



**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**INFLUÊNCIA DA ECOLOCALIZAÇÃO NA VARIAÇÃO  
MORFOMÉTRICA DO CRÂNIO DE MORCEGOS FRUGÍVOROS DA  
FAMÍLIA PHYLLOSTOMIDAE**

**Maria Clara da Silveira**

Brasília  
Outubro/2023



**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**INFLUÊNCIA DA ECOLOCALIZAÇÃO NA VARIAÇÃO MORFOMÉTRICA DO  
CRÂNIO DE MORCEGOS FRUGÍVOROS DA FAMÍLIA PHYLLOSTOMIDAE**

**Maria Clara da Silveira**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientadora: Prof. Dra. Ludmilla M.S. Aguiar

Brasília  
Outubro/2023

Influência da ecolocalização na variação morfométrica do crânio de morcegos frugívoros da família Phyllostomidae

Maria Clara da Silveira

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Aprovada por

Presidente Ludmilla M.S. Aguiar – UnB

Daniela Rossoni – Florida State University

Raúl Alberto Laumann – UnB

Brasília  
Outubro/2023

## RESUMO

Influência da ecolocalização na variação morfométrica do crânio de morcegos frugívoros da família Phyllostomidae

Maria Clara da Silveira

A ecolocalização é a capacidade de percepção do ambiente por meio da emissão de um chamado e da recepção do eco refletido pelos objetos. O crânio dos morcegos atua como uma câmara de ressonância para uma emissão apropriada do chamado de ecolocalização. Com este trabalho analisei a correlação entre a morfologia do crânio e o chamado de ecolocalização de filostomídeos frugívoros, com o uso de morfometria geométrica para a coleta dos dados morfológicos e análises filogenéticas comparativas. Espera-se que haja correlação da morfologia com os parâmetros espectrais e temporais dos chamados, especialmente a frequência, e que os crânios se diferenciem pelo tipo de emissão. Os resultados sugerem que os filostomídeos frugívoros seguem a hipótese alométrica, ou seja, a frequência máxima do chamado de ecolocalização se correlaciona de forma negativa com o tamanho do crânio, e espécies que emitem frequências mais altas terão um rostro e maxila mais encurtados. Além disso, os emissores nasais apresentaram crânios maiores e um rostro mais alargado em comparação aos emissores orais, que por sua vez apresentaram um palato mais longo e a região nasal menos desenvolvida. O fato de não encontramos correlação entre a morfologia do crânio e os parâmetros de ecolocalização (exceto para a frequência máxima e largura de banda), sugere que o chamado pode ser muito mais plástico do que determinado por limitações físicas das estruturas morfológicas cranianas e corrobora com a hipótese de que a dieta influenciou mais a morfologia do crânio do que as pressões seletivas associadas à ecolocalização nesse grupo. Por outro lado, o tamanho do crânio e o tamanho do rostro podem ter criado limitações na direcionalidade do chamado, visto que ela diminui com o tamanho da fonte emissora. Assim, é possível que algumas espécies de morcegos frugívoros utilizem a emissão oral como forma de compensar a limitação na direcionalidade do chamado associadas a morfologia do crânio.

Palavras-chave: Phyllostomidae; morcegos frugívoros; ecolocalização; frequência do chamado; morfologia do crânio; morfometria geométrica.

Brasília

Outubro/2023

## **ABSTRACT**

Echolocation Influence in skull morphometric variation of Phyllostomid frugivorous bats

Maria Clara da Silveira

Ludmilla M.S Aguiar

Echolocation is the ability to perceive the environment by issuing a call and receiving the echo reflected by objects. The skull of bats acts as a resonance chamber for proper emission of echolocation calls. With this work, I analyzed the correlation between skull morphology and the echolocation call of frugivorous phyllostomids, using geometric morphometrics to collect morphological data and comparative phylogenetic analyses. It is expected that there will be a correlation between morphology and the spectral and temporal parameters of the calls, especially frequency, and that the skulls will differ by the type of emission. The results suggest that frugivorous phyllostomids follow the allometric hypothesis, that is, the maximum frequency of the echolocation call correlates negatively with the size of the skull, and species that emit higher frequencies will have a shorter rostrum and maxilla. Furthermore, nasal emitters had larger skulls and a wider rostrum compared to oral emitters, which in turn had a longer palate and a less developed nasal region. The fact that we found no correlation between skull morphology and echolocation parameters (except for maximum frequency and bandwidth) suggests that calling may be much more plastic than determined by physical limitations of cranial morphological structures and corroborates with the hypothesis that diet influenced skull morphology more than selective pressures associated with echolocation in this group. On the other hand, the size of the skull and the size of the face may have created limitations in the directionality of the call, as it decreases with the size of the emission source. Thus, it is possible that some species of fruit bats use oral emission as a way to compensate for the limitation in call directionality associated with skull morphology.

Key-words: Phyllostomidae; frugivorous bats; echolocation; call frequency; skull morphology; geometric morphometrics.

Brasília

Outubro/2023

## DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho à Maria Clara criança.

Ela era apaixonada pela natureza, gostava dos animais e queria ajudá-los.

Ela sonhava em ser bióloga e cientista.

Quando nas brincadeiras tinha que escolher alguma profissão ela dizia que seria cientista. Que estudaria os animais.

O tempo passou. Ela cresceu.

E essa dissertação é fruto de tudo que ela construiu.

E, por isso, essa dedicatória é para ela.

Para que ela sempre deixe seus sonhos vivos.

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço a minha família Salete, Marcelo e Carlos Henrique, pelo imenso apoio que sempre me deram, em todos os sentidos. Agradeço aos meus amigos do curso que me acompanharam desde o início da graduação e estão comigo até hoje. Aprendi muito com eles e me apaixonei pela Biologia junto com eles também. Agradeço ao Lucas por ser um parceiro incrível e ter me apoiado nos momentos mais vulneráveis. Agradeço imensamente aos meus colegas de laboratório, pelas trocas de conhecimento, pela parceria, pela ajuda, pelos conselhos acadêmicos, por sempre me incentivarem e acreditarem no meu potencial, especialmente quando nem eu mesma acreditava. Também gostaria de agradecer a Ludmilla, por ter me orientado desde o início da minha graduação, nos meus PIBICs, por ter confiado no meu trabalho e ter sido além de orientadora, uma inspiração como mulher fazendo ciência. Não poderia deixar de agradecer a mim, por todo o trabalho, pelas horas dedicadas, pelos choros chorados de ansiedade e de alívio, por ter superado o principal obstáculo que tive durante esses dois anos, que foi lidar com a ansiedade e a síndrome da impostora. Por eu ter conseguido conquistar mais esse sonho.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Árvore filogenética baseada em Rojas et al. 2016, que descreve a relação filogenética entre oito espécies de morcegos frugívoros da Família Phyllostomidae..... 16
- Figura 2.** Representação dos marcos anatômicos para a vista dorsal no crânio de *Artibeus lituratus*. ..... 17
- Figura 3.** Representação dos marcos anatômicos para a vista lateral no crânio de *Artibeus lituratus*. ..... 17
- Figura 4.** Representação dos marcos anatômicos para a vista ventral no crânio de *Artibeus lituratus*. ..... 18
- Figura 5.** Box plot do tamanho do centróide do crânio para oito espécies de filostomídeos frugívoros. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum*; R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*. ..... 25
- Figura 6.** Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da vista dorsal do crânio para oito espécies de filostomídeos frugívoros. .... 27
- Figura 7.** Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da vista lateral do crânio para oito espécies de filostomídeos frugívoros. .... 28
- Figura 8.** Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da vista ventral do crânio para oito espécies de filostomídeos frugívoros. .... 29
- Figura 9.** Correlação entre o tamanho do centroide do crânio ( $\log_{10}$ ) e a frequência máxima do chamado de ecolocalização ( $\log_{10}$ ) para filostomídeos frugívoros ( $n=8$ ). A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum*; R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*. ..... 31
- Figura 10.** Correlação entre a forma for crânio (descrita pelo componente univariado regression score) e a frequência máxima do chamado de ecolocalização (transformada em  $\log_{10}$ ) para oito espécies de filostomídeos frugívoros. A deformação do crânio mostra a variação predita pelo modelo OLS relacionada ao valor mínimo (esquerda) e ao valor máximo (direita) da variável de ecolocalização. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum*; R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*. ..... 35
- Figura 11.** Correlação entre a forma for crânio (descrita pelo componente univariado regression score) e a largura de banda do chamado de ecolocalização (transformada em  $\log_{10}$ ) para oito espécies de filostomídeos frugívoros. A deformação do crânio mostra a variação predita pelo modelo OLS relacionada ao valor mínimo (esquerda) e ao valor máximo (direita) da variável de ecolocalização. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum*; R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*. ..... 36
- Figura 12.** Box plots da variação no tamanho do centroide ( $\log_{10}$ ) do crânio de filostomídeos frugívoros ( $n= 8$ ) nas vistas dorsal, lateral e ventral (*Artibeus lituratus*, *Artibeus planirostris*, *Artibeus obscurus*, *Artibeus cinereus*, *Carollia perspicillata*, *Chiroderma villosum*, *Rhinophylla pumilio*, *Sturnira lilium*). ..... 38
- Figura 13.** Análise de Componentes Principais (PCA) para a vista dorsal do crânio de oito espécies de filostomídeos frugívoros. A deformação do crânio foi plotada a partir da variação máxima e mínima de cada componente. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*;

A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum* R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*. ..... 39

**Figura 14.** Análise de Componentes Principais (PCA) para a vista lateral do crânio de oito espécies de filostomídeos frugívoros. A deformação do crânio foi plotada a partir da variação máxima e mínima de cada componente. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum* R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*. ..... 40

**Figura 15.** Análise de Componentes Principais (PCA) para a vista ventral do crânio de oito espécies de filostomídeos frugívoros. A deformação do crânio foi plotada a partir da variação máxima e mínima de cada componente. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum* R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*. ..... 41

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Espécies e número de indivíduos selecionados para as análises morfométricas.	16
<b>Tabela 2.</b> Estimativas médias das variáveis do chamado de ecolocalização. SF: frequência inicial (KHz); EF: frequência final (KHz); PF: pico de frequência (KHz); Fmax: frequência máxima (KHz); Fmin: frequência mínima (KHz); Dur: duration (ms); BW: bandwidth (KHz), SR: sweep rate (KHz/ms), ET: tipo de emissão (N: emissão nasal; O: emissão oral). Referências: fonte dos dados.	19
<b>Tabela 3.</b> Proporção da variação na morfologia do crânio explicada pelos dois primeiros componentes principais da PCA.	26
<b>Tabela 4.</b> Resultados da MANOVA com interação para a variação de forma entre espécies (n= 8), localidade geográfica e sexo nas vistas dorsal, ventral e lateral do crânio. Resultados significativos estão destacados em negrito.	26
<b>Tabela 5.</b> Sinal filogenético das variáveis forma e tamanho das vistas dorsal, lateral e ventral do crânio de oito espécies de morcegos filostomídeos frugívoros ( <i>Artibeus cinereus</i> ; <i>Artibeus lituratus</i> ; <i>Artibeus planirostris</i> ; <i>Artibeus obscurus</i> ; <i>Carollia perspicillata</i> ; <i>Chiroderma villosum</i> ; <i>Rhinophylla pumilio</i> ; <i>Sturnira lilium</i> ). Resultados significativos estão destacados em negrito.	30
<b>Tabela 6.</b> Sinal filogenético dos parâmetros de ecolocalização de oito espécies de morcegos filostomídeos ( <i>Artibeus lituratus</i> , <i>Artibeus planirostris</i> , <i>Artibeus obscurus</i> , <i>Artibeus cinereus</i> , <i>Carollia perspicillata</i> , <i>Chiroderma villosum</i> , <i>Rhinophylla pumilio</i> , <i>Sturnira lilium</i> ). Resultados significativos estão destacados em negrito.	30
<b>Tabela 7.</b> Correlação entre o tamanho do crânio (log10 do tamanho do centroide) e variáveis de ecolocalização (transformadas em log10) resultantes do modelo PGLS, para três vistas do crânio de espécies frugívoras da família Phyllostomidae (n= 8). Coeficientes: valor t (t), lamda ( $\lambda$ ) e significância (p). Resultados significativos estão destacados em negrito.	32
<b>Tabela 8.</b> Variância explicada pelas variáveis de ecolocalização ( $R^2$ ) e significância (p) para os modelos OLS e PGLS. Modelos significativos estão destacados em negrito.	33
<b>Tabela 9.</b> Variância explicada pelas variáveis de ecolocalização ( $R^2$ ) e significância (p) para os modelos OLS e PGLS. Modelos significativos estão destacados em negrito.	34
<b>Tabela 10.</b> Resultado do teste de Kruskal-Wallis para o tamanho do crânio (log10 do tamanho do centroide) entre as espécies emissoras orais e nasais ( <i>Artibeus lituratus</i> , <i>Artibeus planirostris</i> , <i>Artibeus obscurus</i> , <i>Artibeus cinereus</i> , <i>Carollia perspicillata</i> , <i>Chiroderma villosum</i> , <i>Rhinophylla pumilio</i> , <i>Sturnira lilium</i> ). Resultados significativos estão destacados em negrito.	37
<b>Tabela 11.</b> Variância da forma do crânio presente nos PC1 e PC2 explicada pelo tipo de emissão ( $R^2$ ) e significância estatística (p) dos modelos OLS e PGLS que incluem oito espécies de filostomídeos frugívoros. Resultados significativos estão destacados em negrito.	39

## SUMÁRIO

1. Introdução .....	12
2. Material e Métodos.....	15
2.1 Coleta de dados morfométricos.....	15
2.2 Coleta de dados de ecolocalização .....	18
2.3 Análise de Dados .....	19
2.3.1 Análises Morfométricas .....	19
2.3.2 Análises Filogenéticas Comparativas.....	21
3. Resultados .....	24
3.1 Análises Morfométricas .....	24
3.1.1 Tamanho do crânio.....	24
3.1.2 Forma do crânio .....	25
3.2 Análises Filogenéticas Comparativas.....	29
3.2.2 Correlação entre a morfologia do crânio e os parâmetros de ecolocalização ..	31
3.3 Tipo de Emissão.....	36
4. Discussão.....	41
4.1 Influência do sexo e da localização geográfica na morfologia do crânio .....	41
4.2 Correlação entre a morfologia do crânio e parâmetros de ecolocalização .....	43
4.2.1 Relação entre a morfologia do crânio e a frequência máxima do chamado de ecolocalização.....	43
4.2.2 Relação entre a forma e o chamado de ecolocalização .....	45
4.3 Variação no crânio pelo tipo de emissão.....	47
5. Conclusão .....	51
Referências .....	53
Apêndice A .....	59
Apêndice B .....	64
Apêndice C.....	66

## 1. Introdução

A ecolocalização é resultado da capacidade de emitir um som em alta frequência e perceber o ambiente por meio do eco refletido pelos objetos (Griffin, 1944). Ela é utilizada por morcegos para orientação espacial, navegação, comunicação e forrageamento (Schnitzler *et al.*, 2003; Geipel *et al.*, 2013; Jones and Siemers, 2011). Diferentes tipos de desenhos de chamados de ecolocalização evoluíram em parâmetros temporais, espectrais, intensidade do chamado, largura do feixe de som e tipos de emissão, nasal ou oral (Heller and Helversen, 1989; Brinkløv *et al.*, 2009; Jung *et al.*, 2014). Existem diversos fatores que são associados à variação na estrutura do chamado de ecolocalização, como a filogenia, a dieta, o habitat e é um comportamento que pode ser ajustado a demandas ecológicas específicas de diferentes formas (Jacobs *et al.*, 2014; Jung *et al.*, 2014; Denzinger *et al.*, 2018).

Características morfológicas também podem influenciar o desenho do chamado. O efeito alométrico, observado em algumas famílias de morcegos (e.g. Vespertilionidae, Rhinolophidae) por exemplo, aponta uma relação negativa entre o tamanho do morcego e a frequência sonora emitida, de modo que espécies maiores tendem a ter uma frequência do chamado menor (Jacobs *et al.*, 2007; Thiagavel *et al.*, 2017). A morfologia do crânio dos morcegos também se correlaciona com a ecolocalização, visto que ele deve funcionar como uma “trompa acústica” ou um amplificador de som (Pedersen, 1998; Pedersen and Timm, 2012). São diversos os estudos que apontam relação entre a forma e o tamanho das estruturas craniais e os parâmetros de ecolocalização, principalmente em relação ao rostró, o arco zigomático e a pré-maxila (Jacobs *et al.*, 2014; Arbour *et al.*, 2021; Giacomini *et al.* 2021).

Trabalhos que analisam a relação entre a morfologia do crânio e os chamados de ecolocalização geralmente tem foco nas famílias insetívoras (e.g. Molossidae, Rhinolophidae, Vespertilionidae) (Jacobs *et al.*, 2007; Jung *et al.*, 2014; Thiagavel *et al.*, 2017). Estas apresentam intensidade de som favorável para gravação e identificação mediante chamados espécie-específicos (Arias-Aguilar *et al.* 2018). Ao contrário desses clados, a família Phyllostomidae apresenta chamados de baixa intensidade e alta direcionalidade, o que impõe desafios a sua gravação (Jennings *et al.* 2004). Além disso, o chamado das espécies é bastante similar, possivelmente devido a pouca variação no hábito de forrageamento (Yoh *et al.* 2020; Leiser-Miller

and Santana, 2021), o que dificulta ainda mais a coleta de dados acústicos sobre as espécies desse grupo e, conseqüentemente, favorece lacunas de conhecimento.

Os morcegos filostomídeos, de maneira geral, são forrageadores de espaços fechados, ou seja, espaços delimitados por uma superfície, pelo chão ou pela vegetação (Schnitzler and Kalko, 2001). Eles apresentam um chamado multiharmônico, curto, de banda larga e de frequência modulada (FM) (Jennings *et al.* 2004; Brinkløv *et al.*, 2009). Produzem o som do chamado pela laringe e sua ecolocalização foi sempre associada a emissão nasal, principalmente pelo fato de apresentarem a folha nasal, que teria a função de auxiliar no direcionamento do chamado e captação do eco (Hartley and Suthers, 1987; Pedersen, 1993).

Porém, recentemente, Gessinger *et al.* (2021) demonstraram que algumas espécies de filostomídeos voam consistentemente com a boca aberta (e.g. *Carollia perspicillata*, *Sturnira tildae*, *Rhinophylla pumilio*), o que poderia indicar que a família não é exclusivamente emissora nasal. O ângulo de posicionamento da cabeça durante o voo se diferiu entre os morcegos que voam apenas com a boca fechada e aqueles que voam com a boca aberta, de modo que as espécies que voam com a boca fechada apresentam um alinhamento do nariz com o plano de voo e aquelas espécies que voam com a boca aberta apresentam o nariz e a boca alinhados com o plano de voo (Gessinger *et al.* 2021). Esse padrão reflete as relações filogenéticas entre as espécies (Gessinger *et al.* 2021).

Além disso, essa família é ecologicamente diversa, apresenta uma variedade de guildas alimentares (e.g. frugivoria, omnivoria, carnivorina, sanguivoria, nectarivoria e insetivoria) associadas a uma grande diversidade morfológica nos crânios (Arbour *et al.*, 2019). O crânio e a mandíbula do clado sofreram com pressões adaptativas relacionadas à dieta, associadas às radiações adaptativas promovidas pelas novas oportunidades ecológicas encontradas no Neotrópico (Rossoni *et al.*, 2017; Arbour *et al.*, 2019). A influência da ecolocalização no crânio desses animais teria se dado mais cedo na sua história evolutiva em comparação com as pressões relacionadas à dieta, o que difere do padrão encontrado para não-filostomídeos (Arbour *et al.*, 2019).

Outros modos sensoriais também são usados pelos filostomídeos, especialmente os frugívoros, que utilizam o olfato e a visão para encontrar o alimento (Korine and Kalko, 2005; Gutierrez *et al.* 2014). Diferentemente dos morcegos

insetívoros, que dependem quase exclusivamente da ecolocalização para se alimentar, é esperado que o crânio de morcegos frugívoros apresente menos influência da ecolocalização e, possivelmente, os padrões de correlação entre a morfologia do crânio e o chamado de ecolocalização encontrados para morcegos insetívoros seja diferente para os filostomídeos frugívoros (Arias-Aguilar *et al.* 2018; Giacomini *et al.* 2021).

Nesse sentido, este trabalho tem como objetivo analisar a relação entre a morfologia do crânio e o chamado de ecolocalização de representantes frugívoros da família Phyllostomidae, com base em dados de morfometria geométrica, para avaliar: a) se há diferenças no crânio entre as espécies frugívoras; b) se há correlação entre morfologia do crânio e parâmetros temporais e de frequência do chamado de ecolocalização; c) se a morfologia do crânio se diferencia pelo tipo de emissão do chamado (oral ou exclusivamente nasal).

É esperado que haja variação morfológica no crânio entre as espécies associada ao dimorfismo sexual, devido à competição intraespecífica por recursos, ou, ainda, às características comportamentais de cada sexo (Hedrick, 2021). Além disso, espera-se que haja influência da localidade geográfica na variação morfológica entre as espécies, já que fatores ambientais locais, como a sazonalidade, a precipitação e a disponibilidade de recursos, podem gerar pressões seletivas diferentes em cada população (Resource's rule – McNab, 2010; Marchán-Rivadeneira *et al.*, 2012).

O crânio dos morcegos, especialmente os emissores nasais, deve funcionar como uma câmara acústica, capaz de emitir o som de forma eficiente e na direção apropriada (Pedersen, 1998). Assim, espera-se que a morfologia do crânio apresente correlação com os parâmetros de ecolocalização e que sejam observadas variações principalmente no rosto, na maxila e nas cavidades nasais. Também esperamos que o tamanho do crânio se correlacione de forma negativa com a frequência do chamado, como encontrado em outros táxons de Chiroptera (Thompson, 1961; Thiagavel *et al.*, 2017). O pico de frequência do chamado pode estar associado a forma do rosto, pelo efeito de ressonância nas cavidades nasais, e esperamos que espécies com chamados de frequências mais altas apresentem rostos menores, assim como encontrado por Giacomini (2020).

O tipo de emissão do chamado, oral ou nasal, impõe desafios biomecânicos diferentes entre si (Pedersen, 1998). A emissão nasal exige que o rostro e as cavidades nasais estejam em uma configuração capaz de emitir o som de maneira eficiente (Pedersen, 1998). Já para os emissores orais, a cavidade bucal atua como um ressonador e direciona o som pelo aumento da dimensão da fonte emissora (Strother and Mogus, 1970). Assim, esperamos encontrar diferenças morfológicas nos crânios entre o tipo de emissão.

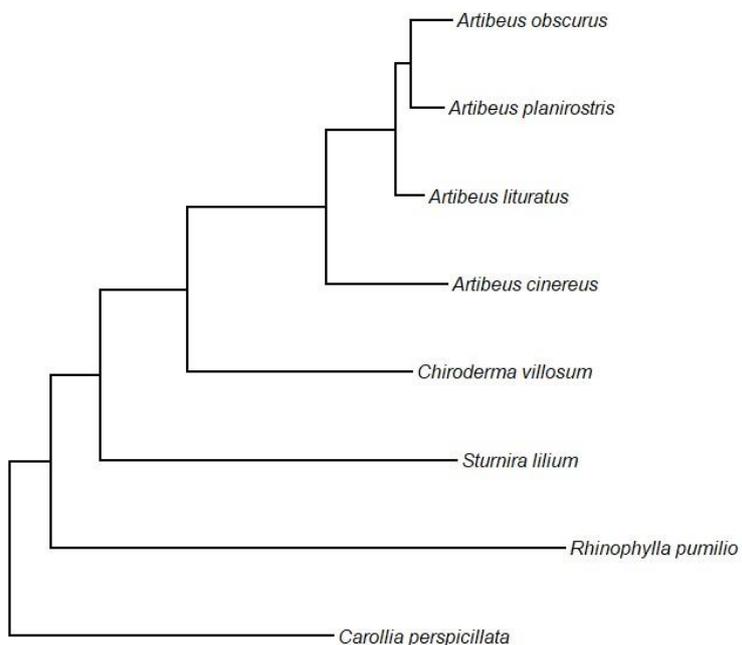
## **2. Material e Métodos**

### **2.1 Coleta de dados morfométricos**

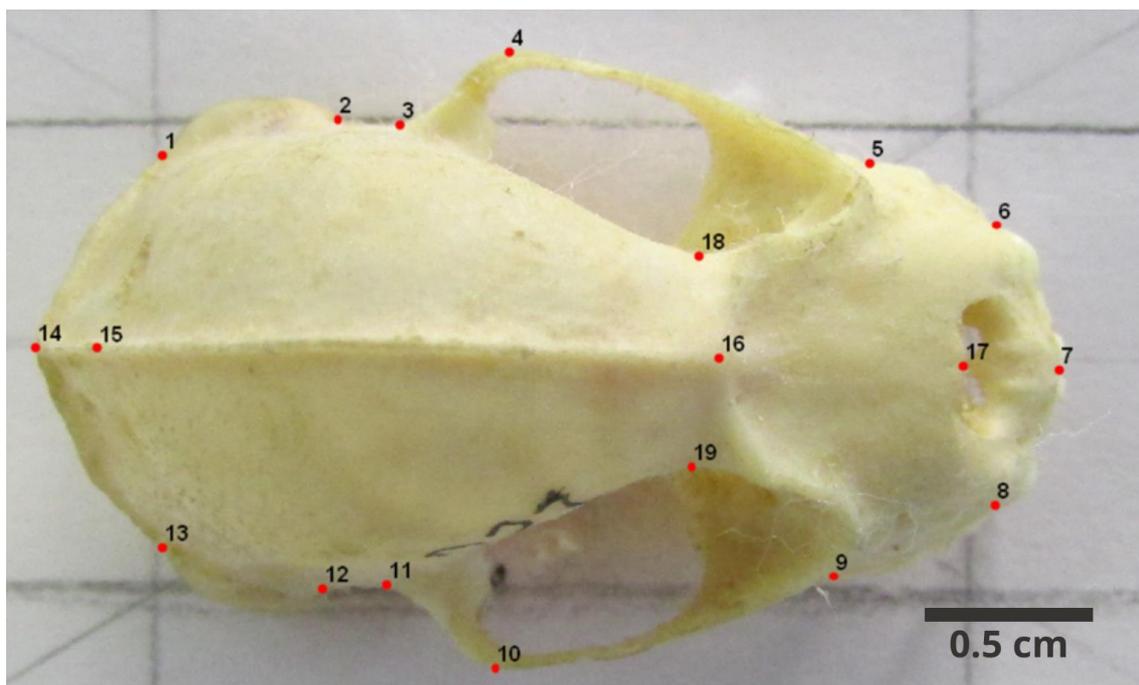
Selecionamos oito espécies e 182 indivíduos de morcegos frugívoros da família Phyllostomidae (Tabela 1). A figura 1 descreve a relação filogenética entre as espécies baseada na árvore filogenética de Rojas *et al.* (2016). O critério utilizado para a seleção das espécies foi a disponibilidade de dados acústicos na literatura concomitantemente com a de espécimes depositados nas coleções consultadas, sendo definido uma quantidade mínima de cinco machos e cinco fêmeas para cada espécie. Os espécimes são da região Norte e Centro-Oeste, provenientes da Coleção de Mamíferos Voadores da Universidade de Brasília (UnB), da Coleção de Morcegos da Universidade de Brasília (UnB) e da Coleção de Quirópteros da Universidade Federal de Jataí (GO) (Apêndice A – Tabela A1). As fotografias foram obtidas com uma câmera fotográfica Canon PowerShot (SX500 IS), sob a mesma escala. Os crânios foram fotografados nas vistas dorsal, ventral e lateral. Os marcos anatômicos foram definidos baseados em Giacomini *et al.* (2021) (Apêndice B). Para a vista dorsal, foram definidos 19 marcos anatômicos (Figura 1). Para a vista lateral foram definidos 12 marcos anatômicos (Figura 2) e, por fim, para a vista ventral 23 marcos anatômicos (Figura 3). Para a organização e conversão das fotografias em arquivos TPS foi utilizado o software TpsUtil64 (Rohlf, 2018). Em seguida, os arquivos TPS foram abertos no software TpsDig 264 (Rohlf, 2006) para a marcação dos marcos anatômicos. Esse procedimento foi feito separadamente para as três vistas.

**Tabela 1.** Espécies e número de indivíduos selecionados para as análises morfométricas.

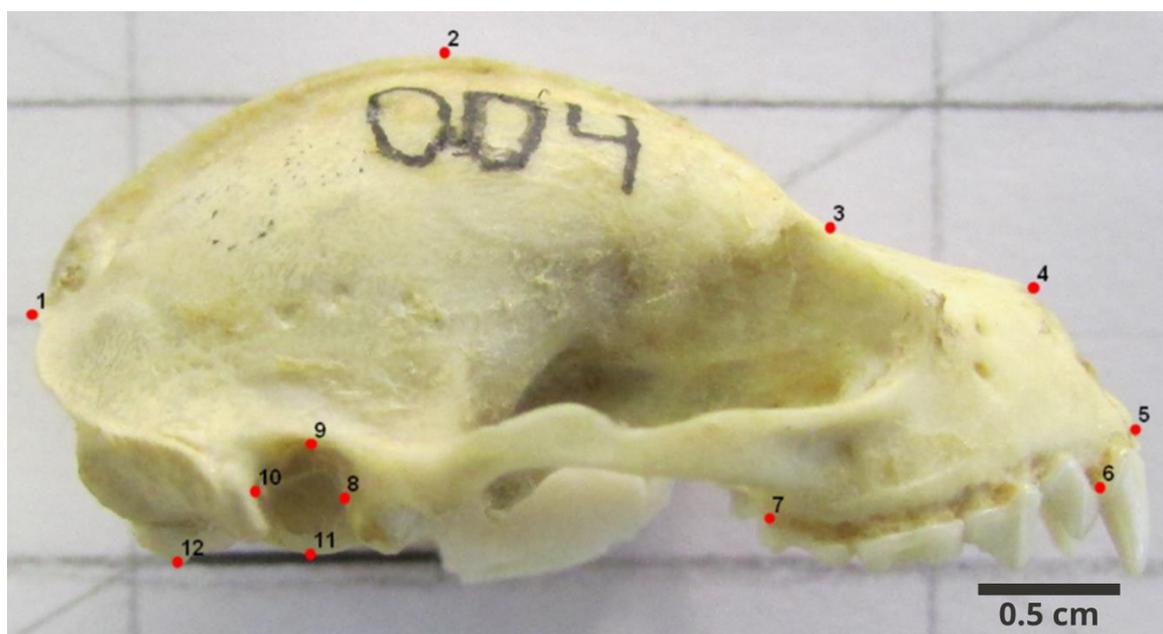
Espécie	N fêmeas	N machos	N total
<i>Artibeus cinereus</i> (Gervais, 1856)	10	10	20
<i>Artibeus lituratus</i> (Olfers, 1818)	17	21	38
<i>Artibeus obscurus</i> (Schinz, 1821)	13	17	30
<i>Artibeus planirostris</i> (Spix, 1823)	10	10	20
<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	10	10	20
<i>Chiroderma villosum</i> (Peters, 1860)	5	6	11
<i>Rhinophylla pumilio</i> (Peters, 1865)	8	8	16
<i>Sturnira lilium</i> (E. Geoffroy, 1810)	12	15	27
Total			182



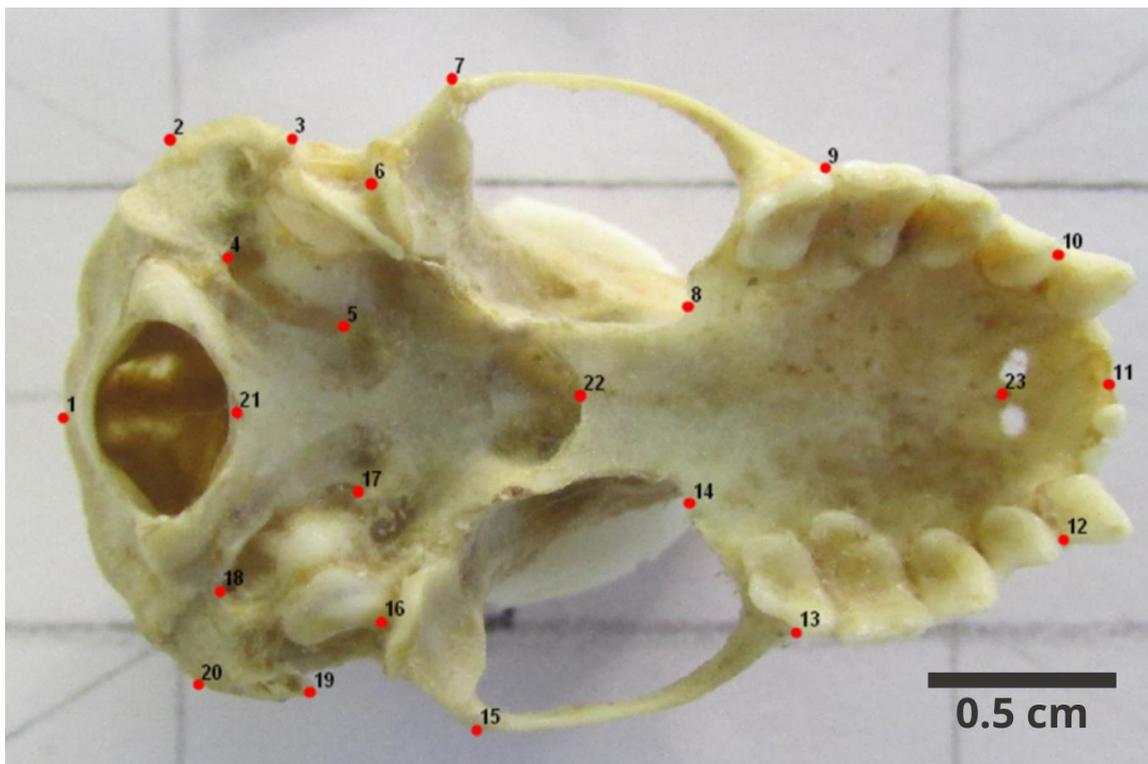
**Figura 1.** Árvore filogenética baseada em Rojas et al. 2016, que descreve a relação filogenética entre oito espécies de morcegos frugívoros da Família Phyllostomidae.



**Figura 2.** Representação dos marcos anatômicos para a vista dorsal no crânio de *Artibeus lituratus*.



**Figura 3.** Representação dos marcos anatômicos para a vista lateral no crânio de *Artibeus lituratus*.



**Figura 4.** Representação dos marcos anatômicos para a vista ventral no crânio de *Artibeus lituratus*.

## 2.2 Coleta de dados de ecolocalização

Os parâmetros do chamado de ecolocalização foram coletados na literatura (Tabela 2). As variáveis do chamado de ecolocalização avaliadas neste trabalho foram: a) frequência inicial (SF); b) frequência final (EF); c) pico de frequência (PF); d) frequência máxima (Fmax); e) frequência mínima (Fmin); f) duração do chamado (Dur); g) largura de banda (BW); h) *sweep rate* (SR); i) tipo de emissão (ET). A média das variáveis por espécie foi calculada a partir da média dos dados encontrados na literatura (Tabela 2). As variáveis de largura de banda e *sweep rate*, quando não presentes na literatura, foram calculadas com base nas variáveis disponíveis, sendo a largura de banda a diferença entre a frequência final e a frequência inicial do chamado, e o *sweep rate*, a razão da largura de banda e a duração do chamado. A classificação do tipo de emissão foi adaptada de Gessinger *et al.* (2021). Consideramos os emissores nasais as espécies que voam consistentemente com a boca fechada, ou seja, apresentam emissão exclusivamente nasal. Já as espécies que voam com a boca aberta foram consideradas emissoras orais, independentemente se a emissão pela boca ocorre de forma exclusiva, concomitante

ou alternada à emissão nasal. Para a espécie *Sturnira lilium*, assumimos que ela apresenta a mesma postura bucal das espécies congêneres incluídas no trabalho de Gessinger *et al.* (2021) (i.e. *S.*, *giannae* e *S. tildae*).

**Tabela 2.** Estimativas médias das variáveis do chamado de ecolocalização. SF: frequência inicial (KHz); EF: frequência final (KHz); PF: pico de frequência (KHz); Fmax: frequência máxima (KHz); Fmin: frequência mínima (KHz); Dur: duration (ms); BW: bandwidth (KHz), SR: sweep rate (KHz/ms), ET: tipo de emissão (N: emissão nasal; O: emissão oral). Referências: fonte dos dados.

Espécie	SF	EF	PF	Fmax	Fmin	Dur	BW	SR	ET	Referências
<i>Artibeus cinereus</i>	89,00	50,00	70,17	106,40	39,00	1,67	39,00	22,89	N	Yoh et al. 2020; Pio et al. 2010
<i>Artibeus lituratus</i>	77,00	53,00	64,00	94,00	32,00	1,61	29,40	14,12	N	Yoh et al. 2020; Pio et al. 2010; Leiser-Miller; Santana, 2021
<i>Artibeus obscurus</i>	87,33	56,33	70,33	100,00	46,33	1,63	34,67	21,46	N	Yoh et al. 2020
<i>Artibeus planirostris</i>	76,00	49,00	60,00	91,00	40,50	1,85	27,00	14,68	N	Yoh et al. 2020
<i>Carollia perspicillata</i>	97,50	63,50	82,78	99,45	58,83	1,44	38,93	38,79	O	Yoh et al. 2020; Pio et al. 2010; Leiser-Miller; Santana, 2021
<i>Chiroderma villosum</i>	112,90	81,30	91,80	112,90	81,30	1,40	31,60	22,57	N	Pio et al. 2010
<i>Rhinophylla pumilio</i>	99,50	62,00	79,00	113,00	49,00	1,55	37,50	24,25	O	Yoh et al. 2020
<i>Sturnira lilium</i>	99,74	47,77	79,87	105,35	52,30	0,96	51,77	56,68	O	Chaverri G. unpublished data (Giacomini, 2020); Leiser-Miller; Santana, 2021; Jennings et al. 2004

## 2.3 Análise de Dados

### 2.3.1 Análises Morfométricas

As análises morfométricas consistem nas primeiras análises feitas e a partir delas foram obtidas as variáveis de tamanho e de forma do crânio utilizadas nas análises subsequentes. Elas foram realizadas no software R (R Core Team, 2023), pacote *Geomorph* (Adams *et al.*, 2022), separadamente para cada uma das vistas de cada crânio analisado. Os arquivos TPS foram abertos no software R e a partir das coordenadas cartesianas geradas pelos dos marcos anatômicos, realizamos uma Análise Generalizada de Procrustes (*Generalized Procrustes Analysis* - GPA), a fim de tornar as medidas consensuais, ou seja, remover os efeitos de posição, tamanho e orientação (Adams *et al.*, 2022). A partir disso, obtivemos as variáveis de tamanho, representada pelo tamanho do centróide, e *km* variáveis de forma ou resíduos de sobreposição utilizadas nas análises seguintes. As vistas que apresentam simetria

bilateral (vista dorsal e ventral) tiveram marcos anatômicos simetrizados nos dois lados para evitar redundância nos dados.

### 2.3.1.1 *Variação no tamanho e na forma do crânio*

Para responder ao primeiro objetivo da pesquisa, isto é, observar a variação no crânio entre as espécies, foi necessário incorporar as informações de sexo e localidade geográfica, visto que elas podem ter influência na morfologia do crânio, tanto no seu tamanho, quanto na sua forma. Para as análises de tamanho do crânio, após testar a normalidade dos dados pelo teste Shapiro-Wilk, foi feito um teste de Kruskal-Wallis para determinar a influência do sexo. Já para determinar a influência da localização geográfica realizamos uma Análise de Variância (ANOVA), seguida do teste de Tukey – que analisa a diferença entre as espécies par a par e nos permite saber quais espécies se diferenciam entre si pelo tamanho devido à variação geográfica. A variação do tamanho entre as espécies também foi analisada através de uma ANOVA seguida de um Teste de Tukey e uma ANOVA com interação entre o sexo e a localização geográfica.

Para avaliar a variação da forma do crânio, primeiramente foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) e uma Análise de Variação Canônica (CVA), para gerar gráficos discriminantes para as espécies. A Análise de Variáveis Canônicas, diferentemente da PCA, fornece uma descrição das diferenças entre grupos especificados *a priori*, neste caso as espécies (Monteiro and Reis, 1999). A variação da forma foi visualizada pela deformação das grades projetadas ao longo dos eixos de PCs e CVs. Para quantificar estatisticamente a diferença na forma dos crânios entre as espécies, utilizou-se a Análise de Variância Multivariada (MANOVA) com teste de Wilk's, com a função "manova" do pacote *stats* (R Core Team, 2023). Dessa forma, testamos a diferença na forma para as variáveis sexo, localidade geográfica e entre as espécies, seguidas de uma MANOVA de dois fatores para testar a interação entre os fatores localidade e espécie (forma ~ localidade\*espécie).

Além dos fatores sexo e localidade geográfica, devemos considerar um possível efeito alométrico na morfologia do crânio. Para avaliar se o tamanho do crânio influencia em sua forma, testamos se há correlação entre a variável forma e o tamanho do centróide pela Análise de Variância de Procrustes com 1000 permutações

(Procustes ANOVA) utilizando a função “procD.lm”, pacote *Geomorph* (Adams *et al.*, 2022). Essa função quantifica a variação de forma relativa atribuída ao fator, neste caso o tamanho do centróide, em um modelo linear e estima a probabilidade dessa variação para um modelo nulo (significância), pelas distribuições geradas pelo método de reamostragem (Adams *et al.*, 2022).

### 2.3.2 Análises Filogenéticas Comparativas

Para responder ao segundo objetivo desta dissertação, ou seja, observar a correlação entre a morfologia do crânio e as variáveis do chamado de ecolocalização, utilizamos métodos comparativos filogenéticos. Estes métodos permitem avaliar padrões fenotípicos entre as espécies, considerando a falta de independência devido à história evolutiva compartilhada (Felsenstein, 1985). Todas as análises filogenéticas comparativas foram realizadas no software R (R Core Team 2023) e repetidas para cada vista do crânio separadamente. Para isso, utilizamos a árvore filogenética proposta por Rojas *et al.* (2016) e que foi importada com o uso do pacote *Ape* (Paradis *et al.* 2019). A árvore foi cortada para conter apenas as espécies foco desse estudo, utilizando o pacote *Phytools* (Revell, 2012).

É importante frisar que as análises comparativas filogenéticas trabalham a nível de espécie, portanto, foi necessário reduzirmos nosso conjunto de dados à média das variáveis para cada espécie. Isto é, para a variável forma, nós obtivemos a média das coordenadas geradas pela GPA para cada espécie utilizando a função “mshape” do pacote *Geomorph* (Adams *et al.*, 2022). Já para a variável de tamanho, simplesmente calculamos a média aritmética do tamanho do centroide dos indivíduos para cada espécie e, posteriormente, a transformamos em  $\log_{10}$ . A partir deste ponto, todas as análises foram realizadas utilizando esse conjunto de dados que considera apenas a média das variáveis de forma e tamanho para cada espécie.

#### 2.3.2.1 Sinal Filogenético

Primeiramente, buscamos interpretar se as variáveis dependentes (tamanho e forma do crânio) e independentes (variáveis de ecolocalização) apresentam a tendência de se assemelharem mais entre espécies filogeneticamente próximas, através do sinal filogenético (Blomberg *et al.*, 2003). Para testar a presença de sinal

filogenético na variável forma, por se tratar de uma variável multivariada, utilizamos a função “physignal” do pacote *Geomorph*, que calcula o grau do sinal filogenético a partir das variáveis de forma de Procrustes para uma dada filogenia (Adams *et al.*, 2022).

Para testar a presença do sinal filogenético na variável de tamanho, aplicamos a estatística univariada de  $K$  de Blomberg *et al.* (2003), pela função “phylosig” do pacote *Phytools* (Revell, 2012). A estatística  $K$  reflete o grau de congruência entre a variável de interesse e a filogenia (Blomberg *et al.*, 2003) e estima a força do sinal filogenético nos dados relativo ao que é esperado em um modelo de evolução *Brownian Motion* (Adams *et al.*, 2022). Sob um modelo *Brownian Motion*, as mudanças evolutivas de uma característica ao longo da filogenia têm um valor esperado de zero e uma variância que se acumula proporcionalmente ao tempo (Felsenstein, 1985). A significância estatística de  $K$  foi acessada utilizando método de aleatorização, com 1000 permutações (Adams *et al.*, 2022). Para calcular o sinal filogenético das variáveis do chamado de ecolocalização, utilizou-se este mesmo procedimento descrito para o tamanho, também utilizando os valores dos parâmetros de ecolocalização transformados em  $\log_{10}$ .

Para observar se espécies mais próximas filogeneticamente tendem a apresentar o mesmo tipo de emissão do chamado, calculamos o sinal filogenético para a variável tipo de emissão. Por se tratar de uma variável categórica, utilizamos a Estatística  $D$  (Fritz and Purvis, 2010). Ela estima o valor  $D$  em relação a um modelo aleatório e em relação ao que é esperado sob modelo evolutivo Browniano (Fritz and Purvis, 2010). Consequentemente, a soma das diferenças entre os clados é menor quando os caracteres estão fortemente associados à filogenia, o que reflete no valor de  $D$ , que varia entre 1 para caracteres que variam de forma aleatória com a filogenia e 0 para aqueles que são fortemente agrupados pela filogenia (Fritz and Purvis, 2010). Essa estimativa é útil pois considera toda informação para cada conjunto de dados e é independente da prevalência do carácter e do tamanho e forma da filogenia (Fritz and Purvis, 2010).

### 2.3.2.2 Correlação entre a morfologia do crânio e o chamado de ecolocalização

Buscamos testar se há correlação entre a morfologia do crânio e as variáveis do chamado de ecolocalização. A correlação entre o tamanho e as variáveis de

ecolocalização foi testada utilizando a função “ppls” do pacote *Caper* (Orme *et al.*, 2018). Já para a variável dependente de forma, por ser de natureza multivariada, utilizamos modelos de Regressão Linear de Mínimos Quadrados Ordinários (OLS) e de Quadrados Mínimos Generalizados Filogenético (PGLS). A PGLS é uma extensão dos modelos lineares generalizados, mas difere deles por permitir o controle para resíduos potencialmente não-independentes devido ao compartilhamento da história evolutiva entre os táxons de interesse (Mundry, 2014). Assim, a partir dela podemos testar a influência das variáveis independentes na forma do crânio, levando em conta o efeito da filogenia.

Os modelos OLS foram calculados pela função “procD.lm” (Pacote *Geomorph*). Já os modelos PGLS foram calculados pela função “procD.ppls” (Pacote *Geomorph*). Além de uma possível não-independência dos dados morfológicos em razão da filogenia, devemos considerar um possível efeito alométrico na forma do crânio. Dessa forma, também testamos modelos com a adição do tamanho, tanto como um efeito fixo, quanto com sua interação com a variável independente (parâmetros de ecolocalização) (i.e forma ~ tamanho + variável independente + variável independente:tamanho). Dessa forma, a variação na forma devido ao tamanho e sua interação puderam ser acessados (Freckleton, 2009; Adams and Collyer, 2018).

Para observar graficamente a correlação da forma do crânio (variável multivariada) com as variáveis contínuas do chamado de ecolocalização, utilizamos o descritor univariado da forma denominado *regression score* (Drake & Klingenberg, 2008). O *regression score* descreve a variável da forma predita pelo modelo que apresenta a maior covariação com a variável independente. A escolha entre os modelos OLS e PGLS para a discussão dos dados foi baseado no sinal filogenético das variáveis independentes e dependentes. Quando o sinal filogenético estava presente nas variáveis independentes e/ou dependentes, selecionamos os modelos filogenéticos (PGLS), enquanto os modelos generalizados (OLS) foram considerados quando nenhuma das variáveis apresentava sinal filogenético.

### 2.3.3 Tipo de Emissão

Buscamos responder ao terceiro objetivo desta pesquisa, isto é, se a morfologia do crânio das espécies se diferencia pelo tipo de emissão do chamado (oral e nasal). Para observar a variação no tamanho entre os emissores orais e nasais, após testar a normalidade dos dados pelo teste Shapiro-Wilk, realizamos um teste de Kruskal-Wallis. Já para observar a variação da forma do crânio entre as espécies emissoras orais e nasais, primeiramente, realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) a partir das coordenadas médias para cada espécie. A PCA possibilita reduzir a dimensionalidade dos dados e observá-los de forma gráfica, pelo *plot* dos dois componentes principais (PCs) que mais explicaram a variação da forma. A partir disso, nós testamos se a variação representada pelos PC1 e PC2 foi capaz de discriminar a forma do crânio das espécies pelo tipo de emissão, utilizando modelos de regressão linear simples, pela função “lm” do pacote *Stat* (Bolar, 2019), e modelos de regressão filogenética pela função “pgls” do (Orme *et al.*, 2018).

Para analisar a correlação entre a variável forma e o tipo de emissão, utilizamos modelos OLS e PGLS, calculados pela função “procD.lm” e “procD.pgls” respectivamente (Pacote *Geomorph*). O procedimento foi realizado da mesma forma que para parâmetros de ecolocalização descritos anteriormente. Além de uma possível não-independência dos dados morfológicos em razão da filogenia, devemos considerar um possível efeito alométrico na forma do crânio. Assim, também testamos modelos com a adição do tamanho, tanto como um efeito fixo, quanto com sua interação com a variável independente, o tipo de emissão (i.e forma ~ tamanho+emissão+tamanho:emissão).

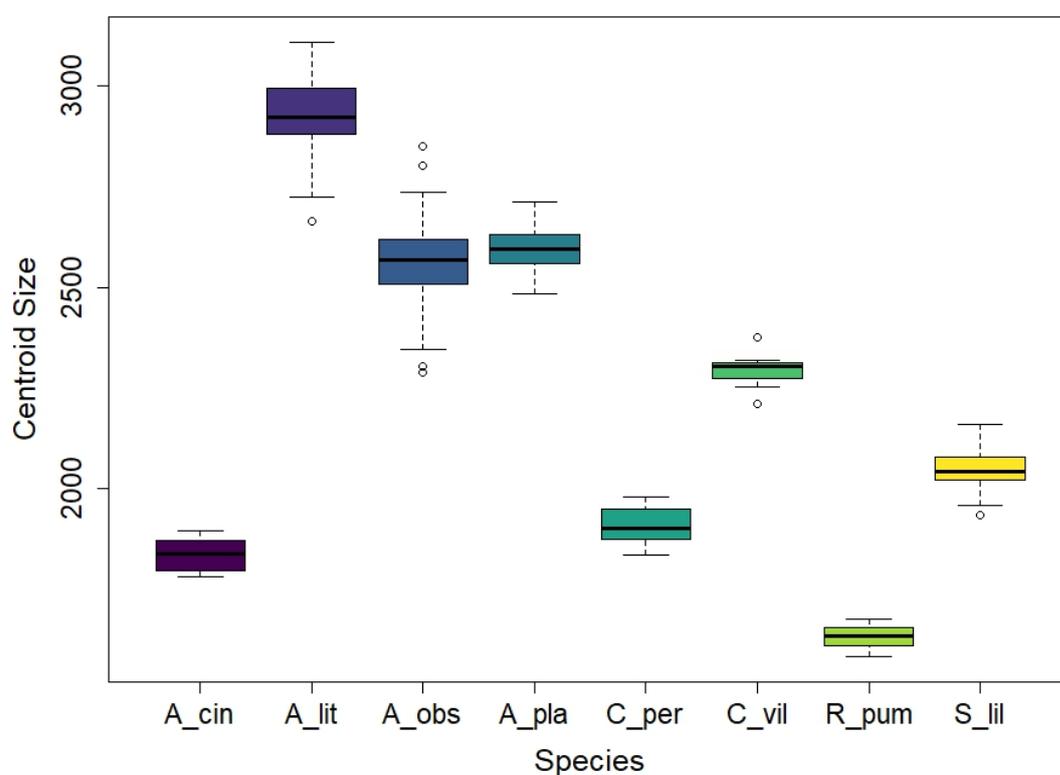
### 3. Resultados

#### 3.1 Análises Morfométricas

##### 3.1.1 Tamanho do crânio

A partir dos resultados das análises morfométricas, observamos que as espécies analisadas diferem de tamanho entre si (vista dorsal:  $F = 62,6$ ,  $df = 7$ ,  $p < 2,2e^{-16}$ ; vista lateral:  $F = 598,20$ ;  $df = 7$ ,  $p < 2e^{-16}$ ; vista ventral:  $F = 723,1$ ,  $df = 7$ ,  $p < 2e^{-16}$ ), exceto entre as duplas *C. perspicillata* e *A. cinereus*, e entre *A. planirostris* e *A. obscurus* (Apêndice C – Tabela C1; Figura 4). O sexo não foi determinante na

diferença de tamanho entre as espécies em nenhuma das vistas (dorsal:  $\chi^2 = 0,002$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0,96$ ; lateral:  $\chi^2 = 0,012$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0,91$ ; ventral:  $\chi^2 = 0,062$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0,80$ ). Por outro lado, a localidade geográfica apresentou influência no tamanho do crânio (dorsal:  $F = 2,26$ ,  $df = 6$ ,  $p = 0,04$ ; lateral:  $F = 2,386$ ;  $df = 6$ ,  $p = 0,03$ ; ventral:  $F = 2,325$ ;  $df = 6$ ,  $p = 0,03$ ), bem como sua interação com a espécie (dorsal:  $F = 2,524$ ,  $df = 10$ ,  $p = 0,007$ ; lateral:  $F = 2,817$ ,  $df = 10$ ,  $p = 0,003$ ; ventral:  $F = 3,145$ ,  $df = 10$ ,  $p = 0,001$ ). Além disso, a alometria foi significativa para todas as vistas (dorsal:  $F = 8,64$ ,  $df = 1$ ;  $p = 0,001$ ; lateral:  $F = 6,4094$ ,  $df = 1$ ;  $p = 0,001$ ; ventral:  $F = 110,53$ ,  $df = 1$ ;  $p = 0,001$ ).



**Figura 5.** Box plot do tamanho do centróide do crânio para oito espécies de filostomídeos frugívoros. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum*; R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*.

### 3.1.2 Forma do crânio

Os dois primeiros componentes da PCA explicaram a variação da forma do crânio em 68,7% para a vista ventral, 50,2% para a vista dorsal e 47,4% para vista lateral (Tabela 3). O sexo foi um fator determinante na diferenciação da forma do crânio entre as espécies apenas para a vista lateral. A MANOVA com interação entre

a espécie e o local foi significativa para todas as vistas (Tabela 4), o que confirmou que a forma do crânio das espécies sofre influência da localidade geográfica. Para a vista lateral, o sexo não apresentou interação com a localidade.

**Tabela 3.** Proporção da variação na morfologia do crânio explicada pelos dois primeiros componentes principais da PCA.

Vista	PC1	PC2
Dorsal	0,290	0,212
Lateral	0,354	0,120
Ventral	0,548	0,138

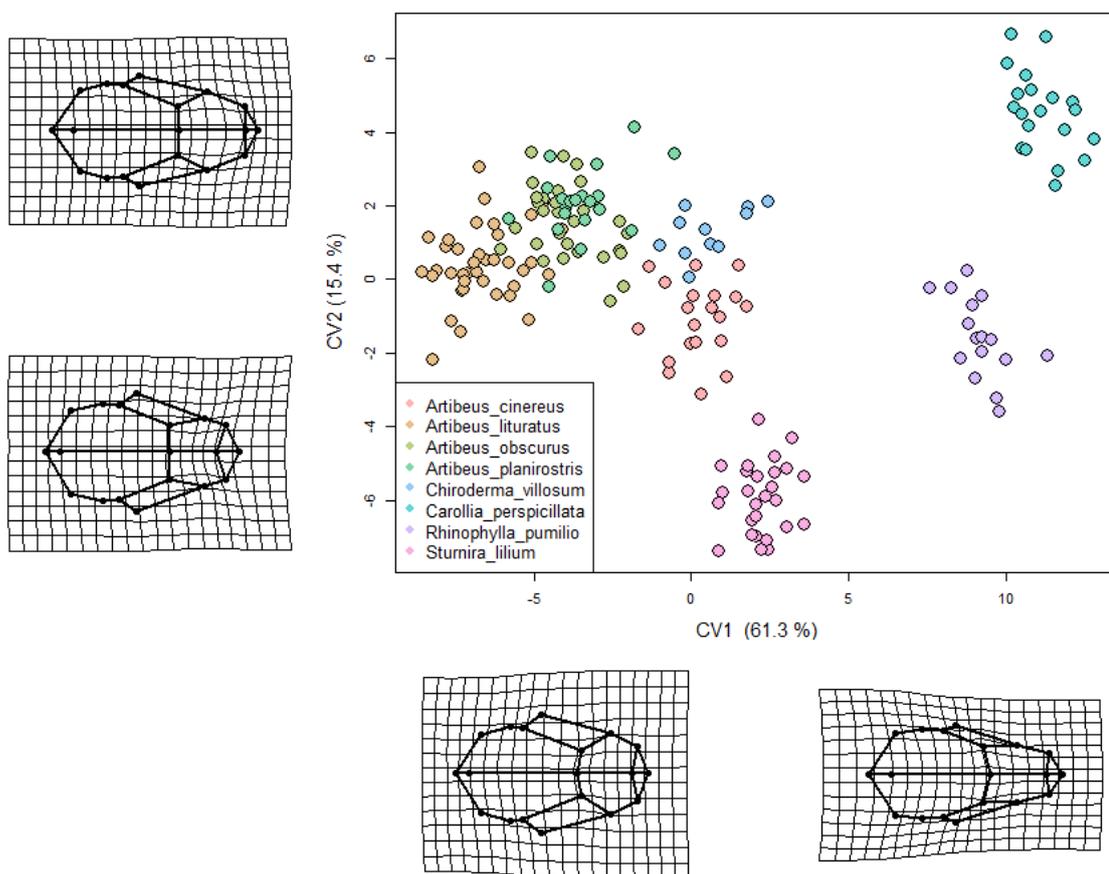
**Tabela 4.** Resultados da MANOVA com interação para a variação de forma entre espécies (n= 8), localidade geográfica e sexo nas vistas dorsal, ventral e lateral do crânio. Resultados significativos estão destacados em negrito.

Dorsal View				
	Df	Wilks' $\lambda$	F	P
Specie	7	0,000031	54,011	< <b>0,001</b>
Geo	6	0,026294	11,765	< <b>0,001</b>
Specie*Geo	10	0,280048	1,889	< <b>0,001</b>
Residuals	158			
Lateral View				
	Df	Wilks' $\lambda$	F	P
Specie	7	0,00023	41,978	< <b>0,001</b>
Geo	6	0,48167	1,991	< <b>0,001</b>
Sex	1	0,64575	8,290	< <b>0,001</b>
Specie*Geo	10	0,35525	1,708	< <b>0,001</b>
Specie*Sex	7	0,41774	2,054	< <b>0,001</b>
Geo*Sex	4	0,68116	1,533	<b>0,027</b>
Specie*Geo*Sex	2	0,85859	1,197	0,263
Residuals	144			
Ventral View				
	Df	Wilks' $\lambda$	F	P
Specie	7	0,00009	151,602	< <b>0,001</b>
Geo	6	0,02983	28,966	< <b>0,001</b>
Specie*Geo	10	0,79088	0,745	0,903
Residuals	158			

O resultado da MANOVA pareada indicou que é possível diferenciar a maioria das espécies avaliadas pela forma do crânio (Apêndice C – Tabela C2). *A. obscurus* e *A. planirostris* não se distinguiram pela forma em nenhuma das vistas (Apêndice C – Tabela C2). *A. obscurus* também não se diferenciou de *A. lituratus* na vista ventral

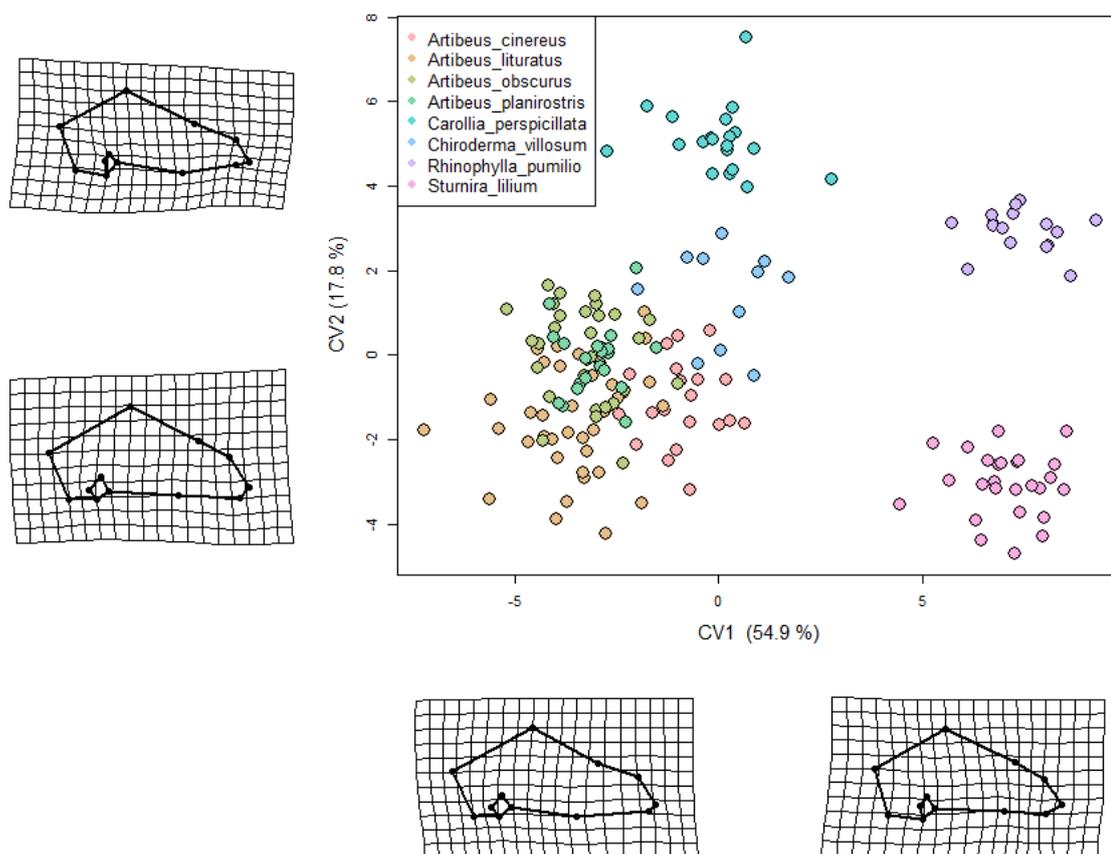
e este não se diferenciou de *A. planirostris* nesta mesma vista (Apêndice C – Tabela C2).

Para a vista dorsal, o CV1 contribuiu com 61,3% para a variação total e representou a variação na largura do rosto, especialmente o osso nasal. Na Figura 5, é possível observar que *A. lituratus* está em um dos extremos do eixo, apresentando o rosto alargado, enquanto no outro extremo encontra-se *C. perspicillata*, que apresenta a região do rosto mais estreita. Já o CV2 contribuiu com 15,4% da variação total e representou a variação no comprimento da região rostral, especialmente do osso nasal, com *S. lilium* em um extremo com o rosto mais encurtado, e *C. perspicillata* no outro, com essa região mais alongada.



**Figura 6.** Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da vista dorsal do crânio para oito espécies de filostomídeos frugívoros.

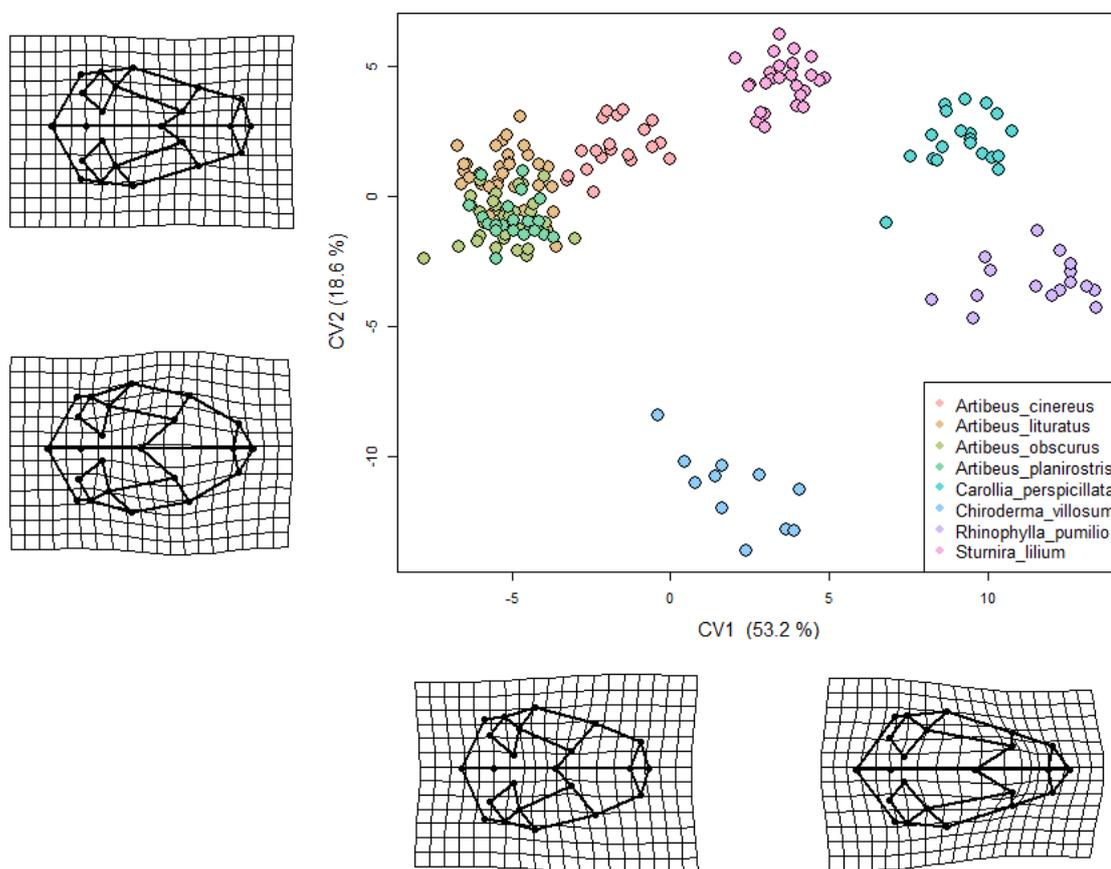
Para a vista lateral, o CV1 contribuiu com 54,5% para a variação total e representou a variação no comprimento da região rostral do crânio, especialmente a maxila. Na Figura 6, é possível observar que as espécies *S. lilium* e *R. pumilio* estão posicionadas em um dos extremos do eixo, com um encurtamento do rostro, enquanto no outro extremo encontra-se a espécie *A. lituratus*, que apresenta o osso nasal e a maxila mais alongados ântero-posteriormente. O CV2 contribuiu com 17,8% da variação total e representou a variação na altura da região anterior, especialmente do osso nasal, com *S. lilium* em um extremo com a região rostral mais alargada dorso-ventralmente, e *C. perspicillata* no outro, com um estreitamento dorsoventral da região rostral.



**Figura 7.** Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da vista lateral do crânio para oito espécies de filostomídeos frugívoros.

Por último, na vista ventral, o CV1 contribuiu com 53,2% para a variação total e representou a variação no comprimento do eixo ântero-posterior, com alterações na maxila e região occipital. Na Figura 7, é possível observar as espécies *C. villosum* e

*R. pumilio* em um dos extremo do eixo, apresentando a região rostral reduzida no eixo ântero-posterior em comparação a região neurocranial. Por outro lado, as espécies do gênero *Artibeus* estão no outro extremo do eixo e apresentam a expansão da região do rosto e um encurtamento no eixo antero-posterior da região occipital. O CV2 contribuiu com 18,6% da variação total e representou a variação na largura da região medial do crânio, especialmente o processo zigomático do osso temporal. *C. villosum* encontra-se em um dos extremos e seu crânio é caracterizado por ser mais alargado na região medial do crânio, com arcos zigomáticos bem desenvolvidos lateralmente. No outro extremo do CV2, encontram-se as outras sete espécies, com um ar zigomático menos proeminente lateralmente.



**Figura 8.** Análise de Variáveis Canônicas (CVA) da vista ventral do crânio para oito espécies de filostomídeos frugívoros.

## 3.2 Análises Filogenéticas Comparativas

### 3.2.1 Sinal Filogenético

Para a vista dorsal, a forma e o tamanho apresentaram sinal filogenético. Para as vistas lateral e ventral, apenas o tamanho apresentou sinal filogenético (Tabela 5). Todas as variáveis com sinal filogenético significativo apresentaram  $K < 1$ , o que indica que espécies proximamente relacionadas se parecem menos do que o esperado sob um modelo de evolução por BM para essas variáveis.

**Tabela 5.** Sinal filogenético das variáveis forma e tamanho das vistas dorsal, lateral e ventral do crânio de oito espécies de morcegos filostomídeos frugívoros (*Artibeus cinereus*; *Artibeus lituratus*; *Artibeus planirostris*; *Artibeus obscurus*; *Carollia perspicillata*; *Chiroderma villosum*; *Rhinophylla pumilio*; *Sturnira lilium*). Resultados significativos estão destacados em negrito.

	Size		Shape	
	Blomsberg's K	<i>p</i>	Blomsberg's K	P
Vista Dorsal	0,890	<b>0,038</b>	0,688	<b>0,002</b>
Vista Lateral	0,890	<b>0,045</b>	0,316	0,382
Vista Ventral	0,888	<b>0,046</b>	0,266	0,975

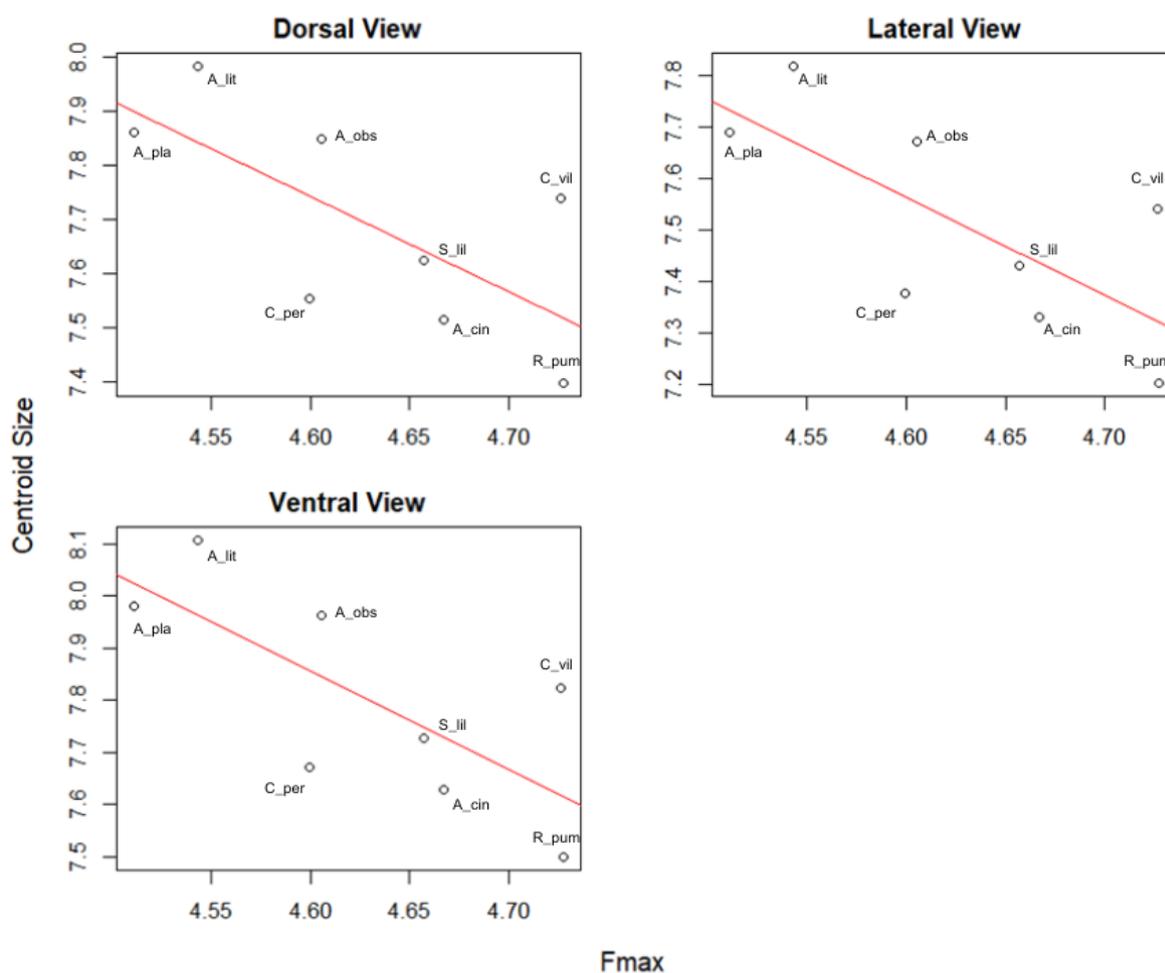
As variáveis de frequência inicial (SF), pico de frequência (PF) e *sweep rate* (SR) apresentaram sinal filogenético, com um  $K < 1$ , indicando que espécies proximamente relacionadas se parecem menos do que o esperado sob um modelo de evolução por BM (Tabela 6). Em relação ao tipo de emissão, a estatística *D* demonstrou que está filogeneticamente agrupado (estatística *D*: -3,613; Probability of *D* resulting from Brownian phylogenetic structure: 0,938) ou seja, espécies mais próximas filogeneticamente apresentaram tipo de emissão semelhante.

**Tabela 6.** Sinal filogenético dos parâmetros de ecolocalização de oito espécies de morcegos filostomídeos (*Artibeus lituratus*, *Artibeus planirostris*, *Artibeus obscurus*, *Artibeus cinereus*, *Carollia perspicillata*, *Chiroderma villosum*, *Rhinophylla pumilio*, *Sturnira lilium*). Resultados significativos estão destacados em negrito.

	Blomsberg's K	<i>p</i>
Start frequency	0,856	<b>0,042</b>
End Frequency	0,766	0,126
Peak Frequency	0,880	<b>0,043</b>
Fmax	0,666	0,152
Fmin	0,637	0,220
Dur	1,021	0,073
BW	0,656	0,161
SR	0,995	<b>0,035</b>

### 3.2.2 Correlação entre a morfologia do crânio e os parâmetros de ecolocalização

Ao testar a correlação entre o tamanho do crânio (tamanho do centroide) e os parâmetros de ecolocalização, a única variável que apresentou correlação com o tamanho do crânio foi a frequência máxima (Fmax) (Tabela 7). A correlação foi significativa e negativa para as três vistas, ou seja, espécies com crânios maiores tenderam a apresentar frequências máximas menores no seu chamado, como é possível visualizar na Figura 8.



**Figura 9.** Correlação entre o tamanho do centroide do crânio ( $\log_{10}$ ) e a frequência máxima do chamado de ecolocalização ( $\log_{10}$ ) para filostomídeos frugívoros ( $n=8$ ). A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum*; R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*.

**Tabela 7.** Correlação entre o tamanho do crânio (log10 do tamanho do centroide) e variáveis de ecolocalização (transformadas em log10) resultantes do modelo PGLS, para três vistas do crânio de espécies frugívoras da família Phyllostomidae (n= 8). Coeficientes: valor t (t), lamda ( $\lambda$ ) e significância (p). Resultados significativos estão destacados em negrito.

	Tamanho								
	Dorsal			Lateral			Ventral		
	T	$\lambda$	P	T	$\lambda$	p	t	$\lambda$	p
Frequência inicial (SF)	-1,807	0,000	0,121	-1,939	0,000	0,101	-1,996	0,000	0,093
Frequência final (EF)	0,209	0,899	0,841	0,132	0,861	0,900	0,099	0,865	0,924
Pico de frequência (PF)	-1,552	0,000	0,171	-1,652	0,000	0,150	-1,700	0,000	0,140
Frequência máxima (Fmax)	-2,382	0,000	<b>0,050</b>	-2,558	0,000	<b>0,043</b>	-2,624	0,000	<b>0,039</b>
Frequência mínima (Fmin)	-0,841	1,000	0,432	-0,937	1,000	0,385	-0,966	1,000	0,371
Duração (D)	-0,043	0,885	0,967	0,118	0,771	0,909	0,093	0,800	0,929
Largura de banda (BW)	-1,784	0,541	0,125	-1,803	0,542	0,121	-1,764	0,569	0,128
Sweep rate (SR)	-1,424	0,982	0,204	-1,463	0,969	0,199	-1,447	0,966	0,198
Tipo de emissão	0,027	0,854	0,979	0,068	0,816	0,948	0,065	0,828	0,950

**Tabela 8.** Variância explicada pelas variáveis de ecolocalização ( $R^2$ ) e significância ( $p$ ) para os modelos OLS e PGLS. Modelos significativos estão destacados em negrito.

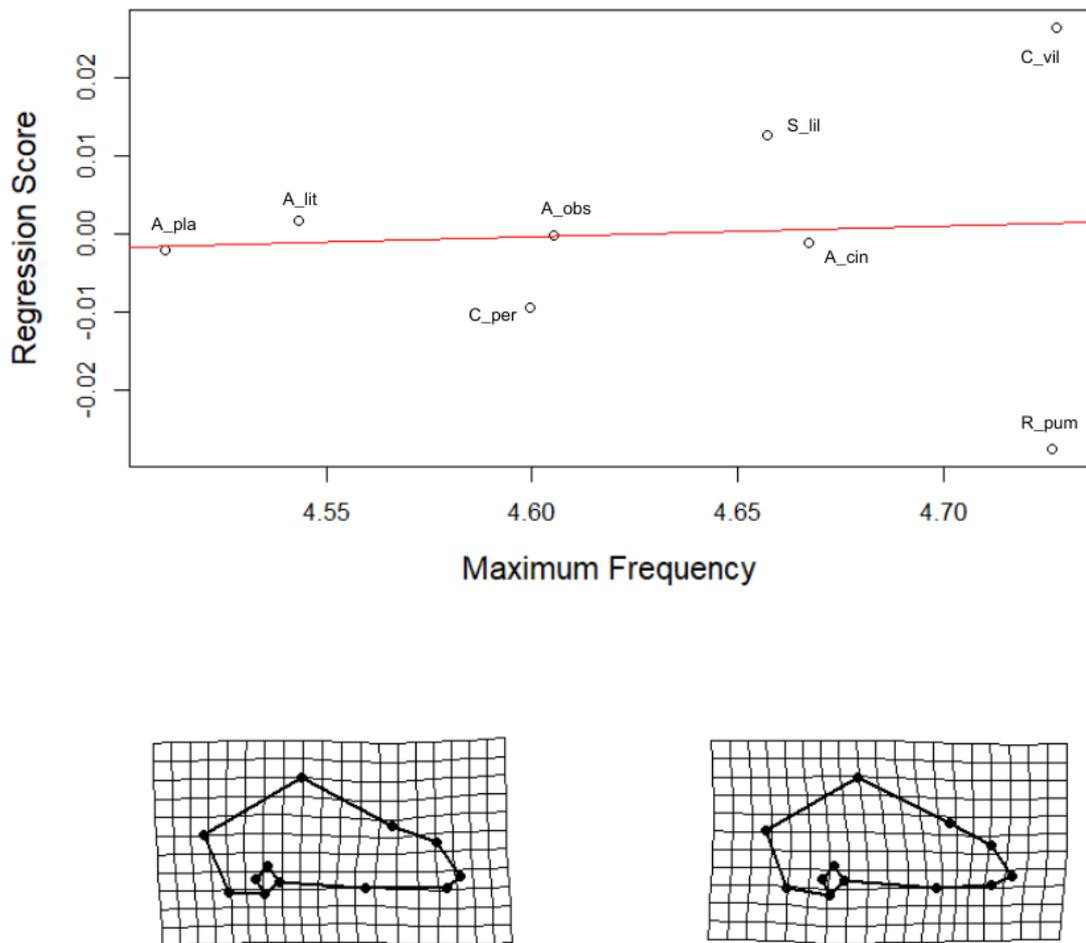
	Forma											
	Dorsal**				Lateral				Ventral			
	R <sup>2</sup> - OLS	p	R <sup>2</sup> - PGLS	p	R <sup>2</sup> - OLS	p	R <sup>2</sup> - PGLS	p	R <sup>2</sup> - OLS	p	R <sup>2</sup> - PGLS	p
Frequência inicial (SF)**	0,242	0,088	0,239	0,198	0,267	0,072	0,241	0,198	0,244	0,138	0,237	0,202
Frequência final (EF)	0,262	0,059	0,062	0,572	0,178	0,252	0,065	0,554	0,154	0,327	0,063	0,569
Pico de frequência (PF)**	0,239	0,089	0,218	0,232	0,251	0,087	0,218	0,234	0,244	0,133	0,215	0,241
Frequência máxima (Fmax)	0,213	0,169	0,047	0,622	0,266	0,071	0,049	0,604	0,217	0,191	0,049	0,619
Frequência mínima (Fmin)	0,234	0,109	0,260	0,168	0,179	0,240	0,260	0,171	0,160	0,333	0,254	0,173
Duração (D)	0,112	0,611	0,133	0,384	0,201	0,164	0,133	0,382	0,133	0,460	0,131	0,393
Largura de banda (BW)	0,113	0,622	0,015	0,853	0,981	<b>0,012</b>	0,015	0,820	0,259	0,124	0,013	0,875
Sweep rate (SR)**	0,114	0,606	0,005	0,981	0,277	0,058	0,003	0,990	0,274	0,098	0,002	0,785
Tipo de emissão**	0,206	0,118	0,337	0,139	0,396	0,008	0,341	0,139	0,528	0,022	0,334	0,141

**Tabela 9.** Variância explicada pelas variáveis de ecolocalização ( $R^2$ ) e significância (p) para os modelos OLS e PGLS. Modelos significativos estão destacados em negrito.

\* Modelo considera a alometria ( $\log_{10}$  do tamanho do centroide como um fator fixo) e a interação entre a variável de ecolocalização e o tamanho do crânio ( $\log_{10}$  tamanho do centroide:variável de ecolocalização).

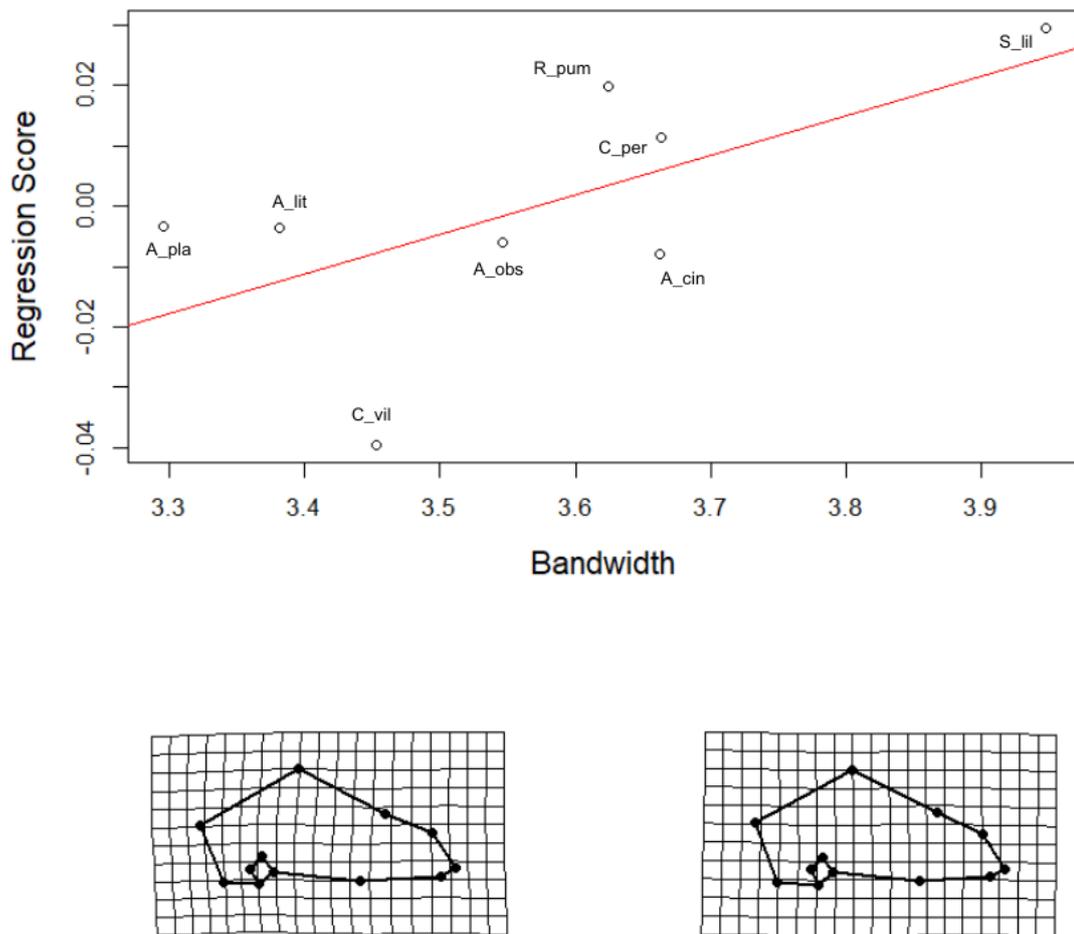
\*\* Variáveis que apresentam sinal filogenético.

	Forma*											
	Dorsal**				Lateral				Ventral			
	R <sup>2</sup> - OLS	p	R <sup>2</sup> - PGLS	p	R <sup>2</sup> - OLS	p	R <sup>2</sup> - PGLS	p	R <sup>2</sup> - OLS	p	R <sup>2</sup> - PGLS	p
Frequência inicial (SF)**	0,242	0,044	0,225	0,161	0,265	<b>0,028</b>	0,241	0,146	0,244	0,076	0,237	0,151
Frequência final (EF)	0,262	<b>0,013</b>	0,061	0,535	0,178	0,053	0,065	0,557	0,154	0,105	0,063	0,526
Pico de frequência (PF)**	0,239	0,052	0,194	0,218	0,251	<b>0,029</b>	0,219	0,203	0,244	0,054	0,215	0,204
Frequência máxima (Fmax)	0,213	0,094	0,051	0,439	0,266	<b>0,049</b>	0,053	0,439	0,217	0,106	0,049	0,458
Frequência mínima (Fmin)	0,234	0,063	0,233	0,190	0,179	0,089	0,233	0,212	0,160	0,102	0,254	0,185
Duração (D)	0,112	0,574	0,133	0,265	0,201	0,051	0,109	0,333	0,133	0,287	0,130	0,294
Largura de banda (BW)	0,113	0,629	0,015	0,807	0,326	<b>0,012</b>	0,015	0,800	0,259	0,085	0,013	0,842
Sweep rate (SR)**	0,115	0,647	0,005	0,936	0,277	0,059	0,003	0,959	0,274	0,069	0,002	0,999
Tipo de emissão**	0,206	0,202	0,337	0,167	0,397	<b>0,012</b>	0,341	0,176	0,528	<b>0,010</b>	0,333	0,184



**Figura 10.** Correlação entre a forma for crânio (descrita pelo componente univariado regression score) e a frequência máxima do chamado de ecolocalização (transformada em  $\log_{10}$ ) para oito espécies de filostomídeos frugívoros. A deformação do crânio mostra a variação predita pelo modelo OLS relacionada ao valor mínimo (esquerda) e ao valor máximo (direita) da variável de ecolocalização. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum*; R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*.

Há uma correlação da forma do crânio com a frequência máxima e a largura de banda (Tabela 9), a partir dos modelos que consideram a alometria. Observamos que morcegos que emitem frequências maiores tenderam a apresentar o rostro mais curto em relação aos morcegos com frequências menores (Figura 9). Para a largura de banda, observamos que morcegos com chamados de banda mais larga apresentaram maxilas mais curtas (Figura 10).



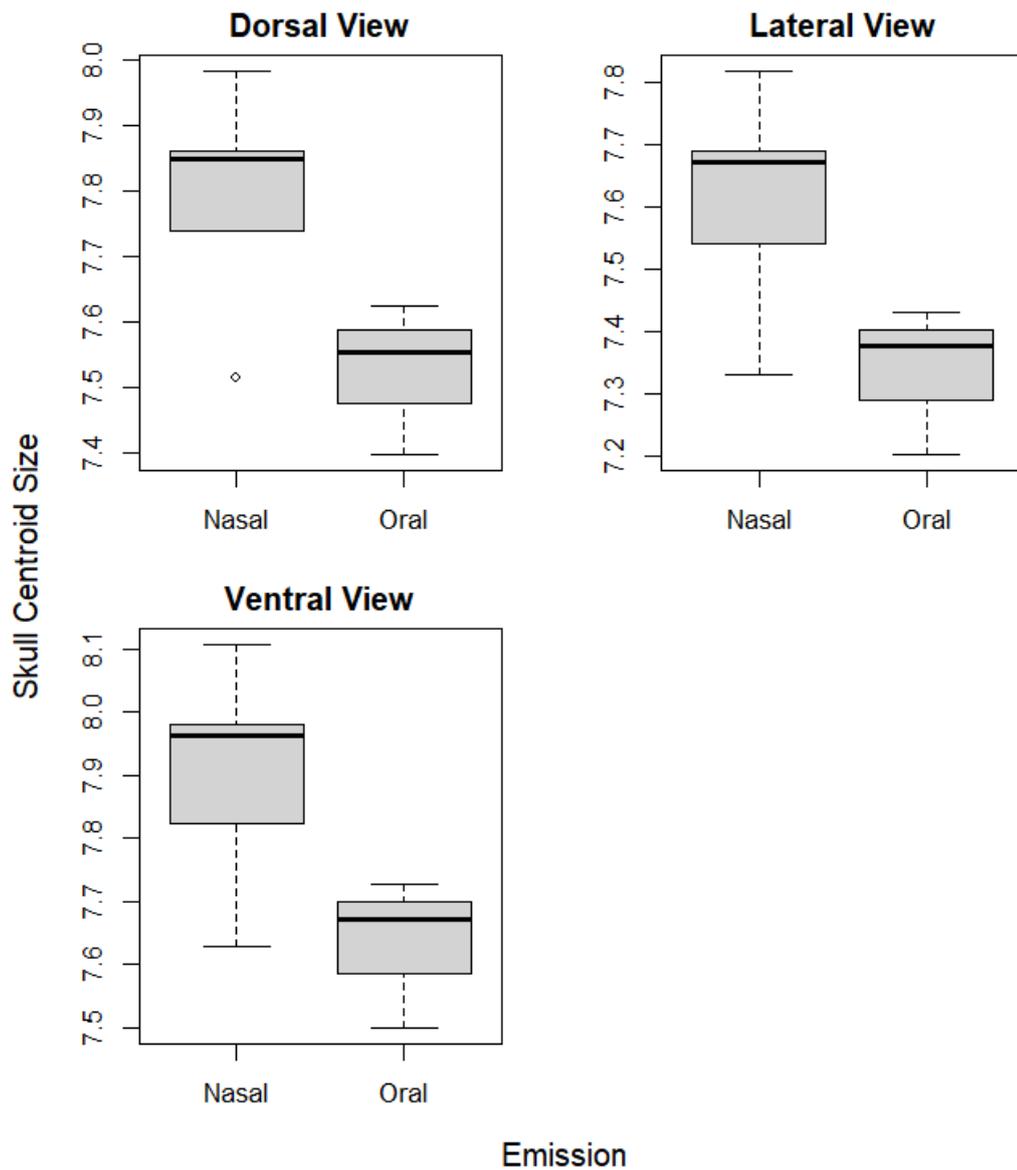
**Figura 11.** Correlação entre a forma for crânio (descrita pelo componente univariado regression score) e a largura de banda do chamado de ecolocalização (transformada em  $\log_{10}$ ) para oito espécies de filostomídeos frugívoros. A deformação do crânio mostra a variação predita pelo modelo OLS relacionada ao valor mínimo (esquerda) e ao valor máximo (direita) da variável de ecolocalização. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum*; R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*.

### 3.3 Tipo de Emissão

Em relação ao tamanho dos crânios ( $\log_{10}$ \_Csize), houve diferença significativa entre os emissores nasais e orais, sendo que os primeiros apresentaram crânios maiores em relação aos emissores orais para as três vistas (Tabela 10; Figura 11).

**Tabela 10.** Resultado do teste de Kruskal-Wallis para o tamanho do crânio (log10 do tamanho do centroide) entre as espécies emisoras orais e nasais (*Artibeus lituratus*, *Artibeus planirostris*, *Artibeus obscurus*, *Artibeus cinereus*, *Carollia perspicillata*, *Chiroderma villosum*, *Rhinophylla pumilio*, *Sturnira lilum*). Resultados significativos estão destacados em negrito.

View	Kruskal-Wallis		
	$\chi^2$	df	<i>P</i>
Dorsal	71,269	1	<b>&lt; 0,001</b>
Lateral	70,87	1	<b>&lt; 0,001</b>
Ventral	71,319	1	<b>&lt; 0,001</b>



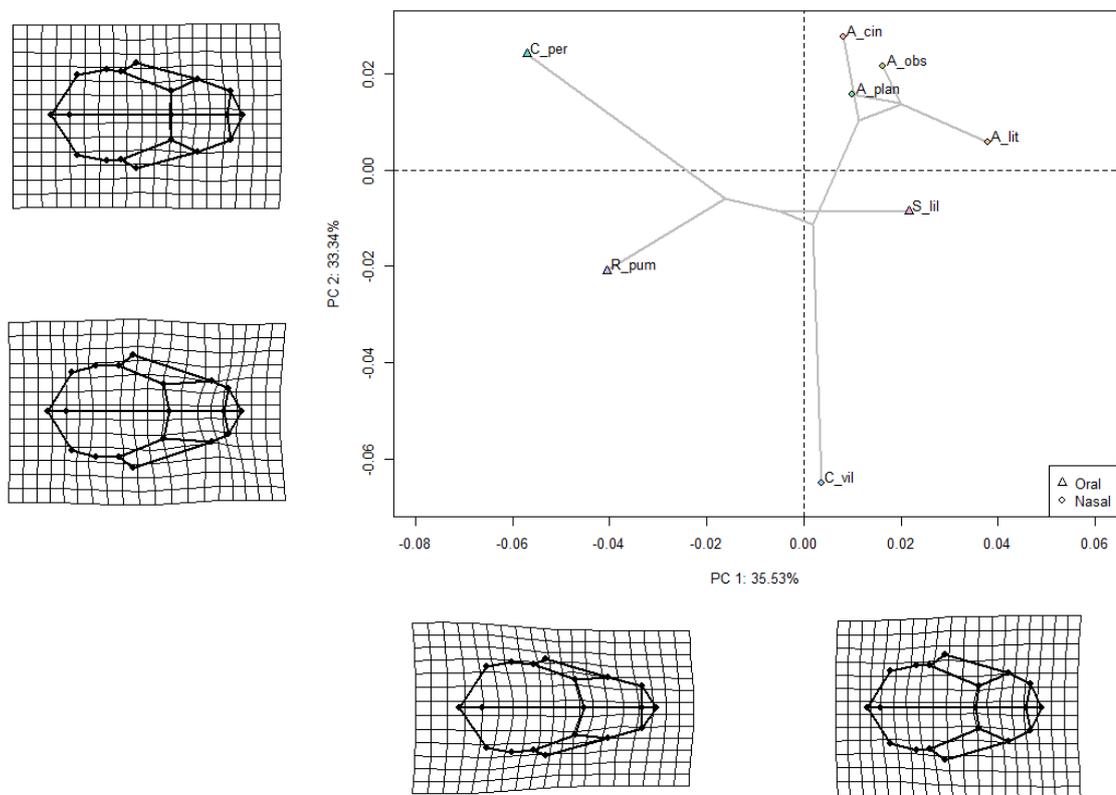
**Figura 12.** Box plots da variação no tamanho do centroide (log10) do crânio de filostomídeos frugívoros (n= 8) nas vistas dorsal, lateral e ventral (*Artibeus lituratus*, *Artibeus planirostris*, *Artibeus obscurus*, *Artibeus cinereus*, *Carollia perspicillata*, *Chiroderma villosum*, *Rhinophylla pumilio*, *Sturnira lilum*).

A PCA da vista dorsal resumiu 35,5% da variação na forma do crânio no PC1 e 33,3% no PC2, mas ambos os eixos não diferenciaram o tipo de emissão de forma significativa (Tabela 11; Figura 12). Na PCA para a vista lateral (Figura 13), o PC1 resumiu 48,5% da variação e diferenciou os emissores nasais dos orais, mas o tipo de emissão explicou apenas 4,3% da variação (Tabela 11). Essa diferença se deu pelo alongamento da maxila e, conseqüentemente, um aumento no rosto dos emissores nasais. O PC2 resumiu 18,8% da variação, mas não diferenciou os

grupos (Tabela 11). Para a vista ventral (Figura 14), o PC1 sumarizou 62,6% da variação e explicou 6,3% da diferença entre os grupos (Tabela 11). Nessa vista, os emissores orais apresentaram um palato mais alongado e uma região nasal mais curta e estreita em relação aos emissores nasais. O PC2 sumarizou 14,3% da variação, mas não diferenciou os grupos de forma significativa. Assim, os crânios dos emissores nasais apresentam o rosto mais alargado e expandido em relação aos emissores orais.

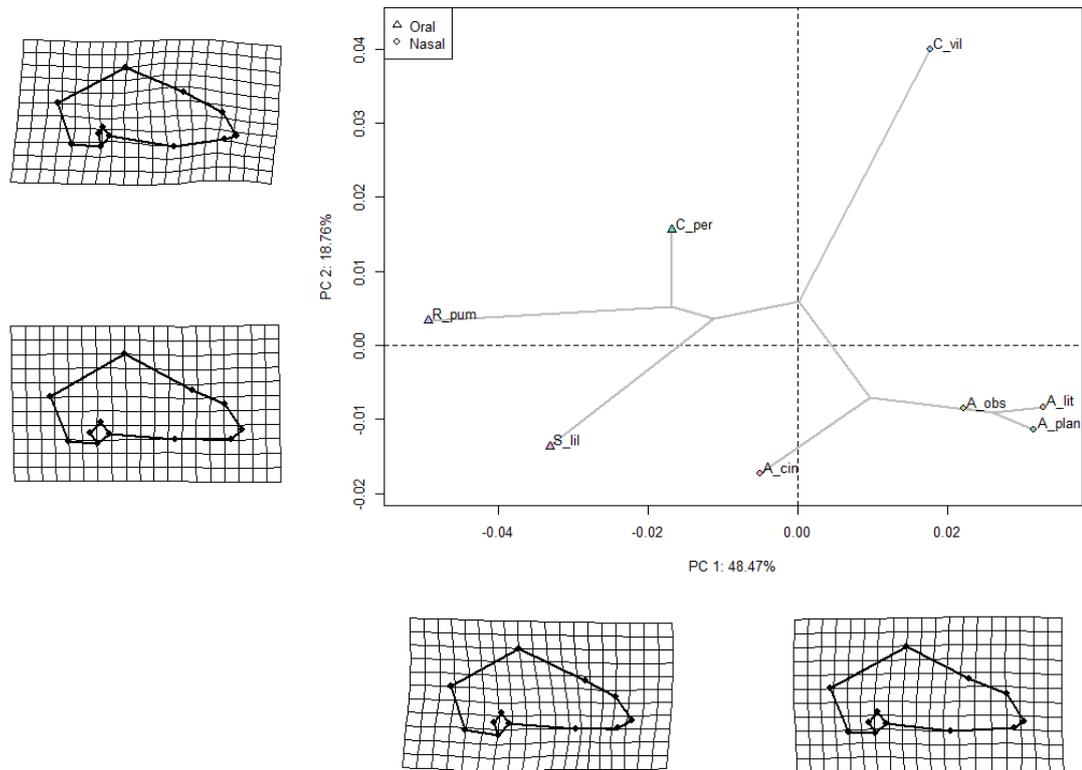
**Tabela 11.** Variância da forma do crânio presente nos PC1 e PC2 explicada pelo tipo de emissão ( $R^2$ ) e significância estatística ( $p$ ) dos modelos OLS e PGLS que incluem oito espécies de filostomídeos frugívoros. Resultados significativos estão destacados em negrito.

	Forma – PC1				Forma – PC2			
	R <sup>2</sup> -OLS	p	R <sup>2</sup> -PGLS	p	R <sup>2</sup> -OLS	p	R <sup>2</sup> -PGLS	p
Dorsal	0,003	0,080	0,009	0,280	0,000	0,922	0,002	0,737
Lateral	0,005	0,003	0,042	<b>0,003</b>	0,000	0,855	0,001	0,647
Ventral	0,016	0,001	0,063	<b>0,020</b>	0,000	0,756	0,005	0,479

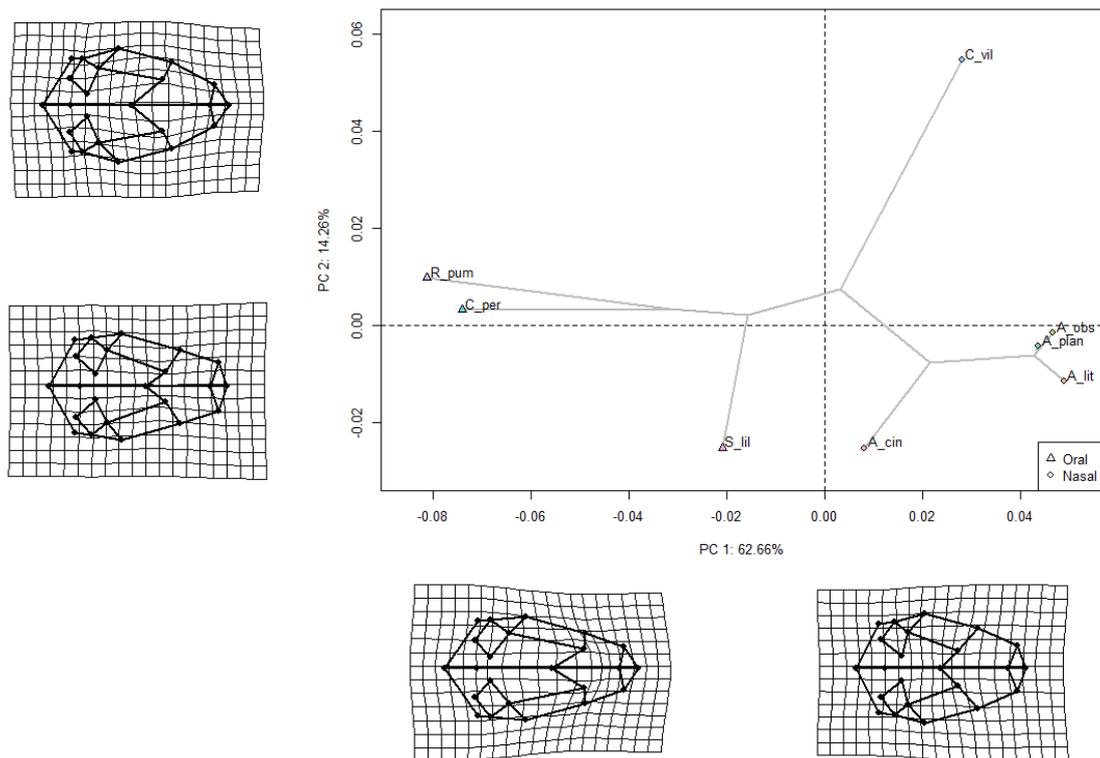


**Figura 13.** Análise de Componentes Principais (PCA) para a vista dorsal do crânio de oito espécies de filostomídeos frugívoros. A deformação do crânio foi plotada a partir da variação máxima e mínima de cada componente. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*;

A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum* R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*.



**Figura 14.** Análise de Componentes Principais (PCA) para a vista lateral do crânio de oito espécies de filostomídeos frugívoros. A deformação do crânio foi plotada a partir da variação máxima e mínima de cada componente. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum* R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*.



**Figura 15.** Análise de Componentes Principais (PCA) para a vista ventral do crânio de oito espécies de filostomídeos frugívoros. A deformação do crânio foi plotada a partir da variação máxima e mínima de cada componente. A\_cin: *Artibeus cinereus*; A\_lit: *Artibeus lituratus*; A\_pla: *Artibeus planirostris*; A\_obs: *Artibeus obscurus*; C\_per: *Carollia perspicillata*; C\_vil: *Chiroderma villosum* R\_pum: *Rhinophylla pumilio*; S\_lil: *Sturnira lilium*.

O modelo PGLS não apontou correlação entre o tamanho e o tipo de emissão para nenhuma das vistas (dorsal:  $t= 0,027$ ,  $\lambda= 0,854$ ,  $p= 0,979$ ; lateral:  $t= 0,068$ ,  $\lambda= 0,816$ ,  $p= 0,948$ ; ventral:  $t= 0,065$ ,  $\lambda= 0,828$ ,  $p= 0,950$ ). Em relação aos modelos PGLS testados para forma, não foi encontrada correlação entre a forma do crânio e o tipo de emissão (dorsal:  $R^2= 0,172$ ,  $p= 0,280$ ; lateral:  $R^2= 0,022$ ,  $p= 0,751$ ; ventral:  $R^2= 0,186$ ,  $p= 0,217$ ).

## 4. Discussão

### 4.1 Influência do sexo e da localização geográfica na morfologia do crânio

O dimorfismo sexual é a condição em que os machos e fêmeas de uma mesma espécie podem ser distinguidos a partir de uma característica específica (Andersson, 1994). Ela pode surgir em uma espécie devido à competição intraespecífica por

recursos, ou, ainda, devido a características comportamentais de cada sexo (Hedrick, 2021). O dimorfismo sexual em crânio de Phyllostomidae é recorrente, inclusive para as espécies-alvo deste trabalho (e.g. *A. lituratus*, *A. planirostris*, *C. perspicillata*) (McLellan, 1984; Willig and Hollander, 1995; Hedrick, 2021). Observamos que o sexo foi uma característica que influenciou na forma do crânio, mas não no tamanho, o que sugere que as espécies podem apresentar dimorfismo sexual associada à forma do crânio. Espécies do gênero *Artibeus* por exemplo, apresentam dimorfismo sexual no crânio possivelmente atrelado ao comportamento ecológico e particionamento de nicho entre os sexos (Hedrick, 2021). Os machos forrageiam principalmente próximo aos pousos para defender os abrigos e as fêmeas se deslocam para mais longe (Morrison, 1979). Enquanto os machos devem consumir frutos disponíveis próximo aos abrigos, as fêmeas têm oportunidade de procurar recursos de melhor qualidade, o que poderia provocar pressões seletivas diferentes nos crânios (Hedrick, 2021).

A localidade geográfica também apresentou influência na morfologia do crânio, tanto na forma quanto no tamanho. Pressões ambientais desenvolvem um papel importante na determinação de diferenças nas características craniais e na distribuição geográfica das espécies (Marchán-Rivadeneira *et al.*, 2012). Hedrick (2021), por exemplo, encontrou uma variação morfológica no crânio de *A. lituratus* em resposta à variação geográfica, provavelmente relacionadas a fatores ecológicos locais, como a sazonalidade e a precipitação. As espécies avaliadas neste trabalho apresentam uma ampla distribuição geográfica ao longo do Neotrópico e por diferentes biomas (e.g. Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica). Animais amplamente distribuídos podem apresentar variações morfológicas associadas a essa distribuição, devido à latitude e fatores ambientais associados a ela (Regra de Bergmann – Bergmann, 1847), à altitude (Velazco *et al.*, 2023), a fatores locais, como a sazonalidade e precipitação (Marchán-Rivadeneira *et al.*, 2012), a abundância e a disponibilidade de recursos no ambiente (Resource's rule – McNab, 2010).

Além disso, encontramos uma interação entre a localidade geográfica e o sexo na diferenciação do crânio entre as espécies. Esse resultado pode indicar que populações diferentes podem sofrer com pressões seletivas distintas e levar a um nível de dimorfismo sexual diferente (Willig and Hollander, 1995). Por exemplo, Willig e Hollander (1995) encontraram que *A. planirostris* apresenta dimorfismo sexual no crânio e que a diferença entre os sexos foi específica para cada população de habitats

diferentes. Assim, a variação intersexual não é independente do habitat e essa interação deve ser considerada ao investigar a variação morfológica das espécies.

Dessa forma, observamos que a variação na morfologia do crânio devido ao dimorfismo sexual, à localidade geográfica e a interação entre essas variáveis, influenciou na diferenciação do crânio entre as espécies. Apesar do objetivo do presente trabalho não ser avaliar a variação geográfica ou o dimorfismo sexual presentes no crânio, elas são características que contribuem para sua variação morfológica, portanto, devem ser considerados e discutidos ao se avaliar padrões morfológicos entre táxons.

## **4.2 Correlação entre a morfologia do crânio e parâmetros de ecolocalização**

### **4.2.1 Relação entre a morfologia do crânio e a frequência máxima do chamado de ecolocalização**

Dos parâmetros de ecolocalização avaliados neste trabalho, apenas a frequência máxima apresentou correlação com o tamanho do crânio. Encontramos uma correlação significativa e negativa entre a frequência máxima e o tamanho do crânio, ou seja, as espécies com crânios maiores tenderam a emitir uma frequência máxima menor em relação às espécies com crânios menores. A hipótese de que a frequência se correlaciona de forma negativa com a massa corporal é denominada “hipótese alométrica” (Thompson, 1961) e foi testada em diversos táxons de vertebrados (e.g. anuros, aves, odontocetos) (Ryan, 1985; Ryan and Brenowitz, 1985; Jensen *et al.*, 2018). Os trabalhos com morcegos geralmente utilizam a frequência de máxima energia (*peak frequency*) para testar essa relação, principalmente com foco nas espécies insetívoras (Jones, 1999; Giacomini, 2020). López-Cuamatzi *et al.* (2020) e Giacomini (2020) não encontraram efeito alométrico no pico de frequência para morcegos não-insetívoros, mas ambos utilizaram espécies com outras dietas além da frugivoria (e.g. hematófagos, carnívoros, nectarívoros, onívoros). Por outro lado, quando incluído apenas filostomídeos frugívoros, Giacomini (2020) encontrou uma forte correlação negativa entre o pico de frequência e o comprimento e a largura da maxila. Geralmente, é esperado que o crânio dos morcegos frugívoros sofra uma pressão seletiva menor pela ecolocalização do que os insetívoros, visto que aqueles utilizam outras fontes sensoriais, além da ecolocalização, para a busca de alimento,

como a visão e o olfato (Korine and Kalko, 2005; Gutierrez *et al.* 2014; Leiser-Miller and Santana, 2021). Porém, resultados contrários sugerem que uma possível adaptação da folha nasal ao pico de frequência poderia afetar de maneira indireta as estruturas ósseas que a suportam, como por exemplo a maxila (Giacomini, 2020).

Nossos resultados corroboram com estudos anteriores que demonstram que não há dimensionamento do pico de frequência pelo tamanho do morcego em filostomídeos frugívoros (Jones, 1999; Leiser-Miller and Santana, 2021). Por outro lado, encontramos um dimensionamento da frequência máxima pelo tamanho do crânio. Morcegos com cordas vocais mais grossas e câmaras de ressonância maiores estão limitados a produzirem chamados com frequência menor (Pye, 1979), o que poderia restringir o valor máximo da frequência. Outra hipótese seria a de que morcegos menores estariam sujeitos a ecolocalizar em altas frequências para alcançar um direcionamento eficiente do som, já que o feixe do chamado aumenta com a diminuição do tamanho do emissor (Jakobsen *et al.*, 2013b).

Leiser-Miller e Santana (2021) também encontraram uma correlação negativa entre a frequência máxima e o tamanho corporal para filostomídeos (insetívoros e não-insetívoros), mas o mesmo não foi visto para o pico de frequência. Acredita-se que, pelo fato dos filostomídeos apresentarem chamados de frequência modulada (FM), a pressão seletiva no chamado de ecolocalização pode ter sido atenuada. Dessa forma, alguns parâmetros, como a frequência máxima, podem ser restringidos por limitações físicas da produção do som, enquanto outros, como o pico de frequência, podem ser mais plásticos para corresponder às demandas ecológicas (e.g. forrageamento, detecção de presas) (Jacobs *et al.*, 2007; Leiser-Miller and Santana, 2021).

A forma do crânio apresentou correlação com a frequência máxima e com a largura de banda. Nossos resultados indicam que filostomídeos frugívoros que emitem frequências mais altas terão um rosto e maxila mais encurtados. Um resultado semelhante para o grupo foi encontrado por Giacomini (2020), que também se repetiu para outros nichos ecológicos (com exceção para algumas espécies de Vespertilionidae). O encurtamento da maxila correlacionado com chamados de banda larga maiores provavelmente é uma consequência da correlação encontrada para a frequência máxima, que, quanto maior, tende a aumentar a largura de banda. A relação entre o alongamento e encurtamento do rosto e a frequência pode ser

explicada por um princípio físico das ondas, indicando que a forma da cavidade nasal influencia no efeito de ressonância do chamado para os emissores nasais (Giacomini, 2020). Outra possível explicação está relacionada a um princípio mecânico, a partir do qual as adaptações morfológicas do crânio para a frequência podem ser um resultado indireto de pressões seletivas exercidas por músculos envolvidos na ecolocalização (Giacomini, 2020), o que explicaria o efeito alométrico em emissores orais.

#### 4.2.2 Relação entre a forma e o chamado de ecolocalização

O fato de não encontrarmos correlação da forma do crânio com as outras variáveis de frequência e de tempo do chamado, pode ser explicada pelo fato de haver uma forte influência da dieta na evolução do crânio de morcegos filostomídeos. A morfologia e biomecânica do crânio de morcegos refletem a dieta e comportamentos usados na aquisição e processamento do alimento (Santana *et al.*, 2012). Filostomídeos apresentam uma alta diversidade de hábitos alimentares, associados a uma extensa divergência morfológica no crânio (Nogueira *et al.*, 2009).

De maneira geral, a variação no crânio de Chiroptera se deu mais pela ecolocalização do que pela dieta (Arbour *et al.*, 2019). Uma exceção foi a família Phyllostomidae, que sofreu uma pressão seletiva da ecolocalização cedo na sua evolução, mas, a partir das radiações adaptativas facilitadas por novas oportunidades ecológicas encontradas no Neotrópico, o crânio e a mandíbula teriam evoluído paralelamente sob as pressões desses novos nichos (Arbour *et al.*, 2019). A passagem de uma dieta ancestral insetívora para uma mais especializada (e.g. frugívora, carnívora, nectarívora) teria demandado adaptações no crânio para aumentar a eficiência e diminuir os gastos energéticos associados à alimentação.

A dureza do alimento, por exemplo, é um dos aspectos relacionados à dieta que tiveram um impacto significativo no tamanho e forma dos crânios dos filostomídeos (Santana *et al.*, 2012). Crânios com rostro mais curto e alargado apresentam forças de mordidas maiores, pois proporcionam uma aderência robusta para os músculos mastigatórios, facilitando o consumo de presas mais duras (Nogueira *et al.*, 2009; Santana *et al.*, 2012). Isso explicaria porque a espécie *C.*

*villosum* apresenta um desvio evidente nos modelos de correlação entre a forma do crânio e os parâmetros de ecolocalização, bem como porque ela se distancia das outras espécies nos gráficos de PCA. A espécie é especializada, além de frutos, no consumo de sementes (Nogueira and Peracchi, 2003). Ela se discrimina de outros frugívoros pelo desenvolvimento de características associadas ao masseter (e.g. altura do arco zigomático anterior), à dentição e ao ângulo de abertura da boca, o que corrobora com a evolução da durofagia no grupo (Nogueira *et al.*, 2005). Nossos resultados demonstram que a espécie possui um alargamento do crânio na região do arco zigomático anterior e um menor ângulo de inflexão entre o osso frontal e o osso nasal na vista lateral, características possivelmente associadas à inserção de músculos mastigatórios.

Além dos fatores evolutivos que influenciam na morfologia do crânio, diversas variáveis podem determinar o design do chamado de ecolocalização. Ele varia de acordo com a tarefa que o morcego realiza, ou seja, os chamados de forrageamento diferem daqueles emitidos na captura de presas (Schnitzler and Kalko, 2001). Também existe uma relação entre a ecolocalização e o contexto ecológico ao qual o morcego está inserido, incluindo a dieta, o hábito de forrageamento e a estrutura do habitat (Schnitzler and Kalko, 2001). Demandas ecológicas similares teriam levado ao surgimento de convergências evolutivas no design do chamado, de modo que morcegos de uma mesma guilda apresentem designs similares para o chamado - "Vocal plasticity hypothesis" (Schnitzler and Kalko, 2001).

A capacidade que os morcegos apresentam de alterar a estrutura do chamado conforme as pressões do ambiente indica que existe uma plasticidade nesse comportamento (Schnitzler and Kalko, 2001; Oliveira *et al.*, 2018). Morcegos que apresentam um comportamento de forrageamento flexível, por exemplo, capazes de forragear em mais de um tipo de ambiente, possuem a habilidade de ajustar os parâmetros de ecolocalização de acordo com o ambiente (Schnitzler and Kalko, 2001). Essa capacidade foi comprovada para morcegos insetívoros (e.g. *Molossops* sp.) (Oliveira *et al.*, 2018). Kiai *et al.* (2023) demonstraram que *C. perspicillata* é capaz de ajustar os parâmetros temporais do chamado para evitar interferências sonoras. Assim, o fato de não encontramos correlação entre a morfologia do crânio e os parâmetros da ecolocalização (exceto para a frequência máxima e largura de banda), sugere que, de modo geral, eles podem ser muito mais plásticos do que delimitados

por limitações físicas das estruturas morfológicas cranianas e que a dieta influenciou mais a morfologia do crânio do que as pressões seletivas associadas à ecolocalização.

Também é válido considerar que, por trabalharmos com um grupo pequeno de espécies, os resultados apresentados não necessariamente serão encontrados para outros táxons, visto que pressões evolutivas associadas à ecolocalização podem ser diferentes entre grupos de Chiroptera (Giacomini *et al.*, 2021). No trabalho de Giacomini (2020), que incluiu 67 espécies de 10 famílias, a forma do crânio não apresentou correlação com os parâmetros de ecolocalização. Por outro lado, considerando apenas morcegos insetívoros ( $n= 43$ ), que dependem quase exclusivamente da ecolocalização para a captura de suas presas, a forma se associou com parâmetros associados à frequência. Assim, fica claro que a evolução do crânio e da ecolocalização em Chiroptera são processos complexos, que sofreram influência de diversas pressões seletivas, por isso a aparente ausência de um padrão específico de correlação para a ordem.

### **4.3 Variação no crânio pelo tipo de emissão**

Os resultados demonstraram que a morfologia do crânio se diferenciou entre espécies emissoras nasais e orais. Os emissores nasais apresentaram crânios maiores e um rostro mais alargado em comparação com os emissores orais, que por sua vez apresentaram um palato mais longo e a região nasal menos desenvolvida. Essa variação na morfologia do crânio é explicada pela proximidade filogenética entre as espécies. Por se tratar de um grupo de espécies filogeneticamente muito próximas, é esperado que a filogenia contribua para variação das características avaliadas (Mundry, 2014).

Um crânio moldado ao longo da história filogenética e com adaptações associadas à dieta, poderia criar limitações físicas à emissão do chamado, por exemplo, na sua direcionalidade. A direcionalidade do chamado é quantificada pela abertura do feixe e funciona como um filtro espacial que determina o campo de detecção acústica, ou seja, o volume espacial coberto pelo pulso sonoro emitido (Jakobsen *et al.*, 2013b). Chamados mais direcionados, que apresentam uma abertura

menor do feixe de emissão, reduzem a quantidade de informação que deve ser processada e simplificam a localização dos objetos ao focar o som em uma única direção, evitando ecos indesejados (Jakobsen *et al.*, 2013a). Dessa forma, o ajuste de direcionalidade é um mecanismo importante para uma ecolocalização mais eficiente (Jakobsen *et al.*, 2013a)

Os morcegos são capazes de adaptar o campo de detecção de forma dinâmica alterando a largura do feixe do chamado (Jakobsen *et al.*, 2013b). Isso pode ser feito de duas maneiras: (1) alterando a frequência do chamado; ou (2) alterando tamanho da estrutura emissora (e. g. abertura da boca) (Jakobsen *et al.*, 2013b). Controlar o feixe pelo tamanho da fonte emissora, como a abertura da boca, pode ser mais vantajoso do que alterar a frequência do pulso, porque, assim, mantém-se a frequência a qual o morcego está mais adaptado em termos de emissão e recepção (Kounitsky *et al.*, 2015). Além disso, ao alterar o tamanho da fonte emissora, não é necessário adaptar outros parâmetros do chamado às características físicas das ondas sonoras, como a atenuação atmosférica, dependente da frequência (Kounitsky *et al.*, 2015). E, por fim, porque a frequência que permite que o morcego emita o som mais intensamente pode estar restrita a uma faixa específica de frequência, ou seja, uma faixa ótima de ressonância (Kounitsky *et al.*, 2015).

Os morcegos são capazes de ajustar de forma dinâmica a largura do feixe do chamado, alterando o ângulo de abertura da boca (Kounitsky *et al.*, 2015). Ângulos menores de abertura da boca, ou seja, estruturas emissoras menores, produzem feixes mais amplos e menos direcionados, independentemente da frequência (Strother and Mogus, 1970; Jakobsen *et al.*, 2013b). Essa relação também é descrita para o tamanho corporal (Thiagavel *et al.*, 2017). Para os emissores nasais, a direcionalidade do feixe depende das características do aparato nasal (e.g. relação entre o espaço das narinas e o comprimento de onda) (Möhres, 1953) e, por ser uma estrutura fixa do crânio, impossibilita um ajuste de abertura semelhante ao da cavidade bucal (Hartley and Suthers, 1987). Em espaços fechados, onde muitos filostomídeos forrageiam, chamados de feixes mais largos trazem a desvantagem de refletir mais os ecos do ambiente (Denzinger *et al.*, 2018; Kalko *et al.*, 2008). Nesse sentido, é possível que para as espécies que apresentam crânios com a região nasal reduzida ou tamanho do crânio reduzido, a emissão do chamado pela boca permita

um melhor ajuste no tamanho do feixe do chamado, ampliando a direcionalidade do chamado de ecolocalização.

Os chamados de ecolocalização entregam informações cruciais aos morcegos frugívoros neotropicais durante o forrageamento e a busca por alimentos. Korine e Kalko (2005) demonstraram que, para a detecção do alimento, com os frutos permeados por folhas e, conseqüentemente, em uma zona de grande sobreposição de ecos, a ecolocalização por si só não seria tão eficiente, assim, nesse momento acredita-se que eles utilizem também a olfação. Porém, como o odor dos frutos se dispersa e atenua rapidamente pelo ar, sua utilização exclusivamente para localizar os frutos seria improvável. Assim, é provável que os filostomídeos frugívoros utilizam a informação dos chamados de ecolocalização quando já estariam bem próximos do alvo, possibilitando a localização precisa do fruto, inclusive na ausência de luz e sem a possibilidade do uso da visão (Korine and Kalko, 2005; Gutierrez *et al.* 2014).

Dentro das espécies frugívoras, podem surgir demandas específicas no momento de busca e captura de seu alimento. Existem fatores extrínsecos e intrínsecos aos morcegos, até mesmo a interação deles, que afetam a seleção de frutos (Saldaña-Vázquez *et al.*, 2013). Entre os fatores intrínsecos das espécies está o tamanho corporal, de modo que espécies maiores tendem a consumir frutos maiores e espécies menores, frutos menores (Fleming, 1991; Kalko *et al.*, 1996). Isso foi demonstrado para espécies congêneres de *Carollia* e *Artibeus* (Fleming, 1991; Saldaña-Vázquez *et al.*, 2013). O tamanho do crânio e, conseqüentemente o tamanho da boca, podem limitar a habilidade de manusear frutos grandes, o que poderia explicar essa relação.

Os emissores orais (*C. perspicillata*, *S. liliium*, *R. pumilio*) avaliados nesse trabalho apresentam crânios menores que os emissores nasais, o que poderia restringir sua alimentação a frutos menores. O consumo de frutos pequenos pode, ainda, impor demandas diferentes aos morcegos na busca e captura do alimento, exigindo uma maior precisão no campo de visão. O comportamento de forragear com a boca aberta apresentado por essas espécies, por promover um melhor ajuste na direcionalidade do chamado, poderia ser vantajoso ao buscarem seu alimento. Um chamado mais direcionado, poderia diminuir a sobreposição de ecos indesejados, por

exemplo, simplificando a localização de objetos, principalmente na busca por frutos pequenos (Jakobsen et al., 2013).

Surlykke *et al.* (2009) encontraram resultados que sugerem que os morcegos podem alterar a largura do feixe do chamado durante as fases de busca por presas no intuito de adaptar a direcionalidade quando a tarefa muda da detecção para a localização da presa. Brinkløv *et al.* (2009) encontraram que *Artibeus jamaicensis* utilizam chamados com feixes estreitos presumivelmente para localizar de forma precisa o fruto no ramo antes de capturá-lo com a boca. Brinkløv *et al.* (2011) discutiram a direcionalidade do chamado de ecolocalização para *Carollia perspicillata* e encontram que a espécie apresenta um chamado de feixe estreito (*narrow beam*). O mais interessante é que foi encontrado um chamado ainda mais estreito do que um estudo anterior no qual a ecolocalização oral foi propositalmente impedida (Hartley and Suthers, 1987). Esses dados corroboram com a hipótese do uso da emissão oral poder proporcionar um melhor ajuste da direcionalidade do chamado em comparação à emissão nasal exclusiva.

Assim, uma possível explicação para as diferenças encontradas é que as características morfológicas do crânio podem limitar o ajuste de direcionalidade e que as espécies frugívoras menores e com características cranianas específicas, possam ter mantido a emissão oral, aparentemente um carácter ancestral (Gessinger *et al.*, 2021), como forma de compensar essa limitação. Ou, ainda, por se alimentarem de frutos menores, seria favorável para elas que seu chamado seja mais direcionado e, por apresentarem crânios que poderiam limitar o ajuste de direcionalidade, seria vantajoso utilizar a emissão oral, que os proporcionaria emitir chamados com feixes mais estreitos.

Uma questão que permanece sem resposta é: por que os modelos PGLS que consideram toda a variação do crânio não foram capazes de distinguir as espécies pelo tipo de emissão, mas quando testado para a variação explicada pelo primeiro componente principal o resultado foi diferente? Uma possível hipótese é que a variação na forma do crânio explicada pelo tipo de emissão é muito pequena em comparação a variação total na forma do crânio entre as espécies, e, portanto, seja difícil ser detectada em um modelo que considere toda a variação. Se essa explicação for correta, podemos assumir que existe um padrão na forma do crânio que distingue

o tipo de emissão em filostomídeos frugívoros, mas essa diferença é muito pequena a ponto de ser necessário decompor a variação total para detectá-la. Isso também corrobora a hipótese de que a diversidade morfológica no crânio de Phyllostomidae sofreu mais influência de outras características do que da ecolocalização, como a dieta e a força da mordida. Outro possível cenário que explicaria esses resultados nesse trabalho é que os modelos PGLS que consideram o componente multivariado da forma, podem ter seu poder de detecção reduzido devido ao pequeno número de amostras ( $n= 8$ ) (Mundry, 2014). Esta limitação acerca do número de espécies avaliadas deve-se à necessidade de se obter concomitantemente dados morfológicos e dados acústicos dos filostomídeos frugívoros. Dessa forma, são necessários esforços para coletar e disponibilizar dados acústicos desses animais, para que novos estudos possam incluir um maior número de espécies.

## 5. Conclusão

Os morcegos filostomídeos apresentam uma grande diversidade morfológica no crânio, especialmente associada a variedade de dietas encontradas no clado. Por outro lado, seus chamados de ecolocalização são bastante similares, provavelmente associado à uniformidade no habitat de forrageio. A evolução de seus crânios sofreu mais com as pressões adaptativas relacionadas a dieta do que associadas a ecolocalização. Além disso, eles utilizam outras fontes sensoriais para a busca de alimento, especialmente os morcegos frugívoros, que dependem do olfato e da visão, além da ecolocalização, para uma maior eficiência na busca de frutos. Por isso acredita-se que seus crânios tenham sofrido menos com pressões seletivas associadas à ecolocalização do que morcegos que dependem quase exclusivamente dela para forragear e se alimentar. Nesse sentido, buscamos avaliar se, e como, a morfologia do crânio está associada aos parâmetros de ecolocalização para os filostomídeos frugívoros.

Como esperado, o tamanho do crânio apresentou correlação negativa com a frequência do chamado, especificamente a frequência máxima. O dimensionamento da frequência máxima pelo tamanho dos morcegos provavelmente é explicado pelo princípio acústico de que câmaras de ressonância maiores estão limitadas a

produzirem frequências menores. Também encontramos correlação da forma do crânio com frequência máxima e da largura de banda, com morcegos com chamados de frequência mais altas apresentando rostro e maxila mais encurtados. O fato de não encontrarmos correlação com os outros parâmetros de ecolocalização, pode sugerir que eles são muito mais plásticos, para corresponder às demandas ecológicas, do que limitados acusticamente pelas características morfológicas do crânio. Esses resultados também corroboram com a ideia de que a pressão da dieta neste grupo pode ter influenciado mais que a ecolocalização na evolução da morfologia craniana.

Encontramos diferenças na morfologia do crânio entre o tipo de emissão, como esperado, de modo que as espécies emissoras nasais apresentaram crânios maiores e rostros mais alargados em comparação às emissoras orais. O tipo de emissão impõe desafios biomecânicos e acústicos diferentes entre si. A direcionalidade do chamado apresenta uma relação inversa com o tamanho da fonte emissora. Devido a esse princípio, a emissão oral permite um melhor ajuste de direcionalidade do chamado, pois admite um controle no tamanho da fonte emissora, neste caso associada ao ângulo de abertura da boca, em comparação a emissão nasal, para a qual a direcionalidade do chamado é limitada pelas características morfológicas da cavidade nasal. A emissão nasal exclusiva em espécies cujos crânios são pequenos ou apresentam rostros mais estreitos poderia limitar o ajuste de direcionalidade. Morcegos com crânios menores tendem a consumir frutos menores e chamados mais direcionados seriam mais eficientes na captura de frutos pequenos, pois evitaria a sobreposição de ecos indesejados causados pelas folhas e galhos que permeiam os frutos no ambiente. Assim, é possível que algumas espécies de morcegos frugívoros utilizem a emissão oral como forma de compensar a limitação na direcionalidade do chamado associadas a morfologia do crânio.

A evolução do crânio e da ecolocalização em Chiroptera, bem como sua relação, são processos complexos, que sofreram influência de diversas pressões seletivas, por isso a aparente ausência de um padrão de correlação para a ordem. Ambas as características sofreram com pressões seletivas diferentes entre os grupos, associadas ao habitat e hábito de forrageamento, a dieta, ao tipo de emissão e a outros modos sensoriais. Estudos futuros também podem contribuir com a descrição da direcionalidade e da emissão do chamado nos filostomídeos, a fim de esclarecer os resultados encontrados neste trabalho.

## Referências

- ADAMS, Dean C.; COLLYER, Michael L. Phylogenetic ANOVA: group-clade aggregation, biological challenges, and a refined permutation procedure. **Evolution**, v. 72, n. 6, p. 1204-1215, 2018.
- Adams, D. C., M. L. Collyer, A. Kaliontzopoulou, and E.K. Baken. 2022. Geomorph: Software for geometric morphometric analyses. R package version 4.0.4. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.
- ANDERSSON, Malte. **Sexual selection**. Princeton University Press, 1994.
- ARBOUR, J. H.; CURTIS, A. A.; SANTANA, S. E. Sensory adaptations reshaped intrinsic factors underlying morphological diversification in bats. **BMC biology**, v. 19, n. 1, p. 1-13, 2021.
- ARBOUR, Jessica H.; CURTIS, Abigail A.; SANTANA, Sharlene E. Signatures of echolocation and dietary ecology in the adaptive evolution of skull shape in bats. **Nature communications**, v. 10, n. 1, p. 2036, 2019.
- BERGMANN, C. Ueber die verhältnisse der warmen konomie der thiere zu ihrer grosse. **Göttinger studien**, v. 3, p. 595–708, 1847.
- BLOMBERG, Simon P.; GARLAND JR, Theodore; IVES, Anthony R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717-745, 2003.
- BOLAR, Kartikeya. **STAT**: interactive document for working with basic statistical analysis. R package, 2019.
- BRINKLØV, Signe et al. Echolocation call intensity and directionality in flying short-tailed fruit bats, *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 129, n. 1, p. 427-435, 2011.
- BRINKLØV, Signe; KALKO, Elisabeth KV; SURLYKKE, Annemarie. Intense echolocation calls from two ‘whispering’ bats, *Artibeus jamaicensis* and *Macrophyllum macrophyllum* (Phyllostomidae). **Journal of Experimental Biology**, v. 212, n. 1, p. 11-20, 2009.
- CAMARGO, Nicholas F. de; DE OLIVEIRA, Hernani FM. Sexual dimorphism in *Sturnira lilium* (Chiroptera, Phyllostomidae): can pregnancy and pup carrying be responsible for differences in wing shape?. **Plos one**, v. 7, n. 11, p. e49734, 2012.
- DRAKE, Abby Grace; KLINGENBERG, Christian Peter. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 275, n. 1630, p. 71-76, 2008.
- DENZINGER, Annette; TSCHAPKA, Marco; SCHNITZLER, Hans-Ulrich. The role of echolocation strategies for niche differentiation in bats. **Canadian Journal of Zoology**, v. 96, n. 3, p. 171-181, 2018.
- FELSENSTEIN, Joseph. Phylogenies and the comparative method. **The American Naturalist**, v. 125, n. 1, p. 1-15, 1985.

- FLEMING, Theodore H. The relationship between body size, diet, and habitat use in frugivorous bats, genus *Carollia* (Phyllostomidae). **Journal of Mammalogy**, v. 72, n. 3, p. 493-501, 1991.
- FRECKLETON, R. P. The seven deadly sins of comparative analysis. **Journal of evolutionary biology**, v. 22, n. 7, p. 1367-1375, 2009.
- FRITZ, Susanne A.; PURVIS, Andy. Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: a new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. **Conservation Biology**, v. 24, n. 4, p. 1042-1051, 2010.
- GEIPEL, Inga; JUNG, Kirsten; KALKO, Elisabeth KV. Perception of silent and motionless prey on vegetation by echolocation in the gleaning bat *Micronycteris microtis*. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1754, p. 20122830, 2013.
- GESSINGER, Gloria et al. Phylogenetic patterns in mouth posture and echolocation emission behavior of phyllostomid bats. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, p. 630481, 2021.
- GIACOMINI, Giada et al. Functional correlates of skull shape in Chiroptera: feeding and echolocation adaptations. **Integrative Zoology**, v. 17, n. 3, p. 430-442, 2022.
- GIACOMINI, Giada. **Bat Skull Evolution: the Impact of Echolocation**. Liverpool John Moores University (United Kingdom), 2020.
- GRIFFIN, Donald R. Echolocation by blind men, bats and radar. **Science**, v. 100, n. 2609, p. 589-590, 1944.
- GUTIERREZ, Eduardo de A. et al. Effect of light intensity on food detection in captive great fruit-eating bats, *Artibeus lituratus* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Behavioural Processes**, v. 109, p. 64-69, 2014.
- HARTLEY, David J.; SUTHERS, Roderick A. The sound emission pattern and the acoustical role of the noseleaf in the echolocating bat, *Carollia perspicillata*. **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 82, n. 6, p. 1892-1900, 1987.
- HEDRICK, Brandon P. Inter- and intraspecific variation in the *Artibeus* species complex demonstrates size and shape partitioning among species. **PeerJ**, v. 9, p. e11777, 2021.
- HELLER, Klaus-Gerhard; HELVERSEN, Otto v. Resource partitioning of sonar frequency bands in rhinolophoid bats. **Oecologia**, v. 80, n. 2, p. 178-186, 1989.
- JACOBS, D. S.; BASTIAN, A.; BAM, L. The influence of feeding on the evolution of sensory signals: a comparative test of an evolutionary trade-off between masticatory and sensory functions of skulls in southern African Horseshoe bats (Rhinolophidae). **Journal of evolutionary biology**, v. 27, n. 12, p. 2829-2840, 2014.
- JACOBS, David S.; BARCLAY, Robert MR; WALKER, Maryalice H. The allometry of echolocation call frequencies of insectivorous bats: why do some species deviate from the pattern?. **Oecologia**, v. 152, p. 583-594, 2007.

- JAKOBSEN, Lasse; BRINKLØV, Signe; SURLYKKE, Annemarie. Intensity and directionality of bat echolocation signals. **Frontiers in physiology**, v. 4, p. 89, 2013a.
- JAKOBSEN, Lasse; RATCLIFFE, John M.; SURLYKKE, Annemarie. Convergent acoustic field of view in echolocating bats. **Nature**, v. 493, n. 7430, p. 93-96, 2013b.
- JENNINGS, Nancy Vaughan et al. Echolocation calls and wing morphology of bats from the West Indies. **Acta Chiropterologica**, v. 6, n. 1, p. 75-90, 2004.
- JENSEN, Frants H. et al. Narrow acoustic field of view drives frequency scaling in toothed whale biosonar. **Current Biology**, v. 28, n. 23, p. 3878-3885. e3, 2018.
- JONES, Gareth. Scaling of echolocation call parameters in bats. **Journal of Experimental Biology**, v. 202, n. 23, p. 3359-3367, 1999.
- JONES, Gareth; SIEMERS, Björn M. The communicative potential of bat echolocation pulses. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 197, p. 447-457, 2011.
- JUNG, Kirsten; MOLINARI, Jesús; KALKO, Elisabeth KV. Driving factors for the evolution of species-specific echolocation call design in new world free-tailed bats (Molossidae). **PloS one**, v. 9, n. 1, p. e85279, 2014.
- KALKO, Elisabeth KV et al. Flying high—assessing the use of the aerosphere by bats. **Integrative and Comparative Biology**, v. 48, n. 1, p. 60-73, 2008.
- KALKO, Elisabeth KV; HERRE, Edward Allen; HANDLEY JR, Charles O. Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. **Journal of Biogeography**, v. 23, n. 4, p. 565-576, 1996.
- KIAI, Ava et al. Flexible control of vocal timing in bats enables escape from acoustic interference. **bioRxiv**, p. 2023.05. 09.539989, 2023.
- KORINE, Carmi; KALKO, Elisabeth KV. Fruit detection and discrimination by small fruit-eating bats (Phyllostomidae): echolocation call design and olfaction. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 59, p. 12-23, 2005.
- KOUNITSKY, Pavel et al. Bats adjust their mouth gape to zoom their biosonar field of view. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 21, p. 6724-6729, 2015.
- LEISER-MILLER, Leith B.; SANTANA, Sharlene E. Functional differences in echolocation call design in an adaptive radiation of bats. **Ecology and Evolution**, v. 11, n. 22, p. 16153-16164, 2021.
- LEISER-MILLER, Leith B.; SANTANA, Sharlene E. Morphological diversity in the sensory system of phyllostomid bats: Implications for acoustic and dietary ecology. **Functional Ecology**, v. 34, n. 7, p. 1416-1427, 2020.
- LÓPEZ-CUAMATZI, Issachar L. et al. Does body mass restrict call peak frequency in echolocating bats?. **Mammal review**, v. 50, n. 3, p. 304-313, 2020.
- MARCHAN-RIVADENEIRA, Maria R. et al. On the association between environmental gradients and skull size variation in the great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus*

- (Chiroptera: Phyllostomidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 105, n. 3, p. 623-634, 2012.
- MCLELLAN, Laura John. A morphometric analysis of *Carollia* (Chiroptera, Phyllostomidae). **American Museum novitates**; no. 2791. 1984.
- MCNAB, Brian K. Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. **Oecologia**, v. 164, n. 1, p. 13-23, 2010.
- MÖHRES, Franz Peter. Über die Ultraschallorientierung der Hufeisennasen (Chiroptera-Rhinolophinae). **Zeitschrift für vergleichende Physiologie**, v. 34, p. 547-588, 1953.
- MONTEIRO, L.R.; REIS, S.F. **Princípios de Morfometria Geométrica**. Holos, Ribeirão Preto. 1999
- MORRISON, Douglas W. Apparent male defense of tree hollows in the fruit bat, *Artibeus jamaicensis*. **Journal of Mammalogy**, v. 60, n. 1, p. 11-15, 1979.
- MUNDRY, Roger. Statistical issues and assumptions of phylogenetic generalized least squares. **Modern phylogenetic comparative methods and their application in evolutionary biology: concepts and practice**, p. 131-153, 2014.
- NOGUEIRA, Marcelo R. et al. Ecomorphological analysis of the masticatory apparatus in the seed-eating bats, genus *Chiroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Journal of Zoology**, v. 266, n. 4, p. 355-364, 2005.
- NOGUEIRA, Marcelo R.; PERACCHI, Adriano L. Fig-seed predation by 2 species of *Chiroderma*: discovery of a new feeding strategy in bats. **Journal of Mammalogy**, v. 84, n. 1, p. 225-233, 2003.
- NOGUEIRA, Marcelo R.; PERACCHI, Adriano L.; MONTEIRO, Leandro R. Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats. **Functional Ecology**, v. 23, n. 4, p. 715-723, 2009.
- OLIVEIRA, Thiago F. et al. The acoustic gymnastics of the dwarf dog-faced bat (*Molossops temminckii*) in environments with different degrees of clutter. **Journal of Mammalogy**, v. 99, n. 4, p. 965-973, 2018.
- ORME, David et al. **Caper**: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R. 2018. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=caper>.
- PARADIS, Emmanuel et al. **Package 'ape'**. Analyses of phylogenetics and evolution, version, v. 2, n. 4, p. 47, 2019.
- PARÉS CASANOVA, Pere-Miquel; OTIN, Gerard. Functional skull asymmetries in *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae Gray, 1825: Carollinae). **Acta Biologica Szegediensis**, 2020, vol. 64, num. 1, p. 37-42, 2020.
- PEDERSEN, S. C.; TIMM, D. W. Echolocation, evo-devo and the evolution of bat crania. **Evolutionary History of**, p. 470-499, 2012.
- PEDERSEN, Scott C. Cephalometric correlates of echolocation in the Chiroptera. **Journal of morphology**, v. 218, n. 1, p. 85-98, 1993.

PEDERSEN, Scott C. Morphometric analysis of the chiropteran skull with regard to mode of echolocation. **Journal of Mammalogy**, v. 79, n. 1, p. 91-103, 1998.

PYE, J. David. Why ultrasound?. **Endeavour**, v. 3, n. 2, p. 57-62, 1979.

R CORE TEAM, 2023. R: **A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

REVELL, Liam J. *phytools*: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in ecology and evolution**, n. 2, p. 217-223, 2012.

ROHLF, F. J. **TpsDig**, Digitize Landmarks and Outlines, Version 2.05. Stony Brook, NY: Department of Ecology and Evolution, State University of New York, 2006.

ROHLF, F. J. **TpsUtil** (Version 1.76). New York: Department of Ecology and Evolution and Anthropology, State University of New York at Stony Brook, 2018.

ROJAS, Danny; WARSI, Omar M.; DÁVALOS, Liliana M. Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) challenge a recent origin of extant neotropical diversity. **Systematic biology**, v. 65, n. 3, p. 432-448, 2016.

ROSSONI, Daniela M. et al. Intense natural selection preceded the invasion of new adaptive zones during the radiation of New World leaf-nosed bats. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 11076, 2017.

RYAN, M. J.; BRENOWITZ, E. A. The role of body size, phylogeny and ambient noise in the evolution of bird song. **Amer. Nat.** 126, 87–100 (1985).

SALDAÑA-VÁZQUEZ, Romeo A. et al. The role of extrinsic and intrinsic factors in Neotropical fruit bat–plant interactions. **Journal of Mammalogy**, v. 94, n. 3, p. 632-639, 2013.

SALDAÑA-VÁZQUEZ, Romeo A. Intrinsic and extrinsic factors affecting dietary specialization in Neotropical frugivorous bats. **Mammal Review**, v. 44, n. 3-4, p. 215-224, 2014.

SANTANA, Sharlene E.; GROSSE, Ian R.; DUMONT, Elizabeth R. Dietary hardness, loading behavior, and the evolution of skull form in bats. **Evolution**, v. 66, n. 8, p. 2587-2598, 2012.

SCHNITZLER, Hans-Ulrich; KALKO, Elisabeth KV. Echolocation by insect-eating bats: we define four distinct functional groups of bats and find differences in signal structure that correlate with the typical echolocation tasks faced by each group. **Bioscience**, v. 51, n. 7, p. 557-569, 2001.

SCHNITZLER, Hans-Ulrich; MOSS, Cynthia F.; DENZINGER, Annette. From spatial orientation to food acquisition in echolocating bats. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 8, p. 386-394, 2003.

SIEMERS, Björn M.; SCHNITZLER, Hans-Ulrich. Echolocation signals reflect niche differentiation in five sympatric congeneric bat species. **Nature**, v. 429, n. 6992, p. 657-661, 2004.

SURLYKKE, Annemarie; BOEL PEDERSEN, Simon; JAKOBSEN, Lasse. Echolocating bats emit a highly directional sonar sound beam in the field. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1658, p. 853-860, 2009.

STROTHER, G. K.; MOGUS, M. Acoustical beam patterns for bats: some theoretical considerations. **The Journal of the Acoustical Society of America**, v. 48, n. 6B, p. 1430-1432, 1970.

THIAGAVEL, Jeneni; SANTANA, Sharlene E.; RATCLIFFE, John M. Body size predicts echolocation call peak frequency better than gape height in vespertilionid bats. **Scientific reports**, v. 7, n. 1, p. 828, 2017.

THOMPSON, D. W. Cambridge University Press. **On Growth and Form**, 1961.

VELAZCO, Paul M.; MCALLISTER, Julia; ESQUIVEL, Diego A. Geographic variation in select species of the bat genus *Platyrrhinus*. **Therya**, v. 14, n. 1, p. 121-130, 2023.

WILLIG, Michael R.; HOLLANDER, Robert R. Secondary sexual dimorphism and phylogenetic constraints in bats: a multivariate approach. **Journal of Mammalogy**, v. 76, n. 4, p. 981-992, 1995.

## Apêndice A

**Tabela A1.** Espécimes usados na morfometria geométrica.

<b>Espécie</b>	<b>Coleção</b>	<b>N tombo</b>	<b>Local</b>	<b>Sexo</b>
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0395	DF	fêmea
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0399	DF	fêmea
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0388	DF	fêmea
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0389	DF	fêmea
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1612	DF	fêmea
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0386	DF	fêmea
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0455	DF	fêmea
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0456	DF	fêmea
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0482	DF	fêmea
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0698	DF	fêmea
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1618	DF	macho
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1639	DF	macho
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1643	DF	macho
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1651	DF	macho
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0393	DF	macho
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0451	DF	macho
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0450	DF	macho
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0696	DF	macho
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0697	DF	macho
<i>Artibeus cinereus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0699	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0725	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1627	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1359	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1354	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1369	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1371	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1374	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1361	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1360	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1372	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV67	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV4	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV21	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1373	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1377	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1367	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1364	DF	fêmea
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0726	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1608	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1628	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1355	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB 1356	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB 1353	DF	macho

<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB 062	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1133	GO	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1362	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1365	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV5	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV55	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV148	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV40	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1375	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1370	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1363	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1376	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1366	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1352	DF	macho
<i>Artibeus lituratus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1368	DF	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1582	GO	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1214	TO	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1195	GO	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1186	GO	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1196	GO	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1187	GO	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1185	GO	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1466	MT	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB921	DF	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	677	PA	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	718	PA	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	1174	PA	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1052	AM	fêmea
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB 1051	MT	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB 0494	DF	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1405	PA	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1403	PA	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1129	AM	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1144	AM	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1124	AM	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1130	AM	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0495	DF	macho

<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB0367	MT	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1143	AM	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1404	PA	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1064	AM	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	678	PA	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	376	MT	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	374	MT	macho
<i>Artibeus obscurus</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	676	PA	macho
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB157	DF	fêmea
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB61	DF	fêmea
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB703	DF	fêmea
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB728	DF	fêmea
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB841	DF	fêmea
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV118	DF	fêmea
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV282	MG	fêmea
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB659	GO	fêmea
<i>Artibeus planirostris</i>	mambaí	RV14	GO	fêmea
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB 0921	DF	fêmea
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1613	DF	macho
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB139	DF	macho
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB60	DF	macho
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CR41	GO	macho
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB365	DF	macho
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB159	DF	macho
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB42	GO	macho
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB44	GO	macho
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV45	GO	macho
<i>Artibeus planirostris</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV43	GO	macho
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB422	DF	fêmea
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB427	DF	fêmea
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB627	DF	fêmea
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB629	DF	fêmea
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB171	DF	fêmea
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB705	DF	fêmea
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB723	DF	fêmea
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV110	DF	fêmea
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1611	DF	fêmea
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB422	DF	fêmea
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB148	DF	macho
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB154	DF	macho
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB425	DF	macho
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB426	DF	macho
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB428	DF	macho

<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB722	DF	macho
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB684	DF	macho
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1592	DF	macho
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1596	DF	macho
<i>Carollia perspicillata</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV3	DF	macho
<i>Chiroderma villosum</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	933	TO	fêmea
<i>Chiroderma villosum</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1056	AM	fêmea
<i>Chiroderma villosum</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1139	AM	fêmea
<i>Chiroderma villosum</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1140	AM	fêmea
<i>Chiroderma villosum</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1349	DF	fêmea
<i>Chiroderma villosum</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV39	MT	macho
<i>Chiroderma villosum</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	901	TO	macho
<i>Chiroderma villosum</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	902	TO	macho
<i>Chiroderma villosum</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	673	TO	macho
<i>Chiroderma villosum</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV918	GO	macho
<i>Chiroderma villosum</i>	Mambaí	RV28	GO	macho
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV333	MT	fêmea
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV334	MT	fêmea
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV362	MT	fêmea
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV364	AM	fêmea
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV390	AM	fêmea
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	810	PA	fêmea
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	993	PA	fêmea
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	377	MT	fêmea
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV810	AM	macho
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV760	AM	macho
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV351	MT	macho
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV389	MT	macho
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1507	MT	macho
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV1508	MT	macho
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	CCUNB804	PA	macho
<i>Rhinophylla pumilio</i>	Coleção de Quirópteros - UFJ	CCUNB803	PA	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB605	DF	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB622	DF	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB717	DF	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB812	MT	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV52	GO	fêmea

<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	220	DF	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	1588	GO	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	430	DF	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB432	DF	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV19	DF	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV19	DF	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV102	DF	fêmea
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1642	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB433	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB435	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB436	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB195	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB621	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB623	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB624	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB720	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV64	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB1630	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB431	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção de Chiroptera - UnB	CCUNB434	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV20	DF	macho
<i>Sturnira lilium</i>	Coleção Mamíferos Voadores - UnB	CMV94	DF	Macho

---

## **Apêndice B**

### **Descrição dos Marcos Anatômicos da Vista Dorsal (Figura 1)**

- 1, 13- ponto mais posterior da bula auditiva;
- 2, 12- ponto anterior da bula auditiva;
- 3, 11- ponto mais posterior do processo zigomático;
- 4, 10- ponto mais externo do processo zigomático;
- 5, 9- ponto mais externo da fileira dentária superior;
- 6, 8- ponto posterior do canino superior;
- 7- ponto mais anterior do crânio;
- 14- Ponto mais posterior do crânio;
- 15- limite posterior do osso frontal;
- 16- ponto mais posterior do osso nasal;
- 17- ponto mais anterior do osso nasal;
- 18, 19- afunilamento do osso frontal;

### **Descrição dos Marcos Anatômicos da Vista Lateral (Figura 2)**

- 1- ponto mais posterior do crânio;
- 2- ponto mais superior da crista sagital;
- 3- ponto de inflexão entre a região rostral e cerebral;
- 4- ponto de inflexão entre a abertura nasal e o “teto” da região rostral;
- 5- ponto mais anterior do premaxilar;
- 6- ponto posterior do canino superior;
- 7- ponto mais posterior do último molar superior;
- 8- ponto anterior da intersecção entre a bula auditiva e o basicrânio;
- 9- limite superior do meato auditivo externo;
- 10- Processo mastoide do osso temporal;
- 11- limite inferior da bula auditiva;
- 12- limite inferior do côndilo occipital.

### **Descrição dos Marcos Anatômicos da Vista Ventral (Figura 3)**

- 1- limite posterior do crânio;
- 2, 20- ponto médio do processo mastoide;

- 3, 19- processo pós-timpânico;
- 4, 18- limite posterior interno da bula auditiva;
- 5, 17- limite anterior interno da bula auditiva;
- 6, 16- limite anterior do meato acústico externo;
- 7, 15- limite externo do processo zigomático;
- 8, 14- limite posterior do osso palatino;
- 9, 13- ponto anterior do processo maxilar;
- 10, 12- ponto posterior do canino superior;
- 11- ponto mais anterior do crânio;
- 21- limite anterior do forâmen magnum;
- 22- processo palatino;
- 23- vômer.

## Apêndice C

**Tabela C1.** Diferença de tamanho do crânio entre oito espécies de morcegos filostomídeos frugívoros. Coeficientes do Teste de Tuckey: diff- diferença do tamanho médio entre as espécies, lwr – limite inferior do tamanho; upr – limite superior do tamanho; *p* – significância. Em negrito, estão valores de *p* não significativos.

Vista Dorsal				
Espécies	diff	lwr	upr	<i>p</i>
Artibeus_lituratus-Artibeus_cinereus	1096.302	1030.290	1162.315	0.000
Artibeus_obscurus-Artibeus_cinereus	726.205	657.224	795.185	0.000
Artibeus_planirostris-Artibeus_cinereus	761.630	686.066	837.194	0.000
Carollia_perspicillata-Artibeus_cinereus	74.341	-1.223	149.905	<b>0.057</b>
Chiroderma_villosum-Artibeus_cinereus	461.095	371.396	550.794	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_cinereus	-202.223	-282.371	-122.075	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_cinereus	211.527	141.030	282.024	0.000
Artibeus_obscurus-Artibeus_lituratus	-370.098	-428.458	-311.737	0.000
Artibeus_planirostris-Artibeus_lituratus	-334.673	-400.685	-268.661	0.000
Carollia_perspicillata-Artibeus_lituratus	-1021.961	-1087.973	-955.949	0.000
Chiroderma_villosum-Artibeus_lituratus	-635.207	-717.021	-553.394	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_lituratus	-1298.525	-1369.739	-1227.312	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_lituratus	-884.775	-944.920	-824.631	0.000
Artibeus_planirostris-Artibeus_obscurus	35.425	-33.556	104.405	<b>0.764</b>
Carollia_perspicillata-Artibeus_obscurus	-651.864	-720.844	-582.883	0.000
Chiroderma_villosum-Artibeus_obscurus	-265.110	-349.337	-180.883	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_obscurus	-928.428	-1002.401	-854.455	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_obscurus	-514.678	-578.067	-451.289	0.000
Carollia_perspicillata-Artibeus_planirostris	-687.289	-762.853	-611.724	0.000
Chiroderma_villosum-Artibeus_planirostris	-300.535	-390.233	-210.836	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_planirostris	-963.853	-1044.001	-883.705	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_planirostris	-550.103	-620.599	-479.606	0.000
Chiroderma_villosum-Carollia_perspicillata	386.754	297.055	476.453	0.000
Rhinophylla_pumilio-Carollia_perspicillata	-276.564	-356.712	-196.416	0.000
Sturnira_lilium-Carollia_perspicillata	137.186	66.689	207.683	0.000
Rhinophylla_pumilio-Chiroderma_villosum	-663.318	-756.911	-569.725	0.000
Sturnira_lilium-Chiroderma_villosum	-249.568	-335.041	-164.095	0.000
Sturnira_lilium-Rhinophylla_pumilio	413.750	338.361	489.139	0.000

Vista Lateral				
Espécies	diff	lwr	upr	<i>p</i>
Artibeus_lituratus-Artibeus_cinereus	963.802	895.479	1032.125	0.000
Artibeus_obscurus-Artibeus_cinereus	621.603	550.208	692.999	0.000
Artibeus_planirostris-Artibeus_cinereus	661.791	583.582	740.001	0.000
Carollia_perspicillata-Artibeus_cinereus	72.556	-5.653	150.766	<b>0.090</b>
Chiroderma_villosum-Artibeus_cinereus	359.651	266.812	452.489	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_cinereus	-183.114	-266.068	-100.161	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_cinereus	162.735	89.771	235.700	0.000
Artibeus_obscurus-Artibeus_lituratus	-342.198	-402.602	-281.795	0.000
Artibeus_planirostris-Artibeus_lituratus	-302.011	-370.334	-233.688	0.000
Carollia_perspicillata-Artibeus_lituratus	-891.245	-959.568	-822.922	0.000
Chiroderma_villosum-Artibeus_lituratus	-604.151	-688.829	-519.474	0.000

Rhinophylla_pumilio-Artibeus_lituratus	-1146.916	-1220.623	-1073.210	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_lituratus	-801.066	-863.317	-738.816	0.000
Artibeus_planirostris-Artibeus_obscurus	40.188	-31.207	111.583	<b>0.670</b>
Carollia_perspicillata-Artibeus_obscurus	-549.047	-620.442	-477.652	0.000
Chiroderma_villosum-Artibeus_obscurus	-261.953	-349.129	-174.777	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_obscurus	-804.718	-881.281	-728.155	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_obscurus	-458.868	-524.476	-393.260	0.000
Carollia_perspicillata-Artibeus_planirostris	-589.235	-667.444	-511.025	0.000
Chiroderma_villosum-Artibeus_planirostris	-302.141	-394.979	-209.302	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_planirostris	-844.906	-927.859	-761.952	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_planirostris	-499.056	-572.020	-426.091	0.000
Chiroderma_villosum-Carollia_perspicillata	287.094	194.255	379.933	0.000
Rhinophylla_pumilio-Carollia_perspicillata	-255.671	-338.625	-172.717	0.000
Sturnira_lilium-Carollia_perspicillata	90.179	17.214	163.144	0.005
Rhinophylla_pumilio-Chiroderma_villosum	-542.765	-639.634	-445.896	0.000
Sturnira_lilium-Chiroderma_villosum	-196.915	-285.380	-108.450	0.000
Sturnira_lilium-Rhinophylla_pumilio	345.850	267.822	423.878	0.000

---

**Vista Ventral**

---

Artibeus_lituratus-Artibeus_cinereus	1260.453	1178.774	1342.133	0.000
Artibeus_obscurus-Artibeus_cinereus	814.912	729.559	900.264	0.000
Artibeus_planirostris-Artibeus_cinereus	863.332	769.833	956.831	0.000
Carollia_perspicillata-Artibeus_cinereus	90.472	-3.027	183.971	<b>0.066</b>
Chiroderma_villosum-Artibeus_cinereus	444.498	333.510	555.486	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_cinereus	-251.125	-350.296	-151.955	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_cinereus	210.164	122.935	297.392	0.000
Artibeus_obscurus-Artibeus_lituratus	-445.542	-517.753	-373.330	0.000
Artibeus_planirostris-Artibeus_lituratus	-397.121	-478.801	-315.442	0.000
Carollia_perspicillata-Artibeus_lituratus	-1169.981	-1251.661	-1088.302	0.000
Chiroderma_villosum-Artibeus_lituratus	-815.956	-917.187	-714.724	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_lituratus	-1511.579	-1599.694	-1423.463	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_lituratus	-1050.289	-1124.709	-975.869	0.000
Artibeus_planirostris-Artibeus_obscurus	48.420	-36.932	133.773	<b>0.661</b>
Carollia_perspicillata-Artibeus_obscurus	-724.440	-809.792	-639.088	0.000
Chiroderma_villosum-Artibeus_obscurus	-370.414	-474.632	-266.196	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_obscurus	-1066.037	-1157.567	-974.507	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_obscurus	-604.748	-683.181	-526.314	0.000
Carollia_perspicillata-Artibeus_planirostris	-772.860	-866.359	-679.361	0.000
Chiroderma_villosum-Artibeus_planirostris	-418.834	-529.822	-307.846	0.000
Rhinophylla_pumilio-Artibeus_planirostris	-1114.457	-1213.628	-1015.287	0.000
Sturnira_lilium-Artibeus_planirostris	-653.168	-740.397	-565.940	0.000
Chiroderma_villosum-Carollia_perspicillata	354.026	243.038	465.014	0.000
Rhinophylla_pumilio-Carollia_perspicillata	-341.597	-440.768	-242.427	0.000
Sturnira_lilium-Carollia_perspicillata	119.692	32.463	206.921	0.001
Rhinophylla_pumilio-Chiroderma_villosum	-695.623	-811.429	-579.817	0.000
Sturnira_lilium-Chiroderma_villosum	-234.334	-340.094	-128.574	0.000
Sturnira_lilium-Rhinophylla_pumilio	461.289	368.007	554.571	0.000

---

**Tabela C2.** Distância par a par entre a forma média do crânio para oito espécies de morcegos filostomídeos frugívoros, na vista dorsal, ventral e lateral. Em negrito, estão valores de  $p$  não significativos.

<b>Vista Dorsal</b>				
	<b>d</b>	<b>UCL (95%)</b>	<b>Z</b>	<b>Pr &gt; d</b>
Artibeus_cinereus:Artibeus_lituratus	0.063	0.023	6.312	0.001
Artibeus_cinereus:Artibeus_obscurus	0.048	0.025	4.456	0.001
Artibeus_cinereus:Artibeus_planirostris	0.055	0.027	4.558	0.001
Artibeus_cinereus:Carollia_perspicillata	0.082	0.027	6.552	0.001
Artibeus_cinereus:Chiroderma_villosum	0.102	0.032	7.896	0.001
Artibeus_cinereus:Rhinophylla_pumilio	0.080	0.029	5.771	0.001
Artibeus_cinereus:Sturnira_lilium	0.061	0.025	5.800	0.001
Artibeus_lituratus:Artibeus_obscurus	0.044	0.021	4.835	0.001
Artibeus_lituratus:Artibeus_planirostris	0.054	0.024	4.739	0.001
Artibeus_lituratus:Carollia_perspicillata	0.101	0.024	8.516	0.001
Artibeus_lituratus:Chiroderma_villosum	0.085	0.029	6.800	0.001
Artibeus_lituratus:Rhinophylla_pumilio	0.095	0.026	7.481	0.001
Artibeus_lituratus:Sturnira_lilium	0.059	0.022	6.591	0.001
Artibeus_obscurus:Artibeus_planirostris	0.017	0.025	-0.011	<b>0.506</b>
Artibeus_obscurus:Carollia_perspicillata	0.081	0.025	6.639	0.001
Artibeus_obscurus:Chiroderma_villosum	0.091	0.031	6.198	0.001
Artibeus_obscurus:Rhinophylla_pumilio	0.081	0.028	5.695	0.001
Artibeus_obscurus:Sturnira_lilium	0.060	0.024	5.966	0.001
Artibeus_planirostris:Carollia_perspicillata	0.079	0.026	7.262	0.001
Artibeus_planirostris:Chiroderma_villosum	0.087	0.032	6.526	0.001
Artibeus_planirostris:Rhinophylla_pumilio	0.076	0.029	5.870	0.001
Artibeus_planirostris:Sturnira_lilium	0.063	0.026	5.549	0.001
Carollia_perspicillata:Chiroderma_villosum	0.111	0.031	9.335	0.001
Carollia_perspicillata:Rhinophylla_pumilio	0.072	0.030	5.021	0.001
Carollia_perspicillata:Sturnira_lilium	0.099	0.025	7.596	0.001
Chiroderma_villosum:Rhinophylla_pumilio	0.081	0.034	5.970	0.001
Chiroderma_villosum:Sturnira_lilium	0.082	0.030	5.864	0.001
Rhinophylla_pumilio:Sturnira_lilium	0.076	0.027	6.740	0.001

<b>Vista Lateral</b>				
	<b>d</b>	<b>UCL (95%)</b>	<b>Z</b>	<b>Pr &gt; d</b>
Artibeus_cinereus:Artibeus_lituratus	0.056	0.023	5.013	0.001
Artibeus_cinereus:Artibeus_obscurus	0.052	0.024	4.457	0.001
Artibeus_cinereus:Artibeus_planirostris	0.059	0.026	5.102	0.001
Artibeus_cinereus:Carollia_perspicillata	0.059	0.026	4.515	0.001
Artibeus_cinereus:Chiroderma_villosum	0.069	0.031	4.543	0.001
Artibeus_cinereus:Rhinophylla_pumilio	0.066	0.028	5.327	0.001
Artibeus_cinereus:Sturnira_lilium	0.056	0.024	4.870	0.001
Artibeus_lituratus:Artibeus_obscurus	0.028	0.020	2.779	0.005
Artibeus_lituratus:Artibeus_planirostris	0.030	0.023	2.779	0.002
Artibeus_lituratus:Carollia_perspicillata	0.066	0.023	5.727	0.001
Artibeus_lituratus:Chiroderma_villosum	0.058	0.029	4.220	0.001
Artibeus_lituratus:Rhinophylla_pumilio	0.086	0.025	7.108	0.001
Artibeus_lituratus:Sturnira_lilium	0.075	0.022	5.920	0.001

Artibeus_obscurus:Artibeus_planirostris	0.022	0.025	1.283	<b>0.104</b>
Artibeus_obscurus:Carollia_perspicillata	0.053	0.025	4.705	0.001
Artibeus_obscurus:Chiroderma_villosum	0.059	0.030	4.216	0.001
Artibeus_obscurus:Rhinophylla_pumilio	0.074	0.026	6.167	0.001
Artibeus_obscurus:Sturnira_lilium	0.068	0.023	5.133	0.001
Artibeus_planirostris:Carollia_perspicillata	0.064	0.026	4.842	0.001
Artibeus_planirostris:Chiroderma_villosum	0.062	0.032	3.850	0.001
Artibeus_planirostris:Rhinophylla_pumilio	0.085	0.028	6.059	0.001
Artibeus_planirostris:Sturnira_lilium	0.074	0.024	5.723	0.001
Carollia_perspicillata:Chiroderma_villosum	0.065	0.032	4.273	0.001
Carollia_perspicillata:Rhinophylla_pumilio	0.048	0.029	3.455	0.001
Carollia_perspicillata:Sturnira_lilium	0.065	0.025	4.663	0.001
Chiroderma_villosum:Rhinophylla_pumilio	0.084	0.033	5.022	0.001
Chiroderma_villosum:Sturnira_lilium	0.077	0.031	5.462	0.001
Rhinophylla_pumilio:Sturnira_lilium	0.049	0.027	3.930	0.001

---

**Vista Ventral**

---

Artibeus_cinereus:Artibeus_lituratus	0.065	0.030	3.400	0.001
Artibeus_cinereus:Artibeus_obscurus	0.068	0.032	3.417	0.001
Artibeus_cinereus:Artibeus_planirostris	0.066	0.035	3.152	0.001
Artibeus_cinereus:Carollia_perspicillata	0.108	0.035	4.098	0.001
Artibeus_cinereus:Chiroderma_villosum	0.091	0.041	3.669	0.001
Artibeus_cinereus:Rhinophylla_pumilio	0.108	0.038	4.296	0.001
Artibeus_cinereus:Sturnira_lilium	0.074	0.032	3.484	0.001
Artibeus_lituratus:Artibeus_obscurus	0.021	0.026	0.960	0.180
Artibeus_lituratus:Artibeus_planirostris	0.022	0.029	0.832	<b>0.213</b>
Artibeus_lituratus:Carollia_perspicillata	0.131	0.029	4.957	0.001
Artibeus_lituratus:Chiroderma_villosum	0.079	0.039	3.419	0.001
Artibeus_lituratus:Rhinophylla_pumilio	0.138	0.033	5.153	0.001
Artibeus_lituratus:Sturnira_lilium	0.091	0.028	4.217	0.001
Artibeus_obscurus:Artibeus_planirostris	0.015	0.031	-0.648	<b>0.730</b>
Artibeus_obscurus:Carollia_perspicillata	0.127	0.032	4.331	0.001
Artibeus_obscurus:Chiroderma_villosum	0.071	0.040	2.948	0.001
Artibeus_obscurus:Rhinophylla_pumilio	0.134	0.036	4.352	0.001
Artibeus_obscurus:Sturnira_lilium	0.091	0.029	3.793	0.001
Artibeus_planirostris:Carollia_perspicillata	0.124	0.034	4.490	0.001
Artibeus_planirostris:Chiroderma_villosum	0.072	0.042	3.022	0.001
Artibeus_planirostris:Rhinophylla_pumilio	0.132	0.037	4.533	0.001
Artibeus_planirostris:Sturnira_lilium	0.086	0.032	3.744	0.001
Carollia_perspicillata:Chiroderma_villosum	0.130	0.042	4.152	0.001
Carollia_perspicillata:Rhinophylla_pumilio	0.071	0.038	2.930	0.001
Carollia_perspicillata:Sturnira_lilium	0.102	0.032	3.915	0.001
Chiroderma_villosum:Rhinophylla_pumilio	0.125	0.042	4.155	0.001
Chiroderma_villosum:Sturnira_lilium	0.101	0.040	3.736	0.001
Rhinophylla_pumilio:Sturnira_lilium	0.085	0.035	3.863	0.001

---