



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO  
CAMPUS UFRJ DUQUE DE CAXIAS PROFESSOR GERALDO CIDADE  
NÚCLEO MULTIDISCIPLINAR DE PESQUISA EM BIOLOGIA

**ALANA CONCEIÇÃO DA SILVA**

**EFEITO DA MASSA CORPORAL E DA FILOGENIA SOBRE OS ARRANJOS DOS  
FEIXES DO MÚSCULO *PLAGIOPATAGIALES PROPRII* DAS ASAS DE  
MORCEGOS FILOSTOMÍDEOS (CHIROPTERA, PHYLLOSTOMIDAE)**

Duque de Caxias

2023

**ALANA CONCEIÇÃO DA SILVA**

**EFEITO DA MASSA CORPORAL E DA FILOGENIA SOBRE OS ARRANJOS DOS  
FEIXES DO MÚSCULO *PLAGIOPATAGIALES PROPRII* DAS ASAS DE  
MORCEGOS FILOSTOMÍDEOS (CHIROPTERA, PHYLLOSTOMIDAE)**

Monografia apresentada como requisito para  
obtenção do título de Bacharel em Ciências  
Biológicas: Biotecnologia pela Universidade  
Federal do Rio de Janeiro.

Orientação: William Corrêa Tavares;  
Nathália Siqueira Veríssimo Louzada.

Duque de Caxias

2023



## CIP - Catalogação na Publicação

D111e Da Silva, Alana Conceição  
EFEITO DA MASSA CORPORAL E DA FILOGENIA SOBRE OS  
ARRANJOS DOS FEIXES DO MÚSCULO PLAGIOPATAGIALES  
PROPRII DAS ASAS DE MORCEGOS FILOSTOMÍDEOS  
(CHIROPTERA, PHYLLOSTOMIDAE) / Alana Conceição Da  
Silva. -- Rio de Janeiro, 2023.  
64 f.

Orientador: William Corrêa Tavares.  
Coorientadora: Nathália Siqueira Veríssimo  
Louzada.

Trabalho de conclusão de curso (graduação) -  
Universidade Federal do Rio de Janeiro, Campus  
Duque de Caxias Professor Geraldo Cidade, Bacharel  
em Ciências Biológicas: Biotecnologia, 2023.

1. Phyllostomidae. 2. Morfologia funcional. 3.  
Plagiopatágio. 4. Chiroptera. 5. Mammalia. I.  
Tavares, William Corrêa , orient. II. Louzada,  
Nathália Siqueira Veríssimo , coorient. III. Título.

Alana Conceição da Silva

**EFEITO DA MASSA CORPORAL E DA FILOGENIA SOBRE OS ARRANJOS DOS  
FEIXES DO MÚSCULO *PLAGIOPATAGIALES PROPRII* DAS ASAS DE  
MORCEGOS FILOSTOMÍDEOS (CHIROPTERA, PHYLLOSTOMIDAE)**

Monografia apresentada ao Programa de Graduação em Ciências Biológicas -  
Biotecnologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro-UFRJ, como requisito parcial  
à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas (Biotecnologia).

Aprovada em: 07 de agosto de 2023

Dr. William Corrêa Tavares, UFRJ

(Membro titular, presidente da banca)

Dra. Leila Maria Pessôa, UFRJ

(Membro titular)

Dr. Marcelo Rodrigues Nogueira, UFRRJ

(Membro titular)

Dr. Rodrigo Ornellas Meire, UFRJ

(Revisor e Membro suplente)



## FOLHA DE APROVAÇÃO



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO  
CAMPUS DUQUE DE CAXIAS  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS: BIOTECNOLOGIA

Aluno(a): **Alana Conceição da Silva**

Registro na DRE: **117035203**

Título: "Efeito da massa corporal e da filogenia sobre os arranjos dos feixes do músculo plagiopatagiales proprii das asas de morcegos filostomídeos (Chiroptera, Phyllostomidae)"

MEMBRO DA BANCA	NOTA
Leila Maria Pessôa	10,0
Marcelo Rodrigues Nogueira	10,0
William Corrêa Tavares (Orientador)	10,0
Nota Final	10,0

Declaro que a aluna **Alana Conceição da Silva** foi aprovada com nota 10,0, por esta banca.

Duque de Caxias, 07 de agosto de 2023.

*Leila Maria Pessôa*

Leila Maria Pessôa

*Marcelo Rodrigues Nogueira*

Marcelo Rodrigues Nogueira

*William Corrêa Tavares*

William Corrêa Tavares



gov.br

Documento assinado digitalmente

WILLIAM CORREA TAVARES

Data: 08/08/2023 15:00:11-0300

Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

*Alana Conceição da Silva*

Alana Conceição da Silva

gov.br

Documento assinado digitalmente

DENIS MOTA DE SOUSA

Data: 08/08/2023 16:29:17-0300

Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

*Luiz Gustavo Feijó Dubois*

Coordenador Luiz Gustavo Feijó Dubois  
Curso de Ciências Biológicas: Biotecnologia

Dedico este trabalho à minha mãe, que foi essencial me dando apoio para que eu realize meu sonho de me formar na graduação. Esse sonho é dedicado a família Conceição, pois sou a primeira da família a concluir uma graduação, e em Universidade Federal, e reconheço a importância deste marco para toda minha geração e meus ancestrais.

## **AGRADECIMENTOS**

Quero agradecer primeiramente aos orixás e entidades, que me guiam e sempre estão comigo.

À toda minha família, em especial à minha mãe adotiva Dalva, por sempre ter confiado em mim e por ser a melhor mãe do mundo. A minha tia materna Elisabethe, por todo o café que tomei e ainda tomo nessa jornada acadêmica. E aos meus primos, Kadu e Amanda, por nunca terem deixado eu pensar em desistir dos meus sonhos.

Aos meus amigos, Mayara e Alexandre, por todo carinho e amizade. Sou grata por ter vocês em minha vida e por cada conselho nesses anos.

Ao meu melhor amigo e namorado José Pedro, por todo o apoio e por sempre estar ao meu lado.

À minha família de axé do Kwe Babá Omin, e especialmente a mãe Márcia D'Oxum e pai Roni D'Oxalufan que cuidam de mim com tanto amor e carinho.

À PIBIC-UFRJ por ter me concedido uma bolsa de iniciação científica permitindo a conclusão desse trabalho.

Ao laboratório NUMPEX-BIO, onde desenvolvi a maior parte desse trabalho.

Ao curador da coleção de mamíferos do Museu Nacional, Dr. João Alves de Oliveira, por ter permitido o acesso a parte dos espécimes utilizados nesse trabalho.

Ao meu orientador, Dr. William Corrêa Tavares, pela dedicação, empatia e confiança depositada em mim. Por todos os conselhos, críticas construtivas e incentivo durante todo o andamento desse trabalho e que irei levar por toda minha carreira acadêmica.

À minha coorientadora, Dra. Nathália S. V. Louzada, por toda atenção, suporte, paciência, incentivo e conhecimento durante o desenvolvimento desse trabalho.

Ao professor Rodrigo Ornellas Meire, pela revisão atenta de uma versão prévia desta monografia. A ele e aos membros da banca avaliadora, agradeço o tempo e as sugestões que certamente melhorarão este estudo antes da publicação em periódico científico.

Aos membros do Grupo de Estudos em Evolução dos Mamíferos (GEEM), pelas críticas construtivas e amizade.

Aos professores e professoras do curso de Biotecnologia da UFRJ-Duque de Caxias, por serem presentes e essenciais para a minha formação.

## RESUMO

Silva, Alana Conceição. **EFEITO DA MASSA CORPORAL E DA FILOGENIA SOBRE OS ARRANJOS DOS FEIXES DO MÚSCULO *PLAGIOPATAGIALES PROPRII* DAS ASAS DE MORCEGOS FILOSTOMÍDEOS (CHIROPTERA, PHYLLOSTOMIDAE).**

Duque de Caxias, 2023. Monografia (Bacharelado em Ciências Biológicas - Biotecnologia) - Campus Duque de Caxias, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Duque de Caxias, 2023.

Os morcegos (Ordem Chiroptera) são os únicos mamíferos que apresentam voo batido. Reunindo mais de 1.450 espécies, os quirópteros apresentam enorme diversidade de morfologia das asas, cinemática de voo e massa corporal. Na região Neotropical destaca-se a diversidade taxonômica e ecológica da família Phyllostomidae. O músculo intramembranoso *plagiopatagiales proprii* forma uma arquitetura de feixes macroscópicos que concede à membrana alar dos morcegos (=patágio) rigidez ajustável, minimizando a deformação das asas e o efeito do arrasto, suportando o peso durante o voo. Sabendo que o peso influencia na carga alar com consequências funcionais sobre o voo, o objetivo principal deste trabalho foi testar a hipótese de que na diversificação de Phyllostomidae a massa corporal e a filogenia foram fatores que moldaram a morfologia dos feixes musculares do patágio. Foram examinados 93 exemplares de 24 espécies de oito subfamílias de filostomídeos. Os espécimes foram fotografados em posição padronizada, com a asa aberta sobre uma caixa de luz com filtro polarizador. Foram testados o sinal filogenético e a correlação dos atributos quantitativos do músculo *plagiopatagiales proprii* com a massa corporal.

Destacamos a alta variação interespecífica na área de distribuição, grau de ramificação, tamanho e número dos feixes musculares. Espécies de uma mesma subfamília tendem a ter arranjos similares entre si, o que foi corroborado pelo alto sinal filogenético no número de feixes musculares e outros atributos quantitativos. Observamos que o percentual da área relativa de distribuição dos feixes aumenta numa taxa maior do que a massa corporal, apresentando alometria positiva, que relacionada com a carga alar corrobora a hipótese levantada. Portanto, esse estudo evidencia a adaptação morfofuncional na musculatura investigada como resposta à variação de massa corporal em Phyllostomidae, favorecendo a rigidez do patágio em linhagens com maior carga alar.

Palavras-chave: Plagiopatágio; Morfologia funcional; Phyllostomidae.

## ABSTRACT

Silva, Alana Conceição. **EFFECT OF BODY MASS AND PHYLOGENY ON THE ARRANGEMENTS OF THE *PLAGIOPATAGIALES PROPRII* MUSCLE BUNDLES OF THE WINGS OF PHYLOSTOMID BATS.** Duque de Caxias, 2023. Monograph (Bachelor of Biological Sciences - Biotechnology) - Campus Duque de Caxias, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Duque de Caxias, 2023.

Bats (Order Chiroptera) are the only mammals with flapped flight. With more than 1,450 species, these animals show an enormous diversity in wing morphology, flight kinematics and body mass. In the Neotropical region, the taxonomic and ecological diversity of the family Phyllostomidae stands out. The intramembranous muscle *plagiopatagiales proprii* forms a macroscopic bundle architecture providing adjustable rigidity to the wing membrane (=patagium) of bats, minimizing wing deformation and drag effect, supporting the weight during flight. Knowing that weight influences wing loading with consequences for flight, the aim of this study was to test the hypothesis that during the Phyllostomidae diversification, body mass and phylogeny were factors that shaped the morphology of the patagium muscle bundles. Ninety-three specimens of 24 species of eight phyllostomid subfamilies were examined. The specimens were photographed in a standardized position, with the wing open over a light box with a polarizing filter. The phylogenetic signal and the correlation of the quantitative attributes of muscle *plagiopatagiales proprii* with body mass were tested. We highlight the high interspecific variation in distribution, degree of branching, size and number of muscle bundles. The results show that species of the same subfamily tend to have



similar arrangements among themselves, which was corroborated by the high phylogenetic signal in the number of muscle bundles and in other quantitative attributes. We observed that the percentage of the relative distribution area of the bundles increases at a higher rate than the body mass, showing positive allometry, which related to the wing load corroborates the hypothesis raised. Therefore, this study evidences the morphofunctional adaptation in the musculature investigated as a response to body mass variation in Phyllostomidae, favoring the rigidity of the patagium in the lineages with higher wing loading.

Keywords: Plagiopatagium; Functional morphology; Phyllostomidae.

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>1</b>
1.1. DIVERSIDADE DE CHIROPTERA E PHYLLOSTOMIDAE .....	1
1.2. ORIGEM DO VOO E ANATOMIA DAS ASAS DE CHIROPTERA .....	2
1.2.1. FEIXES MUSCULARES .....	5
1.2.2. INTRODUÇÃO A BIOMECÂNICA DO VOO .....	6
1.3. DIVERSIDADE MORFOLÓGICA E FUNCIONAL DAS ASAS EM PHYLLOSTOMIDAE .....	7
1.4. VARIAÇÃO DE MASSA CORPORAL .....	9
1.5. RELEVÂNCIA TECNOLÓGICA DO ESTUDO .....	10
<b>2. OBJETIVOS GERAIS E ESPECÍFICOS</b> .....	<b>12</b>
2.1. OBJETIVO GERAL .....	12
2.2. OBJETIVO ESPECÍFICO .....	12
<b>3. MATERIAIS E MÉTODOS</b> .....	<b>13</b>
3.1. ESPÉCIMES EXAMINADOS .....	14
3.2. COLETA DE IMAGENS PARA ANÁLISES MORFOLÓGICAS .....	16
3.3. NOMENCLATURA ANATÔMICA PARA CARACTERIZAÇÃO QUALITATIVA DA VARIAÇÃO MORFOLÓGICA .....	16
3.4. CARACTERIZAÇÃO QUANTITATIVA DA VARIAÇÃO MORFOLÓGICA .....	16
3.4.1. CONTAGEM DO NÚMERO DE FEIXES .....	16
3.4.2. MENSURAÇÃO DE ÁREAS DO PLAGIOPATÁGIO .....	16

3.4.3. MENSURAÇÃO DO COMPRIMENTO DOS FEIXES .....	17
3.4.4. ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	17
3.4.4.1. ANÁLISE ALOMÉTRICA .....	18
3.4.4.2. ANÁLISES MULTIVARIADA .....	21
3.4.4.3. SINAL FILOGENÉTICO .....	22
<b>4. RESULTADOS .....</b>	<b>24</b>
4.1. DESCRIÇÃO ANATÔMICA DA VARIAÇÃO INTERESPECÍFICA .....	24
4.2. ANÁLISE QUANTITATIVA DOS FEIXES MUSCULARES .....	46
4.2.1. ANÁLISE DE ALOMETRIA.....	46
4.2.2. ANÁLISE MULTIVARIADA .....	49
4.2.3. TESTE DE SINAL FILOGENÉTICO .....	51

<b>5. DISCUSSÃO .....</b>	<b>52</b>
5.1. SINAL FILOGENÉTICO NA VARIAÇÃO DO M. <i>PLAGIOPATAGIALES</i>	
<i>PROPRII</i> .....	52
5.2. EFEITO DA MASSA CORPORAL SOBRE O ARRANJO DE M.	
<i>PLAGIOPATAGIALES PROPRII</i> .....	53
5.3. CONSIDERAÇÕES FUNCIONAIS .....	54
<b>6. DISCUSSÃO .....</b>	<b>57</b>
<b>7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>58</b>



# 1. INTRODUÇÃO

## 1.1. Diversidade de Chiroptera e Phyllostomidae

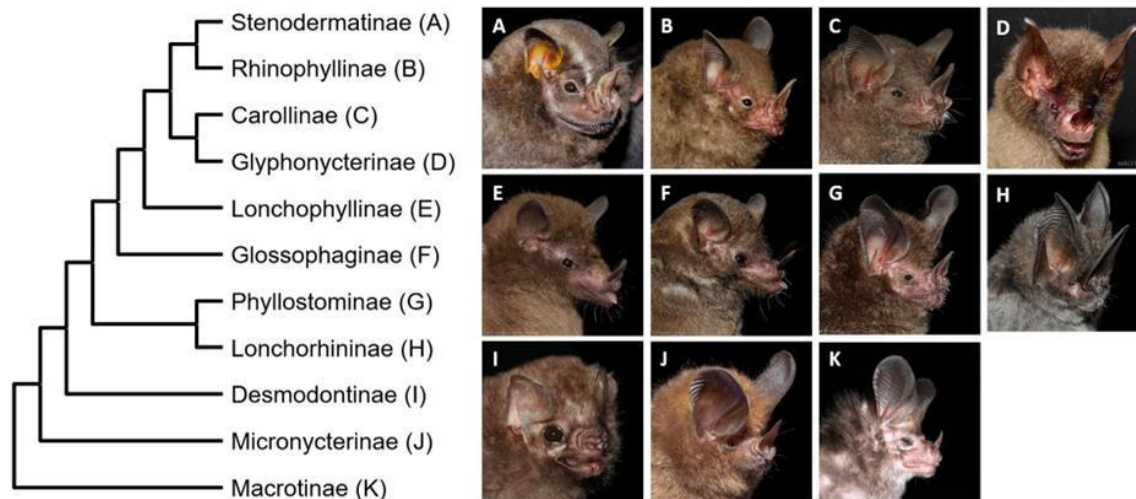
Os morcegos (Ordem Chiroptera) são os únicos mamíferos com voo batido (Madsen *et al.*, 2001; Anderson e Ruxton, 2020) e formam um grupo monofilético dentro do clado de mamíferos placentários Laurasiatheria, que inclui também Eulipotyphla, Pholidota, Carnivora, Perissodactyla e Cetartiodactyla (Hassain *et al.*, 2012; Upham *et al.*, 2019). As 1.462 espécies atualmente reconhecidas em Chiroptera são distribuídas em 21 famílias (Simmons e Cirranello, 2023), alocadas nas subordens Yinpterochiroptera e Yangochiroptera (Springer, 2013), e a diversidade taxonômica registrada ainda cresce anualmente. Além de serem a segunda maior ordem de mamíferos em número de espécies, os quirópteros também ocupam diferentes habitats em todos os continentes, exceto Antártica, reúnem grande diversidade de morfologias das asas e cinemáticas de voo, e abrangem a maioria das dietas conhecidas em mamíferos (Fenton e Simmons, 2014; Amador *et al.*, 2016).

Os Yinpterochiroptera englobam 7 famílias e 426 espécies, enquanto os Yangochiroptera englobam 14 famílias e 1.036 espécies, tendo vasta distribuição em regiões tropicais (Simmons e Cirranello, 2023). No Brasil existem 9 famílias de quirópteros: Emballonuridae (17 spp.), Phyllostomidae (93 spp.), Mormoopidae (4 spp.), Noctilionidae (2 spp.), Furipteridae (1 sp.), Thyropteridae (5 spp.), Natalidae (1 sp.), Molossidae (32 spp.) e Vespertilionidae (26 spp.) (Peracchi *et al.*, 2006; Reis *et al.*, 2007; Garbino *et al.*, 2022). Todas estas famílias são da subordem Yangochiroptera, com representantes ocorrendo em todos os biomas brasileiros e algumas espécies ocorrendo em áreas urbanas (Reis *et al.*, 2007).

A família Phyllostomidae, após passar por uma das maiores radiações adaptativas conhecidas entre mamíferos (Rossoni *et al.*, 2017), é atualmente composta por cerca de 224 espécies distribuídas em 61 gêneros e 11 subfamílias (Baker *et al.*, 2016; Camacho *et al.*, 2022; Simmons e Cirranello, 2023) sendo a segunda família de morcegos mais diversificada do mundo (Fig. 1). Os filostomídeos estão distribuídos ao longo das regiões tropicais e subtropicais das Américas, e no Brasil sua diversidade inclui 93 espécies de 43 gêneros distribuídos em 10 subfamílias (Garbino *et al.*, 2022). *Estes morcegos têm papéis biológicos importantes dentro dos ecossistemas, incluindo predação de insetos e regeneração florestal, sendo considerados como alguns dos melhores dispersores de sementes nas Américas* (Bredt e Uieda, 1996). Phyllostomidae também se destaca por reunir a maior variedade de hábitos alimentares em Chiroptera: insetivoria presente em Macrochinae,

Micronycterinae, Lonchorrhiniinae, Phyllostominae e Glyphonycterinae; frugivoria em Carollinae, Rhinophyllinae e Stenodermatinae; hematofagia na subfamília Desmodontinae; e nectarivoria em Glossophaginae e Lonchophyllinae (Monteiro e Nogueira, 2011). Em sua morfologia externa, esta família se caracteriza por apresentar folha nasal bem desenvolvida (Fig. 1), exceto na subfamília Desmodontinae (morcegos vampiros, onde a folha nasal tem aparência achatada; Fig. 1-I), além de asas largas e curtas, que permitem um voo lento e manobrável em meio à vegetação densa (Reid, 1997). A maioria dos filostomídeos insetívoros e carnívoros apresenta orelhas bastante desenvolvidas, que auxiliam na ecolocalização e na percepção dos sinais sonoros de suas presas (Reid, 1997).





**Figura 1: Filogenia e diversidade de subfamílias de Phyllostomidae. Esquerda: filogenia com**

base em mitogenoma (modificado de Camacho *et al.*, 2022). Direita: Representantes de cada subfamília de Phyllostomidae. A) *Artibeus lituratus* (Olfers, 1818); B) *Rhinophylla pumilio* Peters, 1865. C) *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758); D) *Glyphonycteris daviesi* (Hill, 1964); E) *Lonchophylla peracchii* Dias, Esbérard e Moratelli, 2013; F) *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766); G) *Trachops cirrhosus* (Spix, 1823); H) *Lonchorhina aurita* Tomes, 1863; I) *Diphylla ecaudata* Spix, 1823; J) *Micronycteris microtis* Miller, 1898; K) *Macrotus waterhousii* Gray, 1843; Fotos A) - C) e E) - J) de autoria de R. L. M. Novaes; Foto D) de autoria de P. F. C.

Rosas; Foto K) de autoria de J. Ugarte. A) - J) Acessados em

<http://morcegodosbrasil.blogspot.com/> e K) Acessado em <https://www.biodiversity4all.org/> em

09 de março de 2023.

## 1.2. Origem do voo e anatomia das asas de Chiroptera

O voo especializado se originou de forma independente em quatro grupos de animais: insetos, pterossauros, aves e morcegos (Anderson e Ruxton *et al.*, 2020),

cada um com uma combinação de adaptações morfológicas exclusivas e convergentes, ou homoplásticas, capazes de lidar com as demandas biomecânicas deste modo de locomoção. O mais antigo registro fóssil de quiróptero, data do Eoceno, há aproximadamente 50 milhões de anos atrás (Rietbergen *et al.*, 2023). Acredita-se que neste período os morcegos já tinham desenvolvido o voo especializado com alta capacidade de realizar manobras, o que pode ser inferido pela presença de características anatômicas como alongamento do terceiro, quarto e quinto dígitos do membro anterior (Gunnell e Simmons, 2005; Hedenstrom e Johansson, 2015). Na literatura podem ser encontradas até seis hipóteses não mutuamente exclusivas sobre a origem do voo (Anderson e Ruxton, 2020). As hipóteses diferem quanto ao surgimento do voo em Chiroptera, baseadas em características morfológicas encontradas em fósseis. Contudo, hipóteses mais aceitas sugerem que o voo teria surgido primeiro (Norberg, 1985; Norberg, 1994; Bishop, 2008; Hedenstrom e Johansson, 2015) ou juntamente com a ecolocalização (Fenton *et al.*, 1995). *Recentemente, a hipótese da “membrana interdigital”* (Anderson e Ruxton, 2020) propôs que através de uma membrana interdigital de um morcego primitivo noturno que saltava de poleiros para capturar insetos (similar a dos sapos planadores e colugos), teria evoluído o voo oscilante. A hipótese da membrana interdigital proposta por Anderson e Ruxton (2020) foi questionada no ano seguinte (Gardner e Dececchi, 2021), pois através de dados fósseis, moleculares e morfológicos revisados mostrou-se que o voo oscilante e a ecolocalização evoluíram juntos antes da divergência entre Yangochiroptera e Yinpterochiroptera. Além disso, estudos sobre desenvolvimento mostraram que o patágio associado ao tronco

(plagiopatágio) surge primeiro do que o patágio associado aos dígitos (dactilopatágio; Gardner e Dececchi, 2021). Independente das vias evolutivas seguidas para o estabelecimento do voo, uma vez inseridos em um nicho aéreo, os quirópteros alcançaram grande sucesso evolutivo acompanhado de uma ampla diversificação filogenética e ecológica (Teeling *et al.*, 2005).

As asas dos quirópteros se caracterizam pelo alongamento do rádio, metacarpos e falanges dos dedos II, III, IV e V e são cobertas por uma membrana fina e flexível que fornece a aerodinâmica necessária para o voo (Fig. 2). Essa membrana, conhecida como patágio, é um produto de retenção de tegumento interdigital durante o desenvolvimento embrionário (Sears *et al.*, 2006), e é dividido em seções de acordo com a posição que ocupa (Figura 2): a) o propatágio, disposto entre o ombro e o

punho; b) dactilopatágio, entre os metacarpos e as falanges dos dedos II a V, ; c) o plagiopatágio, disposto entre o dedo V, braço, antebraço e tronco; e d) o uropatágio, entre os membros posteriores, calcar e cauda (Neuweiler, 2000; Reis *et al.*, 2007).

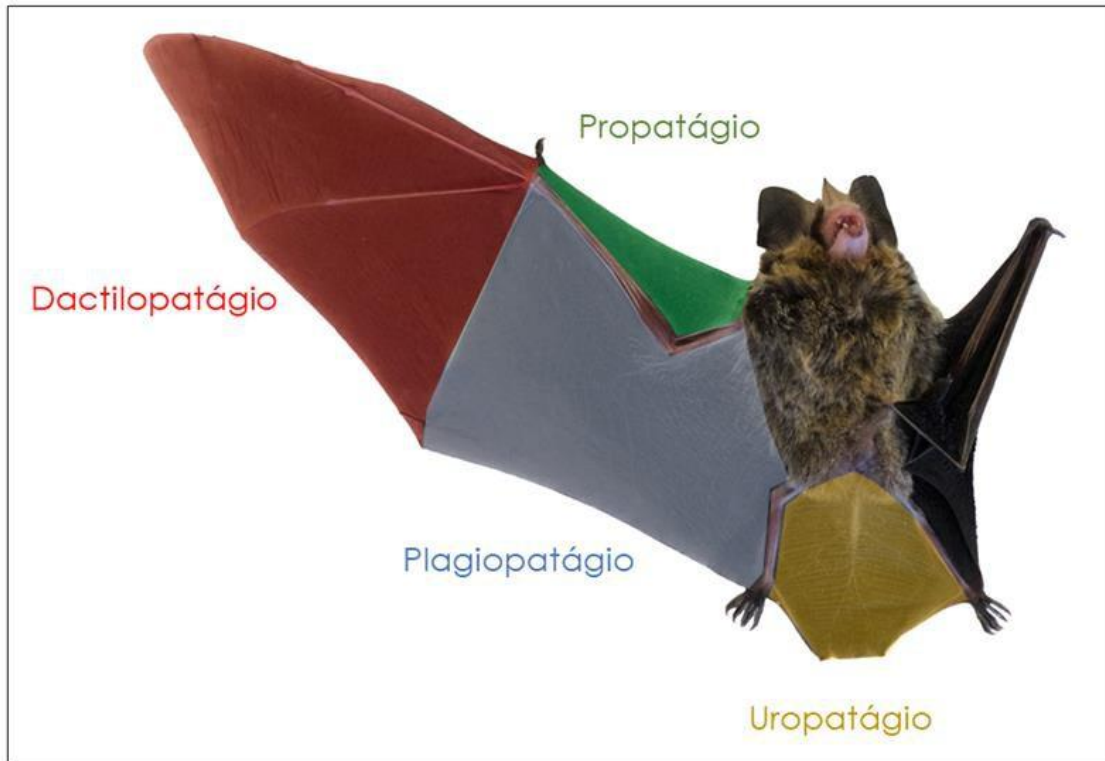


Figura 2.

**Representação esquemática das regiões do patágio dos morcegos, em**

*Gardnerycteris crenulatum (Phyllostomidae)*. Imagem: Nathália Louzada.

O tegumento que compõe a maior parte da área do patágio pode variar de espessura entre as famílias e em função do tamanho corporal (Studier, 1972; Sokolov, 1982; Crowley e Hall, 1994; Swartz *et al.*, 1996), *mas ordinariamente é cerca de uma ordem de magnitude mais fina que a pele das demais regiões do corpo* (Madej *et al.*, 2012). Ademais, o tegumento patagial é preenchido por diversos feixes macroscópicos de elastina e músculos, que formam rugas proeminentes na superfície das asas (Cheney *et al.*, 2015). *As fibras de elastina são abundantes na hipoderme, formando padrões observáveis a olho nu em todas as secções das asas dos morcegos (plagiopatágio, dactilopatágio, propatágio e uropatágio) e medem aproximadamente 0,1 mm de espessura* (Holbrook e Odland, 1978; Cheney *et al.*, 2015). Apesar de não serem conhecidas funções experimentalmente testadas para

estas fibras, é possível que elas participem na extensibilidade do patágio durante o voo, além de prover resistência ao rasgo (Holbrook *et al.*, 1978; Crowley *et al.*, 1994; Swartz *et al.*, 1996).

### 1.2.1. Feixes musculares

Como consequência de sua elasticidade, o patágio tende a se curvar passivamente em resposta à carga aerodinâmica durante o golpe descendente da asa (Cheney *et al.*, 2017). *Contrabalanceando este efeito, feixes de músculos intramembranosos concedem ao patágio rigidez ajustável, minimizando a deformação das asas e, conseqüentemente, o arrasto (Cheney et al., 2017).*

Durante o voo, a maior parte do trabalho é realizada pelos músculos peitorais que controlam o movimento das asas, diretamente aderidos ao esqueleto da cintura peitoral e ao membro anterior (Panyutina *et al.*, 2013). Dentro do plagiopatágio existem pelo menos cinco outros arranjos de músculos esqueléticos intramembranosos que podem ser visualizados de maneira macroscópica por transparência da asa, alguns com funções já conhecidas e outros que ainda necessitam de mais estudos (Neuweiler, 2000; Cheney *et al.*, 2017). *Cabe ressaltar que estes músculos diferem dos demais músculos esqueléticos por não estarem inseridos em esqueleto ósseo, originando-se em diferentes regiões e se inserindo na hipoderme do plagiopatágio, sendo eles: 1) o *dorsopatagiales*, originado no dorso do tronco; 2) *coracopatagiales*, originado na região axilar; 3) *plagiopatagiales proprii*, originado *no próprio plagiopatágio*; 4) *cubitopatagiales*, originado na região cubital e 5) *tibiopatagiales*, originado na tíbia (Cheney *et al.*, 2017).*

Um dos grupos de músculos intramembranosos mais interessantes é o *plagiopatagiales proprii* (Fig. 3), *formado por uma série de feixes com orientação anteroposterior que se interpõem entre as duas camadas de tegumento da asa e não cruzam articulações esqueléticas. Desse modo, o *plagiopatagiales proprii* não*

controla movimentos ósseos, mas modula a rigidez efetiva da membrana alar, e assim controla a sua deformação (Cheney *et al.*, 2014). Cabe considerar que a deformação do plagiopatágio pode ter consequências negativas sobre a aerodinâmica, como o aumento do arrasto, de modo que o *plagiopatagiales proprii*, reduzindo o seu efeito, tem função importante na eficiência do voo (Cheney *et al.*, 2014). A arquitetura das matrizes musculares no plagiopatágio pode variar entre famílias de quirópteros, mas não se sabe se esta variação tem consequências funcionais sobre o voo (Cheney *et al.*, 2017).





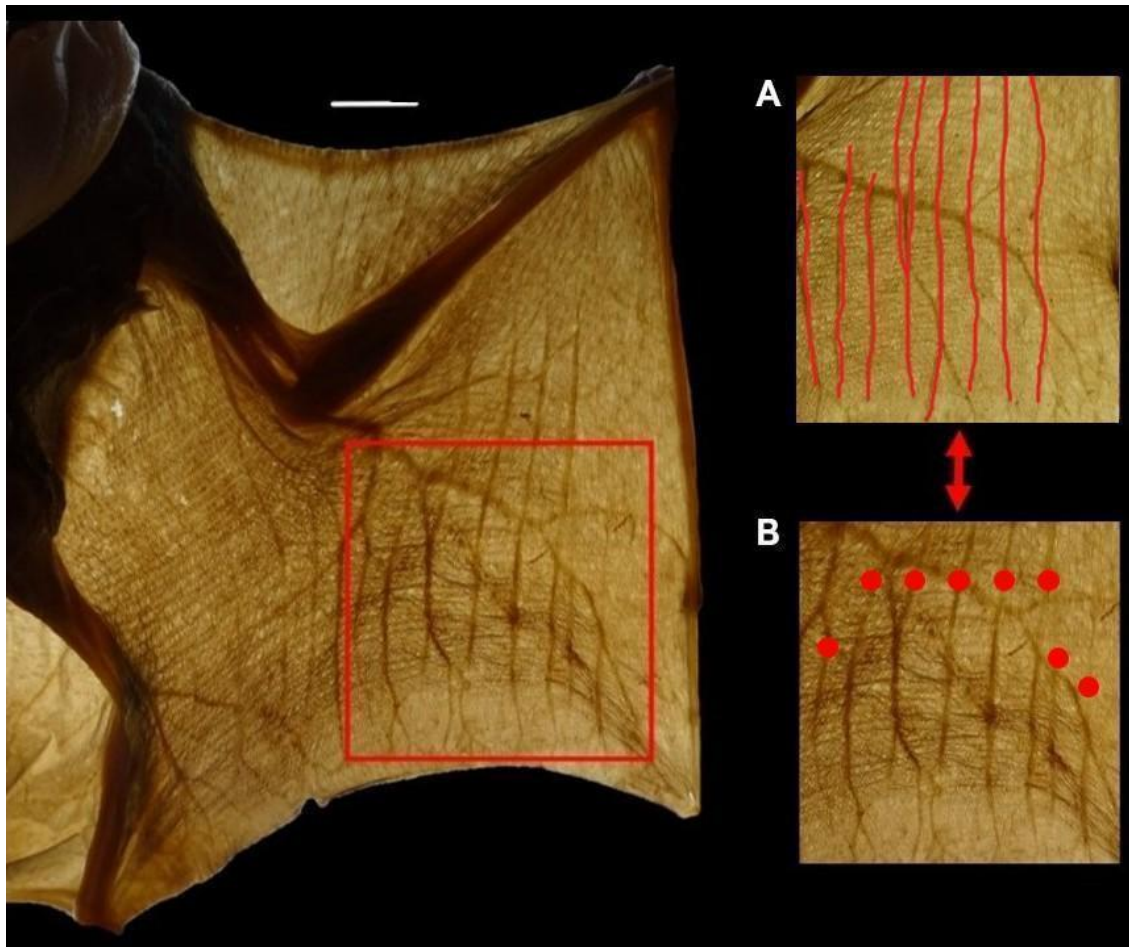


Figura 3.

**Feixes musculares de *plagiopatagiales proprii* em *Phylloderma stenops*. A) feixes musculares sublinhados; B) feixes musculares pontilhados. Ambos, para melhor visualização, estão marcados em vermelho. Escala de 10 mm.**

Apesar da variação proeminente, ainda não são conhecidos quais são os fatores que influenciaram a disparificação do *plagiopatagiales proprii* ao longo da radiação evolutiva de Chiroptera.

### 1.2.2. Introdução a Biomecânica do voo

O voo dos morcegos consiste em um modo de locomoção que transporta pelo ar uma quantidade de massa por uma quantidade de distância, requerendo trabalho

por unidade de tempo (Norberg *et al.*, 1990). Para isso, ossos, seções da membrana patagial, cartilagens, tendões e músculos são importantes pois compõem uma estrutura mecânica complexa das asas, configurando regiões rígidas e flexíveis (Holderied e Jones, 2009).

Um voo requer a combinação de duas forças: a elevação, ou ascensão, que é uma força vertical antagônica ao peso do corpo; e a propulsão, que é uma força horizontal antagônica ao arrasto (Neuweiler, 2000; Fenton e Simons, 2014; Louzada, 2020). Todas essas forças não são constantes, sendo produzidas de forma cíclica através da batida das asas (Gunnell e Simmons, 2012). O ar que passa pela superfície superior e superfície inferior das asas durante o voo, gera pressões diferentes (altas sob a asa e baixas sobre a asa) ocasionando sustentação (Neuweiler, 2000; Fenton e Simons, 2014). Além disso, o impulso gerado pelo movimento do ar através da superfície das asas produz vórtices que são responsáveis pela maior parte da força aerodinâmica necessária para a propulsão (Neuweiler, 2000).

É válido salientar que são as características anatômicas que determinam o tipo de voo que os animais conseguem sustentar (Norberg, 2002). Algumas variáveis morfológicas como comprimento, largura e área das asas, e tamanho e massa corporal, estão entre estas medidas determinantes, das quais são derivados índices aerodinâmicos importantes, como a carga alar (Norberg *et al.*, 1987; Norberg, 1989). A carga alar é uma medida que consiste na massa corporal dividida pela área da asa (Norberg, 1989). Mantendo-se a forma constante, o aumento da massa corporal e da carga alar tende a resultar em maior deformação do patágio e, portanto, em maior arrasto, o qual pode ser contrabalanceado pelo músculo *plagiopagiales proprii*. Desse modo, é importante refletir sobre como os feixes musculares participam juntamente com outras estruturas anatômicas durante o voo.

### **1.3. Diversidade morfológica e funcional das asas em Phyllostomidae**

Forma, tamanho e função estão relacionados entre si no plano corporal dos vertebrados, uma vez que a variação em forma e tamanho afeta diferentes aspectos da biologia destes animais, incluindo suporte, locomoção, forrageamento, metabolismo e comportamento, dentre outros (Kardong *et al.*, 2016; Vizcaíno *et al.*, 2016). Neste sentido, entender a relação entre forma e função em Chiroptera é imprescindível para compreender seus hábitos de locomoção e forrageamento em diferentes ambientes, e conseqüentemente a sua radiação adaptativa (Norberg, 1994). Já no Eoceno, a mudança de forma dos dígitos anteriores e o desenvolvimento do patágio nos ancestrais dos morcegos, dando origem à asa, constituíram notáveis adaptações associadas à função locomotora (Adams, 2008). Desde então, o acúmulo de variação da forma da asa dos morcegos tem sido associado a especializações aos diferentes hábitos locomotores e alimentares, pois as variáveis de massa corporal,

comprimento, curvatura, área alar e formato da ponta da asa influenciam na manobrabilidade, agilidade e velocidade do voo assim como em gasto energético, permitindo acesso diferencial a recursos ecológicos (Mancina *et al.*, 2012). Morcegos que possuem asas estreitas têm baixa área alar e, por consequência, alta carga alar (= massa corporal / área alar), permitindo com que esse animal desempenhe voos rápidos, favorecendo a captura de insetos em áreas abertas. Por outro lado, morcegos com asas curtas e largas apresentam baixa relação de aspecto alar e baixa carga alar, possibilitando voos lentos, mas altamente manobráveis, dentro de vegetação densa (Norberg *et al.*, 1987; Neuweiler, 2000; Louzada, 2020). Com uma estrutura óssea extremamente adaptada e uma membrana patagial elástica que se curva em resposta a carga aerodinâmica, a morfologia dos morcegos permite que as asas desempenhem diversos tipos de configurações tridimensionais (Swartz e Middleton, 2007; Marinello e Bernard, 2014). Neste sentido, é razoável hipotetizar que a variação na forma e estrutura de arranjos de músculos intramembranosos no patágio tenha consequências funcionais.

Os filostomídeos passaram pela mais extensa radiação ecológica, taxonômica e morfológica dentro de Chiroptera nas Américas (Rossoni *et al.*, 2017; Fleming *et al.*, 2020). Existe uma ampla diversidade de morfologia funcional das asas destes morcegos (Norberg *et al.*, 2012; Gunnell e Simmons, 2012), diretamente relacionada com as formas de voar e habitats explorados, permitindo-lhes ocupar uma alta diversidade de nichos (Norberg *et al.*, 1990). Os morcegos filostomídeos insetívoros (e.g., *Micronycteris*) geralmente possuem baixa massa corporal e isso vem de encontro com a alta manobrabilidade durante o voo para capturar suas presas. Esse

hábito alimentar requer um voo lento, a fim de reduzir a distância que será percorrida até o momento da captura, além da baixa carga alar. Em contrapartida, os morcegos que apresentam a nectarivoria (e.g., *Lonchophylla spp.*; *Anoura spp.*; e *Glossophaga spp.*) realizam o voo pairado. Esse tipo de voo requer baixa massa corporal para que o animal consiga sustentar a potência de um voo pairado em frente às flores enquanto se alimenta (Norberg *et al.*, 2012). Os morcegos nectarívoros (pesam de 6,5 a 45g) possuem massa corporal similar aos beija-flores (1,5 a 50g) que desempenham o mesmo tipo de voo pairado (Norberg *et al.*, 2012). Por outro lado, os morcegos carnívoros (e.g., *Trachops cirrhosus*; *Vampyrum spectrum*) e alguns frugívoros (e.g., *Artibeus spp.*) possuem alta massa corporal, área alar alta e carga alar baixa (Norberg e Fenton, 1988).

#### 1.4. Variação de massa corporal

Como já destacado acima, a variação da massa corporal afeta diversos aspectos da biologia animal, incluindo a locomoção (Kardong *et al.*, 2016; Vizcaíno *et al.*, 2016). Estudos biomecânicos revelam que animais voadores modernos (insetos, aves e morcegos) com diferentes tamanhos movimentam seus corpos diferentemente, pois as demandas físicas da locomoção mudam em função do tamanho do corpo (Riskin *et al.*, 2010). *Por outro lado, o voo também exerce influência importante sobre a evolução do tamanho. Em Chiroptera, existem limites de massa mínima e máxima para o desempenho eficiente da locomoção (Norberg et al., 2012). Em Yangochiroptera, a carga alar é proporcionalmente maior em espécies com alta massa corporal do que em espécies com baixa massa corporal (Norberg et al., 1990). Esta relação, somada a demandas aerodinâmicas, mantém o tamanho corporal desse grupo abaixo de um limite relativamente baixo comparado aos demais mamíferos (Norberg et al., 2012). Além do voo batido, o desenvolvimento da ecolocalização também pode ter direcionado o nanismo filético (Giannini et al., 2012; Moyers Arévalo et al., 2020). Como consequência destas restrições, os quirópteros têm a menor massa corporal média dentre todas as ordens de mamíferos, correspondendo a cerca de 14g (Smith e Lyons, 2011; Giannini et al., 2012; Gonçalves et al., 2018). Em síntese, restrições morfológicas, metabólicas e aerodinâmicas limitam o aumento da massa corporal dos morcegos, de forma a ser possível energeticamente a capacidade de voar. Apesar destas restrições, a variação em massa corporal em Chiroptera abrange três ordens de grandeza, indo de 2 g em *Craseonycteris thonglongyai* (*Craseonycteridae*, *Yinpterochiroptera*) a cerca de 1.400*



g na raposa voadora *Acerodon jubatus* (*Pteropodidae*, *Yinpterochiroptera*) (Fenton e Simmons, 2014). Em *Phyllostomidae*, a variação de massa corporal adulta se estende de 4,7 g em *Micronycteris brosetti* (*Micronycterinae*; Reis et al., 2007) até 177,3 g em *Vampyrum spectrum* (*Phyllostominae*; Ratcliffe, 2009).

Tendo em vista a ampla variação da massa corporal em *Phyllostomidae* e que o patágio tem como uma de suas funções o suporte da massa corporal durante o voo, hipotetizamos que a variação de massa corporal seja um fator importante na estruturação da variação da arquitetura do músculo *plagiopatagiales proprii*. Para investigar a hipótese acima, neste estudo serão utilizados espécimes de morcegos da família *Phyllostomidae*. Devido a sua ampla diversidade de hábitos alimentares,

características ecomorfológicas e ampla variedade de massa corporal, a família Phyllostomidae torna-se um ótimo modelo para testar a hipótese do presente estudo.

### **1.5. Relevância tecnológica do estudo**

A compreensão de funções biológicas, estruturas ou arquitetura corporal de organismos encontrados na natureza pode ser utilizada como fonte de inspiração para desenvolver novas tecnologias e tem sido explorada em uma ampla variedade de pesquisas e áreas de estudos nos últimos anos (Brushan, 2008). A partir disso, a biomimética torna-se um campo de pesquisa altamente interdisciplinar que se inspira no *design* ou processos derivados da natureza em geral. Essa área vem sendo muito explorada nos últimos anos, pois é uma ferramenta de inovação que permite o desenvolvimento de tecnologias eficientes e sustentáveis (Colorado *et al.*, 2012; Furst *et al.*, 2012). Visto isso, a biotecnologia e a biomimética são campos de estudos que em conjunto têm potencial para oferecer tecnologias inovadoras inspiradas na natureza.

Pesquisas sobre morfologia e cinemática de voo em morcegos ajudaram a interpretar estilos de voo e suas correlações funcionais com forma da asa e do corpo do animal (Norberg, 1986; Norberg *et al.*, 1987). Servindo-se destes estudos, é possível desenvolver tecnologias explorando a funcionalidade da membrana alar. Esta estrutura tem propriedades elásticas altamente deformáveis, com fibras de elastina e músculos que permitem às asas serem estendidas, dobradas e curvadas. Estas propriedades são responsáveis pela alta manobrabilidade no voo dos morcegos e têm sido tecnologicamente exploradas dentro do campo da biomimética

(Furst *et al.*, 2012), *inspirando os roboticistas no projeto de asas com membranas* altamente deformáveis e elásticas em associação com um esqueleto mecânico articulado (Chang *et al.*, 2020). *Como ressaltado acima, a membrana patagial dos* quirópteros, que também suporta a massa corporal do animal durante o voo, é ativamente tensionada pelos músculos presentes na asa. Entretanto, apesar das recorrentes pesquisas sobre estrutura e funcionalidade da asa e de seus componentes, não se conhece o efeito da massa corporal sobre os arranjos dos feixes de elastina e músculos intramembranosos. Baseado nestas informações, o presente estudo deve contribuir para esclarecer a relação entre o arranjo destes músculos e a massa corporal dos morcegos. Desse modo, fornecendo informações cruciais para o desenvolvimento de tecnologias no campo da biomimética que se baseiam na morfologia e aerodinâmica do voo dos morcegos. Ademais, por ser um trabalho

inédito na literatura, esse estudo poderá contribuir com a ciência básica na área da morfologia funcional de quirópteros.



## 2. OBJETIVOS

### 2.1. OBJETIVO GERAL:

Sabendo que o peso influencia a carga aerodinâmica e a deformação do patágio, com consequências funcionais sobre o voo, o objetivo principal deste trabalho é testar a hipótese de que na radiação adaptativa de Phyllostomidae a massa corporal foi um fator que moldou a morfologia dos feixes do músculo *plagiopatagiales proprii*.

### 2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

Para alcançar este fim, temos como objetivos específicos:

- 1) Descrever qualitativamente e quantitativamente a variação interespecífica na arquitetura do músculo *plagiopatagiales proprii* em diferentes táxons de filostomídeos com ocorrência no Brasil;
- 2) Testar a presença de sinal filogenético na variação da arquitetura muscular no plagiopatágio em Phyllostomidae;
- 3) Testar a correlação evolutiva entre massa corporal e a arquitetura muscular no plagiopatágio ao longo da radiação de Phyllostomidae.



### **3. MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1. Espécimes examinados**

No presente estudo foram analisados 93 espécimes distribuídos em 24 espécies de 19 gêneros e oito subfamílias de morcegos filostomídeos (Tabela 1). Foram utilizados espécimes previamente fixados em formalina 10% e preservados em etanol 70% e tombados na coleção de mamíferos do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, bem como espécimes coletados pela nossa equipe de pesquisa e provisoriamente depositados no Núcleo de Pesquisa em Biologia do Campus UFRJ Duque de Caxias (NUMPEX-Bio), que posteriormente serão tombados na coleção de mamíferos do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro. O método de fixação em formalina 10% mostra-se adequado para preservar as estruturas alvo do presente estudo (Cheney *et al.*, 2017). Os espécimes coletados em campo por nossa equipe, em diferentes regiões da Mata Atlântica do estado do Rio de Janeiro, foram fixados em formalina 10% por 48h, antes de serem transferidos para etanol 70%, de duas maneiras distintas: *i*) com uma das asas estendida e seu plagiopatágio esticado e *ii*) com ambas as asas flexionadas e ambos plagiopatágios dobrados. Uma observação piloto mostrou que o segundo tipo de fixação favoreceu maior preservação dos feixes do plagiopatágio. Sendo assim, somente as asas fixadas de modo flexionado foram empregadas nos procedimentos subsequentes.

Apenas espécimes adultos foram incluídos nas análises. Foram definidos



como adultos os espécimes com as epífises dos metacarpos e falanges completamente ossificadas (Kunz e Anthony, 1982). A identificação específica dos espécimes foi realizada através de chaves de identificação com base em caracteres morfológicos externos e dentários (Díaz *et al.*, 2016; Reis *et al.*, 2017). Adotamos a nomenclatura usada pela Sociedade Brasileira para o Estudo de Quirópteros (SBEQ) para o nome das espécies (Garbino *et al.*, 2022) e a classificação da dieta seguindo Reis *et al.* (2017). De cada espécime examinado foram obtidos, a partir das etiquetas e/ou caderno de campo, a massa corporal (em gramas) e o comprimento do antebraço (em milímetros) como estimativas de tamanho corporal, sempre que disponíveis. Nos casos em que a massa corporal não estava disponível, foram utilizados dados da literatura e dados da espécie.

**Tabela 1. Táxons analisados no presente estudo. Incluindo os acrônimos, a dieta, a massa corporal média (em gramas) e o tamanho amostral (=números de espécimes analisados).**

<b>Táxon</b>	<b>Acrônimos</b>	<b>Dieta</b>	<b>Massa corporal média (g)</b>	<b>Tamanho amostral (N)</b>
<b>Subfamília Desmodontinae</b>				
<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Des_rot</i>	Sanguivoria	33,4	6
<i>Diphylla ecaudata</i>	<i>Dip_eca</i>	Sanguivoria	30,0	3
<b>Subfamília Carollinae</b>				
<i>Carollia perspicillata</i>	<i>Car_per</i>	Frugivoria	18,2	13
<b>Subfamília Rhinophyllinae</b>				
<i>Rhinophylla pumilio</i>	<i>Rhi_pum</i>	Frugivoria	9,4	3
<b>Subfamília Stenodermatinae</b>				
<i>Sturnira tildae</i>	<i>Stu_til</i>	Frugivoria	17,4	3
<i>Sturnira lilium</i>	<i>Stu_lil</i>	Frugivoria	21,1	3
<i>Chiroderma doriae</i>	<i>Chi_dor</i>	Frugivoria	30,1	3
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	<i>Pla_rec</i>	Frugivoria	17,7	12
<i>Artibeus obscurus</i>	<i>Art_obs</i>	Frugivoria	36,8	6
<i>Artibeus lituratus</i>	<i>Art_lit</i>	Frugivoria	68,1	4
<i>Artibeus cinereus</i>	<i>Art_cin</i>	Frugivoria	12,1	1
<b>Subfamília Phyllostominae</b>				
<i>Phyllostomus hastatus</i>	<i>Phy_has</i>	Onivoria	93,5	7
<i>Trachops cirrhosus</i>	<i>Tra_cir</i>	Carnivoria	35,6	1
<i>Vampyrum spectrum</i>	<i>Vam_spe</i>	Carnivoria	177,2	1
<i>Lophostoma silvicola</i>	<i>Lop_sil</i>	Insetivoria	31,0	2

*Chrotopterus auritus* Chr\_aur Carnivoria 80,3 1

*Macrophyllum macrophyllum* Mac\_mac Insetivoria 8,0 2

*Phylloderma stenops* Phy\_ste Insetivoria 53,8 2

#### **Subfamília Lonchophyllinae**

*Lonchophylla peracchii* Lon\_per Nectarivoria 9,3 4

#### **Subfamília Micronycterinae**

*Micronycteris minuta* Mic\_min Insetivoria 6,8 6

*Micronycteris megalotis* Mic\_meg Insetivoria 6,2 2

#### **Subfamília Glossophaginae**

*Glossophaga soricina* Glo\_sor Nectarivoria 10,0 4

*Anoura caudifer* Ano\_cau Nectarivoria 10,5 1

*Anoura geoffroyi* Ano\_geo Nectarivoria 15,0 3

### **3.2 Coleta de imagens para análises morfológicas**

Para analisar o arranjo dos feixes de músculos intramembranosos do plagiopatágio dos morcegos foram tomadas fotografias digitais dos espécimes seguindo Cheney *et al.* (2017). Primeiramente, os espécimes foram posicionados em decúbito dorsal sobre uma caixa de luz (*Light Box LED Porta-Trace 1012*). Uma película polarizadora foi utilizada sobre a caixa de luz para análise dos espécimes

com massa corporal menor que 50g, o que favorece o contraste entre tecidos com base na birrefringência (Cheney *et al.*, 2017). A luz emitida atravessa o patágio do espécime (e o filtro polarizador quando utilizado), permitindo uma observação macroscópica da distribuição dos feixes de músculos intramembranosos, e subsequentemente a análise da variação da orientação, do tamanho e do grau de ramificação dos feixes, sendo um método não destrutivo, barato e relativamente rápido. A disposição dos espécimes sobre a mesa iluminadora foi padronizada para reduzir a inserção de variação artefactual nas imagens. Primeiramente, cada espécime foi posicionado em decúbito dorsal, com o plagiopatágio em plano horizontal sobre a caixa de luz, com ou sem filtro polarizador. Usando as mãos, as asas foram delicadamente esticadas sobre da caixa de luz, mantendo o dígito V esticado e paralelo ao eixo anteroposterior do tronco do animal, de forma a ficarem alinhadas aos cotovelos e tornozelos, e com a articulação braço-antebraço em um ângulo de aproximadamente 90° (Fig. 4).

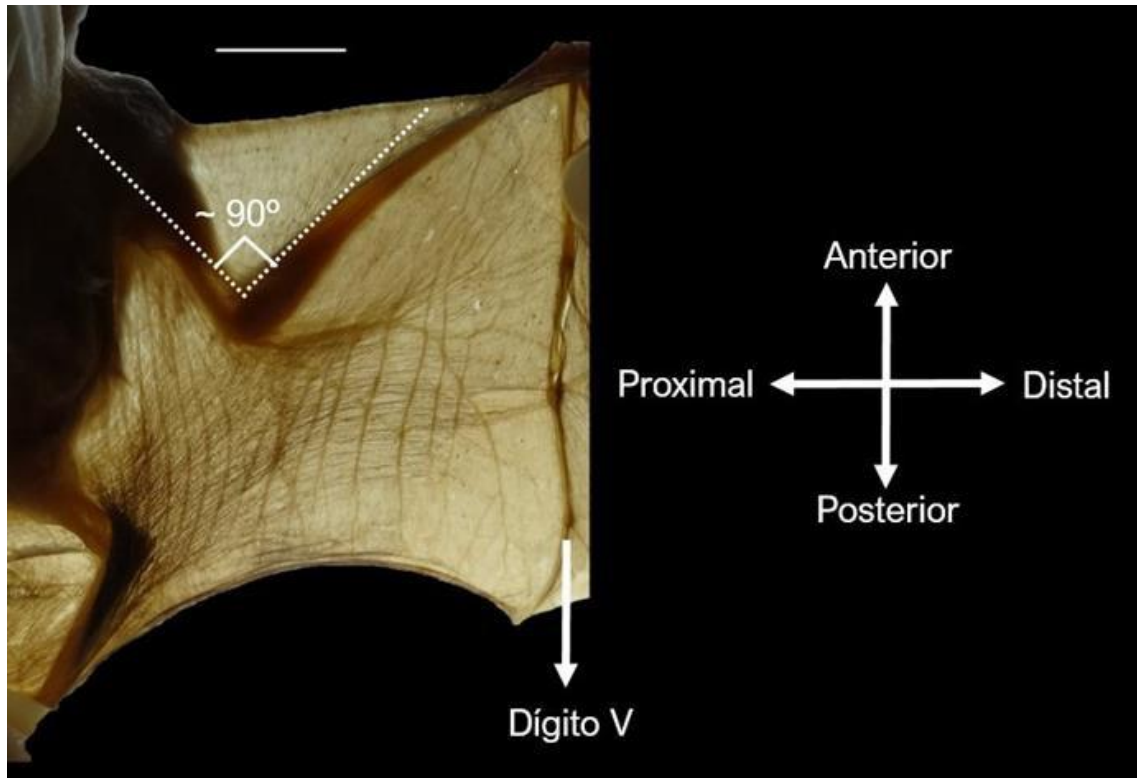


Figura 4:

Imagem esquemática da padronização da abertura das asas em *Micronycteris minuta* para obtenção de fotografias e posterior análise dos feixes musculares. Escala: 10 mm.

Com a ajuda de um membro auxiliar da equipe, as imagens foram captadas com uma câmera digital Nikon T5300 e lente Micro Nikon 40-mm f/2.8G, sempre com uma escala em milímetros posicionado no mesmo plano do patágio. Optou-se por priorizar as asas direitas, mas em casos em que a integridade de sua membrana estivesse prejudicada, tomou-se fotografia da asa esquerda (40% da amostra).

### **3.3. Nomenclatura anatômica para caracterização qualitativa da variação morfológica**

Ao longo do plagiopatágio, a orientação das fibras de elastina se dá no sentido **próximo-distal**, enquanto a orientação dos feixes de *plagiopatagiales proprii* se dá no sentido **anteroposterior**. Além disso, os feixes podem apresentar **bifurcações ou anastomoses**, estas definidas por sucessivas bifurcações e recombinações em vários pontos. As pontas das bifurcações não são inclusas na contagem, somente na descrição qualitativa. Na maioria das espécies, os feixes tendem a se tornar gradualmente maiores em direção à extremidade distal do plagiopatágio. São chamados de **feixes menor-proximal ou CFMeP (Fig. 6 - C) aqueles mais próximos** à articulação do cotovelo. São chamados **feixe-maior ou CFMa (Fig. 6 - B) os feixes** mais compridos da região distal ou centro-distal do plagiopatágio. Em algumas espécies, há feixes progressivamente menores distalmente aos feixes-maiores e mais próximos ao dígito V, sendo estes chamados de **feixes menor-distais**. O termo **plagiopatágio-distal é utilizado neste estudo para definir toda a região do** plagiopatágio distal ao cotovelo (**Fig. 5 - A**), onde ocorre a distribuição dos feixes do *plagiopatagiales proprii*.

### **3.4. Caracterização quantitativa da variação morfológica**

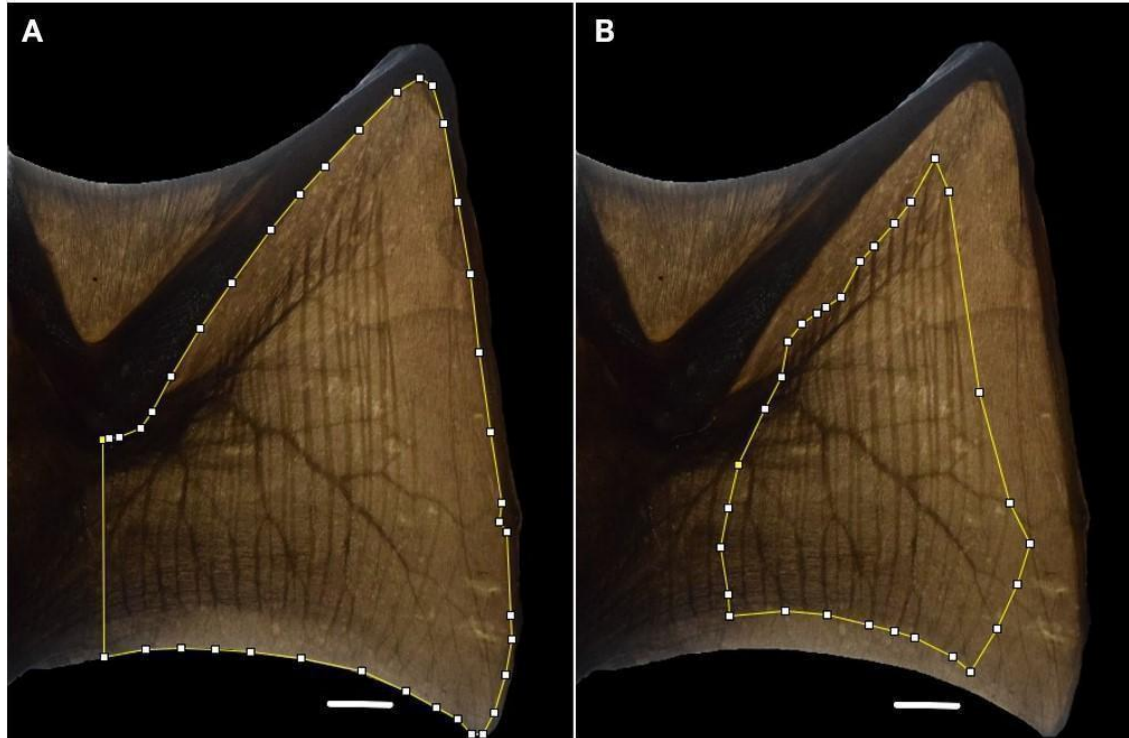
#### **3.4.1. Contagem do número de feixes**

Os feixes de *plagiopatagiales proprii* são facilmente visualizáveis e se mantêm majoritariamente individualizados, permitindo sua contagem. Para a contagem, foram considerados apenas os feixes distais à primeira ramificação do feixe neurovascular *nervus cutaneus antebrachii caudalis* (*sensu Toledo et al., 2022*), distalmente a partir do cotovelo. Quando presentes, os curtos distais também foram contados.

#### **3.4.2. Mensuração de áreas do plagiopatágio**

Denominamos plagiopatágio distal a seção do plagiopatágio posicionada distal à articulação do cotovelo. A área do plagiopatágio distal (APD) foi mensurada a partir de uma linha anteroposterior traçada do cotovelo à margem posterior da asa até as margens do dígito V e antebraço (Fig. 6-A). Também foi mensurada a área do plagiopatágio distal ocupada pelos feixes de *plagiopatagiales proprii* (APP) (Fig. 6-B). A mensuração destas áreas foi realizada a partir das fotografias dos espécimes usando o software *ImageJ* (Fig. 6; Schneider et al., 2012).





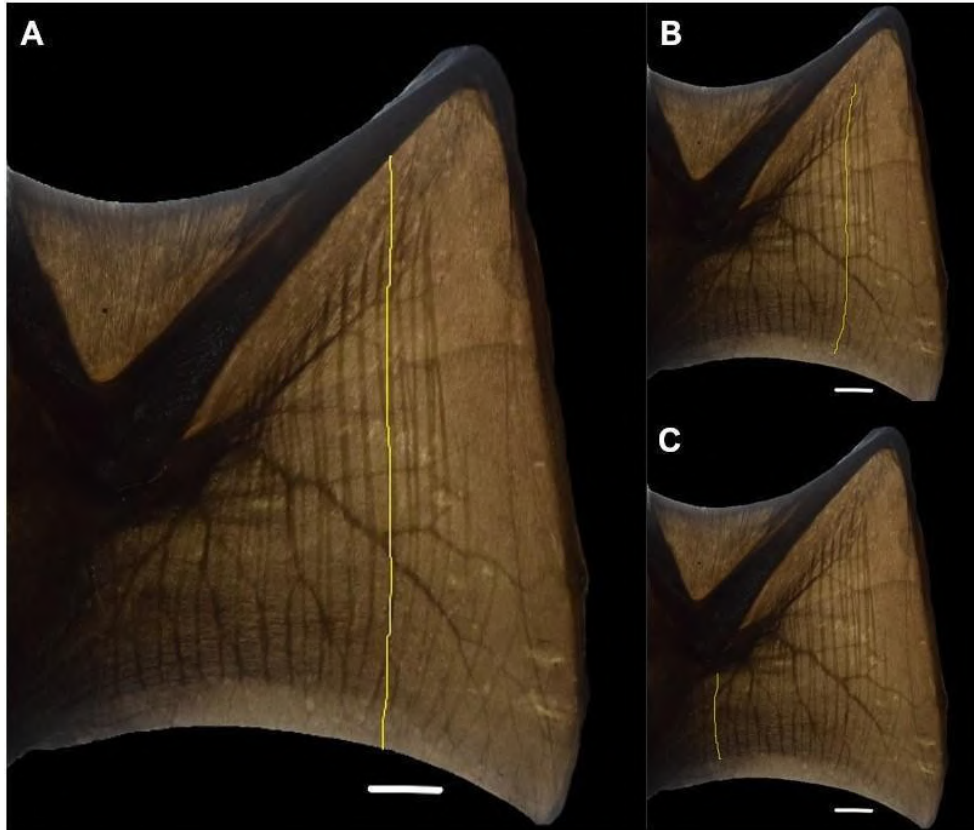
**Figura 5:**

Asa esquerda de *Phyllostomus hastatus*. A) Mensuração da área total do plagiopatágio distal (APD); B) mensuração da área parcial ocupada pelo *plagiopatagiales proprii* (APP) no software *ImageJ*. Escala: 10 mm.

### 3.4.3. Mensuração do comprimento dos feixes

O comprimento do plagiopatágio distal (CPla) foi estabelecido como uma linha no eixo anteroposterior (Fig. 6 – A), tendo origem no antebraço até a extremidade posterior do patágio, sobrepondo-se ao feixe-maior. A mensuração do comprimento do plagiopatágio-distal (CPla), do feixe-maior (CFMa) (Fig. 6 – B) e do feixe menor-proximal (CFMeP) (Fig. 6 – C) foi realizada no software *ImageJ*.





**Figura 6:** Asa esquerda de *Phyllostomus hastatus*. A) Mensuração do comprimento do plagiopatágio-distal (CPLa); B) mensuração do feixe-maior (CFMa); C) mensuração do feixe menor-proximal (CFMeP). Escala: 10 mm.

#### **3.4.4. Análises estatísticas**

##### **3.4.4.1. Análise alométrica**

Variações em grandezas como comprimento, área superficial, volume e massa, do corpo inteiro ou de partes do corpo, têm diferentes consequências funcionais sobre a biologia do animal (Kardong *et al.*, 2016). *Se a forma de um animal permanece constante enquanto o tamanho corporal se modifica, índices relativos de comprimentos, área de superfície, massa e volume alteram-se, com potenciais consequências sobre as funções biológicas (Kardong et al., 2016). Isso ocorre porque*

medidas lineares variam em potência um, a superfície varia em potência dois, ao quadrado, enquanto o volume e a massa variam em potência três, ao cubo, ampliando a disparidade entre estas magnitudes com o aumento do tamanho do organismo. Como consequência, para um animal manter seu desempenho ao longo de seu desenvolvimento ontogenético ou mudança de tamanho ao longo da evolução é

necessário que modifique também sua arquitetura corporal, constituição e forma, para que suporte a mudança do volume e todas as suas partes continuem com suas funções adequadas. Ao descrever as relações de covariação entre estas grandezas é possível compreender como mecanismos funcionais que geram essas relações de escalas afetam a função, a ecologia e respondem ou influenciam na evolução.

A alometria busca entender como características ou processos escalam, *i.e.*, variam em magnitude, uns com os outros (Shingleton, 2010), correlacionando a modificação do tamanho ou forma de uma região corporal específica ( $y$ ) com outra alteração de tamanho ou forma de uma região diferente ou do corpo inteiro ( $x$ ). A medição de escalas alométricas é realizada comparando essas regiões diferentes ao longo da variação de tamanho do animal (Kardong *et al.*, 2016). *Frequentemente*, duas grandezas do corpo variam em magnitude de acordo com a seguinte função exponencial:

$$y(x) = bx^a$$

Esta função pode ser linearizada por meio de logaritmização:

$$\log y = a \cdot \log x + \log b$$

Se  $Y = \log y$ ,  $X = \log x$  e  $B = \log b$ , teremos a seguinte equação da reta, onde  $a$  é inclinação, ou coeficiente alométrico, e  $B$  é o intercepto em  $Y$  (Gayon, 2000):

$$Y = a \cdot X + B$$

O coeficiente alométrico ***a*** **informa o comportamento de proporcionalidade** entre ***Y*** e ***X*** à medida que ambos os parâmetros variam de tamanho absoluto.

## Quando

**Y e X variam de magnitude proporcionalmente, sua relação é isométrica. Por outro lado, quando a variação de tamanho gera mudanças de proporção, a relação entre Y e X é alométrica. A alometria negativa ocorre quando Y torna-se proporcionalmente menor com o aumento do tamanho corporal, enquanto a alometria positiva ocorre quando Y torna-se proporcionalmente maior. Em outras palavras, quando uma característica é aumentada mais rapidamente ou mais lentamente em relação a outro caractere de referência ou ao tamanho corporal total, temos alometria positiva ou alometria negativa, respectivamente (Kardong *et al.*, 2016). Ao analisar a relação de modificação de uma estrutura em função da variação de tamanho ao longo da evolução e diversificação de táxon, estamos estudando alometria evolutiva, e é possível observar uma tendência filogenética de um grupo (Kardong *et al.*, 2016).**

Neste estudo, investigamos a alometria de diferentes atributos do patágio e da arquitetura dos feixes do músculo *plagiopatagiales proprii* em função da variação de massa corporal em Phyllostomidae. A relação de alometria evolutiva aqui investigada irá explicar como a variação da massa corporal é acompanhada pela variação na distribuição dos feixes musculares. Para analisar a variação da distribuição dos feixes musculares em consequência do aumento da massa corporal, foram primeiramente logaritmizados em base natural as médias de cada espécie das seguintes medidas: MC – Massa corporal; CAnt - Comprimento do antebraço; APD - Área total do plagiopatágio distal; APP - Área parcial do plagiopatágio distal; NFPP - número de feixes de *plagiopatagiales proprii*; CPLa - Comprimento do plagiopatágio distal; CFMeP - Comprimento do feixe menor-proximal; e CFMa - Comprimento do feixe-maior.

Foi testada a correlação e estimada uma regressão linear tipo *Major Axis* entre a massa corporal (**X**) e todas as demais variáveis (**Y**). Consideramos que a tomada de fotografias pode agregar variação artefactual em APD e APP, o que pode afetar as estimativas de regressão alométrica com a massa corporal. Entretanto, o incremento de variação artefactual deve afetar proporcionalmente APD e APP, e deve ser anulado se calculada a razão APP/APD. Por isso, também estimamos a regressão entre APP/APD (**Y**) e MC (**X**) e entre APP (**Y**) e APD (**X**), assumindo que APD é uma aproximação razoável do tamanho geral do plagiopatágio.

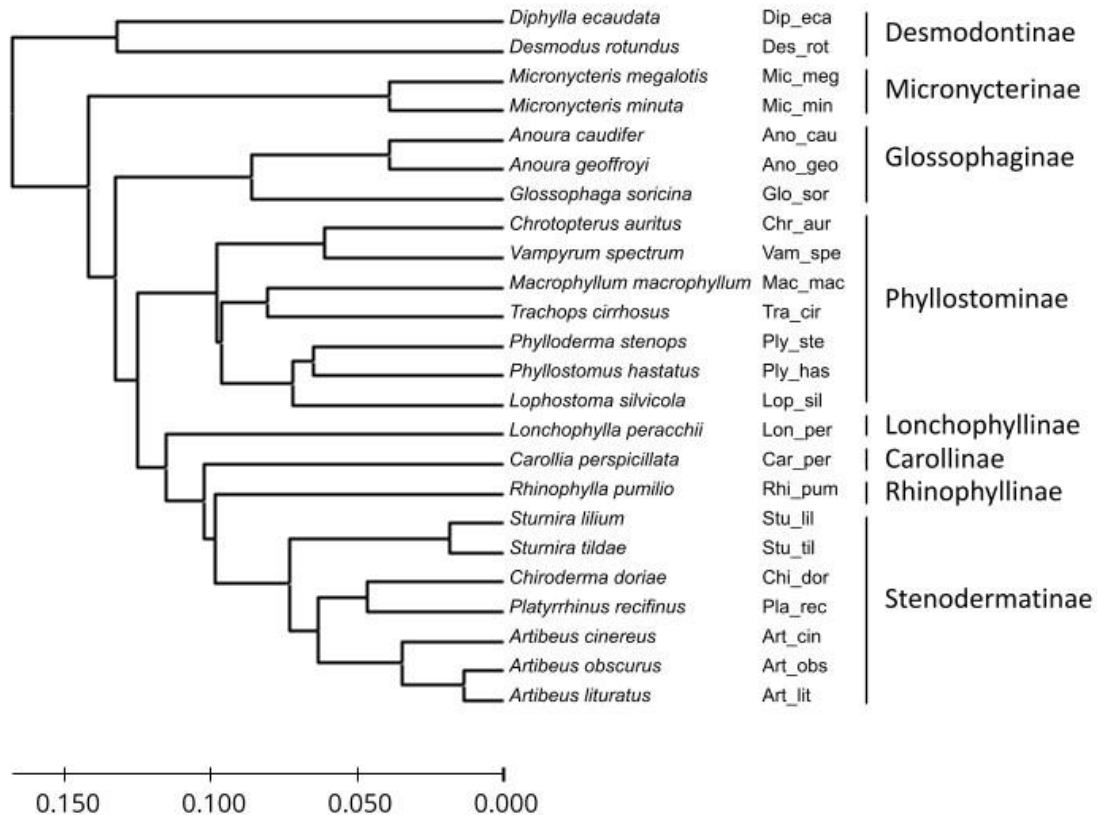
A análise de alometria bivariada foi realizada no software PAST 4 (Hammer *et al.*, 2001) e com o pacote *smatr* (Warton *et al.*, 2006) para a plataforma R (R Development Core Team, 2021). Para cada regressão testamos a hipótese nula de

isometria. No PAST 4 o teste foi realizado por *bootstrap com 10.000 interações e com o pacote smatr por teste de razão de verossimilhança, também com 10.000 interações*. Devido à diferença de dimensionalidades entre as variáveis utilizadas, o coeficiente de isometria **a foi definido como 0,666 quando analisada área vs. massa**, 0,333 quando analisado comprimento vs. massa, 0,000 quando analisada a razão APP/APD vs. massa, e 1,000 quando analisada área vs. área (APP vs. APD).

Os métodos estatísticos convencionais assumem a independência entre os dados, o que não pode ser aplicado aqui devido a interdependência filogenética entre as espécies (Felsenstein, 1985), como detalhado na sessão seguinte.







**Figura 7:** Arcabouço filogenético de Phyllostomidae usado nas análises comparativas filogeneticamente informadas. Modificado de Amador *et al.* (2016).

Para retirar o efeito da interdependência filogenética, também aplicamos os mesmos métodos acima apresentados com os contrastes filogenéticos independentes (PIC) de cada variável (Felsenstein, 1985). Para calcular os contrastes filogenéticos independentes usamos o arcabouço filogenético apresentado na Fig. 7, baseado em Amador *et al.* (2016), obtido a partir de quatro genes mitocondriais e cinco nucleares.

#### 3.4.4.2. Análise multivariada

Neste estudo foi realizada uma Análise dos Componentes Principais (ACP), descrita por Pearson (1901), com base em uma matriz de correlação a partir das médias logaritmizadas das medidas de cada espécie. AACP tem como objetivo identificar os principais eixos (ou componentes) de covariação, ou correlação, reduzindo a dimensionalidade dos dados analisados. AACP analisa uma matriz de dados onde as observações são descritas por diversas variáveis quantitativas

intercorrelacionadas (Abdi e Williams, 2010). A matriz de dados é representada por diversos pontos em um espaço m-dimensional, cada ponto representando uma espécie e cada eixo uma variável, assim extraíndo informações representadas por um conjunto de novas variáveis ortogonais, que são denominadas componentes principais (Neff e Marcus, 1980; Abdi e Williams, 2010). Desse modo, esse método mostra um padrão de similaridade nas observações descritas, encontrando um conjunto de eixos ortogonais em uma direção de maior variância entre as espécies (Neff e Marcus, 1980; Bolzan *et al.*, 2015). Os dados então são plotados ao longo dos eixos de maior variação e assim torna-se possível visualizar as similaridades e diferenças entre as espécies em um morfoespaço multidimensional (Ringnér, 2008).

#### **3.4.4.3. Sinal filogenético**

Observações de espécies filogeneticamente relacionadas podem apresentar dependência estatística por compartilharem ancestralidade (Harvey e Pagel, 1992), pois a ancestralidade em comum significa a herança compartilhada de genes que influenciam o fenótipo e, conseqüentemente, ocasiona a similaridade fenotípica das espécies de interesse (Hansen e Martins, 1996). O sinal filogenético é esta tendência de espécies filogeneticamente muito relacionadas entre si se assemelharem mais umas das outras do que se assemelham a espécies extraídas aleatoriamente da filogenia (Blomberg e Garland, 2002). Para testar o sinal filogenético foi utilizado o método *K* de Blomberg (Blomberg *et al.*, 2003), que usa um modelo estocástico de evolução de características fenotípicas, o modelo de Movimento Browniano (Münkemüller, 2012).

O método *K* de Blomberg, proposto por Blomberg et al. (2003), é comumente utilizado para estudos relacionados à evolução de caracteres contínuos. Além disso, é um modelo satisfatório para processos evolutivos sob deriva genética e seleção natural (Revell e Harmon, 2008). O *K* é medido em um intervalo  $(0, \infty)$ , onde valores baixos referem-se a baixa dependência filogenética e valores altos à alta dependência filogenética (Revell et al., 2008). Esta estimativa tem um valor esperado de 1,0 quando ocorre evolução por movimento browniano (MB), mas pode alcançar valores mais altos ( $>1.0$ ) quando as espécies são mais parecidas entre si do que esperado por MB ou valores mais baixos ( $<1.0$ ) quando a dependência filogenética é menor do que esperado por MB (Revell et al., 2008).

No presente estudo as estimativas de *K* foram calculadas a partir das medidas logaritmizadas e para os dois componentes principais de maior variação (CP1 e CP2). Além disso, a fim de evitar que o efeito da massa corporal mascare os valores de sinal filogenético das outras variáveis de interesse (APP, APD, NFPP, CPIa, CFMeP e CFMa), foi calculado o sinal filogenético dos resíduos destas medidas logaritmizadas. Os valores de *K* foram calculados usando a função *phylosig*, enquanto os resíduos foram calculados usando a função *phyl.resid*, ambas do pacote *phytools* (Revell, 2012) na plataforma R (R Development Core Team, 2021).



## 4. RESULTADOS

### 4.1. Descrição anatômica da variação interespecífica

Em todas as espécies analisadas, o *plagiopatagiales proprii* mostrou orientação anteroposterior, aproximadamente paralela, com espessura variável. Cada subfamília apresentou um padrão geral de distribuição dos feixes musculares, permitindo a alocação de cada espécie em sua respectiva subfamília com base nos caracteres aqui examinados. Os valores médios de cada variável quantitativa para cada espécie são apresentados na Tabela 2.

**Tabela 2:** Valores médios das variáveis quantitativas. Os acrônimos foram definidos em Material e Métodos. CAnt: Comprimento do antebraço; APD: Área total do plagiopatágio-distal; APP: Área parcial do plagiopatágio-distal; NFPP: Número de feixes de músculo *plagiopatagiales proprii*; CPla: Comprimento do plagiopatágio-distal; CFMeP: Comprimento do feixe menor-proximal; CFMa: Comprimento do feixe-maior; APP/APD: Razão de área parcial do plagiopatágio-distal e área total do plagiopatágio-distal.

Táxon	CAnt	CPla	CFMeP	CFMa	APP/			
	APD (mm <sup>2</sup> )	APP (mm <sup>2</sup> )	NFPP	(mm)	APD			
	(mm)	(mm)	(mm)	(mm)				
<b>Subfamília Desmodontinae</b>								
<i>Desmodus rotundus</i>	64,1	2.350,20	1.226,80	17,3	62,7	16,9	51,5	52,2%
<i>Diphylla ecaudata</i>	53,7	2.147,60	719,4	13,6	58,5	15,9	26,9	33,5%
<b>Subfamília Carolliinae</b>								
<i>Carollia perspicillata</i>	39,6	1.134,00	343,6	8	49,5	16,2	34,1	30,3%
<b>Subfamília Rhinophyllinae</b>								
<i>Rhinophylla pumilio</i>	34,5	918	320,7	10,6	48,9	14,6	33,3	34,9%
<b>Subfamília Stenodermatinae</b>								
<i>Sturnira tildae</i>	46,3	1.646,00	625,4	14,6	57,3	19,2	37,8	38,0%
<i>Sturnira lilium</i>	45,0	1.258,20	480,6	9,6	53,6	16,2	38,0	38,2%
<i>Chiroderma doriae</i>	52,0	2.380,40	881,7	15,3	68,3	18,2	51,7	37,0%



*Platyrrhinus recifinus* 42,4 1.420,60 582,3 10,9 55,2 16,0 43,7 41,0%  
*Artibeus obscurus* 60,9 2.959,50 1.153,20 19 74,2 20,5 58,3 39,0%  
*Artibeus lituratus* 69,0 3.019,00 1.544,50 15 79,4 25,9 63,8 51,2%  
*Artibeus cinereus* 42,00 1.353,00 467,7 12 53,6 17,6 39,3 34,6%

**Subfamília Phyllostominae**

*Phyllostomus hastatus* 90,6 4.746,90 2.805,10 22,1 97,4 35,3 86,2 59,1%  
*Trachops cirrhosus* 63,3 2.959,20 1.120,40 6 78,2 44,5 59,1 37,9%  
*Vampyrum spectrum* 105,2 7.119,80 3.034,90 14 121,0 54,6 89,7 42,6%  
*Lophostoma silvicola* 52,7 1.639,60 851,7 7 65,2 25,5 50,8 51,9%  
*Chrotopterus auritus* 77,31 4.088,40 1.457,90 8 88,9 45,6 68,2 35,7%  
*Macrophyllum macrophyllum* 36,9 985,5 262,9 5,5 42,9 13,6 31,4 26,7%  
*Phylloderma stenops* 68,1 2.304,70 838,3 9 74,6 28,0 53,6 36,4%

**Subfamília Lonchophyllinae**

*Lonchophylla peracchii* 35,25 907,9 309,4 10,6 44,0 15,2 24,6 34,1%

**Subfamília Micronycterinae**

*Micronycteris minuta* 35,9 735,7 252,8 8 37,3 14,3 26,0 34,4%

*Micronycteris megalotis* 34,0 833,1 292,6 6 38,6 17,6 29,0 35,1%  
**Subfamília Glossophaginae**

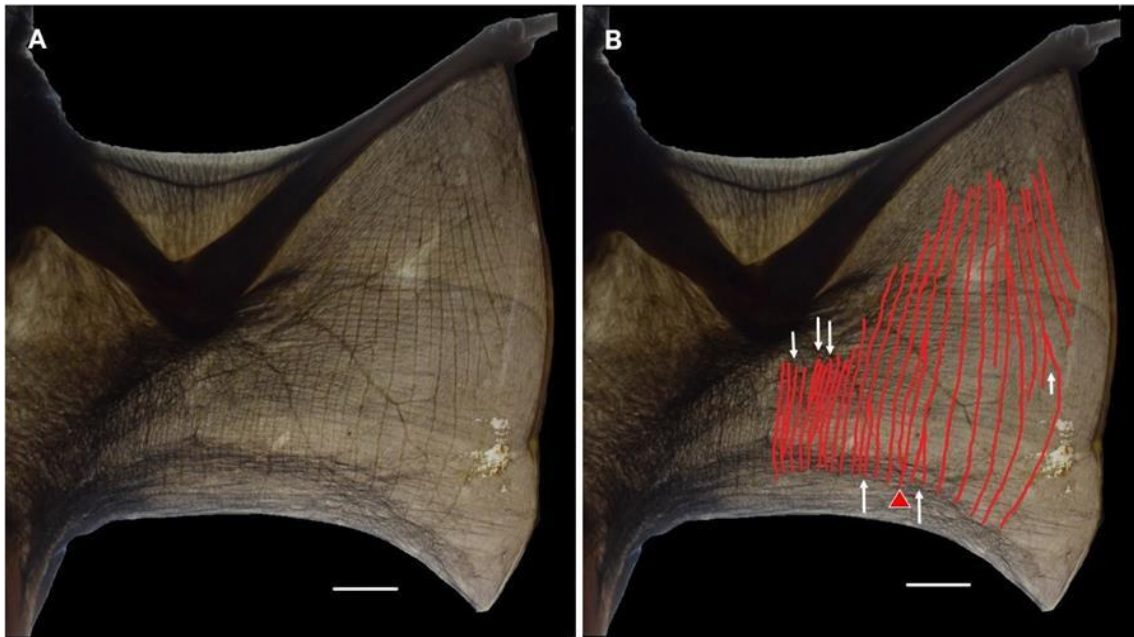
*Glossophaga soricina* 34,8 918,5 280,1 28,5 40,3 12,3 19,5 30,5%  
*Anoura caudifer* 43,0 802 295,2 32 46,1 13,6 32,1 36,8%  
*Anoura geoffroyi* 37,0 1.095,00 429,2 28,6 42,3 13,9 28,0 39,2%

### ● Subfamília Desmodontinae

Na subfamília Desmodontinae os feixes musculares apresentam padrões distintos nos espécimes analisados de *Desmodus rotundus* e *Diphylla ecaudata*. *Desmodus rotundus* é facilmente caracterizado pelo seu padrão único de distribuição dos feixes, que são amplamente distribuídos por quase todo o plagiopatágio-distal, e os feixes menor-distais estendendo-se até a região anterior, próximo ao dígito V. Em *Diphylla ecaudata*, os feixes musculares concentram-se na região central e posterior do plagiopatágio-distal. Ou seja, dentro da subfamília Desmodontinae, os espécimes analisados não possuem padrão de distribuição de feixes compartilhados e é visível a variação interespecífica entre as espécies analisadas.

*Desmodus rotundus* (Fig. 8) tem em média 17,3 feixes de plagiopatagiales proprii, ocupando ampla área do plagiopatágio-distal (média = 52%). A extensão posterior de todos os feixes de plagiopatagiales proprii é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores são longos, aproximando-se bastante do antebraço e da margem posterior do plagiopatágio, com comprimento equivalente a aproximadamente 82% da altura desta membrana. Há de 1 a 3 feixes curto-distais, todos menores que a metade do comprimento do feixe-maior, localizados anteriormente no patágio, sendo esta característica exclusiva desta espécie em toda a amostra aqui analisada. A densidade de feixes é maior nas

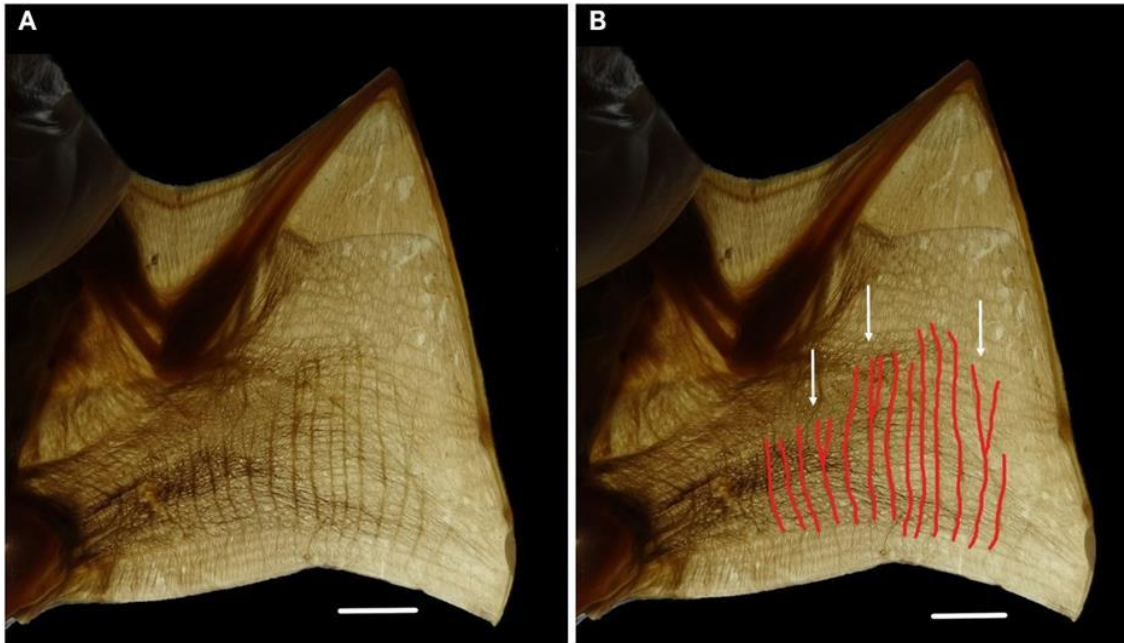
extremidades proximal e distal do que na região central do plagiopatágio. De 5 a 6 feixes apresentam bifurcações e somente um feixe apresenta anastomose (Fig. 8 - B; Triângulo em vermelho).



**Figura 8:**

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Desmodus rotundus*. A) Feixes no plagiopatágio-distal; B) Feixes musculares pintados em vermelho. As setas brancas indicam os feixes que possuem as extremidades posteriores e anteriores bifurcadas. O sinal do triângulo em vermelho indica o feixe que apresenta anastomose. Escala: 10 mm.

*Diphylla ecaudata* (Fig. 9) tem em média 16,6 feixes de *plagiopatagiales proprii*, distribuindo-se apenas na região central e posterior do plagiopatágio, ocupando em média 34% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Mesmo os feixes maiores são relativamente curtos se comparados a *D. rotundus*, com comprimento equivalente a aproximadamente 46% da altura desta membrana. Há de 1 a 3 feixes curto-proximais, localizados proximalmente no patágio, podendo apresentar bifurcação da extremidade anterior de um feixe curto-proximal. Os feixes-maiores estendem-se ocupando a região central do plagiopatágio-distal. Os feixes curto-distais tornam-se progressivamente mais curtos podendo apresentar bifurcações na extremidade anterior. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. De 3 a 5 feixes apresentam bifurcações na região anterior e não são encontradas anastomoses (Fig. 9 - B).

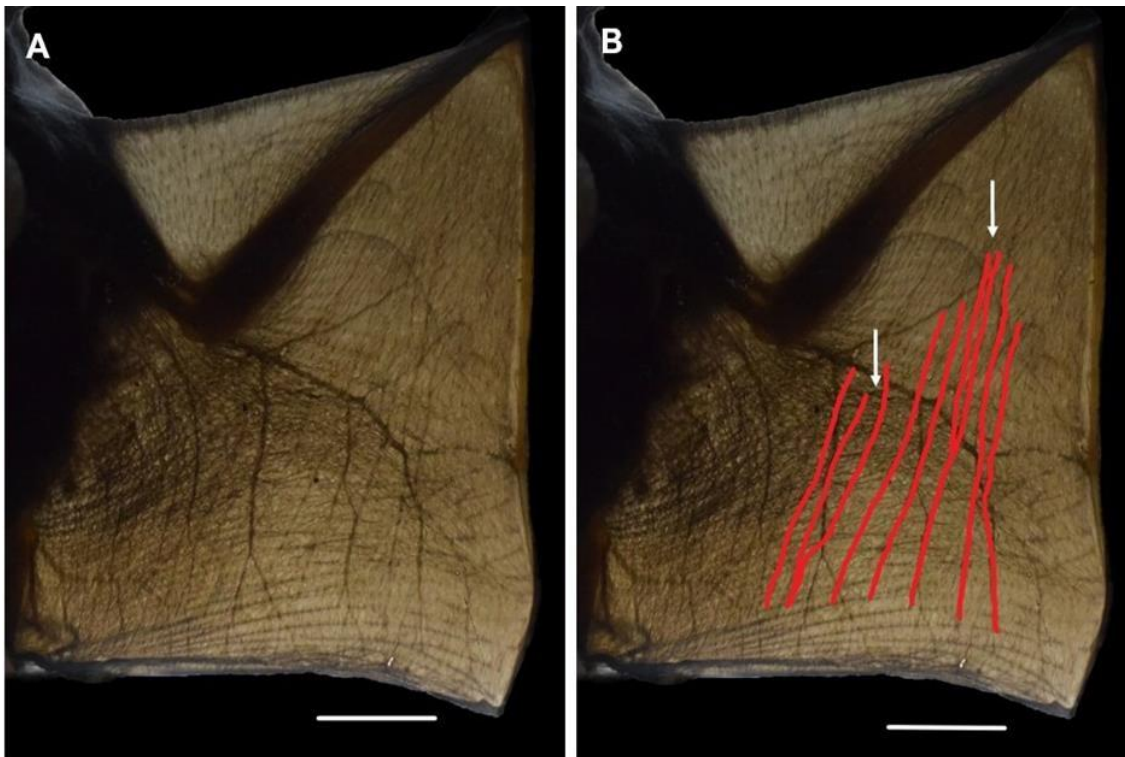


**Figura 9:**

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Diphylla ecaudata*. A) Feixes no plagiopatágio-distal; B) Feixes musculares pintados em vermelho. As setas brancas mostram as bifurcações nos feixes na região posterior. Escala: 10 mm.

- **Subfamília Carolliinae**

*Carollia perspicillata* (Fig. 10) tem em média 8,0 feixes de *plagiopatagiales proprii*, distribuindo-se pelo plagiopatágio até a região anterior, ocupando em média 30% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes maiores possuem o comprimento equivalente a aproximadamente 69% da altura desta membrana e podem apresentar bifurcação da região anterior do feixe. Há de 1 a 3 feixes menor-proximais, localizados proximalmente no patágio, tornando-se gradualmente alongados em direção a extremidade distal. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. De 2 a 3 feixes apresentam bifurcações na região anterior (Fig. 10 - B) e não são encontradas anastomoses.



**Figura 10:**

Feixes de *plagiopatagiales proprii* em *Carollia perspicillata*. A) Feixes no plagiopatágio-distal; B) Feixes musculares pintados em vermelho. As setas brancas apontam

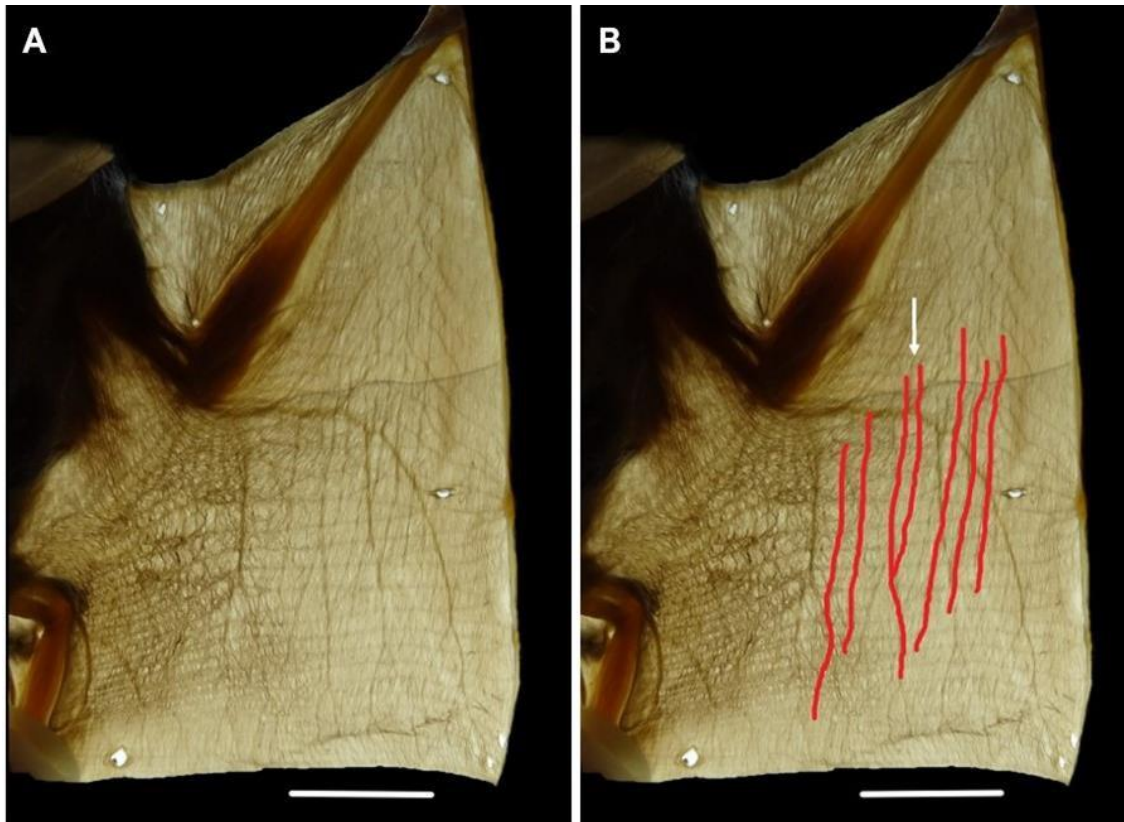


as bifurcações nos feixes na região posterior. Escala: 10 mm.

- **Subfamília Rhinophyllinae**

*Rhinophylla pumilio* (Fig. 11) tem em média 10,6 feixes de *plagiopatagiales proprii*, distribuindo-se pela região centro-distal do plagiopatágio, ocupando em média 35% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior dos feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V, com exceção de dois feixes menor-distais. Os feixes-maiores são relativamente alongados com comprimento equivalente a aproximadamente 68% da altura desta membrana. Há de 1 a 2 feixes menor-distais, localizados distalmente no patágio, enquanto os feixes maiores alongam-se na região anterior. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. De 1 a 2 feixes apresentam bifurcações na região anterior e não são encontradas anastomoses (Fig. 11 – B).





**Figura 11:**

Feixes de *plagiopatagiales proprii* em *Rhinophylla pumilio*. A) Feixes no plagiopatágio-distal; B) Feixes musculares pintados em vermelho. A seta branca aponta uma bifurcação no feixe na região posterior. Escala: 10 mm.

#### • Subfamília Stenodermatinae

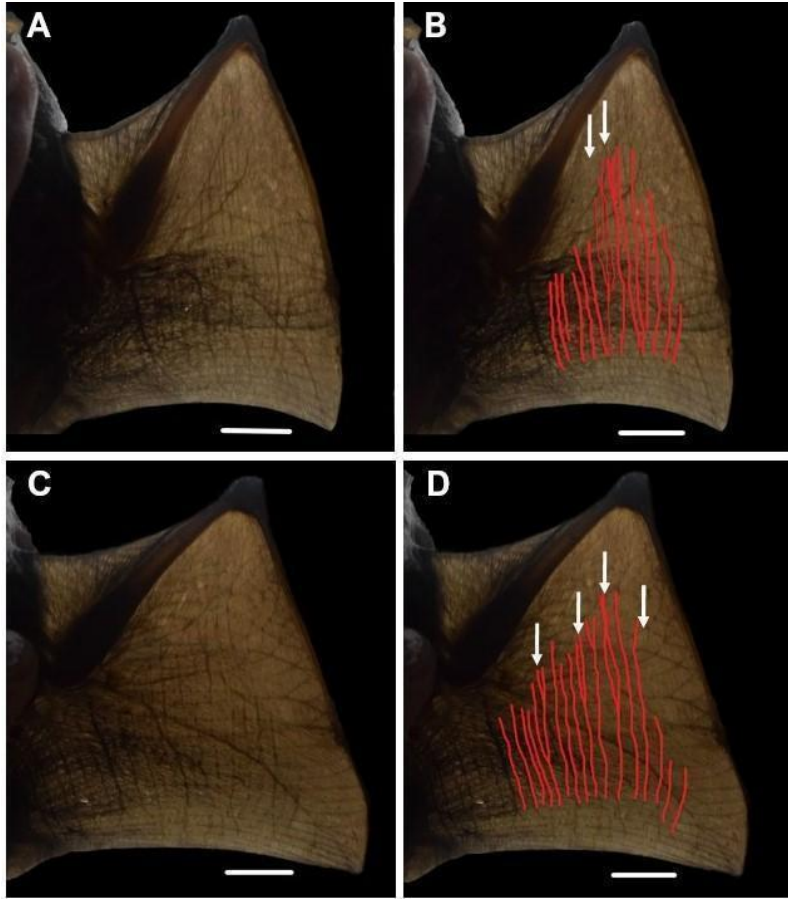
A subfamília Stenodermatinae detém um padrão de distribuição de feixes característico. Esse padrão é visualizado nos feixes-maiores, que são predominantemente mais alongados que os feixes menor-proximais e menor-distais. Assim, representando o padrão de alongamento dos feixes gradualmente dos feixes menor-proximais, feixe-maior e menor-distais, além de possuírem maior quantidade de feixes menor-proximais do que de menor-distais.

*Sturnira tildae* (Fig. 12 - A e B) tem em média 14,6 feixes de *plagiopatagiales proprii*, ocupando cerca de 38% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior

de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores são longos e relativamente próximos ao antebraço, com comprimento equivalente a aproximadamente 66% da altura desta membrana. Há de 5 a 6 feixes menor-proximais e quando tem, apresenta um feixe menor-distal. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*.

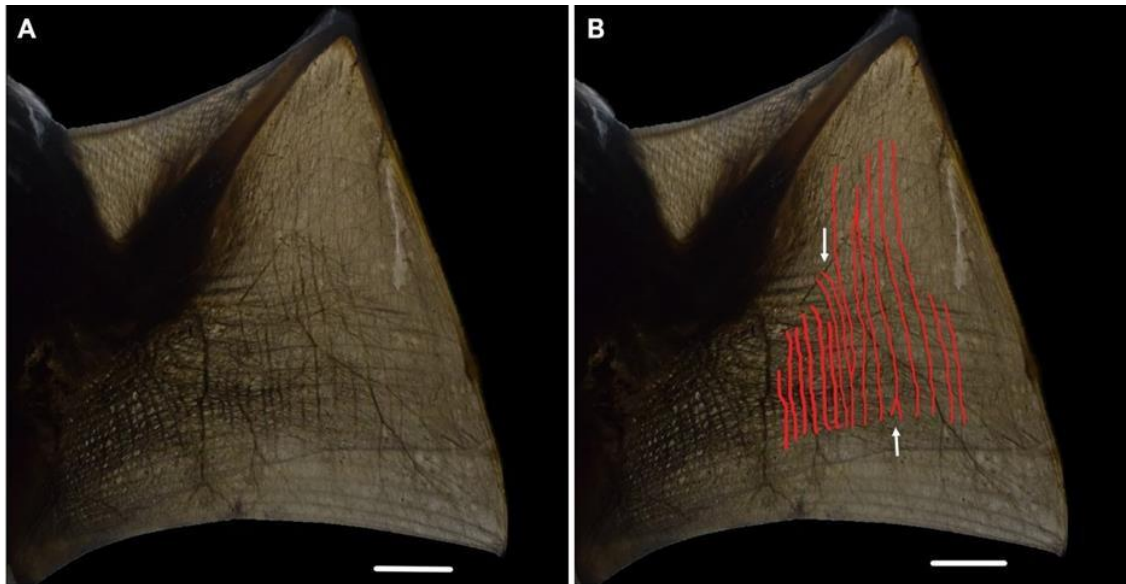
De 2 a 3 feixes apresentam bifurcações na região anterior e não é encontrada anastomose aparente (Fig. 12 - B).

*Sturnira lilium* (Fig. 12 - C e D) tem em média 9,6 feixes de *plagiopatagiales proprii*, ocupando cerca de 38% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Há de 5 a 6 feixes menor-proximais e cerca de 2 a 3 feixes menor-distais. Os feixes-maiores são longos e relativamente próximos ao antebraço, com comprimento equivalente a aproximadamente 70% da altura desta membrana. A densidade de feixes é maior na região proximal do que na região distal do plagiopatágio. De 2 a 4 feixes apresentam bifurcações na região anterior e não é encontrada anastomose aparente (Fig. 12 - D).



**Figura 12:** Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Sturnira tildae* (A e B) e em *Sturnira lilium* (C e D). B) Feixes musculares pintados em vermelho em *Sturnira tildae*, onde as setas brancas apontam as bifurcações na região posterior; D) Feixes musculares pintados em vermelho em *Sturnira lilium* onde as setas brancas mostram as bifurcações nos feixes na região posterior. Escala: 10 mm.

*Chiroderma doriae* (Fig. 13) tem em média 15,3 feixes de *plagiopatagiales proprii*, ocupando cerca de 37% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa somente a altura da articulação da falange 1 do dígito V. Os feixes-maiores são longos e relativamente próximos ao antebraço, com comprimento equivalente a aproximadamente 75% da altura desta membrana. Há de 5 a 6 feixes menor-proximais e cerca de 1 a 2 feixes menor-distais. A densidade de feixes é maior na região proximal do que na região distal pelo plagiopatágio. Há de 1 a 2 feixes bifurcados na região anterior e 1 feixe bifurcado na região posterior (Fig. 13 - B). Ademais, não é encontrada anastomose.



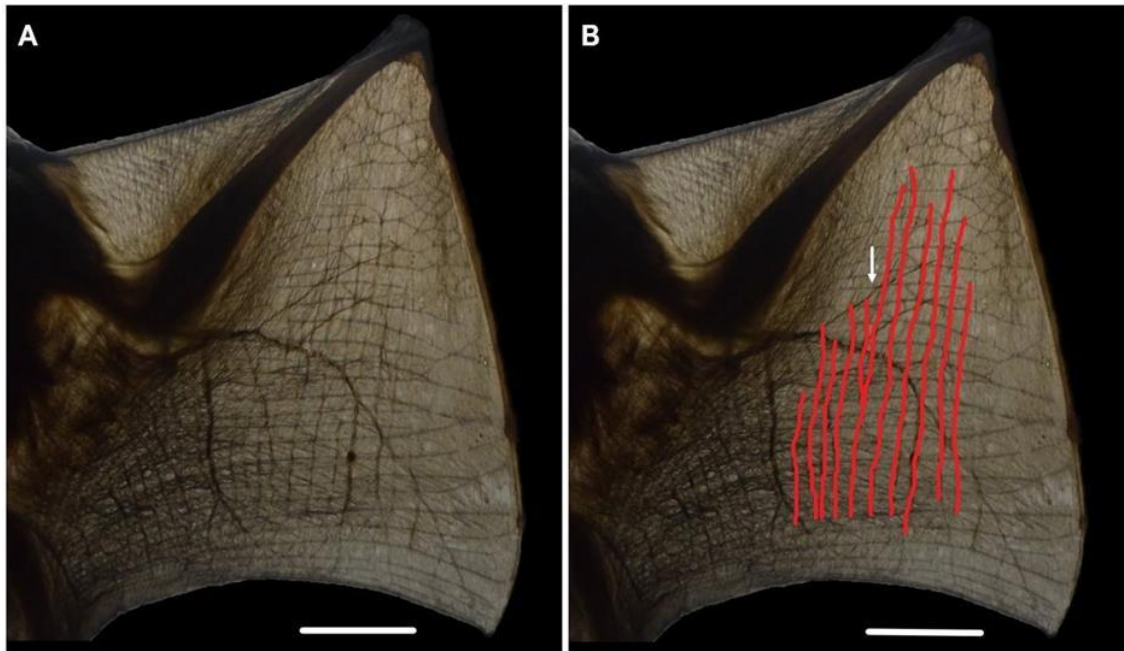
**Figura 13:**

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Chiroderma doriae* (A e B). B) Feixes musculares pintados em vermelho onde as setas brancas apontam as bifurcações na região posterior e anterior. Escala: 10 mm.

*Platyrrhinus recifinus* (Fig. 14) tem em média 10,9 feixes de *plagiopatagiales proprii*, ocupando cerca de 40% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular, ultrapassa a altura da falange 1 e se mantém na direção da articulação da falange 2 do dígito V. Os feixes-maiores são longos e relativamente próximos ao antebraço, com comprimento equivalente a aproximadamente 79% da altura desta membrana. Há de 3 a 4 feixes menor-proximais e 1 feixe menor-distal. Os feixes têm densidade aproximadamente



constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Há 1 feixe bifurcado na região anterior e não é encontrada anastomose (Fig. 14 - B).



**Figura 14:**

Distribuição de *plagiopatagiales proprii* em *Platyrrhinus recifinus* (A e B). B) Feixes

musculares pintados em vermelho onde a seta branca aponta uma bifurcação na região

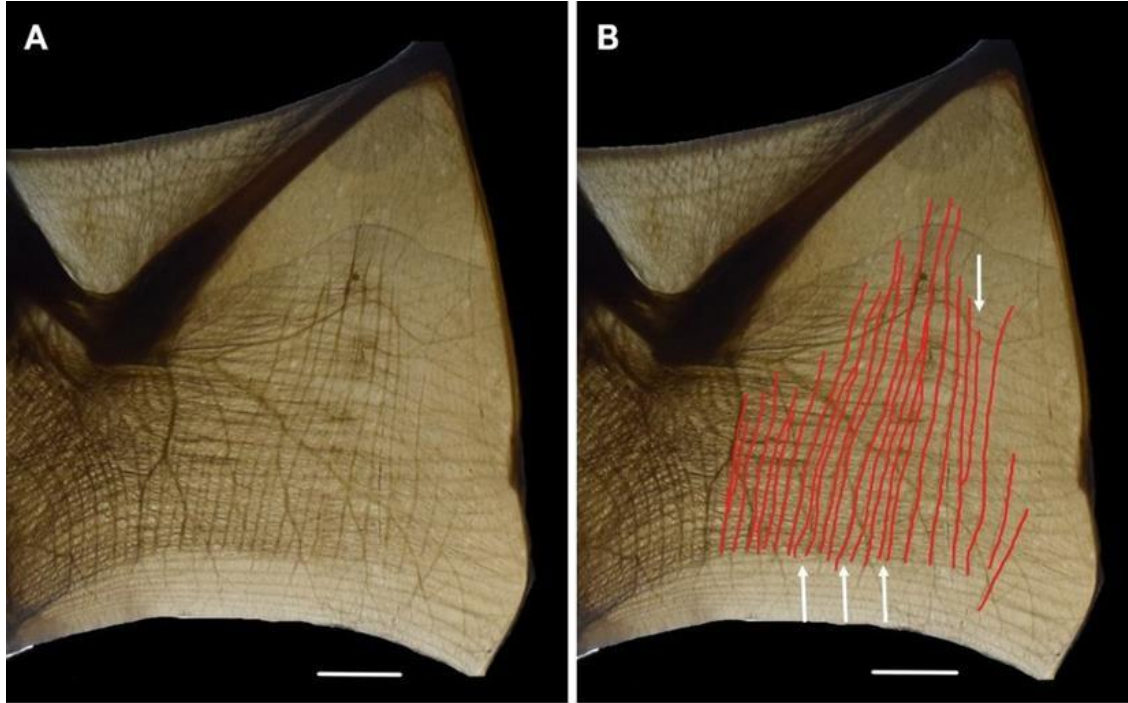
posterior. Escala: 10 mm.

*Artibeus obscurus* (Fig. 15) tem em média 18,7 feixes de *plagiopatagiales proprii*, ocupando cerca de 39% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação da falange 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores são longos e relativamente próximos ao antebraço, com comprimento equivalente a aproximadamente 78,5% da altura desta membrana. Há de 4 a 5 feixes menor-proximais e cerca de 2 feixes menor-distais. A densidade de feixes é constante na região proximal, tornando-se levemente esparsa distalmente no plagiopatágio. Há 1 feixe bifurcado na região anterior e 3 feixes bifurcados na região posterior e não é encontrada anastomose (Fig. 15 - B).

*Artibeus lituratus* (Fig. 16) tem em média 15 feixes de *plagiopatagiales proprii*, ocupando cerca de 51% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação da falange 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores são longos e bastante próximos ao antebraço, com comprimento equivalente a aproximadamente 80,5% da

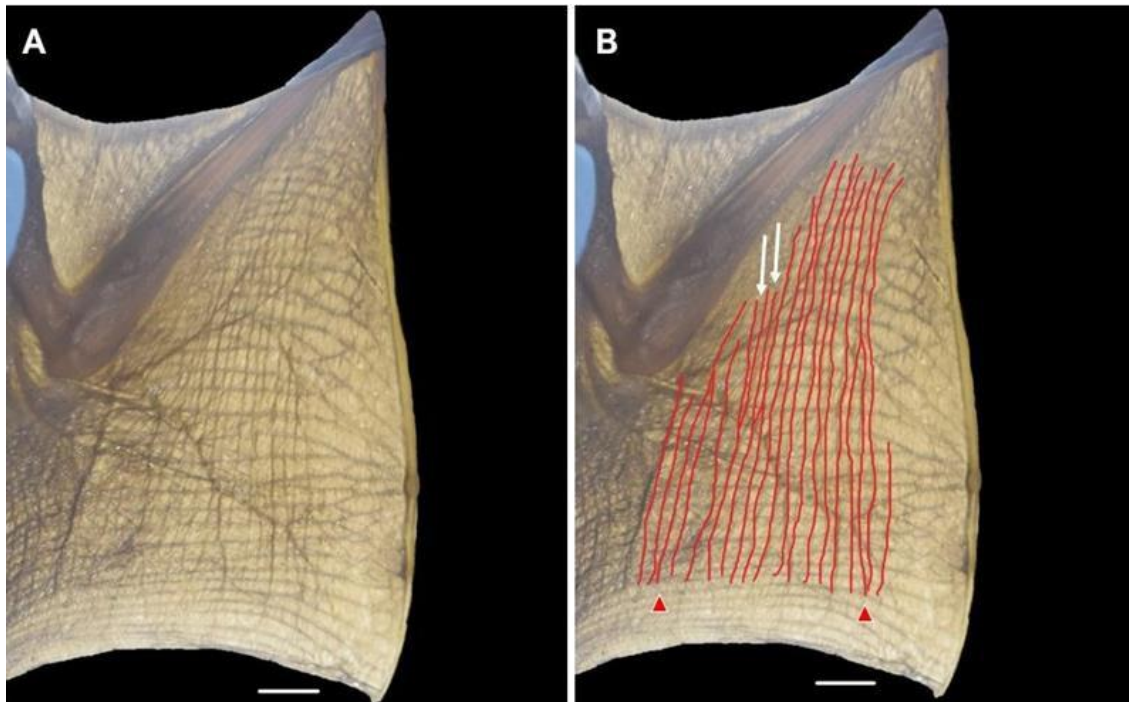
altura desta membrana. Há de 2 a 3 feixes menor-proximais e cerca de 1 feixe menor-distal. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Há 2 feixes bifurcados marcados na região posterior e 2 feixes com anastomose marcados na região anterior (Fig. 16 - B).

*Artibeus cinereus* (Fig. 17) tem em média 12,0 feixes de *plagiopatagiales proprii*, ocupando cerca de 35% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação da falange 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores são longos e relativamente próximos ao antebraço, com comprimento equivalente a aproximadamente 73,3% da altura desta membrana. Há 3 feixes menor-proximais e cerca de 1 feixe menor-distal. A maior parte dos feixes são menores, há 3 feixes-maiores alongando-se na região anterior. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Tendo 3 feixes bifurcados marcados na região posterior e 1 feixe com anastomose marcados na região anterior (Fig. 17 - B).



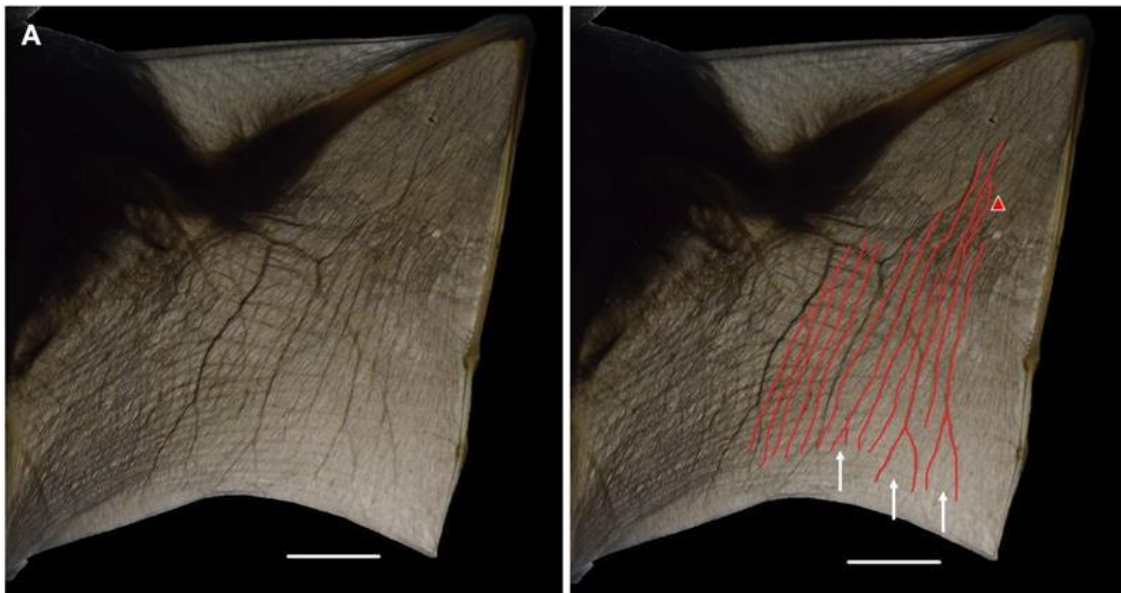
**Figura 15:**

Distribuição de *plagiopatagiales proprii* em *Artibeus obscurus* (A e B). B) Feixes musculares pintados em vermelho onde as setas brancas apontam feixes com bifurcações, uma na região anterior e três na região posterior. Escala: 10 mm.



**Figura 16:**

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Artibeus lituratus* (A e B). B) Feixes musculares pintados em vermelho onde as setas brancas apontam feixes com bifurcações, duas na região anterior. O triângulo em vermelho demonstra dois feixes com anastomose na região posterior. Escala: 10 mm.



**Figura 17:**

Distribuição de *plagiopatagiales proprii* em *Artibeus cinereus* (A e B). B) Feixes musculares pintados em vermelho onde as setas brancas apontam feixes com bifurcações, três na região posterior. O triângulo em vermelho demonstra um feixe com anastomose na região anterior. Escala: 10 mm.

### ● Subfamília Phyllostominae

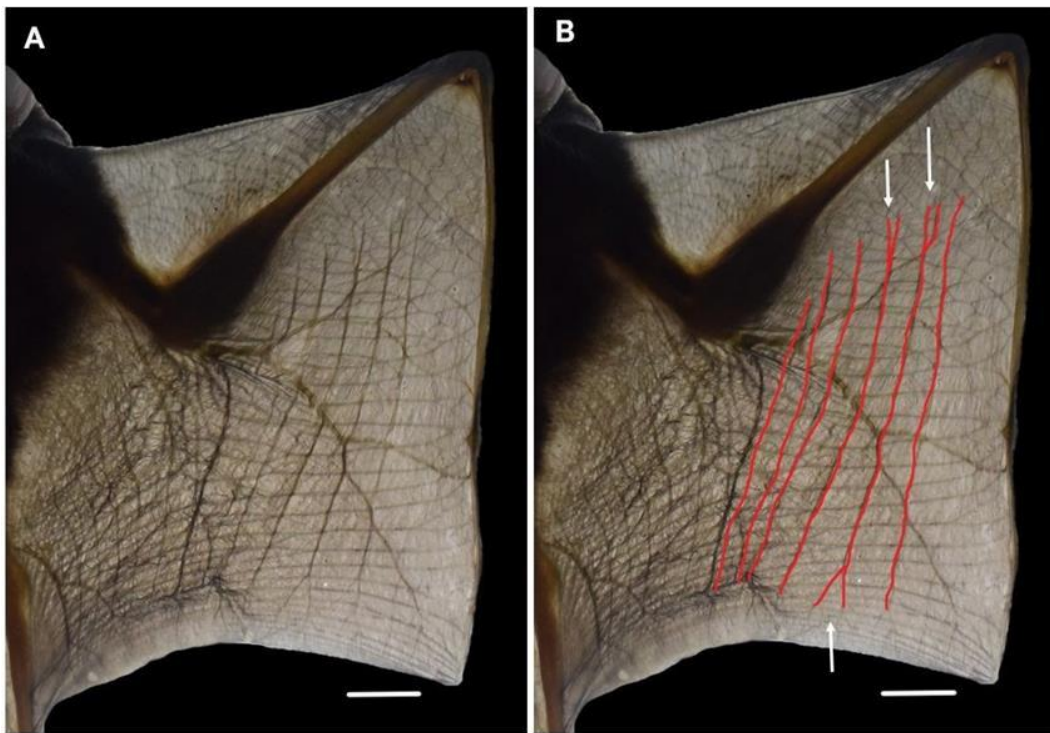
Na subfamília Phyllostominae, para os espécimes com alta massa corporal, é apresentado um padrão único de bifurcações, em maior quantidade, na região anterior. Quando não apresenta a série de bifurcações na região anterior do plagiopatágio-distal, o espécime apresenta poucos ou nenhum feixe menor-proximal. Na distribuição dos feixes, podem ser visualizadas bifurcações, anastomoses e feixes bastante alongados. Entretanto, os espécimes com baixa massa corporal, como *Macrophyllum macrophyllum*, podem apresentar baixa densidade de feixes musculares, pouca quantidade de feixes e normalmente o 4° ou 5° feixe com bifurcação na região anterior.

*Trachops cirrhosus* (Fig. 18) tem em média 6,0 feixes de *plagiopatagiales proprii*, ocupando cerca de 38% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação da falange 1 e 2 do dígito V. Toda a distribuição em *Trachops cirrhosus* é caracterizada por feixes-maiores alongados sendo relativamente próximos ao antebraço, com comprimento equivalente a aproximadamente 75,6% da altura desta membrana. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*, tendo 2 feixes bifurcados marcados na região anterior e 1 feixe na região posterior, sem nenhuma anastomose aparente (Fig. 18 - B).

*Phyllostomus hastatus* (Fig. 19) tem em média 22,1 feixes de *plagiopatagiales proprii*, ocupando cerca de 59% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular, e ultrapassa a altura da

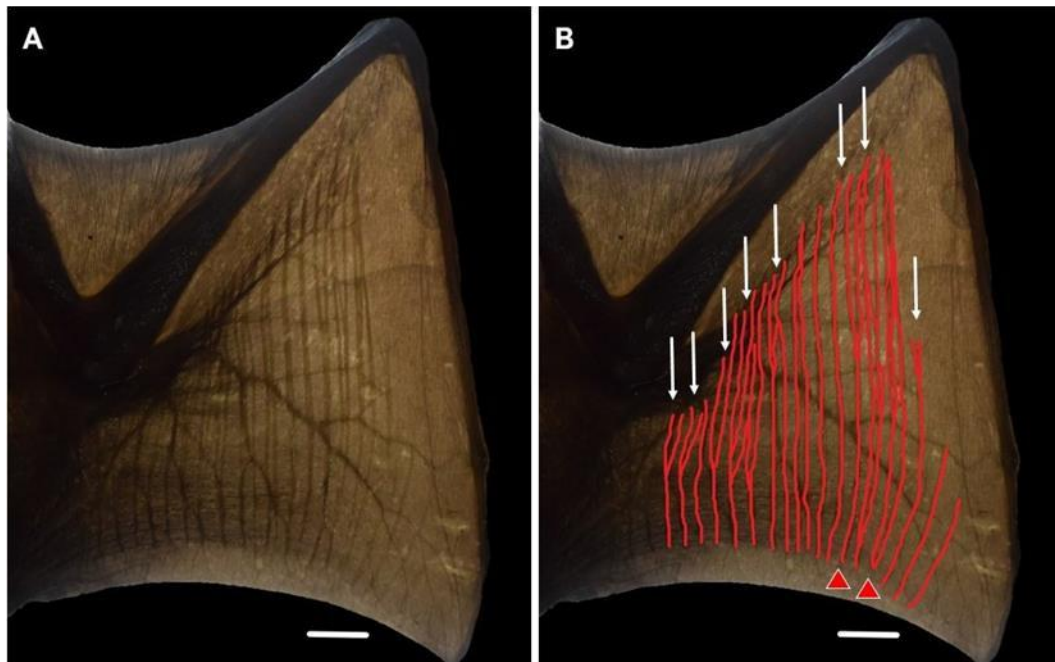
articulação da falange 1 e 2 do dígito V, estendendo-se até a extremidade posterior do plagiopatágio-distal. Os feixes-maiores são longos e bastante próximos ao antebraço, com comprimento equivalente a aproximadamente 86,2% da altura desta membrana. Há de 8 a 10 feixes menor-proximais e de 2 a 3 feixes menor-distais. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Há 8 feixes bifurcados marcados na região anterior e 2 feixes com anastomose marcados na região posterior (Fig. 19 - B).





**Figura 18:**

Distribuição de *plagiopatagiales proprii* em *Trachops cirrhosus* (A e B). B) Feixes musculares pintados em vermelho onde as setas brancas apontam feixes com bifurcações, duas na região anterior e uma na região posterior. Escala: 10 mm.



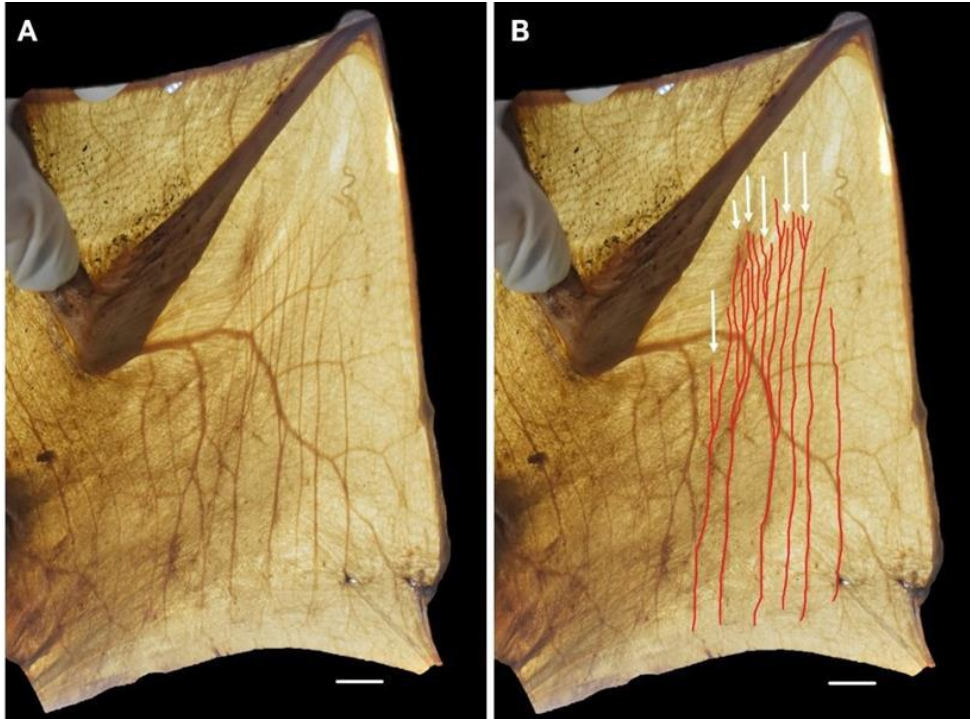
**Figura 19:**

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Phyllostomus hastatus* (A e B). B)

Feixes musculares pintados em vermelho onde as setas brancas apontam feixes com bifurcações, sendo oito na região anterior. O triângulo vermelho na região posterior mostra os feixes com anastomose. Escala: 10 mm.



*Vampyrum spectrum* (Fig. 20) têm feixes de *plagiopatagiales proprii* ocupando cerca de 59% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação da falange 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores são longos e relativamente próximos ao antebraço, com comprimento equivalente a aproximadamente 74,1% da altura desta membrana. Há 1 feixe menor-proximal e 2 feixes menor-distais. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Existe uma quantidade expressiva de bifurcações em 6 feixes na região anterior, algo exclusivo encontrado no espécime, e nenhuma anastomose aparente (Fig. 20 - B). A contagem dos feixes musculares em *Vampyrum spectrum* não corresponde ao método de contagem estabelecido inicialmente, pois os feixes são bastante bifurcados na região anterior.



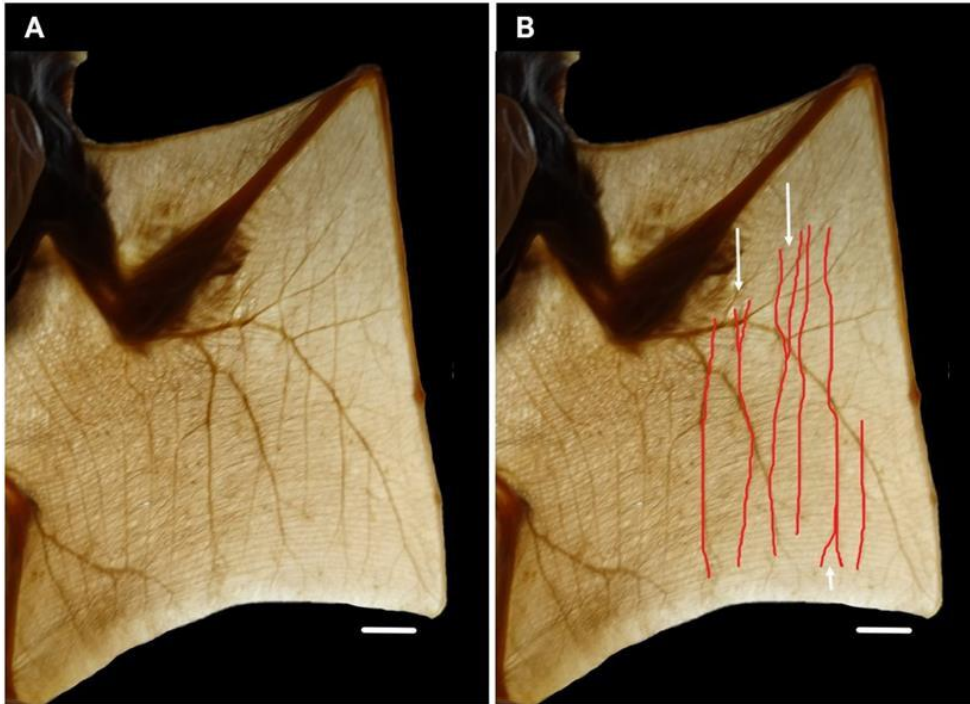
**Figura 20:** Distribuição

do *plagiopatagiales proprii* em *Vampyrum spectrum* (A e B). B) Feixes

musculares pintados em vermelho onde as setas brancas apontam feixes com bifurcações, sendo seis na região anterior. Escala: 10 mm.

*Chrotopterus auritus* (Fig. 21) tem em média 8,0 feixes de *plagiopatagiales proprii* distribuindo-se pelo *plagiopatágio*, ocupando em média 36% da área do *plagiopatágio*-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito

V. Os feixes-maiores possuem comprimento equivalente a aproximadamente 76% da altura desta membrana e podem apresentar bifurcação da região anterior do feixe. Há 1 feixe menor-distal e eles têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Há 2 feixes apresentando bifurcações na região anterior e 1 bifurcado na região posterior. Não é encontrada anastomose (Fig. 21 - B).



**Figura 21:** Distribuição

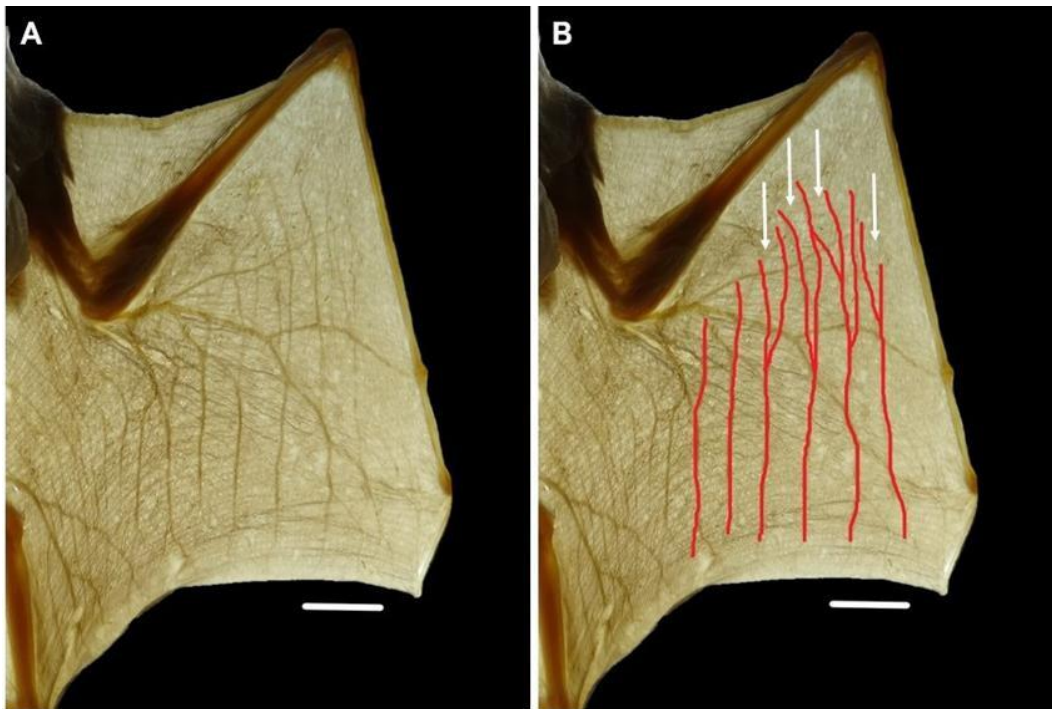
do *plagiopatagiales proprii* em *Chrotopterus auritus* (A e B). B) Feixes

musculares pintados em vermelho onde as setas brancas apontam feixes com bifurcações, sendo dois na região anterior. Escala: 10 mm.

*Lophostoma silvicola* (Fig. 22) tem em média 7,0 feixes de *plagiopatagiales proprii* distribuindo-se pelo *plagiopatágio*, ocupando em média 52% da área do *plagiopatágio*-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes maiores possuem comprimento equivalente a aproximadamente 77% da altura desta membrana. Enquanto, há somente de 1 a 2 feixes menor-proximais. Todos os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*, tendo 4 feixes apresentando bifurcações na região anterior e não é encontrada anastomose (Fig. 22 - B).







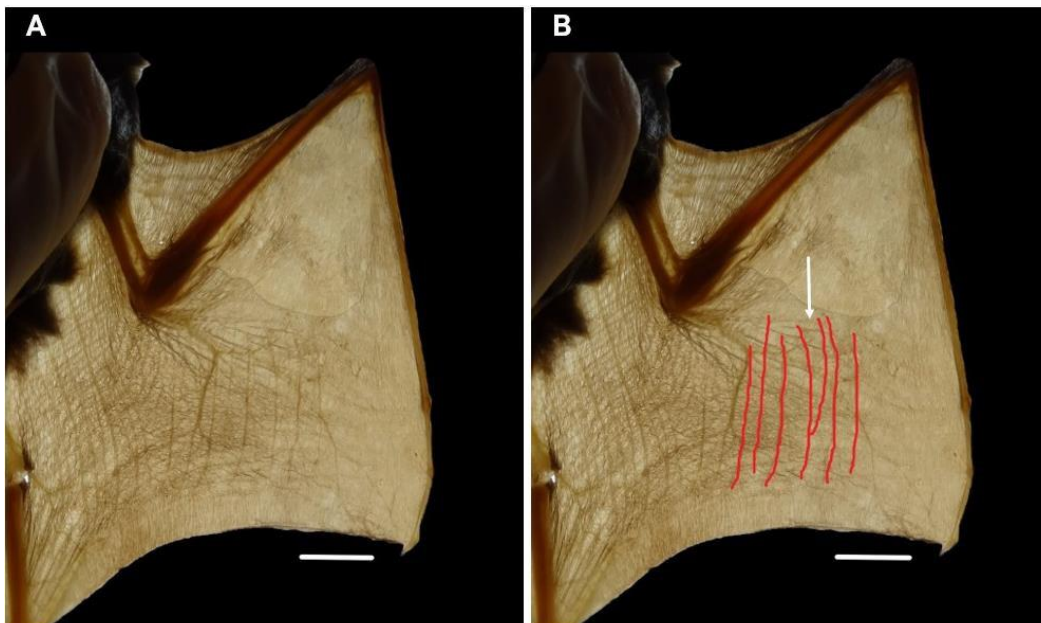
**Figura 22:**

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Lophostoma silvicola* (A e B). B) Feixes musculares pintados em vermelho onde as setas brancas apontam feixes com bifurcações, sendo quatro na região anterior. Escala: 10 mm.

*Macrophyllum macrophyllum* (Fig. 23) tem em média 5,0 feixes de *plagiopatagiales proprii* distribuindo-se pelo plagiopatágio ocupando em média 26,5% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação das falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes são menor-proximais ou menor-distais concentrando-se na região central-distal do patágio, possuindo comprimento equivalente a 43%. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Há somente 1 feixe apresentando bifurcação na região anterior e não é encontrada anastomose (Fig. 23 - B).

*Phylloderma stenops* (Fig. 24) tem em média 8,5 feixes de *plagiopatagiales proprii* distribuindo-se pelo plagiopatágio, ocupando em média 36% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores possuem comprimento equivalente a aproximadamente 72% da altura desta membrana. Há 3 feixes menor-proximais e 1 feixe menor-distal. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo

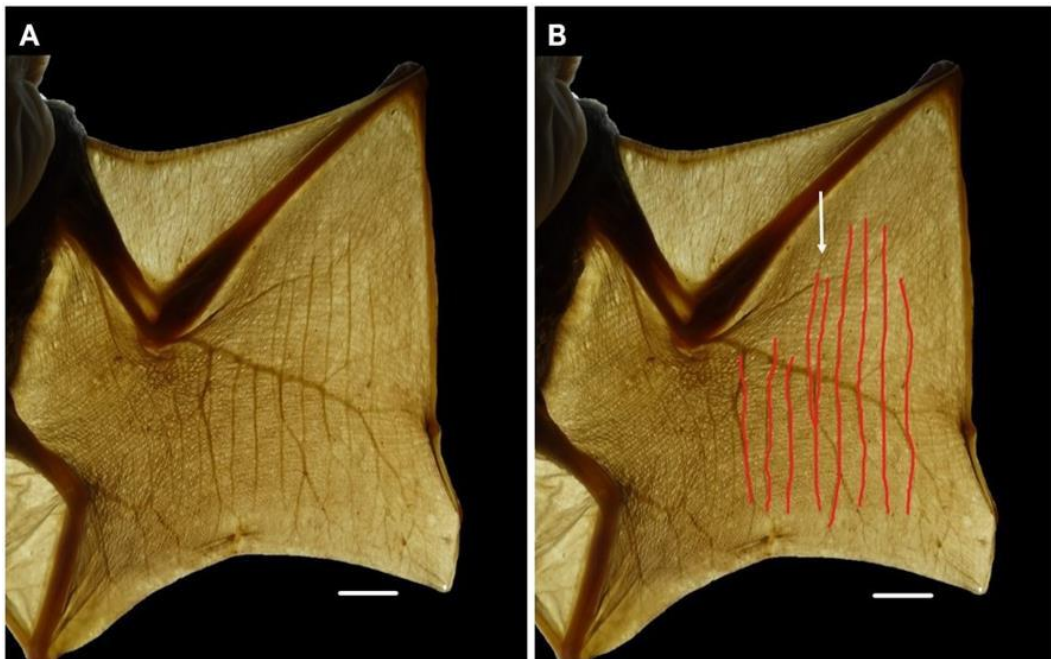
*plagiopatagiales proprii*. Há 1 feixe apresentando bifurcação na região anterior e não é encontrada anastomose (Fig. 24 – B).



**Figura 23:**

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Macrophyllum macrophyllum* (A e B).

B) Feixes musculares pintados em vermelho onde a seta branca aponta um feixe com bifurcação. Escala: 10 mm.



**Figura 24:**

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Phylloderma stenops* (A e B). B) Feixes musculares pintados em vermelho onde a seta branca representa um feixe com bifurcações, sendo somente um na região anterior. Escala: 10 mm.

- **Subfamília Lonchophyllinae**

*Lonchophylla peracchii* (Fig. 25) tem em média 10,6 feixes de *plagiopatagiales proprii* distribuindo-se pelo *plagiopatágio*, ocupando em média 34% da área do *plagiopatágio*-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes maiores possuem comprimento equivalente a aproximadamente 56% da altura desta membrana. Há de 3 a 4 feixes menor-proximais e 1 feixe menor-distal. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Há 1 feixe apresentando bifurcação marcada na região posterior e não é encontrada anastomose (Fig. 25 - B).

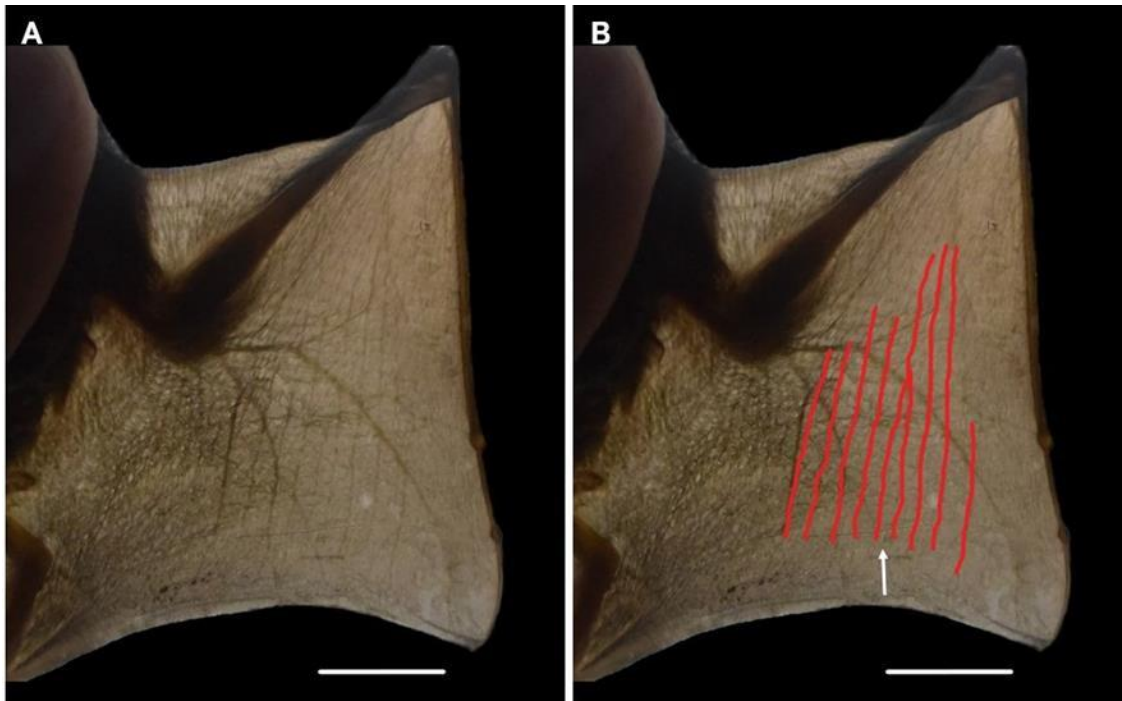


Figura 25:

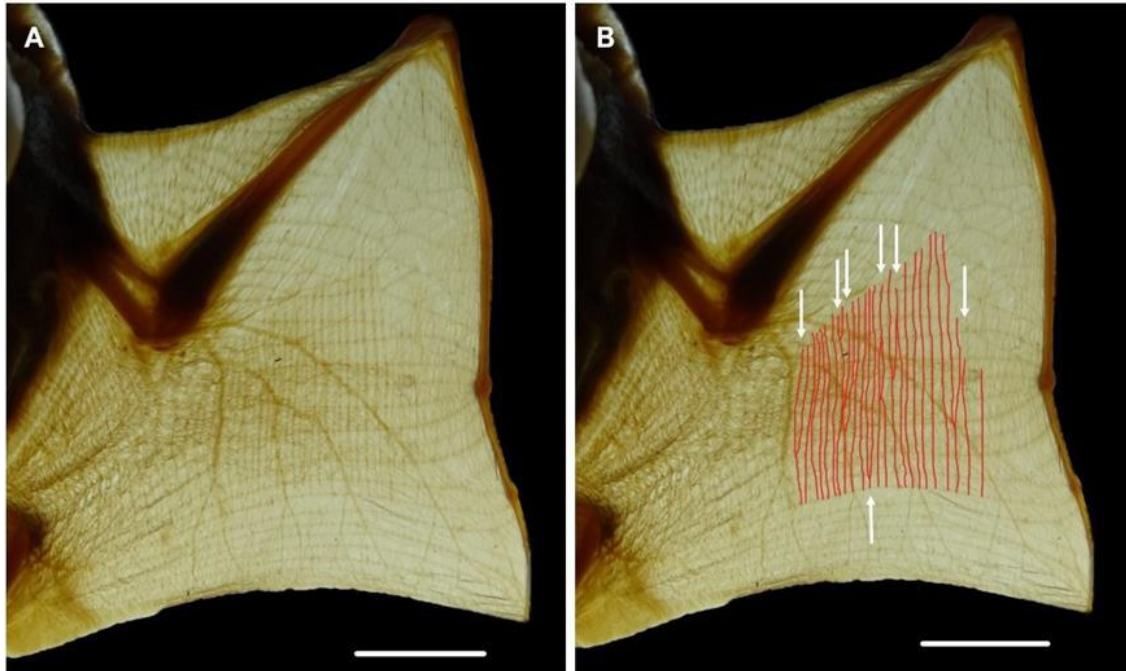
Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Lonchophylla peracchii* (A e B). B)

Feixes musculares pintados em vermelho onde a seta branca representa um feixe com bifurcação. Escala: 10 mm.

#### • Subfamília Glossophaginae

Na subfamília Glossophaginae, os feixes musculares possuem aproximadamente uma alta densidade na área do plagiopatágio-distal. Sendo eles os únicos espécimes com baixa massa corporal analisados que apresentam grande quantidade de feixes musculares.

*Glossophaga soricina* (Fig. 26) tem em média 29,5 feixes de *plagiopatagiales proprii* distribuindo-se pelo *plagiopatágio*, ocupando em média 34% da área do *plagiopatágio-distal*. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e se mantém a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V, porém os feixes concentram-se na região centro-distal do *plagiopatágio-distal*.



**Figura 26:**

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Glossophaga soricina* (A e B). B) Feixes musculares pintados em vermelho onde as setas brancas representam feixes com bifurcações, sendo seis na região anterior e uma na região posterior. Escala: 10 mm.

A maioria dos feixes são menor-proximais e menor-distais, possuindo comprimento equivalente a aproximadamente 48% da altura desta membrana. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Há 6 feixes apresentando bifurcações marcadas na região anterior e 1 na região posterior e não é encontrada anastomose (Fig. 26 - B).

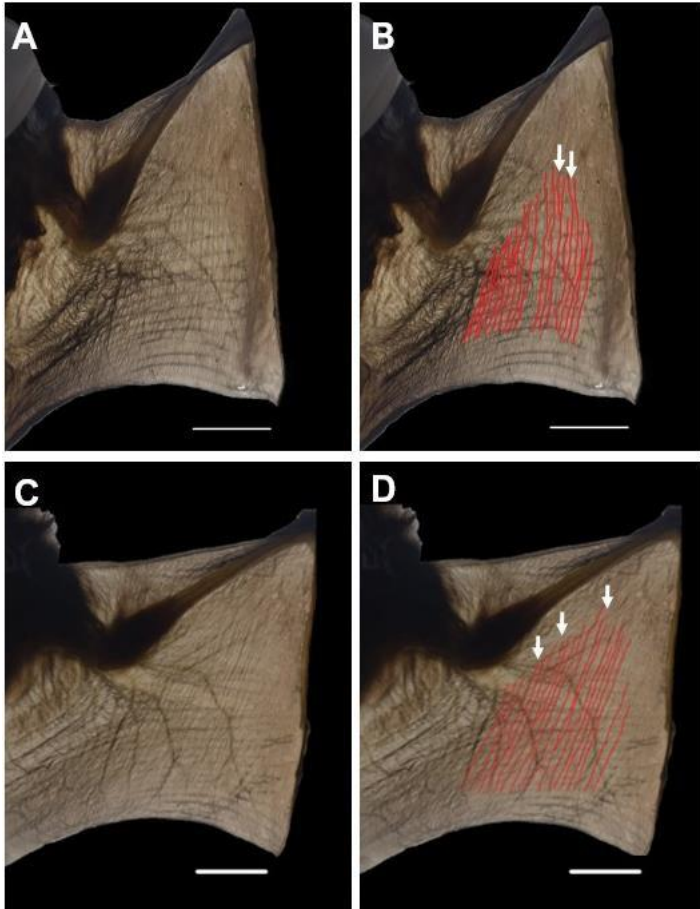
*Anoura caudifer* (Fig. 27 - A e B) tem em média 16,0 feixes de *plagiopatagiales proprii* distribuindo-se pelo *plagiopatágio*, ocupando em média 37% da área do *plagiopatágio*-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e se mantém a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores possuem comprimento equivalente a aproximadamente 66% da altura desta membrana. Os feixes menor-proximais estão em maior quantidade,



enquanto há somente de 4 a 6 feixes maiores localizados distalmente próximo ao

dígito V. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Podendo conter de 1 a 3 feixes apresentando bifurcação marcada na região anterior e não é encontrada anastomose (Fig. 27 - B).

*Anoura geoffroyi* (Fig. 27 - C e D) tem em média 16,0 feixes de *plagiopatagiales proprii* distribuindo-se pelo plagiopatágio, ocupando em média 39% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassam a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores possuem comprimento equivalente a aproximadamente 69% da altura desta membrana. Há cerca de 3 a 4 feixes menor-proximais e 2 feixes menor-distais. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Há 3 feixes apresentando bifurcações marcadas na região anterior e não é encontrada anastomose (Fig. 27 - D).



**Figura 27:** Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Anoura caudifer* (A e B) e *Anoura geoffroyi* (C e D). Em *Anoura caudifer* é mostrado dois feixes bifurcados na região anterior (B). Em *Anoura geoffroyi*, as setas brancas mostram três feixes bifurcados na região anterior (D). Escala: 10 mm.

- **Subfamília Micronycterinae**

**A subfamília Micronycterinae é caracterizada por feixes musculares em pouca quantidade. A densidade baixa é aproximadamente constante, nenhuma anastomose é observada e há poucas pequenas bifurcações.**

*Micronycteris minuta* (Fig. 28 - A e B) tem em média 7,8 feixes de *plagiopatagiales proprii* distribuindo-se pelo plagiopatágio, ocupando em média 35% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e se mantém a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores possuem comprimento equivalente a aproximadamente 69% da altura desta membrana. Os feixes menor-proximais correspondem a 55% do comprimento do plagiopatágio-distal (M=37,3 mm), e há cerca de 1 a 2 feixes menor-distais. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Há 1 feixe que apresenta bifurcação marcada na região anterior e 2 na região posterior, além disso não é encontrada anastomose (Fig. 28 - B).

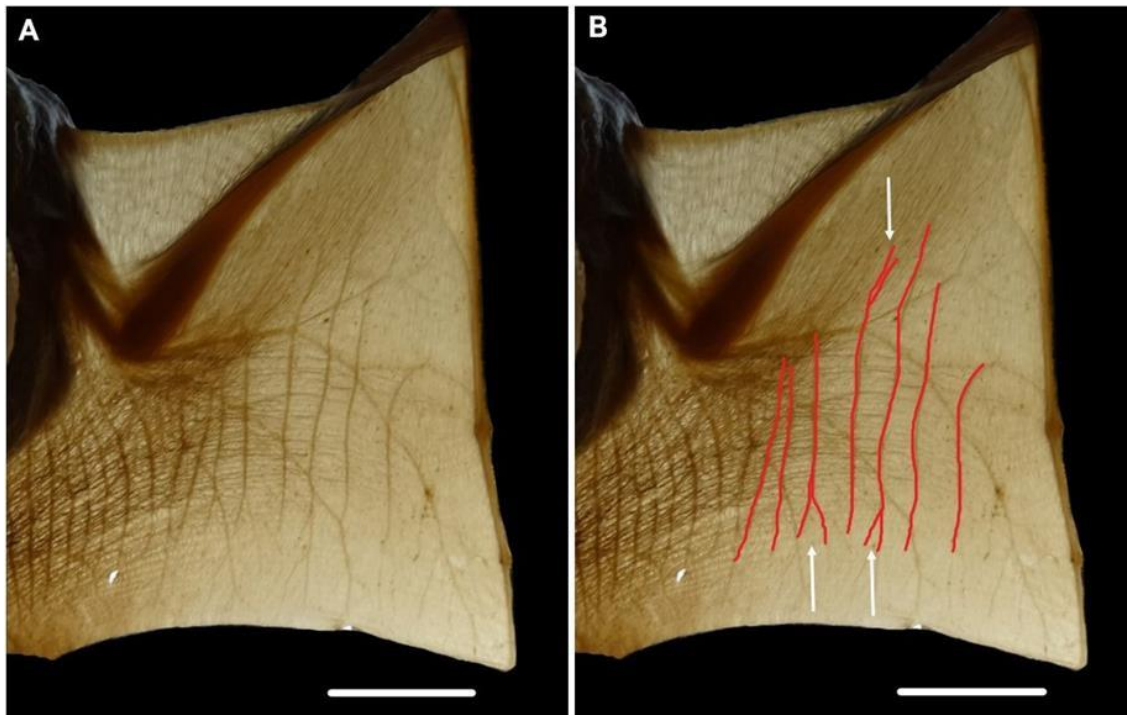
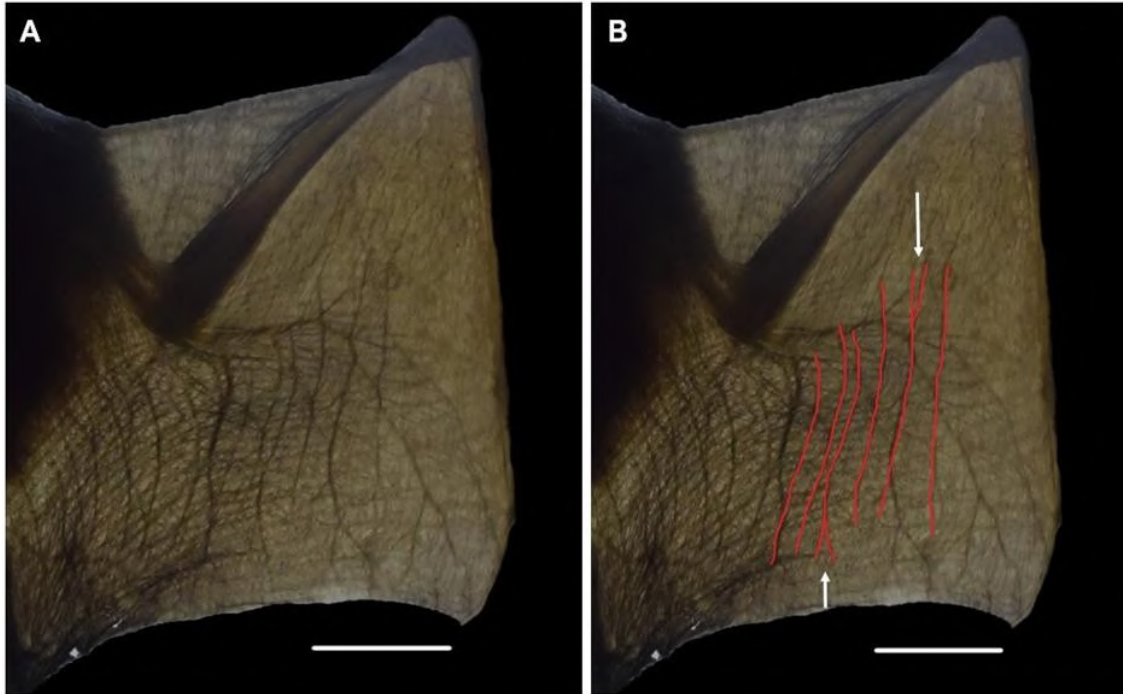


Figura 28:

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Micronycteris minuta* (A e B). Na B)

Feixes representados em vermelho, destacando a distribuição pelo plagiopatágio. As setas brancas mostram um feixe bifurcado na região anterior e dois feixes bifurcados na região posterior. Escala: 10 mm.

*Micronycteris megalotis* (Fig. 29 - A e B) tem em média 6,0 feixes de *plagiopatagiales proprii* distribuindo-se pelo plagiopatágio, ocupando em média 35% da área do plagiopatágio-distal. A extensão posterior de todos os feixes de *plagiopatagiales proprii* é regular e ultrapassa a altura da articulação entre as falanges 1 e 2 do dígito V. Os feixes-maiores possuem comprimento equivalente a aproximadamente 75% da altura desta membrana. Os feixes menor-proximais correspondem a 61% do comprimento do plagiopatágio-distal (M=38,6mm), e não há feixe menor-distal. Os feixes têm densidade aproximadamente constante ao longo da área ocupada pelo *plagiopatagiales proprii*. Há 1 feixe apresentando bifurcação marcada na região anterior e 1 feixe na região posterior, além disso, não é encontrado anastomose (Fig. 29 - B).



**Figura 29:**

Distribuição do *plagiopatagiales proprii* em *Micronycteris megalotis* (A e B). B)

Feixes estão representados em vermelho, destacando a distribuição pelo plagiopatágio. As setas brancas mostram um feixe bifurcado na região anterior e um na região posterior. Escala: 10 mm.

## 4.2. Análise quantitativa dos feixes musculares

### 4.2.1. Análise de alometria

Os resultados mostraram que há alta e significativa correlação entre todas as variáveis analisadas e a massa corporal em ambas as análises (Tabelas 2 e 3). A única exceção a este padrão foi no número de feixes de *plagiopatagiales proprii* (NFPP), que não mostrou correlação com a massa corporal quando desconsiderada a interdependência filogenética (Tabela 3).

Para as análises alométricas desconsiderando a interdependência filogenética (Tabela 4), não foi possível refutar a hipótese de isometria para as variáveis CAnt, APD, e CPl<sub>a</sub>, enquanto APP, CFMeP, CFMa e APP/APD apresentaram alometria positiva. Em contraste, quando analisados os contrastes filogenéticos independentes, apenas APP/APD vs. MC e APP vs. APD apresentaram evidências significativas de alometria positiva, enquanto todas as demais variáveis apresentaram isometria (Fig. 30).

**Tabela 3: Resultado dos testes de alometria desconsiderando interdependência filogenética.**

X e Y: variáveis logaritmizadas; r: coeficiente de regressão; p: valor de p; C.A.: coeficiente alométrico; IC 95%: intervalo de confiança de 95% para estimativa de inclinação da reta. As definições das variáveis constam em Material e Métodos.

**Análises alométrica com dados não corrigidos pela filogenia**

Estimativa de inclinação da reta (C.A.) Teste de alometria

Inclinação    coeficiente se em  
Y X r<sup>2</sup> p IC 95% p Inferência  
(C.A.) isometria

CAnt MC 0,976 0,953 0,000 0,374 0,310 0,310 0,333 0,215 ISOMETRIA

APD MC 0,963 0,927 0,000 0,722 0,601 0,869 0,666 0,377 ISOMETRIA



ALOMETRIA  
APP MC 0,970 0,941 0,000 0,860 0,705 1,049 0,666 0,014  
POSITIVA

NFPP MC 0,176 0,031 0,410 0,584 0,384 0,888 - - -

CPi<sub>a</sub> MC 0,965 0,931 0,000 0,358 0,293 0,437 0,333 0,473 ISOMETRIA

ALOMETRIA  
CFMeP MC 0,818 0,669 0,000 0,486 0,363 0,649 0,333 0,013  
POSITIVA

ALOMETRIA  
CFMa MC 0,891 0,794 0,000 0,466 0,357 0,610 0,333 0,016  
POSITIVA

ALOMETRIA  
APP/APD MC 0,521 0,272 0,009 0,213 0,147 0,308 0,000 0,000  
POSITIVA

ALOMETRIA  
APP APD 0,979 0,958 0,000 1,191 1,087 1,304 1,000 0,001  
POSITIVA

**Tabela 4: Resultado dos testes de alometria considerando interdependência filogenética via**

Contrastes Filogenéticos Independentes. X e Y: variáveis logaritmizadas; r: coeficiente de regressão; p: valor de p; C.A.: coeficiente alométrico; IC 95%: intervalo de confiança de 95% para estimativa de inclinação da reta. As definições das variáveis constam em Material e Métodos.

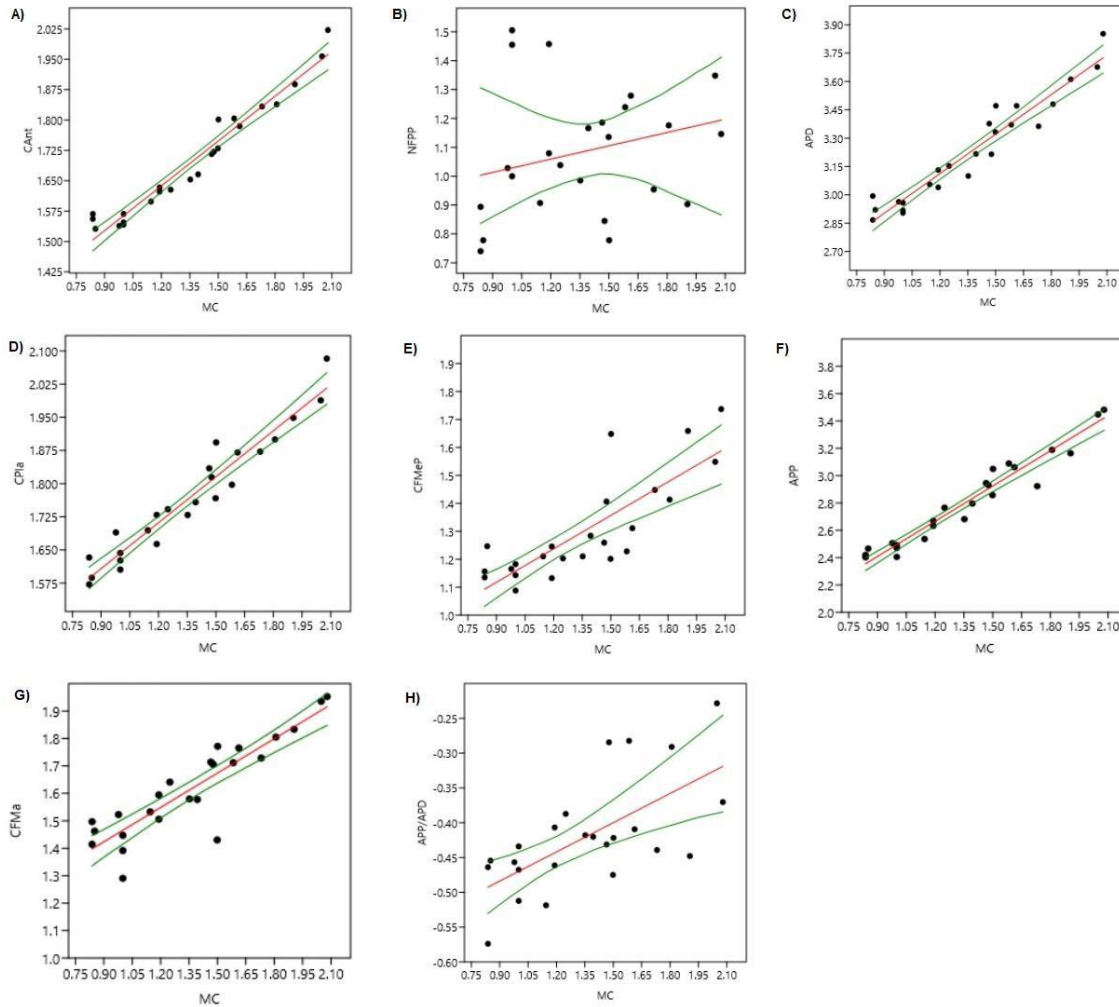
**Análise alométrica com dados corrigidos pela filogenia (Contrastes Filogenéticos Independentes)**

Estimativa de inclinação da reta (C.A.) Teste de alometria

	coeficiente	Y	X	r <sup>2</sup>	p	IC 95%	se	em p	Inferência	
										isometria
CAnt MC	0,919	0,844	0,000	0,383	0,321	0,458	0,333	0,118	ISOMETRIA	
APD MC	0,912	0,832	0,000	0,676	0,562	0,813	0,666	0,880	ISOMETRIA	
APP MC	0,885	0,783	0,000	0,799	0,648	0,986	0,666	0,087	ISOMETRIA	
NFPP MC	0,427	0,183	0,042	0,527	0,353	0,786	---	---		
CPIa MC	0,901	0,812	0,000	0,336	0,276	0,409	0,333	0,930	ISOMETRIA	
CFMeP MC	0,731	0,534	0,000	0,441	0,325	0,599	0,333	0,070	ISOMETRIA	
CFMa MC	0,798	0,636	0,000	0,400	0,305	0,524	0,333	0,179	ISOMETRIA	
ALOMETRIA										
APP/APD MC	0,462	0,214	0,026	0,196	0,133	0,291	0,000	0,000	POSITIVA	
AP ALOMETRIA										
APP	0,978	0,957	0,000	1,183	1,077	1,299	1,000	0,001	POSITIVA	







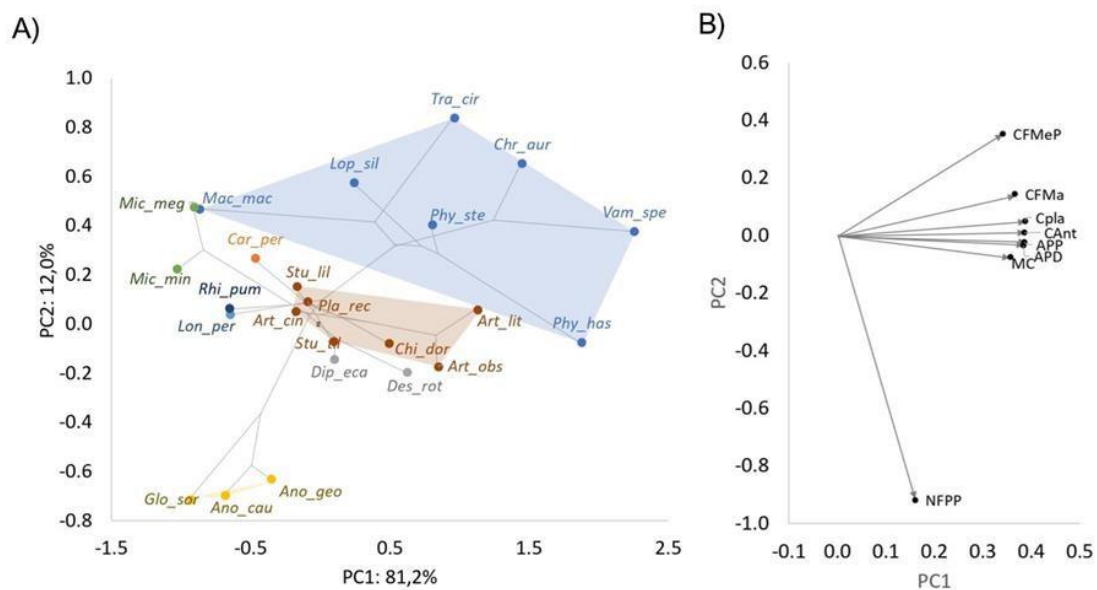
**Figura 30:** Gráficos das análises de isometria e alometria referentes a tabela 3. A) CAnt (Comprimento do antebraço) x MC (Massa corporal); B) NFPP (Número de feixes de músculo *plagiopatagiales proprii*) x MC (Massa corporal); C) APD (Área total do plagiopatágio-distal) x MC (Massa corporal); D) CPLa (Comprimento do plagiopatágio-distal) x MC (Massa corporal); E) CFMeP (Comprimento do feixe menor-proximal) x MC (Massa corporal); F) APP (Área parcial do plagiopatágio-distal) x MC (Massa corporal); G) CFMa (Comprimento do feixe maior) x MC (Massa corporal); H) APP/APD (Razão de área parcial do plagiopatágio-distal e área total do plagiopatágio-distal) x MC (Massa corporal).

#### 4.2.2. Análise multivariada

A análise de componentes principais (ACP) mostrou que o primeiro principal componente (PC1) descreve 81,2% da variação encontrada para os caracteres analisados em Phyllostomidae. Já o segundo componente principal (PC2) descreve 12,0% da variação. O PC1 representa a variação em tamanho, pois todas as variáveis

são positivamente correlacionadas com este eixo (Fig. 31 – B). Por outro lado, em relação ao PC2, existem variáveis positivamente correlacionadas e outras negativamente correlacionadas. As variáveis que mais contribuem com a variação do PC2 são NFPP, negativamente correlacionada, seguidas de CFMeP e CMA, positivamente correlacionadas (Fig. 31 – B).

Cada subfamília tendeu a ocupar uma região própria, distinta das demais, ao longo do morfoespaço PC1 vs. PC2 (Fig. 31 - A), especialmente ao longo de PC2. Em um extremo, a subfamília Phyllostominae tende a ocupar as regiões de escores altos ao longo de PC2 (polígono azul na Figura 31 - A), refletindo seus feixes de *plagiopatagiales proprii* em baixo número, porém alongados. No outro extremo, Glossophaginae apresentou baixos escores de PC2 (polígono amarelo na Figura 32 - A), refletindo a conformação morfológica contrária, com alto número de *plagiopatagiales proprii*, porém relativamente curtos. As demais subfamílias ocuparam posição intermediária, com Micronycterinae (verde na Fig. 32 - A) e Carollinae (laranja na Fig. 31 - A) com escores relativamente altos, sobrepondo-se a Phyllostominae, enquanto Desmodontinae (cinza na Fig. 32 - A) apresenta escores relativamente baixos (Fig. 31 - A).



**Figura 31: A) Gráfico de dispersão para os dois primeiros componentes da Análise de**

**de** Componentes Principais com base nos caracteres mensurados em Phyllostomidae; B) Eixos de variação das variáveis analisadas (CFMeP, CFMa, CPla, Ant, APP, APD, MC, NFPP). Os polígonos e cores agrupam espécies de uma mesma subfamília. Os acrônimos para as espécies estão disponíveis na Tabela 1.



### 4.2.3. Teste de sinal filogenético

Todas as variáveis analisadas, além de PC1 e PC2, mostraram sinal filogenético significativo (Tabela 5). As análises de correlação mostraram que a massa corporal tem forte efeito sobre as demais variáveis. Quando removidos os efeitos da massa corporal, somente APP e APD não mostraram sinal filogenético significativo. Para as demais variáveis, com exceção de CPl<sub>a</sub>, o valor de *K* aumentou quando removido o efeito da massa corporal. Destaca-se que CPl<sub>a</sub>, CFMeP, CFMa e PC2 apresentaram estimativas de  $K > 1,1$ , indicando sinal filogenético mais forte do que esperado pelo modelo de evolução por Movimento Browniano.

**Tabela 5: Sinal filogenético utilizando o *K* de Blomberg. O teste foi realizado sobre as variáveis originais logaritmizadas e sobre as variáveis corrigidas pela massa corporal (resíduos das medidas logaritmizadas em relação à massa corporal logaritmizadas).**

**Variável corrigida pela  
Ln variável  
Variável massa corporal**

***K p K p***

CAnt 0,953 0,008 1,024 0,007

APD 0,964 0,005 0,766 0,051

APP 0,880 0,011 0,737 0,078

NFPP 0,928 0,008 1,096 0,003

CPl<sub>a</sub> 1,107 0,001 1,102 0,002

CFMeP 1,131 0,005 1,195 0,001

CFMa 1,202 0,001 1,272 0,001

MC 0,796 0,023 - -

PC1 (tamanho) 0,967 0,007

PC2 1,250 0,000

## 5. DISCUSSÃO

Na diversificação dos mamíferos, o surgimento de asas a partir das mãos foi um evento único, permitindo o acesso a novos recursos ecológicos e favorecendo a notável radiação adaptativa dos quirópteros (Gunnell e Simmons, 2005).

Considerando que a variação na forma e na constituição das asas pode afetar sua funcionalidade, suas consequências evolutivas são potencialmente importantes. Cheney *et al.* (2017) mostraram notável variação na morfologia de *plagiopatagiales proprii* em *Chiroptera* e levantaram uma dúvida acerca dos fatores funcionais, estruturais e evolutivos que moldaram esta variação. Neste trabalho, investigamos a variação interespecífica deste músculo em morcegos filostomídeos, testando as hipóteses de que a história filogenética e a massa corporal são fatores importantes em sua estruturação.

A confiabilidade das inferências a seguir acerca da variação interespecífica depende da baixa variação intraespecífica. A fim de investigar se o padrão na distribuição dos feixes musculares é conservado no plagiopatágio em diferentes indivíduos de uma mesma espécie, inicialmente investigamos como a arquitetura dos feixes de *plagiopatagiales proprii* varia dentro de três espécies de filostomídeos com massas corporais distintas (*Lonchophylla peracchii*, *Carollia perspicillata* e *Artibeus obscurus*). Esta primeira abordagem evidenciou que existe baixa variação intraespecífica, insuficiente para confundir os padrões de variações interespecíficas aqui reportados.

### 5.1. Sinal filogenético na variação do *m. plagiopatagiales proprii*

Em uma ampla escala taxonômica, Cheney *et al.* (2017) mostraram que cada família de Chiroptera apresenta um padrão próprio na morfologia de músculos intramembranosos. Neste estudo, numa escala taxonômica mais fina, as análises qualitativas mostram que a morfologia dos feixes musculares é similar dentro das subfamílias e de gêneros dos filostomídeos. Até o momento não encontramos estudos que utilizem a distribuição muscular intramembranosa no plagiopatágio para a diagnose de táxons específicos e supra específicos em Chiroptera (Cirranello *et al.*, 2023). Nossos resultados permitem a diagnose morfológica de táxons supra específicos, subfamílias e gêneros, e em alguns casos de espécies, com base em caracteres até então pouco estudados, por meio de uma abordagem não-destrutiva dos espécimes (Díaz *et al.*, 2016; Reis *et al.*, 2017).

Congruentemente às análises qualitativas, as estimativas de *K* de *Blomberg* mostraram que as variáveis quantitativas apresentam sinal filogenético significativo e a PCA revelou que cada subfamília ocupa uma região específica no morfoespaço. Mesmo quando removidos o efeito da massa corporal, as estimativas de *K* de *Blomberg* mostram-se significativas. Esses resultados mostram que a variação de *plagiopatagiales proprii* dentro de *Phyllostomidae* é fortemente estruturada pela filogenia. Consequentemente, estes resultados ressaltam a importância do uso de métodos comparativos filogenéticos na análise de associação entre diferentes caracteres, como no estudo alométrico (seção 5.2), visto que há forte interdependência nos traços examinados (*Blomberg e Garland, 2002*).

Destaca-se que, para alguns caracteres univariados e para PC2, as estimativas de *K* de *Blomberg* foram expressivamente maiores que 1.0, mostrando que a estrutura filogenética da variação fenotípica é maior do que esperado por movimento Browniano (*Blomberg e Garland, 2002; Blomberg et al., 2003*). Esta forte estruturação sugere que fatores não estocásticos, como fatores adaptativos ou anatômicos e estruturais, moldaram a morfologia aqui examinada (*Blomberg et al., 2003*). Entretanto, neste estudo não é possível afirmar quais fatores são estes. Na seção 5.3. discutiremos possíveis interpretações morfofuncionais da morfologia de alguns táxons dentro de *Phyllostomidae*.

## **5.2. Efeito da massa corporal sobre o arranjo de *m. plagiopatagiales proprii***

O tamanho corporal é um dos fatores morfológicos mais relevantes para a biologia dos animais (*Kardong et al., 2016*). Como esperado, nossos resultados

mostram que todos os caracteres quantitativos estão altamente correlacionados com a massa corporal. Entretanto, apenas parte das variáveis aqui examinadas apresentam variação alométrica ao longo da radiação adaptativa de Phyllostomidae. O caráter que mostrou mais forte evidência de variação alométrica foi a área parcial ocupada pelo músculo *plagiopatagiales proprii* (APP): *quanto maior a massa corporal, maior será a área relativa ocupada pelo músculo plagiopatagiales proprii.*

*Consideramos que este resultado possa sofrer algum efeito artefactual do método de manipulação e mensuração dos espécimes, devido a variações no ângulo de abertura da asa durante a tomada das fotografias. Entretanto, este efeito deveria afetar tanto os valores de APP quanto APD e seriam anulados pela razão APP/APD. Ao contrário do que seria esperado por um efeito puramente artefactual, as relações*

APP vs. APD e APP/APD vs. Massa Corporal mostraram forte evidência de alometria positiva.

De modo geral, espécies com maior massa corporal tendem a ter maior carga alar (Dentinger e Garrett, 2018) e, conseqüentemente, têm maior tendência de deformação da asa durante o golpe descendente da asa, o que aumenta o efeito do arrasto. Além disso, as espécies de maior massa corporal apresentam maior dificuldade de produzir força de ascensão suficiente para suportar seu peso, especialmente durante a decolagem e em voos lentos (Dentinger e Garrett, 2018), que é o caso do voo da maioria dos filostomídeos. O músculo *plagiopatagiales proprii* modula dinamicamente a rigidez do patágio durante o voo, reduz a deflexão passiva ou vibração (Cheney *et al.*, 2014), e deste modo influencia diretamente na produção de força aerodinâmica, provavelmente reduzindo o efeito do arrasto (Cheney *et al.*, 2014). Considerando esta função, sugerimos que o *plagiopatagiales proprii* relativamente mais desenvolvido em espécies de alta massa corporal possa ser um atributo adaptativo, contribuindo para garantir a rigidez do patágio e para a redução do arrasto nos táxons onde seu efeito são potencialmente mais agudos.

Os resultados aqui encontrados contribuem para o entendimento da função do *plagiopatagiales proprii*, mas também contribui para a ciência aplicada. Os coeficientes alométricos aqui estimados (Tabelas 2 e 3) podem ajudar a projetar veículos aéreos não tripulados (*drones*) de voo batido inspirados na morfologia de asas de quirópteros considerando a variação da massa corporal (Chang *et al.*, 2020).

### **5.3. Considerações funcionais**

Como destacado acima, algumas subfamílias e gêneros de filostomídeos apresentam morfologia própria do *plagiopatagiales proprii*. Considerando o alto valor de *K* de Bloomberg para PC2 ( $> 1,2$ ), bem como a ampla diversidade de nichos ecológicos e estratégias de voo e captura de alimentos, é possível que parte da variação morfológica aqui reportada seja estruturada por fatores funcionais e adaptativos. Testes direcionados para testar esta hipótese precisam ser delineados, mas nos parágrafos a seguir serão feitas algumas considerações funcionais sobre algumas morfologias extremas aqui examinadas.

### ***Desmodontinae***



O morcego vampiro comum, *Desmodus rotundus* (33,4g), destaca-se por apresentar um padrão único do *plagiopatagiales proprii*, tendo feixes musculares que se distribuem amplamente por quase toda região do plagiopatágio-distal (Fig. 8). Em contrapartida, em *Diphylla ecaudata* (30g), feixes musculares estão mais concentrados na região central do plagiopatágio-distal. A divergência no padrão de distribuição nessas duas espécies analisadas, que estão no mesmo clado, pode estar associada ao hábito de forrageamento. *D. rotundus* é um hematófago que desempenha locomoção quadrupedal enquanto está pelo chão indo atrás de suas presas (Louzada, 2020). Após se alimentar, é necessário alçar voo do chão sem o auxílio de um “poleiro”. Assim, é possível sugerir que a maior área de distribuição de feixes musculares em *D. rotundus*, esteja relacionada à capacidade de alçar voo no chão. A alta carga alar observada em *D. rotundus* (Norberg, 1994), pode impor dificuldades no alçar do voo do chão para essa espécie, e a maior quantidade de feixes musculares no plagiopatágio-distal pode auxiliar na rigidez do plagiopatágio durante o abrir de asas, facilitando a saída da inércia para essa espécie. Além disso, esses táxons hematófagos em uma única refeição consomem o equivalente a mais de 50% de sua massa corporal, fazendo com que tenha que voar com uma carga significativamente maior (Wimsatt, 1969).

### **Glossophaginae e Lonchophyllinae**

Os morcegos nectarívoros Glossophaginae e Lonchophyllinae são relativamente pequenos em relação aos demais filostomídeos. Estas duas subfamílias apresentaram distribuição de feixes de *plagiopatagiales proprii* distintas

qualitativamente e quantitativamente, mesmo tendo similaridades ecomorfológicas (voo pairado, nectarivoria, redução da dentição).

Glossophaginae, aqui representada por *Glossophaga soricina*, *Anoura caudifer* e *Anoura geoffroyi*, destacou-se dos demais filostomídeos por apresentar o maior número de feixes de *plagiopatagiales proprii*, porém ocupando área parcial relativamente baixa (baixos valores de PC2; Fig. 31 - A). Sendo assim, a maior quantidade de feixes musculares encontra-se concentrada numa área central do plagiopatágio-distal bastante reduzida. Estes animais realizam voo pairado, que requer controle fino do batimento de asas (Norberg *et al.*, 1993; Fleming *et al.*, 2020). Sabe-se que uma determinada espécie que detém uma membrana alar com menor rigidez necessita de maior controle muscular para que consiga compensar ativamente

rigidez necessita de maior controle muscular para que consiga compensar ativamente características passivas (Studier, 1972; Swartz *et al.*, 1996). *Sugerimos que a região onde estão inseridos os feixes de *plagiopatagiales proprii* necessita de maior rigidez durante o voo pairado, assim, reduzindo a agitação ou “flutter” durante o voo e realizando o ajuste fino da deformação da asa naquela região.*

Em contraste, Lonchophyllinae apresenta um número de feixes musculares mais baixo, similar a Stenodermatinae, contrariando a associação funcional acima proposta. Apesar destes morcegos também realizarem voo pairado, pouco se sabe sobre a biomecânica de seu voo. Mais estudos são necessários para investigar a associação entre a morfologia dos músculos intramembranosos e o voo pairado dos morcegos nectarívoros.



## 6. CONCLUSÃO

No presente estudo, mostramos que arranjos dos feixes de *plagiopatagiales proprii* no plagiopatágio em *Phyllostomidae* são parcialmente estruturados pela filogenia. Deste modo, grupos supra-específicos podem ser diagnosticados pela morfologia destes feixes musculares. A intensidade do sinal filogenético excede aquela esperada por fatores puramente estocásticos e provavelmente é mantida também por restrições funcionais e/ou estruturais, que precisam ser investigadas futuramente. Além disso, mostramos que a massa corporal está evolutivamente associada à estruturação dos feixes de *plagiopatagiales proprii*. As espécies de massa corporal mais alta tendem a ter maior área percentual do plagiopatágio ocupada pelos feixes intramembranosos, provavelmente conferindo-lhes maior rigidez, contrabalanceando o maior arrasto ao qual estão submetidos. Dessa forma, esse estudo evidencia a adaptação morfofuncional na musculatura investigada como resposta à variação de massa corporal em *Phyllostomidae*, favorecendo a rigidez do patágio nas linhagens com maior carga alar, o que corrobora a hipótese levantada.



## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDI, Hervé; WILLIAMS, Lynne. Principal component analysis. **WIRES Computational Statistics**, v. 2, n. 4, p. 433-459. 2010.

ADAMS, Rick A. Morphogenesis in bat wings: linking development, evolution and ecology. **Cells Tissues Organs**, v. 187, n.1, p. 13-23. 2008.

AMADOR, Lucila *et al.* *Bat systematics in the light of unconstrained analyses of a comprehensive molecular supermatrix.* **Journal of Mammalian Evolution**, v. 25, n.1, p. 37-70. 2016.

ANDERSON, Sophia C.; RUXTON, Graeme D. The evolution of flight in bats: a novel hypothesis. **Mammal Review**, v. 50, p. 426-439. 2020.

BAKER, Robert J. *et al.* *Higher level classification of phyllostomid bats with a summary of DNA synapomorphies.* **Acta Chiropterologica**, v. 18, n.1, p. 1-38. 2016.

BISHOP, Kristin L. The evolution of flight in bats: narrowing the field of plausible hypotheses. **Quarterly Review of Biology**, v. 83, p.153-169. 2008

BLOMBERG, Simon P. *et al.* *Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile.* **Evolution; international journal of organic Evolution**, v. 57, n. 4, p. 717-745. 2003.

BLOMBERG, Simon; GARLAND, Theodore. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 15, p. 899-910. 2002.

BOLZAN, D. P. *et al.* Allometric patterns and evolution in Neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera, Phyllostomidae). **Acta Chiropterologica**, v. 17, n. 1, p.

59-73. 2015.

BREDT, A.; UIEDA, W. Bats from urban and rural environments of the Distrito Federal, mid-western Brazil. **Chiroptera Neotropical**, v. 2, n. 2, p: 54-57. 1996.

BRUSHAN, Bharat. Biomimetics: lessons from nature—an overview. **Philosophical Transactions of the royal society. Series A, Mathematical, physical, and engineering Science**, v. 367, n. 1893, p. 1445-86. 2008.

CAMACHO, Alejandra; CADAR, Dániel; HORVÁTH, Báazs; MERINO-VITERI, Andrés; MURIENNE, Jérôme. Revised phylogeny from complete mitochondrial genomes of phyllostomid bats resolves subfamilial classification. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 196, n. 4, p. 1591-1607. 2022.



- CHANG, Eric *et al.* *Soft biohybrid morphing wings with feathers underactuated by wrist and finger motion.* **Science Robotics**, v. 16, n. 5, p. 1-14. 2020.
- CHENEY, J.; KONOW, N.; BEARNOT, A.; & SWARTZ, S. A wrinkle in flight: the role of elastin fibres in the mechanical behaviour of bat wing membranes. **Interface**, v. 13, n. 106, p. 1-9. 2015.
- CHENEY, J.; KONOW, N.; & MIDDLETON, K. Membrane muscle function in the compliant wings of bats. **Bioinspiration & biomimetics**, v. 9, n. 2. 2014.
- CHENEY, Jorn *et al.* Diversity in the organization of elastin bundles and intramembranous muscles in bat wings. **Journal of Anatomy**, v. 230, n. 4, p. 510-523. 2017.
- COLORADO, J.; BARRIENTOS, A.; ROSSI, C.; BAHLMAN, J.; & BREUER, K. Biomechanics of smart wings in a bat robot: morphing wings using SMA actuators. **Bioinspiration Biomimetics**, v. 7, n. 3, p. 1-16. 2012.
- CROWLEY, G.; HALL, L. Histological observations on the wing of the grey-headed flying fox (Chiroptera, Pteropodidae). **Journal of Zoology**, v. 42, n. 2, p. 163-176. 1994.
- DENTINGER, Jane E.; GARRETT, Street M. **Animal Locomotion**. Ed. 2. Oxford, University Press, U.K. 2018. P: 1-60.
- DÍAZ, M.; SOLARI, S.; AGUIRRE, L.; AGUIAR, L.; BARQUEZ, R. **Clave de identificación de los murciélagos de Sudamérica. Tucuman, Argentina:** Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina. 2016. P. 166.
- FELSENSTEIN, Joseph. Phylogenies and the comparative method. **American Naturalist**, v. 125, n. 1, p. 1-15. 1985.

FENTON, M.; AUDET, D.; ORBIST, M.; RYDELL, J. Signal strength, timing and self-deafening: the evolution of echolocation in bats. **Paleobiology**, v. 21, n. 2, p. 229-242. 1995.

FENTON, M.; SIMMONS, N. **Bats: a world of science and mystery. Ed. 1. Chicago, EUA: University of Chicago Press, 2014. P. 303.**

FLEMING, Theodore; DAVALOS, Liliana; MELLO, Marco. **Phyllostomid Bats - A Unique Mammalian Radiation. Ed. 1. Chicago, EUA: The University of Chicago Press. P. 489.**

FURST, Stephen; BUNGET, George; SEELECKE, Stefan. Design and fabrication of a bat inspired flapping-flight platform using shape memory alloy muscles

and joints. *Smart materials and structures*. **Smart Materials and Structures**, v. 22, p. 014011. 2012.

GARBINO, G.; GREGORIN, R.; LIMA, I.; LOUREIRO, L.; MORAS, L.; MORATELLI, R.; NOGUEIRA, M.; PAVAN, A.; TAVARES, V.; NASCIMENTO, M.; NOVAES, R.; PERACCHI, A. **Updated checklist of Brazilian bats: versão 2020. Comitê da Lista de Morcegos do Brasil-CLMB. Sociedade Brasileira para o Estudo de Quirópteros** (Sbeq).<<https://www.sbeq.net/lista-de-especies>>. 2022. Acessado em: 13/07/2022

GARDNER, N.; DECECCHI, T. Flight and echolocation evolved once in Chiroptera: comments on 'The evolution of flight in bats: a novel hypothesis'. **Mammal Review**, v. 52, n. 2, p. 284-290. 2021.

GAYON, Jean. History of the Concept of Allometry. **American Zoologist**, v. 40, n. 5, p. 748-758. 2000.

GIANNINI, Norberto P. Toward an Integrative Theory on the Origin of Bat Flight. In **Evolutionary History of Bats: Fossils, Molecules and Morphology**. Cambridge University Press, 353-84. 2012.

GONÇALVES, Fernando *et al.* ATLANTIC MAMMAL TRAITS: a data set of morphological traits of mammals in the Atlantic Forest of South America. **Ecology**, v. 99, n. 2, p. 255-512. 2018.

GUNNELL, Gregg; SIMMONS, Nancy. Fossil Evidence and the Origin of Bats. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 12, n. 1, p. 209-246. 2005.

GUNNELL, Gregg; SIMMONS, Nancy. **Evolutionary History of Bats (Fossils,**

**Molecules and Morphology).** Cambridge:Cambridge University Press.

2012. P. 317-346.

HAMMER, Øyvind; HARPER, David; RYAN, Paul. PAST: Paleontological Statistics

Software Package for Education and Data Analysis. **Palaeontologia**

**Electronica**, v. 4, n. 1, p. 1-9. 2001.

HANSEN, Thomas; MARTINS, Emília. Translating between microevolutionary

process and macroevolutionary patterns: The correlation structure of

interspecific data. **Evolution**, v. 50, n. 4, p. 1404-1417. 1996.

HARVEY, Paul; PAGEL, Mark. The comparative method in evolutionary biology.

**Journal of Classification**, v. 9, p. 169-172. 1992.

- HASSAIN, Alexandre. *et al.* *Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla* (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes. **Comptes Rendus - Biologies**, v. 335, n. 1, p. 32-50. 2012.
- HEDENSTROM, Anders; JOHANSSON, Christoffer. Bat flight: aerodynamics, kinematics and flight morphology. **The Journal of Experimental Biology**, v. 218, n. 5, p. 653-663. 2015.
- HOLBROOK, K.; ODLAND, G. A collagen and elastic network in the wing of the bat. **Journal of Anatomy**, v. 126, n. 1, p. 21-36. 1978.
- HOLDERIED, M.; JONES, G. **Flight dynamics. In Ecological and behavioral methods for the study of bats**. Ed. 2. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2009.
- KARDONG, Kenneth V. *et al.* **Vertebrados: Anatomia comparada, função e evolução. Ed. 7. Rio de Janeiro: Editora Roca Ltda. 2016. P: 1-1172.**
- KUNZ, Thomas; ANTHONY, Edythe. Age estimation and post-natal growth in the bat *Myotis lucifugus*. **Journal of Mammalogy**, v. 63, p. 23-32. 1982.
- LOUZADA, Nathália. Microchiroptera Locomotion. **Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior, Springer Nature, p. 1-10. 2020.**
- MADEJ, Jan *et al.* *Skin structure and hair morphology of different body parts in the common pipistrelle (*Pipistrellus pipistrellus*)*. **Acta Zoologica. v. 94, p. 478-489. 2012.**
- MADSEN, Ole; SCALLY, Mark; DOUADY, Christophe J.; KAO, Diana J.; DEBRY, Ronald W.; ADKINS, Ronald; AMRINE, Heather M.; STANHOPE, Michael

J.; DE JONG, Wilfried W.; SPRINGER, Mark, S. Parallel Adaptive Radiations in Two Major Clades of Placental Mammals. **Nature**, v. 409, n. 6820, p. 610-14. 2001.

MANCINA, Carlos; GARCÍA-RIVERA, Lainet; Miller, Bruce. Wing morphology, echolocation, and resource partitioning in syntopic Cuban mormoopid bats. **Journal of Mammalogy**, v. 93, n. 5, p. 1308-1317. 2012.

MARINELLO, Maira.; BERNARD, Enrico. Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. **Canadian Journal of Zoology**, v. 92, n. 2, p. 141-147. 2014.

MONTEIRO, Leandro; NOGUEIRA, Marcelo. Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. Research article. **BMC Evolutionary Biology**, v. 11, n. 1, p. 137. 2011.

MOYERS, Arévalo R. L.; AMADOR, L. I.; ALMEIDA, F. C.; GIANNINI, N. P. Evolution of body mass in bats: insights from a large supermatrix phylogeny. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 27, p.123-138. 2020.

MÜNKEMÜLLER, Tamara; LAVERGNE, Sebastien; BZEZNIK, Bruno; DRAY, Ste'phane; JOMBART, Thibaut; SCHIFFERS, Katja; THUILLER, Wilfried. How to measure and test phylogenetic signal. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 743-756. 2012.

NEFF, Nancy; MARCUS, L. A survey of multivariate methods for systematics. **American Museum of Natural History**. 1980. P. 213-235.

NEUWEILER, Gerhard. **The biology of bats**. Ed. 1. Nova Iorque, EUA: Oxford University Press, 2000. P. 1-310.

NORBERG, Ulla *et al.* **Introduction. In: Vertebrate Flight. Vol. 23. Berlin; New York:** Springer Berlin Heidelberg. 1990. P. 291.

NORBERG, Ulla. Ecological determinants of bat wing shape and echolocation call structure with implications for some fossil bats. In: V. Hanák, I. Horáček, and J. Gaisler (eds.), **European Bat Research 1987**. Ed. 1. Charles University Press, Prague. 1989. P. 213-233.

NORBERG, Ulla. Evolution of vertebrate flight: an aerodynamic model for the transition from gliding to active flight. **The American Naturalist**, v. 126, n.3, p. 303-327. 1985.

NORBERG, Ulla. FENTON, Brock. Carnivorous bats? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 33, n. 4, p. 383-394. 1988.

NORBERG, Ulla. Structure, form, and function of flight in engineering and the living world. **Journal of Morphology**, v. 252, n. 1, p 52-81. 2002.

NORBERG, Ulla. **Wing design, flight performance, and habitat use in bats. Ed. 1.** Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology, Chicago, USA: University of Chicago Press. 1994. P. 205–239.

NORBERG, Ulla. **Wing form and flight mode in bats. In Recent Advances in the Study of Bats. Cambridge University Press, p. 43-56. 1986.**

NORBERG, Ulla; KUNZ, T.; STEFFENSEN, J.; WINTER, Y.; VON HELVERSEN, O.  
The cost of hovering and forward flight in a nectar-feeding bat,



- Glossophaga soricina*, estimated from aerodynamic theory. **The Journal of Experimental Biology**, v. 182, p. 207-27. 1993.
- NORBERG, Ulla; NORBERG, Åke. Scaling of wingbeat frequency with body mass in bats and limits to maximum bat size. **Journal of experimental biology**, v. 215, n. 5, p. 711-22. 2012.
- NORBERG, Ulla; RAYNER, J.; Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. **Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological sciences**, v. 316, n. 1179, p. 335-427. 1987.
- PANYUTINA, A.; KUZNETSOV, A.; KORZUN, L. Kinematics of Chiropteran Shoulder Girdle in Flight. **The Anatomical Record**, v. 296, n. 3, p. 382-394. 2013.
- PEARSON, Karl. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. **Philosophical Magazine**, v. 2, n. 11, p. 559-572. 1901.
- PERACCHI, A.; LIMA, I.; REIS, N.; NOGUEIRA, M.; FILHO, H. **Mamíferos do Brasil**. Ed. 1. **Governo do Paraná/SEMA/ SBZ, Curitiba: Edição: N. R. Reis, A. L. Peracchi, W. A. Pedro e I. P. Lima. 2006. P. 155–234.**
- R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2021. URL [Http://Www. R-Project. Org](http://www.R-project.org) ISBN 3-900051-07-0, URL: <http://www.R-project.org/>.
- RATCLIFFE, John. Neuroecology and diet selection in phyllostomid bats. **Behavioural Processes**, v. 80, n. 3, p. 247-51. 2009
- REID, F. **A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico.**

Oxford: Oxford University Press, v. 92, n. 3, p. 690-691. 1997.

REIS, Nelio; PERACCHI, Adriano; BATISTA, Carolina; LIMA, Isaac; PEREIRA, Allan.

**História natural dos morcegos brasileiros: chave de identificação de espécies.** Ed. 1. Rio de Janeiro: Technical Books, 2017. P. 1-416.

REIS, Nelio; PERACCHI, Adriano; PEDRO, Wagner; LIMA, Isaac. **Morcegos do**

**Brasil. Londrina: Edição: REIS, Nelio; PERACCHI, Adriano; PEDRO, Wagner; LIMA, Isaac. 2007. P. 17-223.**

REVELL, Liam J. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution, v. 3, p. 217-223. 2012.**

REVELL, Liam J.; HARMON, Luke J. Testing quantitative genetic hypotheses about the evolutionary rate matrix for continuous characters. **Evolutionary Ecology Research**, v. 10, p. 311-331. 2008.

RIETBERGENID, Tim; OSTENDE, Lars; AASE, Arvid; JONESID, Matthew; MEDEIROS, Edward; SIMMONS, Nancy. The oldest known bat skeletons and their implications for Eocene chiropteran diversification. France, **PLoS ONE**, v. 18, n. 4, p. 1-20. 2023.

RINGNÉR, Markus. What is principal component analysis? **Nature Biotechnology**, v. 26, n. 3, p. 303-304. 2008.

RISKIN, Daniel; IRIARTE-DÍAZ, José; MIDDLETON, Kevin; BREUER, Kenneth.; SWARTZ, Sharon. The effect of body size on the wing movements of pteropodidae bats, with insights into thrust and lift production. **The Journal of Experimental Biology**, v. 213, n. 23, p. 4110-4122. 2010.

ROSSONI, Daniella; ASSIS, Ana Paula; GIANNINI, Norberto; MARROIG, Gabriel. 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. 1-11. 2017.

SCHNEIDER, Caroline; RASBAND, Wayne; ELICEIRI, Kevin. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature Methods**, v. 9, n. 7, p. 671-675. 2012.

SEARS, Karen; BEHRINGER, Richard; RASWEILER IV, JOHN; NISWANDER, Lee. Development of bat flight: Morphologic and molecular evolution of bat wing digits. **PNAS**, v. 103, n. 17, p. 6581-6586. 2006.

SHINGLETON, Alexander. Allometry: The Study of Biological Scaling. **Nature**

**Education Knowledge, v. 3, n. 10, p. 2. 2010. Disponível em:**

<https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/allometry-the-study-of-biological-scaling-13228439/>. Acesso em: 13/07/2023

SIMMONS, Nancy; CIRRANELLO, Andrea. **Bat Species of the World: A taxonomic and geographic database. 2023. Disponível em:**

<https://batnames.org/review.html>. Acesso em: 13/11/2022.

SMITH, Felisa; LYONS, Kathleen. How big should a mammal be? a macroecological look at mammalian body size over space and time. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 366, n. 1576, p. 2364-2378. 2011.

- SOKOLOV, Vladimir. **Mammal Skin. Ed. 1. Los Angeles, California, University of California Press. 1982. P. 119-125; 589.**
- SPRINGER, Mark. Phylogenetics: Bats United, Microbats Divided. **Current Biology**, v. 26, n. 22, p. 999-1001. 2013.
- STUDIER, Eugene. Some physical properties of the wings membranes of bats. **Journal of Mammalogy**, v. 53, n. 3, p. 623-625.1972.
- SWARTZ, Sharon; GROVES, M.; KIM, H.; WALSH, William. **Mechanical properties of bat wing membrane skin. Journal of Zoology**, v. 239, n. 2, p. 357-378. 1996.
- SWARTZ, Sharon; MIDDLETON, Kevin. Biomechanics of the bat limb skeleton: scaling, material properties and mechanics. **Cells Tissues Organs**, v. 187, n. 1, p. 59-84. 2007
- TEELING, Emma; SPRINGER, Mark; MADSEN, Olle; BATES, Paul; O'BRIEN, Stephen; MURPHY, William. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. **Science**, v. 307, n. 5709, p. 580-4. 2005.
- TOLEDO, Karen; PERACCHI, Adriano; NOGUEIRA, Marcelo. Morphological variation of the brachial plexus in four phyllostomid bat species (Chiroptera, Phyllostomidae). **The Anatomical Record**, p. 1-22. 2022.
- UPHAM, Nathan; ESSELSTYN, Jacob; JETZ, Walter. Inferring the mammal tree: Species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. **PLoS. Biology**, v. 17, n. 12, p. 1-44. 2019.
- VIZCAÍNO, Sergio; BARGO, Susana; CASSINI, Guillermo; TOLEDO, Néstor. **Forma**

**y función en paleobiología de vertebrados**. Ed. 1. La Plata, Argentina:

Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP). 2016. P. 58-80.

WARTON, David; WRIGHT, Ian; FALSTER, Daniel; WESTOBY, Mark. Bivariate line-fitting methods for allometry. **Biological Reviews**, v. 81, n. 2, p. 259-291. 2006.

WIMSATT, William. Transient behavior nocturnal activity patterns and feeding efficiency of vampire bats (*Desmodus rotundus*) under natural conditions. **Journal of Mammalogy**, v. 50, n. 1, p. 233-244. 1969.