinomops*, *Eumops bonariensis*, *E. hansae*, *N. mattogrossensis*, *Otomops*, *Chaerephon russatus* e *Tadarida* (Fig. 16c,e). Em *Mormopterus*, *Platymops* e *Sauromys* a pré-metacrista é muito longa, ultrapassando o tamanho da pós-paracrista (Fig. 16f). Poucos indivíduos de *T. australis* e *T. kuborensis* apresentam uma leve expansão distal do dente originando a uma pós-metacrista diminuta. Nesse caso, os indivíduos mostram um dente quase em W. Considerei este caráter como ordenado. ci = 0.2; ri = 0.82.

62. Metacone no  $M^3$ : ausente (0); presente (1). O metacone está presente apenas nos táxons que apresentaram os estados 2, 3 e 4 do caráter anterior. ci = 0.2; ri = 0.88.

*Comentários sobre os caracteres 60-62* – Os três caracteres relacionados  $M^3$  necessitam de algumas considerações quanto à sua codificação. Eles formam um complexo e foram tratados por Freeman (1981) como apenas um caráter, que era a forma geral do dente com base no comprimento da pré-metacrista, quando em vista oclusal. Os estados propostos pela autora variavam de um dente em V até um em N invertido. Neste sentido, muitas das diferenças entre os diversos táxons foram

mal delimitadas e as proposições de homologias equivocadas. Para uma melhor compreensão da variação dos elementos dentários e suas relações resultando nas formas descritas por Freeman (1981), estou separando o complexo em mais de um caráter. Este procedimento trata das diversas partes homólogas do dente separadamente e pode, no final, também informar sobre a forma geral deste. Outra questão refere-se à sua difícil descrição sendo imprescindível o exame da Figura 16 apresentada aqui para sua melhor compreensão.

**63. Região do cíngulo lingual em  $M^1$  e  $M^2$ : estreita (0): larga (1).** Os dois primeiros molares de *Molossops aequatorianus* mostram uma expansão em toda a sua região cingular bucal. Essa expansão resulta em um dente de forma quadrangular, quando visto oclusalmente, sendo a região bucal tão larga quanto a lingual. Esse desenvolvimento resulta em um contato estreito entre as regiões distal do  $M^1$  e mesial do  $M^2$  e um espaçamento pequeno entre o  $M^2$  e  $M^3$ . Nos demais táxons examinados, os molares mostram, em vista oclusal, um estreitamento na porção bucal resultando em uma forma mais triangular dos dentes.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

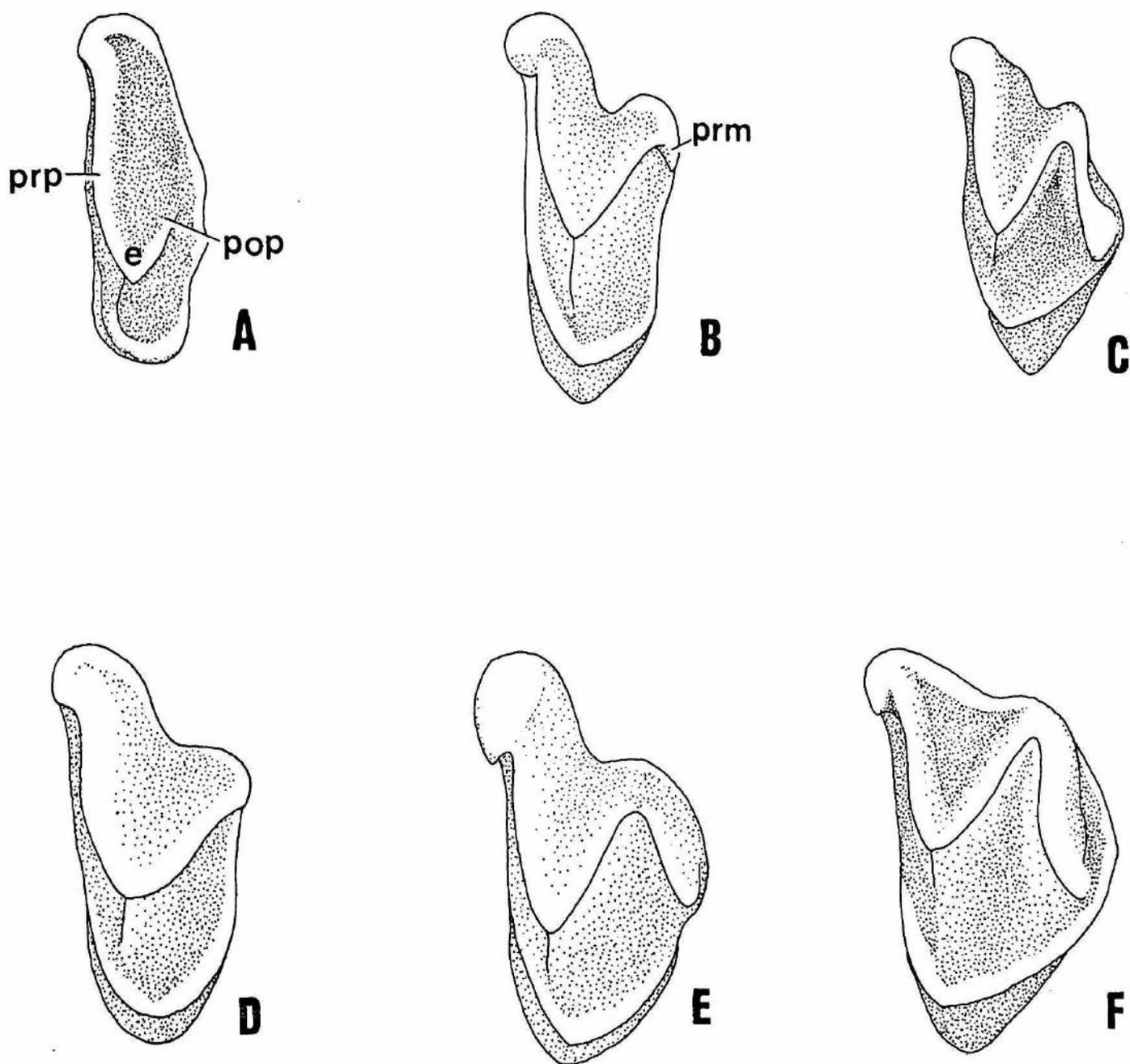


FIGURA 16. Vista oclusal do terceiro molar superior esquerdo em A: *Antrozous pallidus* (USNM 526297), B: *Eumops underwoodi* (AMNH 12686), C: *Sauromys petrophilus* (USNM 342656), D: *Molossus coibensis* (AMNH 183864), E: *Eumops bonariensis* (MZUSP 15221) e F: *Tadarida brasiliensis* (MZUSP 15444). Note a progressão no desenvolvimento das cristas de A para F. e = eocone; prp = pré-paracrista; pop = pós-paracrista; prm = pré-metacrista.

TABELA V. Matriz dos caracteres codificados referentes à dentição superior: pré-molares e molares.

Táxon/Caráter	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
<i>Lasiurus</i>	0	0	1	0	0	0	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Antrozous</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tomopeas</i>	0	?	?	?	0	2	1	0	0	?	1	?	1	3	?	0
<i>Chaerephon pumilus</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	2	2	1	0
<i>C. chapini</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	2	2	1	0
<i>C. ansorgei</i>	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>C. bemmellini</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	2	2	1	0
<i>C. nigeriae</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>C. plicatus</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	0	1	2	1	0
<i>C. jobensis</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	2	2	1	0
<i>C. bivittatus</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	2	2	1	0
<i>C. major</i>	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>C. russatus</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	1	3	1	0
<i>C. aloysiisabaudiae</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>Cheiromeles parvidens</i>	0	?	?	?	1	2	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>C. torquatus</i>	0	?	?	?	1	2	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Eumops perotis</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>E. trumbulli</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>E. hansae</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	2	3	1	0
<i>E. auripendulus</i>	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>E. bonariensis</i>	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1	1	0	2	3	1	0
<i>E. glaucinus</i>	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>E. dabbenei</i>	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>E. underwoodi</i>	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>Molossops aequatorianus</i>	0	?	?	?	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>M. planirostris</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>M. greenhalli</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>M. abrasus</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>M. temminckii</i>	0	?	?	?	0	0	0	0	0	1	0	0	2	2	1	0
<i>M. neglectus</i>	0	?	?	?	0	0	0	0	0	1	0	0	2	2	1	0
<i>Molossus molossus</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>M. pretiosus</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>M. rufus</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>M. aztecus</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>M. sinaloae</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0
<i>M. coibensis</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>M. spurrelli</i>	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>M. condylurus</i>	1	0	2	1	0	2	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0
<i>M. brachypterus</i>	1	0	0	0	0	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>M. congicus</i>	1	0	0	1	0	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>M. petersoni</i>	1	0	0	0	0	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0

TABELA V. Continuação.

Táxon/Caráter	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63
<i>M. leonis</i>	1	0	2	0	0	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>M. niveiventer</i>	1	0	2	1	0	2	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>M. mops</i>	?	?	?	?	0	2	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>M. demonstrator</i>	1	0	2	1	0	2	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>M. midas</i>	1	0	0	1	0	2	1	2	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>M. thersites</i>	1	0	0	0	0	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>M. nanulus</i>	1	0	0	0	0	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>Mormopterus kalinowskii</i>	?	?	?	?	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>M. jugularis</i>	0	?	?	?	0	2	1	0	0	1	1	1	2	4	1	0
<i>M. beccarii</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	1	2	4	1	0
<i>M. phrudus</i>	?	?	?	?	0	2	1	0	0	1	1	1	2	4	1	0
<i>M. acetabulosus</i>	0	?	?	?	0	2	1	1	0	1	1	1	2	4	1	0
<i>M. loriae</i>	1	0	2	?	0	2	1	1	0	1	1	1	2	4	1	0
<i>M. minutus</i>	0	?	?	?	0	2	1	0	0	1	1	1	2	4	1	0
<i>M. planiceps</i>	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	2	4	1	0
<i>Myopterus whitleyi</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>M. daubentonii</i>	0	?	?	?	0	0	?	0	0	0	0	1	1	0	0	0
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	3	1	0
<i>Nyctinomops macrotis</i>	1	1	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	2	3	1	0
<i>N. aurispinosus</i>	1	1	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	2	3	1	0
<i>N. femorosaccus</i>	1	1	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	2	3	1	0
<i>N. laticaudatus</i>	1	1	0	0	0	2	1	0	1	1	1	0	2	3	1	0
<i>Otomops martiensseni</i>	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	2	3	1	0
<i>O. papuensis</i>	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	2	3	1	0
<i>O. formosus</i>	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	2	3	1	0
<i>O. wroughtoni</i>	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	2	3	1	0
<i>Platymops setiger</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	4	1	0
<i>Promops nasutus</i>	?	0	2	1	0	0	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>P. centralis</i>	?	0	2	1	0	0	?	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Sauromys petrophilus</i>	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	1	4	1	0
<i>Tadarida brasiliensis</i>	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	2	3	1	0
<i>T. teniotis</i>	1	1	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	2	3	1	0
<i>T. australis</i>	1	0	1	0	0	2	1	1	0	1	1	0	2	3	1	0
<i>T. kuborensis</i>	1	0	1	0	0	2	1	1	0	1	1	0	2	3	1	0
<i>T. aegyptiaca</i>	1	0	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>T. fulminans</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>T. ventralis</i>	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0	2	3	1	0

*Complexo morfológico: Dentição inferior*

64. **Número de incisivos: dois (0); três (1); um (2).** *Lasiurus* e os molossíneos *Tadarida brasiliensis*, *T. teniotis*, *Mormopterus jugularis* e *M. acetabulosus* apresentam três incisivos de cada lado da mandíbula enquanto que *Antrozous*, *Tomopeas* e a maioria dos molossíneos têm dois por hemimandíbula. *Cheiromeles*, *Molossops (sensu estrito)*, *Mops spurrelli*, *Myopterus* e *Molossus* têm apenas um. Apesar de três incisivos de cada lado da mandíbula ser a condição primitiva para Microchiroptera (Simmons & Geisler, 1998) e para os Molossinae (como proposto por Freeman, 1981 e Legendre, 1984a), ao longo da história evolutiva, muitos grupos tem perdido ou revertido o caráter, de forma que a fórmula dentária é sabidamente plástica. Três incisivos em Molossinae parece ser a condição derivada, assim como a redução extrema no número (presença de apenas um incisivo em cada hemimandíbula).  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.71$ .

65. **Número de lobos no incisivo: três em todos (0); três nos externos e dois nos internos (1); dois em todos (2); um em todos (3).** Os incisivos da maioria dos táxons analisados, assim como dos Microchiroptera em geral, são lobados. Essa divisão pode ser resultado da partição do eocone ou o desenvolvimento do estilo adjacente à cúspide principal. Assim, estou provisoriamente denominando cada porção do dente de lobo para evitar qualquer equívoco acerca da homologia, e conseqüentemente, de sua nomenclatura. Todos os gêneros do grupo externo apresentaram incisivos trilobados (Fig. 17a). *Tomopeas* apresenta uma condição peculiar com os incisivos externos trilobados e os internos bilobados. Todos os molossíneos apresentaram dentes bilobados (Fig. 17b-d), exceto *Cheiromeles*, que os tem sem divisão (Fig. 17e). Parece-me que o estado presente em *Cheiromeles* realmente deriva de uma condição bilobada, pois em alguns espécimes é possível notar uma leve cicatriz do que poderia ser um lobo na região distal do dente. Em molossíneos, no geral, o lobo mesial dos incisivos internos é mais largo e alto que o distal. Em *Tomopeas*, os incisivos externos apresentam os três lobos largo e alto que o distal. Em *Tomopeas*, os incisivos externos apresentam os três lobos largo e alto que o distal. Em *Tomopeas*, os incisivos externos apresentam os três lobos largo e alto que o distal. Em *Tomopeas*, os incisivos externos apresentam os três lobos largo e alto que o distal. Isto sugere que o estado bilobado pode ser derivado da fusão dos lobos mesial e central de um dente trilobado. Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

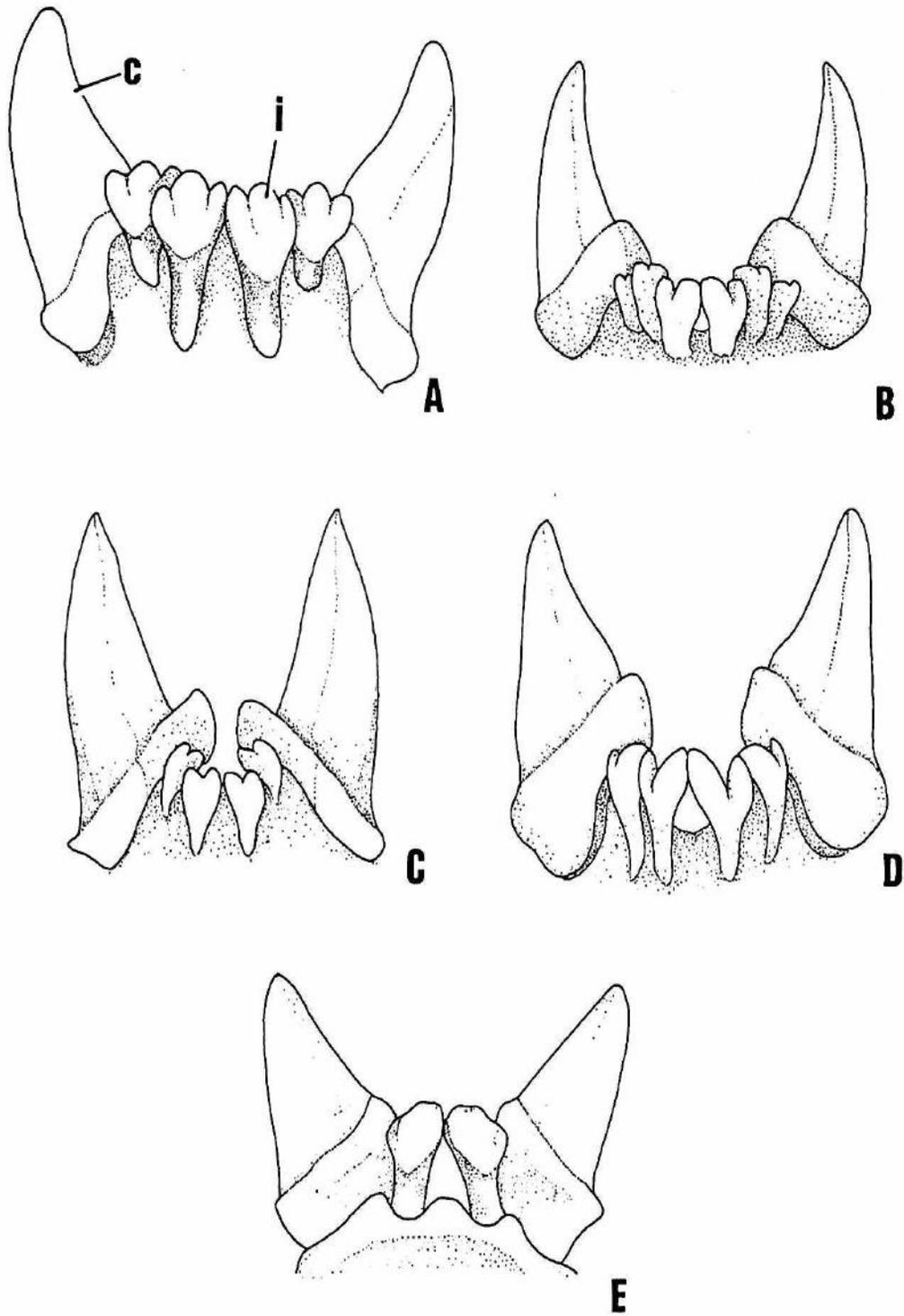


FIGURA 17. Vista frontal da mandíbula mostrando o número, disposição e morfologia dos incisivos inferiores. A: *Antrozous pallidus* (USNM 526297), B: *Tadarida brasiliensis* (MZUSP 75445), C: *Tadarida australis* (USNM 220156), D: *Mormopterus beccarii* (AMNH 193279) e E: *Cheiromeles parvidens* (USNM 219351). Note a condição bilobada (B-D) e unilobada (E) nos molossídeos. Note também a morfologia peculiar dos incisivos em D.

66. **Forma dos incisivos bilobados em vista labial: em U (0); em V com o ento-estilídeo alargado (1).** As espécies indo-australianas de *Mormopterus* (*M. beccarii*, *M. loriae* e *M. planiceps*) mostram uma morfologia dos incisivos peculiar por terem os ento-estilídeos completamente abaulados e consideravelmente distanciados entre si (Fig. 17d; pág. 72). Assim, o dente apresenta a forma típica em V, diferentemente do resto dos molossíneos os quais mostram os dentes bifurcados, porém com os lobos muito próximos e paralelos (mais semelhantes a um U). Aliado a isso, os incisivos dessas espécies apresentam uma segunda ponta resultando em uma forma torcida do dente distalmente (ver ilustrações em Legendre, 1984a).  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

67. **Expansão do cingulo lingual e formação de uma chanfra: presente (0); ausente (1).** A expansão do cingulo lingual resulta na formação de uma chanfra e no alargamento do dente, em vista oclusal. Esse cingulo está presente em *Lasiurus*, *Antrozous*, (nos incisivos mais externos), *Tomopeas* e nos molossíneos *Tadarida ventralis*, *Myopterus* e *Cheiromeles*. Os demais molossíneos mostram incisivos praticamente lisos em sua face lingual, e no geral, achatados em vista oclusal.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.71$ .

68. **Posição dos incisivos: entre os caninos (0); à frente dos caninos (1).** Os incisivos nas espécies do grupo externo e nos molossíneos *Cheiromeles* e *E. hansae* estão dispostos entre os caninos (Fig. 17a,e; pág. 72). Em todos os outros molossíneos, os incisivos estão inseridos anteriormente, em uma posição mais inferior na mandíbula, e à frente dos caninos, quando a mandíbula é vista lateralmente (Fig. 17b-d; pág. 72).  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.6$ .

69. **Posição dos pré-molares entre si: paralelos (0); divergentes (1).** Os pré-molares em *Otomops* e *Nyctinomops* são, em algum grau, divergentes entre si. Em *Nyctinomops*, há poucos indivíduos que os apresentam uma posição paralela. No restante dos táxons estudados, os pré-molares são nitidamente paralelos e inclinados anteriormente.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.85$ .

70. **Eixo das raízes do PM: perpendicular (0); diagonal (1); paralelo (2).** Os estados deste caráter coincidem com aqueles definidos por Legendre (1984a). A disposição dos pré-molares é definida por um plano imaginário através das duas raízes do dente e a linha da série de molares, ou seja, a sua posição no osso dentário. *Antrozous* e os molossíneos *Myopterus*, *Nyctinomops* e *Otomops* apresentam pré-molares com as raízes perpendiculares. Registre dentes com raízes estritamente paralelas apenas em *Lasiurus*, *Platymops* e *Promops*.

diagonais foram mais comuns entre os molossídeos; nesses casos, o grau de inclinação das raízes no dentário variou inter-especificamente, mas desconsiderei essa variação para este nível de análise.  $ci = 0.28$ ;  $ri = 0.61$ .

**71. Padrão na disposição do pós-metacristídeo no  $M_1$  e  $M_2$ : miotodonte (0); intermediário (1); nictalodonte (2).** Os termos acima foram cunhados primeiramente por Menu e Sigé (1971) e amplamente utilizados por Legendre (1984a, 1985) e Hand (1990). O padrão miotodonte ("myotodontie") implica na direção do pós-metacristídeo para o entoconídeo (Fig. 18e), enquanto que a nictalodontia ("nyctalodontie") na direção do pós-metacristídeo para o disto-estilídeo (= hipoconulídeo) (Fig. 18f). Registrei dentes miotodontes em *Antrozous*, *Cheiromeles*, *Sauromys*, *Platymops* e *Mormopterus* neotropicais e africanos. Um estágio intermediário foi notado para *Molossops*, *Neoplatymops* e *Otomops* (seguindo Legendre, 1984a). Os demais táxons apresentaram dentição nictalodonte.  $ci = 0.4$ ;  $ri = 0.83$ .

**72. Talonídeo no  $M_3$ : reduzido (0); desenvolvido (1).** O talonídeo (fossa) desenvolvido e de forma mais triangular que longa, é resultante do tamanho do terceiro molar e da inclinação do entoconídeo e da crista que o acompanha. O talonídeo é desenvolvido em *Lasiurus*, *Tadarida* (exceto *T. fulminans*), *Mormopterus*, *Sauromys*, *Platymops*, *Nyctinomops*, *Neoplatymops*, *M. aequatorianus*, *Otomops*, *Eumops bonariensis*, *E. hansae* e *Molossops (sensu stricto)*, embora este último mostre a fossa levemente menor. O talonídeo é menos acentuado e a porção posterior do dente mais alongada em *Antrozous*, *Molossops (Cynomops)*, *Mops*, *Chaerephon*, *Tadarida fulminans*, *Molossus*, *Promops*, e nas demais espécies de *Eumops*. Os gêneros *Myopterus* e *Cheiromeles* não têm entoconídeo e, portanto, não há talonídeo, e portanto, não comparáveis.  $ci = 0.2$ ;  $ri = 0.87$ .

**73. Entoconídeo no  $M_3$ : ausente (0); presente (1).** O entoconídeo do terceiro molar está ausente apenas em *M. (Cynomops)*, *Myopterus* e *Cheiromeles*.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

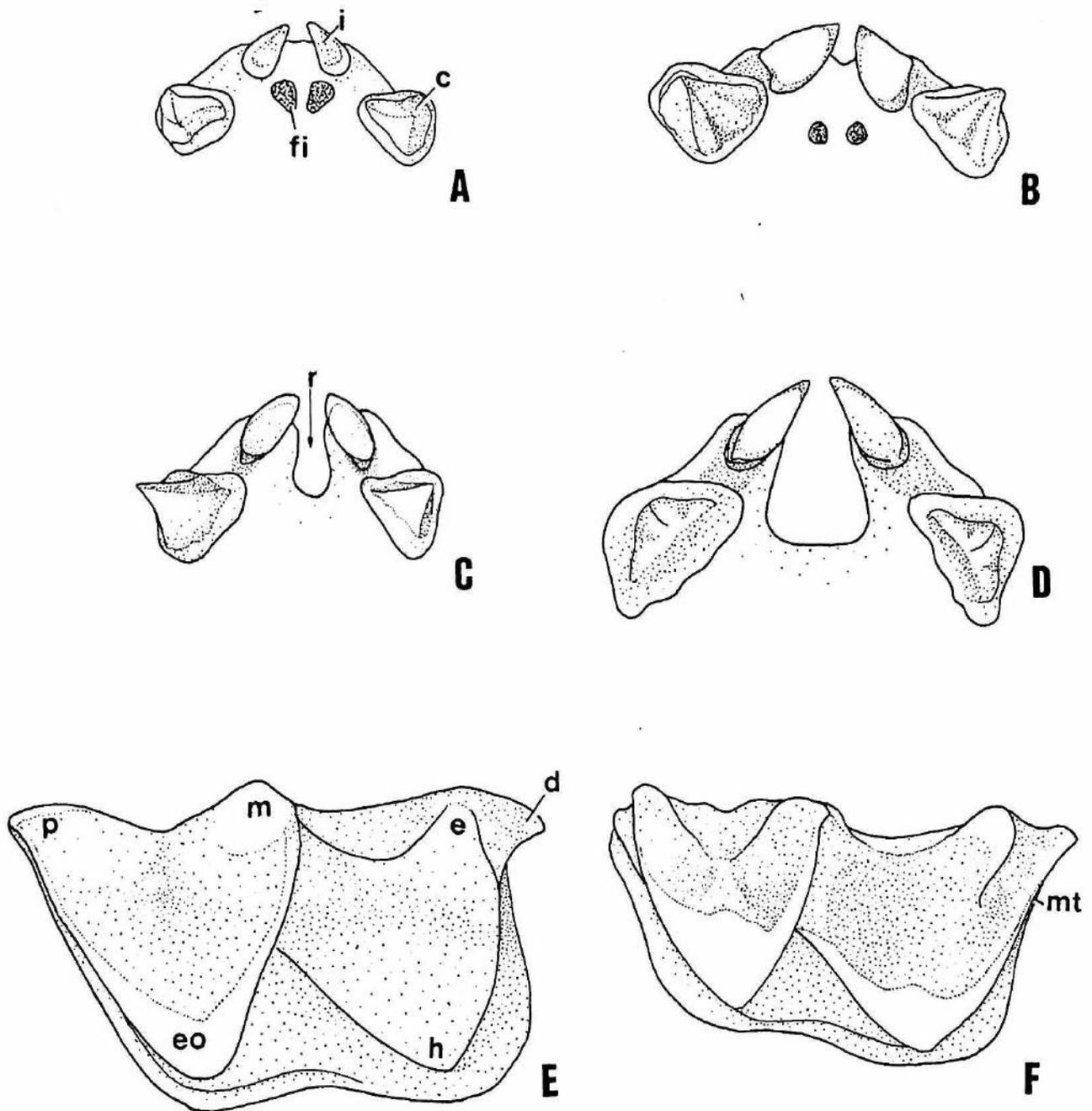


FIGURA 18. Vista ventral da região anterior do palato (A-D) e oclusal do segundo molar inferior esquerdo (E-F). A: *Mops mops* (AMNH 234212), B: *Mops condylurus* (MZUSP 15244), C: *Nyctinomops laticaudatus* (MZUSP 7953), D: *Tadarida fulminans* (USNM 365477), E: *Cheiromeles parvidens* (AMNH 219351) e F: *Tadarida australis* (AMNH 220156). Note a perda/redução da porção maxilar anterior do palato, o desaparecimento dos forames incisivos e o surgimento da reentrância palatal de A para D. A imagem E ilustra um dente com miotodontia e F uma condição nictalodonte; note a convergência do disto-estilídeo para o entoconídeo em E. c = canino; d = disto-estilídeo; e = entoconídeo; eo = eoconídeo; fi = forame incisivo; h = hipoconídeo; i = incisivo; m = mataconídeo; mt = pós-metacristídeo; p = paraconídeo; pm = pós-metacristídeo; r = reentrância palatal.

TABELA VI. Matriz dos caracteres codificados referentes à dentição inferior.

Táxon/Caráter	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73
<i>Lasiurus</i>	1	0	?	0	0	0	2	2	1	0
<i>Antrozous</i>	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tomopeas</i>	0	1	0	0	0	0	1	2	1	0
<i>Chaerephon pumilus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>C. chapini</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>C. ansorgei</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>C. bemmellini</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>C. nigeriae</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>C. plicatus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>C. jobensis</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>C. bivittatus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>C. major</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>C. russatus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>C. aloysiisabaudie</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>Cheiromeles parvidens</i>	2	3	0	0	0	0	1	0	?	1
<i>C. torquatus</i>	2	3	0	0	0	0	1	0	?	1
<i>Eumops perotis</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>E. trumbulli</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>E. hansae</i>	0	2	0	1	0	0	1	2	1	0
<i>E. auripendulus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>E. bonariensis</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>E. glaucinus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>E. dabbenei</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>E. underwoodi</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>Molossops aequatorianus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>M. planirostris</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. greenhalli</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. abrasus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. temminckii</i>	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0
<i>M. neglectus</i>	2	2	0	1	1	0	1	1	1	0
<i>Molossus molossus</i>	2	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. pretiosus</i>	2	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. rufus</i>	2	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. aztecus</i>	2	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. sinaloae</i>	2	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. coibensis</i>	2	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>Mops spurrelli</i>	2	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. condylurus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. brachypterus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. congicus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. petersoni</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0

TABELA VI. Continuação.

Táxon/Caráter	64	45	66	67	68	69	70	71	72	73
<i>M. leonis</i>	0	2	0	0	?	0	1	2	0	0
<i>M. niveiventer</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. mops</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. demonstrator</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. midas</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. thersites</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>M. nanulus</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>Mormopterus kalinowskii</i>	0	2	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>M. jugularis</i>	1	2	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>M. beccarii</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>M. phrudus</i>	0	2	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>M. acetabulosus</i>	1	2	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>M. loriae</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>M. minutus</i>	0	2	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>M. planiceps</i>	0	2	1	1	1	0	1	0	1	0
<i>Myopterus whitleyi</i>	2	2	0	0	1	0	0	2	?	1
<i>M. daubentonii</i>	2	2	0	0	1	0	0	2	?	1
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	0	2	0	1	1	0	1	1	1	0
<i>Nyctinomops macrotis</i>	0	2	0	1	1	1	0	2	1	0
<i>N. aurispinosus</i>	0	2	0	1	1	1	0	2	1	0
<i>N. femorosaccus</i>	0	2	0	1	1	1	0	2	1	0
<i>N. laticaudatus</i>	0	2	0	1	1	1	0	2	1	0
<i>Otomops martiensseni</i>	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>O. formosus</i>	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>O. papuensis</i>	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>O. wroughtoni</i>	0	2	0	1	1	1	0	1	1	0
<i>Platymops setiger</i>	0	2	0	1	1	0	2	0	1	0
<i>Promops nasutus</i>	0	2	0	1	1	0	2	2	0	0
<i>P. centralis</i>	0	2	0	1	1	0	2	2	0	0
<i>Sauromys petrophylus</i>	0	2	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>Tadarida brasiliensis</i>	1	2	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>T. teniotis</i>	1	2	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>T. australis</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>T. kuborensis</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	1	0
<i>T. aegyptiaca</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>T. fulminans</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	0	0
<i>T. ventralis</i>	0	2	0	1	1	0	1	2	1	0

*Complexo morfológico: crânio*

**74. Comprimento do rostró: mediano (0); longo (1); curto (2).** O tamanho do rostró foi delimitado através da relação de seu comprimento (desde a região anterior do pré-maxilar, entre os incisivos, até a região da constrição pós-orbital) e do comprimento total do crânio, excluindo os incisivos. De fato, a delimitação do comprimento rostral foi dificultada devido à ausência de um ponto visível que pudesse servir como referencial (p. ex., suturas). Assim, a constrição pós-orbital em seu ponto mais acentuado foi a melhor opção. A Figura 19 ilustra três crânios de molossídeos em vista dorsal mostrando as diferenças no comprimento rostral e forma geral das estruturas.

A maioria dos táxons apresentou rostró de tamanho mediano e largo podendo ser considerado uma forma básica para os molossídeos (Fig. 19b). Registrei rostró alongado e mais afilado em *Nyctinomops*, *Tadarida teniotis* e *Otomops* (Fig. 19a). O rostró é curto em *Lasiurus* e nos molossídeos *Molossus*, *Promops*, *Cheiromeles*, *Neoplatymops*, *Molossops (sensu lato)*, *Sauromys* e *Platymops*. Encurtamento extremo é exibido por *Molossus* (Fig. 19c).  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.88$ .

**75. Crista sagital anterior: ausente (0); presente (1).** Ilustrações mais completas desse caráter comparando as várias espécies de Molossidae podem ser apreciadas no trabalho de Freeman (1981). A crista sagital é efetivamente desenvolvida apenas em *Molossus* e reduzida em *Promops*, *Mops spurrelli*, *M. demonstrator*, *M. mops*, *M. petersoni*, *M. condylurus*, *M. congicus*, *M. midas*, *Chaerephon jobensis* e *Otomops* (Fig. 20b,c). Nos demais táxons, a crista é ausente ou se vestigial, seu registro preciso pode ser dificultado devido à facilidade com que ela se quebra durante a preparação do material.  $ci = 0.22$ ;  $ri = 0.72$ .

**76. Forma do crânio dorso-ventralmente: abaulado (0); achatado (1).** Os táxons do grupo externo e a maioria dos molossídeos apresentam a caixa craniana de forma claramente abaulada ou levemente mais achatada dorso-ventralmente que a maioria dos Vespertilionoidea e Nataloidea, mas com uma variação acentuada que torna difícil precisar seu grau (Fig. 20b,c). Contudo, dentro de Molossidae, registrei achatamento craniano pronunciado nas espécies africanas e neotropicais de *Mormopterus* e extremos desta condição em *Platymops*, *Sauromys* e *Neoplatymops* (Fig. 20a). Freeman (1981) têm ilustrado os crânios da maioria das espécies

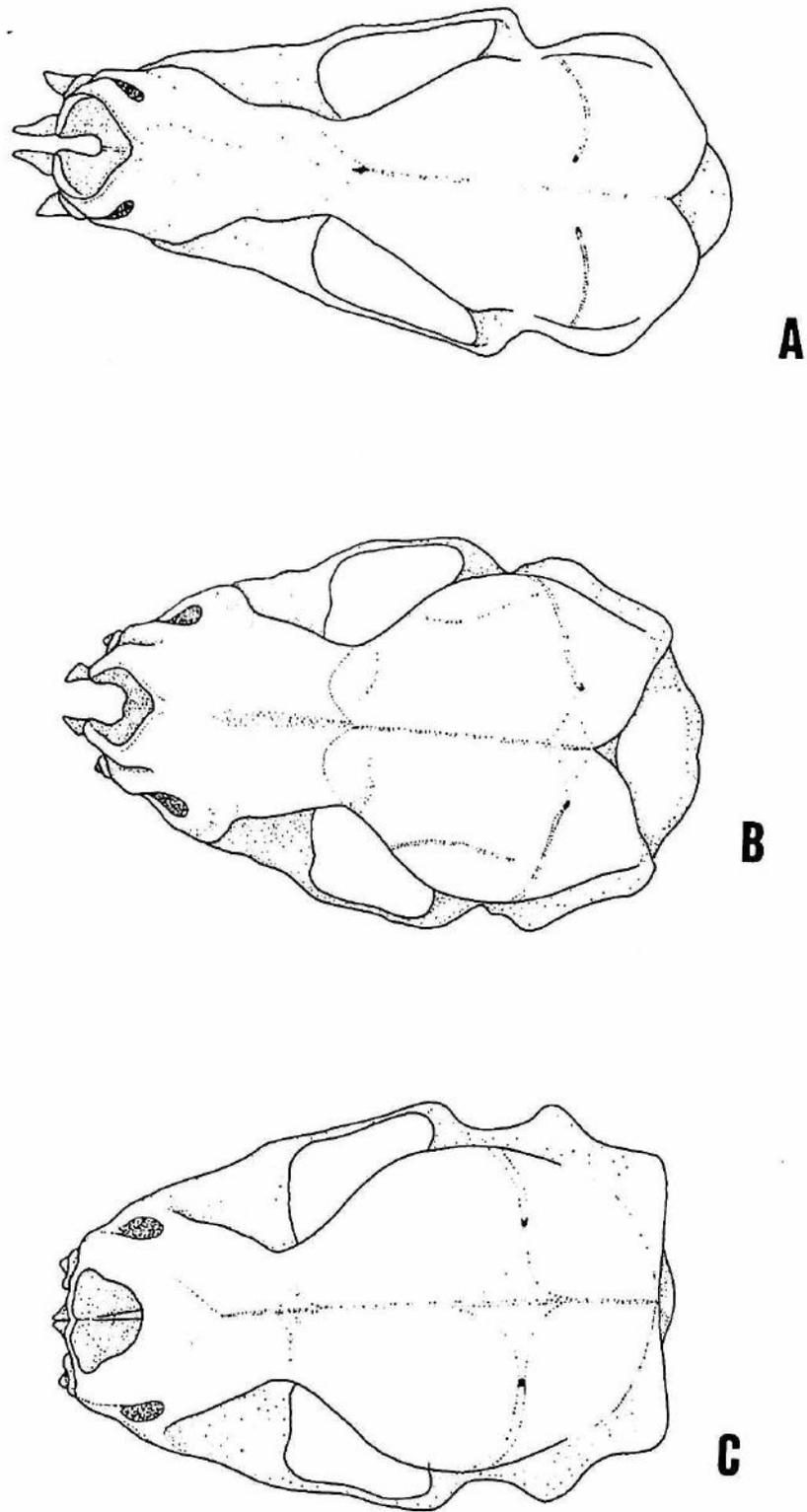


FIGURA 19. Vista craniana dorsal em três molossídeos. A: *Nyctinomops macrotis* (MZUSP 17627), B: *Tadarida brasiliensis* (MZUSP 8254) e C: *Molossus rufus* (MZUSP 2155). Note a redução na região rostral e a tendência de alargamento na região basicranial de A para C.

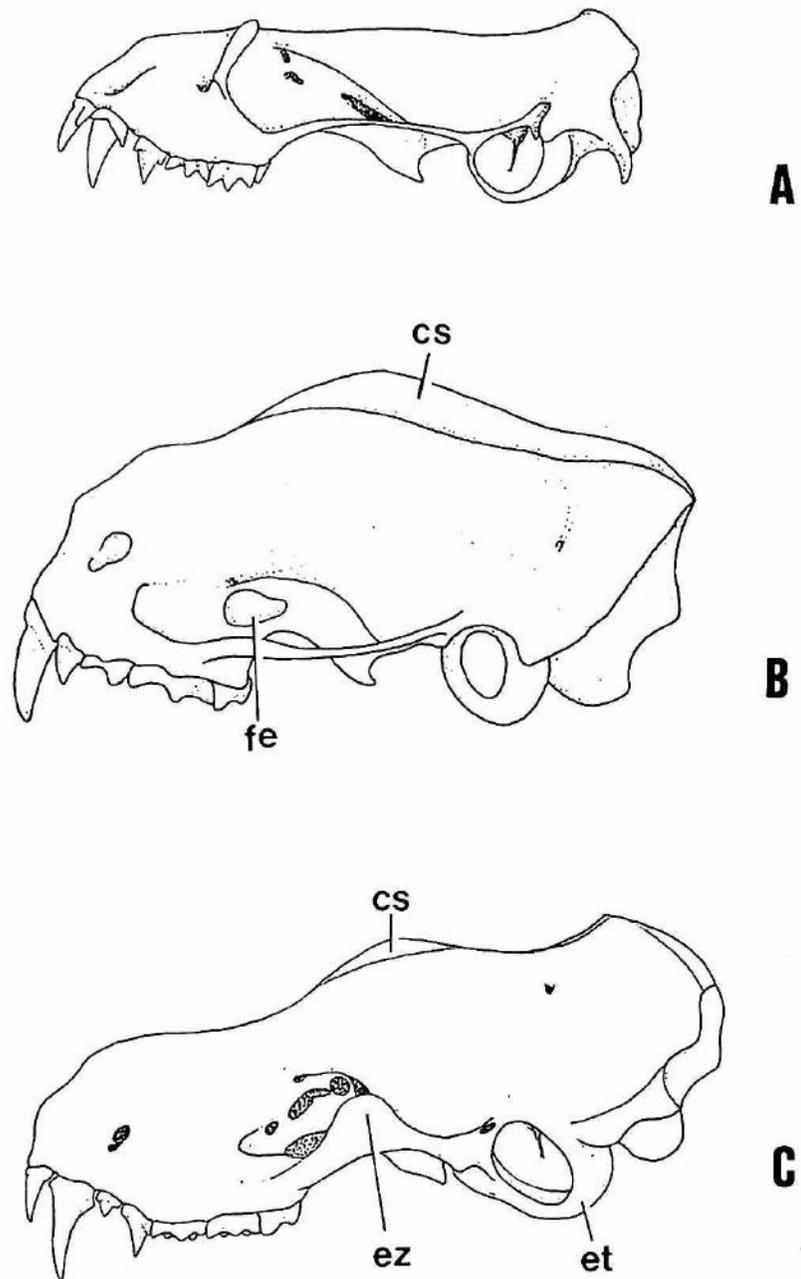


FIGURA 20. Vista craniana lateral em três molossídeos. A: *Platymops setiger* (USNM 351172), B: *Molossus rufus* (MZUSP 11550) e C: *Otomops martiensseni* (USNM 437322). Note o achatamento craniano em A, a crista sagital desenvolvida e o abaulamento craniano em B e forma peculiar da região dorsal do crânio e a espessura no zigomático em C. cs = crista sagital, et = osso ectotimpânico da bula auditiva, ez = expansão do arco zigomático, fe = forame esfeno-palatino.

molossídeas onde se pode observar que todas as espécies de *Mormopterus* os tem achatados; uma análise de grandes séries de indivíduos pertencentes às espécies indo-australianas do gênero mostrou que esses apresentam o crânio mais abaulado, semelhante às espécies do gênero neotropical *Molossops*. Segundo Roberts (1951, in Vaughan, 1970), o achatamento craniano estaria diretamente relacionado ao hábito dos animais se abrigarem em frestas e fissuras muito estreitas.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.71$ .

77. **Crista lambdoidal superior: ausente (0); presente (1).** A crista lambdoidal superior está ausente em *Antrozous*, *Lasiurus*, *Tadarida*, *Myopterus*, *Promops*, *Otomops*, *Cheiromeles*, *Chaerephon chapini*, *C. bivittatus*, *C. major*, *C. aloysiisabaudiae*, *C. pumilus*, *C. plicatus*, *Molossops aequatorianus*, *Molossops (sensu stricto)*, *Mormopterus*, *Platymops*, *Sauromys*, *Eumops hansae*, *E. glaucinus*, *E. bonariensis* e *Nyctinomops*. A ausência dessa crista permite que o osso occipital seja visível quando o crânio é visto dorsalmente. Ela é reduzida, mas encobrindo o occipital, em *Chaerephon nigeriae*, parte das espécies *Mops*, nas demais espécies de *Eumops*, *Molossus*, *Molossops (Cynomops)* e *Neoplatymops*. Crânios prolongados posteriormente, devido ao desenvolvimento da crista lambdoidal superior, estão presentes em *Chaerephon jobensis*, *Mops niveiventer*, *M. demonstrator*, *M. midas*, *M. condylurus* e *M. thersites*.  $ci = 0.25$ ;  $ri = 0.86$ .

78. **Região do opistocrânio: curta (0); prolongada (1).** *Antrozous*, *Cheiromeles* e *Myopterus* apresentam uma elevação considerável na região posterior do crânio, no ponto lambdoidal.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.75$ .

79. **Ossos lacrimais: reduzido (0); mediano (1); desenvolvido (2).** O osso lacrimal é desenvolvido, apresentando uma expansão lateral, em *Lasiurus*, *Molossops*, *Tadarida*, *Eumops*, *Nyctinomops*, *Myopterus*, *Chaerephon*, *Mops*, *Neoplatymops*, *Sauromys*, *Platymops*, *Mormopterus* e *Cheiromeles* (Fig. 21a,b,d). A presença dessa estrutura, torna o rosto, quando o crânio é visto dorsalmente, com uma aparência rugosa. Para uma melhor visualização, comparar as Figuras 19 (pág. 79) e 21.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.77$ .

80. **Porção zigomática superior do maxilar: ausente (0); reduzida (1); desenvolvida (2).** A porção zigomática do maxilar mostrou-se reduzida em *Sauromys*, *Cheiromeles*, *Eumops*, *Nyctinomops*, *Chaerephon*, *Mops*, *Myopterus*, *Tadarida*, *Mormopterus*, *Molossops* e *Neoplatymops*

(Fig. 21a,b,d). Ela é desenvolvida em *Platymops*, onde atinge o grau máximo (Fig. 21c). Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.8$ .

**81. Fusão do lacrimal com a porção (raiz) zigomática do maxilar: ausente (0); presente (1).** Alguns grupos de Molossidae apresentam a região rostral expandida devido a uma crista bem desenvolvida formada a partir da fusão das estruturas descritas acima. Uma análise criteriosa nos grupos mostrou que alguns táxons apresentam as duas estruturas na região rostral em condições distintas: separadas ou fundidas. Vários autores têm negligenciado esta distinção e considerado a expansão lateral (em forma de crista) como apenas uma estrutura única. A fusão ocorre em *Molossops*, *Mormopterus* e *Neoplatymops* (Fig. 21).  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.8$ .

**82. Processo superior na região nasal: ausente (0); presente (1).** No geral, o osso etmo-turbinal se prende à placa perpendicular do osso etmóide e, o maxilo-turbinal se funde à parede do maxilar na região interna e inferior da abertura nasal (Fig. 22a,c). Alguns táxons molossídeos mostram um segundo processo (ou projeção óssea) interno em uma posição mais superior e que aparentemente está relacionado ao suporte do etmo-turbinal (Fig. 22b). Um espécime bem preservado de *Tadarida teniotis* mostrou uma película delgada de tecido conectando essa projeção ao etmo-turbinal. Registrei a última condição em *Tadarida*, *Mops*, *Mormopterus*, *Nyctinomops*, *Sauromys* e *Platymops* (Fig 22b).  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.92$ .

**83. Placa do etmóide: delgada (0); expandida (1).** A placa do etmóide, quando o crânio é visto frontalmente, apresenta-se delgada na porção superior, alargando suavemente em direção ao osso vômer (Fig. 22a,b). Esse padrão está presente na maioria dos táxons analisados de molossídeos e também naqueles do grupo externo. Em *Cheiromeles*, *Neoplatymops* e *Molossops* (Exceto *M. aequatorianus*), a placa do etmóide é muito delgada e a partir da metade ela apresenta um alargamento abrupto e acentuado, tornando-se de mesma espessura do vômer, o osso comumente mais largo (Fig. 22c).  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.71$ .

**84. Reentrância palatal: larga (0); estreita e longa (1); reduzida (2); ausente (3).** A Figura 18 (pág. 76) ilustra os vários graus de reentrância palatal em Molossidae. Todos os táxons do grupo externo e os molossídeos *Tadarida*, *Mormopterus*, *Mops brachypterus*, *M. thersites*, *M. spurrelli*, *Chaerephon ansorgei* e *Sauromys* apresentam a porção pré-maxilar do palato ausente, com o desaparecimento dos forames incisivos e a formação de uma larga e profunda reentrância



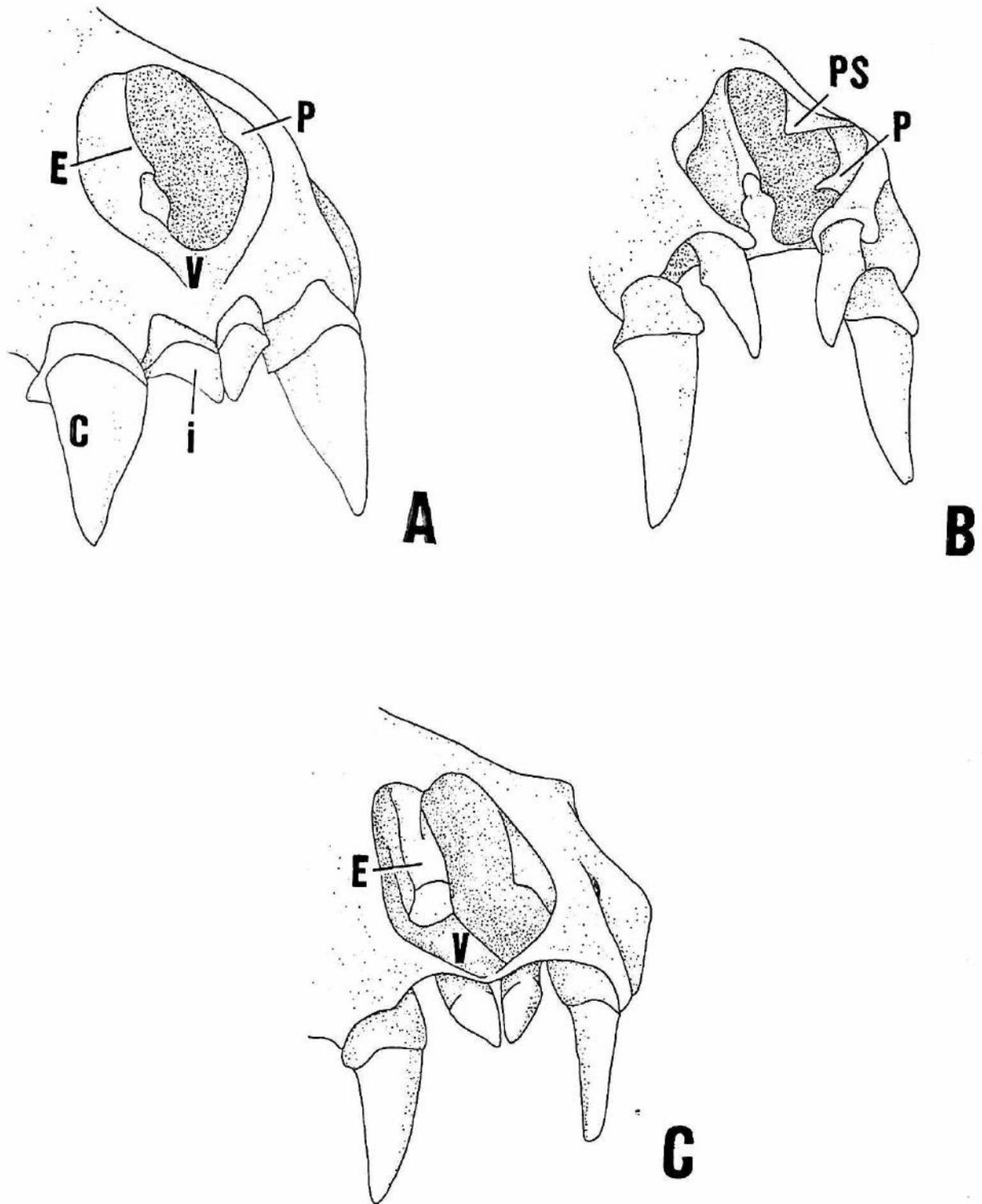


FIGURA 22. Região do anterior do rostro (látero-anterior) de três molossídeos mostrando algumas estruturas nasais. A: *Molossus rufus* (MZUSP 1511), B: *Tadarida teniotis* (USNM 470715) e *Cheiromeles parvidens* (USNM 219351). Note o processo superior adicional e o alargamento do osso etmóide em C. Os ossos turbinais não estão ilustrados; c = canino superior; e = etmóide; i = incisivo superior; p = processo anterior; pa = processo superior adicional.

palatal (Fig. 18d; pág. 75). Condição semelhante, porém com uma reentrância mais estreita, está presente em *Nyctinomops*, *Otomops*, *Mops nanulus*, *M. leonis*, *M. petersoni*, *Chaerephon bemmellini*, *C. bivittatus* e *Platymops* (Fig. 18c; pág. 75). Nos demais táxons, a porção pré-maxilar do palato está presente, embora haja uma reduzida constrição palatal em *Mops condylurus*, *M. plicatus*, *M. Midas*, *M. congicus*, *Charephon major*, *M. nigeriae*, *M. jobensis* e *M. chapini* (Fig. 18b; pág. 75). Os demais táxons estudados mostram o palato completamente fechado (Fig. 18a; pág. 75). A codificação do caráter em questão coincide basicamente com aquela apresentada por Freeman (1981) tanto no número elevado de estados (embora eu tenha considerado um estado a menos) como no registro do acentuado polimorfismo dentro dos grupos *Mops* e *Chaerephon*. Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 0.13$ ;  $ri = 0.77$ .

**85. Profundidade do palato: raso (0); côncavo e profundo (1).** Somente as espécies de *Promops* apresentaram uma concavidade palatal profunda. Esse fato pode estar diretamente relacionado ao comportamento de comprimir a polpa de alimentos a serem ingeridos contra o teto da cavidade bucal, como fazem determinados morcegos frugívoros (p. ex., alguns *Stenodermatinae*). Se confirmado, isso parece um comportamento peculiar (e raro) entre os morcegos neotropicais comedores de insetos.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

**86. Espessura acentuada da região mediana do arco zigomático: ausente (0); presente (1).** Registrei o segundo estado do caráter apenas nas espécies de *Otomops* (Fig. 20c; pág. 80).  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

**87. Fossa basiesfenóide: ausente (0); rasa (1); moderada (2); profunda (3).** Esse caráter é de difícil delimitação pois requer técnicas de modelagem e uma análise morfométrica acurada. Contudo, visualmente, é possível discernir algumas classes quanto à profundidade e forma das fossas basiesfenóides. A fossa basiesfenóide está ausente em *Antrozous*, *Tomopeas*, e nos molossíneos *Cheiromeles*, *Tadarida australis*, *T. kuborensis* e *Molossops* (*Cynomops*) (Fig. 23a). Nos demais táxons, a estrutura está presente em graus variados de profundidade, forma e desenvolvimento (Fig. 23b-d). Em *Molossops* (*sensu stricto*), *Promops*, *Mormopterus*, *Platymops*, *Sauromys*, *Molossus*, *Nyctinomops femorosaccus*, *N. laticaudatus*, *Mops condylurus*, *M. brachypterus*, *M. spurrelli*, *M. nanulus*, *M. plicatus*, *M. thersites* e a maioria das espécies de *Chaerephon* a fossa é rasa, muitas vezes, apresentando somente uma cicatriz demarcando a região (Fig. 23b). A fossa é

moderadamente profunda em *Lasiurus*, *Tadarida*, *Nyctinomops aurispinosus*, *Chaerephon aloysiisabaudiae*, *Mops niveiventer*, *M. Midas*, *M. conigicus*, *M. demonstrator* e nas espécies de tamanho intermediário de *Eumops*. A estrutura se mostra muito profunda em *Eumops perotis*, *E. trumbulli*, *E. hansae*, *E. bonariensis*, *Myopterus*, *Nyctinomops macrotis*, *Chaerephon russatus* e *Otomops*, onde ela atinge o grau máximo de desenvolvimento e profundidade (Fig. 23d). Freeman (1981) considerou *Otomops* como tendo a fossa mais profunda entre os molossídeos, mas registrei a mesma condição para *Myopterus* e uma próxima em *N. macrotis*; devido à difícil delimitação do caráter e sua variação, optei em considerar estes táxons como tendo o mesmo estado, diminuindo assim sua subjetividade. Embora *Lasiurus* tenha uma fossa basiesfenóide com profundidade mediana, como muitos molossídeos, sua posição e forma é evidentemente distinta; enquanto Molossidae as tem isoladas na região próxima à fossa pterigóidea, nos Vespertilionidae elas estão próximas à fissura basicoclear. Considerei este caráter como ordenado. ci = 0.12; ri = 0.56.

88. Fossa mesopterigóidea profunda: ausente (0); presente (1). Somente as espécies *Tadarida kuborensis* e *T. australis* apresentam um aprofundamento expressivo na região mediana da fossa mesopterigóidea. ci = 1; ri = 1.

89. Posição do ectotimpânico em relação ao petroso: próximos (0); distantes (1). Os ossos ectotimpânico e petroso estão próximos entre si, quando vistos látero-externamente, nos táxons do grupo externo, *Molossus* e *Promops*. Os demais táxons apresentam ambos ossos distantes entre si, principalmente na região méso-anterior. Alguns poucos espécimes de *Cheiromeles* e *Molossops* apresentaram variação, desde a condição intermediária até ossos efetivamente distantes; considerei estes táxons como apresentando o segundo estado do caráter. ci = 0.5; ri = 0.88.

90. Borda externa do ectotimpânico (*recessus meatus acustica externi*): desenvolvida (0); intermediária (1); reduzida (2). O osso ectotimpânico nos táxons analisados varia consideravelmente em desenvolvimento na sua região mais interna. Nos táxons do grupo externo, *Molossus*, *Promops* e *Otomops*, a borda interna do ectotimpânico é desenvolvida, resultando em uma condição onde o petroso fica quase totalmente encoberto, quando em vista ventral do crânio (Fig. 23). Em *Tomopeas*, *Mops*, *Chaerephon*, *Platymops*, *Molossops*, *Neoplatymops*

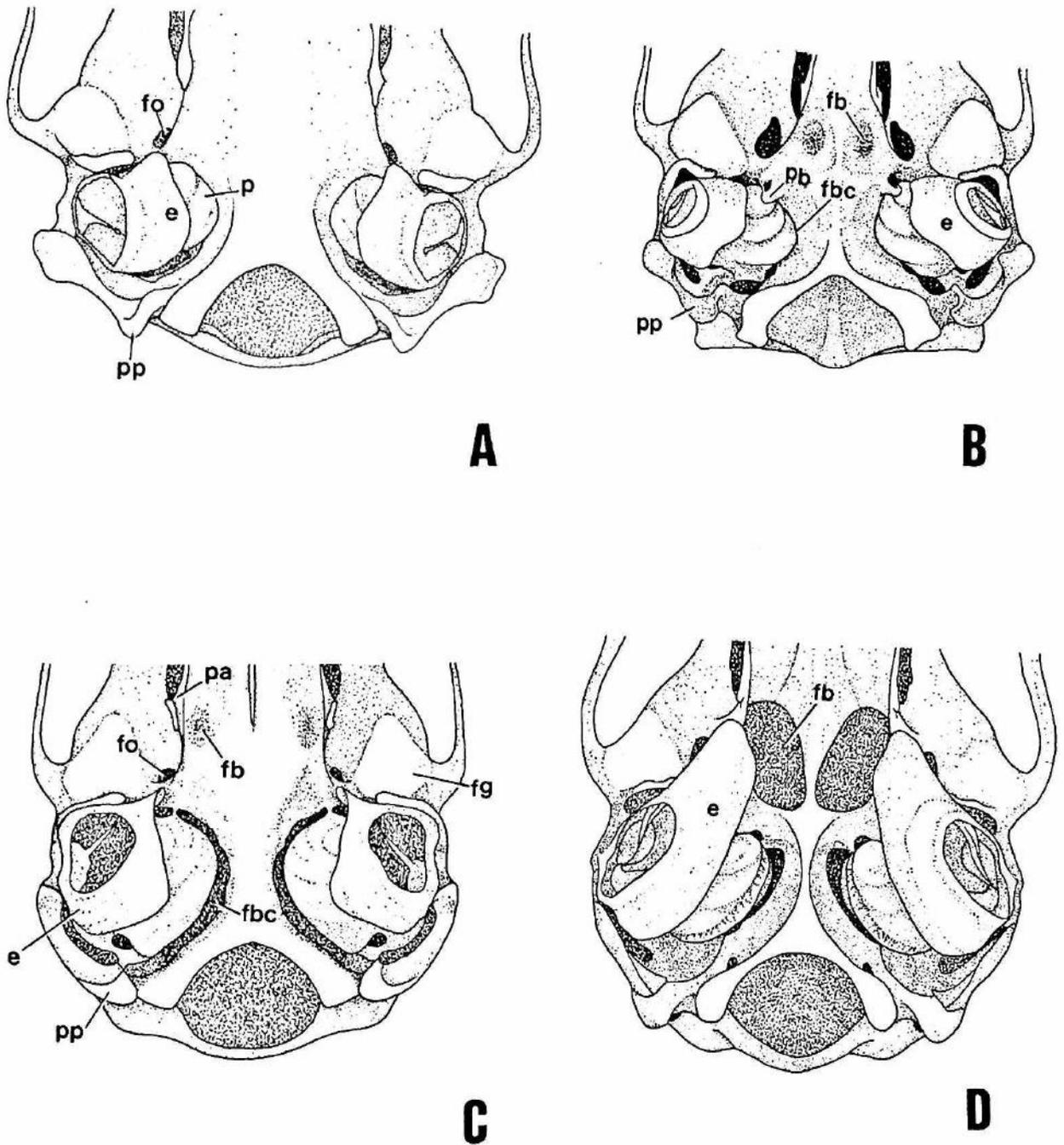


FIGURA 23. Vista ventral do crânio de quatro molossídeos, A: *Molossops abrasus* (MZUSP 26711), *Molossus rufus* (USNM 11550), C: *Nyctinomops laticaudatus* (MZUSP 15397) e D: *Otomops martiensseni* (USNM 347322). Note a redução da fissura basicoclear (fbc) em A e B e sua condição alargada em C e D. e = ectotimpânico; fb = fossa basiesfenóide; fbc = fissura basicoclear; fo = forame oval; p = processo paraoccipital; pa = processo amular do pterigóide; pb = processo basiesfenóide; pp = processo anular da asa pterigóide.

e nas espécies americanas de *Mormopterus*, ocorre uma leve redução da região interna. Em *Tadarida*, *Sauromys*, *Nyctinomops*, *Eumops*, *Myopterus* e nas demais espécies de *Mormopterus*, a região anterior mostra seu grau máximo de redução resultando em uma forma reta, atravessando o petroso longitudinalmente e deixando-o bem visível, em vista ventral. Essa disposição do ectotimpânico faz com que ele não mais contorne o petroso, mas o corte virtualmente em seu eixo longitudinal. Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

91. Desenvolvimento da região anterior do ectotimpânico: ausente (0); presente (1). O desenvolvimento acentuado do processo estiliforme do osso ectotimpânico está presente apenas em *Otomops* (Fig. 23d; pág. 87).  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

92. Largura da fissura basicoclear: estreita (0); moderada (1); ampla (2). Os Microchiroptera, em geral, apresentam o petroso separado do resto do crânio por três fissuras: basicoclear, fenestra piriforme e forame jugular. Os dois pontos de ligação intercalados nesses espaços estão presentes nas regiões esfenoidal (anteriormente) e mastóidea (posteriormente); a fissura basicoclear é preenchida por tecidos de conexão, nervos e vasos sanguíneos (Henson, 1970; Novacek, 1991). Nos táxons do grupo externo e nos molossídeos *Molossus*, *Promops*, *Myopterus* e *Cheiromeles*, a fissura basicoclear é muito estreita, restringindo-se a uma pequena lâmina, o que permite um contato íntimo entre a bula e restante do crânio (Fig. 23a,b; pág. 87). Os gêneros *Tomopeas*, *Molossops*, *Mormopterus*, *Platymops* e *Sauromys* apresentam o petroso distante do basioccipital e, nos demais táxons, a fissura é acentuadamente larga, principalmente em *Mops* e *Chaerephon*, onde atingem o grau máximo de separação (Fig. 23c,d; pág. 87). Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 0.4$ ;  $ri = 0.93$ .

Henson (1970) tem postulado que a separação do petroso em relação ao restante do crânio através destas fissuras resulta na diminuição das vibrações transmitidas pelos ossos no momento da ecolocalização, reduzindo assim as interferências e ruídos. Este arranjo está presente (em vários graus) na maioria dos Microchiroptera.

93. Placa óssea da fossa subarcuada: ausente (0); presente (1). A placa óssea praticamente fechando a fossa subarcuada lateralmente está presente na maioria dos táxons analisados: *Tomopeas*, *Tadarida*, *Eumops*, *Mormopterus*, *Platymops*, *Sauromys*, *Otomops*, *Chaerephon*, *Cheiromeles*, *Molossops*, *Neoplatymops* e *Mops* (Fig. 24). Ela é formada de uma camada

óssea delgada podendo apresentar pequenas aberturas. Neste caso, tais aberturas são revestidas por uma membrana fina. A placa é suficientemente desenvolvida para impedir a abertura do crânio na região látero-posterior. A condição oposta, com a redução extrema da placa ou até sua ausência, foi registrada para todos os táxons do grupo externo e para os molossídeos *Molossus* e *Promops* (Fig. 24c). Nesse caso, a fossa subarcuada é completamente aberta ou apenas coberta por uma película membranosa.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.8$ .

94. Crista da extremidade labiríntica da bula: ausente (0); presente (1). A extremidade labiríntica da bula (*cupula cochleae*) apresenta uma crista expandida na qual desempenha o papel de fixação da bula, particularmente no osso basioccipital. Esta crista está presente em *Tomopeas*, *Eumops*, *Mormopterus*, *Otomops*, *Molossops*, *Neoplatymops*, *Sauromys* e *Tadarida* (exceto *T. brasiliensis*). Nos demais táxons estudados, há somente uma pequena protuberância (p. ex., *Cheiromeles* e *Nyctinomops*) ou a região da *cupula* é praticamente lisa. Decidi colocar no mesmo estado, tanto na suposta ausência da crista como sua condição reduzida, um vez que a estrutura pode ser perdida durante a limpeza e extração da bula, dificultando assim a delimitação do caráter. Obviamente que o reduzido número amostral de bulas estudadas colaborou para que esta análise seja mais superficial.  $ci = 0.16$ ;  $ri = 0.75$ .

95. Barra do *canalis facialis* expandida lateralmente: ausente (0); presente (1). A barra do canal facial em *Promops* apresenta uma torção, que quando vista mesialmente, se apresenta lateralmente expandida (Fig. 24c).  $ci = 0.1$ ;  $ri = 1$ .

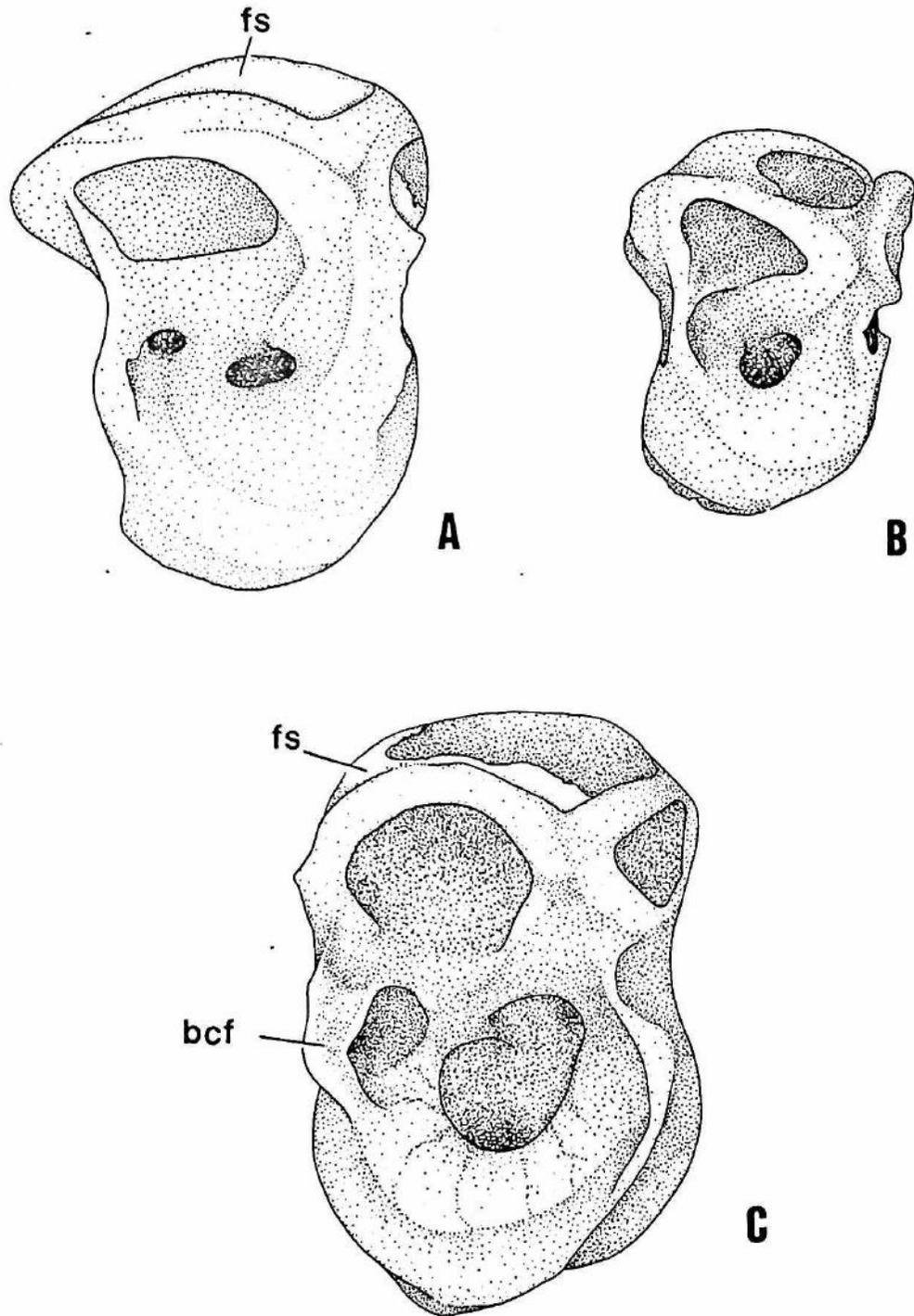


FIGURA 24. Vista cefálica do ouvido interno (osso petroso) em A: *Antrozous pallidus* (USNM 523452), B: *Tomopeas ravus* (USNM 103930) e C: *Promops centralis* (USNM 317632). Note a placa cobrindo completamente a fossa subarcuata em A, e a condição quase ausente em C. bcf = barra do canal (poro) facial; fs = placa da fossa subarcuata.

TABELA VII. Matriz dos caracteres referentes à parte da morfologia craniana.

Táxon/ Caráter	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91
<i>Lasiurus</i>	2	0	0	0	1	1	0	?	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Antrozous</i>	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tomopeas</i>	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Chaerephon pumilus</i>	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	3	0	0	1	0	1	1	0
<i>C. chapini</i>	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	2	0	0	2	0	1	1	0
<i>C. ansorgei</i>	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	0	2	0	1	1	0
<i>C. bemmellini</i>	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>C. nigeriae</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0
<i>C. plicatus</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0
<i>C. jobensis</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0
<i>C. bivittatus</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>C. major</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0
<i>C. russatus</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	3	0	0	3	0	1	1	0
<i>C. aloysiisabaudiae</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	3	0	0	2	0	1	1	0
<i>Cheiromeles parvidens</i>	2	0	0	0	0	2	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	1	0
<i>C. torquatus</i>	2	0	0	0	0	2	0	0	0	1	3	0	0	0	0	1	1	0
<i>Eumops perotis</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	3	0	0	3	0	1	2	0
<i>E. trumbulli</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	3	0	0	3	0	1	2	0
<i>E. hansae</i>	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	3	0	0	3	0	1	2	0
<i>E. auripendulus</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	3	0	0	2	0	1	2	0
<i>E. bonariensis</i>	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	3	0	0	3	0	1	2	0
<i>E. glaucinus</i>	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	3	0	0	2	0	1	2	0
<i>E. dabbenei</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	3	0	0	2	0	1	2	0
<i>E. underwoodi</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	3	0	0	2	0	1	2	0
<i>Molossops aequatorianus</i>	2	0	0	0	1	1	1	1	0	0	3	0	0	2	0	1	1	0
<i>M. planirostris</i>	2	0	0	1	1	1	1	1	0	1	3	0	0	0	0	1	1	0
<i>M. abrasus</i>	2	0	0	1	1	1	1	1	0	1	3	0	0	0	0	1	1	0
<i>M. greenhalli</i>	2	0	0	1	1	1	1	1	0	1	3	0	0	0	0	1	1	0
<i>M. temminckii</i>	2	0	0	0	1	1	1	1	0	1	3	0	0	1	0	1	1	0
<i>M. neglectus</i>	2	0	0	0	1	1	1	1	0	1	3	0	0	1	0	0	0	0
<i>Molossus molossus</i>	2	1	0	0	1	0	0	?	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0
<i>M. pretiosus</i>	2	1	0	0	1	0	0	?	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0
<i>M. rufus</i>	2	1	0	0	1	0	0	?	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0
<i>M. sinaloae</i>	2	1	0	0	1	0	0	?	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0
<i>M. aztecus</i>	2	1	0	0	1	0	0	?	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0
<i>M. coibensis</i>	2	1	0	0	1	0	0	?	0	0	3	0	0	1	0	1	1	0
<i>Mops spurrelli</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>M. condylurus</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0
<i>M. brachypterus</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0

TABELA VII. Continuação.

Táxon/ Caráter	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91
<i>Mops congicus</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	2	0	0	2	0	1	1	0
<i>M. petersoni</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>M. leonis</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	1	0	0	2	0	1	1	0
<i>M. niveiventer</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	3	0	0	2	0	1	1	0
<i>M. mops</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	3	0	0	2	0	1	1	0
<i>M. demonstrator</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	3	0	0	2	0	1	1	0
<i>M. midas</i>	0	1	0	1	1	1	0	?	1	0	2	0	0	2	0	1	1	0
<i>M. thersites</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>M. nanulus</i>	0	0	0	1	1	1	0	?	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Mormopterus kalinowski</i>	2	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>M. jugularis</i>	2	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0
<i>M. beccarii</i>	2	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0
<i>M. phrudus</i>	2	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>M. acetabulosus</i>	2	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0
<i>M. loriae</i>	2	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0
<i>M. minutus</i>	2	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0
<i>M. planiceps</i>	2	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0
<i>Myopterus whitleyi</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	3	0	0	3	0	1	2	0
<i>M. daubentonii</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	3	0	0	3	0	1	2	0
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	2	0	1	0	1	1	1	1	0	0	3	0	0	1	0	1	1	0
<i>Nyctinomops macrotis</i>	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	1	0	0	3	0	1	2	0
<i>N. aurispinosus</i>	1	0	0	0	1	1	0	?	1	0	1	0	0	2	0	1	2	0
<i>N. femorosaccus</i>	1	0	0	1	0	1	0	?	1	0	1	0	0	1	0	1	2	0
<i>N. laticaudatus</i>	1	0	0	1	0	1	0	?	1	0	1	0	0	1	0	1	2	0
<i>Otomops martiensseni</i>	1	1	0	0	1	1	0	?	0	0	1	0	1	3	0	1	0	1
<i>O. papuensis</i>	1	1	0	0	1	1	0	?	0	0	1	0	1	3	0	1	0	1
<i>O. formosus</i>	1	1	0	0	1	1	0	?	0	0	1	0	1	3	0	1	0	1
<i>O. wroughtoni</i>	1	1	0	0	1	1	0	?	0	0	1	0	1	3	0	1	0	1
<i>Platymops setiger</i>	2	0	1	0	1	1	2	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0
<i>Promops nasutus</i>	2	1	0	0	1	0	0	?	0	0	3	1	0	1	0	0	0	0
<i>P. centralis</i>	2	1	0	0	1	0	0	?	0	0	3	1	0	1	0	0	0	0
<i>Sauromys petrophilus</i>	2	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0
<i>Tadarida brasiliensis</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0
<i>T. teniotis</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>T. australis</i>	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	0	0	1	1	2	0
<i>T. kuborensis</i>	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0
<i>T. aegyptiaca</i>	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0
<i>T. fulminans</i>	0	0	0	0	1	1	1	?	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0
<i>T. ventralis</i>	0	0	0	0	1	1	?	?	1	0	0	0	0	2	0	1	2	0

96. **Processo do basiesfenóide: presente (0); ausente (1).** Os gêneros do grupo externo e os molossídeos *Promops*, *Molossus* e *Cheiromeles* apresentam um prolongamento do osso basiesfenóide sobre a bula auditiva na sua região ântero-mesial (Fig. 23b; pág. 88). O processo é levemente reduzido em *Cheiromeles* e *Promops* quando comparado àquele de *Molossus*. Nos demais táxons estudados a estrutura está ausente.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.81$ .

97. **Placa do basioccipital: plana (0); côncava (1).** A placa óssea formada pelo basioccipital e disposta entre as bulas auditivas pode ser totalmente plana ou apresentar uma depressão próxima ao petroso. Neste caso, a depressão varia em profundidade e largura. Observei placa plana em *Antrozous*, *Cheiromeles*, *M. (Cynomops)*, *Molossus* e *Promops* (Fig. 23a,b; pág. 88). Nos demais táxons há uma nítida depressão, quando o crânio é visto ventralmente, de tal forma que a bula posiciona-se inferiormente (mais profunda) em relação ao plano mais ventral do crânio (Fig. 23c,d; pág. 88).  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.81$ .

98. **Forame basiesfenóide: ausente (0); presente (1).** Estou denominando aqui de forame basiesfenóide a abertura presente no processo basiesfenóide que foi descrito anteriormente. O forame, de forma arredondada, varia em tamanho e posição podendo ser encontrado próximo ao ápice do processo basiesfenóide ou em sua base. Também não foi encontrado nenhum trabalho de cunho anatômico que tenha registrado ou mencionado esse forame. Apenas *Molossus* apresenta a estrutura.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

99. **Canal pterigóide: ausente (0); presente (1).** Estou denominando aqui de canal pterigóide o duto que faz a ligação entre o pterigóide e a fossa basiesfenóide. Este nome foi criado aqui em referência à sua localização e apresenta o mesmo problema do caráter acima quanto à sua nomenclatura. Registre a presença do canal apenas em *Eumops*.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

100. **Lâmina lateral do pterigóide: ausente (0); presente (1).** Uma lâmina lateral na região distal do pterigóide foi registrada apenas para *Myopterus* e *Cheiromeles*.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

101. **Posição da abertura do forame eseno-palatino: ventral (0); lateral (1).** A abertura do forame eseno-palatino na maioria dos táxons de Molossidae está posicionada ventralmente na região órbito-esfenóidea e sua posição posterior é encoberta quando o crânio é visto lateralmente; em *Molossus*, *Promops* e *Otomops*, a abertura está posicionada lateralmente ao crânio (Fig. 25), sendo possível sua visualização por completo. *Eumops hansae* mostrou

polimorfismo: os espécimes USNM 310278 e 387799 apresentaram o forame como em *Molossus* e o AMNH 267538 tem a estrutura posicionada verticalmente.  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.9$ .

102. Forame óptico formando um canal: ausente (0); presente (1). Dentre os molossídeos, apenas *Cheiromeles* mostrou um pequeno forame óptico, praticamente formando um canal (Fig. 25b).  $ci = 0.5$ ;  $ri = 0.83$ .

103. Posição do forame oval em relação ao pterigóide: próximo (0); posterior (1); distante e posicionado lateralmente (2). O forame oval apresenta variação inter-taxonômica na sua posição em relação à região posterior do pterigóide. Em Vespertilionidae, *Antrozous* e a maioria dos Molossidae, o forame ocupa uma posição posterior e muito aderida ao pterigóide. Em *Otomops*, o forame está posicionado posteriormente, porém distante do osso e, em *Tadarida* (exceto *T. fulminans*), a estrutura ocupa uma posição lateral e também distante da borda externa do pterigóide.  $ci = 0.22$ ;  $ri = 0.66$ .

104. Forma do forame oval: ovalada (0); arredondada (1). O forame oval pode apresentar duas formas distintas: ovalada, na qual a estrutura é mais alongada no sentido ântero-posterior, ou arredondada, como registrada para *Tadarida*, *Chaerephon*, *Otomops*, *Mops*, *Myopterus*, *Nyctinomops*, *Eumops bonariensis* e *E. perotis*. Em *Tadarida* a estrutura é perfeitamente circular.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.93$ .

105. Processo paraoccipital: reduzido (0); mediana (1); desenvolvido (2). O processo paraoccipital é medianamente desenvolvido em *Molossops* e *Mormopterus* e muito desenvolvido em *Cheiromeles*, *Platymops*, *Sauromys* e *Neoplatymops* (ver Figs. 21, pág. 83 e 25, pág. 87). Nesses quatro últimos táxons, o processo é mais estreito e longo que nos outros gêneros, ultrapassando consideravelmente a extremidade distal da bula, quando visto lateralmente. Esse tipo de processo também apresenta uma curvatura pronunciada no ápice, direcionada anteriormente. As formas dos processos longos também são diferenciadas: *Neoplatymops*, *Mormopterus*, *Sauromys* e *Platymops* mostram o paraoccipital achatado lateralmente com tendência à inclinação na direção do côndilo de mesmo nome; *Cheiromeles* tem o processo robusto e divergente em relação ao côndilo. O restante dos táxons apresentou o forame paraoccipital reduzido dorso-ventralmente e expandido lateralmente, como na vasta maioria das famílias de Chiroptera. Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 0.33$ ;  $ri = 0.81$ .

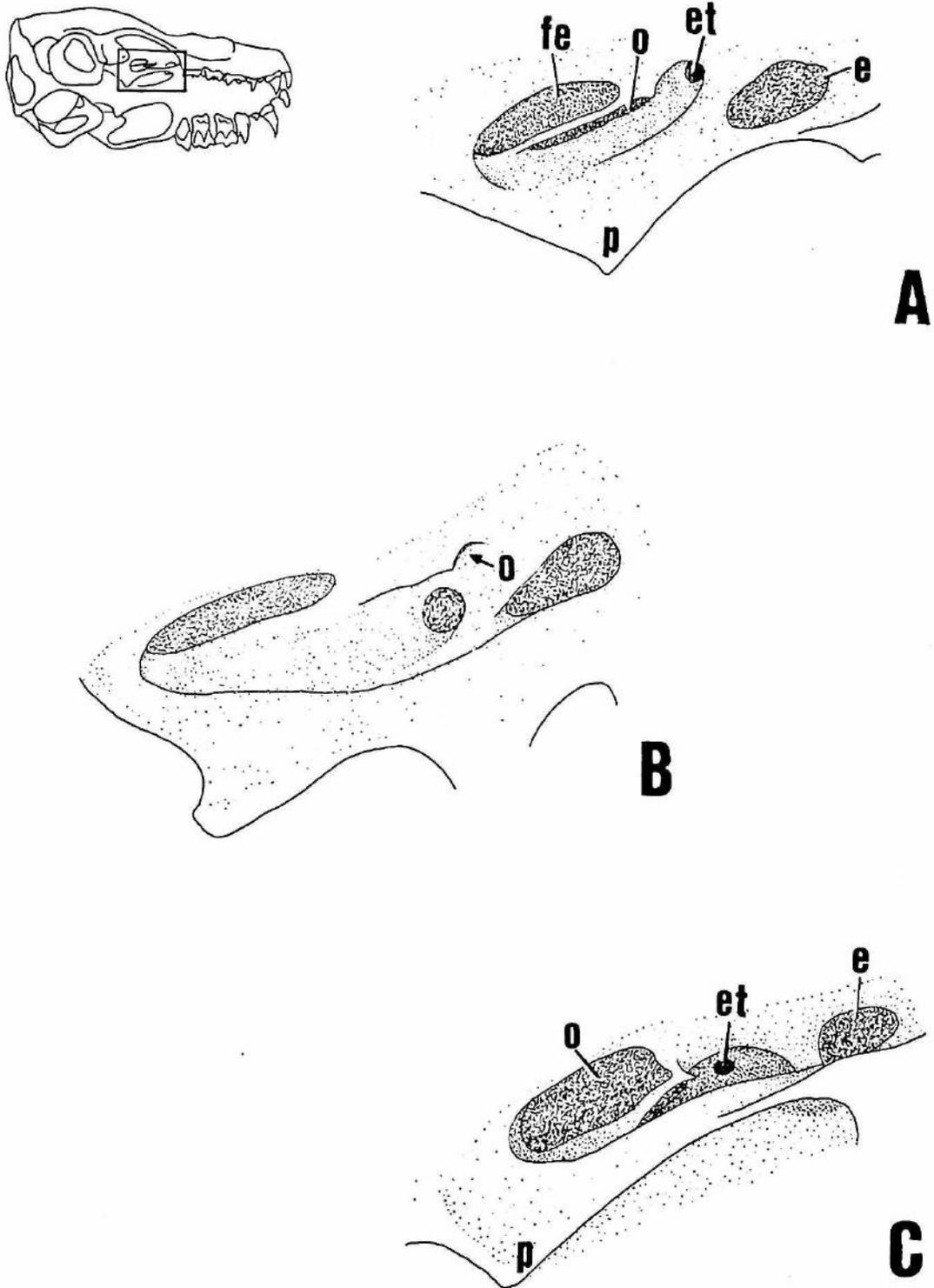


FIGURA 25. Vista lateral da região órbito-esfenóide mostrando os principais forames. A: *Molossus rufus* (MZ8729), B: *Cheiromeles parvidens* (USNM 219351) e C: *Tadarida teniotis* (USNM 470728). Note a posição lateral do forame esfeno-palatino (e) em A e a lateral (porção látero-posterior encoberta) em C, e o forame óptico formando um canal em B. e = forame esfeno-palatino; et = forame encoberto; fe = fissura esfenoidal (inclui o canal alisfenóide e os forames redondo e lacerado anterior); o = forame óptico; p = pterigóide.

**106. Crista mastóidea:** ausente (0); presente (1). Crista mastóidea desenvolvida e expandida lateralmente no crânio está presente em *Cheiromeles*, *Molossops* (exceto *M. aequatorianus*), *Neoplatymops*, *Sauromys*, *Platymops*, *Molossus*, *Mormopterus planiceps*, *M. beccarii* e *M. jugularis*. Nos casos particulares de *Molossops temminckii* e *Molossus*, a crista está direcionada ventral e anteriormente, respectivamente. Nos demais táxons ela é reduzida (ver Figs. 21, pág. 83 e 25; pág. 87 para comparação).  $ci = 0.16$ ;  $ri = 0.73$ .

**107. Processo coronóide:** alto e largo (0); alto e estreito (1); reduzido (2). O referido processo é desenvolvido em *Mormopterus* (exceto as espécies sul-americanas), *Platymops*, *Sauromys* e *Antrozous* (Fig. 26). Nos molossídeos o processo é curvo posteriormente, e particularmente em *Antrozous*, ele ocupa uma posição totalmente perpendicular ao eixo longitudinal do crânio e com a base alargada. Nos demais táxons estudados, o processo coronóide é da mesma altura, ou ultrapassa levemente, o condilar. Em determinados táxons, como *Myopterus*, *Tadarida*, *Promops* e as espécies sul-americanas de *Mormopterus* há uma tendência ao aumento da estrutura, mas nada pronunciado e comparado aos estados 0 e 1 do caráter. Considerei este caráter como ordenado.  $ci = 0.25$ ;  $ri = 0.7$ .

#### *Complexo morfológico: esqueleto pós-craniano*

**108. Epitróclea do úmero:** reduzida (1); desenvolvida (1). A epitróclea presente na extremidade do úmero é desenvolvida e em forma de gancho em todas as espécies molossídeas e reduzida nos Vespertilionoidea, Nataloidea e *Antrozous* (Fig. 27). Uma condição semelhante é mostrada particularmente por *Lasiurus*, dentre os Vespertilionidae, e Mormoopidae (Strickler, 1978b). A epitróclea é denominada por Walton & Walton (1968) e Vaughan (1970) por epicôndilo, que inclui também o processo espinhoso. Para uma discussão anatômica comparativa mais ampla, ver Vaughan (1970), Smith (1972) e Simmons & Geisler (1998).  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

**109. Fusão da última vértebra cervical e a primeira torácica:** ausente (0); presente (1). Como exposto por Simmons (1998), os molossídeos apresentam a última vértebra cervical e a primeira torácica fundidas. Esse caráter está presente em *Tomopeas* e nos vários gêneros de Molossinae analisados, sendo considerado por Simmons (*op. cit.*) como uma sinapomorfia para a família.  $ci = 1$ ;  $ri = 1$ .

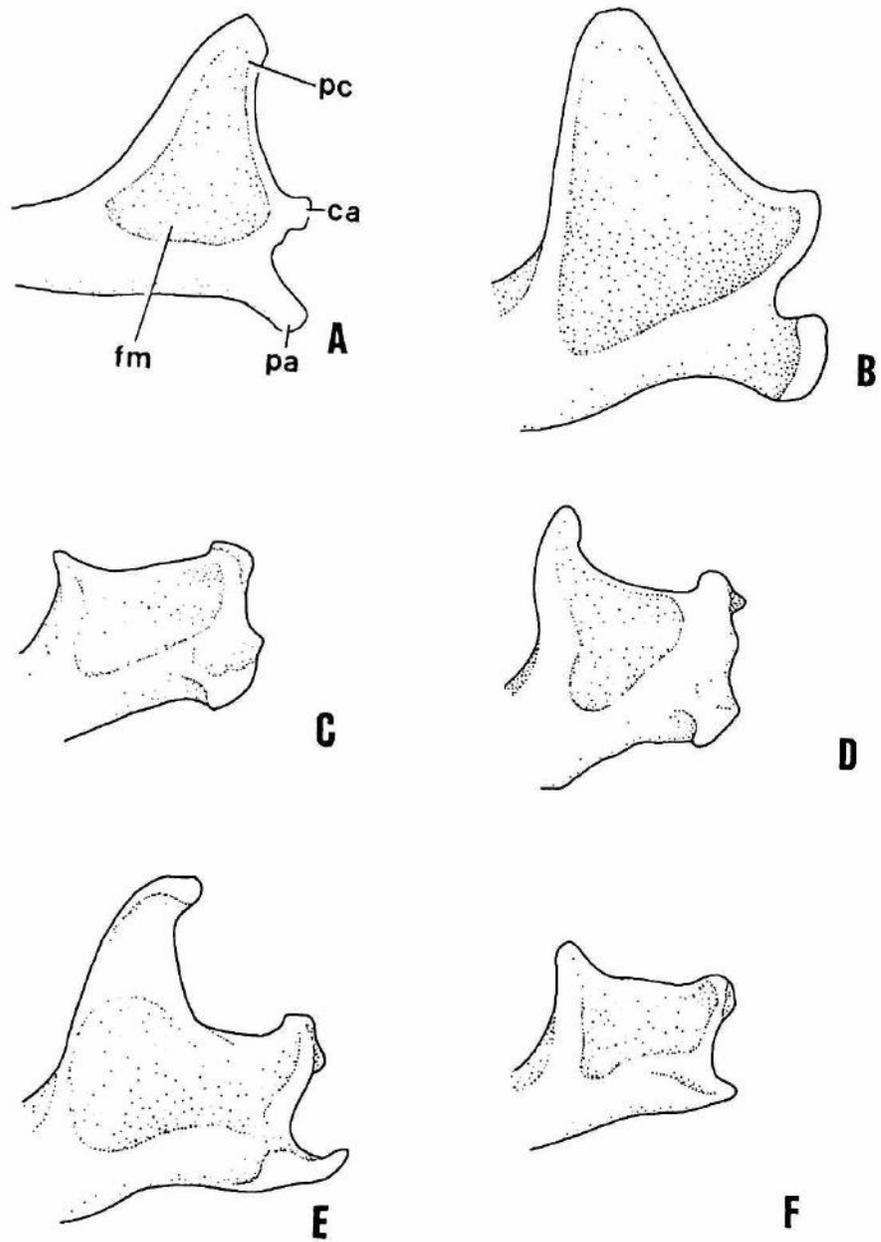


FIGURA 26. Vista lateral da região posterior da mandíbula (ramo esquerdo) em A: *Tadarida faustoi* (MNRJ 3000v), B: *Antrozous pallidus* (USNM 511540), C: *Chaerephon jobensis* (USNM 518733), D: *Sauromys petrophilus* (USNM 342658), E: *Platymops setiger* (USNM 351172) e F: *Mormopterus kalinowskii* (USNM 283196). Note os processo coronóide alto em A, B e E. ca = côndilo articular; fm = fossa massetéica; pa = processo angular; pc = processo coronóide.

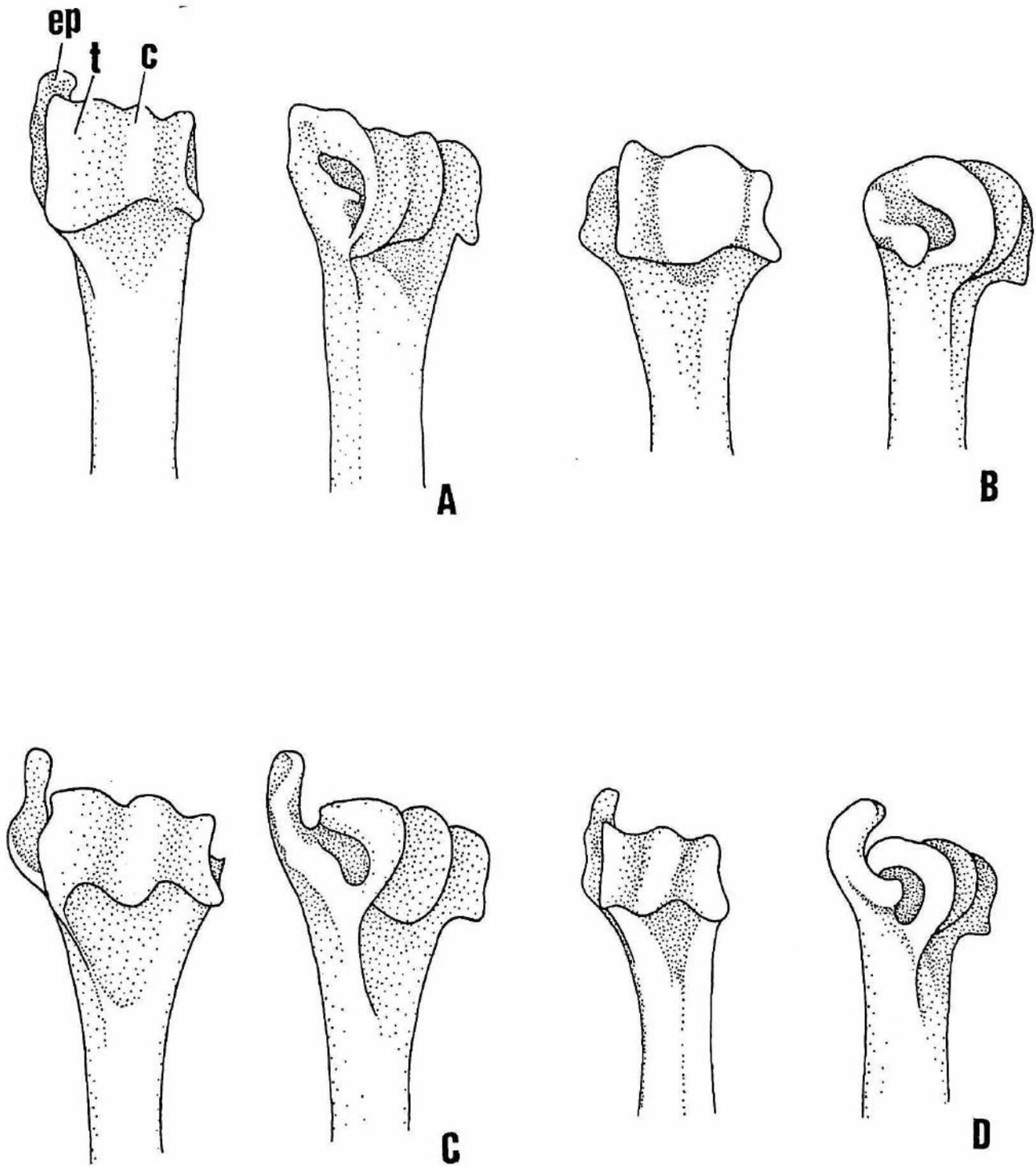


FIGURA 27. Vista anterior da extremidade distal do úmero direito em A: *Lasiurus cinereus* (AMNH 208651), B: *Antrozous pallidus* (AMNH 564030), C: *Tomopeas rarus* (LSU 25148) e D: *Eumops perotis* (AMNH 271164). Note a epitróclea desenvolvida em gancho em C e D. c = centro do capitulum; ep = epitróclea; t = tróclea.

TABELA VIII. Matriz dos caracteres referentes à parte da morfologia craniana e a pós-craniana.

Táxon/Caráter	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109
<i>Lasiurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Antrozous</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Tomopeas</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1
<i>Chaerephon pumilus</i>	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1
<i>C. chapini</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>C. ansorgei</i>	2	1	1	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	1
<i>C. bemmelini</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>C. nigeriae</i>	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	?
<i>C. plicatus</i>	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1
<i>C. jobensis</i>	2	1	0	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1
<i>C. bivittatus</i>	2	1	1	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	?
<i>C. major</i>	2	1	1	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	?
<i>C. russatus</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>C. aloysiisabaudiae</i>	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>Cheiromeles parvidens</i>	0	?	?	?	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	2	?	?
<i>C. torquatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	2	?	?
<i>Eumops perotis</i>	2	?	?	?	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1
<i>E. trumbulli</i>	2	?	?	?	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1
<i>E. hansae</i>	2	1	1	0	1	1	0	1	1	?	0	0	?	0	0	2	1	1
<i>E. auripendulus</i>	2	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1
<i>E. bonariensis</i>	2	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1
<i>E. glaucinus</i>	2	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	?
<i>E. dabbenei</i>	2	?	?	?	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	?	?
<i>E. underwoodi</i>	2	?	?	?	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	?
<i>Molossops aequatorianus</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	?	1	2	?	?
<i>M. planirostris</i>	1	1	1	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1
<i>M. abrasus</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1
<i>M. greenhalli</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	?	?
<i>M. temminckii</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	?
<i>M. neglectus</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1
<i>Molossus molossus</i>	0	?	?	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1	1
<i>M. pretiosus</i>	0	?	?	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	2	?	?
<i>M. rufus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	2	?	?
<i>M. sinaloae</i>	0	?	?	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1	?
<i>M. aztecus</i>	0	?	?	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	2	1	?
<i>M. coibensis</i>	0	?	?	?	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	2	?	?
<i>Mops spurrelli</i>	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1
<i>M. condylurus</i>	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1
<i>M. brachypterus</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	?

TABELA VIII. Continuação.

Táxon/Caráter	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109
<i>Mops congicus</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>M. petersoni</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>M. leonis</i>	?	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>M. niveiventer</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>M. mops</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	1
<i>M. demonstrator</i>	2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>M. midas</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>M. ibersites</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>M. nanulus</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>Mormopterus kalinowski</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	?	?
<i>M. jugularis</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	?	?
<i>M. beccarii</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	?	?
<i>M. phrudus</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	?
<i>M. acetabulosus</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>M. lorae</i>	?	1	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	?
<i>M. minutus</i>	1	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	?	?
<i>M. planiceps</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	?	?
<i>Myopterus whitleyi</i>	0	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	?	?
<i>M. daubentonii</i>	0	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	?	?
<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>Nyctinomops macrotis</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1
<i>N. aurispinosus</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>N. femorosaccus</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>N. laticaudatus</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	1
<i>Otomops martiensseni</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	?	?
<i>O. papuensis</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	?	?
<i>O. formosus</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	?	?
<i>O. wroughtoni</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	?	?
<i>Platymops setiger</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	?	?
<i>Promops nasutus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1	1
<i>P. centralis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	?	?
<i>Sauromys petrophilus</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	2	1	1
<i>Tadarida brasiliensis</i>	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	2	?	?
<i>T. teniotis</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	2	1	1
<i>T. australis</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	2	1	1
<i>T. kuborensis</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	2	1	?
<i>T. aegyptiaca</i>	2	?	?	?	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	2	?	?
<i>T. fulminans</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	?	?
<i>T. ventralis</i>	2	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	?	1	0	0	2	?	?

## 2. ANÁLISE FILOGENÉTICA

Este tópico aborda o resultado das diversas análises elaboradas com o objetivo de alcançar os pontos de maior congruência entre elas. A análise de parcimônia realizada no PAUP resultou em 12.900 árvores igualmente parcimoniosas utilizando-se os mesmos parâmetros que a efetuada no Hennig86 (p. ex., número de caracteres e algoritmo análogo). A árvore de consenso apresentou a mesma topologia daquela resultante do Hennig86, excetuando pequenas diferenças, sobretudo no confuso grupo composto pelas espécies de *Mops* + *Chaerephon* (discutido em detalhe adiante), mas que não interfere na classificação genérica e supragenérica ou na diagnose desses agrupamentos. Assim, baseei-me nos resultados alcançados utilizando o Hennig86, para a análise de caracteres, classificação e decisões taxonômicas.

Elaborei todas as análises com o mesmo conjunto de 109 caracteres; as diferenças estão na consideração daqueles multi-estado ordenados ou não e empregando os esquemas diferenciados de ponderação (igual e sucessiva). Efetuei duas análises complementares para indicar o suporte dos ramos formados na análise de parcimônia, o “bootstrap” e a “pesagem” reversa proposta por Trueman (1998). Ao final do tópico, apresento minhas conclusões gerais e a filogenia que escolhi para o estudo da diferenciação dos caracteres e a proposição de uma classificação para a família Molossidae; esta escolha é baseada em considerações biológicas e metodológicas. Posteriormente, otimizoo os caracteres e discuto a sustentação dos nós em nível supragenérico. Por fim, discuto os principais pontos da topologia apresentada aqui com aquelas de Freeman (1981) e Legendre (1984a) e a relevância dos três trabalhos para o entendimento das relações filogenéticas de Molossidae.

### *Caracteres não-ordenados e igualmente ponderados.*

Esta primeira análise emprega os caracteres com três ou mais estados (multi-estado) sem a opção de ordenação. Todos os caracteres foram considerados igualmente ponderados de forma que a informação filogenética contida neles foi reconhecida aprioristicamente como de igual valor. A árvore de consenso ilustrada na Figura 28 é resultante de 1224 árvores fundamentais igualmente parcimoniosas cujo comprimento foi de 392 passos, índice de consistência (CI) igual a

0.36 e índice de retenção (RI) igual a 0.84. É importante ressaltar que tanto essa análise como as demais, expostas adiante, resultaram em saturação do programa Hennig86 (“overflow”), de forma que é possível que existam de uma a milhares de árvores igualmente parcimoniosas a mais, o que poderia resultar em um colapso em determinados nós.

A árvore de consenso (Fig. 28) evidencia que a família Molossidae (*sensu* Simmons, 1998), a qual inclui *Tomopeas*, é monofilética assim como a subfamília Molossinae (= Molossidae, *sensu* Koopman, 1984). Dentro de Molossinae, a estrutura da árvore é composta por uma seqüência dicotômica dos principais agrupamentos de espécies que podem ser referidos, na maioria das vezes, aos gêneros a serem reconhecidos. Inicialmente, abordarei os pontos que considero mais controversos em relação ao conhecimento prévio sobre os gêneros. São dignos de uma discussão mais profunda: o parafiletismo de *Tadarida* e *Molossops*, e as relações entre as espécies dos táxons tradicionalmente aceitos *Chaerephon* e *Mops*. Como pode ser apreciado na topologia (Fig. 28), o gênero *Tadarida* mostra-se fragmentado em vários ramos, compostos por uma única espécie ou pares delas. Essa fragmentação reflete, de certa forma, o elevado grau de diferenciação morfológica entre as espécies, principalmente no que se refere aos caracteres dentários e faciais. Esse arranjo é conflitante com o tradicional, onde o gênero é monofilético (Miller, 1907; Freeman, 1981; Koopman, 1993, entre outros). O parafiletismo de *Molossops*, embora distinto dos arranjos taxonômicos tradicionais (Cabrera, 1958; Koopman, 1993), os quais consideram o grupo como monofilético, já havia sido sugerido, mesmo que não explicitamente, por Gardner (1977). O autor questionou, em linhas gerais, todo o contexto taxonômico de *Molossops* com base na incerteza das relações filogenéticas, tanto as inter-específicas, como dos grupos de espécies (referidos por subgêneros) em relação a outros gêneros de Molossidae.

A terceira questão, envolvendo *Chaerephon* + *Mops*, também se refere ao conflito entre os arranjos tradicionais e o resultante desta análise. Como será visto adiante, as relações entre as espécies desse grupo são completamente distintas nas diversas análises elaboradas aqui, embora haja um ponto consensual entre elas: o gênero (ou subgênero) *Chaerephon* não se mostra monofilético, exceto pela inclusão obrigatória de *Mops*. Esses dados são conflitantes com os arranjos taxonômicos tradicionais, que sempre consideraram ambos os grupos como monofiléticos.

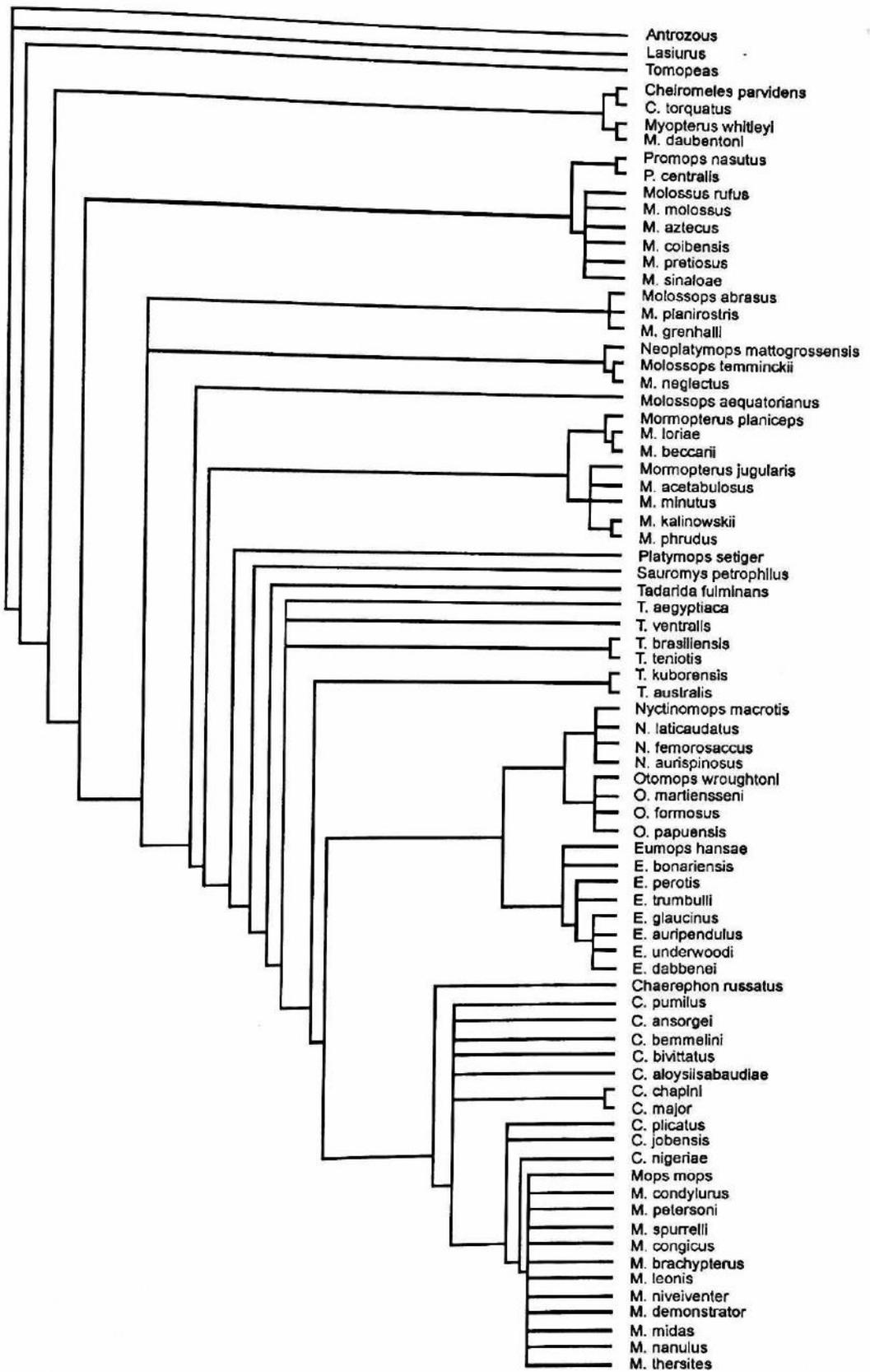


FIGURA 28. Árvore de consenso resultante da análise empregando todos os caracteres multi-estado como não ordenados. Os detalhes estão comentados no texto.

Outras questões conflitantes em relação aos trabalhos prévios (p. ex., Freeman, 1981; Legendre, 1984a), são a posição mais basal de *Molossus* + *Promops* para a subfamília Molossinae e a relação próxima entre *Eumops* e o clado *Otomops* + *Nyctinomops*. No primeiro caso, ambos os gêneros foram considerados por Freeman (1981) próximos a *Eumops* e os três, derivados dentro de um grande ramo incluindo ainda *Tadarida*, *Chaerephon*, *Otomops*, *Nyctinomops* e *Mops*. Os conflitos em relação ao estudo de Freeman são tanto na posição de *Molossus* + *Promops* dentro dos molossíneos, como sua relação próxima a *Eumops*. Embora Legendre (1984a) e Hand (1990) não tenham propostos as relações de parentesco entre todos os gêneros molossídeos, a exclusão de *Eumops*, *Molossus* e *Promops* dos tadaríneos é conflitante com os resultados obtidos por Freeman (1981) e por mim no presente estudo; de fato, das três subfamílias criadas por Legendre (1984a) para Molossidae, a Molossinae era composta por *Eumops*, *Molossus*, *Promops*, *Myopterus* e *Molossops*.

#### *Caracteres ordenados e igualmente ponderados*

Elaborei as análises que se seguem com a opção de ordenação de parte dos caracteres multi-estado seguindo as proposições iniciais de homologia primária por similaridade. Dos 30 caracteres multi-estado, 21 (70%) foram considerados ordenados. Essa análise e a próxima, que utiliza a ponderação diferenciada dos caracteres, mostram poucos pontos conflitantes na topologia e distribuição dos caracteres entre si, mas divergem consideravelmente da anteriormente descrita. A análise com ponderação igual resultou em 1222 árvores fundamentais igualmente parcimoniosas com comprimento de 420 passos e índices de consistência igual a 0.34 e retenção de valor 0.84. A topologia do consenso resultante dessa análise está ilustrada nas Figuras 29 e 30. Como me basearei nessa análise para o estudo dos caracteres e definição dos clados (ver argumentação adiante), tecerei alguns comentários adicionais em particular às Figuras 28 e 29. A primeira engloba todos os táxons usados na análise e portanto, ela é importante para a verificação das relações de parentesco intra-genéricas ou para a visualização da distribuição das espécies cujo gênero não se mostraram monofiléticos (p. ex., *Tadarida* e *Molossops*). Por outro lado, a inclusão de todas as espécies torna difícil a visualização durante a discussão acerca dos

ramos supragenéricos. Assim, a Figura 30 mostra apenas os principais ramos e muitas das espécies foram de fato omitidas, permitindo que a figura fosse visualmente mais clara.

As Figuras 29 e 30 indicam que Molossidae é monofilética, assim como Molossinae. Novamente há uma ramificação assimétrica para a família, com um ramo representado por *Tomopeas* e o outro pelo restante dos gêneros compondo a subfamília Molossinae. Contudo, diferentemente da análise anterior, onde os molossíneos apresentam uma seqüência dicotômica, nessa há uma dicotomia basal que divide a subfamília em dois ramos simétricos quanto ao número de espécies e de agrupamentos supra-específicos (comparar as Figs. 27, pág. 103, e 29). Por um lado, tem-se a linhagem composta por *Platymops* + *Sauromys* + *Mormopterus*, *Molossops* (*sensu lato*), *Cheiromeles*, *Myopterus*, *Promops* e *Molossus*; o outro ramo inclui *Tadarida* (*sensu lato*), *Eumops*, *Otomops*, *Nyctinomops* e os agrupamentos tradicionalmente denominados de *Chaerephon* e *Mops*. O padrão de ramificação dicotômica seqüencial não foi proposto por Freeman (1981), Legendre (1984a) e nem será considerado no presente estudo, mostrando um consenso na opinião dos diversos autores. Efetuei uma segunda análise subtraindo as espécies que, naqueles gêneros compostos por táxons os quais não empreguei caracteres para sua resolução interna. Esse procedimento visa a diminuição de táxons não informativos aumentando assim a eficiência da análise (relação caráter/táxon maior). De fato, embora os resultados também tenham atingido “overflow”, o número de árvores encontradas foi o dobro (2550) da anterior, empregando um número menor de espécies. Evidentemente que o número de passos diminuiu (418 contra 420) como também o índice de retenção (0.78 contra 0.84 da anterior) devido ao caráter agora autapomórfico que eram sinapomorfias inequívocas anteriormente. O índice de consistência permaneceu inalterado (0.34).

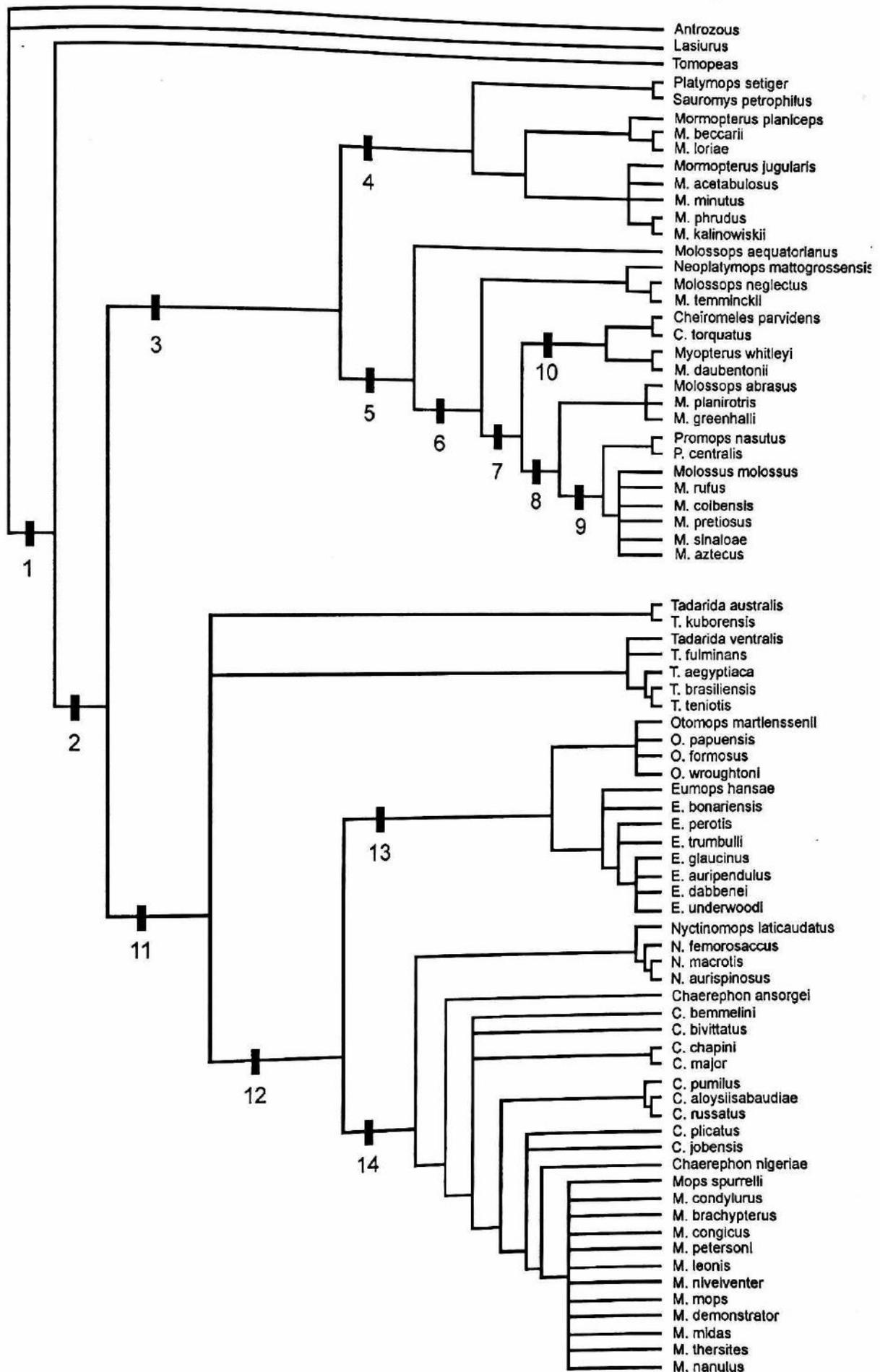


FIGURA 29. Árvore de consenso resultante da análise considerando os caracteres igualmente ponderados e parte dos multi-estado como ordenados. Ver texto para detalhes.

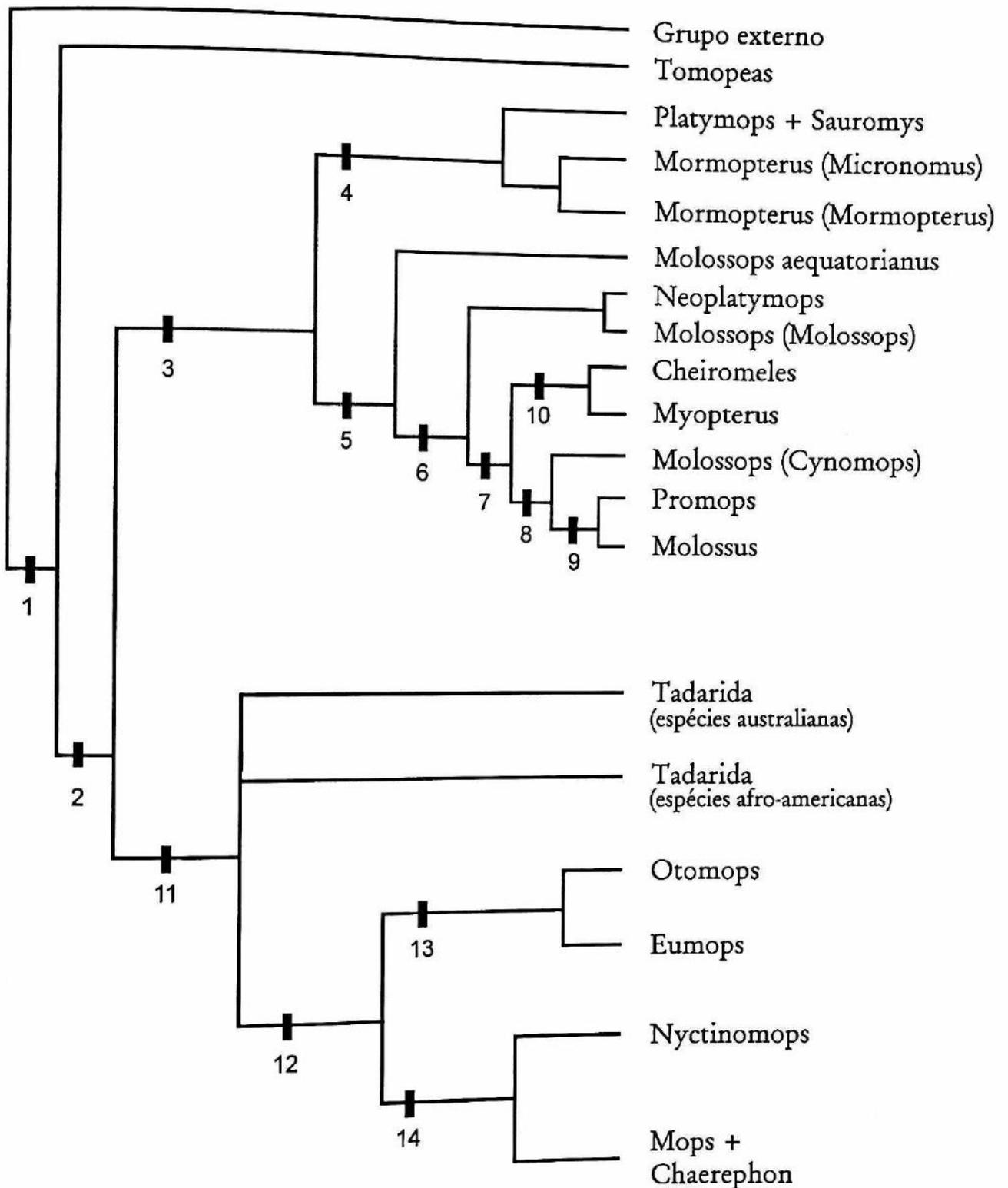


FIGURA 30. Árvore de consenso modificada da figura anterior (Figura 29). Vários grupos de espécies estão indicados apenas pelos seus nomes genéricos ou subgenéricos. Detalhes sobre o procedimento estão no texto.

Novamente as relações de adjacência indicam o parafiletismo de *Tadarida*, *Molossops*, *Chaerephon* e *Mops*. O primeiro gênero, nesse caso, não se mostrou tão fragmentado como na análise anterior, mas a não comprovação do monofiletismo entre as espécies australianas e as afro-americanas se repete e parece ser um ponto constante e robusto em qualquer análise. A denominação *Austronomus* por Iredale & Troughton (1934) para o grupo de espécies australianas de *Tadarida* deverá ser aplicada aqui. O gênero *Molossops* apresenta três agrupamentos distintos refletindo suas morfologias peculiares: o grupo denominado *Cabreramops* representado por *M. aequatorianus*, o grupo *Cynomops* composto por *M. greenhalli*, *M. planirostris* e *M. abrasus* e o grupo *Molossops*, que inclui a espécie-tipo *Dysopes temminckii*, composto por *M. neglectus* e *M. temminckii*; *Neoplatymops mattogrossensis* tem relações filogenéticas próximas ao último grupo de deverá ser considerado em um nível subgenérico. *Chaerephon* novamente só é monofilético com inclusão incondicional de *Mops*. O gênero monotípico *Xiphonycteris*, criado inicialmente por Dollman (1911) para referir-se à espécie *X. spurrelli*, e ampliado por Koopman (1975) com a inclusão de mais três espécies, não foi formado aqui e, portanto, ele deverá ser sinonimizado com *Mops* (ver também Freeman, 1981). *Eumops* apresenta relação próxima a *Otomops*. *Molossus* + *Promops* não ocupam uma posição basal como na análise anterior (Fig. 28, pág. 103), mas ambos se posicionam mais próximos filogeneticamente a *M. (Cynomops)*. Como já discutido, em qualquer análise considerada aqui, as posições de *Eumops* e *Molossus* + *Promops* divergem dos arranjos propostos por Freeman (1981), Legendre (1984a) e Hand (1990).

Os dois grupos de espécies que tradicionalmente compõem o gênero *Tadarida* (o australiano e o afro-americano) formam um clado (tricotomia) com *Otomops* + *Eumops* + *Nyctinomops* + *Chaerephon* + *Mops*. Em momento algum, *Tadarida brasiliensis* se posicionou isoladamente das outras espécies afro-americanas do gênero nem basalmente como sugerido por Legendre (1984a) e Hand (1990), o que impede o uso do nome *Rhizomops* criado pelo primeiro autor (Legendre, 1984a); esses dois pontos foram centrais na argumentação do autor para a criação do nome. De fato, a espécie-tipo de *Rhizomops*, *Nyctinomus brasiliensis*, é táxon irmão de *Tadarida teniotis* (= *Cephalotis teniotis*), espécie-tipo de *Tadarida*. Sendo ambos táxons irmãos, a consideração de *Rhizomops* como gênero distinto acarretaria em uma mudança nomenclatural

drástica com a descrição excessiva de nomes genéricos (ou subgenéricos) para este pequeno agrupamento envolvendo parte das espécies de *Tadarida* (*sensu stricto*).

O complexo formado por *Mormopterus*, *Platymops* e *Sauromys* mostrou-se monofilético corroborando os autores precedentes (p. ex., Freeman, 1981; Legendre, 1984a). Contudo, considerando o nível hierárquico e o padrão de ramificação (Fig. 30; pág. 107), o gênero *Mormopterus* sustenta uma divisão, no mínimo, subgenérica, revalidando assim o nome *Micronomus* criado por Iredale & Throughton (1934), para incluir as espécies que ocorrem na Austrália e ilhas adjacentes. *Platymops* inclui os táxons de crânio achatado e essa situação permitirá que sinonimize *Sauromys*. De modo geral, a topologia resultante dessa análise e da próxima, dividindo os molossíneos em dois grandes ramos basais é similar àquela apresentada por Freeman (1981).

#### *Caracteres ordenados e ponderação sucessiva*

Essa última análise utilizou a matriz original com 109 caracteres e táxons recentes resultando em duas ponderações consecutivas com 1223 e 1220 árvores igualmente parcimoniosas com comprimentos de 1047 e 1019 passos, índices de consistência 0.54 e 0.56 e, retenção 0.90 e 0.90, respectivamente. A terceira etapa apresentou os mesmos resultados que a segunda, estabilizando a análise. A Tabela IX mostra os valores relativos ("pesos") dados aos caracteres. A estrutura basal dicotômica da árvore de consenso desta análise (Fig. 31) é similar àquela empregando os caracteres multi-estado como não ordenados (ver Fig. 29, pág. 106 para comparação). A família Molossidae mostrou-se monofilética assim como os molossíneos. A subfamília Molossinae é novamente dividida em dois grandes agrupamentos; as diferenças entre essa análise e aquela considerando os caracteres igualmente ponderados estão na posição de *Otomops*, localizado nessa basalmente ao clado envolvendo *Tadarida*, *Nyctinomops*, *Eumops*, *Mops* e *Chaerephon* (Fig. 31). Com isso, *Eumops* está agora mais relacionado a *Nyctinomops* que a *Otomops*, mas continua mantendo sua posição distante do clado *Molossus* + *Promops*. O complexo formado por *Sauromys* + *Platymops* + *Mormopterus* mostrou-se monofilético o que concorda com as opiniões de Freeman (1981) e Legendre (1984a). O gênero *Tadarida*, que se posicionou mais basalmente aos tadaríneos nas análises anteriores agora ocupa uma posição

pouco mais derivada, embora o conceito de tadaríneos, como proposto por Legendre (1984a), não seja coincidente aqui. O parafiletismo de *Tadarida* é confirmado assim como o gênero *Molossops* (*sensu lato*). E por fim, os grupos mais derivados dentro dos tadaríneos são *Nyctinomops* + *Eumops* e *Chaerephon* + *Mops*. Novamente repete-se o parafiletismo de *Chaerephon* assim como as relações incertas entre as espécies que o compõem. O clado *Mops* se mostrou monofilético, mas como um subgrupo de *Chaerephon*; o grupo denominado *Xiphonycteris*, que inclui além de *X. spurrelli*, *M. thersites* e *M. nanulus*, em concordância parcial com a composição proposta por Koopman (1965) e El-Rayah (1981).

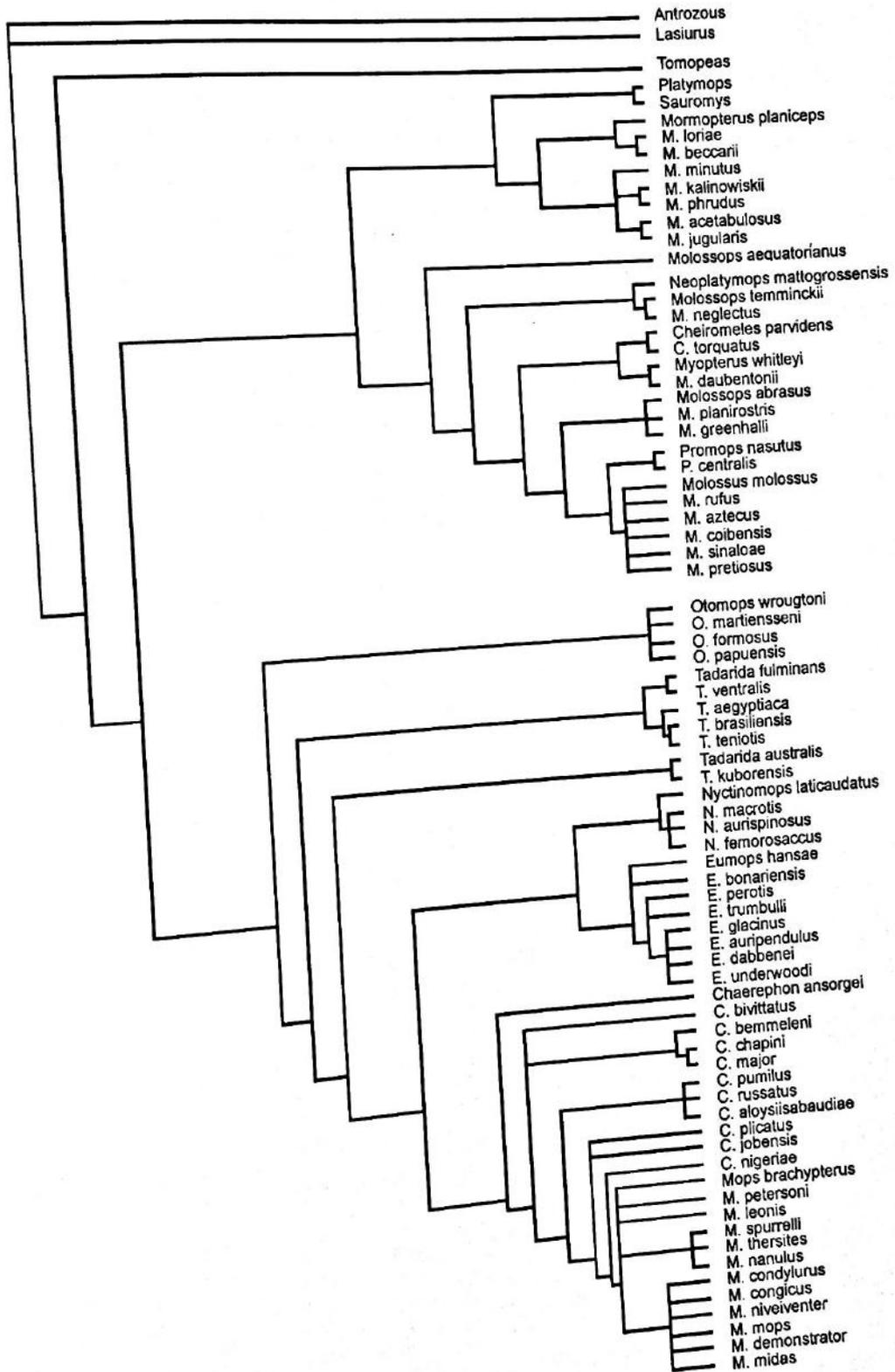


FIGURA 31. Árvore de consenso empregando o procedimento de ponderação sucessiva. Parte dos caracteres multi-estado foram tratados como ordenados. Ver texto para detalhes.

TABELA IX. Dados resultantes do esquema de ponderação sucessiva;  
 car: número do caráter, ci: índice de consistência, ri: índice de retenção.

car	valores ponderados	passos	ci	ri	car	valores ponderados	passos	ci	ri
1	4	2	0.5	0.92	56	10	1	1	1
2	3	5	0.4	0.95	57	2	2	0.5	0.75
3	4	2	0.5	0.83	58	1	7	0.14	0.82
4	4	2	0.5	0.91	59	1	4	0.25	0.72
5	1	5	0.2	0.89	60	2	7	0.28	0.86
6	2	7	0.28	0.92	61	1	20	0.2	0.82
7	4	2	0.5	0.88	62	1	5	0.2	0.88
8	2	3	0.33	0.8	63	10	1	1	1
9	10	1	1	1	64	2	6	0.33	0.71
10	10	1	1	1	65	10	3	1	1
11	4	2	0.5	0.94	66	10	1	1	1
12	10	1	1	1	67	2	3	0.33	0.71
13	2	9	0.22	0.77	68	2	3	0.33	0.68
14	4	2	0.5	0.92	69	4	2	0.5	0.85
15	10	1	1	1	70	1	7	0.28	0.61
16	4	4	0.25	0.93	71	3	5	0.4	0.83
17	2	4	0.27	0.84	72	1	5	0.2	0.87
18	2	11	0.25	0.78	73	10	1	1	1
19	2	8	1	0.78	74	2	6	0.33	0.88
20	10	1	0.66	1	75	2	7	0.28	0.8
21	6	6	1	0.94	76	2	3	0.33	0.71
22	10	2	0.5	1	77	2	4	0.25	0.86
23	4	2	0.33	0.94	78	3	2	0.5	0.75
24	1	3	1	0.33	79	2	3	0.33	0.77
25	10	1	1	1	80	2	6	0.33	0.8
26	10	1	1	1	81	2	3	0.33	0.8
27	10	1	0.5	1	82	4	2	0.5	0.96
28	3	2	0.66	0.75	83	2	3	0.33	0.71
29	5	3	0.28	0.83	84	1	20	0.15	0.81
30	2	7	-	0.87	85	10	1	1	1
31	0	-	0.2	indet.	86	10	1	1	1
32	1	5	1	0.83	87	0	27	0.11	0.52
33	10	1	0.5	1	88	10	1	1	1
34	4	2	0.2	0.8	89	4	2	0.5	0.88
35	1	5	0.16	0.66	90	10	1	1	1
36	1	12	0.2	0.76	91	10	1	1	1
37	1	5	0.16	0.75	92	3	5	0.4	0.93
38	1	6	0.25	0.83	93	2	3	0.33	0.8
39	1	4	0.25	0.75	94	1	6	0.16	0.75
40	2	4	0.25	0.91	95	10	1	1	1
41	1	4	1	0.72	96	2	3	0.33	0.81
42	1	10	0.2	1	97	2	3	0.33	0.81
43	0	5	1	0.42	98	10	1	1	1
44	10	1	0.33	1	99	10	1	1	1
45	2	3	0.33	0.6	100	10	1	1	1
46	3	3	1	0.92	101	4	2	0.5	0.9
47	10	1	0.25	1	102	4	2	0.5	0.83
48	2	4	0.50.2	0.85	103	2	3	0.33	0.77
49	3	2	0.33	0.75	104	3	3	0.33	0.93
50	1	10	1	0.38	105	2	6	0.33	0.81
51	2	3	0.16	0.85	106	1	6	0.16	0.73
52	10	1	0.5	1	107	1	4	0.25	0.7
53	1	12	0.2	0.8	108	10	1	1	1
54	4	2	1	0.83	109	10	1	1	1
55	1	10	0.5	0.77					

### "Bootstrap"

A árvore resultante da análise de "Bootstrap" está ilustrada na Figura 32. Para o cálculo dessa árvore, retirei as espécies de um mesmo gênero que sabidamente não apresentaram caracteres para a resolução interna do grupo na análise de parcimônia [ver matriz de caracteres e Figs 28 (pág. 106) e 30 (pág.111)]. Assim, os táxons *Otomops*, *Molossops* (*Cynomops*), *Molossus*, *Promops* e *Austronomus* foram representados por apenas uma, ou no máximo, um par de espécies. Procedi desta maneira para diminuir o número de táxons não informativos, permitindo que a análise fosse elaborada com êxito e mais rapidamente. Em referência especificamente à Figura 31, muitos ramos são representados apenas por um táxon (genérico), mesmo apresentando índice de "bootstrap"; isso deve-se ao fato que mais de uma espécie foi usada para o cálculo, mas que ilustrativamente representei apenas o gênero ou subgênero.

Como pode ser apreciada na Figura 31, a dicotomia basal nos Molossinae formada pela análise de parcimônia que será reconhecida aqui como a mais coerente (Fig. 30; pág. 107) não se repetiu, e o grupo composto por *Mormopterus*, *Myopterus*, *Cheiromeles*, *Platymops*, *Molossus*, *Promops* e *Molossops* (*sensu lato*), não se mostrou monofilético e distinto do outro ramo, os tadaríneos. Assim, todos esses gêneros se posicionam em uma grande politomia basal juntamente com os tadaríneos, com uma frequência de 88% de repetição. Alguns dos gêneros mencionados acima (p. ex., *Myopterus*, *Promops*, *Molossus* e *Cynomops*) tiveram índices elevados (acima 95%) indicando a robustez de seu monofiletismo. Em agrupamentos supra-genéricos, o ramo composto por *Mormopterus*, que inclui dois subgêneros, mais *Platymops*, mostrou um índice relativamente baixo (61%), mesmo considerando o seu monofiletismo bem sustentado pelos caracteres na análise de parcimônia (cinco; ver diagnose do ramo adiante) e reconhecido por todos os autores precedentes (p. ex., Freeman, 1981; Legendre, 1984a, 1985; Hand, 1990). *Promops* + *Molossus* têm bom suporte (94%) e *Neoplatymops* + *M. (Molossops)* 80%.

Particularmente aos tadaríneos, seu suporte de 75% mostra que esse índice é relativamente baixo considerando a elevada quantidade de caracteres que o sustentam na análise de parcimônia, muitos deles exclusivos (ver diagnose do ramo adiante). Entre os agrupamentos genéricos nos tadaríneos, *Tadarida* (excetuando as espécies australianas referidas nessa análise pelo nome *Austronomus*) foi quem mostrou o menor índice (56%), mesmo sendo formado em

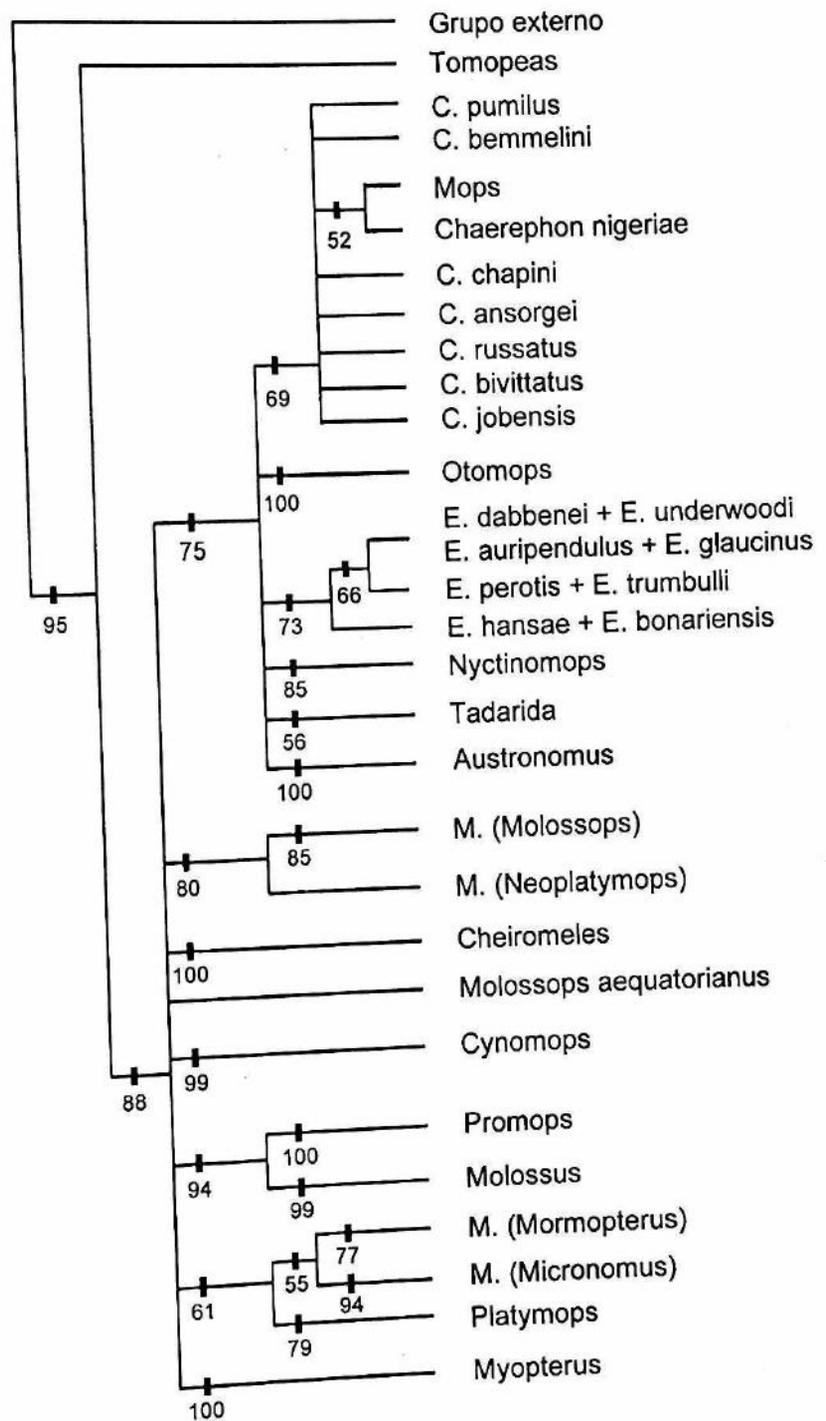


FIGURA 32. Árvore resultante da análise de "Bootstrap". Para detalhes, ver explanação no texto.

todas as análises empregando a parcimônia [Figs. 28 (pág.103), 29 (pág. 106) e 31 (pág. 111)]. O grupo mais conflitante em termos de resolução interna, *Mops* + *Chaerephon*, tem índice de 69% e *Eumops*, um grupo que, embora seja composto por espécies muito distintas entre, si nunca teve seu monofiletismo questionado, é suportado por um índice somente de 73%. Esse fato referente a *Eumops* também não reflete o número relativamente elevado de caracteres (nove, ver diagnose genérica adiante) sustentando o gênero na análise de parcimônia.

#### *Caracteres ordenados e ponderação sucessiva reversa*

A única etapa da aplicação do procedimento de pesagem reversa proposta por Trueman (1998) constou da exclusão de 29 caracteres (9, 10, 12, 15, 20, 22, 25, 26, 27, 33, 42, 44, 52, 56, 63, 65, 66, 73, 85, 86, 88, 90, 91, 95, 98, 99, 100, 108 e 109) que se mostraram não homoplásicos na análise anterior ( $ci = 1$ ). A nova análise de parcimônia a partir da nova matriz com 80 caracteres resultou em 1224 árvores fundamentais com comprimento de 388 passos e índices de consistência igual a 0.28 e retenção igual a 0.33. A distribuição dos caracteres na árvore de consenso resultante mostra que não há nenhum caráter com  $ci = 1$  e, portanto, não houve mais etapas deste procedimento. A árvore de consenso desta análise indica que a retirada dos 28 caracteres alterou profundamente a resolução em vários níveis da filogenia, resultando em uma grande politomia basal, onde tanto a família Molossidae quanto a subfamília Molossinae não tiveram reiterados seus monofiletismo. Os poucos agrupamentos presentes são pares de espécies caracterizando alguns gêneros reconhecidos pela taxonomia vigente ou pequenos clados com dois ou três táxons genéricos. São eles: *Otomops*, *Cheiromeles*, *Myopterus*, *Promops* + *Molossus*, *M. (Molossops)*, *M. (Cynomops)*, *Sauromys* + *Platymops* + *M. (Mormopterus)* + *M. (Micronomus)*, *Tadarida brasiliensis* + *T. teniotis* e *T. australis* + *T. kuborensis*. Apesar do gênero *Tadarida* estar fragmentado em vários pequenos grupos de espécies, a politomia não indica necessariamente seu parafiletismo; o mesmo ocorre com *Eumops* e com os grupos basais de molossíneos. Esse sinal filogenético alternativo mostra que o grau de exclusão de caracteres resultou em uma perda considerável de sentido biológico e, portanto, irrelevante para os propósitos deste estudo. De fato, para os grandes ramos, as sinapomorfias exclusivas (inequívocas) foram extraídas e os nós que elas sustentavam não permaneceram em detrimento de outras substitutas, um procedimento

relativamente comum em análises com muitos caracteres e homoplasias; dessa forma, os caracteres remanescentes não mostraram sinal filogenético sinapomórfico resultando em uma topologia alternativa.

#### *Congruência taxonômica x congruência de caráter*

Este tópico aborda resumidamente as questões referentes à congruência taxonômica *versus* a de caráter, embora haja um consenso, no presente, de que a segunda seja preferível para propor as relações de parentesco entre os organismos (Kluge, 1989; ver Wetterer *et al.*, 2000, especificamente para Phyllostomidae). De fato, a congruência de caráter não só lida com arranjos mais parcimoniosos dos dados, como também testa as hipóteses de homologia dos caracteres (através do teste de congruência) de determinado complexo, mediante análise mais ampla, incluindo outros conjuntos ou tipos de dados. Apesar da análise de congruência de caráter inicialmente referir-se ao emprego de fontes distintas de caracteres (p. ex., moleculares x morfológicos), a separação em complexos morfológicos pode ser considerado com tal. Abaixo, forneço as análises resultantes dos dados de dentição, craniana e morfologia externa separadamente e discuto os pontos de congruência entre elas.

A análise empregando apenas caracteres de morfologia externa e língua resultou em 1219 árvores igualmente parcimoniosas (comp. 104; CI = 0.46; RI = 91); aquela empregando dados de dentição em 1226 árvores (comp. 148; CI = 0.34; RI = 0.85); e a que utilizou apenas crânio teve 1225 árvores (comp. 104; CI = 0.46; RI = 0.91). Uma comparação entre os consensos de cada uma das três análises mostra que todos apresentam um reduzido grau de resolução dicotômica e que apenas um grupo esteve presente em todas as análises: *Tadarida kuborensis* + *T. australis*. Na primeira análise, os poucos pontos de resolução foram o monofiletismo do táxon *Cheiromeles*, *Myopterus*, *Otomops*, *Mormopterus* (*Micronomus*), e a formação dos grupos *M. (Molossops)* + *Neoplatymops* e *Nyctinomops* + *Eumops*. Houve a formação do clado composto por *M. (Cynomops)* + *Molossus* + *Promops*, mas as espécies desses dois últimos formam uma politomia e, portanto, o monofiletismo de cada gênero não foi confirmado. Molossidae e Molossinae se mostram monofiléticos.

Na segunda análise, empregando apenas caracteres dentários, a resolução é ainda pior que a primeira, pois resultou uma grande politomia basal e a não comprovação do monofiletismo de Molossinae. Novamente tem-se a formação de gêneros ou subgêneros isolados: *Myopterus*, *M. (Molossops)* (sem *Neoplatymops*), *Promops*, *M. (Cynomops)*, *Otomops* e *Nyctinomops*. Quanto à formação de grupos supra-genéricos, tem-se *Cheiromeles* + *Myopterus* e um amplo grupo formado por *Mormopterus* + *Sauromys* + *Platymops*, mas sem resolução dicotômica.

Embora a terceira análise apresente a melhor resolução dicotômica das três, o monofiletismo de Molossinae também não é evidenciado. Há uma dicotomia basal, onde por um lado, tem-se o clado *Promops* + *Molossus* e por outro, os demais táxons, incluindo *Tomopeas*, *Antrozous* e *Lasiurus*. *Tomopeas* posiciona-se em uma tricotomia subsequente juntamente com dois grandes clados: um composto por *Mormopterus* (*sensu lato*, mas sem resolução interna), *Platymops*, *Sauromys*, *Molossops* (*sensu lato*, mas de resolução interna incerta) e *Cheiromeles*; o outro clado é uma grande politomia incluindo os tadaríneos, mas com poucos pontos de resolução. *Myopterus* é monofilético; *Nyctinomops* não se mostra monofilético e *Otomops* o é somente pela inclusão de duas espécies do gênero anteriormente mencionado: *N. aurispinosus* e *N. macrotis*. O monofiletismo de *Eumops* só é confirmado mediante a inclusão das outras duas espécies de *Nyctinomops*, *N. laticaudatus* e *N. femorosaccus*. Indubitavelmente, os resultados das análises considerando os complexos morfológicos separadamente mostram-se deficientes para a proposição de relações de parentesco para os molossídeos. O mais importante a se ressaltar não se refere à baixa resolução dicotômica (o que já era esperado), mas sim a alguns dos resultados intrigantes. Por exemplo, as análises baseadas na dentição e no crânio não indicaram o monofiletismo de muitos gêneros sabidamente monofiléticos (p. ex., Miller, 1907; Freeman, 1981; Legendre, 1984a; Koopman, 1993, 1994), tais como *Eumops*, *Nyctinomops* ou mesmo a subfamília Molossinae (Simmons, 1998). Assim, o monofiletismo desses grupos só é garantido com a inclusão de todos morfológicos já estudados e muitas vezes, considerando uma combinação exclusiva deles pela falta de uma sinapomorfia exclusiva.

A baixa resolução dicotômica e o elevado grau de conflito entre elas e delas para com a análise empregando todos os caracteres juntos (Fig. 30, pág. 107), são questões de cunho

estritamente metodológico: a primeira refere-se à baixa relação entre número de caracteres (em torno de 35 para cada complexo) e de táxons (78); essa relação afeta diretamente o grau de resolução dicotômica (Sanderson & Donoghue, 1989). O segundo ponto resulta dos sinais filogenéticos distintos, quando aplicados complexos diferentes de caracteres. Como exemplo, a análise de Freeman (1981), apesar de ter sido baseada em poucos caracteres (nove), incluiu vários complexos o que resultou em uma árvore próxima da alcançada aqui (Fig. 30, pág. 107), embora os caracteres que sustentam os grupos em ambas sejam distintos. Legendre (1984a), por sua vez, empregou apenas caracteres dentários e, embora seus dados sejam robustos quanto à delimitação dos caracteres e o estudo da variação, o resultado é muito diferente daquele da presente análise.

#### *Breve discussão sobre as análises e conclusões gerais*

Após uma sumária explanação dos resultados das diversas análises de parcimônia utilizando o programa Hennig86 e uma matriz de 109 caracteres morfológicos [ver os cladogramas resultantes nas Figs. 28(pág. 103), 29-30 (págs. 106-107) e 31 (pág. 111)], tratarei neste tópico exclusivamente da busca de congruência entre elas. Após isso, escolherei uma das análises para uma discussão acerca da diferenciação dos caracteres e a proposição de uma classificação relevante para Molossidae. Há poucos pontos concordantes entre as análises, a maioria em níveis de inclusão menores, os quais referem-se à relação entre pares de gêneros reconhecidos pelo arranjo tradicional (Koopman, 1993): *Molossus* + *Promops*, *Cheiromeles* + *Myopterus*, *Chaerephon* + *Mops* e *Mormopterus* (*sensu lato*). O único ponto de concordância em um nível maior de inclusão refere-se à formação do clado *Otomops* + *Nyctinomops* + *Chaerephon* + *Mops* + *Tadarida* + *Eumops*. O mais interessante é a posição distante de *Eumops* em relação ao *Molossus* + *Promops*, visão esta discordante do que foi proposto pelas classificações precedentes (p. ex., Freeman, 1981, Legendre, 1984a; Hand, 1990), mas que esteve presente em todas as análises elaboradas e constantemente enfatizadas aqui.

Em linhas gerais, os resultados das análises, expressos aqui em árvores de consenso, mostram um elevado grau de conflito, principalmente entre a estrutura do cladograma resultante da matriz com caracteres multi-estado não ordenados (Fig. 28; pág. 103) em relação ao restante, que consideraram esses caracteres como ordenados (Figs. 30, pág 107, e 31, pág. 111).

Essa discrepância está centrada principalmente na divisão basal dos molossíneos em dois grandes ramos, como apresentada nas análises ordenando os caracteres (Figs. 29-31), contra uma estrutura de dicotomias consecutivas mostrada naquela não ordenando tais caracteres. Assim, faz-se necessária, pelo menos para uma primeira análise na distribuição dos caracteres e para a confirmação sobre as hipóteses de homologias propostas, a escolha de uma das árvores resultantes entre os vários procedimentos empregados. Evidentemente que esta escolha influencia diretamente nas interpretações acerca da sustentação dos ramos como também no teste e consideração das homologias e, conseqüentemente, no reconhecimento e diagnose dos táxons genéricos. Pela hipótese inicial de homologias primárias e as proposições baseadas em similaridade (topografia), a opção de ordenação dos caracteres faz-se perfeitamente aceita e a informação contida nela é de grande relevância. De fato, não há sentido considerar caracteres com estado(s) claramente intermediário(s), formando uma série linear de transformação, como não ordenados, contrariando as suposições metodológicas e conceituais iniciais. Seguindo essa linha de argumentação, a primeira análise é desconsiderada a partir deste ponto e as discussões sobre as hipóteses de homologias ficam restritas àquelas considerando os caracteres multi-estado ordenados. A análise com os caracteres multi-estado não-ordenados foi incluída aqui para informar e visualizar o grau de conflito quando empregando procedimentos diferenciados para a mesma matriz de dados.

Dentre as análises considerando a ordenação dos caracteres, há pouco conflito entre aquela utilizando ponderação igual e a sucessiva (Figs. 29, pág 106, e 31, pág. 111); portanto, uma nova escolha é necessária para o propósito do estudo respondendo as questões iniciais. Frente a isto, farei todas as considerações acerca das hipóteses de homologias e a proposição de uma classificação com base na análise com os caracteres igualmente ponderados (ver cladograma de consenso na Fig. 29), embora a análise empregando a ponderação sucessiva não deva ser descartada em momento algum e, sempre que pertinente, farei comparações. Apesar do procedimento de ponderação diferenciada estar intimamente ligado ao de parcimônia (p. ex., Kluge & Farris, 1969; Farris, 1969; Goloboff, 1995), a escolha pela árvore resultante da ponderação igual dos caracteres permitirá visualizar com mais clareza a diferenciação deles, assim como o grau de homoplasia apresentado por cada sem as modificações feitas resultantes do

processo de ponderação. Esta análise também permitirá fazer comparações diretas com aquelas previamente elaboradas para a família (p. ex., Freeman, 1981; Legendre, 1984<sup>a</sup>; hand, 1990), já que os três autores propuseram as relações de parentesco do grupo empregando, aparentemente, caracteres igualmente ponderados. Os fatores contra a consideração da ponderação sucessiva para a proposição de classificação e testes para hipóteses de homologias podem ser encontrados em Kluge (1997); um dos mais importantes refere-se à adição de informações sobre o conhecimento prévio dos caracteres (*ad hoc*) interferindo no teste das homologias; para questionamentos quanto ao uso desta análise para a classificação e decisões nomenclaturais, ver Wheeler (1986).

Devido ao grande tamanho da matriz, acrescido do conflito presente entre os complexos de caracteres, todas as análises elaboradas resultaram em saturação ("overflow"). Uma análise aleatória nas árvores fundamentais (uma vez que a verificação de todas as resultantes e em detalhes é inexecutável), mostra que os principais pontos de conflito estão localizados no complexo de espécie *Chaerephon* + *Mops*. A resolução inter-específica nesses dois grupos tem variado em uma magnitude, que o número de árvores geradas é elevado colaborando consideravelmente pelo aumento no número de cladogramas fundamentais. Por outro lado, isto é compensado pela ótima resolução dicotômica nos níveis supra-genéricos nos níveis mais inclusivos (Fig. 29, pág. 106).

A posição de *Mystacina* em relação aos Molossinae também merece um breve comentário, já que este gênero foi por um longo período de tempo, considerado grupo irmão de Molossidae, como já mencionado na Introdução. O gênero *Mystacina* foi alocado junto com os molossíneos por apresentar a cauda espessa e parcialmente livre do uropatágio. Esse caráter não é claramente homólogo, uma vez que o uropatágio nos molossídeos é curto e extensível, o que não ocorre em *Mystacina*. Também, enquanto que Molossidae mostra a cauda livre a partir da extremidade distal do uropatágio, *Mystacina* a tem perfurando a membrana dorsalmente. A pilosidade excessiva em *Mystacina* também diferencia sua região uropatagial e da cauda de Molossidae. Assim, esta relação próxima entre ambos os grupos é questionável e hipóteses alternativas já foram postuladas, tanto relacionando *Mystacina* a Noctilionidae (p. ex., Pierson *et al.*, 1986; Kirsch *et al.*, 1998) como aproximando *Tomopeas* e *Antrozous* aos tradicionais

Molossidae (Sudman *et al.*, 1994; Simmons, 1998). Embora eu não tenha me proposto a resolver esta questão, elaborei algumas análises preliminares (não incluídas aqui) utilizando todos os caracteres possíveis referentes aos complexos analisados e *Mystacina*. Tais análises sempre resultaram na posição mais distante de *Mystacina* em relação aos Molossidae; o gênero ora se posicionou mais próximo a *Lasiurus* ora na tricotomia *Antrozous* – *Mystacina* – (*Lasiurus* + Molossidae), mas nunca diretamente relacionado aos molossídeos. Embora *Mystacina* supostamente compartilhe uma série de caracteres apomórficos com determinados táxons de Molossinae, como a região do uropatágio e dos pés, as hipóteses de homologias foram falseadas na análise de congruência e o gênero mostrou de fato, uma série de homoplasias com a referida família.

### 3. CLASSIFICAÇÃO

A classificação que forneço abaixo, baseada na filogenia (Figs. 29-30; págs. 106-107), é mista, composta dos dois esquemas comumente empregados, o de subordinação e de seqüenciação (ver Nelson, 1972; Farris, 1976; Wiley, 1979; Amorim, 1997). A única exceção refere-se às subtribos Molossina e Mopsina, onde forneço somente os nomes dos gêneros e, portanto, essas partes não refletem fielmente o padrão de ramificação resultante e o esquema de classificação deve ser acompanhado da visualização da Figuras 29 e 30. O esquema proposto busca ser o mais coerente, informativo e simples possível evitando redundâncias e novidades nomenclaturais, principalmente na criação excessiva de nomes e categorias supragenéricas. Devido à não abrigatoriedade do emprego de nomes para todos os níveis hierárquicos, a subfamília Molossinae, a mais rica em gêneros e espécies e que mostra um padrão de ramificação acentuado, não tem a indicação de categorias taxonômicas vigentes, desde subfamília até gênero (p. ex., subtribo e grupos de espécies); nem todas as dicotomias foram referidas nominalmente, expressando fielmente todas as informações contidas neste sistema filogenético e, portanto, impossibilitando a reconstrução direta das relações filogenéticas entre os gêneros. Essa incompatibilidade, já reconhecida, entre filogenia e sistema nomenclatural, resulta em alguma perda de informação. Devido à assimetria no nível subfamiliar, os táxons basais mostram uma acentuada redundância e tanto o nome, como a definição da subfamília Tomopeatinae, são os mesmos em níveis inferiores. A classificação que expressa as relações de parentesco como indicadas pelo cladograma nas Figuras 29 e 30 segue abaixo. O emprego do termo *sedis mutabilis* segue Wiley, 1979.

FAMÍLIA MOLOSSIDAE Gervais, 1855

SUBFAMÍLIA TOMOPEATINAE Miller, 1907

Gênero *Tomopeas* Miller, 1900

SUBFAMÍLIA MOLOSSINAE Gervais, 1855

TRIBO MOLOSSINI Gervais, 1856

SUBTRIBO MORMOPTERINA trib. nova

Gênero *Platymops* Thomas, 1906

Gênero *Mormopterus* Peters, 1865

Subgênero *Mormopterus* Peters, 1865

Subgênero *Micronomus* Iredale & Troughton, 1934

SUBTRIBO MOLOSSINA Gervais, 1855

Gênero *Cabreramops* Ibañez, 1981

Gênero *Molossops* Peters, 1865

Subgênero: *Neoplatymops* Peterson, 1965

Subgênero *Molossops* Peters, 1865

Gênero *Cheiromeles* Horsfield, 1924

Gênero *Myopterus* Geoffroy, 1818

Gênero *Cynomops* Thomas, 1920

Gênero *Promops* Gervais, 1855

Gênero *Molossus* Geoffroy, 1805

TRIBO TADARIDINI Legendre, 1984a *sedis mutabilis*

SUBTRIBO AUSTRONOMINA trib. nova

Gênero *Austronomus* Iredale & Troughton, 1934

SUBTRIBO TADARIDINA Legendre, 1984a *sedis mutabilis*

Gênero *Tadarida* Rafinesque, 1814

SUBTRIBO MOPSINA trib. nova *sedis mutabilis*

Gênero *Nyctinomops* Miller, 1902

Gênero *Mops* Lesson, 1842

Gênero *Chaerephon* Dobson, 1874

Gênero *Eumops* Miller, 1906

Gênero *Otomops* Thomas, 1913

#### 4. ANÁLISE DE CARACTERES E DIAGNOSE DOS RAMOS SUPRAGENÉRICOS

Esse tópico visa discutir a otimização e polarização dos caracteres na árvore de consenso (Figs. 29-30; págs. 106-107) objetivando a visualização de suas diferenciações e o suporte dos diversos ramos e diagnose dos táxons terminais, baseado em apomorfias. Indiscutivelmente, um dos tópicos mais importantes a ser tratado nesta seção, refere-se aos testes para hipóteses de homologias propostas mediante a distribuição mais parcimoniosa dos caracteres sobre o padrão de ramificação resultante (teste de congruência). Faço algumas comparações sobre o modo de codificação e delimitação dos caracteres com os trabalhos prévios de Freeman (1981), Legendre (1984a, b; 1985) e Hand (1990). Em toda a indicação numérica do caráter, o sinal de asterisco indica homoplasia por convergência ou paralelismo, R denota reversão e o número entre parêntesis, o estado do caráter quando este for multi-estado. A ausência de qualquer sinal indica exclusividade do estado do caráter.

Família Molossidae (Nó 1; Fig. 29, pág. 105) – A família Molossidae, como proposta por Simmons (1998), é composta pelas subfamílias Molossinae (= Molossidae, *sensu* Koopman, 1984) e a monotípica Tomopeatinae, representada pelo gênero *Tomopeas*. O ramo é suportado pela presença de pelo menos 20 caracteres: redução do lobo mediano interno da orelha (17), proximidade das bordas internas das orelhas [18 (1)], presença de antetrágeo (20\*), presença de um lobo mediano dorsal na língua (33), incisivos superiores retos (38), hipocone nos M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> desenvolvidos [53(2)], presença da pós-protocrista no M<sup>2</sup> (58), pré-metacrista com metade do comprimento da pós-paracrista no M<sup>3</sup> [61(3)], processo de redução dos lobos dos incisivos inferiores externos de três para dois [65(1)], raízes do PM<sub>3</sub> dispostas diagonalmente na mandíbula [70 (1)\*], pós-metacristídeo dos molares inferiores intermediários entre nictalo e miotodontia [71 (1)], ectotimpânico distante do petroso (89), fissura basicoclear moderadamente larga [92(1)], presença da placa na fossa subarcuata (93), desenvolvimento da crista lateral da bula (94), ausência do processo do basiesfenóide (96), presença de uma concavidade no basioccipital (97), redução no processo coronóide (107), epitróclea desenvolvida (108) e a fusão da última vértebra cervical e a primeira torácica (109). A maioria destes caracteres que sustentam o nó também aparece no ramo análogo resultante da análise com ponderação sucessiva; os únicos caracteres

que sustentam o ramo apenas na análise com ponderação igual foram: 17, 18(1) e 71. A análise de “bootstrap” indicou uma frequência elevada de 95% deste clado de fato ocorrer (Fig. 32, pág.114).

A fusão da última vértebra cervical e a primeira torácica tem sido considerada como indicadora de grau de parentesco estreito entre os Molossinae e *Tomopeas* desde Miller (1907), e de fato, ele é uma sinapomorfia inequívoca unindo ambos os táxons. Nenhum outro grupo de Chiroptera apresenta essas vértebras fusionadas. O lobo mediano na língua também já havia sido proposto como uma apomorfia de Molossinae (Gimenez, 1993). Embora *Lasiurus* apresente uma pequena elevação na região média-dorsal da língua (Fig. 10, pág. 50), ela não caracteriza o lobo como definido aqui; os molossíneos não só mostram uma elevação e um destaque maior como há a presença de um sulco em sua base. Caracteres como a tendência de estreitamento do ectotimpânico (que será discutido mais adiante), redução no número de lobos dos incisivos inferiores e o desenvolvimento da epitróclea do úmero são caracteres considerados derivados inequivocamente para Molossidae. A condição sinapomórfica dos dois primeiros caracteres para molossídeos está sendo registrada pela primeira vez aqui. Os incisivos inferiores externos com dois lobos estão presentes em *Tomopeas* indicando um estado intermediário de transformação entre uma série contendo todos os incisivos mandibulares trilobados, como na maioria dos Vespertilionoidea, Nataloidea e *Antrozous*, e um estado, cujos dentes são todos bilobados, como encontrado em Molossinae (Fig. 17, pág. 72). O grau mais derivado, com a fusão dos lobos (ou perda), é encontrado somente em *Cheiromeles* caracterizando uma condição autapomórfica para o gênero. Por outro lado, o desenvolvimento na extremidade do úmero em Chiroptera mostra uma relativa variação intergenérica (ver Smith, 1972). *Tomopeas* apresenta claramente uma epitróclea desenvolvida em forma de gancho, aspecto considerado singular aos molossíneos; essa condição também está presente, embora em menor grau, em *Lasiurus* e ela pode estar relacionada ao tipo de vôo deste gênero, que é análogo aos molossíneos. Os demais táxons analisados, de hábito insetívoro (*Mystacina*, Natalidae, Vespertilionidae, Antrozoidae, etc.), mostram uma epitróclea reduzida. Esse caráter, aliado às orelhas arredondadas e espessas presentes em *Lasiurus*, indica uma semelhança entre este gênero e os molossíneos *Molossus*,

*Cynomops* e *Promops*; ambos caracteres estão envolvidos diretamente com o voo rápido e sustentado dos gêneros em questão.

A cauda estendendo-se além da borda distal do uropatágio (2 vértebras) também é vista aqui como um estado intermediário do caráter entre uma cauda contida inteiramente no uropatágio (como em Vespertilionidae e Nataloidea) e uma cauda estendendo-se muitas vértebras além da borda inferior da membrana (como em Molossinae). Mesmo assim, esse caráter é visto com menos exclusividade, pois ele está presente em outros grupos de Microchiroptera (p. ex., *Rhinopoma*). O uropatágio em *Tomopeas* é tipicamente vespertilionídeo, sendo longo e delgado; assim, não só a cauda apresenta diâmetro reduzido, diferentemente daquela registrada para Molossinae, onde a estrutura é coberta por uma espessa membrana, como sua cobertura é delgada. A condição mostrada por *Mystacina* também é diferente dos molossídeos, pois a cauda não está livre a partir da borda distal do uropatágio, mas perfurando-o dorsalmente, como encontrado nos Emballonuridae e alguns Phyllostominae, embora em um grau mais acentuado. De fato, as características mais marcantes relativas ao complexo da cauda, são o uropatágio cobrindo a estrutura caudal e sua capacidade contrátil. Esta flexibilidade certamente é derivada para Molossinae, como será visto adiante.

Os molares tetracuspídeos também constituem um caráter sustentando o monofiletismo de Molossidae, embora nunca tenha sido explicitamente colocado por autores precedentes. O hipocône está presente de forma desenvolvida em *Tomopeas* e nos grupos basais de ambos os ramos de Molossinae [*Tadarida (sensu lato)* e o clado *Sauromys* + *Platymops* + *Mormopterus*]. Assim, a condição derivada da dentição molariforme com quatro cúspides dentro de Microchiroptera corrobora a visão tradicional que sempre considerou molares tricuspídeos como primitivos para os vários grupos de mamíferos (p. ex., Simpson, 1945; Hershkovitz, 1977); contudo, essa afirmação não pode ser extrapolada para toda a família em níveis hierárquicos menos inclusivos. De fato, molares tetracuspídeos surgem somente em Molossidae, entre os representantes de um grande clado composto pelas famílias Antrozoidae, Vespertilionidae, Natalidae, Furipteridae, Mystacinidae e Thyropteridae, todas com dentição tipicamente tricuspídea, e reverte secundariamente em gêneros como *Molossus*, *Otomops*, *Cynomops* e *Promops*. É importante ressaltar que essa polarização apriorística em qualquer nível hierárquico

e o excessivo peso dado a determinados caracteres dentários pode ser falseada pelas novas hipóteses filogenéticas para Archonta, cujo dente tetracuspídeo mostra-se primitivo para a ordem e o dente tricuspídeo, derivado para Microchiroptera (Novacek, 1987; Simmons & Geisler, 1998). De mesma forma, os gêneros molossídeos, cujos molares superiores apresentam-se tricuspídeos, ou quando tetra, com hipocone bem reduzido, posicionam-se mais derivados nos vários níveis de universalidade entre o genérico e o subfamiliar dentro da família. O mesmo pode ser referido ao número elevado de dentes, o que não implica necessariamente em plesiomorfia, embora os mamíferos mais basais o possuam (p. ex., entre os Metatheria).

Outros caracteres que sustentam o ramo no presente trabalho, mas que nunca foram considerados por autores precedentes, embora faça sentido biológico, são o eixo diagonal das raízes dos pré-molares inferiores na mandíbula e a presença de um antetrágeo desenvolvido. A fissura basicoclear larga, resultando no distanciamento acentuado da bula auditiva em relação ao resto do crânio, é uma condição derivada entre os microquirópteros e o complexo da bula auditiva em Molossidae é digno de considerações adicionais. Alguns aspectos das modificações da bula dentro de Chiroptera já foram discutidos por Novacek (1987, 1991) e Simmons & Geisler (1998). Embora Novacek (1981) tenha centrado seu estudo sobre os aspectos da ossificação coclear, dividindo-a em dois principais grupos, fanerocóclea e criptocóclea, o autor comentou sobre a estrutura geral da bula e o grau de isolamento desta em relação aos outros componentes cranianos. Novacek sugeriu que o estado de caráter “bula isolada” é uma condição primitiva para a subordem, pois esse estado é encontrado nos grupos mais basais de Microchiroptera. Meu estudo evidenciou que Emballonuridae (ao menos, *Saccopteryx*, *Pteropteryx* e *Diclidurus*), considerado grupo basal para a subordem (Koopman, 1984, Simmons, 1998), apresenta o petroso muito próximo aos ossos basicranianos que o circundam; registrei o mesmo estado para os vespertilionídeos *Myotis* e *Lasiurus*, e também *Antrozous*. Todos esses táxons mostram um alargamento acentuado da fenestra piriforme, mas não da fissura basicoclear propriamente dita. Quando os caracteres são distribuídos na árvore, é possível claramente traçar a tendência na forma e disposição da bula para molossídeos e esta parece singular a este grupo dentro de Chiroptera, talvez atingindo o maior grau de modificações já registrado para a ordem. Uma bula primitiva, como aquela presente em Megachiroptera e nos Microchiroptera basais, mostra-se

mais compacta como já exposto acima, e mais aderida ao crânio, principalmente na região da placa formada pelos ossos basiesfenóide e basioccipital. Outro aspecto aparentemente derivado para Molossidae é a tendência na redução da largura do ectotimpânico concomitantemente com seu distanciamento do osso petroso. Isto resulta em uma maior exposição deste último osso, condição esta não encontrada em Vespertilionoidea e *Antrozous*, onde o ectotimpânico basicamente encobre o petroso, e somente uma reduzida porção, a mais interna, fica exposta. Aparentemente, todo este complexo surge na base dos molossíneos e reverte em alguns grupos, como *Myopterus*, *Molossus*, *Promops* e *Cheiromeles*. Coincidentemente, os quatro táxons não apresentam as fossas basiesfenóides (ou quando as tem, é de forma reduzida), mostram crânios mais altos, com a caixa craniana acentuadamente abaulada, e compactos com redução no comprimento do rostro e na fileira de dentes superiores (exceto *Myopterus*).

Entre os caracteres que se mostraram apomórficos para Molossidae, mas que necessitam de averiguação quanto à sua condição derivada, estão: a redução no dobramento interno das orelhas (1), a proximidade das bordas internas das mesmas [18 (1)], os incisivos superiores retilíneos (c. 38), presença da pós-protocrista no  $M^2$  (58), pré-metacrista do  $M^3$  medianamente desenvolvida [61 (3)], bula auditiva fechada pela placa subarcuata (93), presença da crista labiríntica na bula (94), ausência do processo basiesfenóide (96), basioccipital com concavidade lateral (97) e o processo coronóide reduzido (107). Todos esses caracteres sustentam o ramo dos Molossidae, mas não estou convicto sobre a sua condição apomórfica, pois são muito plásticos e estão presentes em um número elevado de táxons que não foram incluídos nesta análise. Assim, eles necessitam de análises morfológicas mais refinadas e de maior amplitude taxonômica para sua confirmação. Também, muitos caracteres foram inaplicáveis devido à impossibilidade de seu estudo por falta de material (p. ex., os relativos à bula auditiva); assim, o excesso de interrogações influencia na posição derivada e colocada basalmente no cladograma.

Subfamília Tomopeatinae – Este ramo inclui apenas um gênero monotípico (ver também Simmons, 1998) e somente um caráter se mostrou derivado para o táxon: presença de uma cúspide desenvolvida no cingulo póstero-lingual dos incisivos superiores (43). Este caráter

também aparece em *Platymops setiger*, *Tadarida australis*, *T. kuborensis*, *T. ventralis*, *Mormopterus loriae*, *M. beccarii* e *M. planiceps*.

Subfamília Molossinae (Nó 2; Fig. 30, pág. 107) – O ramo equivale à tradicional família Molossidae (*sensu* Koopman, 1984) sendo sustentado por uma série de caracteres inequívocos, muitos deles já encontrados na literatura especializada (p. ex., Miller, 1907; Vaughan, 1970; Freeman, 1981; Legendre, 1984a; Simmons, 1998). Todos os caracteres, excetuando o [18(1)], foram comuns a ambas as análises considerando ponderações distintas: regiões da borda superior do rinário (11) e entre as narinas [13(2)] circundadas por algum tipo de verruga; redução do antetrágeo [22(1)]; uropatágio flexível, reduzido (26) e espesso (27); vibrissas longas nos dedos (28) e escova lateral de pêlos [29(2)] nos pés; presença de glândula gular [30(1)]; redução da eocrista nos incisivos superiores (39); presença do metacôneo no M<sup>3</sup> (62); dois lobos em todos os incisivos inferiores [65(2)]; perda do cíngulo lingual nos incisivos inferiores (67); incisivos inferiores posicionados à frente dos caninos (68); presença do lacrimal desenvolvido (79); e surgimento de fossas basiesfenóides isoladas da região da bula auditiva [87(1)]. O “bootstrap” indicou uma frequência de 88% de ocorrência deste clado (Fig. 32; pág. 114).

Caracteres, tais como o rinário circundado por verrugas e redução no tamanho do antetrágeo e no número de lobos nos incisivos inferiores, parecem inequívocos na sustentação do grupo e estão sendo propostos pioneiramente como sinapomorfia aqui. As narinas dos molossíneos são tão complexas em termos de presença de verrugas, quanto aquelas dos Phyllostomidae na região dos lábios inferiores (ver Vizzoto & Taddei, 1973; Gimenez, 1996; Husson, 1962); essa característica está presente na maioria dos gêneros basais de Molossini e em todos os Tadarini. A posição dos incisivos inferiores também pode indicar monofiletismo devido ao seu arranjo ímpar nos molossíneos, o que confere a maior proximidade das bordas internas dos caninos. De fato, não só a disposição, mas também a forma dos incisivos superiores, pode ser considerada peculiar a Molossinae, como pode ser averiguado em sua condição alongada, curva no seu eixo longitudinal e reduzidos, principalmente os externos. Também. O conjunto exclusivo do complexo Uropatágio-cauda já detalhado anteriormente é considerado sinapomórfico para a subfamília.

Os caracteres que se mostraram derivados, mas que necessitam de confirmação após estudos mais abrangentes, são: 39, 67 e 79. Todos eles são relacionados ao complexo da dentição e a condição apomórfica é questionada aqui, mesmo considerando os diversos níveis hierárquicos. Tais caracteres estão presentes em vários grupos de Chiroptera, desde os primitivos Emballonuridae até Vespertilionoidea, passando pelos Noctilionoidea, principalmente nos filostomídeos insetívoros (tradicional subfamília Phyllostominae, Koopman, 1984); uma análise mais global é necessária e sua condição derivada pode estar relacionada a problemas de amostragem taxonômica e variação nos táxons do grupo externo. O caráter 79 também necessita de averiguação quanto à sua condição no suporte do ramo em discussão. Quanto à disposição das orelhas (c. 18), os táxons do grupo externo (incluindo *Tomopeas*) e a maioria dos Vespertilionoidea, as têm completamente separadas; entre os gêneros de Molossinae, apenas *Mormopterina*, *Molossops* e *Cheiromeles* mostram orelhas distantes; uma proposta alternativa à condição apomórfica do caráter para Molossinae seria seu surgimento independentemente em *Tomopeas* e outros grupos molossíneos mais derivados.

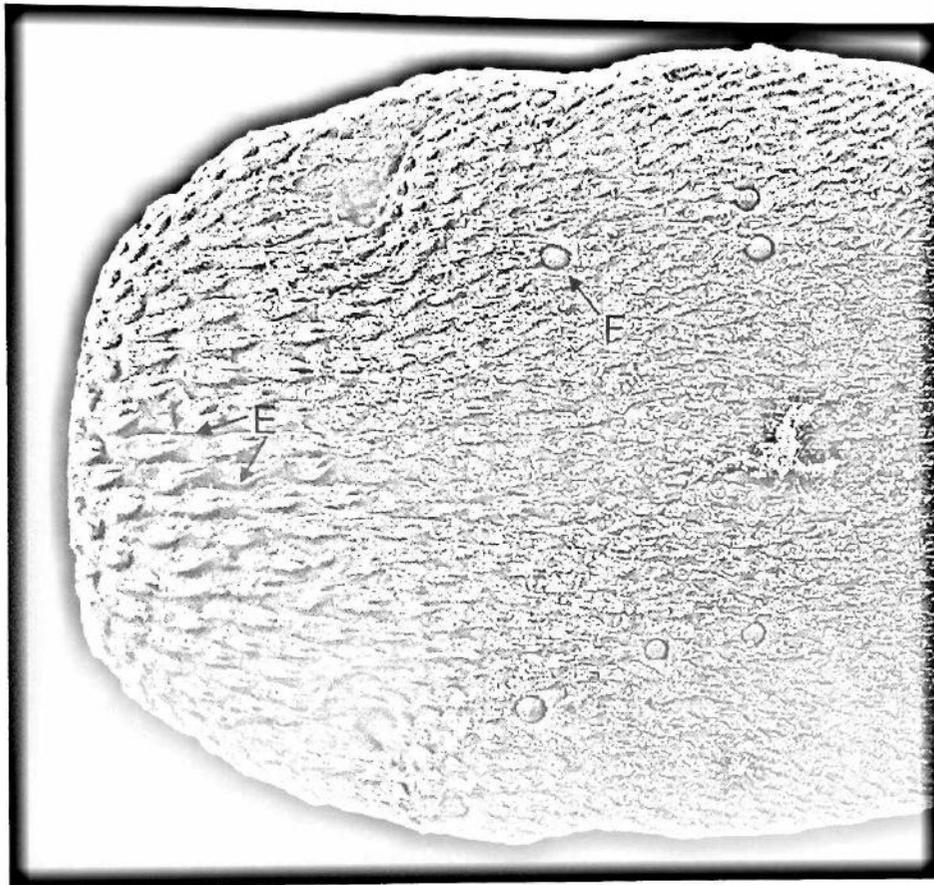
Ryan (1991a,b) sugeriu dois caracteres penianos adicionais, a glândula alongada e cônica e o prepúcio fino e retrátil, como derivados para molossíneos. Concordo com o autor, embora minha análise para este complexo tenha sido mais superficial que a do autor. Contudo, adiciono um terceiro caráter, a presença de longos pêlos na porção dorso-apical da glândula originando-se da pequena glândula prepucial, como autapomorfia da família. Este tufo de longos pêlos está presente tanto em machos como fêmeas de todos as espécies molossíneas estudadas por mim.

A posição basal de *Mormopterus* (e gêneros correlatos) e *Tadarida* nos dois principais ramos molossíneos é interessante, pois ambos apresentam muitos caracteres ímpares em relação ao restante dos microquirópteros insetívoros (p. ex., Emballonuridae, Nataloidea e Vespertilionoidea), principalmente na morfologia facial e dentária. Contudo, muitas das características, ou são homoplásicas entre os dois agrupamentos e, portanto, autapomórficas para cada um deles, ou surgem em um nível mais inclusivo na análise, em *Tomopeas*, e nesse caso, plesiomórfica para a subfamília. Além dos caracteres registrados aqui, *Tadarida* mostra uma língua com as papilas escamiformes anteriores franjadas (Fig. 33), encontradas também nos Vespertilionoidea e Nataloidea, contra uma estrutura cônica presente na maioria dos

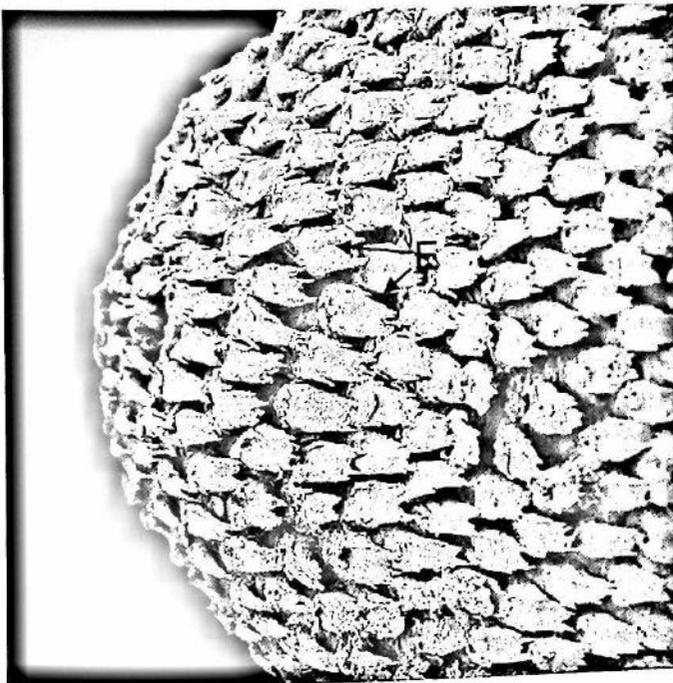
molossíneos derivados (ver Fig. 33). Os dados citogenéticos (números diplóide e fundamental) compilados da literatura (Dulic & Mutere, 1973; Warner *et al.*, 1974; Bickham, 1979; Willig & Knox Jones, 1985; Smith *et al.*, 1986; McBee *et al.*, 1986; Baker *et al.*, 1988; Morielle-Versute *et al.*, 1996) e plotados na Tabela X também agregam com a posição basal de *Mormopterus* e *Tadarida*. Os dados mostram que a maioria dos táxons molossídeos estudados tem 2N igual a 48 e *Antrozous*, 46; a similaridade entre ambos, e a presença de 2N igual a 48 nos grupos mais basais de Molossinae indicam que Warner *et al.* (1974) e Morielle-Versute *et al.* (1996) podem estar corretos quanto à condição primitiva deste número diplóide para a subfamília. O conhecimento dos dados cariotípicos de *Tomopeas* seria interessante para confirmar essa proposição.

TABELA X. Dados cariológicos compilados da literatura. 2N = número diplóide; NF = número fundamental.

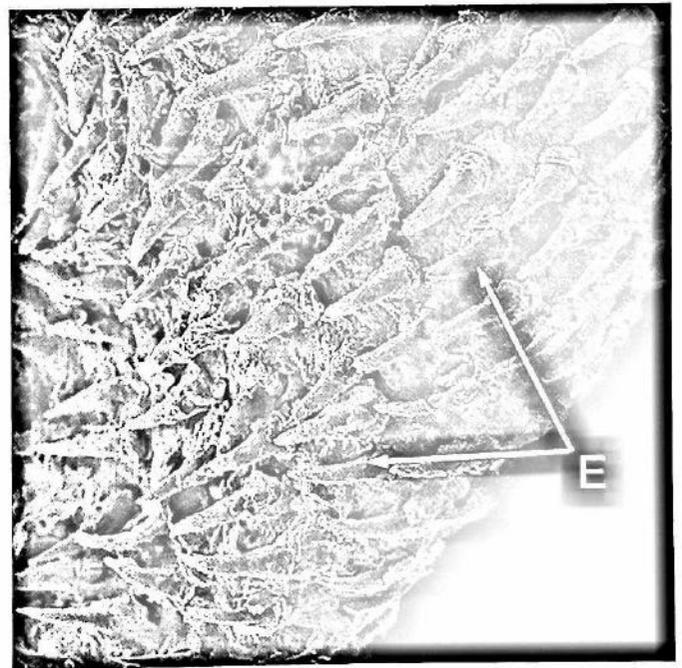
ESPÉCIE	2N	NF	ESPÉCIE	2N	NF
<i>Lasiurus cinereus</i>	28	48	<i>Mops brachypterus</i>	48	54
<i>Antrozous pallidus</i>	46	50	<i>M. condylurus</i>	48	66
<i>Chaerephon pumilus</i>	48	58	<i>M. demonstrator</i>	48	54
<i>C. ansorgei</i>	48	66	<i>M. nanulus</i>	48	54
<i>C. bivittatus</i>	48	54	<i>M. petersoni</i>	48	54
<i>C. plicatus</i>	48	54	<i>M. spurrelli</i>	48	64
<i>C. aloysiisabaudiae</i>	48	66	<i>Mormopterus kalinowskii</i>	48	56
<i>Eumops auripendulus</i>	42	62	<i>Neoplatymops mattogrossensis</i>	48	?
<i>E. glaucinus</i>	38-40	64	<i>Nyctinomops aurispinosus</i>	48	?
<i>E. perotis</i>	48	56-58	<i>N. femorosaccus</i>	48	60
<i>E. underwoodi</i>	48	56	<i>N. laticaudatus</i>	48	58-64
<i>Molossops temminckii</i>	42-48	68	<i>N. macrotis</i>	48	56-58
<i>M. (Cynomops) abrasus</i>	34	64	<i>Otomops martiensseni</i>	46	56
<i>M. (Cynomops) greenhalli</i>	34	60	<i>Platymops setiger</i>	48	54
<i>Molossus molossus</i>	48	58-64	<i>Promops nasutus</i>	40	54
<i>M. aztecus</i>	48	58	<i>P. centralis</i>	48	58
<i>M. rufus</i>	48	56-64	<i>Tadarida brasiliensis</i>	48	54-56
<i>M. sinaloae</i>	48	58	<i>T. fulminans</i>	48	54



a



b



c

FIGURA 33. Região ântero-dorsal da língua mostrando as duas formas de papilas escamiformes: monófilas e franjadas. E = papilas escamiformes; F = papilas fungiformes; a: *Lasiurus cinereus* (MZUSP 1324), b: *Tadarida brasiliensis* (MZUSP 15444) e c: *Nyctinomops laticaudatus* (MZUSP 18986).

Tribo Molossini (Nó 3; Fig. 30, pág. 107) - O ramo é sustentado por cinco caracteres, sendo dois derivados por reversão e dois por surgimento independente em outros táxons. Os caracteres diagnósticos são: lateral da face com protuberâncias (1), rostro curto [74(2)], presença de crista lacrimal, porém reduzida [80(1)\*], processo paraoccipital medianamente desenvolvido [105(1)] e presença de crista mastóidea (106). Além destes caracteres, outros três [21(2), 76, 107<sup>R</sup>] suportam o ramo na análise com ponderação sucessiva. Um simples teste subtraindo caracteres deste ramo para verificação indireta de sua robustez mostrou que ele é consideravelmente estável; esses testes evidenciaram que, mesmo com retirada de até três caracteres quaisquer simultaneamente (dos cinco derivados), resultou em um ramo inalterado. Por outro lado, na análise de "bootstrap" esse clado não se formou e os gêneros que o compõem estão incluídos em uma grande politomia juntamente com a tribo Tadaridini (que será abordada mais adiante).

De todos os caracteres que sustentam o ramo, a presença de uma crista mastóidea desenvolvida (c. 106) pode ter sua condição apomórfica questionada em qualquer nível supragenérico dentro de Molossinae, uma vez que ela ocorre em vários grupos de Chiroptera e uma análise global é requerida para testar sua condição homóloga no nível mostrado aqui. O mesmo pode ser dito para o encurtamento rostral extremo [74(2)]. Por outro lado, as protuberâncias epidérmicas faciais (c. 1; Fig. 2, pág. 23) são peculiares a alguns táxons molossíneos e podem ser consideradas uma indicação de monofiletismo do grupo em discussão, embora haja uma reversão secundária nos táxons mais derivados da mesma linhagem (Nó 7; Fig. 30, pág. 107).

Subtribo Mormopterina (Nó 4; Fig. 30, pág. 107) - Esse clado apareceu nas duas análises considerando os caracteres ordenados e na de "Bootstrap" [Figs 29 (pág. 107), 30 (pág. 111) e 31 (pág. 114)] corroborando a opinião dos autores precedentes quanto ao seu monofiletismo (p. ex., Freeman, 1981; Legendre, 1984a; 1985; Hand, 1990). Cinco caracteres definem esse clado: face lingual dos incisivos plana (37\*), dois pré-molares superiores por hemimaxila (48\*), pré-metacrista do M<sup>3</sup> ultrapassando a pós-protocrista em tamanho [61(4)], miotodontia nos molares inferiores [71(0)<sup>R</sup>] e processo coronóide largo e alto [108(1)<sup>R</sup>]. Desses,

apenas os caracteres 61 e 71 aparecem no ramo empregando a ponderação sucessiva. Como no clado acima, a retirada de até três caracteres quaisquer concomitantemente não resulta no colapso do ramo. Na análise de “Bootstrap”, o grupo teve uma frequência relativamente baixa de ocorrência (61%) (Fig. 32, pág.114).

O desenvolvimento máximo do  $M^3$  (Fig. 16, pág. 68), embora esteja presente em grupos basais de Chiroptera, sobretudo nos Emballonuridae, mostra-se derivado neste nível hierárquico dentro de Molossinae (a vasta maioria de Vespertilionoidea, se não todos, e Molossoidea, apresentam  $M^3$  reduzidos em algum grau). É importante ressaltar que apesar de estar empregando um termo demasiadamente generalizado para alguns caracteres, sua delimitação envolve um estudo de seus componentes separadamente na tentativa de traçar as homologias primárias. Este é o caso típico dos terceiros molares superiores, que quando ditos desenvolvidos, necessariamente incluem a presença de todas as cúspides principais e as cristas relacionadas, além seus respectivos tamanhos relativos (ver descrição dos caracteres 59 a 61). Isto não denota uma separação dos molares em classes generalizadas. Esse também foi o procedimento adotado por Legendre (1984a,b; 1985) em sua descrição detalhada da morfologia dentária de molossídeos, em oposição a Freeman (1981), que delimitou os caracteres basicamente em aparência geral. Fazendo isto, a autora equivocou-se no estudo das homologias nas diversas estruturas dentárias e subestimou a variação existente nos vários tipos de molares superiores, resultando em perda de informação.

A presença do processo coronóide alto (c. 107), embora se mostre como uma reversão secundária, pois está presente em *Antrozous* e nos nós basais de Molossidae, é considerado nesse nível de abrangência, como apomórfico. Os outros dois caracteres, a face plana dos incisivos superiores (c. 37) e dois pré-molares superiores (c. 48) estão presentes em outros grupos molossíneos (p. ex., *Tadarida*) e dependem de futuras análises para definir suas condições, se homoplásticas e/ou apomórficas.

Entre os caracteres que se mostraram sinapomórficos para o clado na análise empregando a ponderação sucessiva, a presença da miotodontia (c. 71) é digna de nota. Embora plesiomórfica em Molossidae, esta condição pode ter sido revertida neste ponto ou pode ter surgido independente em Mormopterini e *Antrozous*. Legendre (1984a) tem considerado a

miotodontia como derivada para parte do grupo *Mormopterus*, presente em *Platymops*, *Sauromys* e variável em *M. (Mormopterus)* e *M. (Micronomus)*, o que concordaria com a segunda situação.

Subtribo Molossina (Nó 5; Fig. 30, pág. 107) – Esse clado é definido por apenas três sinapomorfias, sendo duas delas (c. 5 e 84), comuns às duas análises empregando os esquemas de ponderação distintos. Como caracteres derivados, tem-se a presença de pêlos curvos e de ápice dilatado na lateral da face (c. 5\*), antetrágo triangular [21(2)\*] e a ausência de reentrância palatal [84(3)\*]. Esses caracteres não parecem apresentar nenhum problema quanto à sua condição apomórfica, principalmente aqueles singulares dentre os Vespertilionoidea e Molossoidea, como o primeiro (c. 5) e o último (c. 84). Na análise empregando a ponderação sucessiva, os mesmos dois caracteres sustentam o ramo (c. 5 e 84), acrescido da ausência (perda secundária) da pré-metacrista no  $M^3$  [c. 61(0)<sup>R</sup>]. Embora a análise de “Bootstrap” não tenha mostrado a formação desse agrupamento, a retirada de até dois, dos três caracteres acima mencionados, não resultou no colapso do clado, o que questiona as análises empregando procedimentos que manipulam drasticamente a matriz original de caracteres.

*Molossops* + *Cynomops* [= *Molossops (Cynomops)*] + *Cheiromeles* + *Myopterus* + *Promops* + *Molossus* (Nó 6; Fig. 30, pág. 107) – Esse ramo é composto pelos mesmos táxons do grupo anterior, subtraindo-se *Molossops aequatorianus*. Os sete caracteres que sustentam o nó são: presença de pêlos subnasais de ápice dilatado [6(2)\*], região internasal lisa [13(0)<sup>R</sup>], orelhas distintamente separadas [18(0)<sup>R</sup>], antetrágo liso (23\*), incisivos superiores com a face curva (38<sup>R</sup>),  $M^1$  e  $M^2$  tetracuspídeos, mas com hipocone reduzido [52(0)<sup>R</sup>] e hipocone posicionado sobre a plagiocrista no  $M^1$  e  $M^2$  [54(0)]. Esse grupo não se formou na análise de “Bootstrap” (Fig. 32; pág.114).

Dos caracteres que sustentam o ramo, aqueles relacionados aos incisivos se mostram consideravelmente plásticos, tanto entre os molossíneos, como nos Molossoidea e Vespertilionoidea, e sua condição derivada necessita de estudos mais abrangentes. Por outro lado, a tendência na redução do hipocone nos molares superiores, até sua perda completa nos grupos mais derivados (p. ex., *Myopterus*, *Cynomops*, *Molossus* e *Promops*), indica a condição

miotodontia como derivada para parte do grupo *Mormopterus*, presente em *Platymops*, *Sauromys* e variável em *M. (Mormopterus)* e *M. (Micronomus)*, o que concordaria com a segunda situação.

Subtribo Molossina (Nó 5; Fig. 30, pág. 107) – Esse clado é definido por apenas três sinapomorfias, sendo duas delas (c. 5 e 84), comuns às duas análises empregando os esquemas de ponderação distintos. Como caracteres derivados, tem-se a presença de pêlos curvos e de ápice dilatado na lateral da face (c. 5\*), antetrágo triangular [21(2)\*] e a ausência de reentrância palatal [84(3)\*]. Esses caracteres não parecem apresentar nenhum problema quanto à sua condição apomórfica, principalmente aqueles singulares dentre os Vespertilionoidea e Molossoidea, como o primeiro (c. 5) e o último (c. 84). Na análise empregando a ponderação sucessiva, os mesmos dois caracteres sustentam o ramo (c. 5 e 84), acrescido da ausência (perda secundária) da pré-metacrista no M<sup>3</sup> [c. 61(0)<sup>R</sup>]. Embora a análise de “Bootstrap” não tenha mostrado a formação desse agrupamento, a retirada de até dois, dos três caracteres acima mencionados, não resultou no colapso do clado, o que questiona as análises empregando procedimentos que manipulam drasticamente a matriz original de caracteres.

*Molossops* + *Cynomops* [= *Molossops (Cynomops)*] + *Cheiromeles* + *Myopterus* + *Promops* + *Molossus* (Nó 6; Fig. 30, pág. 107) – Esse ramo é composto pelos mesmos táxons do grupo anterior, subtraindo-se *Molossops aequatorianus*. Os sete caracteres que sustentam o nó são: presença de pêlos subnasais de ápice dilatado [6(2)\*], região internasal lisa [13(0)<sup>R</sup>], orelhas distintamente separadas [18(0)<sup>R</sup>], antetrágo liso (23\*), incisivos superiores com a face curva (38<sup>R</sup>), M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> tetracuspídeos, mas com hipocone reduzido [52(0)<sup>R</sup>] e hipocone posicionado sobre a plagiocrista no M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> [54(0)]. Esse grupo não se formou na análise de “Bootstrap” (Fig. 32; pág.114).

Dos caracteres que sustentam o ramo, aqueles relacionados aos incisivos se mostram consideravelmente plásticos, tanto entre os molossíneos, como nos Molossoidea e Vespertilionoidea, e sua condição derivada necessita de estudos mais abrangentes. Por outro lado, a tendência na redução do hipocone nos molares superiores, até sua perda completa nos grupos mais derivados (p. ex., *Myopterus*, *Cynomops*, *Molossus* e *Promops*), indica a condição

apomórfica dos molares tricuspídeos no nível hierárquico que estou tratando. Tanto esse caráter, como o rinário liso, é claramente reversões secundárias, pois todos os molossídeos basais apresentam o rinário rodeado de verrugas e molares tetracuspídeos; todo o restante dos quirópteros que analisei mostra rinário liso e dentição molariforme tricuspídea. A presença de pêlos subnasais de ápice dilatado é singular a esse grupo e a *Mops*. Na ponderação sucessiva, os caracteres relacionados aos molares superiores não são vistos como sinapomórficos para o clado em questão.

A questão da definição do hipocone nos molares superiores ainda é controversa, pois a condição homóloga entre uma estrutura que se origina sobre o protofofo e outra que se posiciona distante desta crista, apenas conectado pela entocrista, ainda não foi confirmada. Assim, táxons com estados intermediários de desenvolvimento ou posição, podem apresentar sua proposição de homologia dificultada. Esse é o caso específico de *Molossus*, *Promops*, *M. (Cynomops)*, codificado aqui como não tendo a estrutura, e *M. (Molossops)* e *Neoplatymops* como a apresentando reduzida (comparar os molares na Fig. 14, pág. 63). Para me certificar que, qualquer que fosse minha proposição de homologia, o referido clado ainda se formaria, codifiquei o caráter “hipocone no M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup>” de duas maneiras distintas: considerando *M. (Molossops)* e *Neoplatymops* como não tendo a estrutura e outra, no caminho inverso, como *Molossus*, *Promops* e *M. (Cynomops)* que o apresentam de forma reduzida. Uma reanálise de ambas as codificações resultaram na posição inalterada dos táxons, indicando que, embora o caráter possa ser diagnóstico para o clado, ela não é direta e exclusivamente o responsável pelas relações propostas aqui e o suporte do referido ramo.

*Cheiromeles* + *Myopterus* + *Cynomops* + *Molossus* + *Promops* (nó 7; Fig. 30, pág. 107) – Esse clado é caracterizado por quatro reversões secundárias: face lisa, sem protuberâncias ou pregas cutâneas (c. 1<sup>R</sup>), borda superior do rinário lisa, sem verrugas (11<sup>R</sup>), M<sup>2</sup> sem pós-metacrista (c. 58<sup>R</sup>) e perda do metacone no M<sup>3</sup> (c. 62<sup>R</sup>). O ramo apresenta vários aspectos peculiares nas relações filogenéticas dos molossídeos, incluindo a proximidade de *Molossus* + *Promops* com *Myopterus* + *Cheiromeles* e mais ainda com *Cynomops*; isto indica o parafiletismo do complexo *Molossops (sensu lato)*. A posição desses gêneros é conflitante com a opinião de Freeman (1981)

que considerou *Molossops* (*sensu lato*) monofilético e *Molossus* + *Promops* mais relacionado aos tadaríneos. Ela é também conflitante com Legendre (1984a) por considerar *Cheiromeles* derivado dentro dos molossíneos, em vez de basal à subfamília. Este grupo não se formou na análise de “Bootstrap” (Fig. 32, pág. 114).

*Cynomops* + *Promops* + *Molossus* (nó 8; Fig. 30, pág. 107) – Esse agrupamento contraria todas as proposições acerca das relações de *Promops* + *Molossus* e pela indicação do parafiletismo de *Molossops*, como discutido nos tópicos anteriores. O ramo é definido por seis apomorfias: lateral da face simples, sem pêlos modificados ( $5^R$ ), orelhas ovaladas, mais que pontiagudas [ $16(1)^*$ ], dobra mediana na orelha desenvolvida ( $17^R$ ), encurtamento da segunda falange do dedo IV ( $32^*$ ), perda do hipocone nos  $M^1$  e  $M^2$  [ $53(0)^R$ ], redução do talonídeo no  $M_3$  ( $72^R$ ).

Dentre os caracteres apomórficos, o 17 pode ser considerado frágil para diagnosticar o clado, uma vez que a dobra mediana surge como autapomorfia para Molossidae, mas não estou de fato certo dessa condição apomórfica e seu surgimento na base do grupo. Os demais caracteres mostram-se confiáveis e indicam o distanciamento entre *Molossops* (*sensu stricto*) e *M* (*Cynomops*). De fato, o aspecto geral da face e dentição em *M*. (*Cynomops*) indica uma relação mais próxima desse a *Molossus* que a *Molossops* típico. Assim, o único caráter que realmente une *Cynomops* a *Molossops* é a presença de uma crista rostral devido à fusão do lacrimal com a porção zigomática do maxilar. Contudo, este caráter também está presente em Mormopterina e mostrou-se homoplásico mediante o teste de congruência. O trago cônico apareceu como sinapomorfia unindo os três gêneros em questão, na análise empregando a ponderação sucessiva, mas ambíguo naquela considerando os caracteres com mesmo peso.

*Promops* + *Molossus* (nó 9; Fig. 30, pág. 107) – Esse é um dos ramos mais robustos e melhor sustentados nesta análise, mostrando 17 caracteres apomórficos (13 em comum com a análise empregando a ponderação sucessiva). O clado é caracterizado pela elevada densidade de pêlos subnasais curvos e de ápice dilatado ( $7^*$ ), presença de uma quilha proeminente no focinho (15), orelhas unidas em um ponto comum na frente [ $18(2)^*$ ], redução das papilas médio-posteriores na língua ( $34^R$ ), eocrista do incisivo superior desenvolvida ( $39^R$ ), disto-estilo dos

incisivos superiores posicionado lateralmente (40\*), presença de uma crista sagital anterior desenvolvida (75\*), rostro completamente liso lateralmente, sem o lacrimal [79(0)<sup>R</sup>] e a porção zigomática do maxilar (80<sup>R</sup>), ossos ectotimpânico e petroso muito próximos (89<sup>R</sup>), ectotimpânico largo [90(0)<sup>R</sup>], osso petroso liso, sem prolongamento na face interna ao crânio (91<sup>R</sup>), perda da crista labiríntica (94<sup>R</sup>), presente de um processo no basiesfenóide (96<sup>R</sup>), placa forma pelos ossos basioccipital e basiesfenóide plana, sem uma concavidade próxima à bula (97<sup>R</sup>), forame eseno-palatino posicionado lateralmente (101\*) e processo paraoccipital extremamente reduzido [105(0)<sup>R</sup>]. O único caráter exclusivo ao clado é o 16. Esse ramo surgiu com uma frequência de 94% na análise de “Bootstrap” (Fig. 32, pág. 114).

A pilosidade subnasal acentuada, embora homoplásica, é um caráter conspícuo que está presente analogamente apenas em *Myopterus*. As orelhas unidas em um ponto comum, entre uma série de táxons cujas bordas internas da estrutura são, no geral, bem separadas, constituem um bom indício de monofiletismo entre os dois gêneros. A presença das cristas sagitais anterior e posterior desenvolvidas também é notória nos dois táxons, embora ela esteja presente de forma mais reduzida em algumas espécies de *Mops*. Por outro lado, a ausência ou redução extrema de processos laterais do crânio é uma característica incomum entre os molossíneos, mesmo considerando que a maioria dos gêneros de Vespertilionoidea e Nataloidea a possui. De fato, o crânio muito alto e abaulado (Fig. 20b, pág. 80) e rostro muito curto, aliados à presença de uma crista sagital elevada, sugere o alojamento de uma potente musculatura na região do basicrânio (principalmente na altura dos parietais), e isto provavelmente compensa a ausência e/ou redução dos processos laterais, como o paraoccipital e o mastóide. Esta conjunção de características presente em *Molossus* e *Promops* é singular dentro de Molossinae.

*Cheiromeles* + *Myopterus* (nó 10; Fig. 30, pág. 107) – Esse clado parece robusto por surgir nas várias análises elaboradas e ser suportado por um número elevado de sinapomorfias; ele também foi reconhecido por Freeman (1981), mas não por Legendre (1984a). Os dez caracteres que definem o ramo são: perda de plagiocônule (57<sup>R</sup>), redução do cingulo ântero-lingual (59\*), um incisivo inferior [64(2)\*], presença de uma bacia nos incisivos inferiores devido ao alargamento do cingulo póstero-lingual (67<sup>R</sup>), presença de um entoconídeo mo M<sub>3</sub> (73),

opistocrânio prolongado ( $78^R$ ), fissura basicoclear estreita [ $92(0)^R$ ] e a presença de uma lâmina lateral no processo pterigóide (100). A robustez do clado pode ser indicada pela exclusividade de dois caracteres a este grupo (c. 73 e 100), embora contradito pela análise de “Bootstrap”, onde o clado foi não se formou (Fig. 32, pág. 114). Os mesmos caracteres diagnosticam o ramo na análise empregando a ponderação sucessiva. Dos caracteres reversos, o opistocrânio prolongado parece um bom caráter, pois dentre todos os grupos analisados, ele está presente apenas em *Cheiromeles*, *Myopterus* e *Antrozous*, esse último, um táxon claramente mais distante dos molossíneos.

Tribo Tadaridini (nó 11; Fig. 30, pág. 107) – Esse ramo basicamente coincide, em composição, ao que Legendre (1984a) denominou de Tadarinae, exceto pela ausência de *Mormopterus* e a presença de *Eumops*. O clado como um todo é bem suportado, não só pela sua formação em todas as análises elaboradas, como também pelos próprios caracteres, muitos deles exclusivos ao grupo. O clado é definido por 11 sinapomorfias (oito presentes também na análise empregando a ponderação sucessiva), sendo quatro exclusivas. Os caracteres que são suporte para o ramo são: lábios superiores muito pregueados [2(2)], extensíveis (10) e com a presença de uma escova de pêlos subnasais longos e delgados (9), orelhas largas e arredondadas [ $16(2)^*$ ] com a dobra mediana desenvolvida ( $17^R$ ), borda superior das orelhas com verrugas pontiagudas [19(1)], disto-estilo dos incisivos superiores posicionado distalmente ao eocone ( $40^*$ ), dois pré-molares superiores ( $48^*$ ), pós-paracrista do  $M^3$  desenvolvida [ $60(2)^*$ ], fissura basicoclear atingindo o grau máximo de largura [92(2)] e forame oval redondo ( $104^*$ ). Aqueles caracteres que também se comportaram como derivados na análise empregando ponderação sucessiva (2, 9, 10, 16, 19, 60, 92 e 104) são considerados aqui como boas sinapomorfias para o grupo. O ramo aparece na análise de “Bootstrap” com uma frequência de 75% (Fig. 32; pág.114), mas suas relações internas não foram sustentadas, como aquelas resultantes da análise de parcimônia.

As orelhas com verrugas cutâneas pontiagudas, embora não estejam presentes em alguns grupos de espécie (principalmente em *Eumops*), surgem na base do clado e podem ser reconhecidas como um caráter derivado neste nível hierárquico. O caráter relacionado à bula auditiva (c. 92) é peculiar a determinados grupos de molossíneos, e como discutido

anteriormente, são vistos aqui como o grau máximo de derivação. Embora o grupo apareça em ambas as análises empregando esquemas de ponderação diferenciados, as relações internas são distintas. Os pontos mais notórios de incongruência são a posição mais basal de *Otomops* e a conseqüente variação nas relações de parentesco de *Nyctinomops*, ora com *Eumops* ora com *Chaerephon* + *Mops*, resultantes da análise com ponderação sucessiva.

A subfamília Tadarinae criada por Legendre (1984a) incluía *Tadarida*, *Chaerephon*, *Mops*, *Otomops*, *Nyctinomops*, *Rhizomops* (= *Tadarida* americano) e *Mormopterus* (incluindo *Sauromys* e *Platymops*). Como caracteres diagnósticos aos tadaríneos, segundo Legendre (1984a: 426), estariam: incisivos longos, retos e distantes entre si e dos caninos, molares superiores tetracuspídeos com hipocone bem desenvolvido (exceto *Otomops*), incisivos inferiores bilobados e molares que podem ser miotodontes, mas no geral, nictalodontes. Uma análise mais criteriosa sobre os procedimentos empregados para a distribuição dos caracteres e sua polaridade mostra que os incisivos bilobados não caracterizam os tadaríneos como sugerido por Legendre, uma vez que esta condição é primitiva para o nível considerado por ele; se a otimização fosse elaborada corretamente pelo autor, ela seria sinapomórfica para as linhagens Tadarinae e Molossinae como definidas por Legendre. Aqui, esse caráter se mostrou sinapomórfico para a subfamília Molossinae (*sensu* Simmons, 1998). O mesmo pode ser dito para a dentição tetracuspídea presente em *Eumops*, e ignorada pelo autor, e a nictalodontia.

De fato, o que claramente define os tadarínios aqui é o conjunto de caracteres presentes na face, como forma e posição das orelhas, morfologia das narinas e pilosidade e dobramentos cutâneos faciais.

Subtribo Austronomina – Esse ramo, composto por *Tadarida Australis* e *T. kuborensis*, representa não só a subtribo, mas também o gênero *Austronomus*, revalidado aqui; por essa situação, o grau de redundância é máximo e a diagnose do gênero (e do ramo) será fornecida mais adiante. O gênero *Tadarida* é dividido no presente estudo em dois ramos distintos: as espécies australianas de um lado e as afro-americanas (exceto *T. teniotis* que se distribui ao longo da porção sul da Ásia) de outro. Em todas as análises de parcimônia, assim como na de

“Bootstrap”, o gênero *Tadarida* (*sensu lato*) tem seu parafiletismo indicado e, portanto, a revalidação de *Austronomus* se faz coerente e segura.

Subtribo Tadarina - Esse ramo composto pelas espécies *Tadarida Fulminans*, *T. ventralis*, *T. teniotis*, *T. brasiliensis* e *T. aegyptiaca* apresenta a mesma situação redundante que a anterior, pois representa ao mesmo tempo uma subtribo e o gênero *Tadarida* (*sensu stricto*); assim a apresentação de sua diagnose também será fornecida durante a descrição dos gêneros mais adiante. Na análise de “Bootstrap” o agrupamento apareceu com uma frequência baixa (56%) (Fig. 32; pág.114).

Subtribo Mopsina (nó 12; Fig. 30, pág. 107) - Esse ramo é sustentado somente por dois caracteres: orelhas unidas em um ponto comum sobre a cabeça [18(2)\*] e o estreitamento da reentrância palatal [84(1)\*]. O primeiro caráter surge independentemente em *Molossus* + *Promops* e *Myopterus*; o segundo mostrou-se muito variável, desaparecendo em *Eumops* (estado 3) e com vários estados no grupo incluindo *Mops* + *Chaerephon*. Como já mencionado acima, as relações internas aos Tadarini são variáveis entre as análises de parcimônia com empregando esquemas de ponderação distintos e clado não foi mostrada pelo “Bootstrap” (Fig. 32, pág. 114), e portanto, todo o grupo se apresenta colapsado nessa segunda análise. Assim, acredito que as relações internas dessa tribo são frágeis e caracteres complementares são necessários para a melhor definição.

*Otomops* + *Eumops* (nó 13; Fig. 30, pág. 107) - O referido ramo também é sustentado por apenas dois caracteres: disto-estilo nos incisivos superiores posicionados posteriormente (40<sup>R</sup>) e fossas basiesfenóides profundas [87(3)\*]. O processo de aprofundamento das fossas basiesfenóides (c. 87) ocorre independentemente no clado em questão e em *Myopterus* e *Chaerephon russatus*. Contudo, nas espécies mais derivadas de *Eumops* ocorre um processo inverso onde as fossas basiesfenóides se tornam mais rasas (estado 2). A questão mais interessante nesse ramo refere-se à inclusão de *Eumops* nos Tadarini; apesar de alguns caracteres, como o comprimento da falange, ausência de dobramentos cutâneos faciais e palato fechado, sem

reentrância, estarem presentes também em *Molossus* e *Promops*, como sugerido por Freeman (1981), eles se comportam como homoplasias nesse estudo. A morfologia das orelhas, narinas, pilosidade facial, dentição molariforme e morfologia dos forames claramente relacionam *Eumops* a *Tadarida* e gêneros correlatos (p. ex., *Chaerephon* e *Nyctinomops*).

*Chaerephon* + *Mops* + *Nyctinomops* (nó 14; Fig. 30, pág. 107) – Este ramo é sustentado pelos seguintes caracteres: o antetrágeo cônico [21(2)\*], glândula gular ausente [30(0)R] e papilas fungiformes laterais dispostas linearmente (35\*). O primeiro caráter também ocorre em *Neoplatymops*, *Molossops aequatorianus*, *Myopterus* e *Eumops*. A ausência de glândula gular indica uma reversão secundária. Considerando os poucos caracteres, o elevado grau de homoplasia deles e a não formação do referido clado na análise empregando a ponderação sucessiva, esse ramo não me parece robusto. A análise de “Bootstrap” indicou uma frequência de 69% (Fig. 32, pág. 114).

*Caracteres ambíguos* – Após a otimização dos caracteres, discorrerei sobre aqueles que se mostraram ambíguos. Não incluí esses caracteres ambíguos em nenhuma diagnose, seja ela para os gêneros e espécies, ou para ramos mais abrangentes; exceções foram consideradas apenas para aqueles caracteres que mostraram ambigüidade somente em parte de sua distribuição, e neste caso, otimizei e considerei na diagnose apenas a parte inequívoca.

O caráter 23, a ausência de pêlo no trago, apresenta ambigüidade em parte de sua distribuição: 1) ele pode surgir no nó 6, na base dos Tadaridini (Fig. 30, nó 11; pág. 107) e reverter no grupo de *Tadarida* composto pelas espécies afro-americanas ou 2) surgir independentemente em *Austronomus*, *Eumops* e *Mops* + *Chaerephon*. Ambas alternativas somam três passos. Em quaisquer das opções, o caráter é sinapomórfico para o ramo representado pelo nó 6.

O caráter 36, posição relativa entre os ápices dos incisivos superiores, também apresenta ambigüidade em parte de sua distribuição e mostra três possíveis otimizações: 1) o estado 2 do caráter pode surgir independentemente em *Neoplatymops* + *M.* (*Molossops*), *Molossops* (*Cynomops*) e *Promops* e o estado 1 em *Myopterus*; 2) o estado 2 pode surgir na base do grande clado formado

a partir de *Neoplatymops* + *M. (Molossops)*, com estado 1 em *Myopterus* e reverter independentemente (estado 0) em *Molossus* e *Cheiromeles*; 3) a terceira otimização possível seria o surgimento do estado 1 em *Myopterus* e o estado 2 independentemente em *Neoplatymops* + *M. (Molossops)* e no clado composto por *M. (Cynomops)* + *Promops* + *Molossus* (nó 8) acrescido de uma reversão secundária (estado 0) no último táxon. Todas as opções têm quatro passos.

O caráter 76, achatamento craniano, também tem os problemas de otimização restritos à subtribo Mormopterina (Fig. 30, nó 4; pág. 107). 1) O crânio achatado pode ter surgido na base no clado e se tornado mais abaulado (reversão) nas espécies australianas de *Mormopterus* ou 2) o achatamento surgiu independentemente em *Mormopterus (sensu stricto)* e no clado *Platymops* + *Sauromys*. Ambas alternativas mostram dois passos.

O caráter 81, a fusão do lacrimal com a porção zigomática do maxilar formando uma crista na região ântero-lateral do crânio, pode 1) ter surgido na base dos Molossini (Fig. 30, nó 3; pág. 107) e revertido independentemente em *Myopterus* e *Platymops* + *Sauromys*; a otimização alternativa seria 2) o surgimento independentemente em *Mormopterus (sensu lato)* e a partir de *Molossops aequatorianus* (Fig. 30, nó 5; pág. 107), com posterior reversão em *Myopterus*. Ambas as otimizações são possíveis com três passos.

O caráter 82, presença do processo superior na região nasal, 1) pode surgir na base dos Molossinae (Fig. 30, nó 2; pág. 107) e reverter independentemente em *Otomops* e no grande clado a partir de *Molossops aequatorianus* (Fig. 30, nó 5; pág. 107) ou 2) surgir independentemente em Mormopterina (Fig. 30, nó 4; pág. 107) e Tadaridini (Fig. 30, nó 11; pág. 107), com reversão posterior em *Otomops*. Ambas alternativas mostram três passos.

O caráter 83, alargamento da placa do etmóide, pode 1) surgir na base do clado a partir de *Neoplatymops* + *M. (Molossops)* (Fig. 30, nó 6, pág. 107) e reverter independentemente em *Myopterus* e *Molossus* + *Promops* ou 2) surgir independentemente em *Neoplatymops* + *M. (Molossops)*, *M. (Cynomops)* e *Cheiromeles*. Ambas otimizações mostram três passos.

## 5. GÊNEROS RECONHECIDOS

Após apresentar e discutir o suporte e a composição dos ramos supragenéricos, nesse tópico discorro sobre os gêneros reconhecidos para a família. Cada gênero é acompanhado de sua sinonímia, diagnose e comentários relevantes sobre a taxonomia, nomenclatura e relações de parentesco inter-específicas. É importante ressaltar que, embora a diagnose siga as considerações da escola filogenética, enfatizando as apomorfias, forneço uma análise comparativa incluindo caracteres que distinguem cada gênero de outros morfologicamente semelhantes (sem a necessidade de estarem relacionados). O reconhecimento dos gêneros e subgêneros foi assumida mediante a posição dos grupos de espécies na topologia do cladograma (padrão de ramificação). Determinados gêneros, como *Tadarida* e *Molossops*, mostraram-se inequivocamente parafiléticos, então revalidei (p. ex., *Austronomus*) ou reconheci em nível genérico (p. ex., *Cynomops* e *Cabreramops*) alguns grupos de espécies.

Gênero *Tomopeas* Miller, 1900

*Tomopeas* Miller, 1900: 570. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7(6). Espécie-tipo: *Tomopeas ravus* Miller, 1900: 571; por monotípia.

Diagnose: presença de uma cúspide no cíngulo póstero-lingual dos incisivos (43\*).

Notas adicionais à diagnose: a combinação de um uropatágio tipicamente vespertilionídeo, delgado com feixes musculares transversais visíveis, e a cauda apresentando duas vértebras livres além da borda distal da membrana (Fig. 6b, pág. 42) também é considerado um caráter apomórfico para este grupo; esta condição é vista aqui como um estágio intermediário entre *Antrozous*, que contém a cauda inteiramente contida na membrana, e os molossíneos cuja cauda apresenta mais que duas vértebras livres.

Composição: inclui apenas *T. ravus*

Distribuição geográfica: restrita à região costeira do Peru (Cabrera, 1958; Davis, 1970; Koopman, 1978; Eisenberg & Redford, 1999).

Comentários gerais: *Tomopeas ravus* está restrita às regiões árida e semi-árida do oeste do Peru. É conhecida de poucas localidades representadas por aproximadamente 25 espécimes depositados em vários museus. O gênero, embora tradicionalmente incluído na família Vespertilionidae (Miller, 1900, 1907; Cabrera, 1958; Koopman, 1984, 1993), sempre teve destaque devido à sua posição filogenética incerta, daí sua alocação em um nível subfamiliar (p. ex., Miller, 1907; Koopman, 1993). Apesar de sua aparência externa geral (p. ex., pelagem, espessura da cauda e do uropatágio e pilosidade nos pés) indicar uma semelhança aos vespertilionídeos, caracteres do esqueleto pós-craniano, da bula auditiva e alguns externos, como as orelhas, indicam uma relação próxima aos molossíneos, já expressada por Miller (1907) da seguinte maneira:

“This subfamily combines in a very remarkable manner the characters of the Vespertilionidae and Molossidae ...the seventh cervical vertebrae is fused with the first dorsal, a character that I have not seen in any other genus of Vespertilionidae, but which is apparently universal in Molossidae. The ear, both externally and in the peculiar emarginated-flattened form of the tympanic bone, is essentially Molossinae in structure...” (Miller, 1907: 237).

Devido ao suposto caráter intermediário de *Tomopeas* em relação aos Vespertilionidae e Molossidae, muitos autores tem tentado expressar da melhor forma possível a posição filogenética e classificação do táxon, incluindo-o em nível subfamiliar (refletindo a sua morfologia exclusiva) e em uma posição, na lista classificatória, que sugere sua condição intermediária (em geral, a última subfamília de Vespertilionidae na lista antecedendo imediatamente aos Molossidae + Mystacinidae; ver Simpson, 1945 e Nowak, 1999, por exemplo.). Sudman *et al.* (1994), baseados em dados moleculares, reforçaram a idéia do parentesco entre *Tomopeas* e os molossídeos (*sensu* Koopman, 1984). A posição de *Tomopeas* mais próxima a Molossidae tem sido concorrida com *Mystacina*. Esse último gênero tem sempre sido considerado o grupo irmão de Molossidae, mas Pierson *et al.* (1986) e Kirsch *et al.* (1998) recentemente mostraram que *Mystacina* está mais relacionado aos Noctilionoidea que a Molossidae. Só recentemente, Simmons (1998) corroborou os

resultados de Sudman *et al.* (1994) incluindo *Tomopeas* em Molossidae, embora ela não tenha confirmando a relação próxima entre *Mystacina* e *Noctilio*.

### Gênero *Platymops* Thomas, 1906

*Mormopterus*: Peters, 1878: 196 (parte) (não visto; *in* Freeman, 1981).

*Platymops* Thomas, 1906: 499. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 7(17). Espécie-Tipo: *Platymops macmillani* (= *Mormopterus setiger* Peters, 1978); por designação original.

*Platymops (Sauromys)* Roberts, 1917. *Ann. Transvaal Mus.*, 6: 4. Espécie-tipo: *Platymops petrophilus*; por monotipia.

Diagnose: presença de pêlos em forma de acúleos na lateral da face (3\*), disto-estilo do incisivo superior posicionado distalmente ao eocone (40\*), hipocone nos M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> posicionado sobre a distocrista [54(0)] e processo paraoccipital desenvolvido [105(2)\*].

Notas adicionais à diagnose: *Platymops* é muito semelhante, em sua morfologia facial, a *Mormopterus*, por apresentar a lateral do rosto com pêlos de ápice dilatado e elevações cutâneas, orelhas triangulares e com suas bordas mesiais próximas. Contudo, o crânio é acentuadamente achatado no primeiro gênero (Fig. 20a; pág. 80). *Platymops setiger* tem o crânio e as granulações cutâneas do antebraço similares àquelas registradas para *Neoplatymops* (Fig. 7d; pág. 44). As diferenças entre os dois táxons, além da distribuição geográfica (*Platymops* habita a África e *Neoplatymops*, a América do Sul), são o disto-estilo do incisivo superior claramente mais desenvolvido (alcançando 2/3 do comprimento do eocone; Fig. 13a, pág. 57), o rinário circundado por uma coroa de diminutos pêlos de ápice dilatado e ausência de glândula gular em *Platymops*.

Composição: *P. setiger* (Peters, 1878) e *P. petrophilus* Roberts, 1917.

Distribuição geográfica: *P. setiger* distribui-se no centro-leste da África, no Sudão, Quênia e Etiópia; *P. petrophilus* mostra uma distribuição ao sul da África, ocorrendo na

Namíbia, Zimbábue, Botswana, África do Sul, Moçambique e provavelmente, Gana (Peterson, 1965; Meester *et al.*, 1986).

Comentários: o gênero *Platymops* foi descrito por Thomas (1906) para incluir apenas a espécie *P. macmillani*; ela é sinônima de *P. setiger* (Koopman, 1993; ver Freeman, 1981 e Peterson, 1965 para opiniões contrárias). Posteriormente, Roberts (1917), descreveu duas novas formas para o gênero, *P. petrophilus* e *P. haagneri*, ambas sinônimas entre si, prevalecendo o nome da primeira (ver Freeman, 1981); no mesmo trabalho, Roberts também criou o subgênero *Sauromys* para incluí-las. A criação de *Sauromys* foi baseada na presença de um PM<sup>3</sup> desenvolvido diferenciando-o do subgênero típico por este não apresentar o dente (de fato, séries maiores mostram que a presença do dente em *P. setiger* é variável, embora sua morfologia seja distinta daquela apresentada por *P. petrophilus*). Peterson (1965: 12) equivocadamente considerou *Sauromys* como sendo um gênero novo, quando de fato, deveria ser apenas uma mudança de categoria taxonômica, de subgenérica para genérica. Após isso, ambos os táxons foram tratados em vários níveis e combinações: sinônimos (p. ex., Roberts, 1951; Ellerman *et al.*, 1953), *Sauromys* como subgênero de *Platymops* (p. ex., Roberts, 1917; Harrison, 1962), ambos como gêneros distintos (p. ex., Peterson, 1965; Hayman & Hill, 1971; Smithers, 1971; Peterson, 1985; Meester *et al.*, 1986; Nowak, 1999) ou ambos como subgêneros de *Mormopterus* (Freeman, 1981; Legendre, 1984a; Hand, 1990; Koopman, 1993).

Todas as propostas baseiam-se na quantidade e tipos de caracteres envolvidos na distinção de ambos os grupos. Legendre (1984a, 1985) foi pioneiro em propor as relações de parentesco entre os táxons em comparação a *Mormopterus* e *Tadarida*. Nos trabalhos, o autor propôs, com base na morfologia dentária, que *Platymops* e *Sauromys* só são relacionados em um nível hierárquico maior, mediante a inclusão de *Mormopterus*: *Platymops* estaria mais relacionado ao subgrupo de *Mormopterus* denominado *Micronomus* (composto pelas espécies indo-australianas) e *Sauromys* a *Mormopterus* (*sensu stricto*). Devido ao fato de Legendre (1984a) considerar todo o grupo como sendo apenas um gênero (*Mormopterus*), os quatro táxons mantiveram uma posição subgenérica. Embora minha análise concorde com as proposições de Freeman (1981) e Legendre (1984a) em considerar os quatro táxons como intimamente relacionados, suas posições no cladograma (Figs. 29-30, págs. 106-107) permitem o

reconhecimento de *Platymops*, incluindo *Sauromys*, em nível genérico. Ambas as espécies, *P. setiger* e *P. petrophilus*, são facilmente separadas pelos caracteres de morfologia externa e craniana como expresso na Tabela XI abaixo.

TABELA XI. Caracteres morfológicos diferenciando *Platymops setiger* e *P. petrophilus*.

caráter	<i>P. setiger</i>	<i>P. petrophilus</i>
Comprimento do antebraço (mm)	34.2-35.6 mm (n=4)	36.7-40.7 mm (n=9)
Glândula gular desenvolvida	presente	ausente
Granulações no antebraço	presente	ausente
Espinhos dérmicos na face	presente	ausente
Orelhas	ovaladas e alongadas	arredondadas
Espinhos dérmicos nas orelhas	ausentes	presentes
Incisivos superiores	disto-estilo desenvolvido, dente acentuadamente bilobado	disto-estilo diminuto e basal
Cíngulo póstero-lingual dos incisivos superiores	presente	ausente
Prolongamento posterior nos caninos superiores	ausentes	presentes
PM <sup>3</sup>	ausente ou vestigial	presente e desenvolvido
Hipocone no M <sup>1</sup> e M <sup>2</sup>	reduzido	desenvolvido
Reentrância palatal	estreita	larga
Crista infraorbital	desenvolvida	reduzida
Processo paraoccipital	desenvolvido e disposto lateralmente	mediamente desenvolvido e disposto ventralmente
Processo coronóide	desenvolvido (4.8-5.2 mm)	mediamente desenvolvido (3.3-3.6 mm)
Abertura nasal	desenvolvida posteriormente	reduzida

### Gênero *Mormopterus* Peters, 1865

*Nyctinomus* (*Mormopterus*) Peters, 1865: 258. *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 1866.

(parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1818). Espécie-tipo: *Nyctinomus* (*Mormopterus*)

*jugularis* Peters, 1865: 258; por designação original.

*Molossus*: Gray, 1840: 7. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 4 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1805).

*Tadarida*: Cabrera, 1958: 123. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat., Cienc., Zool.*, 4 (parte; não de Rafinesque, 1814).

Diagnose: presença maciça de longos pêlos rígidos na região rostral (4\*), coroa de pêlos diminutos e de ápice dilatado ao redor da narina (8\*), perda de glândula gular [30(0)<sup>R</sup>] e desenvolvimento acentuado da pós-paracrista no M<sup>3</sup> [60(2)\*].

Comentários: este gênero merece considerações especiais devido às diferenças marcantes entre os dois subgêneros reconhecidos. Ambos agrupamentos subgenéricos serão tratados separadamente em todos os aspectos.

#### Subgênero *Micronomus* Iredale & Troughton, 1934

Espécie-tipo: *Molossus norfolkensis* Gray, 1840: 7. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 11 (7); por designação original.

Diagnose: presença de pêlos longos e de ápice dilatados na região subnasal [6(2)\*], presença de uma cúspide diferenciada no cingulo póstero-lingual dos incisivos superiores (43\*) e incisivos inferiores com lobos curvos e divergentes em forma de V (65).

Notas adicionais à diagnose: *Mormopterus* (*Micronomus*) se diferencia de seu táxon mais próximo, *M. (Mormopterus)*, por ter a face coberta basicamente com diminutos pêlos delgados e não por aqueles curvos no ápice; apenas um anel de pêlos curvos e de ápice dilatado circundando o rinário está presente; o antetrágo é mais reto, sem uma constrição basal; incisivos superiores apresentam disto-estilo posicionado bucalmente e com uma espícula acessória, resultando em um dente aparentemente torcido; os inferiores apresentam um padrão bilobado diferenciado (em V) (Fig. 17d, pág. 72); a mandíbula é mais robusta. Embora *M. (Micronomus)*, assim como *M. (Mormopterus)* e *Platymops*, sejam muitas vezes relacionados ao grupo dos tadarínios, devido à morfologia dos incisivos superiores e molares tetracuspídeos (Legendre, 1984; Hand, 1990), eles são mais próximos de fato, aos Molossini, tanto por caracteres cranianos como de morfologia facial (ver Fig. 30, pág. 107 e a classificação, pág. 121). *Mormopterus* (*Micronomus*) se diferencia dos tadarínios *Mops*, *Tadarida* e *Chaerephon* por apresentar protuberâncias cutâneas faciais e não dobramentos, orelhas delgadas e triangulares a ovaladas, em vez de espessas e arredondadas, e o crânio com a fusão do lacrimal com o ramo zigomático do maxilar. *Mormopterus* (*Micronomus*) se

diferencia de *Molossops*, um táxon muito semelhante em aspecto geral, por ter orelhas mais próximas entre si sobre a região mediana da cabeça, incisivos superiores planos em vez de curvos, molares superiores com hipocone mais acentuado e reentrância palatal. Ademais, *Molossus* é Neotropical e *M. (Micronomus)* ocorre nas regiões zoogeográficas Oriental e Australiana.

Composição: *M. (Micronomus) beccarii* Peters, 1881; *M. (Micronomus) loriae* (Thomas, 1897), *M. (Micronomus) norfolkensis* (Gray, 1939) e *M. (Micronomus) planiceps* (Peters, 1866).

Distribuição geográfica: *M. (Micronomus) beccarii* ocorre nas ilhas Moluccas, Nova Guiné, Fergusson, norte da Austrália e ilhas adjacentes; *M. (Micronomus) loriae* ocorre em Papua Nova Guiné e nas porções norte e leste da Austrália; *M. (Micronomus) norfolkensis* ocorre em Nova Gales do Sul, norte da Austrália (Queensland) e provavelmente nas ilhas Norfolk; *M. (Micronomus) planiceps* habita as regiões central e sul da Austrália (Hill, 1961; Koopman, 1982, 1984b, Koopman & Gordon, 1992; Koopman, 1993; Bonaccorso, 1998; Nowak, 1999).

Comentários: a história nomenclatural de *M. (Micronomus)* mostra-se equivocada quanto à autoria do nome: ela é referida, por Hill (1961), Freeman (1981) e Mahoney & Walton (1988), a Troughton (1943), mas sem qualquer argumentação por parte dos autores. Embora haja um consenso entre os autores sobre a autoria do nome, *Micronomus* de fato surgiu pela primeira vez no trabalho de Iredale e Troughton (1934: 100), para indicar um gênero novo e incluir duas espécies australianas: *M. norfolkensis* e *M. planiceps*. Iredale e Troughton (1934) não argumentaram a criação do novo gênero nem forneceram a descrição morfológica, mas eles claramente indicaram a originalidade do táxon e a espécie-tipo, *M. norfolkensis*. A indicação da espécie-tipo é suficiente para considerar o nome genérico válido. Posteriormente, Troughton (1943), ao elaborar a lista dos mamíferos da Austrália, utilizou o nome *Micronomus* para designar as mesmas espécies citadas por Iredale & Troughton (1934). A única diferença entre os dois trabalhos mencionados está em uma breve descrição das espécies por parte de Troughton (1943), mas que indubitavelmente não caracteriza o gênero e, portanto, não torna sua descrição pioneira. Neste sentido, considero aqui como verdadeiros autores do nome *Micronomus*, Iredale & Troughton (1934); ver também Neave (1940: 161).

Os aspectos taxonômicos envolvendo *M. (Micronomus)* não são demasiadamente problemáticos: após sua descrição, o táxon foi considerado em nível subgenérico por Freeman

(1981), Legendre (1984a, 1985) e Hand (1990); Koopman sempre considerou as espécies da região indo-pacífica como pertencentes ao gênero *Mormopterus*, sem menção a *Micronomus*. Recentemente, Koopman (1993) sinonimizou e desconsiderou definitivamente *Micronomus* como táxon válido. O agrupamento referido aqui pelo nome *Micronomus* deve ser reconsiderado em nível subgenérico, seguindo as condições propostas inicialmente por mim para o reconhecimento desta categoria hierárquica, com base na distinção dos dois grupos e principalmente, na sua posição no cladograma (Fig. 30; pág. 107).

Considerarei *M. (Micronomus) planiceps* e *M. (Micronomus) loriae* como distintas (foram consideradas sinônimas por Koopman, 1982, 1984b, 1993, 1994 ou subespécies por Hill, 1961) devido às suas posições distantes no cladograma e presença de autapomorfias. De fato, *M. (Micronomus) beccarii* e *M. (Micronomus) loriae* compartilham a presença da pós-protocrista no  $M^1$ , ausente em *M. (Micronomus) planiceps*, embora estas duas últimas espécies mostre em comum, a eocrista do incisivo superior desenvolvida (caráter visto aqui como homoplásico). O crânio de *M. (Micronomus) loriae* é aparentemente mais robusto que aquele de *M. (Micronomus) planiceps* (ver a relação comprimento/ largura na Tabela XII abaixo). Apesar de não ter analisado espécimes de *M. (Micronomus) norfolkensis*, sua morfologia não deixa dúvida quanto à sua validade e a indicação como espécie-tipo sua inclusão no grupo *Micronomus* (Troughton, 1943). Contudo, a taxonomia do grupo da espécie para esse subgênero ainda é demasiadamente complicada, com questões abertas sobre o número de espécies e subespécies válidas; para discussões a este respeito, veja os trabalhos de Hill (1961) e Koopman (1982, 1984b).

TABELA XII. Dados morfométricos (em milímetros) dos táxons de *M. (Micronomus)* considerados aqui. Todas as medidas foram compiladas da literatura (Hill, 1961; Bonaccorso, 1998).

Espécie	Comprimento do antebraço	Comprimento côndilo-basal	Largura craniana
<i>M. (Micronomus) loriae</i>	31.8-34.5	14.7-15.3	7.5-7.8
<i>M. (Micronomus) planiceps</i>	33.0-38.2	14.9-16.0	7.0-7.8
<i>M. (Micronomus) norfolkensis</i>	36.8	15.1	–
<i>M. (Micronomus) beccarii</i>	33.0-36.0	16.5-17.0	8.1-8.2

Subgênero *Mormopterus* Peters, 1865

Espécie-tipo: *Nyctinomus (Mormopterus) jugularis* Peters, 1865: 468; in Sclater, 1965: 468. *Proc. Zool. Soc. London*, 1865; por designação original.

Diagnose: pêlos curvos e de ápice dilatado na lateral do rosto (5\*), presença de cíngulo póstero-lingual nos incisivos superiores (41\*) e um pré-molar superior (48<sup>R</sup>).

Notas adicionais à diagnose: as comparações entre *M. (Mormopterus)*, *M. (Micronomus)* e *Platymops* já foram feitas anteriormente. Os mesmos caracteres que distinguem *M. (Micronomus)* de *Tadarida*, *Mops* e *Chaerephon* também são utilizados para separar *M. (Mormopterus)* dos três últimos táxons. Na região Neotropical, *M. (Mormopterus)* se distingue de *Molossops (sensu stricto)* por apresentar incisivos superiores retos com disto-estilo desenvolvido e reentrância palatal; *Mormopterus* distingue-se facilmente de *Cynomops* por ter incisivos superiores retos em vez de cônicos e dois inferiores por hemimandíbula, em vez de um, molares superiores tetracuspídeos, rinário circundado por verrugas e face com protuberâncias dérmicas e pêlos de ápice dilatado. *Mormopterus* distingue-se de *Cabreramops aequatorianus* por apresentar incisivos separados com a face bucal levemente cônica, em vez de triangulares, e convergentes; ele diverge de *Molossus* e *Promops* por ter as orelhas separadas, a face com protuberâncias cutâneas e presença de pêlos diminutos e curvos, com ápice dilatado na face.

Composição: *M. (Mormopterus) acetabulosus* (Hermann, 1804); *M. (Mormopterus) doriae* Andersen, 1907; *M. (Mormopterus) jugularis* Peters, 1865a, *M. (Mormopterus) kalinowskii* (Thomas, 1893), *M. (Mormopterus) minutus* (Miller, 1899) e *M. (Mormopterus) phrudus* Handley, 1956.

Distribuição geográfica: *M. (Mormopterus) acetabulosus* ocorre em Madagascar e nas ilhas índicas próximas, Maurício e Reunião, Etiópia e norte da África do Sul (Natal); *M. (Mormopterus) doriae* é endêmico a Sumatra; *M. (Mormopterus) jugularis* é restrito a Madagascar; *M. (Mormopterus) kalinowskii* ocorre na porção pacífica dos Andes, desde o oeste do Peru até norte do Chile; *M. (Mormopterus) phrudus* é endêmico ao Chile; *M. (Mormopterus) minutus* é restrito à ilha de Cuba (Handley, 1956; Silva Taboada, 1979; Koopman, 1994; Nowak, 1999).

Comentários: a história taxonômica e nomenclatural de *M. (Mormopterus)* está intimamente relacionada à de *M. (Micronomus)* e *Platymops* e já foi abordada anteriormente. O táxon foi descrito inicialmente como um subgênero de *Nyctinomus* (= *Tadarida*) por Peters (1865) e posteriormente elevado ao nível genérico por Miller (1907). Desde então, a maioria dos autores tem acatado a decisão de Miller, embora a composição do gênero varie consideravelmente devido à inclusão ou não dos grupos *Platymops*, *Sauromys* e *M. (Micronomus)*. De fato, um dos aspectos taxonômicos mais discutidos em revisões envolvendo molossídeos refere-se à delimitação de *Mormopterus* e eventualmente, as relações de parentesco internas (p. ex., Peterson, 1965; Freeman, 1981; Legendre, 1984a,b, 1985; Hand, 1990). Subtraindo o trabalho de Legendre (1984a), nenhum outro realmente se propôs a resolver as relações de parentesco de forma explícita para verificar o monofiletismo dos grupos em discussão e a categoria hierárquica mediante uma visualização mais global. A definição destes grupos tem sido arbitrária, baseando-se nas diferenças morfológicas (grau e número), sem um estudo mais aprofundado sobre a condição derivada dos caracteres empregados, mediante análise mais ampla abrangendo um número maior de caracteres.

Embora a presente análise não tenha o objetivo de traçar as relações de parentesco das espécies, a variação inter-específica encontrada foi de tal magnitude que os caracteres se mostraram filogeneticamente informativos. O cladograma (Fig. 29, pág. 106) indica que há uma posição incerta (tricotomia basal), sendo que as espécies neotropicais não têm seu monofiletismo confirmado, pois *M. minutus* ocupa uma posição distinta. As espécies andinas formam um clado distinto e este arranjo, de certa forma, faz sentido zoogeográfico. Ambas são unidas pela presença da segunda falange do dedo III curta (c. 32\*) e pela presença de um prolongamento distal no canino (c. 45\*). Na análise empregando a ponderação sucessiva (Fig. 31, pág. 111), os táxons andinos e africanos formaram dois cladogramas distintos, sendo que *M. kalinowskii* e *M. phrudus* são sustentados pelos mesmos dois caracteres mencionados acima e, *M. acetabulosus* e *M. jugularis*, pela presença de sulcos longitudinais na face lingual dos caninos superiores (c. 46\*).

Não analisei a espécie *M. (Mormopterus) doriae*, mas a descrição relativamente detalhada por Andersen (1907), aliada aos dados morfométricos em Legendre (1985), não deixa dúvidas quanto à sua alocação junto ao grupo *Mormopterus*, embora *M. (M.) doriae* habite Sumatra, região

próxima da distribuição das espécies de *M. (Micronomus)*. A espécie apresenta três incisivos inferiores e apenas um pré-molar superior. *Mormopterus (Mormopterus)* é um dos subgêneros de Molossidae que tem a maior número de espécies endêmicas ou de distribuição muito restrita: *M. (Mormopterus) minutus*, *M. (M.) phrudus*, *M. (M.) kalinowskii*, *M. (M.) doriae* e *M. (M.) jugularis*. As espécies neotropicais do gênero também se mostram raras em coleções e dados sobre sua biologia são escassos: *M. (M.) phrudus* é conhecido de dois e *M. (M.) kalinowskii* de aproximadamente cinco exemplares.

### Gênero *Cabreramops* Ibáñez, 1980

*Molossus*: Cabrera, 1901. *Bol. Soc. Espan. Hist. Nat.*, 1: 370 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1805).

*Molossops*: Cabrera, 1917. *Trab. Mus. Cienc. Nat., Zool.*, 31: 20 (parte; não de Peters, 1869).

*Molossops (Molossops)*: Cabrera, 1958. *Cat. Mus. Argentino Cienc. Nat., Cienc., Zool.*, 4: 117 (parte).

*Cabreramops* Ibáñez, 1980: 105. *Doñana acta Vert.*, 7(1). Espécie-tipo: *Molossops aequatorianus* Cabrera, 1917: 20; por designação original.

Diagnose: rinário circundado por uma coroa de pêlos curvos diminutos e de ápice dilatado (8\*), face lingual dos incisivos superiores plana (37\*), M<sup>3</sup> reduzido, sem pré-metacrista [61(0)<sup>R</sup>], metacone no M<sup>3</sup> presente (62<sup>R</sup>), M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> extremamente largos, tocando se nas margens anterior e posterior (63) e fossa basiesfenóide rasa [87(2)\*].

Notas adicionais à diagnose: esse táxon tem como morfologicamente similares, *Molossops*, *Cynomops* e *Mormopterus*. Do primeiro, *Cabreramops* diferencia-se pelos seus incisivos superiores largos, retos, triangulares e muito convergentes entre si; de *Cynomops*, o táxon se diferencia por apresentar M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> tetracuspídeos, M<sup>3</sup> em N invertido, com a terceira comissura desenvolvida, dois incisivos inferiores, face com protuberâncias cutâneas, pêlos de ápice dilatado e rinário envolto por verrugas; de *Mormopterus*, *Cabreramops* distingue-se pela morfologia dos incisivos superiores e pela presença de dois incisivos inferiores contra três do primeiro.

Composição: inclui apenas *C. aequatorianus* (Cabrera, 1917).

Distribuição geográfica: restrita à região centro-oeste do Equador (Babahoyo, província de Los Ríos).

Comentários: a espécie é conhecida de poucos exemplares (aproximadamente cinco), sendo três da série tipo. A validade da espécie é inquestionável, mas a categoria hierárquica supragenérica ocupada pelo táxon varia entre os diversos autores. Inicialmente, a espécie foi descrita por Cabrera (1917) no gênero *Molossops* devido à sua estrutura craniana similar, principalmente o encurtamento rostral e a presença do lacrimal e ramo zigomático do maxilar fundidos, embora estas sejam bem menos desenvolvidas em *C. aequatorianus*. Ibáñez (1980) reviu a série tipo e, baseado na morfologia ímpar do táxon, criou um novo gênero, *Cabreramops*. A argumentação do autor foi feita mediante uma combinação dos caracteres que *C. aequatorianus* compartilha alguns atributos ora com *Molossops* típico, ora com *M. (Cynomops)*. Essa posição incerta, aliada à singularidade dos incisivos superiores da espécie em questão, levou o autor a descrever o novo gênero. Freeman (1981) provavelmente desconhecia a publicação de Ibáñez (1980) e incluiu *C. aequatorianus* no subgênero típico de *Molossops*; Koopman (1993, 1994) reconheceu *Cabreramops* somente em nível subgenérico. De fato, a morfologia peculiar de *Cabreramops* lembra, no geral, tanto *Cynomops* como *Molossops*, concordando com as observações Ibáñez (1980), embora a região facial e o crânio também fazem lembrar os representantes sul-americanos do gênero *Mormopterus*; nesse caso, há o componente zoogeográfico a favor: *M. phrudus*, *M. kalinowskii* e *C. aequatorianus* distribuem-se na costa oeste da América do Sul, desde o Chile até o Equador, em uma substituição consecutiva dos táxons no sentido sul-norte. A combinação de caracteres resultou em uma posição destacada do táxon no esquema filogenético proposto aqui (Figs. 29-30, págs. 106-107), permitindo sua alocação em um nível genérico em concordância com Ibáñez (1980).

Gênero *Molossops* Peters, 1865

*Dysopes*: Burmeister, 1854: 72. *Syst. Uebers. Thiere Brasil* (parte; não de Illiger, 1811).

*Molossus* (*Molossops*) Peters, 1865: 575. *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1866* (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1805). Espécie-tipo: *Dysopes temminckii* Burmeister, 1854: 72; por designação original.

*Myopterus*: Peters, 1869: 402. *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1870* (parte; não de Oken, 1816).

*Cynomops*: Goodwin, 1958: 5. *Am. Mus. Novitates, 1877* (parte; não de Thomas, 1920).

Diagnose: narinas separadas por pêlos diminutos intercalados com as verrugas (14\*), papilas mecânicas médio-posteriores da língua desenvolvidas (34\*), pós-paracrista do M<sup>3</sup> desenvolvida [60(2)\*] e pós-metacristídeo disposto de forma intermediária entre a mio- e nictalodontia [71(1)\*].

Notas adicionais à diagnose: *Molossops* se assemelha aos gêneros *Cabreramops*, *Mormopterus* e mais remotamente, a *Cynomops*. Os caracteres distinguindo *Molossops* de *Cabreramops* já foram expostos acima. De *Mormopterus*, o táxon se diferencia por apresentar os incisivos superiores cônicos e curvos, em vez de retos e planos, molares superiores com hipocône fraco, dois incisivos inferiores, em vez de três, e as orelhas distintamente separadas. Embora os crânios de *Molossops* e *Cynomops* sejam muito semelhantes em estrutura geral, são vários os caracteres presentes no primeiro táxon que o distingue do segundo: a presença de pêlos de ápice dilatado e protuberâncias cutâneas na face (Fig. 2b, pág. 23), rinário envolto por verrugas em vez de liso (Fig. 3b, pág. 29), orelhas distintamente separadas, delgadas e levemente triangulares, mais que ovaladas, falanges do terceiro dedo semelhantes em tamanho, M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> tetracuspídeos, M<sup>3</sup> em N invertido ao invés de em V (sem a terceira comissura), dois incisivos inferiores, em vez de um, M<sub>3</sub> desenvolvido, com entoconídeo, e crânio com fossas basiesfenóides distintas.

Composição: subgênero *Molossops*: *M. (M.) neglectus* Williams & Genoways, 1980 e *M. (M.) temminckii* (Burmeister, 1854); subgênero *Neoplattymops*: *M. (N.) mattogrossensis* Vieira, 1942 (espécie-tipo por monotipia).

Distribuição geográfica: *M. (M.) neglectus* ocorre no Peru, Guiana, Suriname, norte (Pará) e sudeste (estados do Rio de Janeiro e São Paulo) do Brasil e talvez Argentina; *M. (M.) temminckii* distribuiu-se por toda a América do Sul, desde a Venezuela até o Uruguai; *M. (N.) mattogrossensis* ocorre na Venezuela, Guiana e Brasil, na floresta amazônica e na caatinga (Vieira, 1942; Peterson, 1965; Williams & Genoways, 1980; Willig, 1985; Ascorra *et al.*, 1991; Barquez *et al.*, 1993; Koopman, 1993; Gregorin, 1998; Lim & Ergstron, em prep.; Gregorin *et al.*, em prep.).

Comentários: a história taxonômica de *Molossops* está diretamente relacionada àquela de *Neoplatymops*, *Cabreramops* e principalmente, *Cynomops*, que será abordado adiante. O táxon foi descrito por Peters (1866) como um subgênero de *Molossus* e tendo como espécie-tipo, *Dysopes temminckii* (Burmeister, 1854). Posteriormente, *Molossops* foi elevado a gênero por Miller (1907). Embora a nomenclatura de *Molossops* não apresente questões relevantes, sua composição varia entre os autores dependendo da inclusão dos subgêneros supracitados. Uma análise da literatura evidencia que *Neoplatymops* e *Cabreramops* são muitas vezes considerados em nível genérico, mas a inclusão de *Cynomops* em *Molossops* tem sido freqüente, o que é conflitante com a presente análise. Os cladogramas (Figs. 29-30, págs. 106-107) mostram que *Molossops (sensu stricto)* está intimamente relacionado a *Neoplatymops* e ambos formam um clado sustentado por uma série de caracteres da morfologia lingual, facial, dentária e craniana. Particularmente às questões taxonômicas entre *Molossops* e *Neoplatymops*, considero aqui, em concordância com a taxonomia corrente, em considerá-los distintos em algum nível, nesse caso, o subgenérico: *Neoplatymops* se diferencia facilmente de *Molossops* por possuir crânio muito achatado, dois pré-molares superiores e granulações cutâneas no antebraço (Fig. 7d, pág. 44), característica marcante desse táxon na *Neotropica* (uma condição análoga ocorre em *Platymops setiger* na África). De maneira geral, ambos os subgêneros são facilmente diferenciados entre si e de outros molossídeos neotropicais semelhantes (ver diagnose). Para maiores detalhes nomenclaturais e da definição de *Neoplatymops*, ver Peterson (1965).

Em relação às espécies, são reconhecidas duas para o subgênero típico, *M. neglectus* e *M. temminckii*, sendo que a última apresenta algumas subespécies (p. ex., *M. t. sylvia* e *M. t. griseiventer*), provavelmente sem validade. As espécies do subgênero são facilmente separadas pelo tamanho: *M. neglectus* (somente machos) apresenta antebraço 35.1-36.9 mm e o

comprimento crânio 15.8-17.1 mm; *M. temminckii* tem antebraço 28.6-32.4 mm e comprimento craniano 13.5-14.6 mm (Gregorin *et al.*, em prep.). *Molossops temminckii* apresenta uma variação no 2N de 42 a 48 (Gardner, 1977; Morielle-Versute *et al.*, 1996; ver Tabela X, pág. 131). A discrepância apresentada para o número diplóide da espécie pode ter várias explicações além da variação apresentada, desde erros na preparação do material à identificação equivocada do espécime, ou mesmo podendo significar distinção específica.

### Gênero *Cheiromeles* Horsfield, 1924

*Cheiromeles torquatus* Horsfield, 1824, parte 8. *Zool. Res. Java*; por monotipia.

*Chiropetes* Gloger, 1841: 49. *Gemmeinutziges Hand-u. Hilsbuch Naturg.*, 1 (não visto; *in* Freeman, 1981).

Diagnose: pêlos curtos, rígidos e de ápice dilatado na região subnasal [6(1)<sup>R</sup>], pés sem vibrissas 28(0)<sup>R</sup>, escova lateral de pêlos presente apenas no dedo V [29(1)<sup>R</sup>], glândula gular muito desenvolvida [30(2)], face lingual dos incisivos superiores curva (37\*), eocone do PM<sup>3</sup> inclinado lingualmente (52), hipocone do M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> desenvolvido [53(2)\*], incisivos inferiores cônicos, sem partição em lobos [65(3)] e posicionados entre os caninos (68<sup>R</sup>), M<sub>1</sub> e M<sub>2</sub> miotodontes [71(0)<sup>R</sup>], ausência da porção zigomática do maxilar [80(0)<sup>R</sup>], ausência de fossas basiesfenóides [87(0)<sup>R</sup>], processo basiesfenóide presente (96<sup>R</sup>), placa formada pelos ossos basiesfenóide e basioccipital plana (97<sup>R</sup>), forame óptico formando um canal (102) e processo paraoccipital desenvolvido [105(2)\*].

Notas adicionais à diagnose: outros caracteres singulares ao gênero e que não inclui na matriz foram: a redução excessiva de pêlos por todo o corpo, resultando em uma aparência praticamente nua do animal, e o primeiro dedo do pé oponível ao restante e com unha achatada mais que em forma de garra (Fig. 7b; pág. 44). Esses caracteres são certamente derivados para o gênero e, juntamente com a escova de pêlos apenas no dedo V (Fig. 7b; pág. 44), glândula gular

singular (Fig. 8c, pág. 46) e incisivos inferiores unilobados (Fig. 17e, pág. 72), facilmente distinguem *Cheiromeles* de qualquer outro táxon molossídeo.

Composição: *C. parvidens* Horsfield, 1924 e *C. torquatus* Miller & Hollister (1921).

Distribuição geográfica: *C. parvidens* ocorre em Sulawesi (Celebes), Filipinas e ilhas Sanana, Negros e Mindoro; *C. torquatus* ocorre na península da Malásia, Sumatra, Java, Borneo, sudoeste das Filipinas (Palawan), Ilhas Bangka e Simeuleu e provavelmente Tailândia e Indochina (Lawrence, 1939; Corbet & Hill, 1992; Ingle & Heaney, 1992; Koopman, 1989, 1994; Heaney *et al.*, 1998; Nowak, 1999).

Comentários: o gênero apresenta questões taxonômicas quanto ao reconhecimento das duas espécies. Ambos táxons sempre foram considerados como específicos (Freeman, 1981), mas Koopman (1989a) os têm considerado co-específicos, com prioridade para o nome da espécie-tipo, *C. torquatus*. Koopman (1989a) não forneceu argumentos para a mudança taxonômica e manteve sua decisão em trabalhos posteriores (Koopman, 1993, 1994). Corbet & Hill (1992) também questionaram a validade das duas espécies fornecendo medidas, o único caráter que separa os dois táxons, contínuas, impossibilitando a distinção dos táxons. Esses dados são conflitantes com aqueles apresentados por Ingle & Heaney (1992), que mostram exatamente o oposto, onde os dados biométricos indicam justamente a falta de sobreposição nos caracteres. Com base nos dados morfométricos disponíveis estou inclinado a considerar ambas espécies como distintas embora não possa, de fato, estar certo sem uma análise mais ampla de variação geográfica ainda carente para o grupo. As duas espécies de *Cheiromeles* mostram morfologias similares excetuando o tamanho: *C. torquatus* tem o comprimento total do corpo de 261.0 mm e antebraço 80.0-90.0 mm e *C. parvidens* apresenta comprimento total e do antebraço, 170.0-185.0 e 70.0-78.0 mm, respectivamente.

### Gênero *Myopterus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1818

*Myopterus* Oken, 1816: 932. *Lehrb. Naturg.*, 3(3). (não visto; in Freeman, 1981). Espécie-tipo:

*Myopterus senegalensis*; por monotipia. Rejeitado para propósitos nomenclaturais, Opinion 417.

*Myotperus*: Geoffroy Saint-Hilaire, 1818: 113. *Description l'Egypte*, 2.

*Mormopterus*: Scharff, 1900: 569. *Ann Mag. Nat. Hist*, 7(6) (parte, não de Peters, 1865).

*Eomops* Thomas, 1905: 572. *Ann. Mag. Nat. Hist*, 7(16). Espécie-tipo: *Mormopterus whitleyi* Scharff, 1900; por monotipia.

Diagnose: presença de dobramentos cutâneos diminutos na lateral da face [2(1)\*], densidade elevada de pêlos com ápice dilatado na região subnasal (7\*), orelhas unidas em um ponto comum sobre a fronte [18(2)\*], trago cônico [21(2)\*], ausência de glândula gular [30(0)<sup>R</sup>], incisivos superiores posicionados paralelamente entre si [36(1)<sup>R</sup>], molares superiores tricuspidados [53(0)<sup>R</sup>], eixo das raízes do PM<sub>3</sub> perpendiculares à fileira de dentes [70(0)<sup>R</sup>], rostro de comprimento mediano [74(0)<sup>R</sup>], fossas basiesfenóides profundas [87(3)\*], perda de placa da fossa subarcuata (93<sup>R</sup>) e da crista labiríntica da bula (94<sup>R</sup>), forma ovalada do forame oval (104\*), redução do processo paraoccipital [105(0)<sup>R</sup>] e ausência de crista mastóidea (106<sup>R</sup>).

Notas adicionais à diagnose: *Myopterus* apresenta as orelhas semelhantes a *Tadarida*, *Mops* e *Chaerephon*, mas sua face é praticamente lisa, sem dobramentos acentuados, e os molares superiores são tricuspidados e não tetracuspidados, como encontrado nos três últimos gêneros. Embora a forma geral do crânio de *Myopterus* seja semelhante ao de *Molossus* em vários aspectos, a pelagem clara, o crânio alongado e os incisivos superiores cônicos são caracteres presentes no primeiro táxon e ausente no segundo; ademais, *Myopterus* é africano e *Molossus*, Neotropical. *Myopterus* se distingue de *Cheiromeles*, seu grupo irmão (Fig. 30, pág. 107) por ter a coloração da pelagem clara, orelhas arredondadas e unidas na fronte, em vez de triangulares e separadas, incisivos superiores cônicos, molares superiores tricuspidados e crânio alongado. *Myopterus* se distingue de *Otomops* por ter a face sem pregas cutâneas acentuadas, rinário liso e crânio simplificado no arco zigomático e bula auditiva (ver caracteres diagnósticos de *Otomops* adiante).

Composição: *M. daubentonii* (Desmarest, 1820) e *M. whitleyi* (Scharff, 1900).

Distribuição geográfica: *M. daubentonii* ocorre no Senegal, Republica Africana Central, nordeste do Zaire e talvez Costa do Marfim; *M. whitleyi* tem registro em Gana, Nigéria, República dos Camarões, Congo e Uganda (Koopman, 1965, 1989b, 1994; Hayman & Hill, 1971; Nowak, 1999).

Comentários: até recentemente, o gênero apresentou uma situação indefinida quanto à composição das espécies e nomenclatura, com quatro nomes disponíveis, *M. daubentonii*, *M. albatus*, *M. whitleyi* e *M. senegalensis*, para indicar duas ou, às vezes, três espécies válidas (Koopman, 1965, 1975, 1989b, 1993, 1994, 1995; Brosset & Vuattoux, 1968; Hayman & Hill, 1971, Freeman, 1981). Destes, *M. senegalensis* é um nome inválido (Hayman & Hill, 1961) e, portanto desconsiderado. A questão mais complexa refere-se ao número de espécies válidas, se duas ou três. A tendência atual é o reconhecimento de duas espécies, sendo a menor (*M. whitleyi*) facilmente distinta devido à maior homogeneidade nas medidas, o que impossibilita a descrição de subespécies ou mesmo espécies, muitas vezes feita sem um estudo prévio e cuidadoso de variação. Por outro lado, a espécie maior, *M. daubentonii*, mostra duas populações distintas morfometricamente, e daí a incerteza em aceitar uma ou duas espécies. Koopman (1994) propôs uma alternativa até então desconsiderada para o gênero: a criação de duas subespécies para o táxon: *M. d. daubentonii* restrita ao Senegal e *M. d. albatus*, ocorrendo na África central. Freeman (1981) referiu-se à espécie pelo nome *M. albatus* descrito por Thomas (1915) e não *M. daubentonii*, criado por Desmarest em 1820. Os argumentos para a aceitação de um ou outro nome ainda são obscuros e há necessidade de estudos adicionais.

Atualmente, as duas espécies são facilmente discernidas por caracteres morfométricos, cranianos e de coloração da pelagem: *M. whitleyi*, a forma menor (antebraço 33.0-37.0 mm; comprimento craniano 17.0-19.0 mm), apresenta dorso marrom-escuro e ventre mais claro, rostro afilado e crânio com fossas basiesfenóides mais rasas; *M. daubentonii*, a espécie maior (antebraço 49.5-56.0 mm; comprimento craniano 22.0-25.7 mm), mostra uma pelagem dorsal de coloração castanha ou cinza muito clara, intercaladas por regiões do manto e lateral mais escuras, e ventre esbranquiçado; o rostro é amplo e as fossas basiesfenóides profundas. Koopman (1989b) reconheceu *M. albatus* como uma subespécie de tamanho maior de *M. daubentonii*.

As determinações do autor e da espécie-tipo para o gênero têm sido motivadas de grande confusão. Rosevear (1965) afirmou que o gênero foi descrito primeiramente por Oken (1816) (ver também, Neave, 1940) e tendo como espécie-tipo, *Myopterus senegalensis*, um nome inválido no presente (Hayman & Hill, 1971), mas também de situação confusa, tanto quanto a sua validade, como no nome prioritário a ser utilizado. O tipo de *M. senegalensis* está desaparecido e o neótipo designado por Brosset & Vuattoux (1968) foi rejeitado pela Comissão de Nomenclatura Zoológica, opinion 417 (Hayman & Hill, 1971). Tradicionalmente, a autoria de *Myopterus* é referida a Geoffroy Saint-Hilaire (1818) e nesse caso, sem a indicação da espécie-tipo. Ambos os trabalhos, de Oken (1816) e Geoffroy Saint-Hilaire (1818), fazem menção ao “rat-volant” de Daubenton. A originalidade e o reconhecimento do táxon descrito por Oken (1816) parece inquestionável, mas a validade dos nomes descritos por ele é dúbia mediante as regras de nomenclatura zoológica; daí, a designação primeira do nome para Geoffroy Saint-Hilaire (1818) (ICZN Opinion 417). Uma análise na publicação Opinion 417 mostra que há uma incerteza quanto ao uso dos nomes publicados por Oken entre os anos 1815-1816. Esta incerteza é devido ao uso difundido de nomes genéricos de mamíferos como *Pan*, *Panthera*, etc, e a modificação desses nomes contrariaria o princípio da estabilidade nomenclatural. As conclusões da Opinion 417 são que somente os nomes mais comuns de mamíferos devam continuar a ser empregados. Assim, considero *Myopterus* um nome pouco difundido e acato a decisão da Opinion 417 em não referi-lo a Oken. Assim sendo, o próximo nome disponível para o táxon é *Myopterus* de Geoffroy Saint-Hilaire (1818).

O nome *Eomops* foi criado por Thomas (1905) para designar a espécie *M. whitleyi* e, embora o mesmo autor posteriormente o tenha sinonimizado com *Myopterus* (Thomas, 1915a), algumas obras em meados deste século ainda empregaram o primeiro nome (p. ex., Simpson, 1945; Koopman, 1965). *Eomops* é considerado sinônimo de *Myopterus* pelo princípio da prioridade.

Gênero *Cynomops* Thomas, 1920

*Molossus*: Peters, 1865: 575. *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 1866 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1905).

*Molossops*: Peters, 1865: 575. *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 1866 (parte).

*Promops*: Bangs, 1906: 212. *Bull. Comp. Mus. Zool. Harvard*, 46 (parte; não de Gervais, 1855).

*Cynomops* Thomas, 1920: 189. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9(5). Espécie-tipo: *Molossus cerastes* Thomas, 1901 (= *Cynomops abrasus*); por designação original.

Diagnose: papilas mecânicas médio-posteriores na língua desenvolvidas (34\*), região cingular dos caninos inferiores elevada (44), ausência de crista lambdoidal na região posterior do crânio (77\*) e ausência da fossa basiesfenóide [87(0)<sup>R</sup>].

Notas adicionais à diagnose: os caracteres distinguindo *Cynomops* de *Molossops*, *Mormopterus* e *Cabreramops* foram expostos anteriormente. *Cynomops* se diferencia de *Molossus* por apresentar incisivos superiores cônicos e não falciformes, ramo zigomático do maxilar e lacrimal fundidos formando uma crista proeminente na região infraorbital (comparar Figs. 19c, pág. 79, e 21d, pág. 83), redução de processos laterais no crânio e a ausência de fossas basiesfenóides; *Cynomops* se diferencia de *Promops* por apresentar apenas um pré-molar e um incisivo inferior, e M<sup>3</sup> reduzido, em V, como em *Molossus* (Fig. 16d, pág. 68).

Composição: *C. abrasus* (Temminckii, 1841), *C. greenhalli* Goodwin, 1958; *C. planirostris* (Peters, 1865).

Distribuição geográfica: *C. abrasus* é restrita à América do Sul, ocorrendo desde a porção norte (Colômbia, Venezuela, Guiana, Guiana Francesa e Suriname) até o sul do Brasil e norte da Argentina; *C. greenhalli* ocorre por uma larga faixa desde o nordeste brasileiro até o oeste do México, incluindo a ilha de Trinidad; *C. planirostris* ocorre desde a região central do Panamá até o sul do Brasil e norte da Argentina (Jones & Dunnigan, 1965; Jones & Genoways, 1967; Taddei *et al.*, 1976; Vizotto & Taddei, 1976; Uieda & Taddei, 1980; Hall, 1981; Koopman, 1982a; Myers & Wetzel, 1983; Díaz *et al.*, 1986; Knox Jones *et al.*, 1988; Brosset & Charles-Dominique, 1990;

Barquez *et al.*, 1993; Pacheco *et al.*, 1995; Eisenberg & Redford, 1999; Rodríguez-H & Wilson, 1999).

Comentários: a situação taxonômica do gênero *Cynomops* é complexa tanto em nível genérico como específico e as questões englobam desde problemas nomenclaturais até aqueles relacionados à validade de táxons e suas respectivas categorias taxonômicas. *Cynomops* foi descrito por Thomas (1920) como um gênero novo e como espécie-tipo, *Molossus cerastes* (= *Cynomops abrasus*). O autor utilizou os caracteres dentários para considerar o gênero distinto de *Molossops*, reconhecido na época como sendo o mais próximo filogeneticamente. Subseqüentemente, Miller (1924) sinonimizou o táxon com *Molossops*. Assim, a condição de parentesco estreito entre eles perpetua até o presente, devido à semelhança na morfologia craniana e por ocorrerem na região Neotropical. O acúmulo de conhecimento sobre a morfologia e os dados cariológicos têm acentuado a discrepância entre *Cynomops* e *Molossops*, mas a validade como táxons distintos e em que nível hierárquico devem ser alocados, ainda são questões controversas. A maioria dos autores considerou ambos sinônimos (p. ex., Vizotto & Taddei, 1976; Uieda & Taddei, 1980; Williams & Genoways, 1980; Koopman, 1993, 1994) ou em nível subgenérico (p. ex., Cabrera, 1958; Gardner, 1977; Freeman, 1981; Simmons & Voss, 1998); poucos autores consideraram *Cynomops* como gênero, embora sem qualquer argumentação (p. ex., Husson, 1972; Emmons & Feer, 1997). Gardner (1977) tentou esclarecer esta situação baseando-se maiormente em dados cariotípicos. O autor forneceu uma série de diferenças entre os táxons, mas a questão não foi abordada de forma coerente, no sentido de compará-los a outros grupos molossídeos. Assim, o autor ficou impossibilitado de precisar a posição de ambos os táxons em um contexto mais amplo, testando assim o monofiletismo de *Molossops* (*sensu lato*) e se de fato *Cynomops* é táxon próximo filogeneticamente *Molossops* (*sensu stricto*) e em qual nível. Entretanto, Gardner (1977) já tecia comentários a respeito dessa problemática quanto à situação sistemática do grupo todo como pode ser notado na transcrição abaixo:

“Does recognition of *Molossops* and *Cynomops* at the generic level better reflect the true relationships between these taxa, or does it obscure their close phylogenetic affinity? Final resolution of this question clearly must await a detailed revision of the group.” (Gardner, 1977: 548).

A discrepância dos cariótipos entre as espécies de *Cynomops* ( $2N = 34$  e  $NF = 56-58$ ) e *Molossops* ( $2N = 48$  e  $NF = 68$ ) indicam suas divergências filogenéticas e reforçam a posição genérica de ambos os grupos. A análise da literatura evidencia que o parentesco próximo entre *Molossops* e *Cynomops* está restrito à similaridade na morfologia geral do crânio, principalmente no achatamento da caixa craniana e na presença da “crista infraorbital” desenvolvida; esses caracteres também são compartilhados por outro grupo Neotropical, o gênero *Mormopterus*. Por outro lado, uma série de aspectos da morfologia facial e dentária, como exposto na diagnose de *Molossops* e *Cynomops* aliados aos dados cariotípicos (Tabela X; pág. 131), indicam que *Cynomops* está mais próximo filogeneticamente de *Molossus*. Esta suposição foi confirmada após a análise global (Figs. 29-30, págs. 106-107; nó 8) e esclarece dois pontos importantes: a confirmação do parafiletismo do tradicional *Molossops* (*sensu lato*) e a possibilidade de considerar *Cynomops* como um táxon distinto em nível genérico. A posição de *Cynomops* próxima a *Molossus* havia sido notada por Simpson (1945) quando sinonimizou ambos os táxons.

As questões taxonômicas para grupo da espécie estão basicamente centradas no esclarecimento do complexo *C. abrasus* e na validade de *Cynomops planirostris paranus* (Thomas, 1901a). Esse último táxon teria características qualitativas da pelagem distintas de seu suposto táxon irmão, *C. planirostris*, além de ser levemente maior; Simmons & Voss (1998), por exemplo, tem fornecido uma lista de caracteres distintivos entre os dois táxons, na qual discordo mediante uma análise incluindo um número mais elevado de espécimes. A maioria dos espécimes que analisei, identificados como *C. paranus*, apresenta a coloração geral mais escura, com a pelagem ventral acinzentada e distribuída mais homoganeamente, e tamanho corpóreo levemente maior; a análise dessas séries maiores revelou que as características são demasiadamente variáveis em ambos os táxons (*M. p. planirostris* e *M. p. planirostris paranus*) e, portanto de difícil separação. Neste sentido, a questão ainda permanece em aberto e uma revisão taxonômica para o grupo faz-se necessária. Uma nota nomenclatural digna de comentários é a aceitação relativamente recente do nome *C. abrasus* em vez de *C. brachymeles* como proposto por Carter & Dolan (1978).

### Gênero *Molossus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1805

*Vespertilio*: Pallas, 1766. *Miscellanea Zoologica*: 45 (parte; não de Lineu, 1758) (não visto, in Freeman, 1981).

*Molossus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1805: 151. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris*, 6. Espécie-tipo: *Vespertilio molossus* Pallas: 1766; por designação subsequente (Husson, 1962).

*Dysopes* Illiger, 1811: 122. *Prodomus Systematis Mammalium Avium*. Espécie-tipo: *Vespertilio molossus* Lineu, 1758; por monotipia.

*Cynomops*: Villa, 1955: 2. *Acta Zool. Mexicana*, 1(4) (parte; não de Thomas, 1920).

Diagnose: redução do cíngulo ântero-lingual (59\*), um par de incisivos inferiores [64(2)\*], crista sagital anterior desenvolvida [75(2)] e presença do forame basiesfenóide (98).

Notas adicionais à diagnose: *Molossus* é similar em morfologia externa a *Promops* e *Cynomops*, mas se diferencia do primeiro gênero por apresentar incisivos superiores convergentes e falciformes (Fig. 12c, pág. 56), em vez de cônicos, um incisivo inferior na mandíbula e M<sup>3</sup> reduzido, sem a terceira comissura (padrão V em vez de N invertido) (Fig. 16d, pág. 68). *Molossus* se diferencia de *Cynomops* pela as orelhas mais arredondadas e unidas entre si sobre a cabeça (Fig. 4d, pág. 31), presença de quilha nasal e pilosidade subnasal acentuada (Fig. 2c, pág. 23). *Molossus* se diferencia de *Tadarida*, *Nyctinomops* e *Molossops*, outros gêneros simpátricos, por possuir face lisa sem pregas ou protuberâncias cutâneas, rinário liso, não circundado por verrugas, antetrigo redondo, destacado do restante da orelha por uma constrição basal (Fig. 2, pág. 23), molares superiores tri, em vez de tetracuspídeos e apenas um incisivo inferior, em vez de dois ou três.

Composição: *M. aztecus* Saussure, 1860; *M. bondae* Allen, 1904; *M. coibensis* Allen, 1904; *M. rufus* Dobson, 1876; *M. molossus* (Pallas, 1766); *M. sinaloae* Allen, 1906 e *M. pretiosus* Miller, 1902.

Distribuição geográfica: *M. aztecus* distribui-se desde a Guatemala até o sul do México; *M. bondae* distribui-se desde Honduras até a Argentina e provavelmente o Uruguai; *M. coibensis* ocorre desde o sul do México até Peru e talvez, Brasil central (López-Gonzales & Presley, em

prep.); *M. rufus* ocorre desde o norte do México até a Argentina, Brasil e a ilha de Trinidad; *M. molossus* distribui-se desde o norte do México até sul da América do Sul e Caribe, exceto Bahamas; *M. sinaloae* ocorre desde o México até o norte da América do Sul (Suriname, Trinidad, Colômbia e Guiana Francesa); *M. pretiosus* ocorre desde o sul do México até o norte da América do sul e Brasil, no pantanal (Hall, 1981; Dolan, 1989; Owen *et al.*, 1991; Simmons & Voss, 1998; Nowak, 1999; Gregorin & Taddei, 2000).

Comentários: o gênero *Molossus* foi revisado por Dolan (1989) com o estudo centrado maiormente nas amostras centro-americanas e registros escassos para a América do Sul. Assim, muitos táxons sul-americanos podem ter suas definições e limites geográficos incertos (p. ex., os recentes registros de *M. bondae* para o Paraguai e *M. pretiosus* para o Brasil; Willig *et al.*, 2000; Gregorin & Taddei, 2000;). De fato, o número de espécies válidas para o gênero ainda é controverso: Freeman (1981) considerou oito, Dolan (1989) e Nowak (1999) reconheceram sete e Koopman (1993), apenas cinco. Aliado a isto, o número de táxons nominais descritos (ver Miller, 1913 e Koopman, 1993) e a dificuldade em delimitar morfologicamente determinadas espécies, indicam que uma nova revisão taxonômica faz-se necessária para o gênero, ao menos, para a América do Sul.

Algumas espécies, como *M. macdougalli* Goodwin, 1956 e *M. trinitatus* Goodwin, 1959, foram desconsideradas por mim devido à sua dúbia validade (ver Freeman, 1981; Koopman, 1993). No presente estudo, não utilizei caracteres para definir as relações filogenéticas entre as espécies, embora a forma e comprimento dos incisivos superiores possam ser úteis para este fim; evidentemente que este fato resultou na politomia observada no cladograma da Figura 29 (pág. 106). Dolan (1989) dividiu o gênero em três agrupamentos com base na morfologia dos incisivos superiores: *M. molossus* e *M. sinaloae* com dentes alongados; *M. rufus*, *M. bondae*, *M. aztecus* e *M. coibensis* com incisivos falciformes e pequenos (muito convergentes entre si); *M. pretiosus* com dentes de tamanho intermediário e projetando-se anteriormente. Nos dois primeiros grupos, as espécies são separadas pelo tamanho: no primeiro, *M. molossus* mostra o comprimento craniano 16.3-18.4 e 16.2-17.7 mm, em machos e fêmeos, respectivamente; *M. pretiosus* com comprimento craniano 20.5-22.6 e 19.2-21.6 mm. No segundo grupo, *M. rufus* destaca-se pelo seu tamanho maior (comprimento craniano 22.7-24.5 e 21.1-23.6 mm, em machos e fêmeas, respectivamente),

*M. bondae* mostra um tamanho intermediário (comprimento craniano 19.8-20.9 e 18.1-19.9 mm, em machos e fêmeas, respectivamente); nas duas espécies menores, *M. aztecus* (comprimento craniano 18.4-19.0 e 17.2-17.5 mm, em machos e fêmeas, respectivamente) é levemente maior que *M. coibensis* (comprimento craniano 15.9-18.4 e 15.4-17.1 mm, em machos e fêmeas, respectivamente). No geral, as espécies de *Molossus* mostram-se muito conservadoras morfológica e cariológicamente, mas os caracteres morfométricos são úteis para a separação da maioria delas. A questão nomenclatural mais relevante refere-se ao nome *M. rufus* em vez do tradicional *M. ater* seguindo as sugestões de Dolan (1989), embora não aceito por Husson (1962), Koopman (1993, 1994), Anderson (1997) e Eisenberg & Redford (1999). Desconsiderarei na sinonímia o nome *Molossops planirostris espiritosantensis* descrito por Ruschi, (1951) e considerado por Freeman (1981) como sinônimo de *M. molossus*. Pela descrição original, a presença dois incisivos inferiores e palato côncavo aliados às figuras apresentadas pelo autor, indicam que o táxon pertence ao *Promops*. Contudo, o tamanho do antebraço (35 mm) não coincide com nenhuma espécie de *Promops* o que deixa dúvida quanto à identificação precisa do táxon sem a análise do holótipo.

#### Gênero *Promops* Gervais, 1855

*Molossus*: Spix, 1823: 59. *Sim. Vespert. Brasil* (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1805).

*Dysopes*: Schinz, 1844: 142. *Syst. Verz. Säug.*, 1 (parte; não de Illiger, 1811).

*Promops* Gervais, 1858: 58. *In Castelnau, Exped. Parties Cen. Am. Sud.* Espécie-tipo: *Molossus ursinus* Spix, 1823 (= *Promops nasutus*); por designação original.

Diagnose: PM<sup>3</sup>, quando presente, posicionado externamente na coluna de dentes [50(2)\*] e cônico (51\*), eixo das raízes do PM<sub>3</sub> posicionados paralelamente à coluna de dentes [70(2)\*], palato profundamente côncavo (85), barra do canal facial expandida lateralmente (95) e ausência de crista mastóidea (106<sup>R</sup>).

Notas adicionais à diagnose: *Promops* se diferencia de qualquer táxon molossídeo pela presença de um palato acentuadamente côncavo. Embora o táxon se assemelhe muito a *Molossus*

externamente, há alguns caracteres distintos, principalmente dentários, entre ambos os gêneros como já comentado anteriormente. *Promops* se diferencia de *Nyctinomops*, *Tadarida* e *Molossops* por ter a face e o rinário lisos e molares tricuspídeos; ele se diferencia de *Cynomops* por ter a pilosidade subnasal acentuada, o  $M^3$  com a terceira comissura (padrão N invertido), dois incisivos inferiores, em vez de um, crânio mais abaulado e sem o ramo zigomático do maxilar e o lacrimal fundidos, formando uma crista infraorbital proeminente.

Composição: *P. centralis* Thomas, 1915b e *P. nasutus* (Spix, 1823).

Distribuição geográfica: *P. nasutus* é restrito à América do Sul, desde a Colômbia até o norte Argentina e Brasil; *P. centralis* distribui-se desde o sul do México até Argentina e norte do Brasil, no Acre e Pará (Hall, 1981; Koopman, 1982a; Díaz *et al.*, 1986; Knox Jones, 1988; Barquez *et al.*, 1993; Simmons & Voss, 1998; Nowak, 1999; Nogueira & Peracchi, 1999; Gregorin & Taddei, 2000).

Comentários: uma terceira espécie, *P. davisoni* Thomas, 1921, de ocorrência peruana e equatoriana, pode ser considerada válida (ver discussão em Simmons & Voss, 1998). O gênero *Promops* foi revisado taxonomicamente somente por Thomas (1915b) e o acúmulo de material tem resultado em algumas questões taxonômicas quanto à validade dessa terceira espécie, atualmente considerada sinônimo de *P. centralis*. No presente, o gênero é composto por duas espécies distintas (Koopman, 1993, 1994): *P. centralis*, a espécie maior (antebraço 53-59.8 e 51.9-54.9 mm; comprimento craniano 20.9-22.1 e 19.8-20.6 mm, nos machos e fêmeas, respectivamente) e *P. nasutus* de tamanho menor (antebraço 50.9-54.6 e 45.7-51.8 mm; comprimento craniano 18.5-19.2 e 18.8-19.4 mm, nos machos e fêmeas, respectivamente). As medidas da amostra do Peru (táxon referido a *P. davisoni*) são intermediárias entre ambos os táxons válidos (antebraço 50.3-54.7 e 48.8-54.5 mm; comprimento craniano 18.7-20.2 e 19.2-19.9 mm, nos machos e fêmeas, respectivamente). Indiscutivelmente, esse é outro gênero de molossídeos neotropicais que necessita de uma revisão. A divergência cariológica entre as duas espécies de *Promops* (*P. nasutus* com  $2N = 40$  e *P. centralis* com  $2N = 48$ ) é elevada e surpreendente se considerarmos o aspecto conservador dos dados citogenéticos no restante dos gêneros molossídeos.

Gênero *Austronomus* Iredale & Troughton, 1934

*Molossus*: Gray, 1838: 501. *Mag. Zool. Bot.*, 2 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1805) (não visto; in Freeman, 1981)

*Nyctinomus*: Leche, 1884: 58. *Proc. Zool. Soc. London.*, 1884 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1818).

*Austronomus* Iredale & Troughton, 1934: 360. *Furred Animals Austrália*, ed. 1. Espécie-tipo: *Molossus australis atratus* Thomas, 1924; por designação original.

*Tadarida*: McKean & Calaby, 1968: 375. *Mammalia*, 32 (parte; não de Rafinesque, 1814).

Diagnose: pêlos curvos e de ápice dilatado formando uma coroa distinta circundando o rinário (8\*), antetrigo triangular [21(1)], glândula gular desenvolvida [30(2)\*], canino superior com um cíngulo pósterolingual desenvolvido (43\*), PM<sup>3</sup> posicionado internamente à fileira de dentes superiores [50(1)\*], redução da pós-protocrista no M<sup>1</sup> [55(1)\*], ausência de fossas basiesfenóides [87(0)<sup>R</sup>] e fossa mesopterigóidea profunda (88).

Notas adicionais à diagnose: embora tenha considerado a glândula gular em *Austronomus* como apresentando o mesmo estado de caráter que *Cheiromeles* (desenvolvida), ela difere no primeiro táxon por ser um pouco menor e não apresentar os tufo de longos pêlos na extremidade da abertura da estrutura (Fig. 8; pág. 46). Essa glândula, juntamente com a fossa mesopterigóidea profunda, distingue facilmente *Austronomus* de todos os outros gêneros molossídeos. Afora isto, *Austronomus* é facilmente distinguido de *Tadarida*, o gênero morfologicamente mais similar, por apresentar a face densamente pilosa, porém sem pêlos modificados em espinhos como encontrada no primeiro táxon (Fig. 2; pág. 23); o rinário é rodeado por uma coroa de pêlos de ápice dilatado e não por verrugas carenadas; o antetrigo é triangular em vez do padrão alongado; a região entre as narinas é lisa, sem verrugas ou quando as têm, são três ou quatro diminutas estruturas posicionadas entre as narinas, na região basal (Fig. 3; pág. 29); os caninos apresentam o cíngulo pósterolingual desenvolvido em vez de reto; a profossa do M<sup>1</sup> é basicamente aberta devido à redução da pós-protocrista; e as fossas basiesfenóides estão ausentes. *Austronomus* se diferencia de *Mormopterus* (*Micronomus*) por

possuir pregas faciais e labiais, em vez de protuberâncias; o tamanho é evidentemente maior; o crânio não apresenta o ramo zigomático do maxilar e o osso lacrimal fundidos; e o processo coronóide é baixo. *Austronomus* se distingue de *Mops* pela presença de pilosidade facial acentuada, o rinário circundado por pêlos e não verrugas, e a região entre as narinas lisa.

Composição: *A. australis* (Gray, 1838) e *A. kuborensis* McKean & Calaby, 1968.

Distribuição geográfica: *A. australis* ocorre nas porções sul e central da Austrália; *A. kuborensis* é restrita à Nova Guiné (Koopman, 1982b; 1993; Bonaccorso, 1998; Nowak, 1999).

Comentários: o nome *Austronomus* foi criado por Iredale & Troughton (1934) para indicar a subespécie de *Tadarida* restrita à Austrália, *T. australis atratus*. A espécie foi designada originalmente como a tipo, mas como em *M. (Micronomus)*, os autores não forneceram descrição, comparação e argumentação para a criação do novo gênero. Na revisão dos Molossidae, Freeman (1981) considerou *Austronomus* sinônimo de *Tadarida*, situação que perpetua até os dias atuais. No presente, reconheço *Austronomus* como gênero válido devido à presença de uma série de caracteres exclusivos a ele e a posição isolada das duas espécies no cladograma (Figs.28-29, págs. 106-107); essa posição distante de seu suposto grupo-irmão, *Tadarida*, é coerente com a taxonomia corrente (p. ex., Freeman, 1981; Koopman, 1993, 1994).

Quanto às espécies, *A. australis* e *A. kuborensis* são diferenciadas por caracteres biométricos e pela presença de uma faixa branca nos flancos no primeiro táxon. Na descrição original de *A. kuborensis*, McKean & Calaby (1968) forneceram uma série de caracteres qualitativos diferenciando ambas as espécies, mas que não foram de forma precisa, confirmados por Koopman (1982b) nem por mim. De fato, de todos os caracteres fornecidos na descrição original, apenas a faixa branca mostrou-se exclusiva a *A. australis*, além de seu tamanho maior. Mediante esta diminuição no número de caracteres diferenciados entre ambas as espécies, Koopman (1982b) as sinonimizou; Freeman (1981) considerou ambas espécies válidas. Novamente, encontra-se no trabalho de Koopman a visão de que a quantidade e tipo (complexidade, conhecimento maior) de caracteres encontrados em um determinado táxon determinam a validade e seu nível hierárquico, neste caso, espécie ou subespécie. Particularmente a *Austronomus*, ambas as espécies são facilmente diagnosticáveis, conseqüentemente, apresentam autapomorfias, e devem ser consideradas válidas. Ademais, as diferenças morfométricas entre

ambas espécies estão no mesmo grau que distinguem aquelas pertencentes aos gêneros *Otomops*, *Molossus*, *Molossops*, *Mormopterus* ou *Cynomops*. Somente após um estudo detalhado de variação e a comprovação de uma continuidade de caracteres entre as populações, *A. australis* e *A. kuborensis* poderiam ser considerados sinônimas. *Austronomus australis* apresenta comprimento craniano, incluindo machos e fêmeas, de 22.9-23.9 mm e da orelha de 26.0-29.0 mm; *A. kuborensis* tem comprimento craniano 20.5-20.9 mm e da orelha 21.0 mm. O tamanho do antebraço é similar entre as amostras da Austrália e Nova Guiné (ver dados em Hill, 1961).

### Gênero *Tadarida* Rafinesque, 1814

*Cephalotes* Rafinesque, 1814. *Précis découvertes travaux somiologiques*: 12; espécie-tipo: *Cephalotis teniotis*; por monotipia.

*Tadarida* Rafinesque, 1814: 55. *Précis découvertes travaux somiologiques*: 12. Espécie-tipo: *Cephalotis teniotis*; por monotipia.

*Nyctinomus* Geoffroy Saint-Hilaire, 1818: 114. *Description l'Egypte*, 2. Espécie-tipo: *Nyctinomus aegyptiacus*; por designação subsequente (Miller & Rehn, 1901).

*Dinops* Savi, 1825: 229. *N. Gior. Lett. Pisa, Sci.*, 10. Espécie-tipo: *Dinops cestoni* (= *Cephalotis teniotis*; não visto, *in* Freeman, 1981).

*Dysopes*: Temminck, 1827: 233. *Monogr. Mammal.*, 1 (parte; não de Illiger, 1811).

*Molossus*: Cooper, 1837: 67. *Ann. Lyc. Nat. Hist. New York*, 4 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1805).

*Rhinopoma*: Gundlach, 1840: 358. *Wieg. Archiv*, 1 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1818) (não visto; *in* Freeman, 1981).

*Rhizomops* Legendre, 1984: 427. *Rev. Suisse Zool.*, 91(2). Espécie-tipo: *Rhizomops* (= *Tadarida*) *brasiliensis*; por monotipia.

Diagnose: pêlos em forma de acúleos presente na lateral (3\*) e região dorso-rostral da face (4\*), papilas fungiformes laterais dispostas linearmente na língua (35\*), face lingual dos incisivos superiores plana (37\*) e incisivos superiores com a face lingual sem cingulo (40).

Notas adicionais à diagnose: *Tadarida* se diferencia de *Mops* por apresentar reentrância palatal mais larga (Fig. 18; pág. 75) e pêlos faciais modificados em espinhos (Fig. 2; pág. 23); excetuando *T. ventralis*, as demais espécies do gênero mostram a face bucal dos caninos lisa em vez de sulcada como em *Mops*. A distinção entre *Tadarida* e *Austronomus* foi comentada anteriormente, na descrição do segundo gênero. O gênero se distingue de *Mormopterus* por apresentar as orelhas espessas e arredondadas, em vez de ovaladas ou triangulares (Fig. 4; pág. 31); a face é acentuadamente pregueada e pêlos modificados em acúleos estão presentes; e o crânio não tem o ramo zigomático do maxilar e o osso lacrimal fundidos. Na região Neotropical, *Tadarida* se diferencia de *Nyctinomops* pela presença de espinhos na face (Fig. 2, pág. 23); incisivos superiores levemente convergentes (Fig. 13, pág. 57); M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> com plagiocrista e protofofo convergentes, em vez de paralelas (Fig. 15; pág. 65); e reentrância palatal larga (Fig. 18; pág. 75). De *Eumops*, o gênero se diferencia pela face acentuadamente pregueada (mesmo considerando as finas pregas presentes em *E. hansae* e *E. bonariensis*); o hipocone nos M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> é triangular, desenvolvido e isolado da profossa, em vez de alongado e aderido bucalmente à porção posterior do protofofo; e pela presença de reentrância palatal. As diferenças entre *Tadarida* e *Otomops* serão abordadas a seguir, na diagnose do segundo gênero.

Composição: *T. aegyptiaca* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1818), *T. brasiliensis* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1824), *T. fulminans* (Thomas, 1903), *T. lobata* (Thomas, 1891), *T. teniotis* (Rafinesque, 1814) e *T. ventralis* (Heuglin, 1861).

Distribuição geográfica: *T. aegyptiaca* é conhecida de várias áreas isoladas desde a África, na Argélia, Egito, Nigéria, África do Sul, Angola, Rodésia, Quênia e Sudão, até o sudeste asiático, ocorrendo no sul da Península Arábica, Irã, Paquistão, Índia e Sri-Lanka; *T. brasiliensis* ocorre por toda a região Neotropical, a partir do norte da Argentina e Chile, até o centro e oeste dos Estados Unidos; *T. fulminans* ocorre no centro e oeste africano e Madagascar; *T. lobata* é restrita ao Quênia e Zimbábue; *T. teniotis* ocorre desde o sul da Europa e norte da África, incluindo as ilhas Madeira e Canárias, até o sudeste asiático e Japão; *T. ventralis* ocorre no oeste

africano, no Sudão, Zaire, Etiópia, Quênia, Moçambique, Zâmbia, Tanzânia e África do Sul (Allen, 1917; Ellerman *et al.*, 1953; Rosevear, 1965; Hayman *et al.*, 1966; Peterson & Harrison, 1970; Hayman & Hill, 1971; Smithers, 1971; Kingdon, 1974; Peterson, 1974; Koopman, 1975; Smithers, 1983; Schlittler *et al.*, 1986; Koopman, 1993, 1994; Nowak, 1999).

Comentários: embora algumas espécies do grupo apresentem problemas taxonômicos (p. ex., *Tadarida brasiliensis* e *T. latouchei*; ver Owen *et al.*, 1990; Kock, 1999) pelo considerável número de táxons descritos ou pela validade dúbia, as questões sistemáticas e nomenclaturais mais profundas estão em nível genérico. O nome *Tadarida* apresentou, ao longo de sua história taxonômica, uma profunda instabilidade quanto à sua composição, desde o conceito mais estrito, considerando apenas a espécie-tipo e as muito próximas filogeneticamente, até um conceito muito amplo, englobando espécies consideradas, no presente, como pertencentes a gêneros distintos, como *Mormopterus*, *Nyctinomops*, *Chaerephon* e *Mops*. Contudo, nas últimas duas décadas, essa variação na composição tem sido menor, pelo reconhecimento genérico definitivo de *Mormopterus* e *Nyctinomops*, e a questão ficou restrita à inclusão de *Chaerephon* e *Mops* no gênero. O emprego de ambos os táxons em nível genérico ou como subgrupo de *Tadarida* tem sido feito, na vasta maioria das vezes, sem argumentação convincente e os caracteres fornecidos para a diagnose de cada grupo são tão confusos como as relações filogenéticas e seus níveis hierárquicos. Por outro lado, há propostas que se enveredam de forma oposta à anterior, onde *Tadarida* (*sensu stricto*) tem sido dividido em três gêneros distintos, cada qual, correspondente a uma ampla região continental: *Rhizomops* para as Américas, *Tadarida* para a África e uma espécie para a Ásia, e *Austronomus* para a Austrália e ilhas adjacentes.

Mais recentemente, autores como Freeman (1981) e Koopman (1993, 1994) abandonaram este ponto de vista e consideraram *Tadarida* como um único grupo monofilético sem tais subdivisões. *Austronomus* é visto aqui como táxon válido, mas não *Rhizomops*. Esse último táxon foi criado por Legendre (1984a) para referir-se especificamente à espécie *T. brasiliensis* com base no número de diferenças dos caracteres entre ele e as espécies africanas do gênero, uma argumentação não convincente mediante a metodologia cladística. Muitos dos caracteres diagnósticos fornecidos pelo autor para *T. brasiliensis* e, portanto, para sustentar a própria criação de *Rhizomops*, ou são compartilhados por espécies africanas de *Tadarida*,

diminuindo assim as diferenças morfológicas entre elas, ou são, segundo o próprio autor, primitivas (p. ex., três pares de incisivos inferiores) (ver Owen *et al.*, 1990 para críticas à criação do nome *Rhizomops*). O cladograma resultante aqui (Fig. 29; pág. 106) evidencia que as espécies africanas e a americana de *Tadarida* constituem um grupo monofilético e não favorece a exclusão de *T. brasiliensis* para a formação de um gênero à parte. Por outro lado, a morfologia peculiar de *T. australis* e *T. kuborensis* refletiu sua posição destacada e isolada do restante das espécies do gênero. Isto possibilitou a sua alocação em um gênero distinto. Não analisei a rara *T. lobata*, mas sua morfologia descrita minuciosamente por Peterson & Harrison (1970) indica que o táxon de fato pertence ao referido gênero.

Estou empregando o nome *Tadarida* em vez de *Nyctinomus* seguindo os esclarecimentos de Sherborn (1897) e Lyon (1914), embora mais recentemente, Mahoney & Walton (1988) e Hand (1990) reconsideraram o nome *Nyctinomus*, mas sem sucesso. O nome *T. ventralis* tem prioridade sobre *T. africana* (esclarecimentos em Kock, 1975).

Enquanto as espécies de *Tadarida*, no geral, mostram uma morfologia similar com pequenas diferenças, *T. fulminans* e principalmente, *T. ventralis*, distinguem-se muito do restante das espécies por apresentarem uma quantidade considerável de autapomorfias. Em *T. ventralis*, as orelhas são muito menores em relação ao corpo e com apenas duas verrugas grandes próximas à borda interna, em vez de cinco a sete; os espinhos faciais são reduzidos em número e restritos à região circundante do rinário; a segunda falange do terceiro dedo é cerca de 1/3 do comprimento da primeira; há uma cúspide acessória no cíngulo póstero-lingual e sulcos longitudinais nos caninos superiores; os  $M^1$  e  $M^2$  apresentam hipocone reduzido, assim como o talonídeo do  $M_3$ ; o crânio é mais abaulado; o rostró compacto e a fossa basiesfenóide bem definida e muito funda. *Tadarida fulminans* também mostra uma série de autapomorfias em relação às outras espécies do gênero: os incisivos superiores são paralelos entre si e retos; o  $M^3$  mostra-se reduzido, sem a pré-metacrista; e o forame oval está posicionado junto ao pterigóide. Esta disparidade morfológica em algumas espécies resultou no parafiletismo do gênero na análise empregando todos os caracteres multi-estado como não ordenados (ver Fig. 28, pág. 103). *Tadarida brasiliensis* e *T. teniotis* compartilham dois caracteres derivados e parecem realmente ser espécies irmãs: uma projeção distal do endóstilo no canino superior e três incisivos inferiores; elas são facilmente

diagnosticáveis pelo tamanho maior de *T. teniotis* (antebraço 54.0 a 64.0 mm contra 38.7-45.8 mm de *T. brasiliensis*) e naturalmente, a posição geográfica: a primeira é africana e a segunda americana. Esta proximidade filogenética entre ambas as espécies dificulta ainda mais a aceitação de *Rhizomops* de Legendre (1984b) como válido, uma vez que *T. teniotis* é a espécie-tipo de *Tadarida*, e *T. brasiliensis* de *Rhizomops*. Pela descrição e comparações, *T. lobata* é similar à *T. fulminans*, *T. ventralis* e *T. teniotis* pela forma do antetrago bilobado, mas distinto de qualquer espécie pelas suas orelhas e trago desenvolvidos e a mancha branca dorsal atrás entre as escápulas (Peterson, 1974). Por outro lado, as orelhas desenvolvidas e a reentrância palatal estreita relaciona *T. lobata* a *T. aegyptiaca*. Esta variedade de caracteres compartilhados entre as diversas espécies (ver Tabela XIII abaixo), mais de distribuição em mosaico, não permite uma maior resolução das relações de parentesco entre as espécies do gênero como expresso na Figura 29 (pág. 106). A consideração de *Chaerephon ansorgei* fora de *Tadarida* (*sensu stricto*) entá em concordância com Freeman (1981); a validade de *Tadarida latouchi* como proposta recentemente por Kock (1999) não foi analisada aqui e sua consideração está em aberto; *Tadarida espiritosantensis* considerada válida por Freeman (1981) e Koopman (1993), foi sinonimizada com *Nyctinomops laticaudatus* por Zortéa e Taddei (1995).

TABELA XIII. Caracteres diferenciando as espécies do gênero *Tadarida*. Medidas são dadas em milímetros.

CARÁTER/TÁXON	<i>T. lobata</i>	<i>T. ventralis</i>	<i>T. aegyptiaca</i>	<i>T. fulminans</i>	<i>T. teniotis</i>	<i>T. brasiliensis</i>
Comprimento do antebraço	56.0-63.0	62.0-66.0	44.0-56.0	56.0-62.0	54.0-64.0	38.7-45.8
Comprimento craniano	22.5-24.2	23.5-25.7	19.0-21.0	22.0-22.9	24.4-25.2	16.0-18.4
Tamanho da segunda falange do dedo III em relação à primeira	similar	1/3	similar	similar	similar	similar
Orelhas	desenvolvidas	reduzidas	medianas	medianas	medianas	medianas
Número de verrugas cutâneas nas orelhas	5-7	2	5-7	5-7	5-7	5-7
Trago	desenvolvido	reduzido	reduzido	reduzido	reduzido	reduzido
Posição entre as orelhas	unidas	unidas	unidas	unidas	unidas	próximas
Coloração da pelagem entre as espáduas	branca	castanha	castanha	castanha	castanha	castanha
Pós-protocrista no M <sup>2</sup>	desenvolvida	reduzida	reduzida	reduzida	desenvolvida	desenvolvida
Hipocone no M <sup>1</sup> -M <sup>2</sup>		reduzido	desenvolvido	reduzido	desenvolvido	desenvolvido
Pré-metacrista em relação a pós-paracrista no M <sup>3</sup>	reduzida	reduzida	reduzida	reduzida	desenvolvida	desenvolvida
Posição do meso-estilo em relação ao para-estilo	baixo	baixo	mediano	baixo	alto	Alto
Número de incisivos inferiores	2	2	2	2	3	3
Comprimento relativo do rosto	curto	curto	curto	curto	longo	curto
Reentrância palatal	estreita	estreita	ampla	ampla	ampla	ampla

Gênero *Otomops* Thomas, 1913

*Nyctinomus*: Matschi, 1897: 84. *Archiv Naturg.*, 63 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1818).

*Otomops* Thomas, 1913: 90. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 22. Espécie-tipo: *Nyctinomus whroughtoni*; por designação original.

Diagnose: trago ausente [22(2)], M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> tricuspidados, sem hipocone [53(0)<sup>R</sup>], ausência de pós-protocrista no M<sup>2</sup> (58<sup>R</sup>), pré-molares inferiores divergentes entre si (70\*), pós-metacristídeo disposto de forma intermediária entre a mio- e nictalodontia [71(1)\*], rosto longo e afilado [74(1)\*], crista sagital anterior desenvolvida [75 (1)\*], ausência do processo superior na região nasal (82<sup>R</sup>), arco zigomático espesso na sua região mediana (86), presença de

prolongamentos na região anterior do ectotimpânico (90) e no osso petroso (91) e a presença da barra do forame palatino (101\*).

Notas adicionais à diagnose: *Otomops* distingue-se de qualquer outro gênero molossídeo por apresentar orelhas muito desenvolvidas, espessas e levemente alongadas, um processo mediano no arco zigomático (Fig. 20c, pág. 80), fossas basiesfenóides acentuadamente profundas, um prolongamento anterior do ectotimpânico (Fig. 23d, pág. 87) e uma lâmina óssea mediana no petroso. Somado ao exposto anteriormente, *Otomops* se distingue de *Tadarida* por ter a reentrância palatal estreita e dentição tricuspíada; esse último caráter também o distingue de *Mops*. *Otomops* é muito semelhante a *Nyctinomops*, embora os caracteres autapomórficos do primeiro permita facilmente seu reconhecimento, além dele ocorrer na África e sudeste asiático e o segundo ser restrito às Américas.

Composição: *O. formosus* Chasen, 1939; *O. johnstonei* Kitchener *et al.*, 1992; *O. martiensseni* (Matschi, 1897), *O. papuensis* Lawrence, 1948; *O. secundus* Hayman, 1952; *O. wroughtoni* Thomas, 1913.

Distribuição geográfica: *O. formosus* é restrita a Java; *O. johnstonei* é restrita às ilhas Alor e Sundas, Indonésia; *O. martiensseni* é afro-arábica e distribui-se pela República da África Central, Angola, Zaire, Quênia, Botswana, Madagascar e Iêmen; *O. papuensis* habita o sudeste de Papua Nova Guiné; *O. secundus* é endêmico a Papua Nova Guiné; *O. wroughtoni* ocorre no sul da Índia; (Koopman, 1989; Corbet & Hill, 1992; Long, 1995; Bonaccorso, 1998; Al-Jumaily, 1999; Nowak, 1999).

Comentários: a validade do gênero é inquestionável, tanto no sentido da sua diferenciação em relação aos outros gêneros molossídeos, como pela sua posição no cladograma (Figs. 29-30; págs. 106-107). Entretanto, a situação taxonômica das espécies é precária. As amostras em museus são ínfimas (muitas espécies só são conhecidas de seu holótipo e poucos exemplares) e os táxons são descritos e reconhecidos sem um estudo profundo de variação; no geral, eles são endêmicos às ilhas da região indo-pacífica.

Analisei alguns holótipos e pequenas séries de *Otomops* e uma comparação mostrou que quatro espécies são facilmente diagnosticáveis (excetuando *O. formosus*): *O. papuensis* é distinta do restante por ser muito menor (comprimento craniano 19.9 mm) e a coloração da pelagem ser

marrom-clara avermelhada (ferrugenta) com a região da nuca amarelo-clara. *Otomops martiensseni* e *O. secundus* mostram coloração da pelagem similar, com o dorso marrom-escuro levemente acinzentado na região lombar, área mediana dorsal castanho mais clara e a região da nuca esbranquiçada; *O. martiensseni* é distintamente maior (comprimento craniano 27.1-29.3 mm) que *O. secundus* (comprimento craniano 21.4-21.5 mm). *Otomops wroughtoni* apresenta o tamanho menor que *O. martiensseni* (comprimento craniano 24.5-24.9 mm) e a pelagem dorsal levemente mais escura, com maior quantidade de cinza. *Otomops formosus* pode não ser uma espécie válida, pois é similar a *O. wroughtoni* em coloração e tamanho (comprimento craniano 23.1-24), embora elas apresentem distribuição disjunta e consideravelmente distante. Um espécime analisado no Field Museum (FMNH 142615, macho, identificado erroneamente como *Mops sarasinorum*), proveniente das Filipinas e de tamanho relativamente pequeno (antebraço 61.0 mm e comprimento craniano 22.7 mm) pode vir a ser nova para o gênero após um estudo mais detalhado.

O grande número de táxons descritos desde a criação do gênero por Thomas (1913) e a raridade de espécimes em museus (exceto *O. martiensseni* que tem grandes séries) mostram que o quadro taxonômico do gênero é delicado e uma revisão é necessária.

### Gênero *Nyctinomops* Miller, 1902

*Molossus*: Geoffroy Saint-Hilaire, 1805: 156. *Ann. Mus. Paris*, 6 (parte)

*Nyctinomus*: Gray, 1840: 5. *Ann Mag. Nat. Hist.*, 4 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1805).

*Dysopes*: Wagner, 1843: 368. *Archiv Naturg.*, 9 (parte; não de Illiger, 1811).

*Nyctinomops* Miller, 1902: 393. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 54. Espécie-tipo: *Nyctinomus*

*femorosaccus* Merriem, 1889: 23; por designação original.

*Tadarida*: Shamel, 1931: 11. *Proc. U. S. Nat. Hist.*, 78 (parte; não de Rafinesque, 1814).

*Promops*: Allen, 1900: 91. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 13 (parte; não de Gervais, 1855).

Diagnose: presença de diminutos pêlos ao longo de toda a região entre as narinas (14\*), segunda falange do dedo III curta (32\*), presença de diastema entre os pré-molares superiores (49\*), plagiocrista e protolofo dispostos paralelamente (56), pré-molares inferiores divergentes (69\*), eixo das raízes dos pré-molares inferiores posicionadas paralelamente à coluna de dentes na mandíbula [70(0)<sup>R</sup>] e rostro longo e afilado [74(1)\*].

Notas adicionais à diagnose: A posição paralela entre o protolofo e a plagiocrista nos M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> (Fig. 15, pág. 65) distingue *Nyctinomops* de qualquer outro gênero molossídeo. Os gêneros mais semelhantes a *Nyctinomops* em aspecto geral são *Tadarida* e *Otomops*. Uma comparação com o segundo táxon já foi feita anteriormente. De *Tadarida brasiliensis*, táxon morfológicamente similar e que ocorre em simpatria, *Nyctinomops* se diferencia facilmente por apresentar face sem pêlos modificados em espinhos, narinas separadas, no geral, por duas fileiras paralelas de verrugas (Fig. 3e, pág. 29), por ter a segunda falange do quarto dedo diminuta (aproximadamente 1/5 do tamanho da primeira), incisivos superiores praticamente paralelos, molares superiores com a plagiocrista e com o protolofo convergentes e a reentrância palatal estreita (Fig. 18c, pág. 75). *Nyctinomops* se diferencia de *Eumops* por apresentar lábios acentuadamente pregueados, região entre as narinas separadas por duas fileiras paralelas (eventualmente uma) de verrugas grandes e carenadas e dentes retos, em vez de cônicos; ele se diferencia de *Mormopterus*, que também apresenta lábios pregueados, por ter as orelhas unidas em um ponto comum sobre o rostro e a região nasal separadas por verrugas carenadas.

Composição: *N. aurispinosus* (Peale, 1848); *N. femorosaccus* (Merriem, 1889), *N. laticaudatus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1805); *N. macrotis* (Gray, 1839).

Distribuição geográfica: *N. aurispinosus* ocorre no sul e oeste do México e na América do Sul, desde a sua porção norte (Brasil, Venezuela, Colômbia) até o norte da Bolívia e centro e leste do Brasil; não há registro da espécie no restante da América Central, embora Jones & Arroyo-Cabrales (1990) tenham considerado a espécie como ocorrendo lá. *Nyctinomops laticaudatus* ocorre desde o sul e leste do México até o norte da Argentina e sul do Brasil; *N. femorosaccus* é restrita ao norte e oeste do México e o sul dos estados Unidos; *N. macrotis* distribui-se desde o sudeste dos estados Unidos até o sul da América do Sul (norte da Argentina,

Brasil e Uruguai) e grande parte das Antilhas (Hall, 1981; Koopman, 1982a; Ochoa, 1984; Jones et al., 1988; Jones & Arroyo-Cabrales, 1990; Kumirai & Jones, 1990; Reid, 1997).

Comentários: até o final da década de 1980 (p. ex., Cabrera, 1958; Koopman, 1982a; Myers & Wetzel, 1983; Jones et al., 1988) as espécies de *Nyctinomops* eram incluídas no gênero *Tadarida*, embora Freeman (1981) e mais explicitamente Legendre (1984a), já tenham chamado a atenção para a diferenciação de ambos os táxons; *Nyctinomops* foi definitivamente reconhecido em nível genérico na década de 1990. As espécies do gênero no geral não mostram problemas nomenclaturais e são facilmente diagnosticáveis: *N. macrotis* se diferencia do restante das espécies por ser maior (antebraço acima de 54 mm e comprimento craniano acima de 22 mm) e apresentar as fossas basiesfenóides quadrangulares, bem definidas e profundas; *N. aurispinosus*, a espécie de tamanho intermediário (antebraço 49.7-55.7 mm e comprimento craniano 19.6-21.7 mm), apresenta espinhos dérmicos nas bordas superiores das orelhas, ausentes nas demais (exceto em alguns poucos espécimes e *N. laticaudatus*: MNRJ 6534 e 403); *N. femorosaccus* e *N. laticaudatus* são semelhantes em morfologia, embora a primeira seja levemente menor que a segunda (antebraço 41-47.3 contra 45-49 mm e comprimento das orelhas 19-21 mm contra 22-24 mm); a porção frontal do crânio é proporcionalmente maior em *N. femorosaccus*.

### Gênero *Eumops* Miller, 1906

*Vespertilio* Shaw, 1800: 137. *General Zoology, Mammalia*, 1 (parte; não de Lineu, 1958).

*Molossus* Schinz, 1821: 870. *Das Thierreich*, 1 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1805) (não visto, in Freeman, 1981).

*Dysopes*: Wied, 1826: 226. *Beitr. Naturg. Brasil*, 2 (parte; não de Illiger, 1811).

*Promops* Peters, 1865: 574. *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 1866 (parte; não de Gervais, 1855).

*Eumops* Miller, 1906: 85. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 19. Espécie-tipo: *Molossus californicus*

Merriam, 1890; por designação original.

Diagnose: redução ou ausência dos dobramentos cutâneos nos lábios superiores [2(1→0)<sup>R</sup>], pêlos diminutos intercalados com as verrugas circundando o rinário (12) e separando as narinas [14(1\*)], antetrágo triangular [21(2)\*], segunda falange do dedo III curta (32\*), incisivos superiores divergentes no ápice [36(2)\*] e curvos (38<sup>R</sup>), PM<sup>3</sup> rombo (51\*), hipocone do M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> reduzido [53(1)\*], palato completo, sem reentrância [84(3)\*] e presença do canal pterigóide (99).

Notas adicionais à diagnose: Os gêneros molossídeos americanos mais semelhantes a *Eumops* são *Tadarida* e *Nyctinomops*. Contudo, eles são facilmente distinguíveis de *Eumops* por esse apresentar as narinas separadas por diminutas verrugas e pêlos curvos em vez de verrugas carenadas e desenvolvidas (Fig. 3c, pág. 29), os incisivos superiores cônicos e divergentes no ápice, em vez de planos, triangulares e paralelos ou convergentes, pela presença de um hipocone fraco, alongado no M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> e em contato direto com a profossa, em vez de triangular, alto e isolado, e pela ausência de reentrância palatal. *Eumops* se diferencia de *Molossus* e *Promops* pelas orelhas desenvolvidas e espessas (Fig. 4f, pág. 31), rinário circundado por diminutas verrugas, feixe longo de pêlos ao longo de todo o lábio superior, ausência de pilosidade subnasal diferenciada, crânio alongado e M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> tetracuspídeos. *Eumops* se distingue de *Mormopterus* Neotropical por ter a face lisa sem protuberâncias cutâneas e pêlos de ápice dilatados, crânio alto e alongado com o rostro com a região anterior lisa sem o osso lacrimal e a porção zigomática superior do maxilar fundidos.

Composição: *E. auripendulus* (Shaw, 1800); *E. bonariensis* (Peters, 1874); *E. dabbenei* Thomas, 1914; *E. glaucinus* (Wagner, 1843); *E. hansae* Sanborn, 1932; *E. maurus* (Thomas, 1901); *E. perotis* (Schinz, 1821); *E. trumbulli* (Thomas, 1901); *E. underwoodi* Goodwin, 1940.

Distribuição geográfica: *E. auripendulus* apresenta uma distribuição disjunta, ocorrendo desde o sul do México até o sul da América do Sul, no norte da Argentina, sudeste do Paraguai e sul do Brasil, mas não foi registrado no corredor de vegetação aberta do centro da América do Sul; *E. bonariensis* ocorre desde o sul do México até o Uruguai, centro-norte da Argentina e sudeste do Brasil; *E. dabbenei* desde o norte da Venezuela e Colômbia até o Paraguai e Argentina; *E. glaucinus* ocorre desde o México central até o sudeste do Brasil e Paraguai, nas ilhas da Jamaica e Cuba e em uma população isolada na península da Flórida; *E. hansae* apresenta distribuição disjunta ocorrendo no sudeste do Brasil (Corupá, Santa Catarina) e desde o norte da América do

Sul até a porção central da América Central, na Costa Rica; *E. maurus* ocorre no Suriname, Guiana e Venezuela; *E. perotis* ocorre desde o nordeste e centro-oeste do Brasil até o norte da América do Sul, por uma faixa circundando a bacia amazônica e populações isoladas no norte do México e sul dos Estados Unidos; *E. trumbulli* ocorre na bacia amazônica; *E. underwoodi* ocorre desde os Estados Unidos (Arizona) até o sul da América do Sul, distribuindo-se pelo corredor contornando a planície amazônica (Alvarez & Aviña, 1964; Massóia, 1976; Eger, 1977; Harrison *et al.*, 1979; Ibáñez, 1979; Hall, 1981; Koopman, 1982a; Myers & Wetzel, 1983; Díaz *et al.*, 1986; Knox Jones *et al.*, 1988; Sanchez *et al.*, 1992; Barquez *et al.*, 1993 Aguirre & Urioste, 1994).

Comentários: como discutido previamente em vários momentos, a posição de *Eumops* mais próxima a *Tadarida* que a *Molossus* é conflitante com as propostas vigentes (p. ex., Freeman, 1981; Legendre, 1984a). Embora o monofiletismo de *Eumops* seja inquestionável, a variação morfológica entre as espécies é a mais acentuada na família Molossidae e ela é expressa em todos os conjuntos de dados estudados: morfometria (Freeman, 1981), citogenética (Morielle-Versute *et al.*, 1996; ver Tabela X; pág. 131), bioquímica (Dolan & Honeycutt, 1978), anatomia peniana (Ryan, 1991a,b), craniana e externa.

Com base na morfologia craniana e facial, dois grupos de espécies podem ser reconhecidos, embora eles não apareçam com tal no cladograma adotado aqui (Fig. 29, pág. 106). *Eumops hansae* e *E. bonariensis* se diferenciam das demais espécies em vários aspectos: elas são menores, as orelhas apresentam espinhos dérmicos na superfície superior do pavilhão auditivo externo, as narinas são separadas basicamente por uma fileira de diminutos pêlos curvos, sendo as verrugas discretas, os lábios superiores são finamente pregueados e o  $M^3$  é desenvolvido com as três comissuras de tamanho similar (padrão N invertido). *Eumops hansae* se diferencia de *E. bonariensis* por apresentar as orelhas unidas por uma larga faixa acima da fronte e verrugas em forma de almofadas na porção ântero-superior, e pelo tamanho menor; o primeiro táxon tem comprimento do antebraço com média 37.8 e 41.2 mm, para fêmeas e machos, respectivamente, e na segunda a estrutura mostra uma variação na média entre as subespécies de 39.66-46.7 e 39.01-46.8 mm, nas fêmeas e machos, respectivamente (ver detalhes em Eger, 1977).

Das espécies maiores, *E. perotis* e *E. trumbulli* se diferenciam de *E. maurus*, *E. underwoodi* e *E. dabbenei* pela ausência de báculo (Brown, 1967), por apresentarem fossas

basiesfenóides quadrangulares e profundas, e rostro claramente afilado, em vez de robusto encontrado nos três últimos táxons; *E. perotis* é maior que *E. trumbulli* (comprimento do antebraço maior que 75.0 na primeira espécie contra um menor que 74.0 mm na segunda) e apresenta o PM<sup>3</sup> posicionado mais medianamente que externamente, entre o canino e o PM<sup>4</sup> (ver Koopman, 1971 e Eger, 1977 para definição dos táxons). *Eumops maurus* facilmente se diferencia das outras espécies de grande porte por apresentar uma faixa de pêlos brancos ventralmente nos flancos. Apesar de *E. underwoodi* e *E. dabbenei* serem considerados invariavelmente como táxons distintos, sua validade, diagnose e distribuição geográfica ainda são precárias e necessitam de estudos adicionais (ver também Eger, 1977 e Ibáñez, 1979).

*Eumops glaucinus* e *E. auripendulus* se diferenciam do restante das espécies pelo tamanho mediano e por ter o M<sup>3</sup> reduzido, com a terceira comissura ausente ou acentuadamente reduzida (padrão em V). *Eumops glaucinus* apresenta coloração da pelagem castanho-clara e antetrágo quadrangular (Fig. 5j, pág. 36), enquanto que *E. auripendulus* tem coloração mais escura, enegrecida, e antetrágo pontiagudo (Fig. 5k, pág. 36). *Eumops patagonicus* tem sido reconhecido como espécie válida, por exemplo, por Barquez *et al.* (1993) e Willig *et al.* (2000), mas não considerado aqui devido à sobreposição das medidas e variação na coloração da pelagem com *E. b. bonariensis* (ver também Sanborn, 1932; Eger, 1977). Contudo, análises mais amplas são necessárias e a situação taxonômica desta espécie dever ser reavaliada.

### Gênero *Mops* Lesson, 1842

*Vespertilio*: Buchanan, 1800: 261. *Trans. Linn. Soc. London*, 5 (parte; não de Lineu, 1758).

*Nyctinomus*: Desmarest, 1820: 116. *Encyclop. Méth., Mammal.*, 1 (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1818).

*Dysopes*: Cuvier, 1824: 250. *Dents Mamm.* (parte; não de Illiger, 1811).

*Molossus*: Blainville, 1840: 101. *Osteogr. Vespertilio* (parte; não de Geoffroy Saint-Hilaire, 1805) (não visto; *in* Freeman, 1981).

- Mops* Lesson, 1842: 18. *Nouv. Table. Règne Animal, Mamm.* Espécie-tipo: *Mops indicus* Lesson, 1942 (= *Mops mops*); por monotipia.
- Chaerephon* Dobson, 1874: 22. *J. Asiatic Soc. Bengal.*, 43, parte 1. Espécie-tipo: *Molossus* (*Nyctinomus*) *johorensis* Dobson, 1873.
- Xiphonycteris* Dollman, 1911: 210. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 8(7). Espécie-tipo: *Xiphonycteris spurrelli*; por monotipia.
- Lophomops* Allen, 1917: 460. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 37. Espécie-tipo: *Chaerephon* (*Lophomops*) *chapini*; por designação original.
- Allomops* Allen, 1917: 470. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 37. Espécie-tipo: *Chaerephon* (*Allomops*) *osborni* (= *Mops condylurus*; ver Koopman, 1975 e Freeman, 1981); por designação original.
- Philippinopterus* Taylor, 1934: 314. *Philippine land mammals.* Espécie-tipo: *Philippinopterus lanei* (= *Mops sarasinorum*; in Freeman, 1981); por monotipia.
- Tadarida*: Hayman, 1951: 82. *Rev. Zool. Bot. Africaines*, 45 (parte, não de Rafinesque, 1814).

Diagnose: pêlos com ápice dilatado presentes na lateral da face (5\*) e na região subnasal [6(2)\*], sulcos longitudinais na face lingual dos caninos (46\*), pré-metacrista medianamente desenvolvida em relação à pós-paracrista [61(2)\*] e talonídeo no M<sub>3</sub> reduzido [72(0)<sup>R</sup>].

Notas adicionais à diagnose: *Mops* se diferencia dos gêneros que ocorrem parcialmente na África, *Tadarida* e *Otomops*, por uma combinação de caracteres: presença de caninos com sulcos longitudinais na face lingual, desde a base até próximo ao ápice (*Tadarida ventralis* e o fóssil *T. rusingae* também apresentam esses sulcos), pêlos de ápice dilatado na lateral da face (as espécies australianas do gênero *Austronomus* também apresentam essa pilosidade) e a redução da estrutura do M<sub>3</sub> pela ausência do talonídeo. Além disso, as espécies de *Tadarida* tendem a ter três incisivos inferiores, em vez de dois ou um, e a reentrância palatal é larga, ao invés de estreita até ausente, como ocorre em *Mops*. Dos gêneros Neotropicais morfologicamente semelhantes, *Eumops* e *Nyctinomops*, *Mops* se diferencia, além do aspecto geográfico, pela presença de pêlos de ápice dilatado na lateral do rosto e na região subnasal, e pela presença dos sulcos nos caninos. De *Mormopterus*, *Mops* se distingue por apresentar orelhas desenvolvidas e unidas sobre o rosto, e

por apresentar redução ou mesmo a perda da reentrância palatal. De *Austronomus*, *Mops* se diferencia por ter os sulcos nos caninos e a face menos densamente pilosa e perda da glândula gular, muito desenvolvida no primeiro gênero.

Composição: *M. aloysiisabaudiae* (Festa, 1907); *M. ansorgei* (Thomas, 1903); *M. bemmellini* (Jentink, 1879); *M. brachypterus* (Peters, 1852); *M. bivittatus* (Heuglin, 1861); *M. chapini* Allen, 1917; *M. condylurus* (Smith, 1833); *M. congicus* Allen, 1917; *M. demonstrator* (Thomas, 1903); *M. gallagheri* (Harrison, 1975); *M. jobensis* (Miller, 1902); *M. johorensis* (Dobson, 1873); *M. leonis* (Thomas, 1908); *M. major* (Trouessart, 1897); *M. midas* (Sundevall, 1843); *M. mops* (Blainville, 1840); *M. nanulus* Allen, 1917; *M. niangarae* Allen, 1917; *M. nigeriae* Thomas, 1913; *M. niveiventer* Cabrera & Ruxton, 1926; *M. petersoni* (El-Rayah, 1981); *M. plicatus* (Buchanan, 1800); *M. pumilus* (Cretzschmar, 1826); *M. russatus* Allen, 1917; *M. spurrelli* (Dollman, 1911); *M. thersites* (Thomas, 1903); *M. thomensis* (Juste & Ibáñez, 1993).

Distribuição geográfica: o gênero apresenta uma distribuição basicamente africana, com apenas quatro espécies ocorrendo na região asiática e indo-australiana: *M. mops* ocorre na Malásia, Sumatra, Borneo, Java, Filipinas, Indonésia (Sulawesi) e ilhas adjacentes; *M. jobensis* ocorre na Nova Guiné, Austrália, Ilhas Solomon e Fidji; *M. johorensis* distribui-se pelo oeste da Malásia e Sumatra; e *M. plicatus* ocorre no sudeste asiático desde a Índia e China até Filipinas, Borneo, Sundas menores e outras ilhas indo-pacíficas. *Mops thomensis* é endêmica à ilha de São Tomé, oeste da África (Hill, 1961; Rosevear, 1965; Koopman, 1965, 1975, 1989a,b, 1995; Hayman & Hill, 1971; Kingdon, 1974; Corbet & Hill, 1982; Juste & Ibáñez, 1993; Bonaccorso, 1998; Bouchard, 1998).

Comentários: a questão mais relevante indiscutivelmente refere-se à não comprovação do monofiletismo de *Mops* e *Chaerephon* e ambos, como táxons evidentemente distintos. A minha posição em sinonimizar ambos os táxons, baseada na falta de sustentação dos ramos como distintos, é conflitante com a taxonomia corrente. Ao longo de toda a história da sistemática de Molossidae (desde Miller, 1907, até Koopman, 1993, 1994), independente de qual categoria taxonômica, se genérica ou subgenérica, ambos os táxons sempre foram considerados válidos. Aqui, não só forneço subsídios para sustentar minha posição em sinonimizá-los como também

explícito a impossibilidade deles serem subgêneros de *Tadarida*, como às vezes colocados, devido à sua distância filogenética do referido gênero (ver Figs. 29-30, págs. 106-107).

Em todas as análises que elaborei, o monofiletismo do tradicional *Chaerephon* só foi possível mediante a inclusão incondicional das espécies do grupo *Mops* (Figs. 29 e 31, págs. 107 e 111, respectivamente). Apesar do corrente cenário taxonômico considerar ambos os gêneros válidos (p. ex., Freeman, 1981; Koopman, 1993, 1994), uma análise dos principais trabalhos abordando a sistemática de *Mops* e *Chaerephon* evidencia quadros taxonômicos distintos. Ambos os táxons já foram tratados como sinônimos de *Tadarida* e, portanto, invalidados (p. ex., Hill, 1961; Peterson, 1961, 1971, 1972; Rosevear, 1965; Fenton & Peterson, 1972; Eger & Peterson, 1979), ou foram vistos como táxons reconhecidos, e nesse caso, em nível genérico (p. ex., Miller, 1907; Allen, 1917; Freeman, 1981; Koopman, 1965, 1993, 1994) ou subgenérico, incluídos em *Tadarida* (p. ex., Hayman *et al.*, 1966; Hayman & Hill, 1971; Kingdon, 1974; Koopman, 1975; Legendre, 1984a; Juste & Ibáñez, 1993). Embora considere aqui *Mops* e *Chaerephon* como sinônimos, tratarei da questão taxonômica considerando inicialmente ambos separadamente, desenvolvendo as argumentações para indicar a fragilidade de suas diagnoses e conseqüentemente, a validade.

Os caracteres diagnósticos mais utilizados para distinguir *Chaerephon* dos táxons supostamente mais relacionados, *Tadarida* e *Mops*, eram o terceiro molar com a terceira comissura desenvolvida (padrão N invertido) e a reentrância palatal muito reduzida a ausente (Miller, 1907; Rosevear, 1965; Hill, 1961; Hayman & Hill, 1971; Freeman, 1981; Koopman, 1994). Outros caracteres fornecidos pelos autores, como orelhas largas e geralmente unidas na região frontal por uma membrana e, a presença e o desenvolvimento do primeiro pré-molar superior (PM<sup>3</sup>) são variáveis dentro de *Chaerephon*. Essa definição de *Chaerephon* apresenta um ponto de fragilidade: o polimorfismo inter-específico de ambos caracteres diagnósticos no táxon, assim como a presença dessas características em algumas espécies de *Mops*, e portanto, não autapomórficos para o gênero. Thomas (1913) já havia notado o problema a respeito da diagnose de *Chaerephon* e sugerido a sua possível sinonimização com *Mops*. Embora alguns destes autores tenham expressado a variação dos caracteres diagnósticos, essa definição do táxon é mantida até o presente. Este foi o caso de Freeman (1981), que expressou de forma mais detalhada a variação

nos caracteres presentes nas diversas espécies de *Chaerephon*, tanto em suas figuras (páginas 54-58 e 62-65 do trabalho original) como na sua matriz de caracteres (páginas 104-105 do mesmo trabalho), mas manteve a posição conservadora de *Chaerephon* e *Mops* como táxons distintos e em nível genérico. Um caráter complementar fornecido pela autora à diagnose do gênero em questão, foi a tendência à fragilidade da mandíbula em relação àquela de *Mops*, detectada através da análise morfométrica.

Posteriormente, Legendre (1984a) diagnosticou *Chaerephon* baseado exclusivamente na morfologia dentária, fornecendo como caracteres derivados, os incisivos superiores paralelos, nervuras na face lingual dos caninos superiores, PM<sup>2</sup> abaulado, M<sup>3</sup> desenvolvido, molares superiores com paralofo reduzido, profossa fechada posteriormente e pré-molares inferiores posicionados transversalmente na mandíbula. Todos esses caracteres ocorrem na totalidade, ou em parte das espécies de *Mops*, e em menor número, em *Tadarida*, o que novamente dificulta a diagnose de *Chaerephon* e sua aceitação como um grupo natural *per se*. Hand (1990) definiu *Chaerephon* pela posição transversa dos pré-molares na mandíbula. Esse caráter também pode ocorrer em algumas espécies de *Mops*. Estranhamente, o M<sup>3</sup> reduzido (padrão V) foi considerado pela autora como sinapomórfico unindo *Chaerephon* + *Mops*, embora ele ocorra somente em algumas poucas espécies do primeiro táxon. Como pode ser observado, todos os caracteres sugeridos pelos diversos autores para definir *Chaerephon*, e de certa maneira, *Mops*, ou são primitivos para o nível de abrangência em questão, ou são polimórficos e compartilhados entre as espécies de ambos os táxons.

A história taxonômica do tradicional *Mops* está intimamente ligada à de *Chaerephon* e, embora ele seja mais facilmente diagnosticável que o segundo táxon, o reconhecimento como táxons distintos não é possível mediante o padrão de ramificação resultante (Fig. 29, pág. 106). A validade do tradicional *Mops* acarretaria obrigatoriamente na criação de uma série de táxons do grupo do gênero, o que não seria recomendável mediante as proposições iniciais de manter a estabilidade taxonômica. Isso não só acarretaria na criação excessiva de nomes novos, como esses táxons recém descritos seriam maiormente monotípicos, mostrando um elevado grau de redundância. De fato, as Figuras 29 (pág. 106) e 31 (pág. 111) mostram que dentro do grande agrupamento incluindo todas as espécies dos tradicionais *Chaerephon* + *Mops*, há um subgrupo

formado por *Mops* + *C. nigeriae*. O clado é sustentado por três caracteres derivados para esse nível de abrangência: pós-protocrista no  $M^2$  ausente ( $58^R$ ) e pré-paracrista no  $M^3$  reduzidas [ $61(1)^R$ ] e a perda secundária do metacone no  $M^3$  ( $62^R$ ). Como pode ser notado, muito dos caracteres acima estão diretamente relacionados à redução do  $M^3$ , como postulados pelos autores precedentes de forma mais simplificada (Hill, 1961; Hayman & Hill, 1971; Hand, 1990; Koopman, 1994). Contudo, como já discutido anteriormente, tanto *Chaerephon* como *Mops* apresentam somente diferentes frequências nos estados de caráter relacionados à morfologia do  $M^3$  e à presença e desenvolvimento da reentrância palatal, mas com nítida sobreposição de caracteres em ambos os táxons. Em um nível hierárquico imediatamente menos inclusivo, excluindo *Chaerephon nigeriae*, estão presentes todas as espécies do tradicional *Mops*, formando uma grande politomia. Esse clado é definido pelo desenvolvimento da pós-paracrista no  $M^1$  [ $55(2)^*$ ] e pela presença de uma crista sagital anterior reduzida [ $75(1)^*$ ]. Na análise empregando a ponderação sucessiva, o mesmo ramo mostra algumas resoluções dicotômicas internas com a formação de dois subgrupos distintos: um formado pelas espécies *M. spurrelli*, *M. thersites* e *M. nanulus* e outro composto por *M. condylurus*, *M. congicus*, *M. niveiventer*, *M. mops*, *M. demonstrator* e *M. midas*.

*Xiphonycteris*, táxon às vezes reconhecido, ora em nível genérico ora subgenérico (Dollman, 1911; Koopman, 1975, 1994, El-Rayah, 1981), não foi considerado válido aqui. O táxon foi descrito por Dollman (1911) para incluir exclusivamente a espécie *X. spurrelli* e diagnosticado pela ausência do incisivo inferior externo ( $I_2$ ) e a morfologia e desenvolvimento peculiar dos caninos. Koopman (1975) diagnosticou o táxon (considerando-o como um subgênero de *Mops*) pela ampla reentrância palatal e redução da terceira comissura do  $M^3$  em oposição ao restante das espécies do gênero que ficaram confinadas ao subgênero *Mops*. Esse por sua vez, foi definido pela ausência ou redução extrema da reentrância palatal e pela redução da estrutura do  $M^3$ . Com essa definição, o autor obrigatoriamente ampliou *Xiphonycteris* incluindo as espécies *Mops nanulus*, *M. brachypterus* e *M. thersites* que apresentavam as mesmas características; o autor excluiu *M. leonis*, espécie que também apresenta reentrância palatal acentuada. Posteriormente, El-Rayah (1981) descreveu mais uma espécie para o subgênero *Xiphonycteris*, porém não mais o relacionando a *Mops*, mas sim a *Tadarida*: *T. (X.) petersoni*. O

grupo *Xiphonycteris* de Koopman (1975) não se formou na presente análise (Fig. 29, pág. 106) e, portanto, não é reconhecido por mim. Esta tríade de táxons (*Mops*, *Nanulus* + *M. spurrelli* + *M. thersites*) se formou na análise empregando a ponderação sucessiva e é sustentada por dois caracteres: o desenvolvimento dos caninos superiores (c. 47) e a convergência dos incisivos superiores entre si [36(0)<sup>R</sup>]. Contudo, o reconhecimento de *Xiphonycteris* também acarretaria a descrição de uma série de novos táxons, sejam eles em nível genérico ou subgenérico, o que é indesejável mediante o atual desconhecimento das relações de parentesco do grupo como um todo (Fig. 29, pág. 106) e considerando a estabilidade nomenclatural.

A composição específica variável de *Mops* também expressa a dificuldade em diagnosticá-lo. Por exemplo, a espécie *M. ansorgei* foi considerada como pertencente a *Tadarida* (*sensu stricto*) até o trabalho de Freeman (1981), que a transferiu para *Chaerephon*; meus resultados agregam com os da autora em relação ao distanciamento da espécie daquelas de *Tadarida* (*sensu stricto*), mas incluída agora em *Mops*. Koopman (1975) considerou *M. bivittatus* e *M. bemmellini* como pertencentes ao subgênero *Tadarida*, mas também discordo do autor (ver a posição das espécies no cladograma da Fig. 29, pág. 106).

As demais espécies de *Mops* mostram considerável variação na sua morfologia crânio-dentária. Por exemplo, a fossa basiesfenóide é rasa em *M. condylurus*, *M. brachypterus*, *M. spurrelli* e *M. thersites* e profunda nas demais espécies do gênero. O  $M^3$  é completamente reduzido sem a terceira comissura (padrão em V) em *M. demonstrator*, *M. mops*, *M. spurrelli* e *M. niveiventer*; ela é diminuta em *M. congicus* e *M. nanulus* e mostra um grau maior de desenvolvimento, atingindo quase a metade do comprimento da segunda comissura, em *M. midas*, *M. brachypterus* e *M. thersites*. O  $PM^3$  está ausente em *M. mops*, diminuto em *M. demonstrator*, *M. niveiventer* e *M. condylurus* e relativamente bem desenvolvido nos demais táxons. A reentrância palatal, como já mencionado, é ampla em *M. thersites*, *M. spurrelli* e *M. brachypterus*, estreita em *M. petersoni*, *M. nanulus* e *M. leonis*, reduzida em *M. condylurus*, *M. congicus*, *M. midas* e ausente em *M. niveiventer*, *M. mops* e *M. demonstrator*. A região internasal em *M. congicus* é lisa, coberta por verrugas carenadas em *M. spurrelli*, *M. petersoni* e *M. thersites* e revestida por diminutas verrugas arredondadas nas demais espécies.

## 6. AS OBRAS DE FREEMAN (1981) E LEGENDRE (1984A): UMA ANÁLISE CRÍTICA

Posteriormente à escolha do cladograma e discussão acerca dos resultados e da sustentação dos ramos, apresento uma análise comparativa prévia às duas mais recentes, amplas e disputadas revisões anteriormente elaboradas para Molossidae, a de Freeman (1981) e a de Legendre (1984a). Essa comparação aborda tanto os aspectos estruturais das topologias resultantes desses estudos como também as questões metodológicas e conceituais que levaram à sua construção. Assim, abordo os pontos de conflito entre os estudos e teço uma análise criteriosa aos trabalhos mencionados.

A parte dedicada por Freeman (1981) ao estudo das relações filogenéticas e zoogeografia de Molossidae ocupa aproximadamente 1/3 de seu trabalho. De fato, o escopo central do trabalho da autora foi o estudo morfométrico empregando análise estatística multivariada para delimitar os diversos grupos morfológicos e suas relações, incorporando alguns aspectos etoecológicos, como vôo e hábitos alimentares. Embora metodologicamente incompatível em vários aspectos devido à intenção de interpretar os dados utilizando concomitantemente, os métodos fenético e cladístico, o trabalho é apresentado com muita eloquência. Freeman (1981) empregou apenas nove caracteres qualitativos para propor as relações filogenéticas entre os gêneros, mesmo descrevendo 12. São eles: 1) quantidade de pêlos de ápice dilatado lábios superiores, 2) forma geral do  $M^3$ , 3) grau de desenvolvimento do  $PM^3$ , 4) grau de desenvolvimento do  $M^1$ , 5) desenvolvimento da crista sagital nas suas porções anterior e 6) posterior, 7) grau de desenvolvimento da crista lambdoidal nas suas porções lateral e 8) superior, 9) grau de distanciamento das bordas internas das orelhas, 10) grau de desenvolvimento dos dobramentos cutâneos nos lábios superiores, 11) presença e desenvolvimento da reentrância palatal e 12) a presença desenvolvimento da fossa basiesfenóide. A análise da matriz Freeman (1981: 104-105; Tabela 11), a qual engloba apenas parte dos 12 caracteres acima mencionados, mostra um elevado grau de polimorfismo inter-específico. O cladograma de Freeman (1981) está reproduzido aqui na Figura 34. O primeiro ponto obscuro na análise é a forma de utilização dos caracteres: a autora descreveu 12 (Freeman, 1981: 15-16), apresentou apenas nove na matriz, (sendo um, a forma da asa, baseado em dados morfométricos) e concluiu que destes (Freeman, 1981: 127), apenas os quatro últimos mencionados acima eram suficientes para a construção da estrutura

geral da árvore. Essa escolha caracteriza-se, ao meu ver, como uma pesagem apriorística de caracteres.

A topologia apresentada aqui coincide consideravelmente com aquela apresentada por Freeman (1981). O grupo Molossidae de Freeman (Molossinae de Simmons, 1998) coincide aqui com o ramo representado pelo nó 2 (Figs. 29-30, págs. 106-107). O que ressalta em ambas as análises é a grande dicotomia basal nos cladogramas resultantes (comparar Figs. 29-30, págs. 106-106, e Fig. 34), assim como sua composição geral, excetuando a posição do clado *Molossus* + *Promops*; indubitavelmente, esse último aspecto é o mais discrepante entre a topologia apresentada por Freeman (Fig. 34) e a do presente estudo. Outro aspecto divergente é a posição mais basal de *Chaerephon* e *Mops* (aqui, somente *Mops*) considerada pela autora contra uma posição mais derivada apresentada aqui.

Uma crítica de cunho metodológico e de certa forma, conceitual, é a consideração apriorística dos gêneros como monofiléticos. Essa postura conduzida por Freeman (1981) deixa grande margem a dúvidas quanto aos agrupamentos naturais, pois subestima toda a diversidade morfológica entre os grupos de espécies, não testando o monofiletismo dos grupos de espécies e conseqüentemente, dos gêneros. Contraditoriamente, a autora deixou evidente, observando a sua matriz de caracteres, a grande diversidade de estados dos caracteres entre as espécies de um mesmo suposto gênero; o mesmo resultado, de elevado grau de variação, foi alcançado pela análise de similaridade geral baseada (fenética) em morfometria apresentada pela autora (Fig. 22 do trabalho de Freeman, 1981: 102). Freeman (1981) acabou obscurecendo estes dados sobre os caracteres no processo de construção de sua filogenia (Fig. 34). Esse procedimento teve com argumentação exatamente o elevado grau de variação (muitos estados) apresentado pelos caracteres. A autora equivocada, e talvez precipitadamente, relacionou-os a processos adaptativos, descartando a possibilidade deles serem filogeneticamente informativos, como transcrito abaixo:

“Characters such as tooth loss, separated ears, lack of basisphenoid pits, unwrinkled lips, and closed palatal emargination, however, may be related to eating beetles and may no be good phylogenetic characters to use. Likewise, the narrowness of a wing tip may have more to do with where a bat lives than to which bat it is related. In other words, many of the nine characters may be

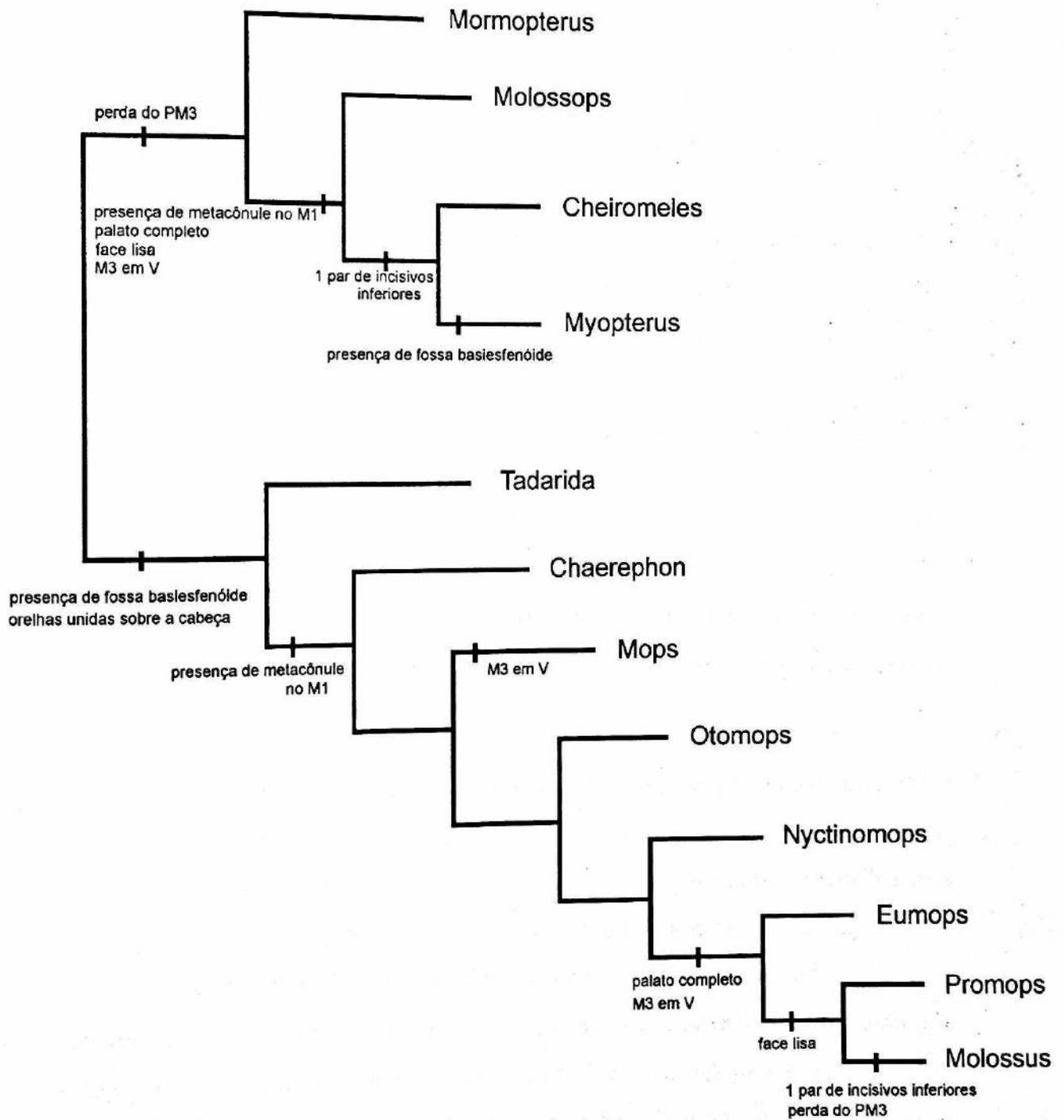


FIGURA 34. Cladograma para a família Molossidae modificado de Freeman (1981). Os caracteres diagnosticando os ramos foram extraídos do trabalho original.

not conservative enough to indicate patterns of molossid phylogeny”  
(Freeman, 1981: 126).

Esse pensamento, em linhas gerais, expressa a idéia da autora sobre as proposições de homologia e procedimento cladístico para a inferência filogenética dos Molossidae. O equívoco revela-se mediante o fato que a vasta maioria dos caracteres morfológicos está, em algum nível, associado a uma determinada função. Assim, a variação do caráter entre os táxons e a sua relação direta a uma determinada função ou hábito, mas de origem independente (convergência), só pode ser evidenciada mediante teste empregando outros tipos e/ou complexo de caracteres. Somente o teste de congruência dos caracteres indicará se estes são de fato homologias (sinapomorfias). Também, a idéia generalizada, *a priori*, que os caracteres não suficientemente conservadores não são bons indicadores filogenéticos também é equivocada. Para uma simples exemplificação, dependendo do nível de inclusão da análise, caracteres muito conservadores podem se apresentar como simplesiomorfias e, portanto, dispensáveis para a reconstrução filogenética em níveis menos inclusivos. Por outro lado, caracteres apresentando vários estados e mostrando-se homoplásicos podem ser muito úteis na construção filogenética, principalmente em grandes análises (com muitos táxons e/ou caracteres) atuando nos níveis menos inclusivos de forma a sustentar grupos de espécies (ver Pinna, 1989).

Apenas para exemplificação, alguns dos caracteres empregados por Freeman (1981), e considerados pela autora como confiáveis e bons indicadores filogenéticos, aparecem no presente estudo com níveis de homoplasia (ci) e retenção de grupos (ri) baixos. A junção das orelhas para Freeman (1981) apresentou ci e ri igual a um; na presente análise, esse caráter (c. 18) apresentou 10 passos, com ci = 0.33 e ri = 0.85. O caráter “profundidade da fossa basiesfenóide” para Freeman mostrou apenas 2 passos; no presente estudo, o mesmo caráter (c. 87) apresentou-se muito homoplásico com 25 passos, ci = 0.12 e ri = 0.56. A reentrância palatal para Freeman também apresentou dois passos enquanto que na presente (c. 84), ela mostrou 23 passos com ci de 0.33 e ri de 0.77. A presença de pregas ou dobramentos cutâneos faciais para a autora tem dois passos; na presente análise, dividi esse caráter em dois (caracteres 1 e 2). O caráter 1 também apresentou dois passos com ci = 0.5 e ri = 0.92, enquanto que o segundo mostrou cinco passos e

ci = 0.4 e ri = 0.95. A forma geral do  $M^3$  para Freeman teve três passos; dividi esse caráter em dois (c. 60 e 61), sendo que o primeiro mostrou sete passos, ci = 0.28 e ri = 0.86 e o segundo, 20 passos, ci = 0.2 e ri = 0.82. Os dados fornecidos mostram que os caracteres que Freeman (1981) considerou confiáveis e não adaptativos (e daí uma pesagem apriorística), mostraram níveis elevados de homoplasias e poucos sustentaram ramos no presente estudo, ou seja, com pouca informação filogenética. Embora muitos ramos entre as análises de Freeman (1981) e a presente sejam coincidentes, os caracteres que os sustentam, não os são.

Para reavaliar os resultados expressos por Freeman (1981), elaborei algumas análises com base nos dados fornecidos pela autora (delimitação dos caracteres, codificação e grupo externo), empregando método de parcimônia de Wagner e considerando os caracteres multi-estado com as opções de ordenação ou não. A Figura 35 (a-g) mostra os cladogramas de consenso estrito resultantes das várias análises. Inicialmente, utilizei os nove caracteres fornecidos pela autora considerando os caracteres ordenados; a topologia resultante (Fig. 35c,d) evidencia que Molossidae se mostra monofilético, mas as relações internas são incertas, exceto pelo agrupamento *Molossops* + *Cheiromeles*. Com a opção de não ordenação dos caracteres, a topologia resultante (Fig. 35g) indica que Molossidae não é monofilética, mas há dois agrupamentos distintos: (*Mormopterus* (*Mops* + *Otomops* + *Tadarida* + *Chaerephon* + *Nyctinomops*)) e (*Cheiromeles* + *Myopterus* + (*Molossus* (*Eumops* + *Promops*))). Um acréscimo de dois caracteres hipotéticos adicionais nesta matriz forçando o monofilismo de Molossidae resultou em uma politomia completa para a família (Fig. 35h). Elaborei outra série de análises utilizando apenas os quatro caracteres que Freeman (1981) mencionou serem suficientes para suportar o esquema de ramificação de sua árvore. Em uma primeira análise, empregando caracteres ordenados, o cladograma resultante (Fig. 35a) mostra o não monofilismo de Molossidae, mas uma resolução dicotômica razoável em uma parte da árvore, expressa por (*Chaerephon* (*Mops* (*Eumops* (*Molossus* (*Cheiromeles* + *Myopterus*))))). Em uma análise subsequente, inclui novamente dois caracteres hipotéticos para forçar o monofilismo de Molossidae. O resultado, ilustrado na Figura 35b, é semelhante ao anterior quanto à formação de ramos dicotômicos. Subseqüentemente, elaborei mais duas análises com os mesmos procedimentos acima, porém com a opção de não ordenação dos caracteres.

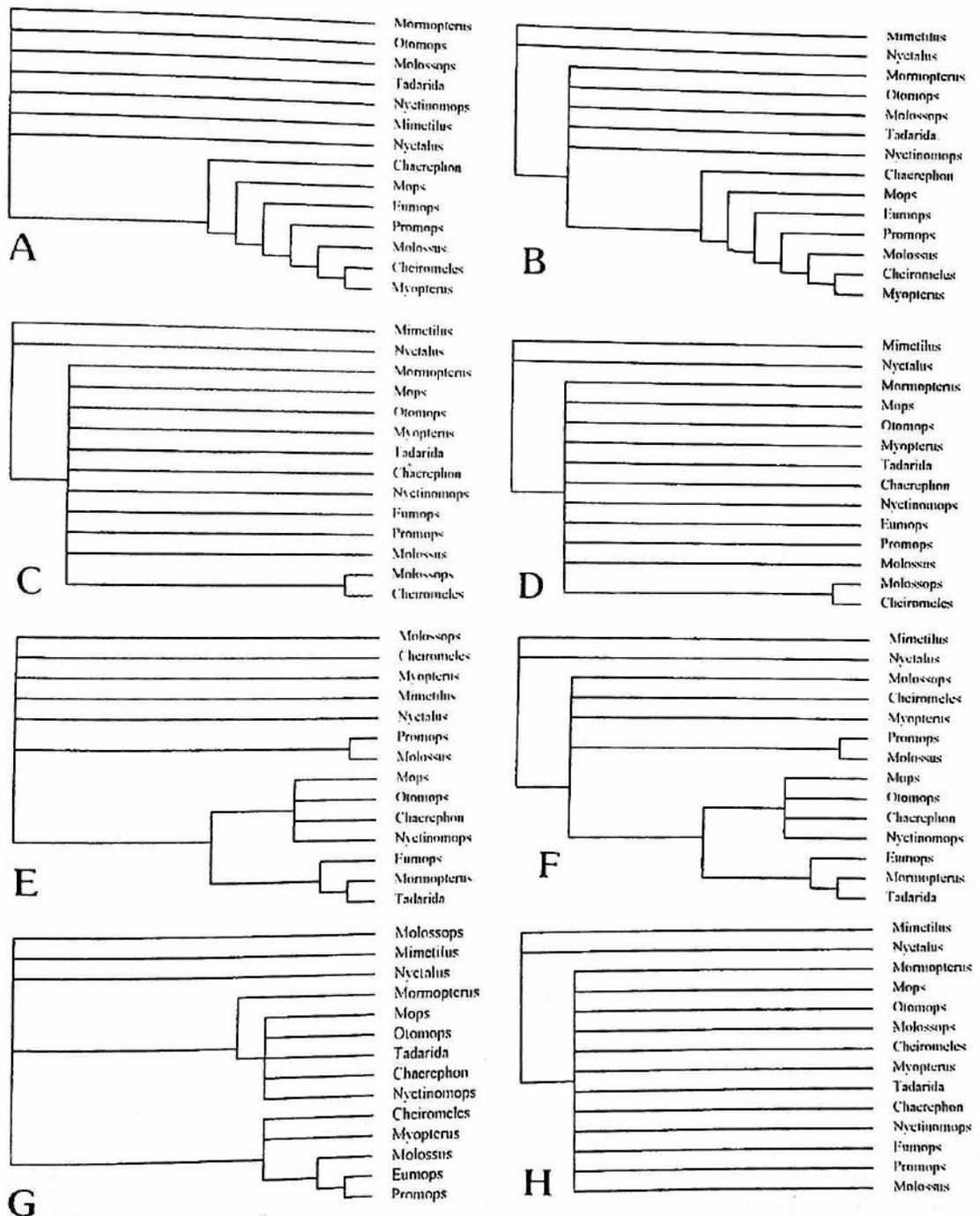


FIGURA 35. Árvores de consenso elaboradas a partir dos dados fornecidos por Freeman (1981). Os detalhes metodológicos e a análise comparativa estão no texto.

O resultado expresso na Figura 35 e novamente indica o não monofiletismo da família, embora a resolução dicotômica seja relativamente boa com a formação de vários clados, tais como, *Promops* + *Molossus* e um grande grupo formado pela seguinte relação: ((*Mops* + *Otomops* + *Chaerephon* + *Nyctinomops*) (*Eumops* (*Mormopterus* + *Tadarida*))). Procedi de mesma maneira adicionando dois caracteres hipotéticos para forçar o monofiletismo de molossidae e o padrão dicotômico interno à família permaneceu inalterado em relação à anterior (comparar Fig 34 e,f), indicando um bom sinal filogenético dos quatro caracteres em ambas as opções de ordenação.

Após todas estas análises com base nos dados fornecidos por Freeman (1981), conclui-se que nenhuma árvore resultante destes "testes" foi similar àquela mostrada pela autora. Isso sugere que Freeman tinha uma hipótese intuitiva de relações de parentesco para os Molossidae (expressa aqui na Figura 34, pág. 193), mas quando aplicado os procedimentos metodológicos cladísticos, os resultados são completamente divergentes.

A questão da origem e diversificação das principais linhagens de Molossidae e seus aspectos biogeográficos foi abordada com base na similaridade faunística e não em eventos históricos, sejam geológicos ou filogenéticos. Os estudos de composição e similaridade faunística têm sua maior utilidade na compreensão da estrutura de comunidade e diversidade local, de grande valia para a conservação. A similaridade faunística para propor eventos biogeográficos é equivocada, assim como a similaridade geral (fenética) para propor relações de parentesco. Os cenários biogeográficos propostos por Freeman (1981) serão abordados em detalhe adiante.

O trabalho de Legendre (1984a) apresenta duas divisões claras quanto à abordagem: a introdução, onde se nota os componentes sobre a discussão metodológica e expõe as idéias quanto à sistemática; a segunda parte do trabalho caracteriza-se pela descrição dos caracteres e toda a variação inter-taxonômica, com raras e sutis inferências direcionadas ao emprego do método, questões conceituais e a classificação. Os resultados da primeira etapa mostram uma divisão da família em três grandes grupos na qual o autor considerou em nível subfamiliar: Cheiromelinae, um grupo basal e monotípico, Tadarinae e Molossinae, esses dois mais derivados e com o número de táxons do grupo do gênero similar. Como será visto adiante, em vários momentos, o ponto mais passível de crítica está intimamente relacionado à incompreensão de

hierarquia e níveis de universalidade para o tratamento dos dados (proposições de homologia) e o reconhecimento dos grupos. O autor se propôs a elaborar uma análise filogenética delimitando os grupos, suas relações de parentesco e níveis hierárquicos com base no pensamento da escola evolutiva (provavelmente, uma forte influência da escola paleontológica de meados do deste século). Logo na introdução do trabalho, o autor expõe que sua classificação não segue nem a similaridade geral entre os táxons (fenética) nem o padrão de ramificação resultante (filogenética) por caracteres compartilhados (sinapomorfias) como transcrito abaixo (itálico meu):

“Les niveaux taxonomiques ne sont pas déterminés sur un lien de parenté lui-même établi d’après le nombre de dichotomies qui séparent deux espèces. Ils ne sont pas non plus liés à une distance “mathématique”, arbitrairement fixée sur un phénogramme, qui rend compte d’une façon descriptive (et mécaniste) des ressemblances (ou dissemblances) morphologiques, sans rapport convaincant avec une base évolutive. Ces *niveaux taxonomiques* sont déterminés ici par le degré de divergence constaté sur les caractères choisis et par les liens phylétiques qui en sont déduits” Legendre (1984a: 402).

O cladograma apresentado por Legendre (1984a) (Fig. 36) difere consideravelmente, em sua estrutura geral, daquele apresentado por mim no presente estudo e aquele de Freeman (1981) (ver Figs. 29-30, págs. 106-107 e Fig. 34, pág. 193). O autor procurou sempre argumentar de forma coerente com sua proposta, as decisões tomadas e os resultados obtidos, tanto na delimitação dos caracteres e seus estados, como nas decisões taxonômicas. Apesar de Legendre não ter, em momento algum, expressado a forma de codificação e a polarização de seus caracteres, se por ontogenia ou grupo externo (e caso tenha sido esse último, quais táxons ele comparou), há uma riqueza na descrição da variação e uma discussão relevante sobre a diferenciação dos mesmos. A árvore fornecida pelo autor (Fig. 36) não é vista no presente estudo para o mesmo agrupamento (o qual seria Molossinae de Simmons, 1998; Fig. 30, nó 2; pág. 107). No presente, Molossinae é dividido em uma grande dicotomia, representando as tribos Molossini e Tadaridini, e *Cheiromeles*, basal para Legendre, mostra uma posição mais derivada dentro de um grupo menos inclusivo (Fig. 30, nó 10; pág. 107).

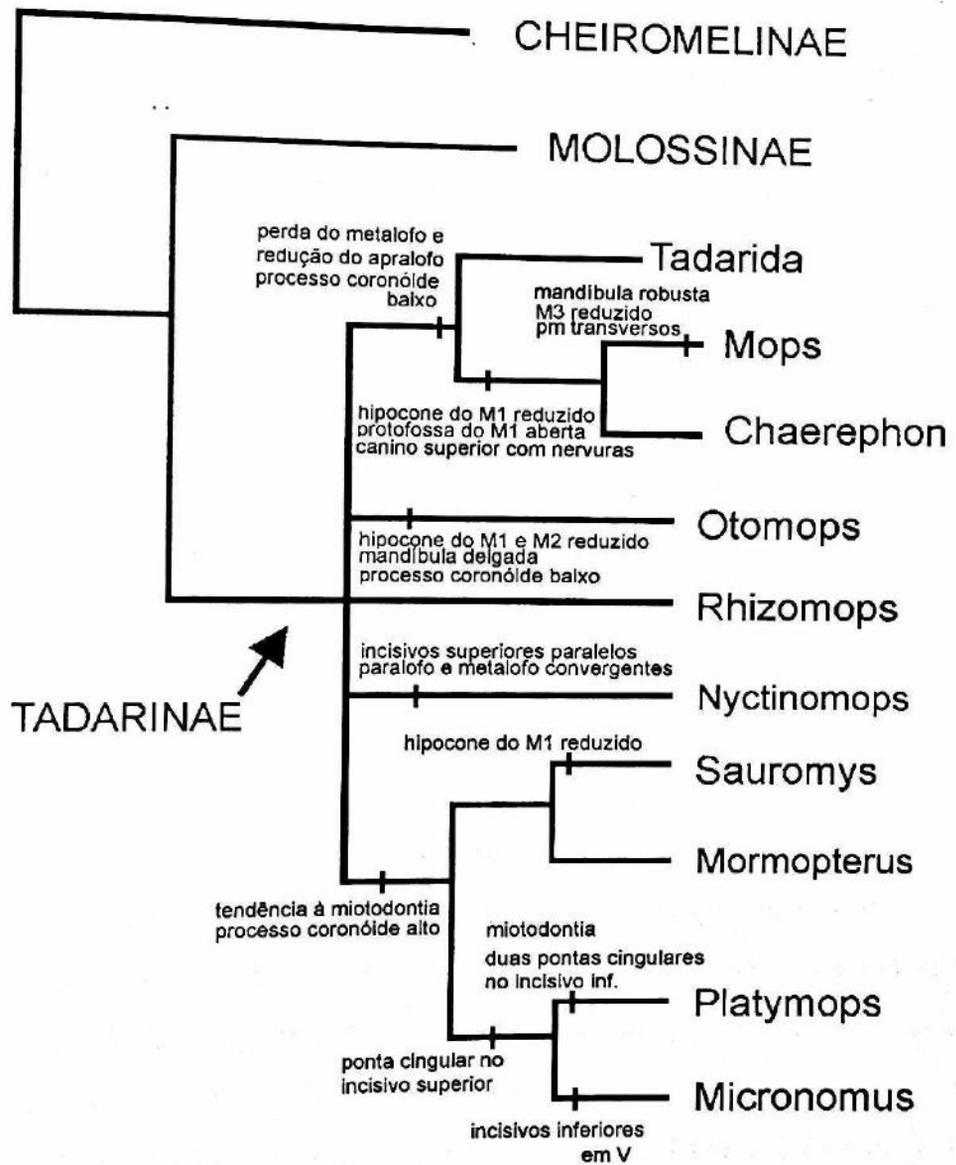


FIGURA 36. Cladograma para a família Molossidae modificado de Legendre (1984a). Os dados fornecidos pelo autor apenas definem as subfamílias e as relações filogenéticas dentro de Tadarinae. Os caracteres que diagnosticam os ramos foram extraídos do trabalho original.

Um ponto controverso está na argumentação de Legendre (1984a) para a posição mais basal de *Cheiromeles* :

“ Le genre asiatique *Cheiromeles*, quant à lui, ne peut être rattaché à aucun ensemble. Il cumule en effet un certain nombre de caractères originaux.....Le genre *Cheiromeles* est complètement isolé de ces deux ensemble. Ceci semble correspondre à une certaine structure des relations phylétiques entre ces genres et doit se traduire au plan de la systématique” (Legendre, 1984a: 423-424).

Posteriormente, o autor coloca:

“ Une dernière sous-famille enfin, les Cheiromelinae, regroupe le genre type et unique *Cheiromeles*. Elle a les caractères énoncés plus haut à propos du genre. Cette sous-famille est manifestement la plus modifiée parmi les Molossidae par ses structures externes et dentaires. Son origine est douteuse, mais le degré de spécialisation atteint par ce groupe suggère une séparation très ancienne des Cheiromelidae des autres Molossidae” (Legendre, 1984a: 425).

Um sumário do que foi expresso acima demonstra que a argumentação do autor baseou-se no elevado grau de divergência (= muitas autapomorfias) o que indicaria uma idade avançada para o gênero e, portanto, uma posição mais basal, quase ancestral. Esta visão, em termos cladísticos, é criticável sob dois aspectos: 1) o autor considerou somente a quantidade de caracteres para indicar um nível subfamiliar distinto e não sua posição em uma análise mais ampla e, 2) sua condição basal é indicada pela possível antigüidade do grupo (não comprovado pelo registro fóssil ou qualquer outro método de datação), e não por este apresentar-se mais plesiomórfico em relação às outras duas subfamílias. Mesmo inferindo que táxons muito diferenciados, os quais “carregam” uma quantidade considerável de autapomorfias, possam ter um tempo de diferenciação longo e, portanto, se destacam dos demais, o que realmente indica seu nível hierárquico é a posição dentro de todo o grupo. De fato, o que o método apenas nos permite é inferir sobre o(s) provável(s) grupo(s) irmão(s) do táxon de interesse e daí, sua alocação nas categorias taxonômicas convenientes. A presente análise de certa forma corrobora a visão que

*Tadarida* (*sensu lato*) seja mais plesiomórfico para o grande agrupamento tadaríneo. Aliás, tanto *Tadarida*, como o grupo *Mormopterus* e táxons correlatos (Fig. 30, pág. 107), mostram morfologias faciais e dentárias similares, apesar de homoplásicas, assim como uma posição basal entre os molossíneos.

Em um contexto mais restrito, discutirei o grupo que Legendre (1984a) denominou de Tadarinae (aqui Tadarini), o ponto central da revisão proposta pelo autor. Os resultados do autor não podem ser comparados diretamente com o presente estudo, pois Tadarinae de Legendre não se mostrou monofilético aqui e, portanto, sua composição e conceito são distintos (ver composição e relações de parentesco na Fig. 36, pág. 199). O grupo teria seu análogo mais próximo na presente análise no ramo indicado pelo nó 11 (Fig. 30, pág. 107), desde que haja a exclusão de *Mormopterus*, *Platymops* e *Sauromys* e a inclusão de *Eumops*. Em relação ao grupo Mormopterina (Fig. 30, nó 4, pág. 107), embora a composição do clado seja a mesma que aquela apresentada por Legendre (*op. cit.*), as relações internas são distintas. O autor reconheceu quatro subgêneros, o típico, *Micronomus*, *Platymops* e *Sauromys*, onde os dois últimos não são grupos-irmãos; na presente análise, *Sauromys* e *Platymops* formam um clado. A criação de *Rhizomops*, um gênero monotípico composto por *Tadarida brasiliensis*, também parece uma atitude equivocada por parte de Legendre (1984a) e se sustenta mais em uma visão de cenários evolutivos e zonas geográfica que sua posição destacada no grupo: a espécie irmã de *T. brasiliensis* é a africana *T. teniotis*. A posição basal de *T. brasiliensis* como um arquétipo, seja para a subfamília Molossinae, como proposta por Legendre (1984a), ou para a tribo Tadarini é descartada aqui.

Em termos biogeográficos, Legendre (1984a) propôs um modelo onde a origem dos molossíneos seria africana, com três grandes rotas dispersionistas para os continentes americano, asiático e australiano. Tanto a origem como as rotas, foram baseadas em dados paleontológicos (e daí a noção da idade mínima para alguns grupos) e pelas relações de parentesco entre os táxons recentes e fósseis. O modelo apresentado por Legendre, biogeograficamente, faz mais sentido que aquele apresentado por Freeman (1981).

## 7. FÓSSEIS

Iniciarei este tópico descrevendo sumariamente alguns táxons fósseis analisados diretamente por mim: *Wallia scalopidens*, *Tadarida faustoi*, *T. rusingae*, *Mormopterus colombiensis* e *Eumops* sp. O material consistiu basicamente de dentes molares e no caso das espécies de *Tadarida*, de pedaços de mandíbula e/ou maxila e raramente, o crânio inteiro e outras partes do esqueleto. Para a descrição dos demais táxons fósseis utilizados nessa análise, me referi à literatura disponível. A lista das espécies utilizadas (todas de datação pré-quaternária) eu forneço abaixo (citações entre parêntesis indicam a referência cuja descrição detalhada foi fornecida ou comentada): *Cuvierimops parisiensis* (Legendre & Sigé, 1982; Legendre, 1985); *Eumops* sp (Czaplewski, 1997); *Kiotomops lopezi* (Takai et al., 1991; Czaplewski, 1997); *Mormopterus colombiensis* (Czaplewski, 1997); *M. (Hydromops) nonghenensis* (Legendre, 1984b; Legendre et al., 1988); *M. (H.) stehlini* (Revilliod, 1920; Legendre, 1984b, 1985); *M. (Micronomus)* sp. (Hand et al., 1999); *M. (Neomops) helveticus* (Revilliod, 1920; Legendre, 1984b, 1985); *Petramops creaseri* (Hand, 1990); *Potamops mascabebenes* (Czaplewski, 1997); *Tadarida engesseri* (Legendre, 1985); *T. faustoi* (Paula-Couto, 1956, 1979); *T. rusingae* (Arroyo-Cabrales et al., no prelo); *Wallia scalopidens* (Storer, 1984; Legendre, 1985). A Tabela XIV, adiante, mostra os fósseis pré-quaternários descritos para Molossidae e detalhes do material examinado estão no Anexo 1.

*Wallia scalopidens* - O  $M^2$  (esquerdo) apresenta uma forma generalizada de um Tadarini ou de um Mormopterina. As quatro cúspides principais estão presentes e o hipocone cônico está posicionado isoladamente da protocrista. O paralofo e a plagiocrista (= metalofo) estão presentes e a segunda crista é convergente com o protolofo (= protocrista). A profossa é fechada pela plagiocrista alta; o plagiocônule está ausente. O  $M^3$  (direito) apresenta a forma geral em N invertido, quando em vista oclusal. Todas as cristas estão bem desenvolvidas, mas a pós-paracrista mostra 2/3 do tamanho da pré-paracrista, e a pré-metacrista é levemente menor que a pós-metacrista. O dente, quando visto oclusalmente, é mais largo no sentido méso-distal, se comparado a *Tadarida*; nesse caso, ele mostra-se mais semelhante àquele presente no grupo Mormopterina.

*Mormopterus colombiensis* - Essa espécie é representada por uma série de dentes molares superiores (ver material examinado). O  $M^1$  e  $M^2$  apresentam hipocone bem definido, completamente isolado do protofofo, cônico e alto; essa morfologia dos primeiros molares superiores é peculiar e raramente visto no espectro da variação dos Molossidae recentes estudados por mim. A protofossa é profunda, fechada pela porção distal da plagiocrista e o plagiocônule está ausente. A plagiocrista e o paralofo são desenvolvidos e convergem para o protofofo. O  $M^3$  apresenta o padrão N invertido, quando em vista oclusal. A pós-paracrista e pré-metacrista são desenvolvidas e de tamanho similar.

*Tadarida rusingae* - Essa espécie é representada por um crânio bem preservado, cujo comprimento é de 30.5 mm, o maior já registrado para um *Tadarida*. A estrutura apresenta a série de dentes superiores completa no lado esquerdo (I- $M^3$ ) e faltam alguns dentes no direito ( $PM^3$ - $M^3$ ). O canino apresenta, assim como em *Tadarida ventralis*, um sulco na face bucal do canino, desde a base até a proximidade do ápice. Os  $M^1$  e  $M^2$  têm o hipocone desenvolvido e isolado, sendo ligado ao protofofo pela entocrista. A protofossa é profunda e bem delimitada pela plagiocrista. O paralofo é reduzido e a plagiocrista diminuta, quase ausente. O  $M^3$  mostra a pós-paracrista medianamente desenvolvida, cuja extremidade lingual posiciona-se no ponto médio da pré-paracrista, quando em vista oclusal. O crânio é levemente achatado, com uma reentrância palatal pronunciada e osso lacrimal evidente.

Além do tamanho grande, a espécie se diferencia das demais do mesmo gênero por apresentar uma crista sagital posterior desenvolvida e um palato profundo, semelhante à condição registrada para *Promops*.

*Tadarida faustoi* - Essa espécie é representada pela série de dentes  $PM^4$ - $M^3$ , uma porção considerável da mandíbula, incluindo o processo coronóide, a série de dentes  $P_4$ - $M_3$  e fragmentos do esqueleto pós-craniano, principalmente a estrutura do úmero e metacarpos. O  $M^1$  apresenta um hipocone baixo, possivelmente quebrado, enquanto que o  $M^2$  tem a estrutura alta e cônica; em ambos os dentes, o hipocone é muito isolado da protofossa; essa por sua vez, é profunda e fechada distalmente, com um plagiocônule evidente. O paralofo e metalofo são desenvolvidos com o segundo praticamente alcançando a plagiocrista, e o cingulo póstero-lingual é reduzido, diferentemente dos Tadarini e semelhante a *Mormopterus*. O  $M^3$  mostra a forma geral em N

invertido, quando em vista oclusal, e as pós-paracrista e pré-metacrista são de tamanho similar e ambas cerca de 2/3 da pré-paracrista. As marcas no PM<sub>4</sub> mostram que as raízes desse dente se dispunham diagonalmente na mandíbula. Os molares inferiores são desenvolvidos com os cinco cênules presentes. O M<sub>1</sub> e M<sub>2</sub> são miotodontes.

O processo coronóide, como notado por Legendre (1985), é semelhante àquele presente em *Mormopterus*, sendo alto, largo na base (3.05 mm) e com uma leve inclinação posterior na sua porção apical. O processo angular é longo (1.0 mm) e a fossa massetéica funda (ver Fig. 26a, pág. 97). O úmero mostra uma epitróclea desenvolvida em foram de gancho, como registrada para as espécies recentes (Fig. 28d, pág. 98).

TABELA XIV. Táxons fósseis pré-quadernários descritos para a família Molossidae. Asteriscos indicam os táxons analisados no presente estudo; interrogações indicam questionamentos na validade do táxon ou sua identificação correta.

TÁXON	Período	Local
<i>Wallia scalopidens</i> *	Eoceno	Swift Current Creek, Saskatschewan, Canadá
<i>Cuvierimops parisiensis</i> *	Eoceno	Montmartre, França
<i>Cuvierimops</i> sp.	Eoceno superior	Quercy, Tarn-et-Garonne, França
Tadarini indet.	Oligoceno	Europa
<i>Tadarida faustoi</i> *	Oligoceno	Tremembé, Brasil
<i>Mormopterus stehlini</i> *	Oligoceno inferior	Paulhiac
<i>Rhizomops brasiliensis</i> ?	Mioceno inferior	Venelles
<i>Mormopterus helveticus</i>	Mioceno	Paulhiac e Pyrimont-Challonges, França
<i>M. colombiensis</i> *	Mioceno	Duke (grupo Honda), La Venta, Colômbia
<i>M. (Hydromops) nonghenensis</i>	Mioceno médio	Non Hen-I, Tailândia
<i>Nyctinomus engesseri</i>	Mioceno	Beni Mellal
<i>Tadarida rusingae</i>	Mioceno	Lago Rusinga, Quênia
<i>N. teniotis</i>	Mioceno superior	Salobrefia
<i>N. leptognathus</i>	Mioceno	Alemanha
<i>Petramops creaseri</i>	Mioceno médio	Sítio Gotham City, norte de Queensland, Austrália
<i>Mops monslapidensis</i>	Mioceno	Nördlinger, Alemanha
Tadarini indet.	Mioceno médio	Duke (grupo Honda), La Venta, Colômbia
<i>Eumops</i> sp. *	Mioceno médio	Duke (grupo Honda), La Venta, Colômbia
<i>Potamops mascahehenes</i> *	Mioceno médio	Duke (grupo Honda), La Venta, Colômbia
<i>Kiotomops lopezi</i> ?	Mioceno médio	Sítio Kyoto (grupo Honda), La Venta, Colômbia
<i>Mormopterus (Micronomus)</i> sp	Plioceno superior	Rio Condamine, Chinchilla Rifle, Austrália

*Eumops* sp. - Essa espécie, proveniente de La Venta, Colômbia, é representada por apenas um molar superior, com a região distal fragmentada, faltando a pós-metacrista. O hipocone é idêntico àquele registrado para as espécies recentes; ele é reduzido, embora evidente, alongado e aderido ao protolofo, bucalmente. O paralofa e a plagiocrista estão ausentes ou tão reduzidos, que seu registro é dúbio. A profossa está presente e um plagiocônule reduzido está presente sobre a plagiocrista; Czaplewski (1997) não registrou o plagiocônule na descrição original.

A árvore de consenso resultante da análise utilizando espécies recentes e fósseis e todos os 109 caracteres resultou em uma tetratomia basal (comprimento 1455 passos, CI = 0.9 e RI = 0.31). A família Molossidae não se mostrou monofilética assim como todos os seus gêneros tradicionalmente reconhecidos. Em um dos quatro ramos, há uma grande politomia incluindo todos os táxons fósseis utilizados mais a maioria das espécies de *Mops* (incluindo aquelas do tradicional *Chaerephon*). Em outro ramo, há resolução dicotômica completa; na base está *Tomopeas* e todos os agrupamentos desse ramo são representados por espécies pertencentes aos gêneros válidos para a família, porém distribuídas em mosaico, de forma que nenhum desses táxons genéricos se mostrou monofiléticos. Assim, a estrutura da árvore é completamente anômala mediante o conhecimento prévio do grupo e estes resultados certamente derivam do excesso de interrogações introduzidas na matriz.

A outra análise elaborada empregando somente os caracteres dentários resultou em uma árvore de consenso (Fig. 37) de comprimento igual a 686 passos, CI = 0.21 e RI = 0.71. A árvore mostra um nível de resolução dicotômica muito baixo (grande politomia basal), provavelmente devido à entrada de muitas interrogações ("missing entries"). Dentro dessa grande politomia, alguns agrupamentos que resultaram nas análises considerando apenas táxons recentes também podem ser vislumbrados: o monofilismo de *Otomops*, *Eumops* (ambos estritamente relacionados), *Austronomus* e *Nyctinomops*. Há também a formação dois grandes clados: um composto por *Molossus* + *Promops* + *Cheiromeles* + *Myopterus* (estes dois últimos, grupos irmãos) + *Molossops* + *Neoplatymops* e o outro formado por *Mormopterus* + *Platymops* + *Sauromys*. Novamente há evidências sobre o parafiletismo de *Tadarida* e *Molossops*. Dentre os

fósseis, *Mormopterus mongbenensis*, *M. colombiensis*, *M. stehlini*, *Tadarida faustoi*, *Eumops* sp. e *Wallia scalopidens* se mostram filogeneticamente relacionados ao grupo *Mormopterus*, embora as relações internas sejam praticamente incertas. Essa posição reforça o reconhecimento das três primeiras espécies como pertencentes, de fato, ao gênero *Mormopterus* como descrito originalmente, assim como a inclusão de *T. faustoi*.

Essa última espécie foi descrita por Paula Couto (1956) baseada em fragmentos de mandíbula e da série de dentes superiores pós-caninos. O espécime é proveniente da região de Cachoeira Paulista, sítio de Tremembé, e foi datada inicialmente como Quaternária. Posteriormente, Legendre (1984a,b) ressaltou que a morfologia da dentição molariforme, a miotodontia e o processo coronóide alto são características que aproximam *T. faustoi* de *Mormopterus*. A datação do fóssil também foi alterada e hoje se sabe que ele provém de um estrato oligocênico, ou talvez, final do Mioceno (McKenna, 1980). Eu concordo com Legendre (1984b) a respeito da relação próxima entre o grupo *Mormopterus* e *T. faustoi* por ambos compartilharem o processo coronóide da mandíbula alto, embora Legendre (1985) tenha considerado o caráter como primitivo. Essa característica é certamente derivada para grupos menos inclusivos dentro de Molossidae e ela não ocorre em táxons do grupo Tadarini. A miotodontia também é vista como derivada para ambos os grupos. Já, o posicionamento de *Eumops* sp. entre os táxons de *Mormopterus* acredito ser um mais artefato metodológico, devido à falta de mais caracteres para uma resolução com suporte mais consistente, que uma proximidade baseada em atributos compartilhados.

Por outro lado, não reconheci os dois subgêneros de *Mormopterus* criados por Legendre (1984b), *Neomops* e *Hydromops*, para incluir os táxons fósseis do Brasil e Europa, respectivamente: *Neomops* foi criado para referir-se à *Tadarida faustoi* e *Hydromops*, para incluir as espécies *Mormopterus stehlini* e *M. helveticus*. A criação dessas categorias não tem suporte filogenético e devem ser reavaliadas. Muitos táxons de Molossidae, tanto em nível específico como supra-específico, foram descritos ou identificados com base em poucos caracteres e/ou semelhança geral, muitas vezes, dando-se muito peso à quantidade de diferenças entre os táxons comparados. Como já discutido, a quantidade de diferenças pode indicar, indiretamente, uma linha filética antiga, e o grau de distinção elevado pode permitir a criação de um táxon distinto,

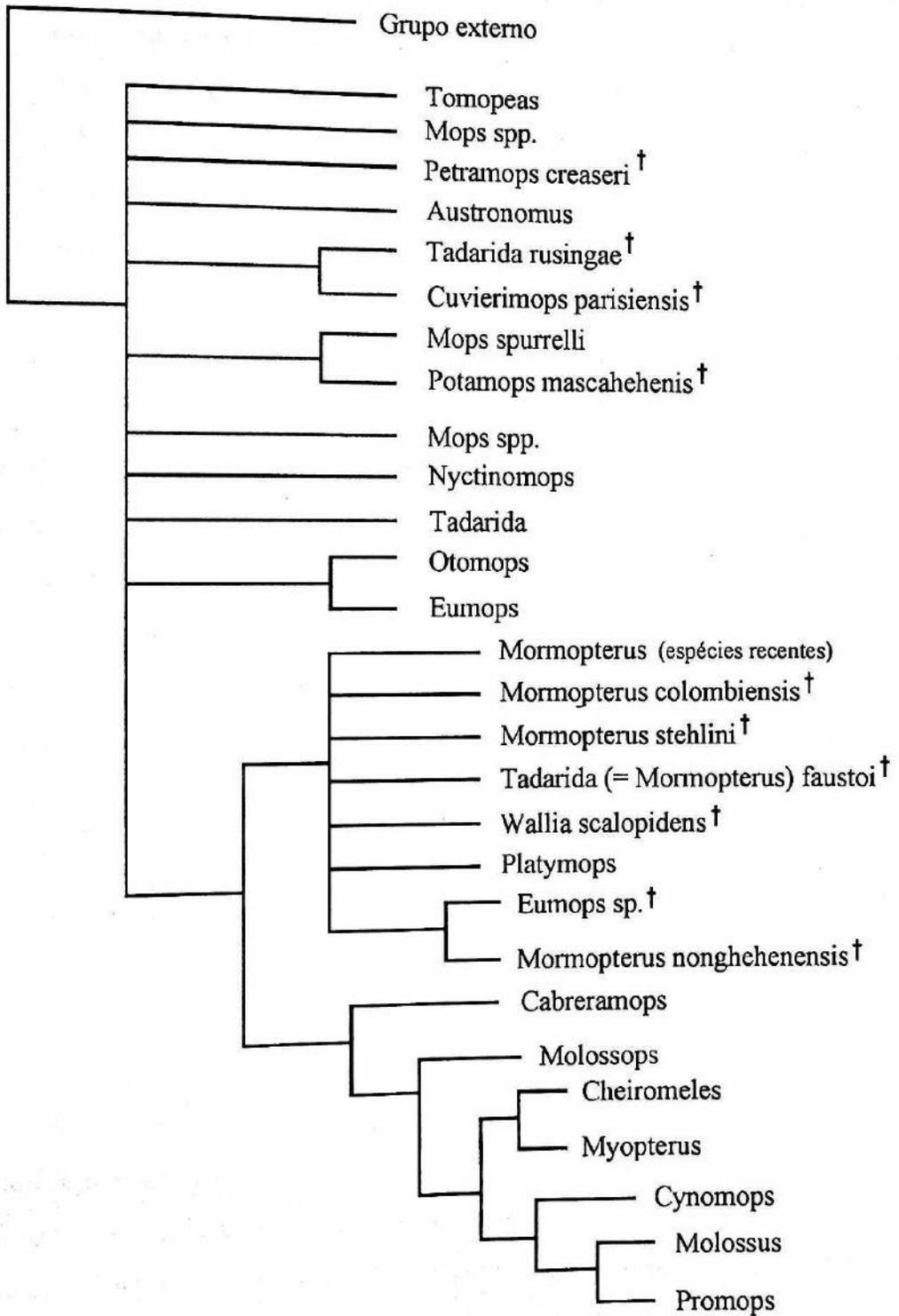


FIGURA 37. Árvore de consenso resultante da análise utilizando somente caracteres dentários e táxons fósseis e recentes. Ver texto para discussão.

facilmente diagnosticável. Contudo, a restrição do material, representado basicamente pelos molares, tem mostrado, quando considerada a variação morfológica e taxonômica, poucas diferenças, o que dificulta a sustentação destes novos grupos supra-específicos. Assim, a criação de grupos como os subgêneros discutidos acima (ver Legendre, 1985) mais o gênero *Kiotomops* (ver Takai *et al.*, 1988), têm sua validade ou nível hierárquico questionados (ver também críticas em Czaplewski, 1997, exclusivamente para último táxon).

*Wallia scalopidens* merece destaque nesse estudo. A análise da série tipo de *Wallia*, descrito inicialmente por Storer (1984) como pertencente à família Scalopidae (ordem Lipotypla), mostrou, concordando com Legendre (1985), que de fato ela se assemelha mais a um quiróptero. Embora Legendre tenha chamado a atenção para a posição intermediária do méso-estilo (= ecto-estilo) posicionado entre o para-estilo (= méso-estilo) e meta-estilo (= disto-estilo), mais a ausência de para e metacônule e a redução do  $M^3$ , o que de fato é notável, é a estrutura dilambidomorfa nos molares. Analisei alguns espécimes de *Proscalops* (ver material examinado) e notei que a estrutura dentária geral nesse grupo é muito diferente daquela apresentada por *Wallia*; somada à morfologia quadrada do dente, quando visto oclusalmente (nunca registrado para Molossidae), *Proscalops* tem molares com a profossa ampla devido à ausência do metalofo. A presença de um paracíngulo contínuo com a porção anterior do protofofo (= pré-protocrista) e a presença de um hipocone levaram Legendre (1985) a considerar *Wallia* como um Molossidae. O último caráter certamente está presente em uma série de outros Chiroptera, mas o primeiro pode ser considerado um bom indicador do parentesco de *Wallia* com um molossídeo.

Uma análise comparativa envolvendo alguns táxons das principais famílias, como Emballonuridae, Antrozoidae, Furipteridae, Natalidae, Phyllostomidae (especificamente *Micronycteris*, *Lampronnycteris* e *Tonatia*) e Thyropteridae mostrou que a estrutura dentária da maioria desses táxons não se parece com a de *Wallia*. De fato, a dentição de Emballonuridae, uma família basal a Microchiroptera, e alguns "Phyllostominae", se assemelham muito mais a *Proscalops* que ao próprio *Wallia*. Os molares superiores desses táxons são largos, com duas fossas distintas e o cíngulo póstero-lingual largo e distante da fossa. Também, a dentição de Nataloidea (*sensu* Simmons, 1998), além de tricuspíada, apresenta uma estrutura geral bem

diferenciada de *Wallia*, principalmente na estrutura da plagiocrista, a profossa aberta e a curvatura do dente, em vista oclusal; esse perfil do dente em Nataloidea não foi registrado em Molossidae. Por fim, um dente Vespertilionídeo se assemelha mais a Molossidae, mas a estrutura tricuspíada e a profossa mais rasa, devido à redução da plagiocrista posteriormente divergem da estrutura mostrada por *Wallia*. Assim, considero também que o gênero *Wallia* parece ter uma relação mais estreita com algum molossídeo, embora falte uma análise detalhada englobando muitas famílias que ocorrem no “Velho Mundo”.

Apesar de *Wallia* estar filogeneticamente mais próximo a *Mormopterus* que a *Tadarida* (Fig. 37, pág. 207), sua posição pode ser dúbia. A estrutura dos molares de *Wallia* é muito semelhante à de um *Tadarida* por apresentar o hipocone bem isolado do protofofo, profossa funda e bem definida, com a região distal fechada, e uma expansão da região disto-lingual para abrigar o hipocone. O cíngulo nessa região é desenvolvido; esse caráter está ausente em Mormopterina, o outro grupo molossídeo com molares tetracuspíados e hipocone isolado, na qual *Wallia* poderia se aparentar. Uma terceira alternativa seria o parentesco, com base no padrão tetracuspíado dos molares, de *Wallia* ter surgido na base da própria família Molossidae ou mesmo próximo a *Tomopeas*. Isso seria fundamentado na morfologia do molar e na antiguidade do táxon, estimada entre 42-42 m.a.

A análise empregando apenas táxons recentes (Fig. 30, pág. 107) mostra que tanto os Mormopterina, como o gênero *Tadarida* (e alguns correlatos, p. ex., *Austronomus*), são táxons basais, o que também faz sentido cronológico. Embora *Wallia* seja muito antigo, *Cuvierimops*, um tadarínio da Europa, data de aproximadamente 39 m.a. (Legendre, 1985). Assim, os dois ramos basais de Molossinae, Molossini e Tadarini (ver Fig. 30, pág. 107), são muito antigos e podem perfeitamente ser grupo-irmão de *Wallia*. De qualquer forma, tenho dúvidas quanto à posição de *Wallia* na presente análise, sobretudo pelos problemas metodológicos observados. Outro ponto que é questionável nos resultados obtidos seria a posição mais derivada de *Wallia* dentro de Molossinae (Fig. 37, pág. 205). Esse fato indubitavelmente indicaria uma idade mínima para Molossidae mais antiga que 44 m. a., sendo que a datação conhecida para a origem dos Microchiroptera conhecida hoje é do Eoceno da Europa (Simmons & Geisler, 1998) e Molossidae é um grupo derivado dentro da subordem. Assim, isso acarretaria em uma datação

muito mais antiga para os Microchiroptera e não suportado pelo registro fossilífero.

Os táxons *Tadarida rusingae* e *Cuvierimops* são filogeneticamente relacionados devido à presença de sulcos longitudinais na face lingual dos caninos superiores e M<sup>1</sup> e M<sup>2</sup> com hipocone desenvolvido e isolado da plagiocrista. Registrei o primeiro caráter em *Mops*, *Chaerephon* e *T. ventralis* e ele de fato se comporta como derivado dentre os molossídeos. *Cuvierimops* também é uma espécie muito antiga da Europa (eocênica) e, embora *T. rusingae* seja mais recente que a primeira, ela tem a idade mínima datada de aproximadamente 18 m.a. (Arroyo-Cabrales *et al.*, no prelo). Ambos podem de fato ser grupo irmãos das espécies recentes de *Tadarida* e, todos basais aos tadarínios (Fig. 30, pág. 107). Outro aspecto interessante refere-se ao fato de *T. ventralis*, a maior espécie vivente de *Tadarida*, compartilhar, além do tamanho, o sulco nos caninos superiores com *T. rusingae*, a maior espécie já descrita para o gênero.

## 8. CONSIDERAÇÕES BIOGEOGRÁFICAS

Os aspectos zoo e biogeográficos envolvendo Chiroptera são de vários níveis. Para a região Neotropical, os trabalhos abordando os padrões de distribuição e as propostas para o entendimento dessa distribuição são relativamente abundantes, se comparados a outros grupos de mamíferos ou outras regiões zoogeográficas. Embora os morcegos, muitas vezes sejam considerados animais de difícil vicariância, devido à capacidade de vôo, e maior flexibilidade ecológica, o que dificulta seus limites geográficos e inferências sobre as possíveis barreiras, muitos trabalhos têm abordado os aspectos zoogeográficos na região Neotropical (p. ex., Koopman, 1968; Tuttle, 1970; Koopman, 1976; Baker & Genoways, 1978; Koopman, 1978, 1982; Phillips *et al.*, 1989; Pacheco & Patterson, 1992; Patterson *et al.* 1992; Genoways *et al.*, 1998); esses trabalhos estão mais restritos às regiões das Antilhas e Andes. Assim, pode-se dizer que há um vazio sobre trabalhos de cunho zoogeográfico para a *Neotropica* continental, envolvendo as amplas áreas florestadas e o grande escudo brasileiro (uma das poucas exceções é Ditchfield, 1996). Outros trabalhos mostram argumentações para os padrões de distribuição dos morcegos ligadas aos aspectos fisio-ecológicos (p. ex., Tuttle, 1970; Wilson, 1973; McNab, 1982). Para a região indo-pacífica, pode-se dizer que também há um número substancial de trabalhos zoogeográficos objetivando esclarecer os padrões de distribuição de Chiroptera, desde o nível específico até familiar (p. ex., Koopman, 1979, 1982b, 1984, 1989a, 1995; Hand & Kirsch, 1998). Por outro lado, a África e os continentes do hemisfério norte, embora esses últimos sejam representados por registro fóssil de excelente qualidade, não apresentam esta abundância de estudos, seja zoo ou biogeográficos. Acrescido ao problema dos limites de distribuição dos táxons, outros dois importantes empecilhos para o desenvolvimento de grandes modelos biogeográficos em Chiroptera, em geral, podem ser detectados: 1) a falta de dados sobre as relações de parentesco entre os táxons (filogenia) e, portanto, comparações para testes de congruência e 2) a ausência de fósseis para a maior parte dos grupos; a fossilização de morcegos é dificultada pelo seu esqueleto frágil e por viverem maiormente em ambientes tropicais; mesmo assim, pode-se encontrar excelentes fósseis provenientes do Eoceno europeu e norte-americano e do sítio de Riversleigh, Austrália.

Para grandes grupos, como famílias, os dados mais abundantes sobre a biogeografia se concentram nos grupos Molossidae (ver Freeman, 1981; Legendre, 1984a, 1985; Hand, 1990) e Hipposideridae (ver sumário em Hand & Kirsch, 1998). A maioria dos autores concorda, hoje, que os Chiroptera, ou pelos menos, suas principais linhagens, se originaram nos continentes do hemisfério sul (Hand & Kirsch, 1998) e cada vez mais, os registros fossilíferos indicam uma datação mínima mais antiga para os Chiroptera, como começo do Eoceno ou mesmo Paleoceno.

Particularmente aos Molossidae, há um considerável montante de registros fossilíferos (ver Tabela XIV, pág. 204) e as hipóteses de relações de parentesco seguidas de proposições sobre os cenários biogeográficos (Freeman, 1981; Legendre, 1984a; Hand, 1990), embora argumentadas de forma diversificada e com considerável grau de conflito, são enriquecedoras. Freeman (1981) efetivamente não elaborou uma análise biogeográfica baseada em seu cladograma e, portanto, na seqüência de origem e diversificação dos ramos. As considerações geográficas de Freeman foram embasadas no grau de diferenciação (ou dispersão) morfológica entre os táxons habitando as três grandes regiões zoogeográficas tropicais: Neotropical, Etiópica e a que a autora denominou de Indo-australiana (inclui as regiões Oriental e Australiana). Os resultados de Freeman mostram que a região indo-australiana tem o maior grau de dispersão entre os parâmetros morfológicos e, portanto, a mais antiga seguindo as inferências do método de Findley (1975); a segunda fauna molossídea mais antiga seria a Neotropical. Assim, a autora concluiu que uma possível origem para a família seria nas ilhas da região indo-pacífica. Embora Freeman (1981) aparentemente tenha dado preferência para o cenário descrito acima, a autora forneceu outros dois possíveis centros de origem para Molossidae: Etiópico, devido ao maior número de espécies e gêneros, assim como o maior a grande diversificação ecológica desses táxons ou Neotropical, devido principalmente à presença de *Tadarida brasiliensis* e *Mormopterus*, táxons primitivos para a família. Excetuando, esse comentário final, toda a análise de Freeman (1981) carece de qualquer componente histórico e, portanto, de difícil aceitação para os estudos de biogeografia.

Legendre (1984a), por sua vez, baseou-se em aspectos claramente históricos para a proposição de seus cenários biogeográficos, seguindo o padrão de ramificação de seu cladograma e empregando fósseis e datação mínima para os eventos; contudo, o estudo de Legendre é centrado sobre o grupo tadaríneo (aqui, tribo Tadarini) e esse ramo não foi o mais primitivo

para Molossidae, segundo o autor. Assim, discussões sobre a origem da família não são de fato abordados na obra. Com base no fóssil identificado como *Rhizomops* (= *Tadarida*) *brasiliensis* e grupos correlatos, como *Tadarida* (= *Mormopterus*) *Stehlini*, ambos provenientes de sítios oligocênicos da França, o autor propôs uma origem tadarínea para o “Velho Mundo”. O autor propôs que ambos as linhagens devem ter migrado da Europa ou África para a América do Sul, mas a competição impossibilitou a diversificação do primeiro táxon, representado hoje somente por uma espécie. A colonização da América do Sul durante o Oligoceno é comprovada pelo fóssil *Mormopterus faustoi*. Assim, do estoque basal *Tadarida*, as diversas linhagens surgiram: *Nyctinomops* na *Neotropica* e *Otomops*, *Chaerephon* e *Mops* na África. De mesmo modo, *Mormopterus* colonizou a Austrália e posteriormente, *Tadarida*, *Chaerephon* e *Cheiromeles* as ilhas indo-malasianas. Seguindo os dados de Legendre (1984a), que indicou *Cheiromeles* como grupo mais basal para Molossidae (subfamília *Cheiromelinae*), a origem da família, assim como a proposição de Freeman (1981), seria a região indo-australiana. Outra família rica em espécies, *Hipposideridae*, tem sua origem recentemente postulada para a mesma região (Hand & Kirsch, 1998).

Hand (1990) concorda com Legendre (1984a) quanto à origem tadarínea na Europa devido à posição basal de *Cuvierimops* e *Rhizomops*, táxons do Eoceno europeu. A presença de *Petramops Creaseri*, uma espécie miocênica da Austrália, também levou Hand a postular rotas longas de migração para esses morcegos.

No presente estudo, torna-se inviável uma análise biogeográfica baseada no cladograma utilizando os táxons fósseis e recentes, devido à sua resolução dicotômica baixa. Assim, farei todas as considerações biogeográficas utilizando as análises empregando apenas os táxons recentes. Analisando o cladograma da Figura 28 (pág. 106) é possível fazer uma otimização das áreas de distribuição das espécies para alcançar as possíveis rotas de diversificação do grupo. Sendo *Antrozous*, grupo irmão de Molossidae, e *Tomopeas*, um dos grupos basais de Molossidae, ambos americanos, parece-me que a origem da família pode ter ocorrido nesse continente. A distância filogenética de *Mystacina* (endêmico à Nova Zelândia) em relação aos molossídeos (Simmons, 1998) e a posição derivada de *Cheiromeles* (Figs. 29-30, págs. 106-107; nó 10) elimina a possibilidade de uma origem indo-malasiana ou australiana para a família.

A origem de Molossinae é incerta, mas pela distribuição dos táxons, estou inclinado a considerá-la africana ou Neotropical. Os grupos basais de Molossinae (Fig. 29, pág. 106) são, por um lado, *Austronomus*, *Tadarida* ou *Mopsina* (nó 11), e pelo outro, *Mormoptera* (nó 4) ou *Molossina* (nó 5). No primeiro agrupamento, tanto os gêneros basais de *Mopsina* como as espécies de *Tadarida* são africanas; *Austronomus* é australiano. No segundo ramo, o ancestral hipotético provavelmente era africano ou Neotropical: *Platymops*, *Sauromys* e as espécies de basais de *Mormopterus* ocorrem na África, enquanto que os táxons basais de *Molossina*, *Cabreramops aequatorianus* e *Molossops* são americanos. Na análise com ponderação sucessiva (Fig. 31, pág. 111) a tribo Tadarini tem como táxon basal, *Otomops*, um gênero Africano. Assim, os dois principais ramos de Molossinae, as tribos Tadarini e Molossini têm seus prováveis ancestrais hipotéticos ocorrendo na África ou América. Os táxons das regiões Oriental e Australiana são, no geral, derivados. Um aspecto interessante evidencia que muitos táxons africanos e americanos são grupos irmãos. Assim, tem-se o subgênero *Mormopterus*, com a maioria de sua composição (excetuando *M. doriae*) afro-americana. O mesmo pode ser dito para o gênero *Tadarida* e para o clado *Nyctinomops* (americano) + *Mops* (maiormente africano) (Figs. 29-30, págs. 106-107; nó 14). Outro aspecto interessante a se notar é a posição derivada da maioria dos táxons americanos. Embora tenha postulado uma possível origem Neotropical para a família, parece-me que ocorreram colonizações secundárias na *Neotropica*, exatamente pela presença de táxons relativamente recentes e derivados para Molossidae, como *Eumops*, *Nyctinomops* e a tríade *Molossus* + *Promops* + *Cynomops*. Hand & Kirsch (1998) notaram um padrão semelhante de diversificação para Hipposideridae, onde os táxons mais basais para a família eram Australianos assim como os mais derivados.

Uma comparação direta com os dados disponíveis para a família Emballonuridae (Barghoorn, 1977) é interessante, pois essa família apresenta um número de gêneros (13) próximo ao de Molossidae e a distribuição geográfica pantropical é maiormente coincidente. O trabalho referência que propôs as relações filogenéticas para o grupo ainda é o de Barghoorn (1977). No esquema filogenético proposto pelo autor, os grupos basais para Emballonuridae são os gêneros *Taphozous* e *Saccolaimus*, que ocorrem desde a África até a região indo-malasiana, com representantes no oriente médio e sudeste asiático; *Vespertiliavus*, um gênero do final do

Eoceno ou início do Oligoceno, e proveniente do sítio de Quercy, França, é basal a esse ramo e, portanto, considerado o mais primitivo para a família. Isto indica que a origem da família é incerta, se África ou região Oriental, mas a possibilidade de ser americana é nula mediante as evidências. *Emballonura*, o segundo grupo mais basal, tem a vasta maioria de seus representantes ocorrendo na região indo-malasiana e os gêneros mais derivados para a família são africanos e neotropicais. Embora os Emballonuridae compartilhe algumas características em comum com Molossidae, o número menor de espécies válidas (47) e a distribuição geográfica relativamente restrita dos gêneros diferenciam ambas as famílias. De fato, enquanto Molossidae apresenta uma série de gêneros com espécies ocorrendo em vários continentes, com descontinuada considerável de terra (p. ex., *Tadarida*, *Mormopterus*; *Otomops*), Emballonuridae tem tais táxons restritos à região Neotropical ou Etiópica (os grupos mais derivados) ou quando de distribuição ampla, os grupos ocorrem por massas contínuas de terra (p. ex., África, oriente médio e sudeste asiático).

Os fósseis muito antigos para a família Molossidae permitem a proposição de várias rotas de migrações possíveis, uma vez que muitos grupos de morcegos voam por longas distâncias (p. ex., *Tadarida* até 1.300 Km) e os continentes do hemisfério sul certamente estavam mais próximos em meados do Terciário<sup>3</sup>. Contudo, os pares de gêneros ou mesmo espécies de um mesmo gênero ocorrendo em continentes distantes, como em Molossidae, mostram que as rotas de migração ou os eventos vicariantes são completamente obscuros tornando o cenário biogeográfico de difícil visualização. De qualquer forma, não há evidências para considerar esses grupos como muito antigos. Por exemplo, Legendre (1985) considerou uma série de molares datados do Mioceno e provenientes das localidades de Bouches-du-Rhône e Vaucluse, França, como pertencentes à espécie *Rhizomops* (= *Tadarida*) *brasiliensis*; sabe-se que essa espécie, ainda vivente, ocorre hoje por toda a região Neotropical e nas porções cento-sul dos Estados Unidos, mas não há registro na Europa ou África. Embora a morfologia dos molares (analisando as figuras do autor) se assemelhe muito à de *Tadarida brasiliensis* recente, pela presença de um

<sup>3</sup> Hand & Kirsch (1998) têm discutido alguns cenários biogeográficos para os Hipposideridae fornecendo alguns dados sobre os registros mais antigos de Chiroptera, como *Pseudorhinolophus* e *Plalaephylophora* do final do Eoceno (por serem táxons derivados, postula-se que a família deva ter se originado, no mínimo, no início do Eoceno) e os arqueonycterídeos, como por exemplo, *Australonycteris*, do início do Eoceno, com datação aproximada de 55 m. a.

hipocone bem isolado da protocrista e uma expansão na região disto-bucal do dente, acredito que uma reanálise no material e reconsiderações taxonômicas seriam pertinentes. Assim, concluo que a origem da família Molossidae provavelmente ocorreu na *Neotropica*, mas a de Molossinae é incerta, podendo ser na América ou África.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS E CONCLUSÕES

Quando propus a revisão para os gêneros de Molossidae, foi com base em uma conjunção de fatores, tais como o emprego apropriado e explícito da metodologia cladística, o estudo morfológico mais amplo (em complexos anatômicos e representatividade taxonômica) e a própria necessidade da revisão mediante as incertezas sobre o quadro taxonômico corrente. De fato, o arranjo taxonômico ainda vigente é aquele proposto por Freeman (1981), mas esse trabalho apresenta algumas críticas metodológicas e conceituais explicitadas por mim ao longo do trabalho. Ademais, estudos subseqüentes ao de Freeman, sobretudo de Legendre, 1984a, 1985 e Hand, 1990, que lidaram apenas com um subgrupo da família (Tadarinae, aqui Tadarini) e analisaram apenas em caracteres dentários; embora esses trabalhos mostrem alguns aspectos conflitantes importantes em relação ao da autora, a ausência de estudos comparando os três trabalhos com o intuito de alcançar os pontos de congruência e de esclarecer aqueles conflitantes, levou-me a propor esse estudo.

Embora o presente trabalho seja um avanço no conhecimento sobre a sistemática de Molossidae, ele culminou e levantou uma série de questões sobre as relações de parentesco e conflitos de caracteres em tal magnitude, que muitas delas não resolvi e estão em aberto para estudos futuros. Por um lado, a análise de uma porção considerável de táxons e de caracteres (a maior já feita para o grupo, tanto em número como em complexos morfológicos) mostrou pontos robustos na filogenia, dando suporte para decisões taxonômicas bem embasadas; alguns desses pontos também são coincidentes com os trabalhos prévios para a família. Por outro lado, o conflito de caracteres, principalmente da morfologia externa facial contra o crânio-dentário, levou parte da análise a indicar pontos de fragilidade e análises complementares são sugeridas. Assim, outros complexos devem ser incluídos futuramente, como por exemplo, o muscular, aparelho reprodutor masculino e feminino e sistema de circulação craniano (estapedial); também análises adicionais devem ser exploradas para mostrar o grau de acurácia nos diversos pontos do cladograma. Como pontos a serem investigados futuramente, estão os esclarecimentos na resolução basal dos Tadarini e a definição do gênero *Mops*. Aqui, eu sinonimizei *Mops* com *Chaerephon* mediante a impossibilidade de distinção entre eles em todas as análises elaboradas. Sendo esse ato nomenclatural divergente com todos os esquemas

taxonômicos já propostos para *Mops* e *Chaerephon*, os estudos complementares incluindo mais complexos morfológicos ou outros tipos de dados (p. ex., molecular) serão pertinentes para resolver essa questão com mais propriedade.

A análise também concordou em vários pontos, ora com Freeman (1981) ora com Legendre (1984a) e Hand (1990). Deste modo, ela obrigatoriamente resulta em uma terceira hipótese distinta para as relações de parentesco entre os gêneros assim como uma nova proposta de classificação para Molossidae.

No nível de taxonomia alfa, embora não tenha sido um dos objetivos iniciais dessa tese, notei vários pontos frágeis sobre a definição das espécies. Nas últimas quatro décadas, as duas únicas revisões em nível genérico tentando definir as espécies foram as de Eger (1977), para *Eumops*, e Dolan (1989) para os táxons do gênero *Molossus* que ocorrem na América Central. Os demais gêneros não têm revisões taxonômicas direcionadas exclusivamente a resolver as relações filogenéticas internas e definir as espécies. Vários trabalhos isolados sobre faunas regionais, como por exemplo, aqueles publicados por Koopman (ver literatura citada), têm cooperado para a diagnose de muitas espécies, mas revisões completas são ausentes e elas são indispensáveis para a definição precisa dos táxons, pois incluem, entre outros aspectos, estudos mais aprofundados sobre a variação. Mesmo os trabalhos de Eger e Dolan, embora amplos, necessitam hoje de estudos complementares mediante o acúmulo de material e informação disponível desde a data de suas publicações. Indubitavelmente que gêneros mal delimitados, como *Tadarida*, *Mops*, *Chaerephon* e *Molossops*, tiveram uma considerável melhoria nas suas definições e nas relações de parentesco, mas as questões estritamente taxonômicas para as espécies ainda permanecem. De mesma forma, podem ser incluídos, como gêneros que necessitam de revisões, ou ao menos, aquelas espécies que formam complexos, *Promops*, *Mormopterus*, *Otomops* e *Nyctinomops*. Após expor algumas das questões que surgiram no processo da revisão filogenética da família Molossidae nas quais sugiro para estudos futuros, as conclusões obtidas desse estudo estão colocadas adiante.

## CONCLUSÕES

1. O estudo morfológico para a família Molossidae, incluindo crânio, esqueleto pós-craniano, dentição, língua e morfologia facial resultou em uma matriz com 109 caracteres. Eles foram codificados em binários ou multi-estado e considerei aqueles com estágios claramente intermediários como ordenados, considerando as informações contidas neles.
2. Elaborei várias análises com o objetivo de verificar o quão concordantes eram as informações contidas nos caracteres. Assim, fiz vários estudos considerando alguns caracteres multi-estado como ordenados ou não, empreguei diversos esquemas de ponderação, como a sucessiva e reversa, elaborei análises empregando os complexos separadamente (congruência taxonômica) e o "Bootstrap" para verificar estatisticamente o grau de suporte dos ramos. Algumas árvores de consenso mostraram elevado grau de conflito, principalmente entre aquelas resultantes das análises considerando a ordenação ou não dos caracteres. Assim, escolhi a análise considerando os caracteres ordenados para a proposição das homologias, diagnose dos gêneros e classificação.
3. Embora todas as análises resultassem em saturação pelos programas ("overflow"), a resolução dicotômica dos cladogramas de consenso sempre foi elevada, indicando que o número excessivo de árvores fundamentais foi o resultado de conflitos em grupos de espécies localizados, principalmente em *Mops* e *Chaerephon*. O padrão de ramificação da árvore de consenso resultante da análise preferida por mim (considerando parte dos caracteres multi-estado ordenados), indicou que os gêneros *Molossops*, *Tadarida* e *Chaerephon* não são monofiléticos. O primeiro foi dividido em três principais ramos que se posicionaram distantes no cladograma; para cada ramo, estou considerando em nível genérico: *Cabreramops*, *Molossops* e *Cynomops*. O mesmo ocorreu com *Tadarida*, que pôde ser dividido em dois gêneros: *Tadarida* (incluindo *Rhizomops* de Legendre, 1984a) e *Austronomus*, para incluir especificamente as espécies australianas. As espécies de *Chaerephon* são formam um grupo coeso e esse agrupamento só é monofilético com a inclusão de *Mops*. Assim, estou sinonimizando ambos os táxons e o nome *Mops* deve permanecer seguindo o princípio da

prioridade. Também sinonimizei *Platymops* e *Sauromys*, prevalecendo o primeiro nome pelo mesmo princípio. O padrão de ramificação do cladograma ainda permitiu reconhecer quatro subgêneros: *Molossops* (*Molossops*) e *M.* (*Neoplatymops*) e, *Mormopterus* (*Mormopterus*) e *M.* (*Micronomus*).

4. A classificação seguindo um esquema misto de subordinação e seqüenciação foi elaborada de forma a expressar de forma mais fiel o padrão de ramificação do cladograma resultante e procurou ser a mais conservativa e informativa possível. A árvore de consenso indica o monofiletismo da família Molossidae e permite a sua divisão em duas subfamílias: Tomopeatinae, representada somente por *Tomopeas*, e Molossinae (= Molossidae, *sensu* Koopman, 1984), representada pelos demais táxons. A segunda subfamília apresenta uma dicotomia basal onde cada ramo é representado aqui por tribos: Molossini, composta por *Molossus*, *Promops*, *Molossops*, *Cabreramops*, *Cynomops*, *Myopterus*, *Cheiromeles*, *Mormopterus* e *Platymops*, e Tadarini, que inclui os gêneros *Tadarida*, *Austronomus*, *Eumops*, *Otomops*, *Nyctinomops* e *Mops*. Os Molossini ainda são divididos nas subtribos Molossina e Mormopterina e os Tadarini em Tadarina, Austronomina e Mopsina.
5. Entre os aspectos conflitantes entre o presente estudo e aqueles elaborados previamente para a família, estão a posição distante de *Molossus* e *Promops* em relação à *Tadarida* e outros gêneros correlatos, assim como a relação mais próxima de *Eumops* aos tadarínios e não aos molossínios. *Cheiromeles*, um gênero muito diferenciado e, portanto, considerado muitas vezes basal à família, mostrou uma posição mais derivada na presente análise.
6. Os táxons fósseis estão representados maiormente pelos molares superiores e raramente, por dentes inferiores, fragmentos de mandíbula, crânios inteiros e parte do esqueleto pós-craniano. A análise incluindo os fósseis na matriz original resultou em um cladograma de consenso completamente sem resolução dicotômica e nem a distinção entre *Tomopeas* e os demais molossídeos foi possível. Essa desestruturação da árvore deve-se à entrada excessiva de caracteres não comparáveis. Uma segunda análise incluindo os fósseis e somente caracteres dentários teve melhor resolução dicotômica, embora alguns resultados fossem necessitem de

averiguação posterior, como a posição derivada de *Wallia scalopidens* e a relação próxima entre *Eumops* sp., proveniente de La Venta, e os táxons do complexo *Mormopterus*.

7. A biogeografia para a família é muito complexa e obscura. Os dados indicam que os Molossidae provavelmente se originaram no continente americano devido a *Antrozous*, grupo irmão e um dos ramos basais da família ser *Tomopeas*, ambos de ocorrência nas Américas. Porém, dentro de Molossinae a otimização das áreas de ocorrência no cladograma de consenso resultante mostra que possivelmente ela se deu na África ou América, mas improvável de ter sido nas regiões zoogeográficas Oriental e/ou Australiana. Os táxons dessas duas regiões ss mostraram, no geral, derivados dentro da família. Uma comparação com a família Emballonuridae, que apresenta alguns aspectos similares aos Molossidae, como o número de gêneros e distribuição pantropical, indica uma incongruência biogeográfica.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFIAS

- ADAMS, E. N., III. 1972. Consensus techniques and the comparison of taxonomic trees. *Systematic Zoology*, 21: 390-397.
- AGUIRRE, L. F. & URIOSTE, R. J. 1994. Nuevos registros de murciélagos para Bolivia y los Departamentos de Beni y Pando. *Ecología en Bolivia*, 23: 71-76.
- AL-JUMAILY, M. M. 1999. First record of *Otomops martiensseni* (Matsche 1897) for the Republic of Yemen (Mammalia, Chiroptera, Molossidae). *Senckenbergiana biologica*, 78(1/2): 241-245.
- ALLEN, G. M. 1939. *Bats*. Cambridge, Harvard University Press.
- ALLEN, J. A. 1917. Taxonomic list. In Allen, J. A., Lang, H. & Chapin, J. P. The American Museum Congo expedition of Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 37: 405-563.
- ALVAREZ, T. & AVIÑA, C. E. 1964. Nuevos registros en Mexico de la familia Molossidae. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 25: 243-254.
- AMORIM, D. S. 1994. *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. São Paulo, Sociedade Brasileira de Entomologia.
- ANDENBERG, A. & TEHLER, A. 1990. Consensus trees, a necessity in taxonomy practice. *Cladistics*, 6: 399-402.
- ARROYO-CABRALES, J., GREGORIN, R., SCHLITTER, D. L. & WALKER, A. The oldest molossid bat cranium (Chiroptera: Molossidae) from Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology* (no prelo).
- ASCORRA, C. F., WILSON, D. E. & HANDLEY, C. O., JR. 1991. Geographic distribution of *Molossops neglectus* Williams and Genoways (Chiroptera: Molossidae). *Journal of Mammalogy*, 72(4): 828-830.
- BAKER, R. J. & GENOWAYS, H. H. 1978. Zoogeography of Antillean bats. *Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication*, 13: 53-97.
- BARGHORN, S. F. 1977. New material of *Vespertiliavus* Schlosser (Mammalia: Chiroptera) and suggested relationships. *American Museum Novitates*, 2618: 1-29.
- BARQUEZ, R. M., GIANNINI, N. P. & MARES, M. A. 1993. *Guide to the bats of Argentina*. Oklahoma, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma.
- BARRET, M.; DONOGHUE, M. J. & SOBER, E. 1991. Against consensus. *Systematic Zoology*, 22(4): 486-493.
- BARRIGA-BONILLA, E. 1965. Estudios mastozoológicos colombianos, I. Chiroptera. *Caldasia*, 9(43): 241-268.
- BICKHAM, J. H. 1979. Chromosomal variation and evolutionary relationships of Vespertilionid bats. *Journal of Mammalogy*, 60(2): 350-363.

- BOCK, W. J. 1973. Philosophical foundations of classical evolutionary classification. *Systematic Zoology*, 22: 375-392.
- BONACCORSO, F. J. 1998. *Bats of Papua New Guinea*. Washington D. C., Conservation International.
- BOUCHARD, S. *Chaerephon pumilus*. *Mammalian Species*, 574: 1-6.
- BREMER, B., JANSEN, R. K., OXELMAN, B., BUCKLUND, M., LANTZ, H. & KIM, K. 1999. More characters or more taxa for a robust phylogeny - case study from the coffee family (Rubiaceae). *Systematic Biology*, 48(3): 413-435.
- BREMER, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution*, 42: 795-803
- BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics*, 10: 295-304.
- BROSSET, A. & CHARLES-DOMINIQUE, P. 1990. The bats from French Guiana: a taxonomic, faunistic and ecological approach. *Mammalia*, 54(4): 509-560.
- BROSSET, A. & VUATTOUX, R. 1968. Redécouverte du "rat volant" de Daubenton *Myopterus senegalensis* Oken (chiroptère), en Cote-D'Ivoire. *Mammalia*, 32: 82-86.
- BROWN, R. E. 1967. Bacula of some New World molossid bats. *Mammalia*, 31: 645-667.
- BRYANT, H. N. Hypothetical ancestor and rooting in cladistic analysis. *Cladistics*, 13: 337-348.
- BURMEISTER, H. 1854. *Systematische Uebersicht de Thierte Brasiliens. Erster Theil Saugethiere (Mammalia)*. Berlin, Verlag von Georg Reimer.
- BUTLER, P. M. 1937. Studies on mammalian dentition - I. The teeth of *Centetes ecaudatus* and its allies. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 107B: 103-132.
- BUTLER, P. M. 1941. A theory of the evolution of mammalian molar teeth. *American Journal of Science*, 239: 421-450.
- BUTLER, P. M. 1983. Evolution of mammalian dental morphology. *Journal Biological Buccale* 11: 285-302.
- CABRERA, A. 1917. Mamíferos del viaje al Pacífico. *Trabajos del Museu Nacional de Ciencias Naturales, Série Zoológica*, 31: 3-62.
- CABRERA, A. 1958. *Catalogo de los Mamíferos de America del Sur*. Buenos Aires, Imprenta y Casa Editora Coni.
- CARPENTER, J. M. 1988. Choosing among multiple equally parsimonious cladograms. *Cladistics*, 4: 291-296.
- CARPENTER, J. M. 1994. Successive weighting, reliability and evidence. *Cladistics*, 5: 131-144.
- CORBET, G. B. & HILL, J. E. 1992. *The Mammals of the Indomalayan region: a systematic review*. Oxford, Oxford University.
- CARTER, D. C. & DOLAN, P. G. 1978. Catalogue of type specimens of neotropical bats in selected European museums. *Special publications The Museum Texas Tech University*, 15: 1-135.
- CRACRAFT, J. 1974. Phylogenetic models and classification. *Systematic Zoology*, 23: 71-90.
- CZAPLEWSKI, N. J. 1997. Chiroptera. Pp. 410-431. In: Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. & Flynn, J. J. (Eds). *Vertebrate Paleontology in the Tropics*:

- The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Washington, D. C., Smithsonian Institution Press.
- DAVIS, J. I. 1993. Character removal as a means for assessing stability of clades. *Cladistics*, 9: 201-210.
- DAVIS, R. & COCKRUM, E. L. 1964. Experimentally determined weight lifting capacity in individuals of five species of westerns bats. *Journal of Mammalogy*, 45: 643-644.
- DAVIS, W. B. 1970. *Tomopeas ravus* Miller (Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, 51(2): 144-147.
- DÍAZ, A. C., HERNANDEZ CAMACHO, J. & CADENA G., A. 1986. Lista actualizada de los mamíferos de Colombia. Anotaciones sobre su distribución. *Caldasia*, 15: 471-501.
- DITCHFIELD, A. 1996. Phylogeography of Neotropical bats using Mitochondrial DNA sequences. Berkeley, U. C. Berkeley (Tese de Doutorado).
- DOBSON, G. E. 1875. Conspectus of the suborders, families, and genera of Chiroptera arranged according to their natural affinities. *Annals of the Magazine of Natural History*, 4(16): 345-357.
- DOLAN, P. G. 1989. Systematics of Middle American mastiff bats of the genus *Molossus*. *Special Publications, Texas Tech Museum University*, 29:1-71.
- DOLAN, P. G. & HONEYCUTT, R. L. 1978. Systematic and evolutionary implications of genic variation in the mastiff bat, *Eumops* (Chiroptera: Molossidae). *Bat Research News*, 19(4): 72.
- DOLLMAN, G. B. A. 1911. Description of a new genus of molossine bats from West Africa. *Annals of the Magazine of Natural History*, 8(7): 210-212.
- DONUGHUE, M. J., DOYLE, J. A., GAUTHIER, J., KLUGE, A. G. & ROWE, T. 1989. The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 431-460.
- DULIC, B & MUTERE, F. A. 1973. Comparative study of the chromosomes of some molossid bats from eastern Africa. *Periodicum Biologum*, 75: 61-65.
- EGER, J. L. 1977. Systematics of the genus *Eumops* (Chiroptera: Molossidae). *Life Science Contributions, Royal Ontario Museum.*, 110: 1-69.
- EGER, J. L. & PETERSON, R. L. 1979. Distributional and systematics relationship of *Tadarida bivittata* and *Tadarida ansorgei* (Chiroptera: Molossidae). *Canadian Journal of Zoology*, 57(10): 1887-1895.
- EISENBERG, J. F. & REDFORD, K. H. 1999. *Mammals of the Neotropics. Vol. 3. Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. Chicago, The University of Chicago Press.
- ELLERMAN, J. R., MORRISON-SCOTT, T. C. S. & HAYMAN, R. W. 1953. *Southern African Mammals 1758 to 1951: a reclassification*. London, British Museum.
- EL-RAYAH, M. A. 1981. A new species of bat of the genus *Tadarida* (family Molossidae) from West Africa. *Royal Ontario Museum, Life Science Occasional Paper*, 36: 1-12.
- EMMONS, L. H. & FEER, F. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals*. Chicago, The University of Chicago Press.
- FARRIS, J. S. 1969. A successive weighting approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology*, 18: 374-385.

- FARRIS, J. S. A. 1970. Methods of computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 19: 83-92.
- FARRIS, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology*, 31(3): 328-334.
- FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. Pp. 7-36. In: Platnick, N. I. & Funk, V. A. (Eds.). *Advances in Cladistics, vol. II: Proceedings of the second meeting of the Willig Hennig Society*. Columbia University Press, New York.
- FARRIS, J. S. 1988. *Hennig86 version 1.5 manual: software and MS-DOS program*.
- FARRIS, J. S. 1989. The retention index and rescaled consistency index. *Cladistics*, 5: 417-419.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4): 783-791.
- FENTON, M. B. 1984. Echolocation: implications for ecology and evolution of bats. *The Quarterly Review of Biology*, 59: 33-53.
- FENTON, M. B. & PETERSON, R. L. 1972. Further notes on *Tadarida aloysiisbaudiae* and *Tadarida russata* (Chiroptera: Molossidae - Africa). *Canadian Journal of Zoology*, 50(1): 19-24.
- FERRAREZZI, H. & MARQUES, A. C. 1997. Análise cladística numérica e recursos computacionais. Pp: 163-186. In: Amorim, D. S. (Ed.). *Elementos Básicos de Sistemática Filogenética*. Ribeirão Preto, Holos Editora.
- FINDLEY, J. S. 1973. Phenetic relationships among bats of the genus *Myotis*. *Systematic Zoology*, 21: 31-52.
- FOREY, P. L. 1992. Fossils and cladistic analysis. Pp. 124-136. In: Forey, P. L., Humphries, C. J., Kitching, I. L., Scotland, R. W., Siebert, D. J. & Williams, D. M. (Eds.). *Cladistics. A Practical Course in Systematics*. Oxford, Clarendon Press.
- FREEMAN, P. W. 1979. Specialized insectivory: beetle-eating and moth-eating molossid bats. *Journal of Mammalogy*, 60(3): 467-479.
- FREEMAN, P. W. 1981. A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia, Chiroptera): morphology, ecology, evolution. *Fieldiana, Zoology*, 7: 1-173.
- GAFFNEY, E. S. 1979. An introduction to the logic of phylogeny reconstruction. Pp. 79-111. In: Cracraft, J. & Eldredge, N. (Eds.). *Phylogenetic Analysis and Paleontology*. New York, Columbia University Press.
- GARDNER, A. L. 1977. Taxonomic implications of the karyotypes of *Molossops* and *Cynomops* (Mammalia: Chiroptera). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 89: 545-549.
- GAUTHIER, J., KLUGE, A. & ROWE, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, 4: 105-109.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E. 1805. Sur quelques chauve-souris d'Amérique formant une petite famille sous le nom de *molossus*. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris*, 6: 150-156.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E. 1818. Description de Mammifères qui se trouvent en Égypte. Pp: 99-144. In: Jomard, E. F. (Ed.). *Description de l'Égypte, on recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Égypte pendant l'Expédition de l'armée Fran-*

- çaise *Histoire Naturelle*, Tomo 2, Livro 2. Paris, l'Imprimerie Impériale.
- GENOWAYS, H. H., PHILLIPS, C. J. & BAKER, R. J. 1998. Bats of the antillean islands of Grenada: a new zoogeographic prespective. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 177: 1-27.
- GERVAIS, P. 1955. *Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para*. Paris, P. Bertrand.
- GIMENEZ, E. A. 1993. *Morfologia lingual comparada, filogenia e evolução dos hábitos alimentares na superfamília Phyllostomoidea (Mammalia: Chiroptera)*. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu (Dissertação de Mestrado).
- GIMENEZ, E. A., FERRAREZZI, H. & TADDEI, V. A. 1996. Lingual morphology and cladistics analysis of the New World nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Comparative Biology*, 1(1-2): 41-63.
- GOLOBOFF, P. A. 1995. Parsimony and weighting: a reply to Turner and Zandee. *Cladistics*, 11: 91-104.
- GOODWIN, G. G. 1956. A preliminary report on the mammals collected by Thomas MacDougall in southeastern Oaxaca, Mexico. *American Museum Novitates*, 1967: 1-15.
- GOODWIN, G. G. & GREENHAL, A. M. 1961. A review of the bats of Trinidad and Tobago. Descriptions, rabies infection, and ecology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 122(3): 195-301.
- GREENBAUM, I. F. & PHILLIPS, C. J. 1974. comparative anatomy and general histology of the tongues of long-nosed bats (*Leptonycteris sanborni* and *L. nivalis*), with reference to infestation of oral mites. *Journal of Mammalogy*, 55(3): 489-504.
- GREGORIN, R. 1998. Notes on the geographic distribution of *Neoplattymops mattogrossensis* (Vieira, 1942) (Chiroptera, Molossidae). *Chiroptera Neotropical*, 4(1): 88-90.
- GREGORIN, R. & TADDEI, V. A. 2000. New records of *Molossus* and *Promops* from Brazil (Chiroptera: Molossidae). *Mammalia*.
- GREGORIN, R., TADDEI, V. A., LIM, B. K., PEDRO, W. A. & PASSOS, F. C. A major range extension for *Molossops (Molossops) neglectus* (Chiroptera: Molossidae) in southeastern Brazil. (em preparação).
- GRIFFITHS, T. A. 1982. Systematics of the New World nectar-feeding bats (Chiroptera, Phyllostomidae), based on morphology of the hyoid and lingual regions. *American Museum Novitates*, 2742: 1-45.
- HALL, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. New York, John Wiley & Sons.
- HAND, S. J. 1990. First Tertiary molossid (Microchiroptera: Molossidae) from Australia: its phylogenetic and biogeographic implications. *Memories of the Queensland Museum*, 28: 175-192.
- HAND, S. J. & KIRSCH, J. A. 1998. A Southern origin for the Hipposideridae (Microchiroptera)? Evidence from the Australian fossil record. Pp. 72-90. In: Kunz, T. H. & Racey, P. A. *Bat Biology and Conservation*. Washington, D. C., Smithsonian Institution Press.

- HAND, S. J., MACKNESS, B. S., WILKINSON, C. E. & Wilkinson, M. 1999. First Australian Pliocene molossid bat: *Mormopterus (Micronomus)* sp. from the Chinchilla Local Fauna, southeastern Queensland. *Records of the Western Australian Museum*, 57: 291-298 (suplemento).
- HANDLEY, C. O., Jr. 1956. A new species of free-tailed bat (genus *Mormopterus*) from Peru. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 69: 197-202.
- HARRISON, D. L., PENDLETON, N. G. E. & HARRISON, G. C. D. 1979. *Eumops dabbenei* Thomas, 1914 (Chiroptera: Molossidae), a free-tailed bat new to the fauna of Paraguay. *Mammalia*, 42(2): 251-252.
- HAYMAN, R. W. 1951. A new African molossid bat. *Revue de Zoologie et de Botanique Africaines*, 45: 82-83.
- HAYMAN, R. W. & Hill, J. E. 1971. Order Chiroptera. In: Pp. 1-155. Meester, J & H. W. Setzer (Eds.). *The Mammals of Africa. An identification manual*. Washington, D. C., Smithsonian Institution.
- HAYMAN, R. W., MISONNE, X. & VERHEYEN, W. 1966. The bats of the Congo and of Rwanda and Burundi. *Annales Musee Royal de L'Afrique Centrale*, 154: 1-99.
- HEANEY, L. R., BALETE, D. S., DOLAR, M. L., ALCALA, A. C., DANS, A. T., GONZALES, P. C., INGLE, N. R., LEPLITEN, M. V., OLIVER, W. L., ONG, P. S., RICKART, E. A., TABARANZA, B. R., Jr., UTZURRUM, R. C. B. 1998. A synopsis of the mammalian fauna of the Philippine islands. *Fieldiana, Zoology*, 88: 1-61.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana III, University of Illinois Press.
- HENSON, O. W., JR. 1970. The ear and audition. Pp. 181-263. In: Winsatt, W. A. (Ed.). *Biology of Bats, II*. New York, Academic Press.
- HERSHKOVITZ, P. 1971. Basic crown patterns and cusp homologies of mammalian teeth. Pp. 95-150. In: Dahlberg, A. A. (Ed.). *Dental Morphology and Evolution*. Chicago, University Chicago Press.
- HERSHKOVITZ, P. 1977. *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*. Chicago, Academic Press.
- HILL, J. E. 1961. Indo-Australian bats of the genus *Tadarida*. *Mammalia*, 25: 29-56.
- HILL, J. E. 1983. Bats (Mammalia: Chiroptera) from Indo-Australia. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Zoology*, 45: 103-208.
- HILL, J. E. & Harrison, D. L. 1987. The baculum in Vespertilioninae (Chiroptera: Vespertilionidae) with a systematic review, a synopsis of *Pipistrellus* and *Eptesicus*, and the descriptions of a new genus and subgenus. *Bulletin British Museum of Natural History, Zoology*, 52: 225-305.
- HILLIS, D. M. & BULL, J. J. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 42(2): 182-192.
- HOROVITZ, I. 1999. A phylogenetic study of living and fossil Platyrrhini. *American Museum Novitates*, 3269: 1-40.
- HORSFIELD, T. M. D. 1924. *Zoological researchers in Java and the neighbouring islands*. London, Kingsbury, Parbury & Allen.
- HUSSON, A. M. 1962. *The bats of the Suriname*. Leiden, E. J. Brill.

- IBÁÑEZ, C. 1979. Nuevos datos sobre *Eumops dabbenei* Thomas, 1914 (Chiroptera, Molossidae). *Doñana, Acta Vertebrata*, 6(2): 248-152.
- IBÁÑEZ, C. 1980. Descripción de un nuevo género de quiróptero neotropical de la familia Molossidae. *Doñana, Acta Vertebrata*, 7: 104-111.
- ILLIGER, J. C. W. 1811. *Prodomus Systematicis Mammalium et Avium Additis Terminis Zoographicis Utriusque Clasis, Eorunqve Versione Germanica*. Berlini, Sumptibus C. Salfeld.
- INGLE, N. R. & HEANEY, L. R. 1992. A key to the bats of the Philippine islands. *Fieldiana, Zoology*, 69: 1-44.
- IRADALE, T. & TROUGHTON, L. G. 1934. A check-list of the Mammals recorded from Australia. *The Australian Museum, Sydney*, 6: 1-122.
- JAEN, J. D. 1997. *A reconsideration of three-item analysis, the use of implied weights in cladistics, and a practical application in Gentianaceae*. Katholeike Universiteit Leuven (Tese de Doutorado).
- JERNVALL, J. 1995. Mammalian molar cusp patterns: developmental mechanisms of diversity. *Acta Zoologica Fennica*, 198: 1-61.
- JUSTE, J. & IBÁÑEZ, C. 1993. A new *Tadarida* of the subgenus *Chaerephon* (Chiroptera: Molossidae) from São Tomé island, Gulf of Guinea (West Africa). *Journal of Mammalogy*, 74(4): 901-907.
- KINGDON, J. 1974. *East African Mammals. An Atlas of the Evolution in Africa*. Vol. 2A. London, Academic Press.
- KIRSCH, J. A., HUTCHEON, J. M., BYRNES, G. P. & LHOYD, B. D. 1998. Affinities and historical zoogeography of the New Zealand short-tailed bat, *Mystacina tuberculata* Gray 1843, inferred from DNA-hybridization comparisons. *Journal of Mammalian Evolution*, 5(1): 33-64.
- KLUGE, A. G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (boidae, Serpentes). *Systematic Zoology*, 38: 7-25.
- KLUGE, A. G. 1997. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. *Cladistics*, 13(1-2): 81-96.
- KLUGE, A. G. & FARRIS, J. S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18: 1-32.
- KNOX JONES, K., JR., ARROYO-CABRALES, J. & OWEN, R. D. 1988. Revised checklist of bats (Chiroptera) of Mexico and Central America. *Occasional Papers the Texas Tech Museum*, 120: 1-34.
- KNOX JONES, K., JR. & DUNNIGAN, P. B. 1965. *Molossops grenhalii* and other bats from Guerrero and Oaxaca, Mexico. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 68(3): 461-464.
- KNOX JONES, K., JR. & GENOWAYS, H. H. 1967. A new subspecies of the free-tailed bat, *Molossops greenhalli*, from western Mexico (Mammalia; Chiroptera). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 80: 207-210.
- KOCK, D. 1975. Ein Originalexemplar von *Nyctinomus ventralis* Heuglin 1861 (Mammalia: Chiroptera: Molossidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, série A*, 272: 1-9.
- KOCK, D. 1999. *Tadarida (Tadarida) la-touchei*, a separate species recorded from Thailand with remarks on related asian taxa (Mammalia, Chiroptera,

- Molossidae). *Senckenbergiana Biologica*, 78(1/2): 237-240.
- KOOPMAN, K. F. 1965. Status of forms described or recorded by J. A. Allen in the American Museum Congo Expedition Collection of Bats. *American Museum Novitates*, 2219: 1-34.
- KOOPMAN, K. F. 1968. Taxonomic and distributional notes on Lesser Antillean bats. *American Museum Novitates*, 2333: 1-13.
- KOOPMAN, K. F. 1971. The systematic and historical status of the Florida *Eumops* (Chiroptera, Molossidae). *American Museum Novitates*, 2478: 1-6.
- KOOPMAN, K. F. 1975. Bats of the Sudan. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 154(4): 353-443.
- KOOPMAN, K. F. 1976. Zoogeography. In: Baker, R. J.; Jones, K. J., Jr. & Carter, D. C. (Eds.). *Biology of Bats of the New World Family Phyllostomatidae*. Part II. *Special Publications The Museum, Texas Tech University*, 10: 39-47.
- KOOPMAN, K. F. 1978. Zoogeography of Peruvian bats with special emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates*, 2651: 1-33.
- KOOPMAN, K. F. 1982a. Biogeography of the bats of South America. *Special Publication Pymatuning Laboratory of Ecology*, 6: 273-302.
- KOOPMAN, K. F. 1982b. Results of the Archbold Expeditions No. 109. Bats from Eastern Papua and the East Papuan Islands. *American Museum Novitates*, 2747: 1-34.
- KOOPMAN, K. F. 1984. Taxonomic and distribution notes on tropical Australian bats. *American Museum Novitates*, 2219: 1-48.
- KOOPMAN, K. F. 1985. A synopsis of the families of bats, part VII. *Bat Research News*, 25: 25-29.
- KOOPMAN, K. F. 1989a. Distributional patterns of Indo-Malayan bats (Mammalia: Chiroptera). *American Museum Novitates*, 2942: 1-19.
- KOOPMAN, K. F. 1989b. Systematics notes on Liberian Bats. *American Museum Novitates*, 2946: 1-11.
- KOOPMAN, K. F. 1993. Order Chiroptera. Pp. 137-241. In: Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (Eds.). *Mammal Species of the World, a taxonomic and geographic reference*. Washington D. C., Smithsonian Institution Press.
- KOOPMAN, K. F. 1994. *Chiroptera: systematics*. Handbuch der Zoologie, Vol. 8. Mammalia, part 60. Berlin, Walter de Gruyter.
- KOOPMAN, K. F. 1995. Extinction and biogeography of bats on 'Eua Kingdom of Tonga. *American Museum Novitates*, 3125: 1-13.
- KOOPMAN, K. F. & GORDON, L. K. 1992. Systematics notes on a collection of bats from Halmahera (Indonesia: Moluccas). *American Museum Novitates*, 3035: 1-8.
- KOOPMAN, K. F., KOFRON, C. P. & CHAPMAN, A. 1995. The bats of Liberia: systematics, ecology, and distribution. *American Museum Novitates*, 3148: 1-24.
- KRAJEWSKI, C. & DICKERMAN, A. W. Bootstrap analysis of phylogenetic trees derived from DNA hybridization distances. *Systematic Zoology*, 39(4): 383-390.
- KRUTZSCH, P. H. & VAUGHAN, T. A. 1955. Additional data on the bacula of

- North American bats. *Journal of Mammalogy*, 36(1): 96-100.
- KUMARI, A. & KNOX JONES, J., JR. 1990. *Nyctinomops femorosaccus*. *Mammalian Species*, 349: 1-5.
- LAWRENCE, B. 1939. Mammals. In: Barbour, T., Lawrence, B. & Peters, J. L. (Eds.). Collections from the Phillipine Islands. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 86(2): 25-128.
- LEGENDRE, S. 1983. Essai di biogeographie phylogénique des molossides (Chiroptera). *Myotis*, 21-22: 30-36.
- LEGENDRE, S. 1984a. Étude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogeographiques. *Revue Suisse Zoology*, 91(2): 399-442.
- LEGENDRE, 1984b. Identification de deux sous-genres fossiles e compréhension phylogénique du genre *Mormopterus* (Molossidae, Chiroptera). *Comptes Rendus de L'Academie Science Paris*, 298(16): 715-720.
- LEGENDRE, S. 1985. Molossidés (Mammalia, Chiroptera) cénozoïques de l'ancien et du nouveau monde; statut systematique; intégration phylogénique des données. *Neues Jarhbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 170: 205-227.
- LEGENDRE, S., RICH, T. H., RICH, P. V., KNOX, G. J., PUNYAPRASIDDHI, P., TRÜMPY, D. M., WAHLERT, J. & NAPAWONGSE, P. 1988. Miocene fossil vertebrates from the Nong Hen-I(A) exploration well of Thai Shell Exploration and Production Company Limited, Phitsanulok basin, Thailand. *Journal of vertebrate Paleontology*, 8(3): 278-289.
- LEGENDRE, S. & SIGÉ, B. 1983. La palce du "Vespertilion de Montmartre" dans l'histoire des chiropteres molossides. Pp. 347-361. In Buffetaut, E., Mazin, J. M. & Salmon, E. (Eds.). *Actes du Symposium Paleontologique Georges Cuvier*. Montbeliard, Fance.
- LESSON, R. P. 1842. *Nouveau Tableau Règne Animal. Mammifères*. Paris, Arthus Berthrand.
- LIM, B. K. 1993. Cladistic reappraisal of Neotropical stenodermatine bat phylogeny. *Cladistics*, 9: 147-165.
- LIM, B. K. & ERGSTROM, M. D. Species diversity of bats (Mammalia: Chiroptera) in Iwokrama forest, Guyana and the Guianan subregion: implications for conservation. *Biodiversity and Conservation* (submetido).
- LINEU, C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species*. Tomo I. Holmiae, Laurentii Salvii.
- LONG, J. K. 1995. *Otomops martiensseni*. *Mammalian Species*, 493: 1-5.
- LOPEZ-GONZÁLEZ, C. & PRESLEY, S. J. Taxonomic status of *Molossus bondae* J. A. Allen, 1904, with new records for Argentina, Brazil, and Paraguay, and description of a new subspecies. Em preparação.
- LYON, M. W., JR. 1914. *Tadarida Rafinesque versus Nyctinomus Geoffroy*. *Proceedings of the biological Society of Washington*, 27: 217-218.
- MADDISON, W. P., DONOGHUE, M. J. & MADDISON, D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology*, 33: 83-103.
- MAHONEY, J. A. & WALTON, D. W. 1988. Molossidae. Pp: 146-150. In: D. W. Walton (Ed.). *Zoological Catalogue of*

- Australia, Vol 5. Mammalia.* Canberra, Australian Government Publishing Service.
- MASSÓIA, E. 1976. Cuatro notas sobre murciélagos de la República Argentina (Molossidae y Vespertilionidae). *Physis*, 35(91): 257-265.
- MCBEE, K., BICKHAM, J. W., YENBUTRA, S., NABHITABHATA, J. & SCHLITTER, D. A. 1986. Standart karyology of nine species of vespertilionid bats (Chiroptera: Vespertilionidae) from Thailand. *Annals of the Carnegie Museum*, 55(5): 95-116.
- MCDOWELL, S. B., JR. 1958. The Greater Antillean insectivores. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 115(3): 117-214.
- MCKEAN, J. L. & CALABY, J. H. 1968. A new genus and two new species of bats from New Guine. *Mammalia*, 32: 372-378.
- MCKENNA, M. C. 1980. Early history and biogeography of South America's Extinct land mammals. Pp: 43-77. In Ciochon, R. L & Chiarelli, A. B. (Eds.). *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. New York, Plenum Press.
- MCKENNA, M. C. & S. K. BELL. 1997. *Classification of Mammals above the species level*. New York, Columbia University Press.
- MEESTER, J. A. J., RAUTENBACH, I. L., DIPPENAAR, N. J. & BAKER, C. M. 1986. Classification of southern African mammals. *Transvaal Museum Monographs*, 5: 1-359
- MENU, H. & SIGÉ, B. 1971. Nyctalodontie et myotodontie, importants caractères de gtrades évolutifs chez les chiroptères entomophages. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Seances, Academie des Sciences, Paris*, 272: 1735-1739.
- MILLER, G. S., JR. 1902. Twenty new American bats. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia*, 54: 389-412.
- MILLER, G. S., JR. 1906. Twelve new genera of bats. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 19: 83-86.
- MILLER, G. S., JR. 1907. The families and genera of bats. *Bulletin of the United States National Museum*, 57: 1-282.
- MILLER, G. S., JR. 1913. Notes on the bats of the genus *Molossus*. *Proceedings of the National Museum*, 46(2013): 85-92.
- MILLER, G. S., JR. 1924. List of north American recent mammals. *Bulletin of the United States National Museum*, 128: 1-673.
- MORIELLE-VERSUTE, E., VARELLA-GARCIA, M. & TADDEI, V. A. 1996. Karyotypic patterns of seven species of molossid bats (Molossidae, Chiroptera). *Cytogenetic Cell Genetics*, 72: 26-33.
- MORT, M. E., SOLTIS, P. S., SOLTIS, D. E. & MABRY, M. L. 2000. Comparison of tree methods for estimating internal support on phylogenetic trees. *Systematic Biology*, 49(1): 160-171.
- McNab, B. K. 1982. Evolutionary alternatives in the physiological ecology of bats. Pp. 151-200. In: Kunz, T. H. (Ed.). *Ecology of Bats*. New York, Plenum Press.
- MYERS, P. & WETZEL, R. M. 1983. Systematics and Zoogeography of the bats of the Chaco Boreal. *Micellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 165: 1-59.

- NEAVE, S. A. 1940. *Nomenclatur Zoologicus. A list of the names of genera and subgenera in zoology from the tenth edition of Linnaeus 1758 to the end of 1935*. Vol. III (M-P). London, The Zoological Society of London.
- NELSON, G. 1972. Phylogenetic relationship and classification. *Systematic Zoology*, 21(2): 227-231.
- NELSON, G. 1975. Karl R. Popper, systematics and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Systematic Zoology*, 24(2): 233-243.
- NELSON, G. 1985. Outgroups and Ontogeny. *Cladistics*, 1: 29-45.
- NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.
- NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. 1996. On consensus, collapsibility, and clade concordance. *Cladistics*, 12: 305-321.
- NOGUEIRA, M. R. & PERACCHI, A. L. 1999. New records of bats from Brazil with a list of additional species for the chiropteran fauna of the state of Acre, western Amazon basin. *Mammalia*, 63(3): 363-368.
- NORBERG, U. M. & RAYNER, J. M. V. 1987. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy, and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 316: 335-427.
- NOVACEK, M. J. 1991. Aspects of the morphology of the cochlea in microchiropteran bats: an investigation of character transformation. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206: 84-100.
- NOWAK, R. M. 1999. *Walker's Mammals of the World*. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. 2 Vols.
- OCHOA, J. G. 1984. Presencia de *Nyctinomops aurispinosa* en Venezuela (Chiroptera: Molossidae). *Acta Cientifica Venezolana*, 35: 147-150.
- OKEN, L. 1816. *Oken's Lehrbuch der Naturgeschichte*, 3: 1-1170. Jena, August Schmid un Comp.
- OPINION 417. Rejection for nomenclatorial purposes of volume 3 (Zoologie) of the work by Lorenz Oken entitled *Oken's Lehrbuch der Naturgeschichte* published in 1815-1816. *Opinions and declarations rendered by the International Commission on Zoological Nomenclature*, 417: 1-42.
- OSBORNE, H. F. 1888. The nomenclature of the mammalian molar cusps. *American Naturalist*, 22: 926-928.
- OWEN, R. D., CHESSER, R. K. & CARTER, D. C. 1990. The systematics status of *Tadarida brasiliensis cynocephala* and Antillean members of the *Tadarida brasiliensis* group, with comments on the generic name *Rhyzomops* Legendre. *Occasional Papers the Museum Texas Tech University*, 133:1-18.
- OWEN, R. D., KNOX JONES, K., JR., BAKER, R. J. 1991. Annotated checklist of land mammals of El Salvador. *Occasional Papers the Museum Texas Tech University*, 139:1-17.
- PACHECO, V., MACEDO, H., VIVAR, E., ASCORRA, C., ARANA-CARDÓ, R. & SOLARI, S. 1995. Lista anotada de los mamíferos peruanos. *Occasional Papers in Conservation Biology*, 2: 1-35.
- PACHECO, V. & PATTERSON, B. D. 1992. Systematics and biogeographic analyses of four species of *Sturnira* (Chiro-

- tera: Phyllostomidae), with emphasis on Peruvian forms. *Memorias del Museo de Historia Natural, U. N. M. S. M.*, 21: 57-81.
- PADIAN, K., LINDBERG, D. R. & POLLY, P. D. 1994. Cladistics and the fossil record: the uses of history. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 63-91.
- PALLAS, P. S. 1766. *Miscellanea Zoologica, quibus novae imprimis atque obscurae animalium species discibuntur et observationibus iconibusque illustrantur*.
- PARKER, H. & HALL, E. R. 1974. The gross anatomy of tongues and stomachs of eight New World bats. *Transactions of Kansas Academic Science*, 54: 64-72.
- PATTERSON, B. D., PACHECO, V. & ASHLEY, M. V. 1992. On the origins of the Western slope region of endemism: systematics of fig-eating bats, genus *Artibeus*. *Memorias del Museo de Historia Natural, U. N. M. S. M.*, 21: 189-205.
- PATTERSON, C. 1982. Morphological characters and homology. Pp. 21-74. In: Joysey, K. A. & Friday, A. E. (Eds.). *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. London, Academic Press.
- PAULA COUTO, C. 1956. Une chauve-souris fossile des argiles feuilletées pléistocènes de Tremembé, Etat de São Paulo (Brésil). *Actes 4 Congrès International du Quaternaire*: 343-347.
- PAULA COUTO, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoologia*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências.
- PETERS, W. 1965a. Abbildungen zu einer Monographie der Chiropteren vor und gab eine Übersicht der von ihm befolgten systematischen Ordnung der höher gehörigen Gattungen. *Monatsberichte Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1866: 256-258.
- PETERS, W. 1965b. Über die Brasilianischen, von Spix beschriebenen Flederthiere. *Monatsberichte Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1866: 672-681.
- PETERS, W. 1869. Bemerkungen über neue oder weniger bekannte Flederthiere, besonder des Pariser Museums. *Monatsberichte Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, 1870: 391-406.
- PETERSON, R. L. 1965. A review of the flat-headed bats of the family Molossidae from South America and Africa. *Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum*, 64: 1-32.
- PETERSON, R. L. 1970. The African molossid bat *Tadarida russata*. *Canadian Journal of Zoology*, 49: 297-301.
- PETERSON, R. L. 1971. The systematic status of the African molossid bats *Tadarida bennettini* and *Tadarida cistura*. *Canadian Journal of Zoology*, 49: 1347-1354.
- PETERSON, R. L. 1972. Systematic status of the African Molossid bats *Tadarida congica*, *T. niangarae* and *T. trevori*. *Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum*, 85: 1-32.
- PETERSON, R. L. 1974. Variation in the African bat, *Tadarida lobata*, with notes on habitat and habits (Chiroptera: Molossidae). *Life Sciences Occasional Papers, Royal Ontario Museum*, 24: 1-8.
- PETERSON, R. L. 1985. A systematic review of the molossid bats allied with the genus *Mormopterus* (Chiroptera: Molos-

- sidae). *Acta Zoologica Fennica*, 170: 205-208.
- PETERSON, R. L. & HARRISON, D. L. 1970. The second and third known specimens of the african molossid bat, *Tadarida lobata*. *Life Sciences Occasional Papers, Royal Ontario Museum*, 16: 1-6.
- PHILLIPS, C. J., PUMO, D. E., GENOWAYS, H. H. & RAY, P. E. 1989. Caribbean island Zoogeography: a new approach using mitochondrial DNA to study Neotropical bats. *Biogeography of the West Indies*: 661-684.
- PIERSON, E. D. 1986. *Molecular systematics of the Microchiroptera: higher taxon relationships and biogeography*. Berkeley, University of California (Tese de Doutorado).
- PIERSON, E. D., SARICH, V. M., LOWENSTEIN, J. M., DANIELS, M. J. & RAINEY, W. E. 1986. A molecular link between the bats of new Zealand and South America. *Nature*, 323: 60-63.
- PINNA, M. C. C. DE. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 3: 367-394.
- PINNA, M. C. C. DE. 1994. Ontogeny, rooting, and polarity. Pp. 157-172. In: Scotland, R. W., Siebert, R. W. & Williams, D. M. (Eds.). *Models in Phylogenetic Reconstruction*. Oxford, Clarendon Press.
- PLATNICK, N. I. 1985. Philosophy and the transformation of cladistics revisited. *Cladistics*, 1: 87-94.
- PLATNICK, N. I. 1989. An empirical comparison of microcomputer parsimony programs, II. *Cladistics*, 5: 145-161.
- RAFINESQUE, C. S. 1814. *Precis des decouvertes et travaux somiologiques entre 1800 et 1814 ou choix raisonné de ses principales Découvertes en Zoologie et en Botanique, pour servir d'introduction à ses ouvrages futurs*. Palermo, Royale Typographie militaire.
- REID, F. A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southern Mexico*. New York, Oxford university Press.
- REVILLIOD, P. 1920. Contribution à l'étude des chiroptères des terrains tertiaires. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 44: 63-128.
- RIEPEL, O. 1980. Homology, a deductive concept? *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 18: 315-319.
- RIEPEL, O. 1992. Homology and logical fallacy. *Journal of Evolutionary Biology*, 5: 701-715.
- RIEPEL, O. 1996. Testing homology by congruence: the pectoral girdle of turtles. *Proceedings of the Royal Society of London*, 263: 1395-1398.
- ROBERTS, A. 1917. Descriptions of two new species of a new subgenus of bats and a new species of mole rats. *Annals of the Transvaal Museum*, 6: 4-6.
- ROBERTS, A. 1951. *The Mammals of South Africa*. South Africa, Central News Agency.
- RODRÍGUEZ-H, B. & WILSON, D. E. 1999. Lista y distribución de las especies de murciélagos de Costa Rica. *Occasional Papers in Conservation Biology*, 5: 1-34.
- ROSEVEAR, D. R. 1965. *The bats of West Africa*. Londres, Trustes of the British Museum (Natural History).
- RYAN, J. M. 1991a. Comparative morphology of the glans penis in *Molossus*, *Promops*, and *Eumops* (Chiroptera, Molossidae). In: Griffiths, T. A. &

- Klingener, D. (Eds.). Contributions to mammalogy in honor of Karl F. Koopman. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 206:122-137.
- RYAN, J. M. 1991b. Morphology of the glans penis in four genera of molossid bats (Chiroptera: Molossidae). *Journal of Mammalogy*, 72(4): 658-668.
- SANBORN, C. C. 1932. The bats of the genus *Eumops*. *Journal of Mammalogy*, 13: 347-357.
- SANCHEZ, J., OCHOA, J. G. & OSPINO, A. 1992. First record of *Eumops maurus* (Chiroptera: Molossidae) for Venezuela. *Mammalia*, 56(1): 151-152.
- SANDERSON, M. J. 1989. Confidence limits on phylogenies: the bootstrap revisited. *Cladistics*, 5: 113-129.
- SANDERSON, M. J. & M. J. DONOGHUE. 1989. Patterns of variation in levels of homoplasy. *Evolution*, 43(8): 1781-1795.
- SCHLITTER, D. A., AGGUNDEY, I. R., QUMSIYEH, M. B., NELSON, K. & HONEYCUTT, R. L. 1986. Taxonomic and distributional notes on bats from Kenya. *Annals of Carnegie Museum*, 55(12): 297-302.
- SHERBORN, D. 1897. On the dates of the natural history portion of Savigny's "Description de l'Égypte". *Proceedings of the Zoological Society of London*: 285-288.
- SILVA TABOADA, G. 1979. *Los Murciélagos de Cuba*. Havana, Editorial Academia.
- SILVA TABOADA, G. & KOOPMAN, K. F. 1964. Notes on the occurrence and ecology of *Tadarida laticaudatus yucatanica* in eastern Cuba. *American Museum Novitates*, 2174: 1-6.
- SIMMONS, N. B. 1993. The importance of methods. Archontan phylogeny and cladistic analysis of morphological data. Pp. 1-61. In: McPhee, R. D. E. (Ed.). *Primates and their Relatives in Phylogenetic Perspective*. New York, Plenum Press.
- SIMMONS, N. B. 1998. A reappraisal of interfamilial relationships of bats. Pp. 1-54. In: Kunz, T. H. & Racey, P. A. (Eds.). *Bat Biology and Conservation*. Washington, Smithsonian Institution Press.
- SIMMONS, N. B. & GEISLER, J. H. 1988. Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, and *Palaeonycteris* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 235: 1-182.
- SIMMONS, N. B. & VOSS, R. S. 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical lowland rainforest fauna Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 237: 1-219.
- SIMPSON, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: 1-350.
- SLAUGHTER, B. H. 1970. Evolutionary trends of chiropteran dentition. Pp. 51-83. In: Slaughter, B. H. & Walton, W. D. (Eds.). *About Bats*. Fronden Science, Ser. 11. Dallas, Southern Methodist University Press.
- SLOWINSKI, J. B. 1993. "Unordered" versus "ordered" characters. *Systematic Biology*, 42(2): 155-165.
- SMITH, J. D. 1972. Systematics of the chiropteran family Mormoopidae. *University of Kansas Museum Natural History*

- tory *Miscellaneous Publications*, 56: 1-132.
- SMITH, J. D. & MADKOUR, G. 1980. Penile morphology and the questions of chiropteran phylogeny. *Proceedings of Fifth International Bat Research Conference*, 5: 347-365.
- SMITH, S. A., BICKHAM, J. W. & SCHLITTER, D. A. 1986. Karyotypes of eleven species of molossid bats from Africa (Mammalia: Chiroptera). *Annals of Carnegie Museum*, 55(7): 125-136.
- SMITHERS, R. H. N. 1971. *The mammals of Botswana*. Salisbury, The Trustees of the Natural Museums of Rhodesia.
- SMITHERS, R. H. N. 1983. *The Mammals of the Southern African Subregion*. Pretoria, University of Pretoria.
- SONTAG, C. F. 1920. The comparative anatomy of the tongues of the Mammalia: I. description general of the tongue. *Proceeding of Biological Society London*: 115-129.
- STAADEN, M. J. V. & JONES, J. K., JR. 1997. Comparative morphology of dorsal hair of New World bats of the family Molossidae. Pp. 373-391. In: Arroyo-Cabrales, J. & Polaco, O. J. (eds.). *Homenaje al Profesor Ticul Álvarez*. Mexico, Instituto Nacional de Antropología e Historia.
- STORER, J. E. 1985. Mammals of the Swift Current Creek Local Fauna (Eocene: Uitan), Saskatchewan. *Natural History Contributions*, 7: 1-158.
- STRICKLER, T. L. 1978a. Use of the cheeks as temporary food storage reservoirs in some molossid bats. *Bat Research News*, 19(1): 29.
- STRICKLER, T. L. 1978b. Functional osteology and myology of the shoulder in the Chiroptera. *Contributions to Vertebrate Evolution*, 4:1-198.
- SUDMAN, P. D.; BARKLEY, L. J. & HAFNER, M. S. 1994. Familial affinity of *Tomopeas rarus* (Chiroptera) based on protein electrophoretic and cytochrome B sequence data. *Journal of Mammalogy*, 75(2): 365-377.
- SWOFFORD, D. L. 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony version 3.1.1. Champaign, Illinois Natural History Survey.
- SWOFFORD, D. L. & MADDISON, W. P. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Bioscience*, 87: 199-299.
- TADDEI, V. A.; VIZZOTO, L. D. & MARTINS, S. M. 1976. Notas taxonômicas e biológicas sobre *Molossops brachymeles cerastes* (Thomas, 1901) (Chiroptera - Molossidae). *Naturalia*, 2: 61-69.
- TAKAI, M., SETOGUCHI, T., VILLAROEL, A. C., CADENA, A. & SHIGEHARA, N. 1991. A new Miocene molossid bat from La Venta, Colombia, South America. *Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology and Mineral*, 56(1/2): 1-9
- TAYLOR, E. H. 1934. *Philippine Land Mammals*. Manila, Bureau of Science.
- TEMMINCK, C. J. 1827. *Manographies de Mammalogie ou description de quelques genres de mammifères, dont les espèces ont été observées dans les déferens musées de l'Europe*. Tomo I. Paris, G. Dufour & D'Ocagne.
- THOMAS, O. 1901a. On a collection of bats from Para. *Annals and Magazine of Natural History*, 8(7): 189-193.

- THOMAS, O. 1901b. On a collection of bats from Paraguay. *Annals and Magazine of Natural History*, 8(7): 435-443.
- THOMAS, O. 1905. A new genus and two new species of bats. *Annals and Magazine of Natural History*, 7(16): 189-193.
- THOMAS, O. 1906. On a new genus of free-tailed bat from N. E. Africa. *Annals and Magazine of Natural History*, 17(7): 499-501.
- THOMAS, O. 1913. On remarkable new free-tailed bat from southern Bombay. *Journal of Bombay of Natural History Society*, 22: 87-91.
- THOMAS, O. 1915a. List of mammals (exclusive of Ungulata) collected on the upper Congo by Dr. Christy for the Congo Museum, Tervueren. *Annals and Magazine of Natural History*, 8(16): 465-481.
- THOMAS, O. 1915b. On bats of the genus *Promops*. *Annals and Magazine of Natural History*, 8(16): 61-64.
- THOMAS, O. 1920. A further collection of mammals from Jujuy. *Annals and Magazine of Natural History*, 5(9): 188-196.
- THOMAS, O. 1824. A new subspecies of *Nyctinomus australis*. *Annals and Magazine of Natural History*, 9(14): 455-456.
- TROUGHTON, E. 1943. *Furred Animals of Australia*. New York, Charles Scribner's Sons.
- TRUEMAN, J. W. H. 1998. Reverse successive weighting. *Systematic Biology*, 47: 733-737.
- TUTTLE, M. D. 1970. Distribution and zoogeography of Peruvian bats, with comments on natural history. *University of Kansas Science Bulletin*, 49: 45-86.
- UIEDA, W. & TADDEI, V. A. 1980. Ocorrência de *Molossops brachymeles mastivus* Thomas, 1911, no Brasil (Chiroptera, Molossidae). *Acta Amazonica*, 10(1): 225-227.
- VALDIVIESO, D., PETERSON, R. L. & TAMSITT, J. R. 1979. Morphology of the basisphenoid pits and related structures of the bat *Otomops martiensseni* (Chiroptera, Molossidae). *Life Science Contributions, Royal Ontario Museum*, 119: 1-19.
- VAN VALEN, L. 1966. Delthatheridia, a new order of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 132(1): 1-126.
- VAN VALEN, L. 1979. The evolution of Bats. *Evolutionary theory*, 4: 103-121.
- VAUGHAN, T. A. 1958. Functional morphology of three bats: *Eumops*, *Myotis*, *Macrotus*. *University Kansas Publications, Museum of Natural History*, 12: 1-153.
- VAUGHAN, T. A. 1966. Morphology and flight characteristics of molossid bats. *Journal of Mammalogy*, 47(2): 249-260.
- VAUGHAN, T. A. 1970. The skeletal system. Pp. 97-138. In: Winsatt, W. A. (Ed.). *Biology of Bats*, Vol 1. New York, Academic Press.
- VIEIRA, C. O. C. 1942. Ensaio Monográfico sobre os quirópteros do Brasil. *Arquivos de Zoologia*, 3(8): 219-271.
- VIZZOTO, L. D. & TADDEI, V. A. 1973. *Chave para determinação de quirópteros brasileiros*. São José do Rio Preto, Universidade Estadual Paulista.
- VIZZOTO, L. D. & TADDEI, V. A. 1976. Notas sobre *Molossops temminckii temminckii* e *Molossops planirostris* (Chiroptera-Molossidae). *Naturalia*, 2: 47-59.

- VOLLETH, M. & HELLER, K.-G. 1994. Phylogenetic relationships of vespertilionid genera (Mammalia: Chiroptera) as revealed by karyological analysis. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 32: 11-34
- ZORTÉA, M. & TADDEI, V. A. 1995. Taxonomic status of *Tadarida espirosantensis* Ruschi, 1951 (Chiroptera: Molossidae). *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (Nova Série)*, 2: 15-21.
- WALTON, D. W. & WALTON, G. W. 1968. Comparative osteology of the pelvic and pectoral girdles of the Phyllostomidae (Chiroptera; Mammalia). *Journal of the Graduate Research Center*, 37(1): 1-35.
- WALTON, D. W. & WALTON, G. W. 1970. Post-cranial osteology of bats. Pp. 93-126. In: Slaughter, B. H. & Walton, W. D. (Eds.). *About Bats*. Fronden Science Series, 11. Dallas, Southern Methodist University Press.
- WARNER, J. W., PATTON, J. L., GARDNER, A. L. & BAKER, R. J. 1974. Karyotypic analyses of twenty-one species of molossid bats (Molossidae: Chiroptera). *Canadian Journal of Genetic and Cytology*, 16: 165-176.
- WATROUS, L. E. & WHEELER, Q. D. 1981. The out-group comparison method of character analysis. *Systematic Zoology*, 30(1): 1-11.
- WHEELER, Q. D. 1986. Character weighting and cladistic analysis. *Systematic Zoology*, 35(1): 102-109.
- WHETTERER, A. L., ROCKMAN, M. V. & SIMMONS, N. A. 2000. Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, Sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 248: 1-200.
- WILEY, E. O. 1975. Karl R. Popper, systematics, and classification: a reply to Walter Bock and other evolutionary taxonomists. *Systematic Zoology*, 24(2): 233-243.
- WILEY, E. O. 1979. An annotated linnaean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Systematic Zoology*, 28:309-337.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics*. New York, John Wiley & Sons.
- WILKINS, K. T. 1989. *Tadarida brasiliensis*. *Mammalian Species*, 331: 1-10.
- WILLIAMS, S. L. & GENOWAYS, H. H. Results of the Alcoa Foundation-Suriname Expeditions. IV. New species of bat of the genus *Molossops* (Mammalia: Molossidae). *Annals of Carnegie museum*, 49(25): 487-498.
- WILLIG, M. R. 1985. Ecology, reproductive biology, and systematics of *Neoplattymops mattogrossensis* (Chiroptera: Molossidae). *Journal of Mammalogy*, 66(4): 618-628.
- WILLIG, M. R. & KNOX JONES, J., JR. 1985. *Neoplattymops mattogrossensis*. *Mammalian Species*, 244: 1-3.
- WILLIG, M. R., PRESLEY, S. J., OWEN, R. D. & LÓPEZ-GONZÁLEZ, C. 2000. Composition and structure of bat assemblages in Paraguay: a subtropical-temperate interface. *Journal of Mammalogy*, 81(2): 386-401.
- WILSON, D. E. 1973. Bat fauna: a trophic comparison. *Systematic Zoology*, 22: 14-22.

## APÊNDICE 1

*Material examinado* (total = 1242): a = material preservado em álcool, com ou sem crânio; b = bula timpânica; c = crânio; e = esqueleto pós-craniano; l = língua; p = pele conservada seca; pe = pênis. Sinal ? denota sexo indeterminado e † material fóssil.

## LIPOTYPLA

Scalopidae

*Proscalops* sp<sup>†</sup> (3): PM 22969 (M<sub>1</sub>-M<sub>2</sub>), PM 42363 (M<sup>2</sup>-M<sup>3</sup>), PM 42867 (M<sup>2</sup>-M<sup>3</sup>).

## CHIROPTERA

Mystacinidae

*Mystacina robusta* (4): AMNH 160269 (c, e) ♀, 214243 (a, l) ♂; FMNH 98160 (a) ♀; USNM 120576 (a, c) ♀.

Thyropteridae

*Thyroptera tricolor* (6): MZUSP 5702 (c) ?, 8583-86 (c) ?, 16394 (c) ?.

Natalidae

*Natalus stramineus* (11): MZUSP 12073 (c) ♂, 13288 (c) ♀, 15165 (c) ?, 15191 (c) ?, 16640 (c) ♂; USNM 391236 (a) ♀, 391239 (a) ♀, 391241 (a) ♀, 536442 (c) ♀, 549504 (c) ♂, 555711 (b) ♀.

Furipteriae

*Furipterus horrens* (6): MZUSP 12745 (c) ?, 12749-750 (c) ?, 12752 (c) ?, 22728-729 (c) ?.

Vespertilionidae: Vespertilioninae

*Lasiurus cinereus* (20): AMNH 3262 (a) ♂, 127323 (b, c) ♂, 208651 (e) ♀, 214126 (e) ♀, 258284 (c) ♀, 258285 (c) ♂; MZUSP 1326 (c) ♀, 2546 (c) ?, 5968 (c) ?, 6736 (c) ?, 6821 (c) ?, 15257 (l) ?; USNM 59988 (a) ♂, 187822 (a) ♀, 187824 (a) ♀, 267370 (b) ?, 363859 (c) ♀, 363851 ♂, 363852 (c) ♀, 363853 (c) ♀.

Vespertilionidae: Myotinae

*Eptesicus brasiliensis* (3): MZUSP 14041 (c, p) ?, 18705 (c, p) ?, 27726 (c, p) ?.

*Myotis nigricans* (13): MZUSP 5725 (c) ?, 5843 (c) ?, 14926 (c) ?, 15089 (l) ?, 15165 (c) ?, 15186-99 (c) ?; USNM 141405 (c) ♀, 141409 (c) ♀, 141441 (b) ?, 141415 (c) ♀.

Antrozoidae

*Antrozous pallidus* (16): AMNH 138323 (b) ♀, 138325 (c) ♀, 138329 (c) ♀, 244481 (e) ?; FMNH 13280-282 (c) ?, 444059 (c) ?, 84702 (c) ?; USNM 28947 (a) ♀, 28948 (a) ♀, 30576 (c) ♂, 375527 (c) ♀, 523452 (c, b) ♂, 574266 (c) ♂, 574268 (a) ♂.

Molossidae: Tomopeatinae

*Tomopeas rarus* (8): LSU 25072 (c, e) ?, 25084 (c, e) ♂, 25086 (a) ♀, 25087 (a) ♂, 25148 (c, e) ?, 25150 (e) ?, 27170 (a) ♂; USNM 103930 (c, b) ♀.

Molossidae: Molossinae

*Austronomus australis* (9): AMNH 153414 (b, c) ?, 153416 (c) ♀, 197153 (a) ♀, 220156 (c, e) ♀, 220157 (b, c, e) ♂, 220158 (a) ♀, 220160 (a) ♀, 220161 (a) ♂, 220162 (a) ♂.

*Austronomus kuborensis* (6): AMNH 156311 (a) ♀, 156312 (a) ♂, 156313 (a) ♀, 157434 (c) ♀, 160303 (c) ♂, 196645 (c) ♂.

*Cabreramops aequatorianus* (4): MCNM 1295 (a, c) ♀ (Holótipo), 1296 (a, c) ♀ (parátipo), 1297 (a) ♀ (parátipo); USNM 513508 (c) ♂.

*Cheiromeles parvidens* (7): AMNH 241940 (subadulto) (a, c) ♂, 241441 (a, c) ♂, 211442 (a) ♂; USNM 219351 (c) ♀, 219352 (b, c) ♀, 239360 (a) ♀, 219361 (a) ♂.

*Cheiromeles torquatus* (14): AMNH 103922 (c, p) ♀, 166858 (c) ♀, 247585 (c) ?; FMNH 63562 (a) ♂, 108089 (a) ♀, 110768 (a) ♂, 110769 (a) ♂, 110770 (a) ♀, 110771 (a) ♂, 110772 (a) ♂, 110773 (a) ♂; USNM 102462 (c) ?; 102463 (c) ?; 307556 (c) ♀.

*Cynomops abrasus* (39): AMNH 23801 (p) ♂, 94622 (p) ♂, 94623 (b, p) ♂, 94624 (p) ♀, 94625 (p) ♀, 94626 (c) ♀, 96627 (p) ♀, 94628 (c) ♀, 94629 (b, c) ♀, 239235 (p) ♂, 267534 (e) ?; BMNH 1.8.1.13 (c, p) ♂ (holótipo de *M. cerastes*), 10.11.10.3 (c, p) ♂ (holótipo de *M. mastivus*); DZSJRP 4561 (a, c) ♀, 4790 (a, c) ♂, 10435 (a, c) ♀, 10545 (a, c) ♀, 10547 (a, c) ♀, 10554-556 (a, c) ♀, 10557 (a, c) ♂, 4112 (a, c) ♂, 11600 (a, c) ♂; FMNH 89574 (a) ♂; MZUSP 7937 (a) ♂, 15654 (a) ♂, 15655 (a, c, l) ♂, 26711 (c) ?; USNM 114902 (a, c) ♂, 114925 (c, p) ♀, 114926 (c, p) ♂, 114934 (c, p) ♀, 114940 (a) ♀, 111441 (c, p) ♀, 114942 (a) ♀, 114945 (a) ♀, 555724 (c, p) ♀, 555725 (c, p) ♀.

*Cynomops greenhalli* (14): USNM 310264 (c, p) ♂, 310265 (c, p) ♀, 310267 (c, p) ♀, 310268 (c, p) ♀, 310270 (c, p) ♀, 310271 (c, p) ♀, 310272 (c, p) ♀, 310273 (c, p) ♂, 310275 (c, p) ♂, 389866 (a) ♀, 389867 (a) ♀, 389868 (a) ♀, 389870 (a) ♀, 396481 (b, c, p) ♂.

*Cynomops planirostris* (inclui *C. paranus*) (36): AMNH 69156 (p) ♂, 92253 (p) ♀, 92254 (p) ♀, 92255 (p) ♂, 92971 (p) ♂, 224455 (p) ♀, 234456 (c, e, p) ♂, 234457 (c, e) ♂, 234458 (c, e) ♀, 244459 (c, e) ♀, 236221 (c) ♂, 267535 (e) ?; BMNH 1.7.11.15 (a, c) ♂ (holótipo de *M. p. paranus*); DZSJRP 2671-72 (c, p) ♀, 3082 (a, c) ♂, 3296 (a) ♀, 3317 (a, c) ♂, 3389 (a, c), 3617 (a, c) ♂, 4752 (a, c) ♀, 4753 (a) ♂, 4757-58 (a) ♀; MNRJ 46452 (a) ♂, 47350 (a) ♀; MZUSP 7805 (a) ♂, 13891 (a, c) ♂, 13892 (a, c) ♀, 13893 (a) ♀, 17589 (c, p) ♀, 18937 (a) ♀; USNM 86907 (c) ♂, 393768 (c) ♂, 393769 (c) ♂, 409508 (c)

*Eumops auripendulus* (36): AMNH 183321 (a) ♀, 208102 (a) ♀, 248216 (c, e) ♀, 248219 (e) ♀, 248223 (c, e) ♂, 248225 (c, e) ♀, 248230 (c, e) ♂, 261849 (e) ♂; BMNH 70.2507 (p) ♀ (parátipo); DZSJRP 13356 (a, c) ♂, 13357 ♀, 14194 (a, c) ♀; MZUSP 5977 (l) ♀, 5959 (a) ♀, 6137 (a) ♀, 6179 (a, c) ♀, 7061 (a, c) ♀, 7062 (a) ♀, 7295 (a) ♀, 7296 (pe) ♂, 7297 (a, c) ♀, 7298 (c, e) ♀, 7299 (a, c) ♀, 7300 (a, c) ♀, 7301 (a) ♀, 7303 (a, c) ♀, 15379 (a) ♂, 15894 (c, e) ?, 20418 (c, l) ♂, 28488 (c) ♂; USNM 179864 (a) ?, 179866 (a) ♀, 179867 (a) ♀, 281251 (b, c, p) ♀, 281252 (c, p) ♀, 339917 (c) ♀.

*Eumops bonariensis* (30): AMNH 40704 (b) ?, 211258 (c, e) ?, 211261 (c, e) ?, 211276 (c, e) ♂, 235406 (a) ♂, 235409 (a) ♂, 235962 (a) ♀, 235964 (e) ♀, 246420 (c) ♀, 248387 (e) ?, 261850 (e) ♂; MCNM 1304 (c, p) ♂; MNRJ 6560 (a) ♀, 6565 (a) ♀, 6566 (a) ♀; MZUSP 6495 (l) ?, 15221 (a, c) ♀, 15152 (a, c) ♂, 15153 (a) ♀, 15375 (a) ♂, 15453 (c) ♂, 17587 (c) ?, 28978 (c) ♀; USNM 390609 (c) ♂, 390610 (b, c) ♀, 390611 (c) ♀, 390616 (c) ♀, 391736 (a) ♀, 391737 (a) ♀.

*Eumops dabbenei* (2): BMNH 14.4.4.8 (a, c) ♀ (holótipo); FMNH 108310 (a, c, l) ♀.

*Eumops glaucinus* (27): AMNH 93857 (b, c) ♂, 93859 (c) ♀, 93860 (b, c) ♀, 93861 (c) ♀; DZSJRP 10468 (a, c) ♀, 10472-73 (a, c) ♀, 10906-7 (a, c) ♂, 10909 (a, c) ♀; MNRJ 47109 (a) ♂; MZUSP 500 (c) ?, 8475 (a, c) ♀, 15656-657 (a) ♀, 27151 (c) ♂, 27152 (c) ♀, 28488-489 (a, c, l) ♀; USNM 154491 (a) ♂, 154492 (a) ♂, 154493 (a) ♂, 409603 (c) ♂; 409606 (b, c) ?; 409607 (c) ♀; 409608 (c) ♀ jov.; 409610 (c) ♀ jov.

*Eumops hansae* (7): AMNH 267538 (c, e, p) ♀; MZUSP 15442 (a) ♂; USNM 123827 (c, p) ♀ (holótipo de *E. amazonicus*), 200993 (c, p) ♂ (holótipo de *E. hansae*), 310278 (c) ♀, 387799 (b, c) ♀, 496750 (a) ♂.

*Eumops maurus* (1): BMNH 1.6.4.34 (a, c) ♂ (holótipo).

*Eumops perotis* (inclui *E. p. californicus*) (24): AMNH 185208 (c, e, p) ♂, 248391 (c, p) ♀, 271164 (e) ♀; DZSJRP 10018 (a, c) ♀, 10585 (a, c) ♀, 11673 (a, c) ♂, 12585 (a, c) ♂, 13548 (a, c) ♀, 13588 (a, c) ♂; MNRJ 6648 (a) ♀, 6650 (a) ♀, 47112 (a) ♂; MZUSP 1490 (c, p) ♂, 9042 (c) ♂, 15660 (a, c, l) ♂, 15661 (a) ♀, 15662 (a, c) ♂, 15666 (c, e, l) ?, 17571 (c) ?; USNM 97721 (c, p) ♂, 37890 (c) ?, 88451 (c) ?, 270794 (c) ♂, 554388 (c, p) ♀.

*Eumops* sp<sup>†</sup> (1): IGM 184794 (M<sup>1</sup> ou M<sup>2</sup>) (molde)

*Eumops trumbulli* (15): AMNH 96022 (c) ?, 96023 (c) ♀, 97017 (b) ♂, 97019 (b, c) ♂, 97020 (c) ♀, 97021 (c) ♀, 97023 (c) ♀, 97328 (b, c, e) ♀, 209902 (e) ♀; DZSJRP 13226 (a, c) ♂, 15588 (a, c) ♂ jov.; MZUSP 5652 (a, c) ♂, 5657 (a) ♂ jov., 10673 (c, p) ♀; USNM 483973 (c) ♂.

*Eumops underwoodi* (6): AMNH 126863 (c, p) ♀, 126864 (c, p) ♀; 126865 (b, c, p) ♀, 126866 (c, p) ♀; USNM 314696 (c) ♂; 314697 (c) ♀.

♀.

*Molossops (Molossops) neglectus* (3): USNM 335843 (a, c) ♂, 364484 (c, p) ♀, 364485 (c, p) ♀.

*Molossops (Molossops) temminckii* (45): AMNH 114914 (p) ♂, 180310 (e, c) ♀, 181540 (c) ♂, 181541 (c) ♂, 182569 (c) ♂, 182580 (a) ♂, 182582 (a) ♀, 207925 (a) ♂, 217566 (p) ♀, 217567 (p) ♀, 234460 (p) ♂, 236222 (a, c) ♂, 238339 (a) ♀, 244453 (a) ♂, 244461 (a) ♂, 244463 (p) ♂, 246652 (e) ♀, 248362 (e) ♀; DZSJRP 3247 (a, c) ♂, 3248 (a, c) ♂, 3279 (a, c) ♂, 3294 (a, c) ♂, 3307 (a, c) ♂, 3308 (a, c) ♀; LZV 940153 (a) ♀, 940355 (a) ♀, 940358 (a) ♀, 940389 (a) ♀; MCNM 1305 (a, c) ♀; MNRJ 6505 (a) ♂, 36094 (a) ♂, 36379 (a) ♀; MZUSP 387(c) ♀, 4056 (c) ♂, 4144 (c) ?, 5847 (a) ♂, 15410 (a) ♂, 15411 (c, l) ?, 14427 (a) ♀, 15410 (l) ?, 15441 (a) ♂, 28719 (a) ♂; USNM 105619 (c) ♀, 114915 (c) ♂, 114918 (c) ?.

*Molossops (Neoplatymops) mattogrossensis* (15): AMNH 149150 (a, c) ♂; MZUSP 16870-71 (c) ♂, 16877 (c) ♀, 17588 (p, c) ♀ (parátipo), 19886 (a) ♀, 19887 (c, e, l) ♂, 19888-89 (a) ♀, 19890-91 (a, c) ♂, 19892 (a, c) ♂, 22696 (c) ♂; USNM 409573 (b, c, p) ♀; 409576 (b, c, p) ♂.

*Molossus aztecus* (12): USNM 409674 (c) ♀, 409675 (c) ♀, 409677 (c) ♀, 409680 (c) ♀, 409681 (c) ♀, 409682 (c) ♂, 416594 (c) ♂, 416597 (c) ♂, 448004 (a) ♀, 531131 (a) ♀, 511132 (a) ♂, 531133 (a) ♀.

*Molossus bondae* (10): AMNH 183322 (a, c) ♀, 183323 (a, c) ♀; FMNH 62784 (c) ♀, 126041 (a, c) ♀, 145290 (c) ♀; USNM 507212 (c) ♂, 507213 (c) ♂, 507214 (c) ♂, 507215 (c) ♂, 507216 (c) ♂.

*Molossus coibensis* (8): FMNH 53929 (c) ♂, 53930 (c) ♀; USNM 151531 (c) ♂, 171119 (c) ♀, 171120 (c) ♀, 171121 (c) ♀, 171124 (c) ♀, 171125 (c) ♀.

*Molossus molossus* (29): AMNH 144843 (a) ♂ jov., 209905 (a) ♂, 261888 (e) ♀, 261890 (e) ♀; MCNM 1319 (c, p) ♀; MZUSP 4010 (c, e) ?, 7804 (a, l) ♂, 8327 (a) ♂, 8328 (a) ♀, 8329-30 (a) ♂, 8331 (a) ♀, 8332 (a) ♂, 8333 (a, c) ♂, 8334-35 (a) ♂, 8337 (a, c, l) ♀, 9385 (l) ♀, 15582 (c, l) ♀, 16818 (c) ♂, 26406-08 (a) ♀; 26409 (a) ♂; USNM 456232 (c) ♂, 456230 (c) ♀, 456235 (c) ♂, 456238 (c) ?, 456242 (c) ♂.

*Molossus pretiosus* (11): FMNH 49163 (c) ?, 51735 (c) ?; UNIDERP 394 (a, c) ♂, 399 (a, c) ♀, 401 (a, c) ♀, 758 (a, c) ♂, 1219 (a, c) ♀; USNM 143832 (c) ♂, 143833 (c) ♀, 143834 (c) ♀, 303852 (c) ?.

*Molossus rufus* (18): AMNH 211279 (c, e) ♀, 263285 (c, e) ♂; MZUSP 4437 (c) ♂, 8621 (pe) ♂, 8729 (c) ♂, 11550 (a, c) ♀, 12426 (a) ♂, 15452 l (c) ♂, 15470 (a, p) ♂, 21083 (c, e) ?, 21086 (p) ♀; USNM 260133 (a) ♂, 260134 (a) ♂, 267702 (a) ♀, 387785 (c) ♂, 387791 (c) ♀, 405880 (b, c) ♂, 456149 (b, c) ?.

*Molossus sinaloae* (10): FMNH 41518 (c) ♀, 41521 (c) ♂, 41526 (c) ♀; USNM 363131 (c) ♀, 363132 (c) ♀, 363134 (c) ♀, 363136 (c) ♀, 363138 (c) ♂, 510437 (a) ♂, 510438 (a) ♀.

*Mops aloysiisabaudiae* (9): AMNH 48934 (c, p) ♂; USNM 414396 (c, p) ♀, 425000 (c, p) ♀, 435001 (c, p) ♀, 435002 (c, p) ♂, 435003 (c, p) ♂, 435005 (c, p) ♂, 435006 (c, p) ♂, 435007 (c, b, p) ♀.

*Mops ansorgei* (13): AMNH 48902 (p) ♂, 48904 (p) ♂, 48905 (p) ♂, 241067 (p) ♂, 241068 (p) ♀, 241069 (p) ♂, 257448 (b, c) ♂, 257449 (b, c, e) ♂, 257450 (c, e) ♂; FMNH 74144 (a, c) ♀, 78753 (a, b, c) ♀, 79611 (a, c) ♂; USNM 365471 (c, p) ♀.

*Mops bemmeli* (2): AMNH 83921 (c, p) ♂; USNM 547059 (c, p) ♀.

*Mops bivittatus* (19): AMNH 184416 (p) ♂, 184417 (c, p) ♂, 184418 (c, p) ♂, 184419 (c, p) ♂; FMNH 67953 (b, c) ♂, 74145 (a, c) ♂, 74146 (a, c) ♀, 78490 (a) ♂; USNM 437241 (c, p) ♀, 437242 (c, p) ♀, 437245 (c, p) ♂, 437247 (c, p) ♀, 437249 (c, p) ♀, 437250 (c, p) ♀, 437280 (c) ♂; 437281 (c) ♀; 437283 (c) ♀; 437285 (c) ♀; 437289 (c) ♀.

*Mops brachypterus* (16): AMNH 48819 (b, c, p) ♀, 48820 (b, c, p) ♀, 48822 (p, c) ♀, 48824 (c, p) ♂, 48832 (p) ♀, 48833 (p) ♂, 48834 (p) ♂; USNM 412333 (c, p) ♀, 412334 (c, p) ♂, 412335 (c, p) ♀, 412336 (c, p) ♀, 412337 (c, p) ♂, 412338 (c, p) ♂, 412340 (c, p) ♂, 537768 (c) ♀, 537769 (c) ♀.

*Mops chapini* (inclui *M. shorridgei* e *M. lancasteri*) (13): AMNH 48841 (c, p) ♂ (holótipo de *C. chapini*), 49209 (c, p) ♂; BMNH 25.12.4.24 (c, p) ♂ (holótipo de *C. c. shorridgei*); 1937.12.8.25 (p, c) ♂ (holótipo de *C. c. lancasteri*); FMNH 66532 (a, c) ♀; USNM 518726 (c, p) ♀, 518727 (c, p) ♂, 518728 (c, p) ♀, 518729 (c, p) ♀, 518730 (c, p) ♂, 518731 (c, p) ♀, 518732 (a, c) ♀, 518733 (a) ♀.

*Mops chapini* ? (1): USNM 537747 (c, p) ♀.

*Mops condylurus* (24): AMNH 161865 (p) ♂, 161866 (p) ♂, 170634 (e) ♂, 170638 (e) ♂, 216233 (c) ♀, 219340 (p) ♂, 257451 (p) ♀, 257452 (c, p) ♂, 257453 (p) ♂, 257454 (p) ♂, 257457 (c) ♀; MZUSP 15243 (a) ♂, 15244 (a, c, l, (pe) ♂; USNM 412278 (c, p) ♂, 412279 (b, c) ♀, 412280 (c, p) ♀, 412281 (c, p) ♀, 412282 (c, p) ♂, 412283 (c, p) ♀, 412284 (c, p) ♂, 412285 (c) ♀, 412286 (b, c) ♀, 479933 (a) ♀, 479935 (a) ♀.

*Mops congicus* (16): AMNH 48888 (C) ♀, 48891 (b, c) ♀, 48892 (p) ♂, 48894 (c, p) ♀, 48895 (b, c) ♀, 48897 (c, p) ♀, 49213 (a) ♀, 49225 (a) ♀, 241063 (c, p) ♂; USNM 463516 (a) ♀, 463517 (a) ♀, 537742 (c, p) ♂, 537743 (c, p) ♀, 537744 (c, p) ♂, 537745 (c, p) ♀, 537746 (c, p) ♂.

*Mops demonstrator* (8): AMNH 184421 (p) ♂, 184422 (p) ♂, 184423 (c) ♂, 184424 (c) ♀, 184425 (c) ♂, 184433 (c) ♀, 184435 (p) ♂; USNM 420088 (b, c, p) ♂.

*Mops jobensis* (16): AMNH 197154 (b, c, e, p) ♀, 197157 (e) ♂, 197165 (c, e) ♀, 197166 (e) ♀, 197170 (e, p) ♂, 197179 (c, e) ♂, 208785 (a) ♀, 208786 (a, l) ♀; FMNH 120304 (c) ♀; USNM 18540 (b, c) ♀, 18541 (a) ♀, 18542 (a, c) ♂, 18543 (a) ♂, 18554 (c) ♀, 553751 (a) ♂, 578549 (c, p) ♀.

*Mops leonis* (6): FMNH 43876 (a, c) ♀, 43877 (a, c) ♀; USNM 399145 (a) ♂, 575725 (a) ♀, 575726 (a) ♂, 575727 (a) ♀.

*Mops major* (21): AMNH 48836 (c) ♀ (*abae*), 48838 (c) ♀ (*abae*), 48873 (p) ♂, 48876 (p) ♀, 118584 (b, c) ♀, 257070 (a, c, l) ♂, 257075 (a, l) ♀, 257076 (a, l) ♂, 257077 (a, c, l) ♀; FMNH 42141 (b, c) ♂; USNM 437830 (c, p) ♂; 437831 (c, p) ♂; 437832 (c, p) ♀, 437833 (c, p) ♀; 437835 (c, p) ♀; 437839 (c, p) ♀; 437842 (c) ♀, 463518 (a) ♀, 463519 (a) ♀, 463520 (a) ♂, 463521 (a) ♂.

*Mops midas* (25): AMNH 42262 (b, c) ?, 49272 (c) ♀, 170624 (a) ♀, 218979 (p) ♂, 218981 (c, p) ♀, 218982 (p) ♂, 218984 (c, p) ♂; USNM 382693 (c, p) ♀, 382694 (p) ♂, 425370 (c, p) ♀, 425371 (c, p) ♀, 425372 (c, p) ♀, 518735 (c, p) ♀, 518736 (c, p) ♀, 575925 (a) ♀, 575926 (a) ♀, 575927 (a) ♀, 575928 (a) ♂, 577189 (c, p) ♀, 577190 (c, p) ♀, 577191 (c, p) ♀, 577192 (c, p) ♀, 577193 (c, p) ♀, 577194 (c, p) ♀, 577195 (c, p) ♀.

*Mops mops* (inclui *M. sarasinorum* e *M. lanei*) (26): AMNH 109075 (*sarasinorum*) (c) ♀, 109079 (*sarasinorum*) (c) ♂, 234211 (a, c, l) ♂, 234212 (a, c, l) ♂, 235588 (b, c, p) ♂, 235589 (p) ♂, 235590 (c, e, p) ?, 235591 (b, c, p) ♂, 241950 (a) ♀ (*lanei*), 241985 (a, c) ♀ (*lanei*), 241990 (c) ♀ (*lanei*), 241994 (c) ♀ (*lanei*); FMNH 87358 (c) ♂, 110787 (a) ♀, 110788 (a) ♀, 110800 (a, c, l) ♀, 110826 (a) ♀, 110827 (a) ♀, 110835 (a) ♀ (série identificada como *C. johorensis*); USNM 336326 (a) ? (= *lanei*), 336327 (a) ♀ (= *lanei*), 481096 (c, p) ♂, 481097 (c, p) ♂, 481098 (c, p) ♂, 481099 (c) ♂, 481100 (c, p) ♀.

*Mops nanulus* (17): AMNH 48874 (b, c) ♀, 219861 (c) ♀, 241086 (c, p) ♂; USNM 479616 (a) ♀, 479617 (a) ♀, 479620 (a) ♀, 479625 (a) ♀, 479626 (a) ♀, 479627 (a) ♀, 537754 (c, p) ♀, 537755 (c, p) ♀, 537756 (c, p) ♀, 537757 (c, p) ♀, 537758 (c) ♀, 537759 (c) ♀, 537760 (c) ♀, 537761 (c) ♀.

*Mops nigeriae* (13): AMNH 89184 (p) ♂, 89187 (p) ♂, 89188 (c, p) ♂, 89192 (c, p) ♀, 89193 (c, p) ♂; USNM 378866 (c) ♂, 421517 (c) ♀, 424999 (b, c) ♂, 463522 (a) ♀, 518698 (a) ♀, 518699 (a) ♀, 547043 (c) ♀, 547044 (c) ♀.

*Mops niveiventer* (5): AMNH 89179 (c) ♂; FMNH 96272 (c, p) ♀, 96273 (c, p) ♂; USNM 365468 (c, p) ♂, 365469 (c, p) ♂.

*Mops petersoni* (7): AMNH 236332 (c, p) ♂, 236333 (c, p) ♂, 241075 (b, c, p) ♂, 241076 (p) ♂, 241077 (c, p) ♂, 241078 (c, p) ♀, 241079 (c, p) ♂.

*Mops plicatus* (30): AMNH 27372 (e) ♂, 101762 (a) ♀, 101764 (a) ♂, 115944 (p) ♂, 115951 (p) ♀, 115952 (p) ♀, 115960 (p) ♀, 511161 (p) ♀, 207523 (c) ♀, 207524 (c) ♀, 207525 (c) ♀, 242063 (c) ?; USNM 298440 (c) ♀; 298441 (c) ♂, 294842 (c) ♀, 298443 (c) ♂, 304256 (c, p) ♂, 304257 (c, p) ♂, 304269 (c, p) ♀, 304270 (c, p) ♀, 304271 (c, p) ♀, 304272 (c, p) ♀, 304273 (c, p) ♀, 304274 (c, p) ♀, 540846 (a) ♀, 540852 (a) ♀, 540854 (a) ♂, 540858 (a) ♀, 540859 (a) ♂, 547059 (c, p) ♀.

*Mops pumilus* (28): AMNH 115962 (c) ♀, 115964 (c) ♀, 115965 (c) ♂, 187352 (e) ♀, 187353 (c) ♀, 211773 (a) ♂, 217115 (a) ♂, 217117 (a) ♂; MZUSP 15238 (a) ♀, 15239 (a, c, l) ♀, 15240 (a) ♀, 15241 (a, c, l) ♀, 15242 (c) ♀; USNM 166661 (a) ♀, 166665 (a) ♀, 328771 (c, p) ♀, 328772 (c, p) ?, 341735 (c, p) ♂, 341736 (c, p) ♂, 341779 (c, p) ♂, 402861 (c, p) ♀, 402862 (c, p) ♀, 402863 (c, p) ♀, 412168 (c) ♀; 412169 (c) ♀; 412171 (c) ♀; 412174 (c, b) ♀, 412177 (b, c) ♀.

*Mops russatus* (10): AMNH 48915 (c, p) ♀, 48917 (c, p) ♂, 48918 (p) ♀, 48923 (c, p) ♀, 48926 (c, p) ♂, 48927 (c, p) ♀, 48931 (b, c, p) ♀; FMNH 43867 (c) ♀; USNM 437830 (c, p) ♂, 537762 (c, p) ♀.

*Mops spurrelli* (19): AMNH 239413 (c) ♀, 241083 (c) ♀, 241084 (b, c) ♀, 241089 (c) ♂, 257080 (a, l) ♀, 257082 (a) ♀, 257083 (a) ♀, 257084 (b) ♂, 257086 (a) ♀; USNM 395720 (c, p) ♂, 395721 (c, p) ♂, 424909 (c, p) ♀; 424910 (c, p) ♀, 424911 (c, p, b) ?, 424912 (c, p) ♂; 424913 (c, p) ♂, 424914 (c, p) ♀, 424916 (c, p) ♂, 424924 (b, c, p) ♀.

*Mops thersites* (22): AMNH 48845 (c) ♂, 48848 (c) ♂, 206845 (c) ♂, 219826 (c) ♂, 239430 (a) ♀, 239431 (a) ♀, 239434 (a) ♀; USNM 463315 (c) ♂, 463324 (a) ♂, 463326 (a) ♂, 463327 (a) ♀, 463329 (a) ♂, 537763 (c, p) ♂, 537765 (c, p) ♀, 537766 (c, p) ♀, 537767 (c, p) ♂, 545614 (c) ♀, 545615 (c) ♂, 545616 (c) ♀, 545617 (c) ♂, 545620 (c) ♂, 545622 (c) ♂.

*Mormopterus colombiensis*<sup>†</sup> (7): IGM 250277 (M<sup>1</sup> ou M<sup>2</sup>), 250290 (M<sup>2</sup>), 250333 (M<sup>2</sup>), 250334 (M<sup>3</sup>), 250997 (M<sup>1</sup>-holótipo), 250999 (M<sup>2</sup>), 250100 (M<sup>2</sup>). Todos moldes.

*Mormopterus faustoi*<sup>†</sup> (1): MNRJ 3000 v (c, e) (holótipo).

*Mormopterus (Micronomus) beccarii* (11): AMNH 159401 (b, c, p) ♂, 193272 (c) ♂, 193279 (c) ♀, 194647 (a) ♂, 194648 (a) ♀, 194649 (a, c) ♀, 197749 (c, p) ♀; USNM 178552 (a) ♂, 178553 (a) ♂, 578550 (c, p) ♂, 578551 (c, p) ♀.

*Mormopterus (Micronomus) loriae* (11): FMNH 120689 (a, c) ♀, 120690 (a, c) ♂, 120691 (a, c) ♂, 120693 (a, c) ♀, 120694 (a, c) ♂, 120695 (a, c) ♀, 120697 (c, p) ♂, 120698 (c, p) ♀, 120699 (c, p) ♂, 120700 (c, p) ♂; USNM 142550 (a) ♀.

*Mormopterus (Micronomus) planiceps* (15): AMNH 154735 (p) ♂, 154736 (c, p) ♀, 154738 (b, c, p) ♂, 154739 (c) ♀, 154756 (b, c) ♀, 155014 (a) ♂, 183589 (a) ♀, 194196 (p) ♂, 220093 (p) ♂; FMNH 48938 (c, p) ♀; USNM 236760 (c, p) ♀, 221340 (c, p) ♂, 221341 (b) ♀, 236841 (c, p) ♂, 236853 (c, p) ♂.

*Mormopterus (Mormopterus) acetabulosus* (3): AMNH 255848 (a, b, c, l) ♀; FMNH 74208 (a) ♂, 74209 (a) ♀.

*Mormopterus (Mormopterus) jugularis* (20): AMNH 256521 (c) ?; FMNH 156612 (c, e, p) ♀, 156613 (c, e, p) ♀; USNM 328773 (b, c) ♂, 328774 (c, p) ♀, 328775 (c, p) ♀, 328776 (c, p) ♀, 328779 (c, p) ♀, 328781 (c, p) ♀, 577132 (c, p) ♂, 577133 (c, p) ♂, 577134 (c, p) ♀, 577148 (c, p) ♂, 577152 (c, p) ♀, 577157 (c, p) ♀, 577314 (a) ♀, 577319 (a) ♀, 577322 (a) ♀, 577325 (a) ♀, 577335 (a) ♀.

*Mormopterus (Mormopterus) kalinowskii* (8): AMNH 165625 (a, c, l) ♂, 165626 (a, c, l) ♀, 165627 (a, c, l) ♀; FMNH 19952 (a, c) ♀; USNM 103928 (a) ♂, 283175 (c, p) ?, 283176 (c, p) ?, 391858 (c, p) ♂.

*Mormopterus (Mormopterus) minutus* (8): AMNH 4914 (a, c) ♀; FMNH 72977 (c) ♂, 72994 (c) ♀; USNM 311210 (a) ♀, 311211 (a) ♀, 311214 (a) ♀, 311215 (a) ♀, 311216 (a) ♀.

*Mormopterus (Mormopterus) phrudus* (2): AMNH 91553 (c, p) ♂; USNM 194450 (c, p) ♂.

*Myopterus daubentonii* (= *M. albatius*) (6): AMNH 48852 (c, p) ♀, 48853 (c, p) ♀, 48854 (c, p) ♀, 48857 (c, p) ♀, 49228 (a) ♀; USNM 376221 (c, p) ♀.

*Myopterus whitleyi* (5): AMNH 86140 (p) ♂, 86144 (p) ♂, 84148 (p) ♂, 86176 (p) ♂; USNM 141532 (a, c) ♂.

*Nyctinomops aurispinosus* (8): AMNH 244353 (c, p) ♀, 244354 (a) ♂; DZSJRP 4786 (a, c) ♂; MNRJ 46496 (a) ♂; MZUSP 1353 (c) ♀, 15463 (a) ?; USNM 548351 (c, p) ♀, 559793 (c, p) ♀.

*Nyctinomops femorosaccus* (9): USNM 011170 (c) ? jov., 096486 (c, p) ♀, 531360 (c, p) ♂, 531361 (c, p) ♀, 532064 (a) ♂, 532065 (a) ♂, 532067 (a) ♂, 532068 (a) ♂, 532069 (a) ♂.

*Nyctinomops laticaudatus* (32): AMNH 75524 (p) ♂, 75525 (p) ♂, 75534 (p) ♂, 77477 (p) ♂, 79512 (c) ♂, 79514 (c) ♂, 79517 (c) ♂, 79519 (c) ♂, 144384 (a) ♂, 144878 (a) ♂, 209882 (e) ♂, 209884 (e) ♀; DZSJRP 3408 (a, c) ♂, 4779 (a, c) ♂; MZUSP 1341-42 (a) ♀, 6695 (l) ♀, 7945 (c) ♂, 7948 (c) ♂, 7949 (c, l) ♀, 7953 (c) ♀, 7954 (c) ♂, 8522 (pe) ♂, 8529 (a, c, l) ♀, 8531 (l) ♀, 8537-38 (c) ♂, 15397 (a, c, l) ♀, 15440 (a) ♀, 18896 (a, c, l) ♀; USNM 101496 (c) ♀; 101504 (c) ♀; 123830 (b, c) ?.

*Nyctinomops macrotis* (21): AMNH 132773 (b, c) ?, 169547 (b, c) ♂, 173661 (c) ♀, 186989 (a) ♂, 234689 (e) ?, 239239 (c) ♀, 244433 (p) ♂, 244935 (p) ♂, 244936 (p) ♂; DZSJRP 2412 (a, c) ♀, 11256 (a, c) ♂; MZUSP 2673 (c) ♀, 5850 (a, c) ♀, 8119 (a) ♀, 15380 (a, c) ♀, 17584 (c) ♂, 17627 (c) ?; USNM 559796 (c) ♀; 559797 (c) ♀; 559798 (c) ♂; 559799 (c) ♂;

*Otomops martiensseni* (inclui *O. secundus*):(11): AMNH 88115 (p) ♂, 172858 (c, p) ♂, 207084 (c, p) ♀; BMNH 81.233 (c, p) ♂, 69.1256 (c, p) ♀, 75.2654 (c, p) ♂; USNM 351065 (c, p) ♀, 351067 (c, p) ♀, 351068 (c, p) ♂, 351070 (c, p) ♂, 354983 (b, c) ♂.

*Otomops papuensis* (2): BMNH 73.136 (c, p) ♂; FMNH 142615 (a, c) ♂ (identificado como *Mops sarasinorum*).

*Otomops secundus* (4): AMNH 192262 (b, c) ♂; BMNH 50.979 (c) ?, 50.980 (c) ?, 50.981 (c) ?.

*Otomops wroughtoni* (5): BMNH 13.4.9.2 (c, p) ♂, 13.4.9.3 (c, p) ♂, 13.4.9.5 (c, p) ♀, 13.4.9.6 (c, p) ♀; FMNH 48826 (a) ♀.

*Platymops petrophilus* (14): AMNH 165942 (c, p) ♂, 239007 (a) ♂; USNM 342156 (b, c, p) ♂; 342158 (c) ♀, 342650 (c, p) ♀, 342651 (c, p) ♂, 342652 (c, p) ♀, 342653 (c, p) ♂, 342654 (c, p) ♀, 342655 (b) ♂, 342656 (c, p) ♂, 342657 (c, p) ♀, 425369 (c, p) ♀, 382695 (c, p) ?.

*Platymops setiger* (9): AMNH 217024 (c, p) ?, 219867 (c, p) ♀; FMNH 78749 (c) ♂, USNM 173045 (a) ♀, 351166 (c, p) ♀, 351167 (b, c) ♂, 351168 (c, p) ♀, 351171 (c, p) ♀, 351172 (c, p) ♂.

*Potomops mascabenes*<sup>†</sup> (1): IGM 184349 (fragmento da maxila esquerda - holótipo). Molde.

*Promops centralis* (inclui *P. occultus* e *P. davisoni*) (22): AMNH 126828 (c) ♂, 126854 (c) ♀, 149260 (c) ♀, 183866 (a) ♀, 265131 (c, p) ♀; FMNH 42087 (p) ♀, 42088 (c, p) ♀, 53510 (c) ♂, 53543 (c, p) ♂, 54948 (p) ♂, 54949 (p) ♂, 54950 (p) ♀, 81171 (c) ♀, 81469 (p) ♂, 81470 (p) ♀; USNM 116783 (c, p) ♀, 121430 (c, p) ♀, 121431 (c, p) ♀, 312119 (c) ♀, 313048 (c) ♀, 317632 (b) ♂, 392990 (a) ♀.

*Promops nasutus* (inclui *P. n. ancilla*) (18): AMNH 261851 (c, e, p) ♀; DZSJRP 3395 (a, c) ♂, 10397 (a, c) ♂, 10589 (a, c) ♀, 15068 (a, c) ♂; FMNH 20884 (c) ♂, 20885 (c) ♀, 20886 (c) ♀, 20887 (c) ?, 20888 (c) ♂, 44099 (c) ♀; MZUSP 502 (c) ♀, 1304 (c) ?, 13059 (c) ♀, 15438 (c, c) ♂; USNM 4096333 (c, p) ♀, 409634 (b, p) ♂, 387798 (c, p) ♂.

*Tadarida aegyptiaca* (23): AMNH 81864 (c) ♂, 217023 (b, c) ♀, 236219 (a) ♀, 245226 (c) ♀, 245637 (c) ♂; FMNH 111596 (c, e, p) ♂, 111597 (c, e, p) ♂; USNM 312821 (a) ♀, 312822 (a) ♀, 312823 (a) ♀, 312825 (a) ♀, 312827 (a) ♀, 351086 (c) ♂, 166656 (c) ♀, 351087 (c) ♀, 351088 (c) ♀, 351089 (c) ♂, 425390 (c, p) ♂, 425391 (c, p) ♂, 425392 (c, p) ♀, 425393 (c, p) ♀, 425394 (c, p) ♀, 425399 (c, p) ♂.

*Tadarida brasiliensis* (33): AMNH 93331 (a) ♀, 179978 (b, c, e) ♂, 202897 (a) ♂, 202898 (a) ♀, 202899 (a) ♀, 213927 (a) ♀, 213928 (a) ♂, 213930 (a) ♂, 248975 (c) ♂, 256989 (c) ♂; FMNH 150651 (c, b) ♀, 150652 (c) ♀, 150653 (c) ♀; MZUSP 5779 (a, c) ♂, 7638 (a, c) ♀, 8254 (a, c, l) ♂, 15444 (a, c, l) ♀, 15445 (a, c, l) ♂, 15449 (l) ♂, 15451 (pe) ♂, 22457-58 (a, c, l) ♀, 26239 (c, e) ♂, 26240 (c, e, p) ♀, 26241 (c, e) ♂, 26243 (c, e) ♀; USNM 126820 (c, p) ♀, 126824 (b, c, p) ♀, 127241 (b) ♂, 399239 (a) ♂, 399242 (a) ♂, 399243 (a) ♂, 399249 (a) ♂.

*Tadarida fulminans* (7): USNM 365472 (c, p) ♂, 365473 (c, p) ♂, 365474 (c, p) ♂, 365475 (c, p) ♀, 365476 (c) ♂, 365477 (b, c, p) ♀, 365478 (c, p) ♂.

*Tadarida rusingae*<sup>†</sup> (1): KNM-RU14357 (c). Holótipo. Molde e foto do original.

*Tadarida teniotis* (17): AMNH 235609 (c) ♀, 2445384 (c) ♀; FMNH 79283 (c) m, 79284 (c) ♂, 79286 (c) ♂, 111598 (c) ♂; USNM 143133 (c, p) ♀, 187843 (b) ♀, 312834 (a) ♂, 312835 (a) ♂, 312836 (a) ♀, 312837 (a) ♀, 312838 (a) ♂, 312839 (a) ♀, 470713 (c, p) ♂, 470714 (b, c, p) ♂, 470715 (c, p) ♂.

*Tadarida ventralis* (9): FMNH 73886 (p) ♂, 73887 (p) ♀, 74141 (c) ♀, 74142 (c) ♀, 74143 (c) ♀, 153043 (c, p) ♂, 153044 (c, p) ♂, 153045 (c, p) ♀, 153046 (c, p) ♂.

*Wallia scalopidens*<sup>†</sup> (4): P1654.311 (M<sup>1</sup> - holótipo), P1654.312 (M<sup>1</sup>), P1654.313 (M<sup>2</sup>), P1654.315 (M<sup>3</sup>). Todos moldes.