

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL

Alejandro José Biganzoli Rangel

**BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DOS MORCEGOS DO GÊNERO
RHYNCHONYCTERIS: INTEGRANDO FILOGENÉTICA MOLECULAR
E MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICOS**

Santa Maria, RS
2021

Alejandro José Biganzoli Rangel

**BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DOS MORCEGOS DO GÊNERO *RHYN-
CHONYCTERIS*: INTEGRANDO FILOGENÉTICA MOLECULAR E MODELAGEM
DE NICHO ECOLÓGICO**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Biodiversidade Animal**.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Andressa Paladini

Santa Maria, RS
2021

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001

Biganzoli Rangel, Alejandro José
BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DOS MORCEGOS DO GÊNERO
RHYNCHONYCTERIS: INTEGRANDO FILOGENÉTICA MOLECULAR E
MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICO / Alejandro José Biganzoli
Rangel.- 2021.
77 p.; 30 cm

Orientadora: Andressa Paladini
Coorientadora: Eliécer Gutiérrez
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de
Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2021

1. Datação 2. Diclidurini 3. Emballonuridae 4.
Filogenia 5. Neotrópico I. Paladini, Andressa II.
Gutiérrez, Eliécer III. Título.

Sistema de geração automática de ficha catalográfica da UFSM. Dados fornecidos pelo autor(a). Sob supervisão da Direção da Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central. Bibliotecária responsável Paula Schoenfeldt Patta CRB 10/1728.

Declaro, ALEJANDRO JOSÉ BIGANZOLI RANGEL, para os devidos fins e sob as penas da lei, que a pesquisa constante neste trabalho de conclusão de curso (Dissertação) foi por mim elaborada e que as informações necessárias objeto de consulta em literatura e outras fontes estão devidamente referenciadas. Declaro, ainda, que este trabalho ou parte dele não foi apresentado anteriormente para obtenção de qualquer outro grau acadêmico, estando ciente de que a inveracidade da presente declaração poderá resultar na anulação da titulação pela Universidade, entre outras consequências legais.

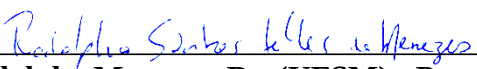
Alejandro José Biganzoli Rangel

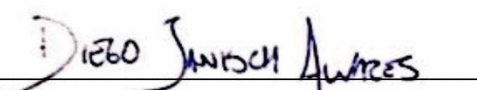
BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DOS MORCEGOS DO GÊNERO *RHYNCHONYCTERIS*: INTEGRANDO FILOGENÉTICA MOLECULAR E MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICO

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Biodiversidade Animal**.

Aprovado em 5 de Outubro de 2021:

Andressa Paladini, Dra. (UFSM)
(Presidente/Orientador)


Rodolpho Menezes, Dr. (UFSM) - Parecer


Diego Janisch Alvares, Dr. (UFRGS) - Parecer

Santa Maria, RS

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Omaira Rangel Pernia e Alejandro Biganzoli Ottonello. Sempre grato a eles pelo apoio que me deram antes e durante o meu trabalho de mestrado. Embora papai não esteja mais neste mundo, tenho certeza de que ele sempre me apoiará. Muito obrigado pelo seu apoio e amor incondicional.

À minha orientadora Andressa Paladini, por me receber como seu aluno durante um período academicamente incerto para meu mestrado. Uma pessoa atenciosa, que sempre ouviu as minhas ideias e pudemos discuti-las, e que esteve sempre disposta a me ajudar. Você é uma pessoa e professora maravilhosa.

Ao meu amigo e colega Omar Daniel Leon Alvarado. Você ajudou muito na coleta de dados do meu mestrado, que, sem dúvida, ajudou a enriquecer este trabalho, e também pelos dias de cerveja e batatas que nos permitiram nos distrair das responsabilidades acadêmicas.

Sou especialmente grato à CAPES pela bolsa concedida. À Idea Wild pelos materiais doados (importante para a coleta de dados para este trabalho). À UFSM pelos serviços oferecidos. Às coleções biológicas do Brasil, Colômbia, Equador e Peru.

Gracias totales!!

RESUMO

BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DOS MORCEGOS DO GÊNERO *RHYNCHONYCTERIS*: INTEGRANDO FILOGENÉTICA MOLECULAR E MODELAGEM DE NICHO ECOLÓGICO

AUTOR: Alejandro José Biganzoli Rangel

ORIENTADORA: Andressa Paladini

COORIENTADOR: Eliécer Gutiérrez

Rhynchonycteris é um gênero monotípico de morcegos emballonurídeos, cuja distribuição geográfica se estende do sul do México às regiões tropicais do continente sul-americano, incluindo Trinidad e Tobago. Até o momento, nenhum estudo avaliou o status taxonômico de populações de *Rhynchonycteris naso*. Muitas vezes, espécies que possuem ampla distribuição geográfica e que não foram objeto de estudos taxonômicos são reveladas politípicas. Resultados filogenéticos aqui apresentados suportam a monofilia do gênero *Rhynchonycteris*, além disso, o gene mitocondrial *COI* mostra uma estrutura filogeográfica das populações de Belize e Panamá em relação às da América do Sul. Análise de PCA, e a morfometria linear, indicam uma aparente diferenciação entre as populações cis-Andina e trans-Andina. Além disso, com base na morfologia do crânio, foram identificados, pelo menos, dois morfotipos. Projeções de modelagem de nicho ecológico no presente, mostraram, que a cordilheira dos Andes atua como uma barreira climática entre essas duas populações. Ademais, a depressão de Yaracuy (Nordeste da Venezuela) seria a única via climaticamente adequada que possibilitaria um contato entre as duas populações. As projeções climáticas no 2070 mostram um aumento nas regiões com condições climáticas adequadas para a espécie. Por outra parte, as projeções no último máximo glacial mostraram uma diminuição drástica das áreas climaticamente adequadas para a espécie. Finalmente, a análise de tempo de divergência sugere que o ancestral em comum das duas populações de *R. naso* divergiu a 0.6 ± 0.4 Ma, coincidindo com o período Calabriano e Chibaniano durante o Pleistoceno. Esse período é caracterizado pela diminuição das temperaturas e o aumento dos ciclos climáticos.

Palavras-chave: Datação. Diclidurini. Emballonuridae. Filogenia. Neotrópico.

ABSTRACT

BIOGEOGRAFIA E CONSERVAÇÃO DOS MORCEGOS DO GÊNERO *RHYNCHONYCTERIS*: INTEGRANDO FILOGENÉTICA MOLECULAR E MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICO

AUTHOR: Alejandro José Biganzoli Rangel

ADVISOR: Andressa Paladini

CO-ADVISOR: Eliécer Gutiérrez

Rhynchonycteris is a monotypic genus of Emballonurid bats, whose geographic distribution extends from southern Mexico to tropical regions of the South American continent, including Trinidad and Tobago. To date, no study has evaluated the taxonomic status of populations of *Rhynchonycteris naso*. Often, species that have a wide geographic distribution and that have not been the object of taxonomic studies are revealed to be polytypic. Phylogenetic results presented here support the monophyly of the genus *Rhynchonycteris*, in addition, the mitochondrial gene *COI* shows a phylogeographic structure of the populations of Belize and Panama in relation to those of South America. The PCA, and the linear morphometry, indicate an apparent differentiation between the cis-Andean and trans-Andean populations. Furthermore, according to the skull morphology at least two morphotypes were identified. Ecological niche modeling projections in the present have shown that the Andean cordillera acts as a climatic barrier between these two populations. Furthermore, the depression of Yaracuy (Northwest Venezuela) would be the only climatically suitable path that would communicate the two populations. The 2070 climate projections show an increase in regions with adequate climatic conditions for the species. On the other hand, projections at the last glacial maximum showed a drastic decrease in climatically suitable areas for the species. Finally, dating suggests that the common ancestor of the two populations diverged at 0.6 ± 0.4 Ma, coinciding with the Calabrian and Chibanian periods during the Pleistocene. These periods are characterized by decreasing temperatures and increasing climatic cycles.

Keywords: Dating. Diclidurini. Emballonuridae. Neotropic. Phylogeny.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

| | |
|---|----|
| Figura 1 – Árvore Bayesiana de uma análise filogenética do gene autossômico <i>Chd1</i> de morcegos embalonurídeos..... | 22 |
| Figura 2 – Árvore Bayesiana de uma análise filogenética do gene <i>Dby</i> do cromossomo sexual Y de morcegos embalonurídeos..... | 23 |
| Figura 3 – Árvore Bayesiana de uma análise filogenética do gene <i>Usp9x</i> do cromossomo sexual X de morcegos embalonurídeos..... | 24 |
| Figura 4 – Árvore Bayesiana de uma análise filogenética do gene mitocondrial <i>Cytb</i> de morcegos embalonurídeos..... | 25 |
| Figura 5 – Árvore Bayesiana de uma análise filogenética do gene mitocondrial <i>COI</i> de morcegos embalonurídeos..... | 26 |
| Figura 6 – Árvore Bayesiana de uma análise filogenética das sequências combinadas de DNA nuclear e mitocondrial para morcegos embalonurídeos..... | 28 |
| Figura 7 – Arvore de junção mediana dos haplótipos do gene <i>COI</i> de <i>Rhynchonycteris naso</i> | 31 |
| Figura 8 – Diferenciação genética entre os pares (Φ_{ST}) das populações de acordo a estruturação do SAMOVA de <i>Rhynchonycteris naso</i> | 32 |
| Figura 9 – Diferenciação genética entre pares (Φ_{ST}) das populações de <i>Rhynchonycteris naso</i> de acordo as eco regiões..... | 33 |
| Figura 10 – Arvore de NJ mostrando a proximidade genética entre as taxa examinadas..... | 34 |
| Figura 11 – Análise de componentes principais de <i>Rhynchonycteris naso</i> comparando os sexos..... | 35 |
| Figura 12 – Análise de componentes principais de <i>Rhynchonycteris naso</i> comparando as populações cis-Andina e trans-Andina..... | 36 |
| Figura 13 – Vista dorsal, ventral e lateral do crânio de <i>R. naso</i> , do sexo não determinado, do Costa Rica..... | 37 |
| Figura 14 – Vista dorsal, ventral e lateral do crânio de <i>R. naso</i> , do sexo masculino, da Colômbia ao norte da cordilheira dos Andes (trans-Andino)..... | 38 |
| Figura 15 – Vista dorsal, ventral e lateral do crânio de <i>R. naso</i> , do sexo masculino, do Equador ao norte da cordilheira dos Andes (trans-Andino)..... | 39 |
| Figura 16 – Vista dorsal, ventral e lateral do crânio de <i>R. naso</i> , do sexo masculino, do Equador ao sul da cordilheira dos Andes (cis-Andino)..... | 40 |
| Figura 17 – Projeção do modelado de nicho ecológico nas condições atuais para o modelo total de <i>R. naso</i> | 43 |
| Figura 18 – Projeção do modelado de nicho ecológico nas condições atuais para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de <i>R. naso</i> | 44 |
| Figura 19 – Projeção do modelado de nicho ecológico no Holoceno meio para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de <i>R. naso</i> | 46 |
| Figura 20 – Projeção do modelado de nicho ecológico no último máximo glacial para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de <i>R. naso</i> | 48 |
| Figura 21 – Projeção do modelado de nicho ecológico no último Interglacial para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de <i>R. naso</i> | 50 |
| Figura 22 – Projeção do modelado de nicho ecológico nas condições climáticas no ano 2070 com os cenários de emissões de carbono RCP 2.6 para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de <i>R. naso</i> | 52 |
| Figura 23 – Projeção do modelado de nicho ecológico nas condições climáticas no ano 2070 com os cenários de emissões de carbono RCP 8.5 para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de <i>R. naso</i> | 53 |
| Figura 24 – Árvore máxima de credibilidade do clado ancestral amostrado, obtido em RevBayes usando data morfológica e genes nucleares e mitocondriais..... | 54 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|--|----|
| Tabela 1 – Análise de SAMOVA realizada com 34 populações de <i>Rhynchonycteris naso</i> (população S1 a S34, ver Anexo A), usando o <i>COI</i> | 29 |
| Tabela 2 – Medidas (mm) de <i>Rhynchonycteris naso</i> . As estatísticas descritivas são: média (mínimo – máximo) desvio padrão [tamanho da amostra]..... | 41 |
| Tabela 3 – Métricas de desempenho para configurações de parâmetros em relação ao multiplicador de regularização (RMs) e classes de recursos (FCs), usadas para criar modelos finais para <i>R. naso</i> . Os FCs são os seguintes: linear = L, quadrático = Q, produto = P, threshold = T e hinge = H..... | 42 |

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

| | |
|----------|--|
| AMNH | AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY |
| IAVH | INSTITUTO ALEXANDER VON HUMBOLDT |
| ICN | INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA |
| MUSM | MUSEO UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS |
| MZUP | MUSEU DE ZOOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO |
| QCAZ | MUSEO PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR |
| UFES | MUSEU DA UNIVERSIDADE FEDERAL DE ESPIRTO SANTO |
| UIS | UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER |
| BR_BCASE | LARGURA DA CAIXA CRANIANA |
| C1-C1 | LARGURA ENTRE OS CANINOS SUPERIORES |
| CBL | COMPRIMENTO CONDILO-BASAL |
| DENT_LEN | COMPRIMENTO DO DENTÁRIO |
| GLS | COMPRIMENTO TOTAL DO CRÂNIO |
| M3-M3 | LARGURA ENTRE OS MOLARES M3 SUPERIORES |
| MASTOID | LARGURA ENTRE OS MASTOIDE |
| TR_INF | COMPRIMENTO DA FILA DOS DENTES DA MANDÍBULA |
| TR_SUP | COMPRIMENTO DA FILA DOS DENTES DA MAXILA |
| UP_CANIN | ALTURA DO CANINO SUPERIOR |
| FA | COMPRIMENTO DO ANTEBRAÇO |
| PC | COMPONENTE PRINCIPAL |

SUMÁRIO

| | | |
|----------|---|----|
| 1 | INTRODUÇÃO | 11 |
| 1.1 | OBJETIVOS..... | 13 |
| 1.1.1 | Objetivo Geral | 13 |
| 1.1.2 | Objetivo Específicos | 13 |
| 2 | MATERIAL E MÉTODOS | 13 |
| 2.1 | ANALISES FILOGENÉTICO..... | 13 |
| 2.1.1 | Dados Genéticos | 13 |
| 2.1.2 | Amostragem taxonômica | 13 |
| 2.1.3 | Análise filogenética | 14 |
| 2.2 | ESTRUTURA FILOGEOGRÁFICA..... | 15 |
| 2.3 | DISTANCIAS GENÉTICA..... | 16 |
| 2.4 | ANÁLISE MORFOMÉTRICA..... | 16 |
| 2.5 | MODELAGEM ECOLÓGICA DE NICHOS..... | 17 |
| 2.5.1 | Ocorrências | 17 |
| 2.5.2 | Dados climáticos | 18 |
| 2.5.3 | Modelagem de Nicho Ecológica | 18 |
| 2.6 | DATAÇÃO FILOGENÉTICA..... | 19 |
| 3 | RESULTADOS | 21 |
| 3.1 | ANALISE FILOGENÉTICO..... | 21 |
| 3.2 | ESTRUTURA FILOGEOGRÁFICA..... | 29 |
| 3.3 | ANALISE MORFOMÉTRICA..... | 34 |
| 3.4 | MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICA..... | 42 |
| 3.5 | DATAÇÃO FILOGENÉTICA..... | 54 |
| 4 | DISCUSSÃO | 55 |
| 5 | CONCLUSÃO | 59 |
| 6 | REFERENCIAS | 60 |
| 7 | ANEXOS | 69 |

1 INTRODUÇÃO

Os morcegos da família Emballonuridae são atualmente reconhecidos por oito gêneros e 22 espécies no Novo Mundo, e cinco gêneros e 30 espécies no Velho Mundo (SIMMONS, 2005; LIM et al., 2010; VAUGHAN et al., 2013). Esses morcegos estritamente insetívoros são encontrados em áreas tropicais e subtropicais. Sua ampla distribuição geográfica nos Neotrópicos vai do sul do México, América central e América do Sul central, e no velho mundo em grande parte da África, Madagascar, Sul da Ásia, parte da Austrália e as ilhas do Pacífico da Samoa oriental (VAUGHAN et al., 2013).

Vários estudos investigaram as relações filogenéticas dos gêneros dentro da família Emballonuridae. Esses estudos incluem morfologia do crânio (BARGHOORN, 1977), eletroforese de proteínas (ROBBINS e SARICH, 1988), morfologia do osso hióide (GRIFFITHS e SMITH, 1991), morfologia e comportamento (DUNLOP, 1998) e análise molecular com genes nucleares e mitocondriais (LIM et al., 2008). Lim, 2007 propõe uma filogenia datada para os Emballonurídeos do novo mundo com base em três genes nucleares, Proteína 1 de ligação a DNA de helicase de cromodomínio (*Chd1*), DEAD box RNA helicase Y (*Dby*), e Ubiquitina específica Peptidase 9 ligada ao X (*Usp9x*), utilizando como pontos de calibração a divergência entre os gêneros *Cyttarops* e *Diclidurus* e a separação das linhagens do velho e novo mundo. Os resultados obtidos por Lim, 2007 consideram a origem dos Emballonurídeos do novo mundo (tribo Diclidurini) em 27.1 milhões de anos (Ma), a subtribo Diclidurina em 19.4 Ma., e a subtribo Saccopterygina em 19.4 Ma. É importante ressaltar que Lim, 2007 utilizou como pontos de calibração eventos de separação entre linhagens, mesmo que vários exemplares fósseis estivessem descritos e disponíveis para a família (EITING e GUNNELL, 2009). Considerando dos genes amostrados por Lim et al. (2008) para as análises de filogenia, não foi utilizado o gene citocromo oxidase I (*COI*), que tem sido utilizado em diversos estudos para a conservação e compreensão da diversidade de mamíferos (FRANCIS et al., 2010; CLARE et al., 2011; LIM, 2012; KRUSKOP, 2012).

Dentro dos gêneros compreendidos nos Emballonurídeos do novo mundo, *Rhynchonycteris* W. Peters, 1867 tem distribuição neotropical sendo monotípico (PLUMPTON e JONES, 1992). Esses morcegos habitam geralmente manguezais e florestas de terras baixas, perto de córregos, rios e lagos (EMMONS e FEER, 1997). Eles têm uma distribuição que se estende do sul do México, através da América Central, leste do Peru, norte da Bolívia e centro do Brasil, incluindo Trinidad e Tobago (GOODWIN, 1942, 1946; PLUMPTON e JONES, 1992; SIMMONS, 2005; HOOD e GARDNER, 2008; LIM e MILLER, 2016).

Uma característica marcante na ampla distribuição geográfica das populações de *R. naso* é a divisão destas pela cordilheira dos Andes em dois grandes grupos. O grupo que está ao norte das encostas andinas é trans-Andino, e o grupo distribuído na parte sul das encostas andinas é cis-Andino (WEKSLER, 2006). Além disso, a faixa de elevação da distribuição é de 0 a 900 metros acima do nível do mar (PLUMPTON e JONES, 1992; HOOD e GARDNER, 2008).

Em nenhum dos estudos realizados até então é feita referência a possíveis diferenças entre as populações de *Rhynchonycteris naso* (Wied-Neuwied, 1820), levando em consideração sua filogeografia e biogeografia. Atualmente a descoberta de novas espécies raramente está relacionada com a variação morfológica, porém, novas espécies geralmente são descobertas integrando múltiplas abordagens (comportamento, ecologia, marcadores moleculares) (CLARE et al., 2013). As diferenças morfológicas, as vezes, podem ser sutis e passar despercebidas. E por isso que, por exemplo, em outros gêneros de morcegos ferramentas genéticas ajudaram a encontrar divergências genéticas entre as espécies e a esclarecer as relações entre elas (BARRAT et al., 1997; MAYER e VON HELVERSEN, 2001; MOLINARI et al., 2017).

Uma ameaça generalizada à biodiversidade deve-se ao fato de que muitas espécies ameaçadas não são reconhecidas simplesmente porque nenhum esforço taxonômico foi feito em gêneros que supostamente são monotípicos (GUTIÉRREZ e HELGEN, 2013; THOMSON et al., 2018). Os gêneros amplamente distribuídos, presumivelmente monotípicos, e que não receberam atenção taxonômica são frequentemente considerados politípicos quando revisões taxonômicas são realizadas, e algumas das espécies anteriormente negligenciadas já estão em algum nível de risco de extinção (FENNESSY et al., 2016). Esse poderia ser o caso de *Rhynchonycteris naso*, que tem uma distribuição ampla e não tem recebido atenção do ponto de vista taxonômico.

Devido à falta de estudos sobre as populações de *Rhynchonycteris naso*, e à falta de amostragem de mais de um espécime nas filogenias para fins de teste de monofilia, é necessário avaliar o status taxonômico desta espécie. Neste trabalho, testei a suposta monofilia de *Rhynchonycteris naso*. Também, avaliei a estrutura filogeográfica da espécie. Avaliei a variação morfométrica geográfica e não geográfica. Inferi a idade das linhagens na tribo Diclidurini (e subtribos). Além disso, avaliei se projeções de modelos de adequabilidade climática para *R. naso* em vários cenários climáticos do passado são congruentes com os eventos de divergência populacional nesse morcego. Por último, estimei o potencial impacto da mudança climática na distribuição de *R. naso*.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo Geral

Testar a monofilia de *R. naso* e seu posicionamento filogenético dentro da família Emballonuridae.

1.1.2 Objetivos Específicos

Avaliar a estrutura filogeográfica da espécie.

Avaliar a variação morfométrica geográfica e não geográfica.

Avaliar se projeções de modelos de adequabilidade climática para *R. naso* em vários cenários climáticos do passado são congruentes com eventos de divergências populacionais.

Estimar o potencial impacto da mudança climática na distribuição de *R. naso*.

Propor uma filogenia datada com base em caracteres morfológicos, comportamentais, e moleculares, utilizando como ponto de calibração registro de fósseis.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ANÁLISE FILOGENÉTICA

2.1.1 Dados Genéticos

Para as análises filogenéticas usei sequências de genes mitocondriais e nucleares (autosômica e sexual) obtidas no GenBank. Os dados das sequências de DNA para todas as espécies foram os genes citocromo oxidase I (*COI*), citocromo b (*Cytb*), cromodomínio-helicase-proteína de ligação a DNA 1 (*Chd1*), dead box RNA helicase Y (*Dby*), peptidase específica de ubiquitina 9 ligada ao X (*Usp9x*) (ver LIM et al. 2008).

2.1.2 Amostragem taxonômica

Para testar a monofilia de *R. naso*, selecionei sequências de DNA disponíveis no GenBank de todas as espécies neotropicais reconhecidas da família Emballonuridae (SIMMONS, 2005; LIM et al., 2010). Para todas essas espécies, tentei cobrir a maior parte da distribuição

geográfica conhecida. A única espécie excluída das análises, devido à ausência de qualquer sequência, é *Saccopteryx antioquensis*, endêmica do norte dos Andes da Colômbia. (MUÑOZ e CUARTAS, 2001). Para este conjunto de análise filogenética incluí amostras de embalonurídeos do Velho Mundo como grupo externo (*Emballonura beccarii*, *Emballonura monticola*, *Emballonura raffrayana*, *Emballonura nigrecens*, *Taphozous melanopogon*, e *Taphozous longimanus*), quais são, o grupo mais estreitamente relacionado aos embalonuridos do Novo Mundo (TEELING et al., 2005; LIM et al., 2008). Embora neste trabalho as tribos do Velho Mundo sejam representadas por apenas um gênero, trabalhos anteriores suportam o monofilismo de Taphozoini (*Saccolaimus* e *Taphozous*) e Emballonurini (*Coleura*, *Emballonura*, e *Mosia*) (ROBBINS e SARICH, 1988; GRIFFITHS e SMITH, 1991). O grupo interno foi composto das seguintes espécies: *Balantiopteryx infusca*, *Balantiopteryx io*, *Balantiopteryx plicata*, *Centronycteris centralis*, *Centronycteris maximiliani*, *Cormura brevirostris*, *Cyttarops alecto*, *Diclidurus albus*, *Diclidurus ingens*, *Diclidurus isabellus*, *Diclidurus scutatus*, *Peropteryx kappleri*, *Peropteryx leucoptera*, *Peropteryx macrotis*, *Peropteryx pallidoptera*, *Peropteryx trinitatis*, *Rhynchonycteris naso*, *Saccopteryx bilineata*, *Saccopteryx canescens*, *Saccopteryx gymnura*, *Saccopteryx leptura*.

2.1.3 Análise filogenética

Para este trabalho alinhei as sequências usando o algoritmo (distância K-mer) do MUSCLE (EDGAR, 2004) implementado no MEGA X (KUMAR et al., 2018) e usando as opções padrão. As análises de máxima parcimônia (traduzido do inglês Maximum Parsimony, MP) foram feitas no TNT 1.5 (GOLOBOFF e CATALANO, 2016) usando a opção de pesos igual e busca heurística, e bissecção de reconexão de árvores (traduzido do inglês Tree Bisection-Reconnection, TBR), com 10.000 réplicas e 10 árvores salvas por réplica, e gaps tratadas como dados faltantes. Foi calculado uma árvore de consenso estrito para as árvores igualmente parcimoniosas. O suporte dos ramos foi calculado usando bootstrapping não paramétrico com 1000 réplicas (FELSENSTEIN, 1985).

Análises de máxima verossimilhança (traduzido do inglês Maximum Likelihood, ML), e inferência Bayesiana (traduzido do inglês Bayesian Inference, BI) foram implementados em GARLI v2.0 (ZWICKL, 2006) e MrBayes, v3.2. (RONQUIST et al., 2012), respectivamente. O melhor modelo de evolução nucleotídica foi selecionado utilizando o programa Partition-Finder v2 (LANFEAR et al., 2012), usando o Critério de Informação de Akaike (AIC) (AKAIKE, 1973; veja POSADA e BUCKLEY, 2004, para a justificação). Além das análises

realizadas para cada locus, usando o PartitionFinder e o critério AIC, determinei o melhor esquema de partição e modelos de substituição para uma matriz usando todos os genes concatenados. A análise Bayesiana consistiu de uma cadeia fria e três cadeias quentes, usando uma abordagem de amostragem pelo algoritmo Markov Chain Monte Carlo (MCMC), a busca foi de 50.000.000 gerações, com uma amostragem a cada 5000 gerações. O número de amostras iniciais (burn-in) a serem descartadas foi de 0.25. O suporte dos ramos para ML foi feito usando bootstrapping não paramétrico com 1000 réplicas.

2.2 ESTRUTURA FILOGEOGRÁFICA

Para avaliar a estrutura filogeográfica de *R. naso*, usei todas as sequências da espécie disponíveis no GenBank para o gene *COI*, amostradas em 34 localidades diferentes. Os haplótipos e suas frequências foram determinados usando o programa DnaSP v6.0 (ROZAS et al., 2017). Os dados também foram analisados com auxílio do programa SAMOVA v1.0 (DUPANLOUP et al., 2012). SAMOVA define um grupo de populações que são geograficamente homogêneas e suas diferenças são maiores (F_{ct}). Valores de K de 2 a 10 foram avaliados com 100 condições iniciais. O valor de K que produziu o maior F_{ct} foi determinado, e os indivíduos foram atribuídos a grupos seguindo essa classificação. A estrutura geral da população foi inferida com uma análise de variância molecular (AMOVA) de haplótipos do *COI*. A diferenciação genética entre as populações foi calculada por meio de distâncias genéticas pareadas (Φ_{ST}). Probabilidades correspondentes para Φ_{ST} foram inferidas com 10.000 permutações. Além disso, outra hipótese de estruturação das populações foi avaliada, considerando as eco regiões de acordo a Olson et al. (2001), obtidas de (<https://www.worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world>).

Por outro lado, para avaliar se a distância espacial (distância geográfica euclidiana), está correlacionada com a distância genética, testei o isolamento por distância usando o teste de Mantel. Esses testes foram aplicados no Arlequin v3.5 (EXCOFFIER e LISCHER, 2010). Finalmente, redes de haplótipos de junção mediana (traduzido do inglês median-joining) (BANDEL et al., 1999) para os principais haplogrupos foram geradas usando o programa Network, versão v10 (<http://www.fluxus-engineering.com/>).

2.3 DISTÂNCIA GENÉTICA

Uma matriz de distância genética intra-específica e inter-específica do gene *COI* foi calculada no software MEGA X (KUMAR et al., 2018) utilizando duas abordagens: Kimura 2 parâmetros e *p*-distance. Também, uma árvore de neighbour-joining (NJ) foi feito usando como um grupo externo à espécie irmã de *R. naso*, de acordo com os resultados obtidos a partir da análise de monofilia.

2.4 ANÁLISE MORFOMÉTRICA

Foram analisados espécimes das seguintes instituições, acompanhadas de suas respectivas cidades e países:

(AMNH), Nova Iorque, Estados Unidos; (IAVH), Bogotá, Colômbia; (ICN), Bogotá, Colômbia; (UIS), Bucaramanga, Colômbia; (MUSM), Lima, Peru; (MZUP), São Paulo, Brasil; (UFES), Espírito Santo, Brasil; (QCAZ), Quito, Equador.

Um paquímetro digital com precisão de 0.01 mm foi usado para registrar uma medida externa (antebraço) e 10 craniodentais do 121 espécimes, identificados de acordo com HOOD e GARDNER (2008). As medidas foram utilizadas anteriormente em outros estudos da família Emballonuridae (FREEMAN e LEMEN, 1992; PLUMPTON e JONES, 1992; HOOD e GARDNER, 2008). Sua descrição e abreviações são as seguintes:

(GLS), distância do ponto mais posterior do occipital ao ponto mais anterior da pré-maxila.

(CBL), comprimento do côndilo occipital até o ponto mais anterior da pré-maxila.

(UP_CANIN), comprimento máximo desde o ponto imediatamente dorsal ao cingulo até a ponta do dente.

(BR_BCASE), largura dorsal das articulações posteriores dos arcos zigomáticos.

(MASTOID), largura dorsal através dos processos mastoideos.

(TR_SUP), comprimento da crista alveolar anterior do canino até a borda alveolar posterior do molar (M3).

(M3-M3), largura através das bordas alveolares dos terceiros molares superiores.

(C1-C1), largura através das bordas alveolares dos caninos superiores.

(DENT_LEN), comprimento do processo coronóide mandibular até o ponto mais anterior do dentário.

(TR_INF), comprimento da crista alveolar anterior do canino até a borda alveolar posterior do molar (M3).

(FA) Comprimento do antebraço.

Algumas estruturas não puderam ser medidas devido à deterioração do crânio. Portanto, alguns dados foram inferidos com o pacote “missMDA” (JOSSE e HUSSON, 2016) aplicado no R versão 3.6.1 (R Core Team, 2019).

Todas as medidas foram transformadas em logaritmo base 10. Foram avaliadas diferenças morfométricas entre populações de *R. naso* e entre sexos, por meio de um PCA baseado na matriz variância-covariância. Para mostrar as relações entre os grupos no morfoespaço, foram representados graficamente os valores do componente principal (PC). Além disso, foram avaliadas diferenças estatísticas entre os sexos e entre as populações cis-Andina e trans-Andina com uma análise de variância multivariada por permutações (PERMANOVA). Os procedimentos foram aplicados no R v3.6.1.

Finalmente, os crânios foram fotografados com uma Nikon D3500 com uma lente AF-S 40 mm 1:2.8 G Nikkor Micro. Os crânios foram fotografados nas vistas ventral, dorsal e lateral, para avaliar as possíveis diferenças na morfologia.

2.5 MODELAGEM DE NICHO ECOLÓGICA

2.5.1 Ocorrências

Para avaliar se as projeções de modelos de adequabilidade climática a cenários climáticos passados são congruentes com os eventos de divergência inferidos para *R. naso*, construí os modelos de nicho ecológico usando o algoritmo de entropia máxima implementado no Maxent. v4.0 (PHILLIPS et al., 2006). Um total de 3904 ocorrências de *R. naso* foram obtidos de Global Biodiversity Information Facility—GBIF (<http://www.gbif.org>). As análises foram baseadas exclusivamente em dados de espécimes com voucher depositados em museus de história natural. As ocorrências sem informação específica de localidade foram removidas, como também ocorrências sem informação de incerteza nas informações geográficas ou com incerteza > 5000 metros. Para reduzir o viés de amostragem que pode existir e à autocorrelação espacial dos dados (BORIA et al., 2014), usei o pacote spThin no R (AIELLO-LAMMENS et al., 2015) de modo que espacialmente as amostras tenham uma distância mínima de dez quilômetros entre elas (ver RODHOUSE et al., 2011; BADER et al., 2015). O resultado foram 227

ocorrências filtradas, divididas em 170 ocorrências para calibrar os modelos e 57 ocorrências para testar.

2.5.2 Dados climáticos

Para criar os modelos e efetivamente inferir áreas de adequabilidade climática do organismo alvo, os dados ambientais foram compostos por 15 variáveis bioclimáticas (resolução espacial = 2.5', que corresponde à incerteza inerente aos dados de ocorrência) do WorldClim v1.4 (HIJMANS et al., 2005). Foram excluídas das análises quatro variáveis bioclimáticas (BIO7, BIO8, BIO18, BIO19) devido que essas variáveis incluem artefatos espaciais conhecidos (ESCOBAR et al., 2014). Foram escolhidos cinco conjuntos de variáveis ambientais, baseado em testes de jackknife aplicados em Maxent. As variáveis que menos contribuíram foram removidas sequencialmente. Os conjuntos utilizados para as análises consistiram em 15, 8, 6, e 4 variáveis utilizadas.

2.5.3 Modelagem de Nicho Ecológica

Os modelos foram calibrados na área de distribuição conhecida para a espécie (do sul do México até o centro da América do sul), que é considerada uma hipótese de trabalho de M para as espécies (BARVE et al., 2011). Para adquirir uma representação adequada dos ambientes disponíveis para essas espécies, foram incluídos 20.000 pixels aleatórios na área de estudo delimitada.

Para equilibrar o desempenho e a complexidade do modelo, foram construídos modelos com 10 re-amostragens replicadas (traduzido do inglês replicate resamplings, bootstrap) com uma variedade de combinações diferentes de classes de recursos, traduzido do inglês feature classes (FC), (FC: Linear; Linear e Quadrático; Hinge; Linear, Quadrático e Hinge; Linear, Quadrático, Hinge e Produto), e 18 valores de multiplicador de regularização (0.1–1 com intervalos de 0.1, 1–6 com intervalos de 1, 8, e 10). Os melhores parâmetros foram selecionados considerando significância estatística (roc parcial; PETERSON et al., 2008), poder preditivo (taxas de omissão, $e = 5\%$, ANDERSON et al., 2003), e nível de complexidade (aicc; WARREN et al., 2010), nessa ordem.

Após calibrar e selecionar os modelos, foram projetados a cenários do presente, passado, e futuro. Calibrar e projetar os modelos de nicho nas áreas de estudo envolvem a transferência dos modelos de nicho para um espaço diferente daquele usado para a calibração do modelo;

foi realizada uma análise de Paridade Orientada à Mobilidade, traduzido do inglês Mobility-Oriented Parity (MOP), para quantificar a semelhança entre as regiões de calibração e transferência (OWENS et al., 2013).

As condições do passado foram caracterizadas em períodos do Último Interglacial (ca. 120.000–140.000 anos atrás) obtido do PaleoClim (OTTO-BLIESNER et al., 2006; BROWN et al., 2018), Último Máximo Glacial (aproximadamente 22.000 anos atrás), e o Holoceno Médio (aproximadamente 6.000 anos atrás) obtidos do WorldClim (HIJMAN et al., 2005). Os períodos Último Máximo Glacial, e o Holoceno Médio, foram caracterizados por três diferentes modelos climáticos (GCMs; MPI-ESM-P, CCSM4 e MIROC-ESM).

Para avaliar o possível impacto das tendências atuais das mudanças climáticas sobre a distribuição potencial das populações de *R. naso*, projetei o modelo de nicho ecológico obtido nos cenários disponíveis para 2050, assim como para 2070 (WorldClim; HIJMANS et al., 2005), para avaliar os riscos de extinção da espécie. As condições futuras foram caracterizadas por cinco diferentes modelos climáticos (GCMs; GISS-E2-R, CCSM4, NorESM1-M, MRI-CGCM3, e MIROC-ESM) e dois cenários de emissão de gases de efeito estufa (RCP; 2.6 e 8.5; IPCC 2013).

Para identificar e representar graficamente mudanças na adequabilidade, e mudanças em áreas adequadas nas projeções futuras e passadas, foi utilizada a abordagem de COBOS et al., 2019. Todas as análises foram feitas no R com o pacote kuenm (COBOS et al., 2019), que usa o Maxent como o algoritmo de modelagem.

Além dos modelos gerados considerando a distribuição total da espécie (aqui em diante modelo total), foram gerados modelos para as populações cis-Andina (85 ocorrências para calibrar e 32 ocorrências para testar os modelos), e trans-Andina (85 ocorrências para calibrar e 25 ocorrências para testar os modelos). A metodologia se manteve igual ao que foi descrito acima.

2.6 DATAÇÃO FILOGENÉTICA

Para conhecer a origem e diversificação dos representantes da família Emballonuridae no novo mundo (tribo Diclidurini), foi realizada uma análise de datação com uma matriz de dados moleculares, morfológicos, e comportamentais. Usando como pontos de calibração registros fósseis que estão incluídos como terminais na matriz de dados.

As mesmas sequências que foram utilizadas para o teste de monofilia foram usadas para construir a matriz molecular. Os três genes nucleares (*Chd1*, *Dby*, *Usp9x*) e os dois mitocon-

driais (*Cytb*, *COI*) foram concatenados, mas, exemplares de espécies quiméricas foram criados para alguns taxa terminais devido a que nem todos os genes foram sequenciados para todos os indivíduos. O critério seguido para construir as quimeras consistiu em exemplares próximos geograficamente, e um terminal representando os clados que foram obtidos na filogenia.

A matriz de dados morfológicos e comportamentais foi construída a partir da compilação de dados obtidos em Lim e Dunlop (2008). Para *Balantiopteryx infusca* se obteve a codificação de alguns caracteres do Lim et al. (2004). Para fósseis dos gêneros *Balantiopteryx*, *Diclidurus*, *Peropteryx*, *Taphozous*, *Tachipteron*, e *Vespertiliavus* foram obtidos caracteres morfológicos (BUTLER e HOPWOOD, 1957; DALQUEST e ROTH, 1970; DE BONIS et al., 1973; BARGHOORN, 1977; LEGENDRE, 1980; TOPÁL, 1989; SIGÉ, 1990; MARANDAT et al., 1993; CZAPLEWSKI e CARTELLE, 1998; STORCH et al., 2002; COZZUOL, 2006). Para a codificação de caracteres faltantes foi feito um consenso, se o mesmo estado do carácter estava presente em todas as espécies do gênero este era codificado, mas se havia variação era codificado como “?”. Além disso, a codificação de Lim et al.(2004) e Lim e Dunlop (2008) considerava o polimorfismo presente em uma espécie como um estado adicional de um carácter. Porém, devido a violação de certos pressupostos referentes a construção de caracteres baseada em hipóteses de homologia (REMANE, 1971; RIEDL, 1978) foi decidido que estes caracteres seriam codificados como polimórficos (levando mais de um estado). Finalmente, as idades dos fósseis foram obtidas de Eiting e Gunnell (2009).

Uma análise de evidência total Bayesiana foi realizado em RevBayes (HÖHNA et al., 2016) sob um prior de taxa constante da árvore FBD (traduzido do inglês Fossilized Birth-Death). Os priors para as taxas de especiação, extinção e fossilização foram definidos como Exponenciais (10). As idades dos fósseis foram amostradas junto com os outros parâmetros, como um prior uniforme, como é descrito em Drummond e Stadler (2016). Os movimentos foram definidos de acordo com o tutorial RevBayes FBD (BARIDO-SOTTANI et al., 2020; ver também: https://revbayes.github.io/tutorials/fbd/fbd_specimen.html). Os modelos de substituição para a matriz genética foram calculados novamente, o modelo de evolução dos caracteres morfológicos foi Jukes-Cantor (devido a que os caracteres mudam de estado simetricamente, ver: BARIDO-SOTTANI et al., 2020), e as taxas dos ramos foram calculadas com um modelo de relógio molecular relaxado.

As análises no RevBayes foram executadas por até 10.000.000 gerações. As amostras de cada corrida foram avaliadas no Tracer (RAMBAUT et al., 2018) e foi usado um ponto de

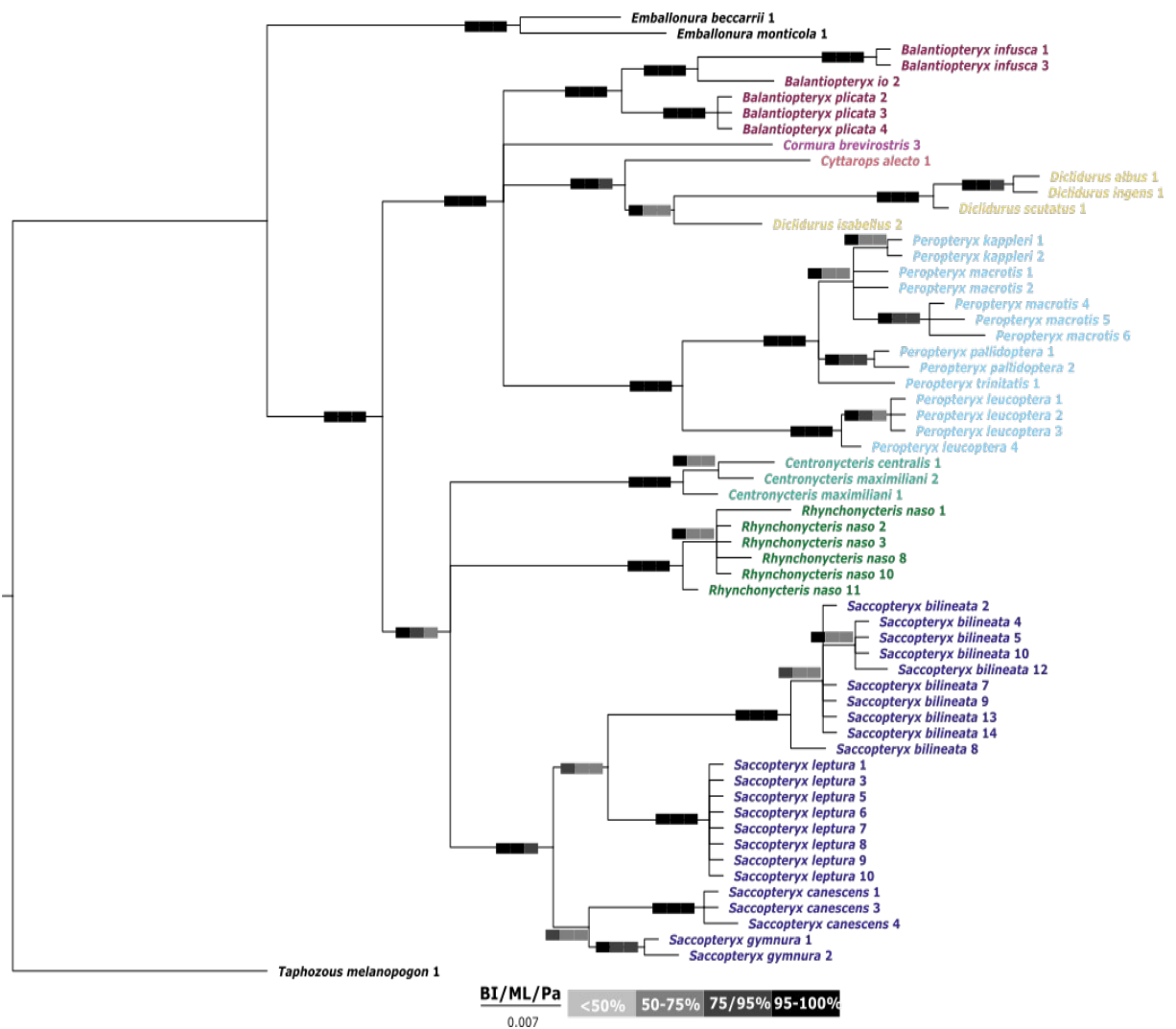
corte de 200 para o tamanho efetivo da amostra (ESS) para determinar se a cadeia de Markov atingiu a estacionariedade e convergiu na distribuição alvo.

3 RESULTADOS

3.1 ANÁLISE FILOGENÉTICA

Nas análises filogenéticas não houve incongruências topológicas entre análises de BI, ML e parcimônia, no entanto, as árvores de consenso estrito tiveram menor resolução e menor suporte do que as topologias encontradas com os métodos probabilísticos. As árvores de máxima parcimônia dos genes mitocondriais são mal resolvidas em nível de gênero, entretanto, em todas as análises, *Rhynchonycteris naso* foi recuperado como monofilético (Figura 1, 2, 3, 4, 5).

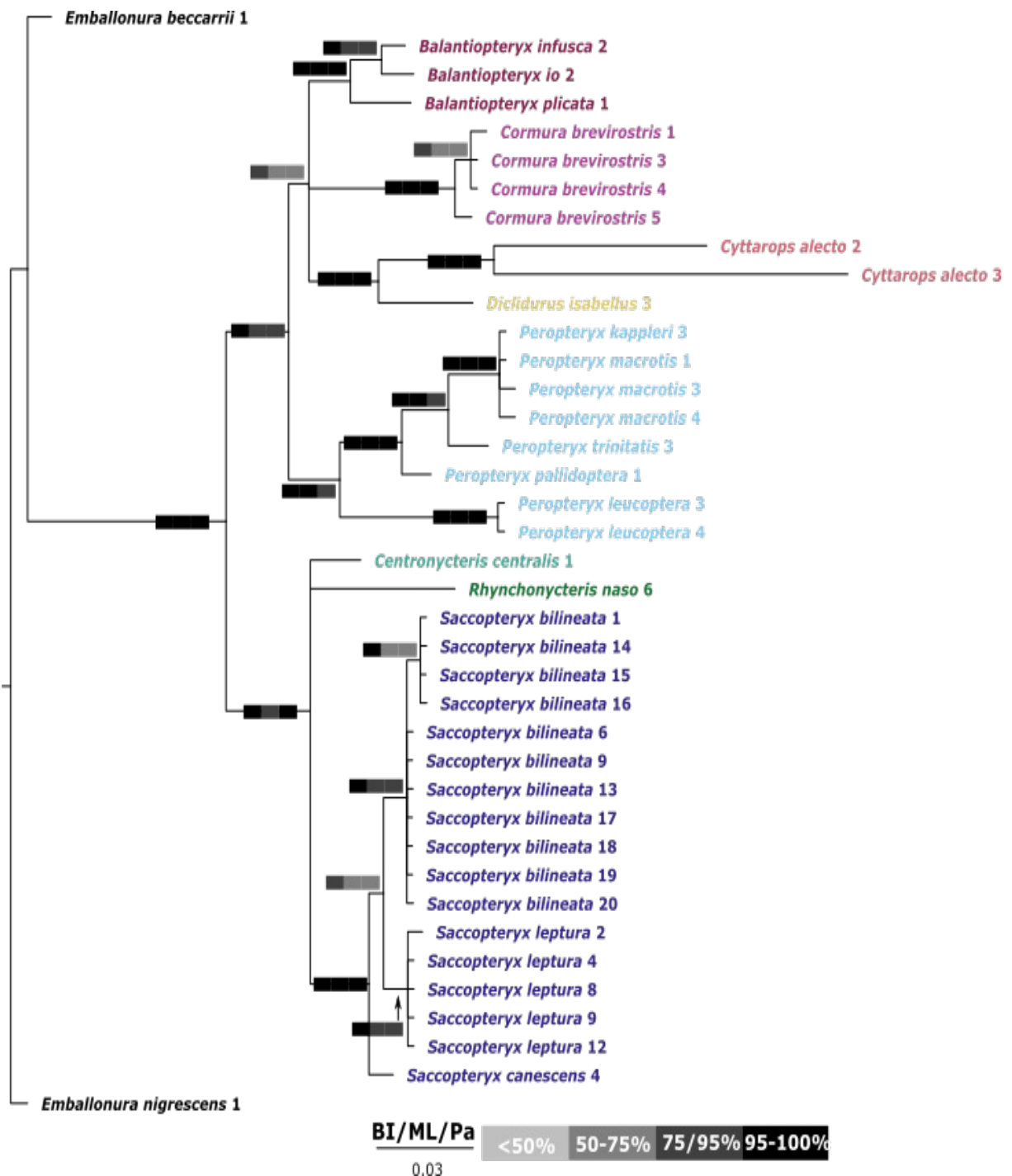
Figura 1 – Árvore Bayesiana gerada utilizando o gene autossômico *Chd1* de morcegos emballurídeos.



Legenda: Os números que seguem os nomes das espécies correspondem aos identificadores únicos. As cores ao longo do ramo são a probabilidade Bayesiana posterior, porcentagem de bootstrap da análise de máxima verossimilhança e porcentagem de bootstrap de análise de parcimônia.

Fonte: Autor

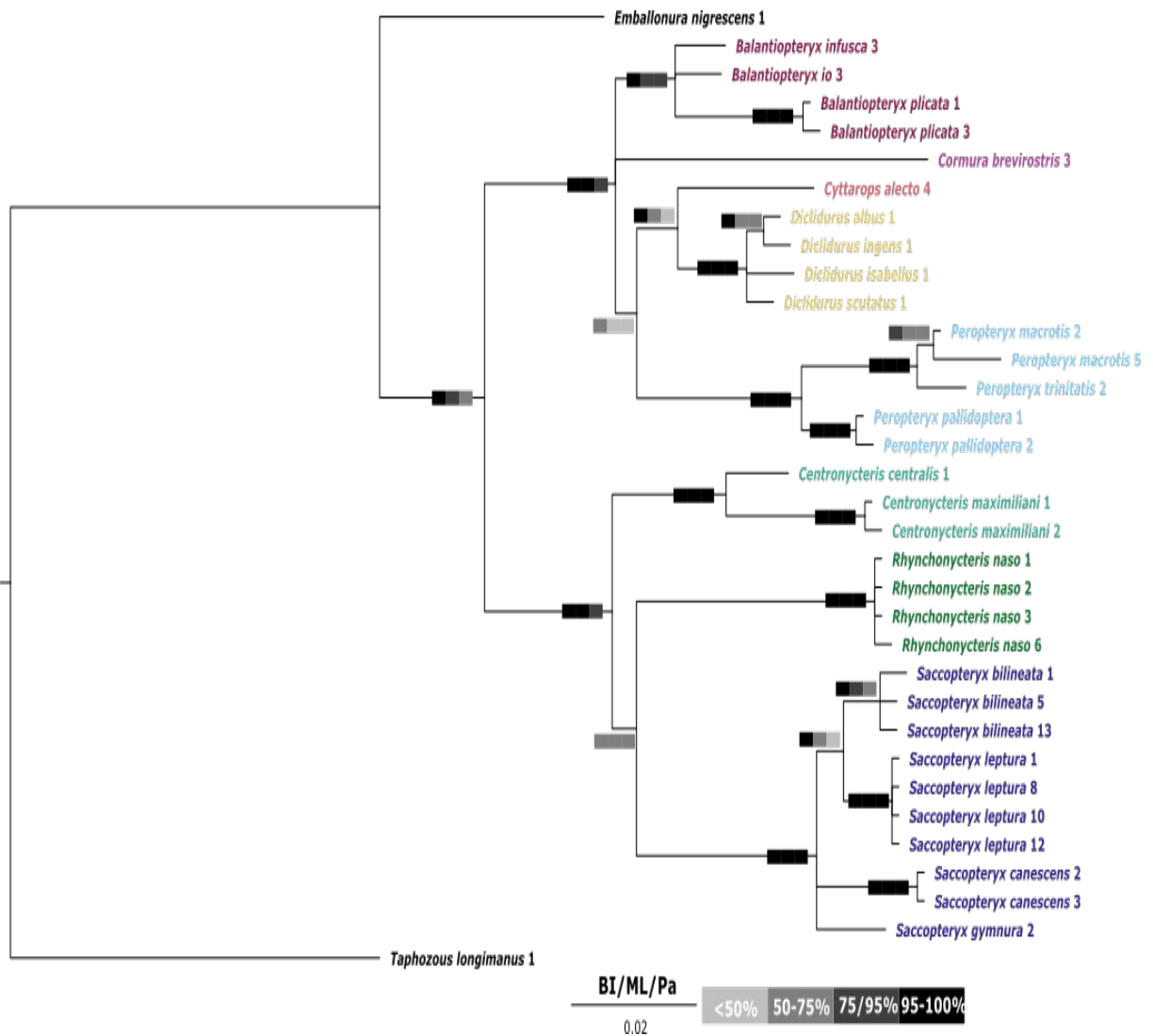
Figura 2 – Árvore Bayesiana gerada utilizando o gene *Dby* do cromossomo sexual Y de morcegos embalonurídeos.



Legenda: Os números que seguem os nomes das espécies correspondem aos identificadores únicos. As cores ao longo do ramo são a probabilidade Bayesiana posterior, porcentagem de bootstrap da análise de máxima verossimilhança e porcentagem de bootstrap de análise de parcimônia.

Fonte: Autor

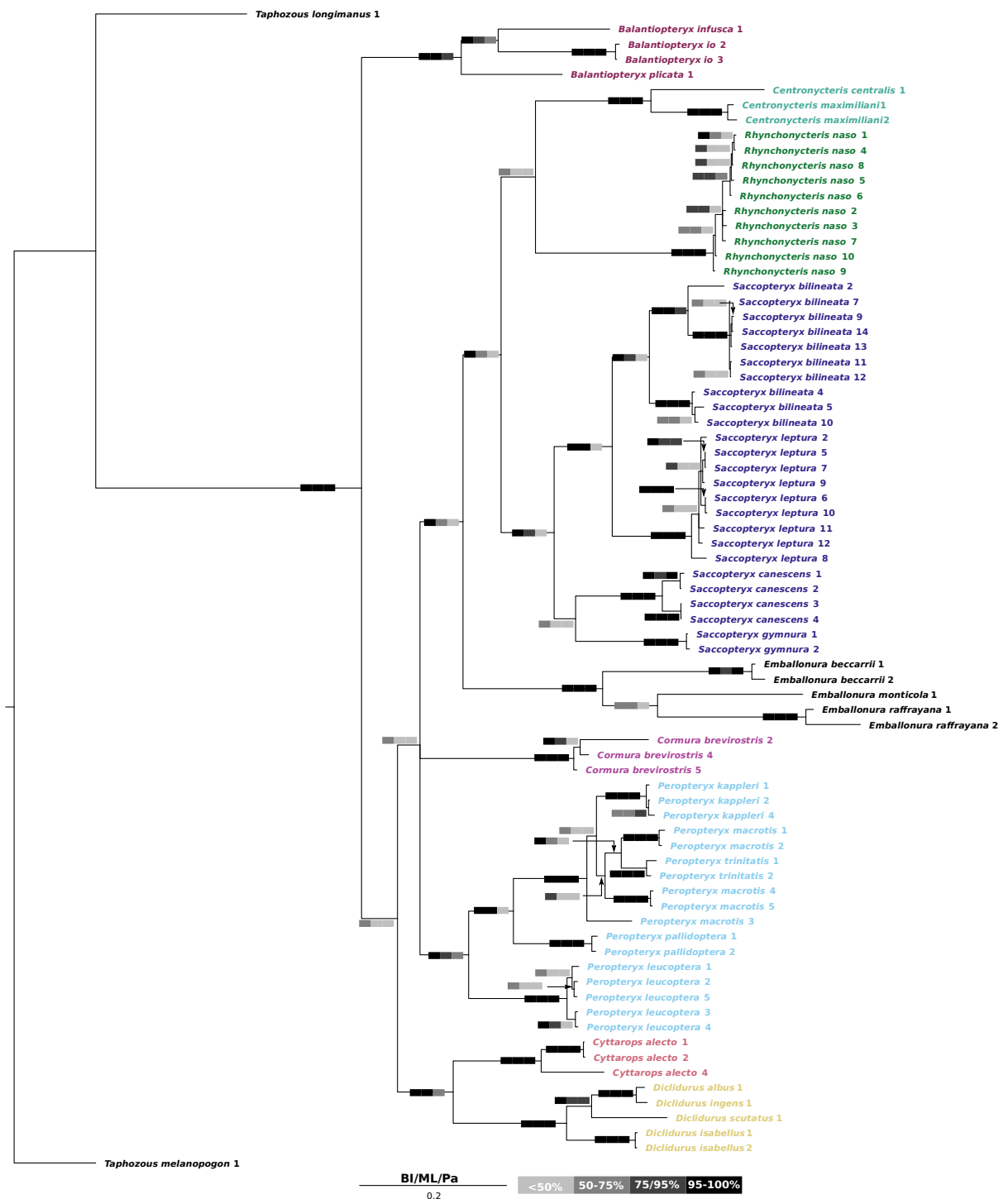
Figura 3 – Árvore Bayesiana gerada utilizando o gene *Usp9x* do cromossomo sexual X de morcegos embalonurídeos.



Legenda: Os números que seguem os nomes das espécies correspondem aos identificadores únicos. As cores ao longo do ramo são a probabilidade Bayesiana posterior, porcentagem de bootstrap da análise de máxima verossimilhança e porcentagem de bootstrap de análise de parcimônia.

Fonte: Autor

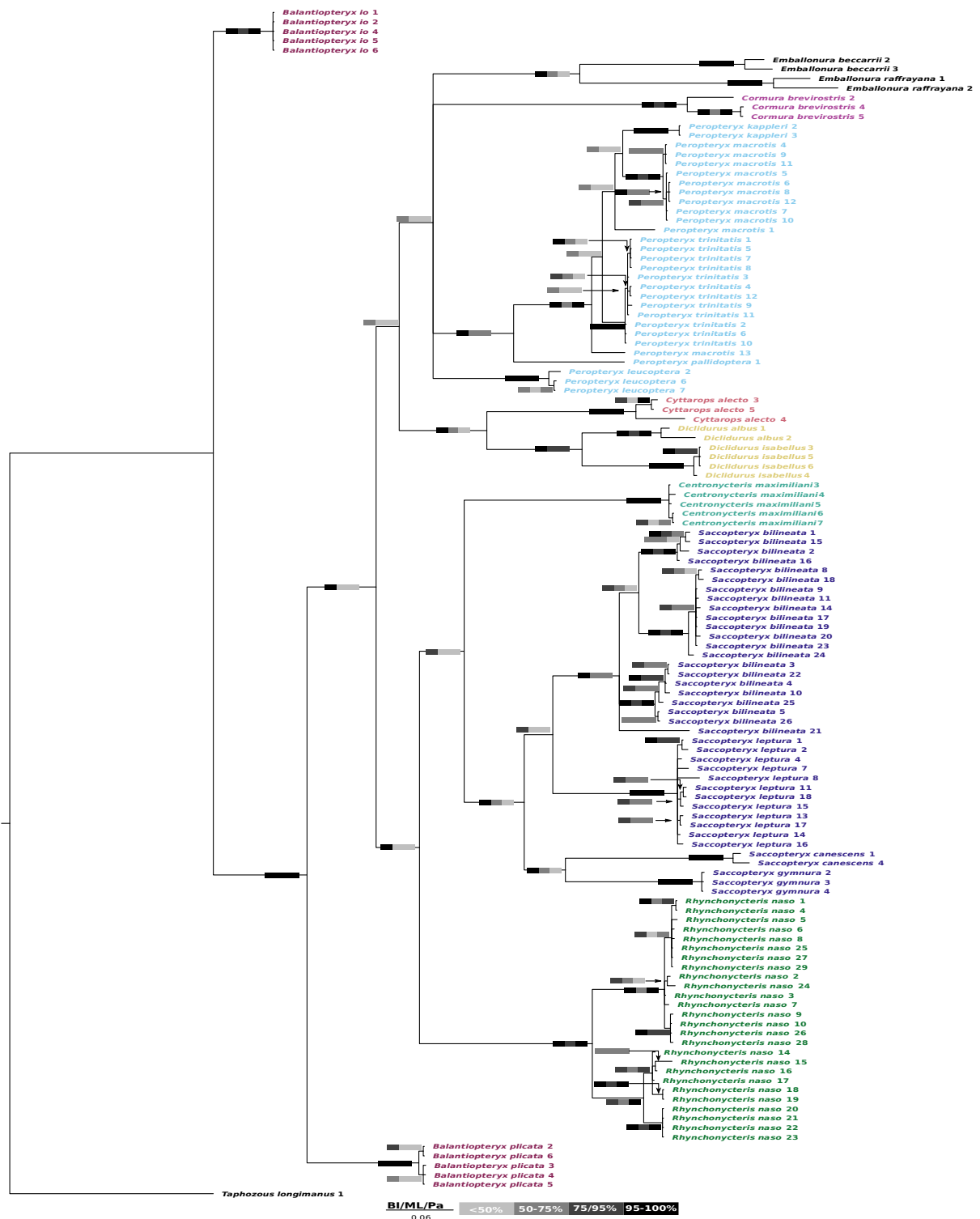
Figura 4 – Árvore Bayesiana gerada utilizando o gene mitocondrial *Cytb* de morcegos emba-lonurídeos.



Legenda: Os números que seguem os nomes das espécies correspondem aos identificadores únicos. As cores ao longo do ramo são a probabilidade Bayesiana posterior, porcentagem de bootstrap da análise de máxima verossimilhança e porcentagem de bootstrap de análise de parcimônia.

Fonte: Autor

Figura 5 – Árvore Bayesiana gerada utilizando do gene mitocondrial *COI* de morcegos emballonurídeos.



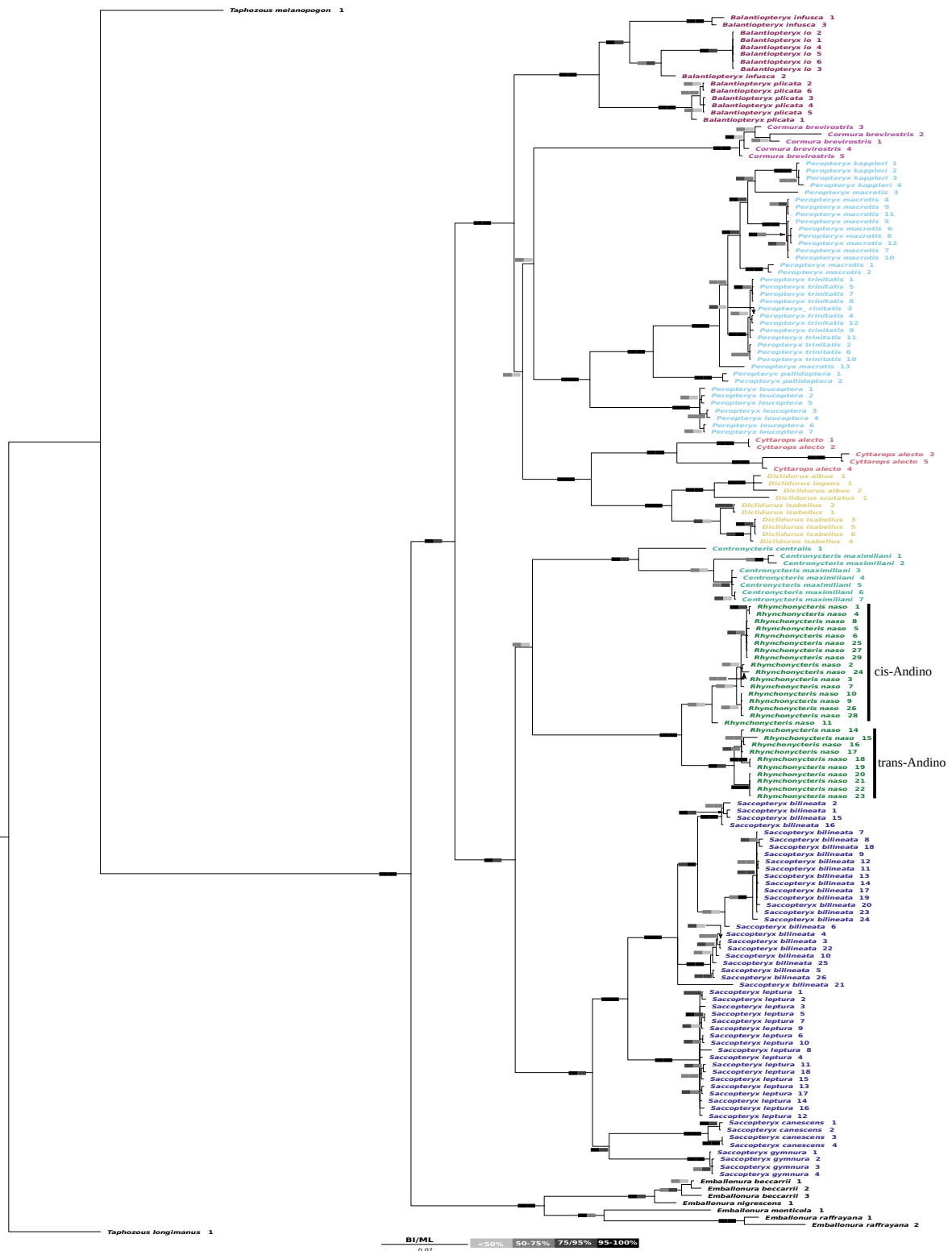
Legenda: Os números que seguem os nomes das espécies correspondem aos identificadores únicos. As cores ao longo do ramo são a probabilidade Bayesiana posterior, porcentagem de bootstrap da análise de máxima verossimilhança e porcentagem de bootstrap da análise de parcimônia.

Fonte: Autor

Na filogenia feita com todos os genes concatenados (Figura 6), existe uma estrutura geográfica das populações de Belize e Panamá em relação àquelas da América do Sul, com alto suporte de ramos (BI > 95% e ML > 95%). A análise de parcimônia com os genes concatenados apresentou baixa resolução e baixo suporte dos ramos, sendo que este não foi representado nas árvores.

Algo importante em destacar é o posicionamento do exemplar “*Rhynchonycteris naso* 11” como grupo irmão dos exemplares de América do Sul (Figura 6), este é o único exemplar da América central (Belize) em ter um gene nuclear (*Chd1*) analisado, mas o suporte deste clado é baixo (BI < 75% e ML < 50%). No entanto, a árvore feita com o gene *Chd1* (Figura 1) recupera esse exemplar como grupo irmão dos *R. naso* da América do Sul com um alto suporte (BI > 95% e ML > 95%).

Figura 6 – Árvore Bayesiana gerada utilizando as sequências de DNA nuclear e mitocondrial concatenados para morcegos embalonurídeos.



Legenda: Os números que seguem os nomes das espécies correspondem aos identificadores únicos. As cores ao longo do ramo são a probabilidade posterior Bayesiana e a porcentagem de bootstrap da análise de máxima verossimilhança.

Fonte: Autor

3.2 ESTRUTURA FILOGEOGRÁFICA

De um total de 106 sequências do *COI*, foram usadas 104 (duas sequências foram excluídas devido ao elevado número de nucleotídeos faltantes), resultando em 48 haplótipos diferentes (Anexo A). Destes, os haplótipos Hap_10, Hap_11, Hap_12, Hap_13, e Hap_14 da América Central não são compartilhados com as populações da América do Sul. Por outra parte, os haplótipos Hap_9 e Hap_16 tiveram uma maior frequência entre as populações da América do Sul (Guiana e Suriname).

As análises de SAMOVA tiveram como resultados 10 grupos estruturados com diferenças significativas entre eles ($P < 0.001$) (Tabela 1). O maior valor de Φ_{CT} foi atingido com $K = 3$ grupos ($\Phi_{CT} = 0.90809$). O primeiro grupo consistiu na população S24 (Belize), um segundo grupo com as populações S4, S12, S28 (Panamá), e um terceiro grupo incluindo todas as demais populações (ver Anexo A para nomenclatura). A análise de SAMOVA corrobora os resultados da filogenia (Figura 6), na qual as populações trans-Andinas e cis-Andina são diferentes, e as populações de Belize e Panamá mostram acentralidade em comum entre si.

Tabela 1 – Análise de SAMOVA realizada com 34 populações de *Rhynchonycteris naso* (população S1 a S34, ver Anexo A), usando o *COI*.

(Continua)

| K | Composição do grupo | Φ_{CT} | Φ_{SC} | Φ_{ST} |
|---|--|-------------|-------------|-------------|
| 2 | (S4,S12,S24,S28); outras populações | 0.90253*** | 0.04701*** | 0.90711*** |
| 3 | (S4,S12,S28); (S24); outras populações | 0.90809*** | 0.00448*** | 0.9085*** |
| 4 | (S4); (S12,S28); (S24); outras populações | 0.90751*** | 0.0035*** | 0.90783*** |
| 5 | (S3); (S4); (S12,S28); (S24); outras populações | 0.89528*** | -0.00341*** | 0.89492*** |
| 6 | (S3); (S22); (S24); (S30); (S4,S12,S28); outras populações | 0.87117*** | -0.00684*** | 0.87089*** |
| 7 | (S2); (S3); (S14); (S18); (S24); (S4,S12,S28); outras populações | 0.86346*** | -0.02364*** | 0.86023*** |

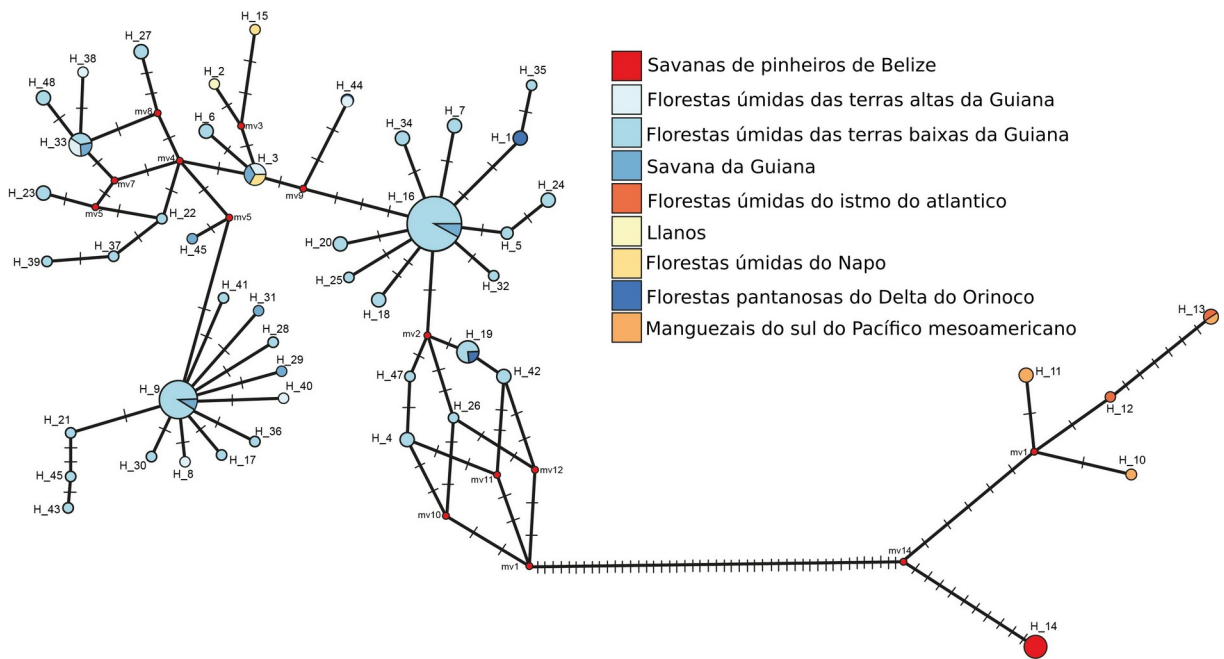
| K | Composição do grupo | Φ_{CT} | Φ_{SC} | (Conclusão) |
|----|---|-------------|-------------|-------------|
| | | | | Φ_{ST} |
| 8 | (S3); (S4); (S18); (S22); (S24); (S33); (S12,S28); outras populações | 0.8529*** | -0.02776*** | 0.84882*** |
| 9 | (S2); (S14); (S16); (S18); (S22); (S24); (S33); (S4,S12,S28); ou- tras populações | 0.83429*** | -0.03371*** | 0.8287*** |
| 10 | (S2); (S3); (S4); (S14); (S18); (S24); (S29); (S30); (S12,S28); outras populações | 0.84056*** | -0.01981*** | 0.8374*** |

Legenda: significância estatística são indicados por estrelas (* P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001).

Fonte: Autor

As relações intraespecíficas inferidas utilizando o gene *COI* são representadas com uma árvore de junção mediana (Figura 7). Esta rede sugere uma segregação dos haplótipos amostrados na América Central (Belize e Panamá) das linhagens amostradas na América do Sul, consistente com os resultados da filogenia (Figura 6). As populações da América do Sul e Central diferem em 47 mutações, e as populações de Belize (S24) e Panamá (S4, S12, S28) em 15 mutações. Além do contraste genético, a identificação dos haplótipos de acordo com as eco regiões revelaram um padrão, no qual a maioria dos haplótipos correspondem com a eco região de florestas úmidas de terras baixas da Guiana.

Figura 7 – Arvore de junção mediana dos haplótipos do gene *COI* de *Rhynchonycteris naso*.

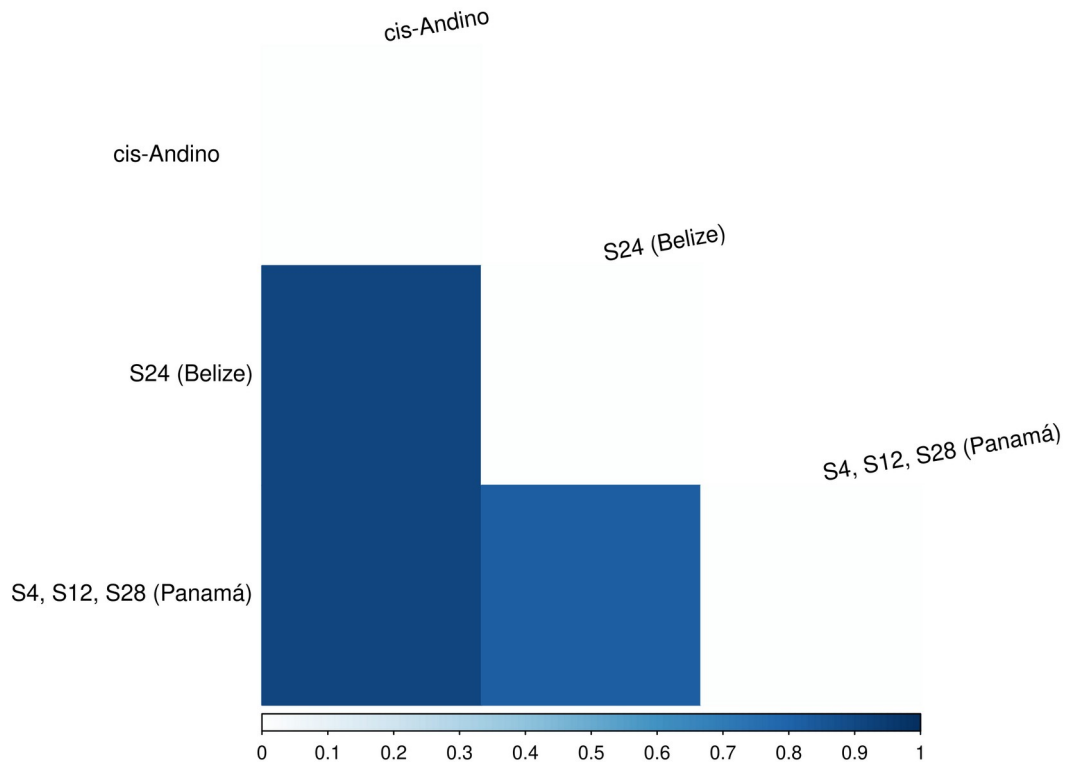


Legenda: As cores representam as nove eco regiões das populações de *R. naso*.

Fonte: Autor

A estrutura genética geral entre as populações de *Rhynchonycteris naso* (agrupadas de acordo ao teste de SAMOVA) foi altamente significativa ($\Phi_{ST} = 0.91$, $P < 0.001$), enquanto os valores de Φ_{ST} entre os pares variaram entre 83% e 92% (Figura 8, Anexo B). As populações da América do sul (cis-Andino) comparadas com as de Belize (S24) foram as mais divergentes (Figura 8, Anexo B). Em geral, para as populações analisadas foi detectado uma elevada correlação entre distância genética e distância geográfica, mas não foi significativo ($r = 0.92$, $P = 0.17$).

Figura 8 – Diferenciação genética entre os pares (Φ_{ST}) das populações de acordo a estruturação do SAMOVA de *Rhynchonycteris naso*.

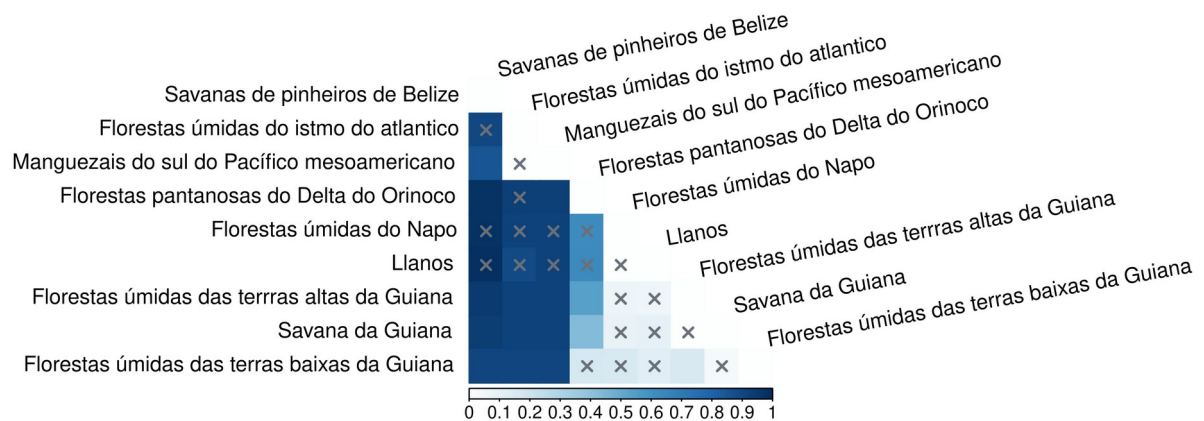


Legenda: Os valores correspondem as diferencias genicas entre pares (Φ_{ST}), 0 sem diferencias e 1 muito diferentes. A cruz indica que não tiveram diferencias significativas ($P < 0.05$).

Fonte: Autor

A estrutura genética geral de acordo as populações agrupadas em eco regiões foi estatisticamente significativa ($\Phi_{ST} = 0.81$, $P < 0.001$). As comparações entre os pares mostram que os haplótipos amostrados em eco regiões de América do sul (com exceção de Llanos e Florestas úmidas de Napo) são diferentes das eco regiões da América central (Belize e Panamá) (Figura 9).

Figura 9 – Diferenciação genética entre pares (Φ_{ST}) das populações de *Rhynchonycteris naso* de acordo as eco regiões.

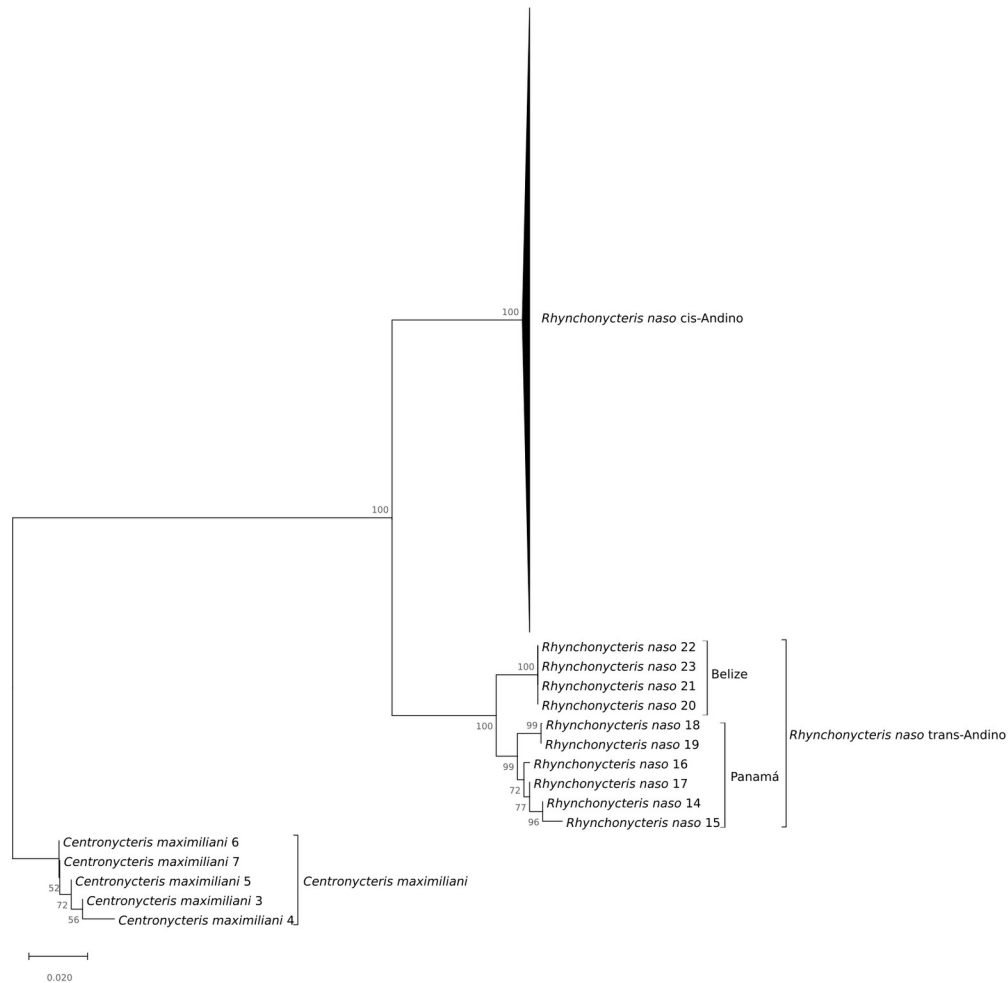


Legenda: Os valores correspondem as diferenças genéticas entre pares (Φ_{ST}), 0 sem diferenças e 1 muito diferentes. A cruz indica que não tiveram diferenças significativas ($P < 0.05$).

Fonte: Autor

As distâncias genéticas do gene *COI* entre as espécies da família Emballonuridae utilizando o modelo Kimura 2 parâmetros variaram entre 30.0% e 7.1%. A distância dentro da espécie *R. naso* foi de 3%, enquanto a divergência entre as linhagens cis-Andina e trans-Andina foi 11.0%. Por outro lado, utilizando *p*-distance as distâncias genéticas variaram entre 24.4% e 6.6%, e as linhagens cis-Andina e trans-Andina de *R. naso* variaram em 10.0% (Anexo C, D, E). O mesmo padrão é observado na árvore de neighbor joining (NJ) (Figura 10), onde as linhagens cis-Andina e trans-Andina tem alto índice de suporte (100%).

Figura 10 – Arvore de NJ mostrando a proximidade genética entre as taxa examinadas.



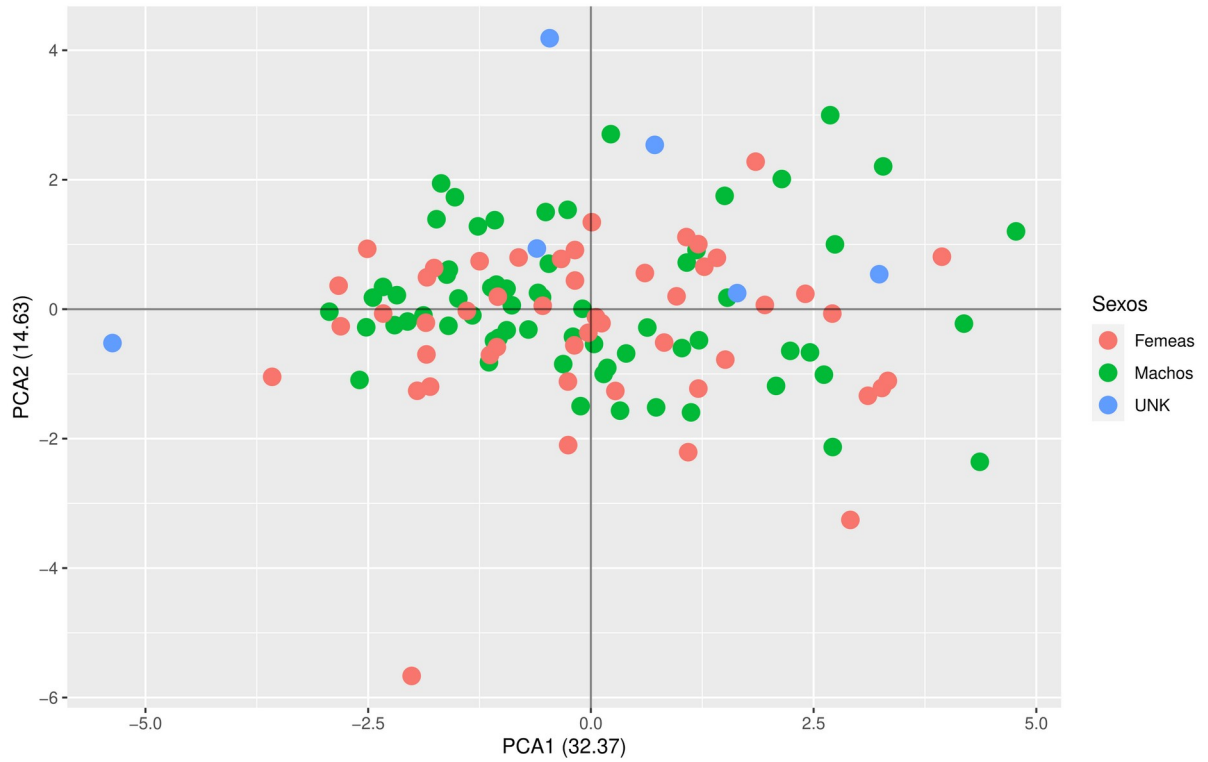
Legenda: Os valores nos ramos representam a porcentagem de suporte de bootstrap.

Fonte: Autor

3.3 ANALISE MORFOMÉTRICA

As análises de componentes principais comparando os sexos não mostraram nenhuma diferença no morfo-espaco (Figura 11). Por outro lado, existem diferenças aparentes da estrutura geográfica cis-Andina e trans-Andina entre as populações de *R. naso* no morfo-espaco (Figura 12). O primeiro componente principal (PC1) foi explicado em 32% da variação total, e o segundo componente (PC2) em 15%.

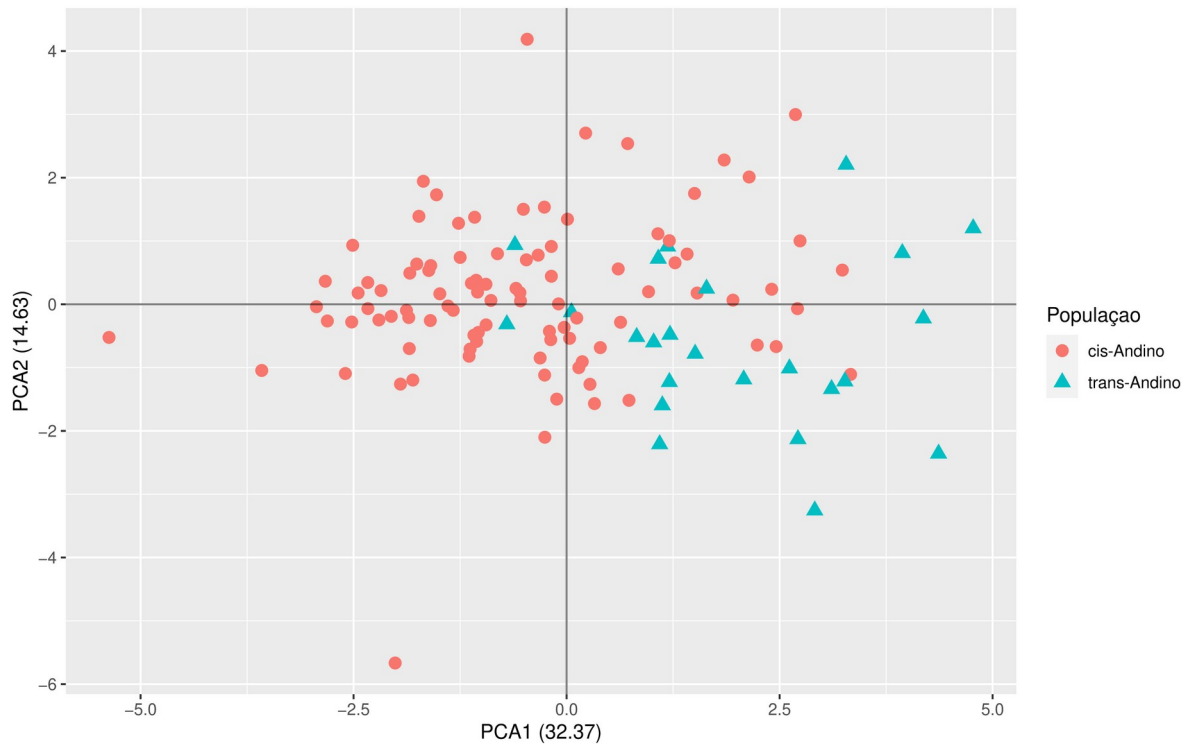
Figura 11 – Análise de componentes principais de *Rhynchonycteris naso* comparando os sexos.



Legenda: Alguns exemplares não apresentaram informação do sexo, estes foram identificados como “UNK”.

Fonte: Autor

Figura 12 – Análise de componentes principais de *Rhynchonycteris naso* comparando as populações cis-Andina e trans-Andina.



Fonte: Autor

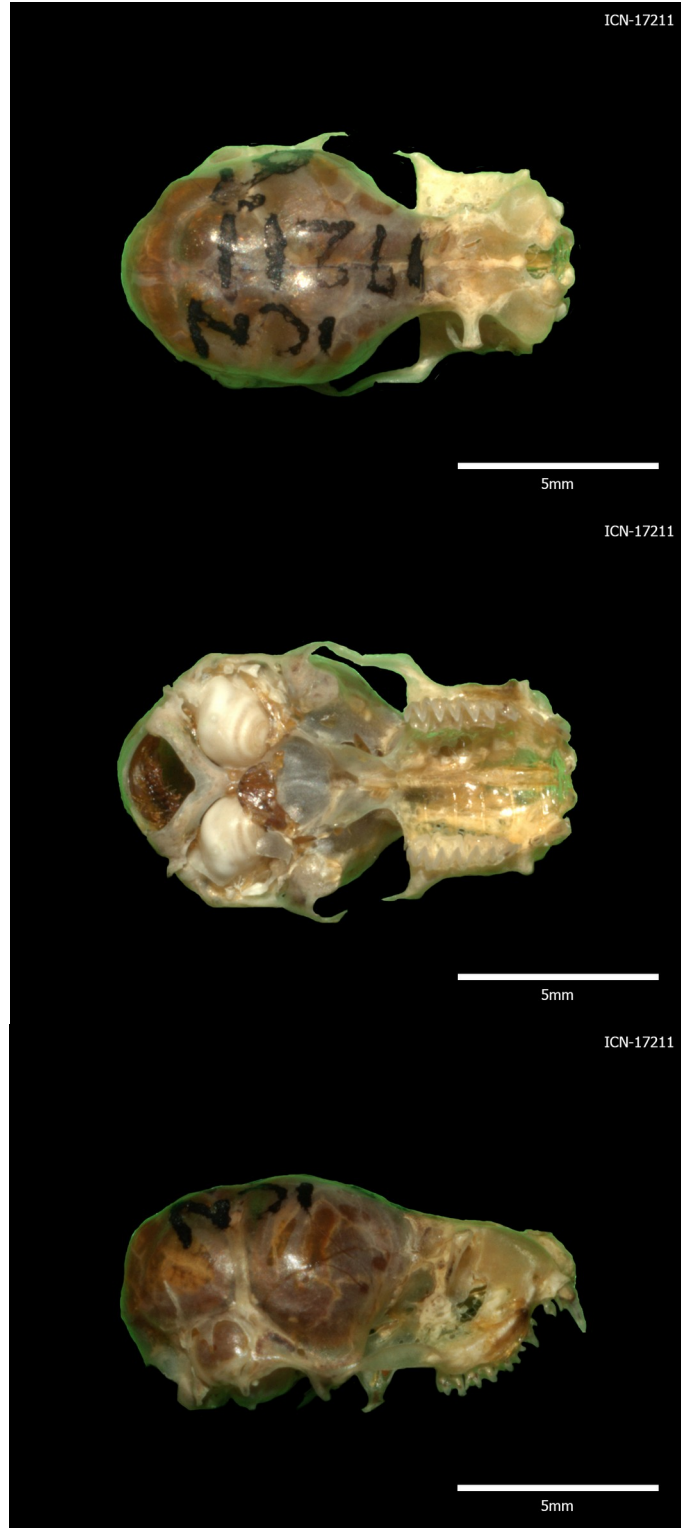
Em relação à morfologia do crânio, existem dois morfotipos sem um padrão geográfico particular (Figuras 13, 14, 15, e 16). O morfotipo I (Figuras 13, 14 e 16) é caracterizado pela união dos incisivos superiores pela região do palato (ausência de diastema), em vista ventral, o osso maxilar sobressai lateralmente aos molares. O morfotipo II (Figura 15) apresenta um diastema entre os incisivos superiores na região do paladar, em vista ventral, o osso maxilar não sobressai lateralmente aos molares.

Figura 13 – Vista dorsal, ventral e lateral do crânio de *R. naso*, do sexo não determinado, do Costa Rica.



Fonte: Autor

Figura 14 – Vista dorsal, ventral e lateral do crânio de *R. naso*, do sexo masculino, da Colômbia ao norte da cordilheira dos Andes (trans-Andino).



Fonte: Autor

Figura 15 – Vista dorsal, ventral e lateral do crânio de *R. naso*, do sexo masculino, do Equador ao norte da cordilheira dos Andes (trans-Andino).



Fonte: Autor

Figura 16 – Vista dorsal, ventral e lateral do crânio de *R. naso*, do sexo masculino, do Equador ao sul da cordilheira dos Andes (cis-Andino).



Fonte: QCAZ

Apesar do PCA não mostrar diferenças entre sexos no morfo-espaco, a análise de PERMANOVA indica que existem diferenças entre eles ($P < 0.001$). O mesmo acontece quando são comparadas as populações cis-Andina e trans-Andinas, mostrando uma diferença significativa ($P < 0.001$). Em geral, as populações trans-Andinas são de menor tamanho comparada com as cis-Andinas (Tabela 2). Para o comprimento do crânio, as médias das populações cis-Andinas foram maiores (machos, 11.6 mm, $n = 50$; fêmeas, 11.6 mm, $n = 40$) que as trans-Andinas (machos, 11.4 mm, $n = 11$; fêmeas, 11.2 mm, $n = 9$). O mesmo acontece no comprimento do antebraço, as médias das populações cis-Andinas foram maiores (machos, 37.9 mm, $n = 48$; fêmeas, 38.4 mm, $n = 37$) que as trans-Andinas (machos, 35.0 mm, $n = 10$; fêmeas, 37.3 mm, $n = 9$). Portanto, é assumido que uma clara diferenciação no tamanho do crânio e da asa distingue as populações de *R. naso* cis-Andino de *R. naso* trans-Andino.

Tabela 2 – Medidas (mm) de *Rhynchonycteris naso*. As estatísticas descritivas são: média (mínimo – máximo) desvio padrão [tamanho da amostra].

| | <i>Rhynchonycteris naso</i> (cis-Andino) | | <i>Rhynchonycteris naso</i> (trans-Andino) | |
|----------|--|---------------------------|--|--------------------------|
| | Fêmea | Macho | Fêmea | Macho |
| GSL | 11.6 (10.9–12.1) 0.3 [40] | 11.6 (10.9–12.2) 0.3 [50] | 11.2 (10.7–11.6) 0.3 [9] | 11.4 (11–11.8) 0.3 [11] |
| CBL | 10.7 (9.9–11.3) 0.3 [38] | 10.6 (9.9–11.2) 0.3 [50] | 10.3 (9.9–10.6) 0.2 [9] | 10.3 (9.8–10.7) 0.3 [11] |
| UP_CANIN | 1.3 (1–1.5) 0.1 [40] | 1.3 (1–1.7) 0.2 [50] | 1.3 (1–1.8) 0.2 [9] | 1.3 (1.1–1.8) 0.2 [13] |
| BR_BCASE | 6 (5.4–6.7) 0.3 [39] | 6 (5.7–6.5) 0.2 [51] | 5.9 (5.7–6.2) 0.2 [9] | 5.8 (5.6–6.1) 0.2 [13] |
| MASTOID | 6.3 (5.2–6.7) 0.3 [38] | 6.3 (5.6–6.7) 0.3 [50] | 6.1 (5.4–6.5) 0.3 [9] | 6.1 (5.8–6.3) 0.2 [12] |
| TR_SUP | 4.3 (3.9–4.5) 0.1 [40] | 4.3 (4–4.6) 0.1 [51] | 4.1 (3.9–4.3) 0.1 [9] | 4.1 (4–4.3) 0.1 [13] |
| M3-M3 | 2.7 (2.2–3.6) 0.2 [39] | 2.7 (1.9–3) 0.2 [44] | 2.8 (2.5–3.1) 0.2 [8] | 2.6 (2.2–3) 0.2 [12] |
| C1-C1 | 2.2 (1.9–2.6) 0.2 [40] | 2.4 (2–4.1) 0.3 [45] | 2.2 (1.9–2.6) 0.2 [9] | 2.3 (1.7–2.9) 0.3 [12] |
| DENT_LEN | 8 (7.3–8.8) 0.4 [36] | 8 (7.2–8.6) 0.3 [46] | 7.7 (7–8.2) 0.4 [7] | 7.7 (7.1–8.1) 0.4 [10] |
| TR_INF | 4.4 (3.1–4.7) 0.3 [37] | 4.5 (4.3–5) 0.1 [46] | 4.2 (3.9–4.5) 0.2 [7] | 4.3 (4.1–4.6) 0.1 [11] |
| FA | 38.4 (32.6–41.6) 1.9 [37] | 37.9 (31.8–40.1) 1.5 [48] | 37.3 (35.6–39.5) 1.3 [9] | 35 (31.1–37.4) 2.1 [10] |

Fonte: Autor

3.4 MODELAGEM DE NICHOS ECOLÓGICO

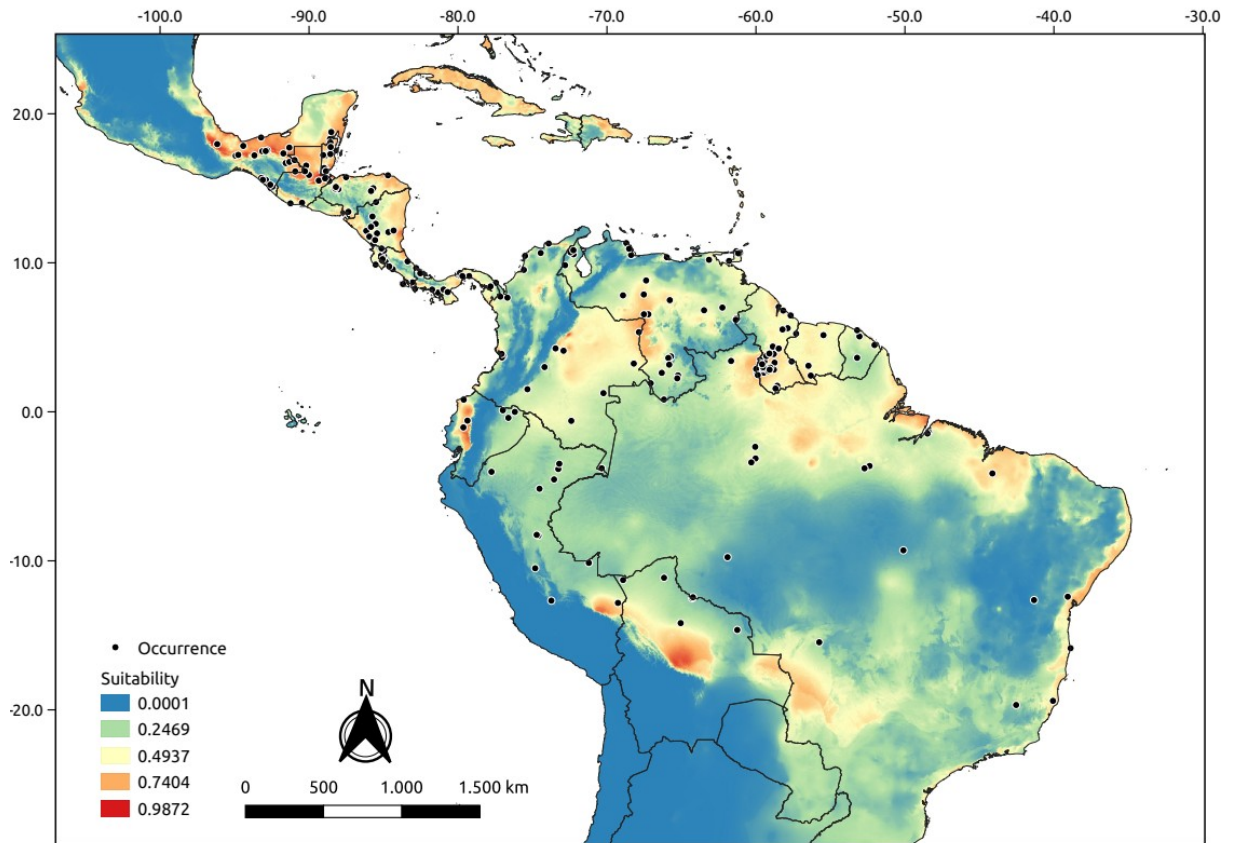
Na modelagem de nicho ecológico, a melhor configuração para cada grupo amostral é apresentada na Tabela 3. A projeção do modelo total para as condições climáticas atuais (Figura 17, Anexo F) mostra uma alta adequabilidade climática em regiões costeiras desde o sul do México até o Nordeste do Brasil, região Amazônica e a região dos Llanos na Colômbia e na Venezuela. Ademais, análise de modelagem de nicho ecológico indica que a cordilheira dos Andes e o sistema Coriano (sistema de cordilheiras, transição entre a Cordilheira de la Costa e a dos Andes) podem atuar como uma barreira climática (adequabilidade climática 0) entre as populações cis-Andinas e trans-Andinas. Também, parte da Caatinga e do Cerrado atuam como uma barreira climática, isolando as populações de *R. naso* nas florestas da costa leste do Brasil.

Tabela 3 – Métricas de desempenho para configurações de parâmetros em relação ao multiplicador de regularização (RMs) e classes de recursos (FCs), usadas para criar modelos finais para *R. naso*. Os FCs são os seguintes: linear = L, quadrático = Q, produto = P, threshold = T e hinge = H.

| Espécie (grupo) | RM | FC | Set | ROC parcial | Taxa de omissão 5% | AICc | Delta AICc | Número de parâmetros |
|-------------------------------|----|------|-----|-------------|--------------------|---------|------------|----------------------|
| <i>R. naso</i> (total) | 4 | LPTH | 1 | 0 | 0.02 | 5672.35 | 0 | 23 |
| <i>R. naso</i> (total) | 1 | PTH | 3 | 0 | 0.03 | 5673.14 | 0.79 | 51 |
| <i>R. naso</i> (cis-Andino) | 4 | LPTH | 1 | 0 | 0 | 2920.86 | 0 | 20 |
| <i>R. naso</i> (cis-Andino) | 5 | LPTH | 1 | 0 | 0 | 2921.86 | 1 | 16 |
| <i>R. naso</i> (trans-Andino) | 4 | LQP | 1 | 0 | 0 | 2336.94 | 0 | 10 |

Fonte: Autor

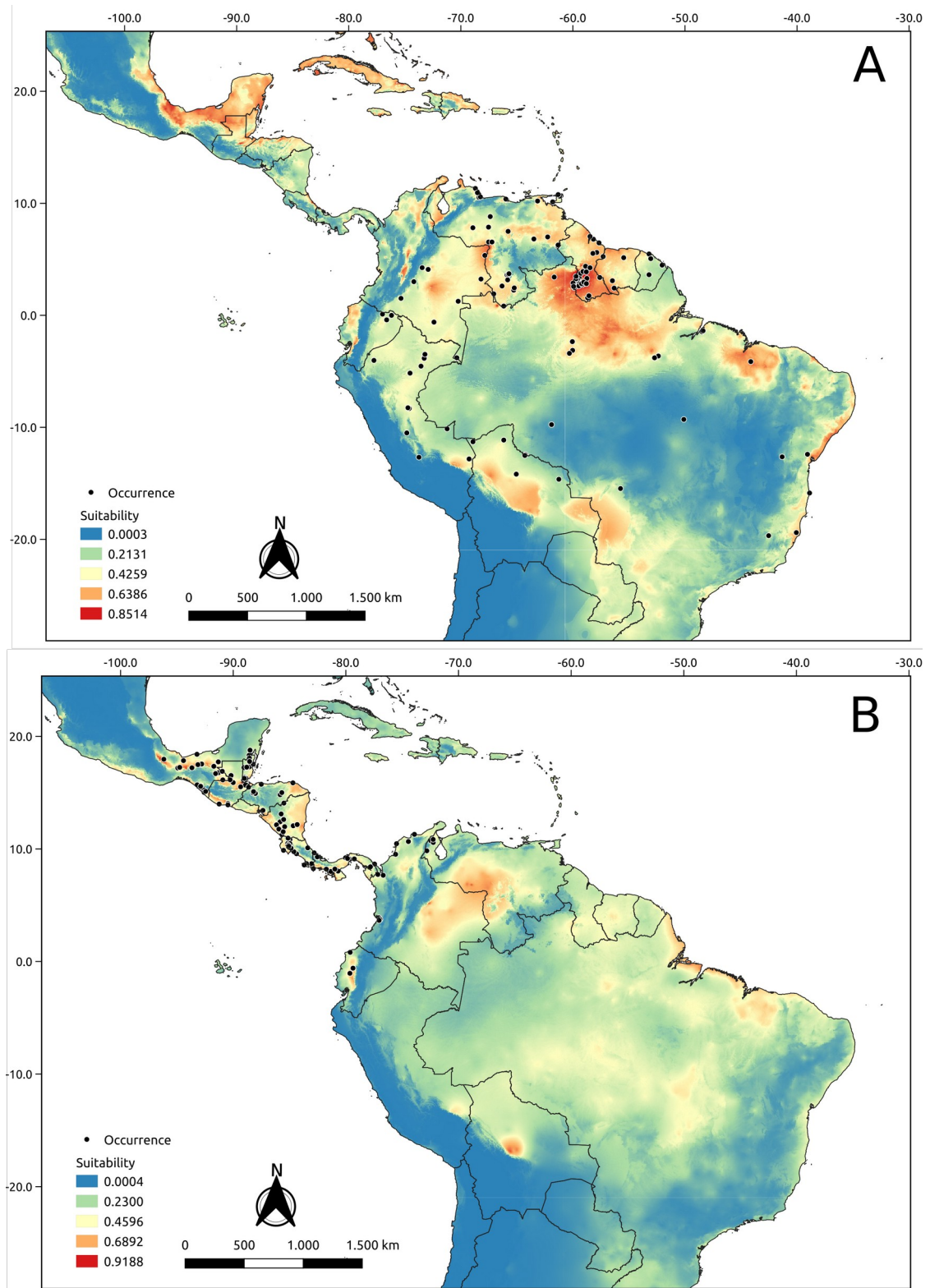
Figura 17 – Projeção da modelagem de nicho ecológico nas condições atuais para o modelo total de *R. naso*.



Fonte: Autor

Os modelos cis-Andino e trans-Andino mostraram um resultado parecido comparado com o modelo total. Para o modelo cis-Andino (Figura 18 A, Anexo F), a cordilheira dos Andes segue atuando como barreira climática, mas o sistema Coriano e o nordeste de Catinga parece não ser um problema para as populações cis-Andinas. O modelo trans-Andino (Figura 18 B, Anexo F), é semelhante ao cis-Andino, mas a particularidade deste é que a depressão de Yaryucuy (acidente geográfico localizado no noroeste da Venezuela) agiria como um possível passagem climaticamente adequada que conectaria as duas populações. Esta hipótese daria suporte aos resultados obtidos nas análises genéticas, e morfológicas.

Figura 18 – Projeção da modelagem de nicho ecológico nas condições atuais para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de *R. naso*.

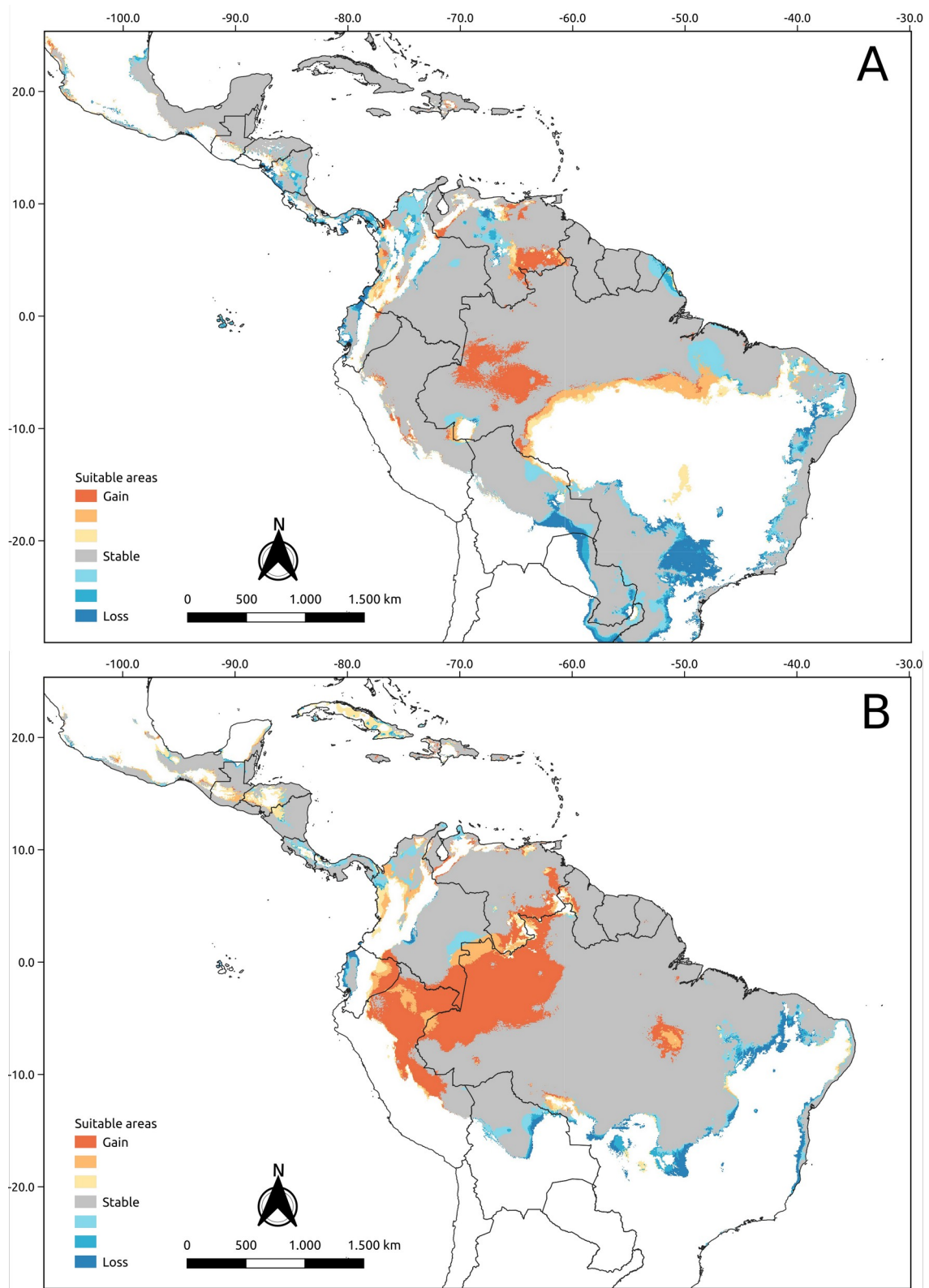


Fonte: Autor

Em relação a importância das variáveis nos modelos, a precipitação do quadrimestre mais seco (40.6%), e a precipitação anual (13.8%) influenciam na potencial distribuição da população cis-Andina. Por outro lado, a temperatura sazonal (20.8%), e a precipitação do mês mais úmido (17.6%) foram as mais importantes na população trans-Andina.

Nas projeções climáticas do passado, o mapa do Holoceno médio (Figura 19) mostra que as populações cis-Andina teriam um aumento das áreas climaticamente adequadas na região dos andes na Venezuela. É importante ressaltar que o aumento dessa área permitiria que a depressão de Táchira (acidente geográfico no leste dos Andes, separando o maciço de Tamá a oeste, e a serra de Mérida a leste) na Venezuela pudesse atuar como uma nova passagem para as populações cis-Andina através da cordilheira. Também, haveria uma redução em algumas áreas do sul e leste do Brasil. Por outro lado, as populações trans-Andina teriam um aumento das áreas climaticamente adequadas na região dos andes na Venezuela, mas, esse aumento não indica a região da depressão de Táchira como uma região climaticamente adequada para a passagem das populações trans-Andina através da cordilheira. Um dos modelos de circulação geral (GCM), mostra a perda de áreas climaticamente adequadas no sistema Coriano ao noroeste da Venezuela, isto deixaria as populações trans-Andina isoladas das populações cis-Andina no Holoceno médio.

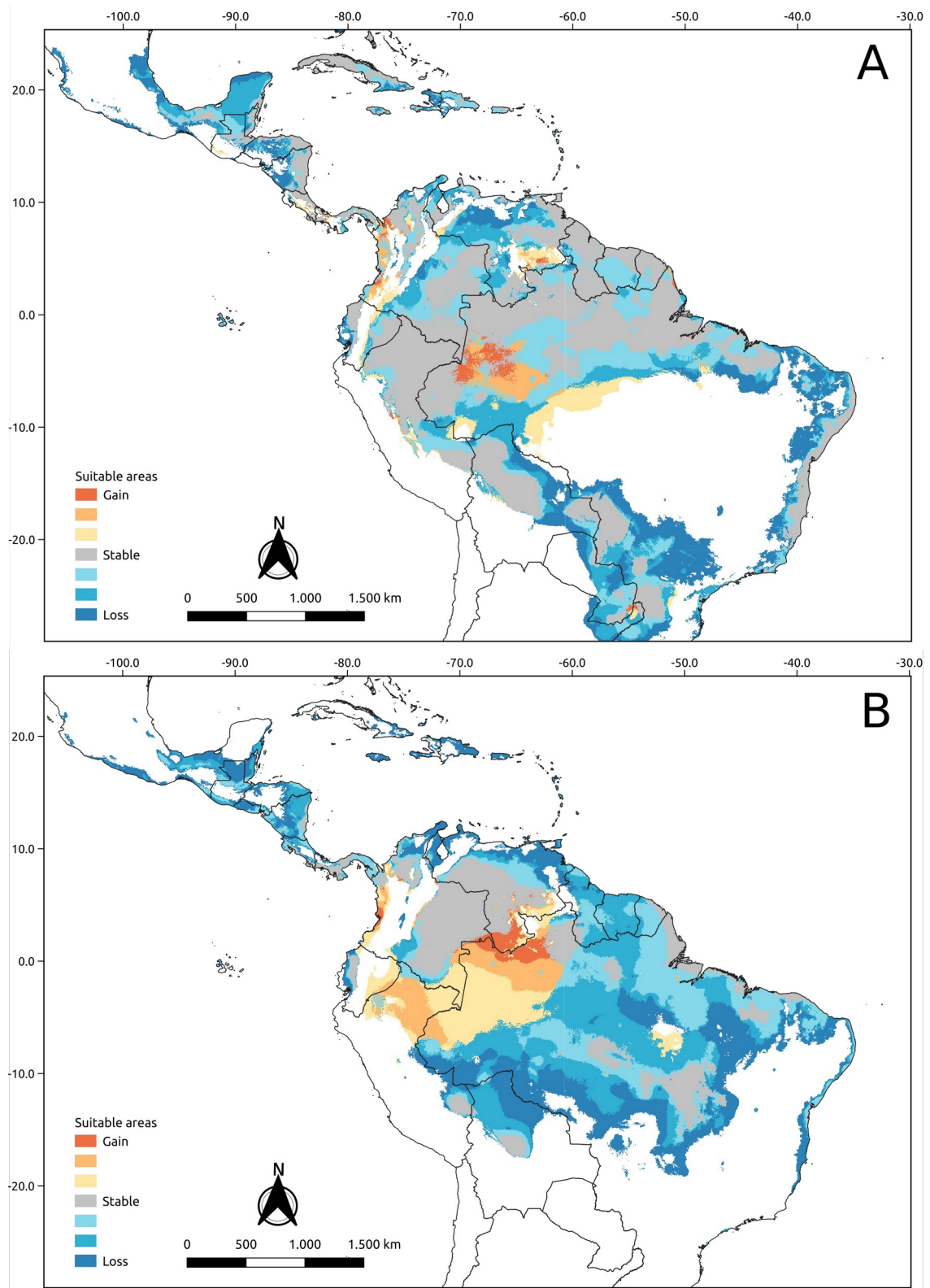
Figura 19 – Projeção da modelagem de nicho ecológico no Holoceno médio para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de *R. naso*.



Fonte: Autor

No último máximo glacial (Figura 20), as regiões climaticamente adequadas para as populações cis-Andina são reduzidas, especialmente no sistema Coriano, los Llanos da Venezuela e Colômbia, e a região dos Andes de Venezuela até o Peru. Além dessa redução de áreas, as populações da costa leste do Brasil (Rio Grande do Norte, até Rio de Janeiro) são separadas do resto do Brasil por perdas de áreas adequadas na região nordeste (Maranhão, até Ceará, e parte de Rio Grande do Norte). As populações trans-Andinas teriam uma considerável redução nas áreas climaticamente adequadas, limitando suas populações nas costas do mar do Caribe na Nicarágua, no sul da Costa Rica nas costas do oceano Pacífico, Panamá, e noroeste da Colômbia.

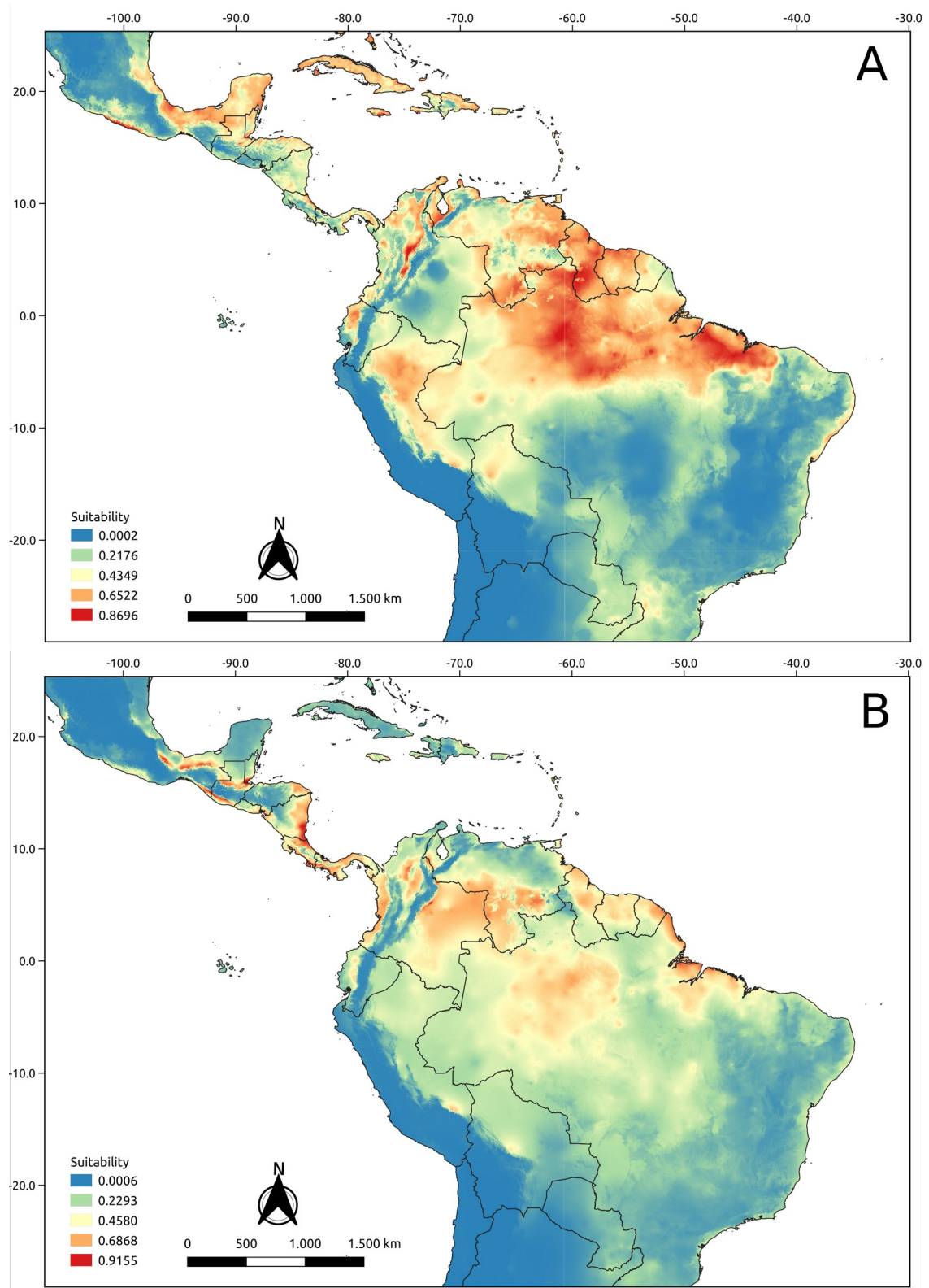
Figura 20 – Projeção da modelagem de nicho ecológico no último máximo glacial para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de *R. naso*.



Fonte: Autor

No último Interglacial (Figura 21) os modelos mostraram regiões climaticamente semelhantes às daquelas das regiões encontradas nas projeções do presente para ambas as populações, com a particularidade de que as áreas no presente com adequabilidade média, no último Interglacial aumentaram.

Figura 21 – Projeção da modelagem de nicho ecológico no último Interglacial para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de *R. naso*.



Fonte: Autor

Finalmente, as projeções para as condições climáticas no ano de 2070 com os diferentes cenários de emissões de carbono (Figura 22 e Figura 23) mostram um aumento nas áreas geográficas com condições adequadas para *R. naso*. Algo particular nos modelos cis-Andino é que a depressão de Táchira é representada como climaticamente adequada para estas populações, mas, o modelo trans-Andino não indica esta região como climaticamente adequada. Portanto a única passagem para as populações da América Central se daria através do sistema Coriano ao noroeste da Venezuela.

Figura 22 – Projeção da modelagem de nicho ecológico nas condições climáticas no ano 2070 com os cenários de emissões de carbono RCP 2.6 para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de *R. naso*.

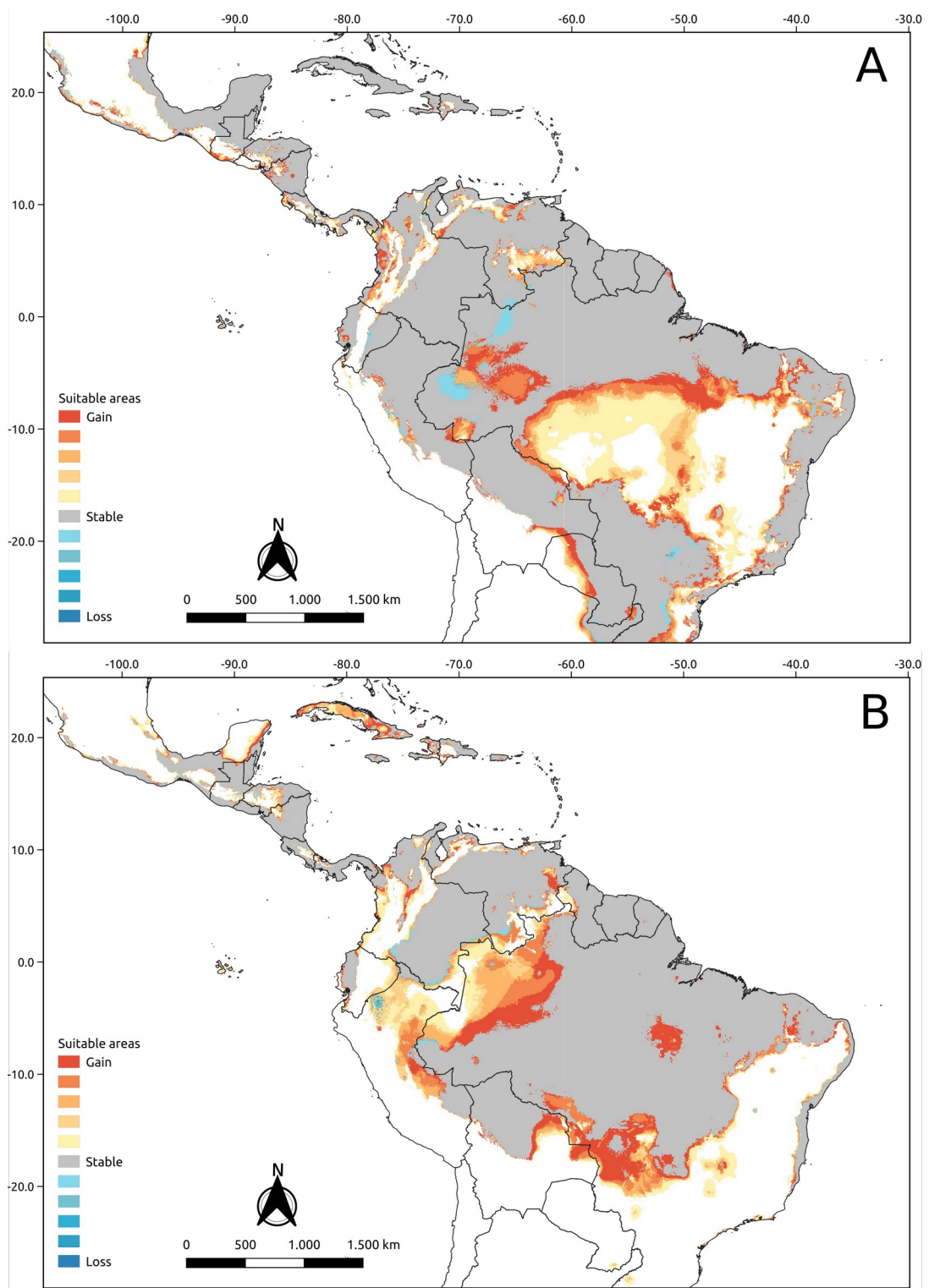
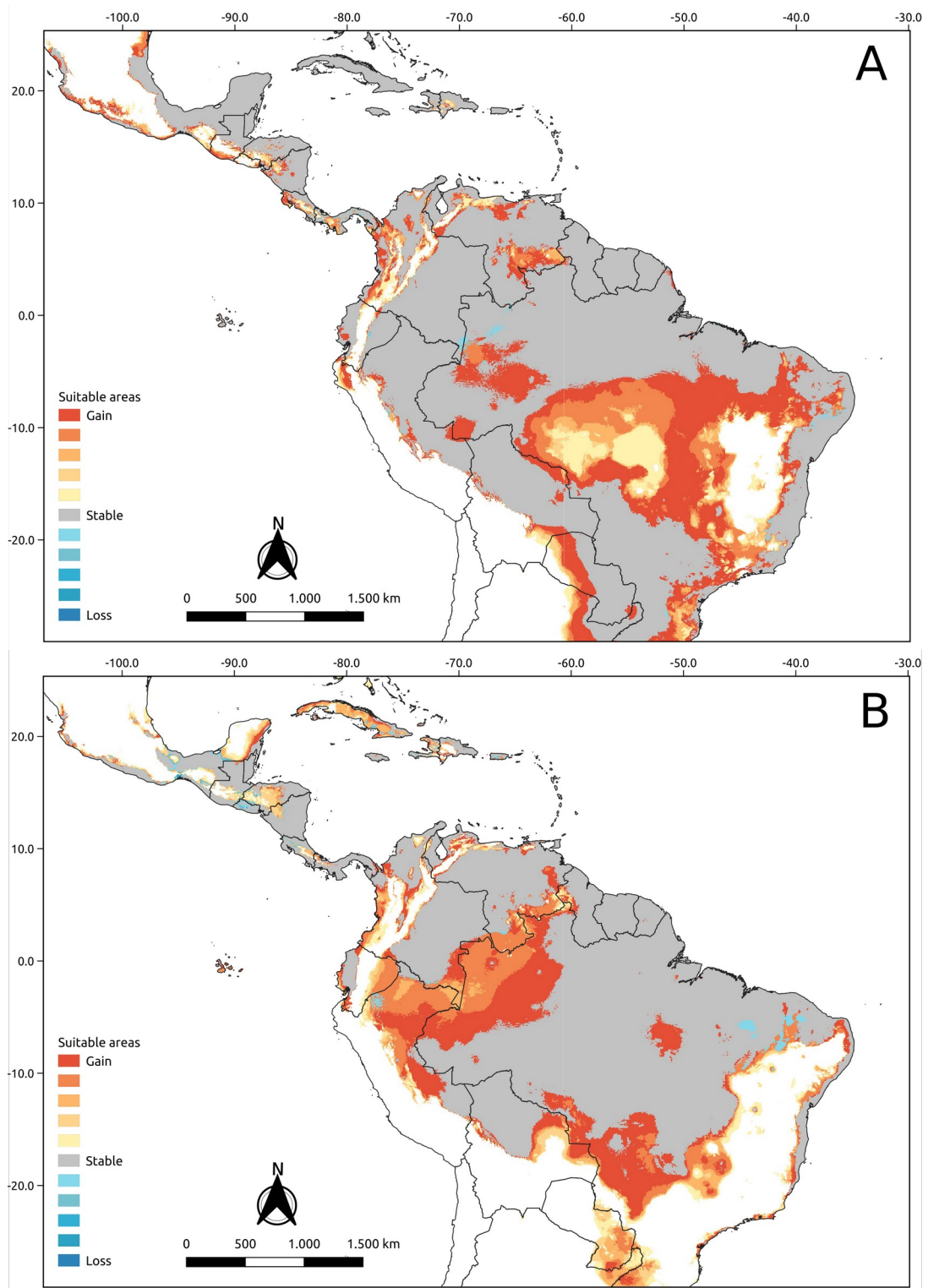


Figura 23 – Projeção da modelagem de nicho ecológico nas condições climáticas no ano 2070 com os cenários de emissões de carbono RCP 8.5 para o modelo: A, cis-Andino; B, trans-Andino de *R. naso*.

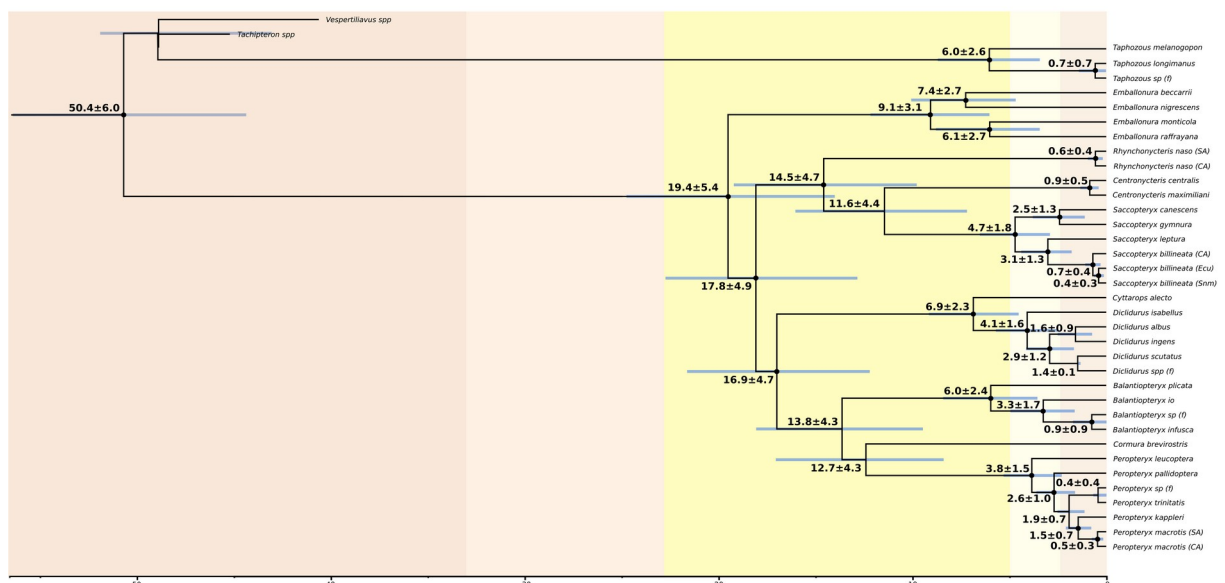


3.5 DATAÇÃO FILOGENÉTICA

A árvore máxima de credibilidade do clado ancestral amostrado (traduzido do inglês, maximum sampled-ancestor clade credibility tree; MSACC), recuperou todos os fósseis amostrados como membros coronais (Figura 24). O MSACC recupera *Rhynchonycteris naso* como grupo irmão do clado *Saccopteryx* spp. + *Centronycteris* spp., ao contrário do que é apresentado na árvore de genes concatenados, aonde o grupo irmão de *R. naso* é *Centronycteris*. Finalmente, a idade de origem dos embalonurídeos do novo mundo (tribo Diclidurini) é de 19.4 ± 5.4 Ma., e a divergência das subtribos Diclidurina e Saccopterygina é de 17.8 ± 4.9 Ma. Dentro de Saccopterygina a idade correspondente a divergência entre as populações cis-Andina e trans-Andina de *R. naso* é estimada entre 0.6 ± 0.4 Ma.

O tamanho efetivo da amostra (ESS) escolhido para inferir a convergência da análise não foi atingido, por isso, as conclusões feitas a partir dessa análise devem ser tomadas com precaução. É muito possível que a convergência não foi atingida porque o número de réplicas não foi suficiente.

Figura 24 – Árvore máxima de credibilidade do clado ancestral amostrado, obtida no RevBayes usando dados morfológicos e genes nucleares e mitocondriais.



Legenda: As barras dos nós representam o desvio padrão. Os pontos dos nós representam a porcentagem de probabilidade posterior Bayesiana > 95%. Os números dos nós e na parte inferior da árvore representam os tempos de divergência em milhões de anos atrás.

Fonte: Autor

4 DISCUSSÃO

A diferença genética intraespecífica aqui encontrada de 3% (Anexo E) foi considerável comparando esse resultado com Clare et al. (2007) onde a média de divergência intraespecífica do gene *COI* foi de 0.6% ao analisar 87 espécies de morcegos pertencentes a sete famílias. A divergência genética encontrada nas populações do Panamá e Belize (Figura 10) quando comparada com as populações da América do Sul foi de 11%. Entretanto, Clare et al. (2007) encontraram uma média de 7.8% de diferença genética do gene *COI* comparando 47 gêneros de morcegos. A diferença de 11% encontrada entre as populações mencionadas anteriormente e aqui apresentadas é significativa e nos mostra a possibilidade da existência de um complexo de espécies crípticas em *R. naso*, já que esta é uma ocorrência bastante comum em morcegos que geralmente está associada com o baixo número de trabalhos taxonômicos, que são necessários para esclarecer o status das espécies (CLARE et al., 2007, GUTIÉRREZ e HELGEN, 2013; THOMSON *et al.*, 2018). Por outro lado, Martins et al. (2007) analisando o gene mitocondrial *Cytb* de *Desmodus rotundus* encontraram um intervalo de diversidade genética de 6 a 11%. Os autores afirmam que esses valores encontrados são uns dos mais elevados que foram já descritos para os morcegos da região Neotropical. Mesmo que o resultado de Martins et al. 2007 trate de um gene mitocondrial diferente daquele utilizado em nosso trabalho, que provavelmente tenha taxa de evolução distinta, Tobe et al. (2010) afirmam que o gene *Cytb* é mais variável em níveis intra e interespecíficos quando comparado com o gene *COI*, isto reforça a hipótese aqui levantada que a distância genética de 11% encontrada nas populações de *R. naso* é significativa.

As diferenças encontradas na análise de haplótipos mostraram que as populações cis-Andina e trans-Andina diferem em 47 mutações. Baird et al. (2017) estudando o relacionamento das espécies de morcegos da família Vespertilionidae: *Aeoreste cinereus* e *Aeorestes semotus* da América do Norte e Hawaii, encontraram utilizando o gene *COI* uma diferença de

13 mutações nas populações analisadas, a divergência genética entre estas espécies com o gene *Cytb* corresponde a 4.2%. Por outro lado, Demos et al. (2019) estudando a diversidade genética dos clados da espécie de morcegos da família Nycteridae: *Nycteris thebaica* 1 e *Nycteris thebaica* 3 encontraram aproximadamente 40 mutações existentes entre as populações destas espécies, e 5% de divergência genética entre elas. Dessa forma, as diferenças encontradas nas duas populações de *R. naso* são um bom indício da diversificação e do isolamento entre elas, sendo mais uma evidencia da existência de, pelo menos, mais de uma espécie.

As análises de PCA (Figura 11) revelam que as populações de *R. naso*, quando são comparadas entre os sexos, são homogêneas dentro do morfo-espaço, mas quando as populações cis-Andina e trans-Andina são comparadas: um padrão de agrupamento pode ser observado. Por outro lado, a análise visual da morfologia do crânio revela a presença de dois morfotipos distintos sem padrão geográfico aparente. A diversidade genética dentro de uma espécie pode sugerir mecanismos subestimados de estase morfológica durante o processo de cladogênese, isto é, o surgimento de novas espécies sem mudança morfológica aparente (BICKFORD et al., 2007), portanto, a tênue diferença morfológica aqui encontrada pode ser devida a um processo de especiação recente e a ausência da seleção disruptiva em caracteres morfológicos (MAYER e VON HELVERSEN, 2001). Ademais, nichos ecológicos similares podem direcionar a homogeneidade morfológica (MAYER & VON HELVERSEN, 2001). Esta hipótese é corroborada por uma análise de similaridade métrica de Schoener's D (dados em preparação para publicação) referente aos nichos das diferentes populações de *R. naso*, na qual o valor de distância de Schoener's D foi de 0.74, o que indica uma ampla sobreposição de nichos destas populações (RÖDDER e ENGLER, 2011).

A radiação da família Emballonuridae coincide com o soerguimento da cordilheira dos Andes na América do Sul, associado com o aumento da temperatura (LIM, 2007). Com base na filogenia datada aqui inferida, o ancestral comum mais recente dos embalonurídeos do

novo e velho mundo divergiu a aproximadamente 19.4 Ma, no início do Mioceno. Rapidamente (aproximadamente 2.4 Ma. depois) o ancestral comum dos embalonurídeos do novo mundo divergiu em duas linhagens (subtribos). A diversificação dos oito gêneros no novo mundo ocorreu no período de 16.9 a 6.9 Ma. Dentro da subtribo Saccopterygina, *Rhynchonycteris* surgiu a 14.5 Ma., e a linhagem irmã (*Centronycteris* e *Saccopteryx*) divergiram a 11.6 Ma. Dentro da subtribo Diclidurina, o clado *Cyttarops* + *Diclidurus* divergiu do seu clado irmão *Cormura* + *Peropteryx* + *Balantiopteryx* a 16.9 Ma. No trabalho de Lim, (2007) a subtribo Diclidurina é recuperada como uma politomia basal, possivelmente pelo autor ter amostrado unicamente três genes nucleares (*Chd1*, *Dby*, *Usp9x*), que apresentam uma taxa de evolução mais lenta e não são os mais apropriados para resolver relações filogenéticas recentes. Por outro lado, o mesmo autor, recupera a *Centronycteris* como grupo irmão da linhagem *Rhynchonycteris* + *Saccopteryx* na subtribo Saccopterygina.

A maioria das espécies de Emballonuridae se diversificaram durante o Plioceno e Pleistoceno, com exceção de *Cyttarops alecto* e *Balantiopteryx plicata* que se originaram no Mioceno tardio. As populações de *Rhynchonycteris naso* cis-Andino e trans-Andino diversificaram entre 1.0 e 0.2 Ma., este intervalo coincide com o período Calabriano (1.8—0.781 Ma.) e Chibaniano (0.770—0.126 Ma.) do Pleistoceno. O final do período Calabriano é caracterizado pelo início de uma era de gelo e uma aridez global (STEFANELLI et al. 2005; CITA et al., 2008; BONDARENKO et al., 2013). Por outro lado, o período Chibaniano é caracterizado pela diminuição das temperaturas (SUGANUMA et al., 2020). Aproximadamente durante 1.4—0.4 Ma. a terra sofreu um aumento na amplitude dos seus ciclos climáticos, de 41.000 a 100.000 anos (SUGANUMA et al., 2020). Se extrapolarmos a ideia de que esses eventos no passado são semelhantes aos modelos do último máximo glacial, estes períodos teriam um efeito importante no isolamento das populações em áreas mais quentes e úmidas na América Central (exemplo, Panamá e Colômbia) e América do Sul (exemplo, Norte e Oeste da Amazô-

nia). Além disso, no último interglacial (aproximadamente a 120.000 anos) o aumento das temperaturas beneficiaria a ocupação de novas áreas, mas, a cordilheira dos Andes atuaria como uma barreira climática mantendo as duas populações separadas, sendo o sistema Coriano, a depressão de Yaracuy, e possivelmente a depressão de Tachira as únicas passagens climaticamente adequadas para um possível fluxo gênico entre as populações.

Em geral, as projeções resultantes da modelagem de nicho ecológico no presente e durante o Holoceno médio (Figura 18, 19) mostram uma baixa adequabilidade climática ao longo de toda a cordilheira dos Andes, porém, existem regiões de alta adequabilidade na depressão do Yaracuy na Venezuela, estas regiões podem ter atuado como possíveis zonas de fluxo entre as populações da América Central e América do Sul, resultados similares foram obtidos por Gutiérrez-Pinto et al. (2012) utilizando aves da família Parulidae. De acordo com Plumton e Jones (1992) e Hood e Gardner (2008), *Rhynchonycteris naso* tem uma distribuição específica em áreas tropicais de terras baixas, chegando frequentemente até no máximo a 900 metros de elevação. De acordo com essa informação, a cordilheira dos Andes seria uma das barreiras mais eficientes para a dispersão desta espécie.

A projeção referente ao último máximo glacial (Figura 20) mostra regiões com condições climáticas favoráveis, que podem ter atuado como refúgio para as populações de *R. naso*. Estes padrões podem ter influenciado na diversificação genética, na especiação e área de distribuição das populações aqui estudadas (CASTELLANOS-MORALES et al., 2016).

Uma outra hipótese de como a diversidade genética das populações de *R. naso* pode ter sido afetada é pelo fato do comportamento particular de filopatria dos machos desta espécie. Em *R. naso* as fêmeas antes do primeiro período reprodutivo migram de seus sítios de descanso, e são os machos que permanecem em seus refúgios onde nasceram (GÜNTHER et al., 2017), sendo que esse comportamento pode estar associado e ser uma das causas da variabilidade genética encontrada entre as populações.

5 CONCLUSÃO

O processo de especiação nem sempre é acompanhado de mudanças morfológicas drásticas, isso nos faz subestimar o real número de espécies biológicas existentes atualmente, somado ao impedimento taxonômico ressaltamos a importância da identificação de espécies crípticas para a formulação de planos e estratégias de conservação (BICKFORD et al. 2007). Neste trabalho apresentamos várias evidências que demonstram que as duas populações de *Rhynchonyc-teris naso* estudadas são duas espécies distintas.

6 REFERENCIAS

- AIELLO-LAMMENS, M. E.; BORIA, R. A.; RADOSAVLJEVIC, A.; VILELA, B.; ANDERSON, R. P. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. **Ecography**. v. 38 n. 5, p. 541–545, 2015.
- AKAIKE, H.; PETROV, P. N.; CSAKI, F. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *Second international symposium on information theory Budapest. Akad Kiado*. p. 267–281, 1973.
- ANDERSON, R. P.; LEW, D.; PETERSON, A. T. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. **Ecological modelling**. v. 162 n. 3, p. 211–232, 2003.
- BADER, E.; JUNG, K.; KALKO, E. K.; PAGE, R. A.; RODRIGUEZ, R.; SATTLER, T. Mobility explains the response of aerial insectivorous bats to anthropogenic habitat change in the Neotropics. **Biological Conservation**. v. 186, p. 97–106, 2015.
- BAIRD, A. B.; BRAUN, J. K.; ENGSTROM, M. D.; HOLBERT, A. C.; HUERTA, M. G.; LIM, B. K.; MARES, M. A.; PATTON, J. C.; BICKHAM, J. W. Nuclear and mtDNA phylogenetic analyses clarify the evolutionary history of two species of native Hawaiian bats and the taxonomy of Lasiurini (Mammalia: Chiroptera). **PloS one**. v. 12, n. 10, 2017.
- BANDELT, H. J.; FORSTER, P.; RÖHL, A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. **Molecular biology and evolution**. v. 16, n. 1, p. 37–48, 1999.
- BARGHOORN, S. F. New material of *Vespertiliavus Schlosser* (Mammalia, Chiroptera) and suggested relationships of emballonurid bats based on cranial morphology. **American Museum novitates**. n. 2618, 1977.
- BARIDO-SOTTANI, J.; JUSTISON, J. A.; WRIGHT, A. M.; WARNOCK, R. C. M.; PETT, W.; HEATH, T. A. **Estimating a time-calibrated phylogeny of fossil and extant taxa using RevBayes**. *Phylogenetics in the Genomic Era*. p. 5.2:1–5.2:23, 2020.
- BARRATT, E. M.; DEAVILLE, R.; BURLAND, T. M.; BRUFORD, M. W.; JONES, G.; RACEY, P. A.; WAYNE, R. K. DNA answers the call of pipistrelle bat species. **Nature**. v. 387 n. 6629, p. 138–139, 1997.
- BARVE, N.; BARVE, V.; JIMÉNEZ-VALVERDE, A.; LIRA-NORIEGA, A.; MAHER, S. P.; PETERSON, A. T.; SOBERON, J.; VILLALOBOS, F. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. **Ecological Modelling**. v. 222, n. 11, p. 1810–1819, 2011.
- BICKFORD, D.; LOHMAN, D. J.; SODHI, N. S.; NG, P. K.; MEIER, R.; WINKER, K.; INGRAM, K.; DAS, I. Cryptic species as a window on diversity and conservation. **Trends in ecology & evolution**. v. 22 n. 3, p. 148–155, 2007.

BONDARENKO, O. V.; BLOKHINA, N. I.; e UTESCHER, T. Quantification of Calabrian climate in southern Primory'e, Far East of Russia—an integrative case study using multiple proxies. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 386, p. 445–458, 2013.

BORIA, R. A.; OLSON, L. E.; GOODMAN, S. M.; ANDERSON, R. P. Spatial filtering to reduce sampling bias can improve the performance of ecological niche models. **Ecological Modelling**. v. 275, p. 73–77, 2014.

BROWN, J. L.; HILL, D. J.; DOLAN, A. M.; CARNAVAL, A. C.; HAYWOOD, A. M. Paleo-Clim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. **Scientific data**. v. 5, n. 1, p. 1–9, 2018.

BUTLER, P. M.; HOPWOOD, A. T. **Insectivora and Chiroptera from the Miocene rocks of Kenya Colony**. 1. ed. London: Brit. Mus. Nat. Hist, 1957. p. 1–35.

CASTELLANOS-MORALES, G.; GÁMEZ, N.; CASTILLO-GÁMEZ, R. A.; EGUIARTE, L. E. Peripatric speciation of an endemic species driven by Pleistocene climate change: the case of the Mexican prairie dog (*Cynomys mexicanus*). **Molecular Phylogenetics and Evolution**. v. 94, p. 171–181, 2016.

CITA, M. B.; CAPRARO, L.; CIARANFI, N.; DI STEFANO, E.; LIRER, F.; MAIORANO, P.; MARINO, M.; RAFFI, I.; RIO, D.; SPROVIERI, R.; STEFANELLI, S.; VAI, G. B. The Calabrian stage redefined. **Episodes**. v. 31, n. 4, p. 408–419, 2008.

CLARE, E. L.; ADAMS, A. M.; MAYA-SIMÕES, A. Z.; EGER, J. L.; HEBERT, P. D.; FENTON, M. B. Diversification and reproductive isolation: cryptic species in the only New World high-duty cycle bat, *Pteronotus parnellii*. **BMC evolutionary biology**. v. 13, n. 1, p. 1–18, 2013.

CLARE, E. L.; LIM, B. K.; ENGSTROM, M. D.; EGER, J. L.; HEBERT, P. D. DNA barcoding of Neotropical bats: species identification and discovery within Guyana. **Molecular Ecology Notes**. v. 7, n. 2, p. 184–190, 2007.

CLARE, E. L.; LIM, B. K.; FENTON, M. B.; & HEBERT, P. D. Neotropical bats: estimating species diversity with DNA barcodes. **PloS one**. v. 6, n. 7, 2011.

COBOS, M. E.; OSORIO-OLVERA, L.; PETERSON, A. T. Assessment and representation of variability in ecological niche model predictions. **BioRxiv**. 2019.

COZZUOL, M. A. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. **Journal of South American Earth Sciences**. v. 21, n. 3, p. 185–203, 2006.

CZAPLEWSKI, N. J.; CARTELLE, C. Pleistocene bats from cave deposits in Bahia, Brazil. **Journal of Mammalogy**. v. 79, n. 3, p. 784–803, 1998.

DALQUEST, W. W.; ROTH, E. Late Pleistocene mammals from a cave in Tamaulipas, Mexico. **The Southwestern Naturalist**. p. 217–230, 1970.

DE BONIS, L.; CROCHET, J. Y.; RAGE, J. C.; SIGÉ, B.; SUDRE, J.; VIANEY-LIAUD, M. Nouvelles faunes de vertébrés oligocènes des phosphorites du Quercy. **Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris.** v. 28, p. 105–113, 1973.

DEMOS, T. C.; WEBALA, P. W.; KERBIS PETERHANS, J. C.; GOODMAN, S. M.; BARTONJO, M.; e PATTERSON, B. D. Molecular phylogenetics of slit-faced bats (Chiroptera: Nycteridae) reveal deeply divergent African lineages. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research.** v. 57, n. 4, p. 1019–1038, 2019.

DRUMMOND, A. J.; & STADLER, T. Bayesian phylogenetic estimation of fossil ages. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences.** v. 371, n. 1699, 2016.

DUNLOP, J.M. *The Evolution of Behaviour and Ecology in Emballonuridae (Chiroptera)*. Ph.D. thesis, York University, Toronto. 1998.

DUPANLOUP, I.; SCHNEIDER, S.; EXCOFFIER, L. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations. **Molecular ecology.** v. 11, n. 12, p. 2571–2581, 2002.

EDGAR, R. C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic acids research.** v. 32, n. 5, p. 1792–1797, 2004.

EITING, T. P.; & GUNNELL, G. F. Global completeness of the bat fossil record. **Journal of Mammalian Evolution.** v. 16, n. 3, p. 151–173, 2009.

EMMONS, L.H.; FEER, F. **Neotropical rainforest mammals: a field guide.** 2. ed. Chicago: The Chicago University Press, 1997.

ESCOBAR, L. E.; LIRA-NORIEGA, A.; MEDINA-VOGEL, G.; PETERSON, A. T. Potential for spread of the white-nose fungus (*Pseudogymnoascus destructans*) in the Americas: use of Maxent and NicheA to assure strict model transference. **Geospatial health.** v. 9, n. 1, p. 221–229, 2014.

EXCOFFIER, L.; LISCHER, H. E. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. **Molecular ecology resources.** v. 10, n. 3, p. 564–567, 2010.

FELSENSTEIN, J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. **Evolution.** v. 39, n. 4, p. 783–791, 1985.

FENNESSY, J.; BIDON, T.; REUSS, F.; KUMAR, V.; ELKAN, P.; NILSSON, M. A.; VAMBERGER, M.; FRITZ, U.; JANKE, A. Multi-locus analyses reveal four giraffe species instead of one. **Current Biology.** v. 26, n. 18, p. 2543–2549, 2016.

FRANCIS, C. M.; BORISENKO, A. V.; IVANOVA, N. V.; EGER, J. L.; LIM, B. K.; GUILLÉN-SERVENT, A.; KRUSKOP, S. V.; MACKIE, I.; HEBERT, P. D. The role of DNA barcodes in understanding and conservation of mammal diversity in Southeast Asia. **PloS one.** v. 5, n. 9, 2010.

FREEMAN, P. W.; LEMEN, C. A. Morphometrics of the family Emballonuridae. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 206, p. 54–60, 1992.

GOLOBOFF, P. A.; CATALANO, S. A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. **Cladistics**. v. 32, n. 3, p. 221–238, 2016.

GOODWIN, G.G. Mammals of Honduras. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 79, p. 107–195, 1942.

GOODWIN, G.G. Mammals of Costa Rica. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 87, p. 271–473, 1946.

GRIFFITHS, T. A.; SMITH, A. L. Systematics of emballonuroid bats (Chiroptera, Emballonuridae and Rhinopomatidae), based on hyoid morphology. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 206, 62–83, 1991.

GÜNTHER, L.; KNÖRNSCHILD, M.; NAGY, M.; MAYER, F. The evolution of a rare mammalian trait—benefits and costs of male philopatry in proboscis bats. **Scientific reports**. v. 7, n. 1, p. 1–14, 2017.

GUTIÉRREZ E. E; HELGEN K. M. Outdated taxonomy blocks conservation. **Nature**. v. 495, p. 314, DOI: 10.1038/495314e, 2013.

GUTIÉRREZ-PINTO, N.; CUERVO, A. M.; MIRANDA, J.; PÉREZ-EMÁN, J. L.; BRUMFIELD, R. T.; CADENA, C. D. Non-monophyly and deep genetic differentiation across low-elevation barriers in a Neotropical montane bird (*Basileuterus tristriatus*; Aves: Parulidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**. v. 64, n. 1, p. 156–165, 2012.

HIJMANS, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L.; JONES, P.G. JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society**. v. 25, n. 15, p. 1965–1978, 2005.

HÖHNA, S.; LANDIS, M. J.; HEATH, T. A.; BOUSSAU, B.; LARTILLOT, N.; MOORE, B. R.; HUELSENBECK, J. P.; RONQUIST, F. RevBayes: Bayesian phylogenetic inference using graphical models and an interactive model-specification language. **Systematic biology**. v. 65, n. 4, p. 726–736, 2016.

HOOD, C. S, GARDNER, A. L. Family Emballonuridae; p. 188–207 *In* A.L. Gardner (ed.). **Mammals of South America. Volume I: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats**. Chicago: The University of Chicago Press, 2008.

IPCC. **Climate Change 2013: The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2013.

JOSSE, J.; HUSSON, F. missmda a package for handling missing values in multivariate data analysis. **Journal of Statistical Software**. v. 70, n. 1, p. 1–31 <doi:10.18637/jss.v070.i01>, 2016.

KRUSKOP, S. V.; BORISENKO, A. V.; IVANOVA, N. V.; LIM, B. K.; EGER, J. L. Genetic diversity of northeastern Palaearctic bats as revealed by DNA barcodes. **Acta Chiropterologica**. v. 14, n. 1, p. 1–14, 2012.

KUMAR, S.; STECHER, G.; LI, M.; KNYAZ, C.; TAMURA, K. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. **Molecular biology and evolution**. v. 35, n. 6, 1547–1549, 2018.

LANFEAR, R.; CALCOTT, B.; HO, S. Y.; GUINDON, S. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. **Molecular biology and evolution**. v. 29, n. 6, 1695–1701, 2012.

LEGENDRE, S. Un chiroptère emballonuridé dans le Néogène d'Europe occidentale; Considérations paléobiogéographiques. **Géobios**. v. 13, n. 6, p. 839–847, 1980.

LIM, B. K.; MILLER, B. *Rhynchonycteris naso*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016: e.T19714A22010818. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLT-S.T19714A22010818.en>. Downloaded on 17 April 2019, 2016.

LIM, B. K. Preliminary assessment of Neotropical mammal DNA barcodes: an underestimation of biodiversity. **The Open Zoology Journal**. v. 5, n. 1, 2012.

LIM, B. K. Divergence times and origin of neotropical sheath-tailed bats (Tribe Diclidurini) in South America. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. v. 45, n. 3, p. 777–791, 2007.

LIM, B. K.; DUNLOP, J. M. Evolutionary patterns of morphology and behavior as inferred from a molecular phylogeny of New World emballonurid bats (tribe Diclidurini). **Journal of Mammalian Evolution**. v. 15, n. 2, p. 79–121, 2008.

LIM, B. K.; ENGSTROM, M. D.; BICKHAM, J. W.; PATTON, J. C. Molecular phylogeny of New World sheath-tailed bats (Emballonuridae: Diclidurini) based on loci from the four genetic transmission systems in mammals. **Biological Journal of the Linnean Society**. v. 93, n. 1, p. 189–209, 2008.

LIM, B. K.; ENGSTROM, M. D.; REID, F. A.; SIMMONS, N. B.; VOSS, R. S.; FLECK, D. W. A new species of *Peropteryx* (Chiroptera: Emballonuridae) from western Amazonia with comments on phylogenetic relationships within the genus. **American Museum Novitates**. p. 1–20, 2010.

LIM, B. K.; ENGSTROM, M. D.; SIMMONS, N. B.; DUNLOP, J. M. Phylogenetics and biogeography of least sac-winged bats (*Balantiopteryx*) based on morphological and molecular data. **Mammalian Biology**. v. 69, n. 4, p. 225–237, 2004.

LIM, B. K. Divergence times and origin of neotropical sheath-tailed bats (Tribe Diclidurini) in South America. **Molecular Phylogenetics and Evolution**. v. 45, n. 3, p. 777–791, 2007.

MARANDAT, B.; CROCHET, J. Y.; GODINOT, M.; HARTENBERGER, J. L.; LEGENDRE, S.; REMY, J. A.; VIANEY-LIAUD, M. Une nouvelle faune à mammifères d'âge éocène mo-

yen (Lutétien supérieur) dans les phosphorites du Quercy. **Geobios.** v. 26, n. 5, p. 617–623, 1993.

MARTINS, F. M.; DITCHFIELD, A. D.; MEYER, D.; MORGANTE, J. S. Mitochondrial DNA phylogeography reveals marked population structure in the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae). **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research.** v. 45, n. 4, p. 372–378, 2007.

MAYER, F.; HELVERSEN, O. V. Cryptic diversity in European bats. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences.** v. 268, n. 1478, p. 1825–1832, 2001.

MOLINARI, J.; BUSTOS, X. E.; BURNEO, S. F.; CAMACHO, M. A.; MORENO, S. A.; FERMIN, G. A new polytypic species of yellow-shouldered bats, genus *Sturnira* (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae), from the Andean and coastal mountain systems of Venezuela and Colombia. **Zootaxa.** v. 4243, n. 1, p. 75–96, 2017.

MUÑOZ, J.; CUARTAS, C. A. *Saccopteryx antioquiensis* n. sp. (Chiroptera: Emballonuridae) del noroeste de Colombia. **Actualidades Biológicas.** v. 23, p. 53–61, 2001.

OLSON, D. M.; DINERSTEIN, E.; WIKRAMANAYAKE, E. D.; BURGESS, N. D.; POWELL, G. V.; UNDERWOOD, E. C.; D'AMICO, J. A.; ITOUA, I.; STRAND, H. E.; MORRISON, J. C.; LOUCKS, C. J.; ALLNUTT, T. F.; RICKETTS, T. H.; KURA, Y.; LAMOREUX, J. F.; WETTENGEL, W. W.; HEDAO, P.; KASSEM, K. R. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. **BioScience.** v. 51, n. 11, p. 933–938, 2001.

OTTO-BLIESNER, B. L.; MARSHALL, S. J.; OVERPECK, J. T.; MILLER, G. H.; HU, A. Simulating Arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. **Science.** v. 311, n. 5768, p. 1751–1753, 2006.

OWENS, H. L.; CAMPBELL, L. P.; DORNAK, L. L.; SAUPE, E. E.; BARVE, N.; SOBERÓN, J.; INGENLOFF, K.; LIRA-NORIEGA, A.; HENSZ, C.; MYERS, C.; PETERSON, A. T. Constraints on interpretation of ecological niche models by limited environmental ranges on calibration areas. **Ecological modelling.** v. 263, p. 10–18, 2013.

PETERS, W. Ober die zu den Gattungen *Mimon* und *Saccopteryx* gehorigen Flederthiere. Monatsber. **Preuss. Akad. Wiss. Berlin.** p. 470–478, 1867.

PETERSON, A. T.; PAPEŞ, M.; SOBERÓN, J. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. **Ecological modelling.** v. 213, n. 1, 63–72, 2008.

PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological modelling.** v. 190, n. 3–4, p. 231–259, 2006.

PLUMPTON, D.; JONES, J. *Rhynchonycteris naso*. **Mammalian Species.** v. 413, p. 1–5, 1992.

POSADA, D.; BUCKLEY, T. R. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. **Systematic biology**. v. 53, n. 5, p. 793–808, 2004.

R Core Team R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, **Vienna, Austria**. URL <https://www.R-project.org/>, 2019.

RAMBAUT, A.; DRUMMOND, A. J.; XIE, D.; BAELE, G.; SUCHARD, M. A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. **Systematic biology**. v. 67, n. 5, p. 901, 2018.

Remane, A. **Die Grundlagen des Natürlichen Systems der Vergleichenen Anatomie und der Phylogenetik**. 2nd ed. Königstein-Jaunus. 1971.

Riedl, R. **Order in living organisms: a systems analysis of evolution**. John Wiley & Sons. 1978.

ROBBINS, L. W.; SARICH, V. M. Evolutionary relationships in the family Emballonuridae (Chiroptera). **Journal of Mammalogy**. v. 69, n. 1, p. 1–13, 1988.

RÖDDER, D.; ENGLER, J. O. Quantitative metrics of overlaps in Grinnellian niches: advances and possible drawbacks. **Global Ecology and Biogeography**. v. 20, n. 6, p. 915–927, 2011.

RODHOUSE, T. J.; VIERLING, K. T.; IRVINE, K. M. A practical sampling design for acoustic surveys of bats. **The Journal of Wildlife Management**. v. 75, n. 5, p. 1094–1102, 2011.

RONQUIST, F.; TESLENKO, M.; VAN DER MARK, P.; AYRES, D. L.; DARLING, A.; HÖHNA, S.; LARGET, L.; LIU, M.A.; HUELSENBECK, J. P. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. **Systematic biology**. v. 61, n. 3, p. 539–542, 2012.

ROZAS, J.; FERRER-MATA, A.; SÁNCHEZ-DELBARRIO, J. C.; GUIRAO-RICO, S.; LIBRADO, P.; RAMOS-ONSINS, S. E.; SÁNCHEZ-GRACIA, A. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. **Molecular biology and evolution**. v. 34, n. 12, p. 3299–3302, 2017.

SIGÉ, B. Nouveaux chiroptères de l'Oligocène moyen des phosphorites du Quercy, France. **Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre**. v. 310, n. 8, p. 1131–1137, 1990.

SIMMONS, N. B. Order Chiroptera. In: Wilson D. E, Reeder D. M, eds. **Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference**, 3rd edn. Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press. 2005. p. 312–529.

STEFANELLI, S.; CAPOTONDI, L.; CIARANFI, N. Foraminiferal record and environmental changes during the deposition of the Early–Middle Pleistocene sapropels in southern Italy. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 216, n. 1–2, p. 27–52, 2005.

STORCH, G.; SIGÉ, B.; HABERSETZER, J. *Tachypteron franzeni* n. gen., n. sp., earliest emballonurid bat from the Middle Eocene of Messel (Mammalia, Chiroptera). **Paläontologische Zeitschrift**. v. 76, n. 2, p. 189–199, 2002.

SUGANUMA, Y.; OKADA, M.; HEAD, M.; KAMEO, K.; HANEDA, Y.; HAYASHI, H.; IRIZUKI, T.; ITAKI, T.; IZUMI, K.; KUBOTA, Y.; NAKAZATO, H.; NISHIDA, N.; OKUDA, M.; SATOGUCHI, Y.; SIMON, Q.; TAKESHITA, Y. Formal ratification of the Global Boundary Stratotype Section and Point (GSSP) for the Chibanian Stage and Middle Pleistocene Subseries of the Quaternary System: the Chiba Section, Japan. **Episodes Journal of International Geoscience**. 2020.

TEELING, E. C.; SPRINGER, M. S.; MADSEN, O.; BATES, P.; O'BRIEN, S. J.; MURPHY, W. J. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. **Science**. v. 307, p. 580–584, 2005.

THOMSON, S. A.; PYLE, R. L.; AHYONG, S.; ALONSO-ZARAZAGA, M.; AMMIRATI, J.; ARAYA, J. F.; ASCHER, J. S.; AUDISIO, T. L.; AZEVEDO-SANTOS, V. M.; BAILLY, N.; BAKER, W. J.; BALKE, M.; BARCLAY, M. V. L.; BARRETT, R. L.; BENINE, R. C.; BICKERSTAFF, J. R. M.; BOUCHARD, P.; BOUR, R.; BOURGOIN, T.; BOYKO, C. B.; BREURE, A. S. H.; BROTHERS, D. J.; BYNG, J. W.; CAMPBELL, D.; CERÍACO, L. M. P.; CERNÁK, I.; CERRETTI, P.; CHANG, C-H.; CHO, S.; COPUS, J. M.; COSTELLO, M. J.; CSEH, A.; CSUZDI, C.; CULHAM, A.; D'ELÍA, G.; D'UDEKEM D'ACÓZ, C.; DANELIYA, M. E.; DEKKER, R.; DICKINSON, E. C.; DICKINSON, T. A.; VAN DIJK, P. P.; DIJKSTRA, K-D. B.; DIMA, B.; DMITRIEV, D. A.; DUISTERMAAT, L.; DUMBACHER, J. P.; EISERHARDT, W. L.; EKREM, T.; EVENHUIS, N. L.; FAILLE, A.; FERNÁNDEZ-TRIANA, J. L.; FIESLER, E.; FISHBEIN, M.; FORDHAM, B. G.; FREITAS, A. V. L.; FRIOL, N. R.; FRITZ, U.; FRØSLEV, T.; FUNK, V. A.; GAIMARI, S. D.; GARBINO, G. S. T.; GARRAFFONI, A. R. S.; GEML, J.; GILL, A. C.; GRAY, A.; GRAZZIOTIN, F. G.; GREENSLADE, P.; GUTIÉRREZ, E. E.; HARVEY, M. S.; HAZEVOET, C. J.; HE, K.; HE, X.; HELFER, S.; HELGEN, K. M.; VAN HETEREN, A. H.; HITA, GARCIA F.; HOLSTEIN, N.; HORVÁTH, M. K.; HOVENKAMP, P. H.; HWANG, W. S.; HYVÖNEN, J.; ISLAM, M. B.; IVERSON, J. B.; IVIE, M. A.; JAAFAR, Z.; JACKSON, M. D.; JAYAT, J. P.; JOHNSON, N. F.; KAISER, H.; KLITGÅRD, B. B.; KNAPP, D. G.; KOJIMA, J.; KÖLJALG, U.; KONTSCHÁN, J.; KRELL, F-T.; KRISAI-GREILHUBER, I.; KULLANDER, S.; LATELLA, L.; LATTKE, J. E.; LENCIONI, V.; LEWIS, G. P.; LHANO, M. G.; LUJAN, N. K.; LUKSENBURG, J. A.; MARIAUX, J.; MARINHO-FILHO, J.; MARSHALL, C. J.; MATE, J. F.; MCDONOUGH, M. M.; MICHEL, E.; MIRANDA, V. F. O.; MITROIU, M-D.; MOLINARI, J.; MONKS, S.; MOORE, A. J.; MORATELLI, R.; MURÁNYI, D.; NAKANO, T.; NIKOLAEVA, S.; NOYES, J.; OHL, M.; OLEAS, N. H.; ORRELL, T.; PÁLL-GERGELY, B.; PAPE, T.; PAPP, V.; PARENTI, L. R.; PATTERSON, D.; PAVLINOV, I. Y.; PINE, R. H.; POCZAI, P.; PRADO, J.; PRATHAPAN, D.; RABELER, R. K.; RANDALL, J. E.; RHEINDT, F. E.; RHODIN, A. G. J.; RODRÍGUEZ, S. M.; ROGERS, D. C.; ROQUE, F. O.; ROWE, K. C.; RUEDAS, L. A.; SALAZAR-BRAVO, J.; SALVADOR, R. B.; SANGSTER, G.; SARMIENTO, C. E.; SCHIGEL, D. S.; SCHMIDT, S.; SCHUELER, F. W.; SEGERS, H.; SNOW, N.; SOUZA-DIAS, P. G. B.; STALS, R.; STENROOS, S.; STONE, R. D.; STURM, C. F.; ŠTYS, P.; TETA, P.; THOMAS, D. C.; TIMM, R. M.; TINDALL, B. J.; TODD, J. A.; TRIEBEL, D.; VALDECASAS, A. G.; VIZZINI, A.; VORONTSOVA, M. S.; DE VOS, J. M.; WAGNER, P.; WATLING, L.; WEAKLEY, A.; WELTER-SCHULTES, F.; WHITMORE, D.; WILDING, N.; WILL, K.; WILLIAMS, J.; WILSON, K.; WINSTON, J. E.; WÜSTER, W.; YANEGA,

D.; YEATES, D. K.; ZAHER, H.; ZHANG, G.; ZHANG, Z-Q.; ZHOU, H-Z. Taxonomy based on science is necessary for global conservation. **PLoS Biol.** v. 16, n. 3, <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005075>, 2018.

TOBE, S. S.; KITCHENER, A. C.; LINACRE, A. M. Reconstructing mammalian phylogenies: a detailed comparison of the cytochrome b and cytochrome oxidase subunit I mitochondrial genes. **PloS one.** v. 5, n. 11, 2010.

TOPÁL, G. Tertiary and Early Quaternary remains of Corynorhinus and Plecotus from Hungary (Mammalia, Chiroptera). **Vertebrata Hungarica.** v. 23, p. 33–55, 1989.

VAUGHAN, T. A.; RYAN, J. M.; CZAPLEWSKI, N. J. **Mammalogy.** 1 ed. Jones & Bartlett Publishers. 2013.

WARREN, D. L.; GLOR, R. E.; TURELLI, M. ENMTools: a toolbox for comparative studies of environmental niche models. **Ecography.** v. 33, n. 3, p. 607–611, 2010.

WEKSLER, M. Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. **Bulletin of the American Museum of natural History.** v. 296, p. 1–149, 2006.

WIED-NEUWIED, A.P.M. **Reise nach Brasilien in den Jahren 1815, bis, 1817 (Travels in Brazil in the years 1815, 1816, 1817).** London : Printed for H. Colburn & Co ., 1820. p. 210–218.

ZWICKL, D. J. Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion (Doctoral dissertation). The University of Texas at Austin, 2006.

ANEXO A – LISTA DE HAPLÓTIPOS DE *RHYNCHONYCTERIS NASO* UTILIZADOS EM ESTE TRABALHO.

| Especie | População | Haplótipos | Longitude | Latitude | Nº Museu | Nº GenBank |
|-----------|-----------|------------|-----------|----------|--------------|------------|
| R_naso_1 | S33 | Hap_1 | -59.233 | 7.667 | ROM 98769 | JF455738 |
| R_naso_4 | S33 | Hap_1 | -59.233 | 7.667 | ROM 98770 | JF455739 |
| R_naso_2 | S30 | Hap_2 | -67.417 | 6.050 | ROM 107891 | JF447855 |
| R_naso_3 | S29 | Hap_3 | -76.608 | -1.108 | ROM 105537 | JF449154 |
| R_naso_68 | S11 | Hap_3 | -59.524 | 2.826 | ROM_119075 | JF455695 |
| R_naso_93 | S10 | Hap_3 | -58.633 | 1.400 | ROM_106582 | JF455723 |
| R_naso_5 | S23 | Hap_4 | -60.669 | 5.992 | ROM 108102 | JF455710 |
| R_naso_86 | S23 | Hap_4 | -60.669 | 5.992 | ROM_108104 | JF455715 |
| R_naso_6 | S9 | Hap_5 | -58.217 | 6.496 | ROM 112581 | JF455704 |
| R_naso_7 | S26 | Hap_6 | -57.300 | 5.167 | ROM 100444 | JF455736 |
| R_naso_98 | S20 | Hap_6 | -58.634 | 1.583 | ROM_106726 | JF455729 |
| R_naso_8 | S17 | Hap_7 | -58.880 | 4.754 | ROM 107264 | JF455718 |
| R_naso_9 | S10 | Hap_8 | -58.633 | 1.400 | ROM 106583 | JF455725 |
| R_naso_10 | S21 | Hap_9 | -59.300 | 3.750 | ROM 97939 | JF455741 |
| R_naso_26 | S8 | Hap_9 | -56.994 | 4.811 | ROM 117594 | EU096960 |
| R_naso_31 | S34 | Hap_9 | -58.734 | 4.731 | ROM_108965 | EF080673 |
| R_naso_33 | S34 | Hap_9 | -58.734 | 4.731 | ROM_108977 | EF080675 |
| R_naso_41 | S6 | Hap_9 | -56.904 | 4.529 | ROM_117106 | JF447724 |
| R_naso_45 | S19 | Hap_9 | -58.517 | 4.284 | ROM_111568 | JF455672 |
| R_naso_52 | S27 | Hap_9 | -59.010 | 4.750 | ROM_109220 | JF455679 |
| R_naso_55 | S1 | Hap_9 | -59.089 | 4.494 | ROM_109066 | JF455682 |
| R_naso_62 | S11 | Hap_9 | -59.524 | 2.826 | ROM_119038 | JF455689 |
| R_naso_69 | S25 | Hap_9 | -58.220 | 6.511 | ROM_113779 | JF455696 |
| R_naso_73 | S25 | Hap_9 | -58.220 | 6.511 | ROM_112618 | JF455700 |
| R_naso_96 | S20 | Hap_9 | -58.634 | 1.583 | ROM_106688 | JF455727 |
| R_naso_14 | S12 | Hap_10 | -82.250 | 8.35 | 20120716_33 | MG191904 |
| R_naso_15 | S12 | Hap_11 | -82.250 | 8.351 | 20120716_31 | MG191888 |
| R_naso_16 | S12 | Hap_11 | -82.250 | 8.35 | 20120716_26 | MG191880 |
| R_naso_17 | S28 | Hap_12 | -80.086 | 9.23 | 20120815_217 | MG191856 |
| R_naso_18 | S4 | Hap_13 | -80.025 | 9.22 | 20120816_175 | MG191846 |
| R_naso_19 | S12 | Hap_13 | -82.250 | 8.35 | 20120716_27 | MG191845 |
| R_naso_20 | S24 | Hap_14 | -88.652 | 17.764 | BCBF-203 | JF499035 |
| R_naso_21 | S24 | Hap_14 | -88.652 | 17.764 | BCBF-202 | JF499034 |
| R_naso_22 | S24 | Hap_14 | -88.652 | 17.764 | BCBF-201 | JF499033 |
| R_naso_23 | S24 | Hap_14 | -88.652 | 17.764 | BCBF-200 | JF499032 |
| R_naso_24 | S3 | Hap_15 | -76.611 | -0.822 | ROM 118841 | JF449155 |
| R_naso_25 | S5 | Hap_16 | -56.781 | 4.85 | ROM 117166 | EU096962 |
| R_naso_27 | S8 | Hap_16 | -56.994 | 4.81 | ROM 117600 | EU096956 |
| R_naso_29 | S7 | Hap_16 | -57.042 | 4.48 | ROM 116888 | JF447725 |
| R_naso_34 | S34 | Hap_16 | -58.734 | 4.731 | ROM_108980 | EF080676 |
| R_naso_35 | S5 | Hap_16 | -56.781 | 4.85 | ROM_117678 | EU096954 |
| R_naso_39 | S5 | Hap_16 | -56.781 | 4.85 | ROM_117165 | EU096961 |
| R_naso_42 | S7 | Hap_16 | -57.042 | 4.48 | ROM_116887 | JF447726 |
| R_naso_44 | S7 | Hap_16 | -57.042 | 4.48 | ROM_116918 | JF447728 |
| R_naso_47 | S19 | Hap_16 | -58.517 | 4.284 | ROM_111567 | JF455674 |

| | | | | | | |
|------------|-----|--------|---------|-------|------------|----------|
| R_naso_54 | S1 | Hap_16 | -59.089 | 4.494 | ROM_109183 | JF455681 |
| R_naso_59 | S34 | Hap_16 | -58.734 | 4.731 | ROM_108979 | JF455686 |
| R_naso_65 | S11 | Hap_16 | -59.524 | 2.826 | ROM_119093 | JF455692 |
| R_naso_67 | S15 | Hap_16 | -58.691 | 4.671 | ROM_115732 | JF455694 |
| R_naso_72 | S9 | Hap_16 | -58.217 | 6.496 | ROM_112582 | JF455699 |
| R_naso_75 | S32 | Hap_16 | -58.921 | 4.383 | ROM_111733 | JF455702 |
| R_naso_81 | S23 | Hap_16 | -60.650 | 6.050 | ROM_F39757 | JF455709 |
| R_naso_84 | S23 | Hap_16 | -60.669 | 5.992 | ROM_108103 | JF455713 |
| R_naso_92 | S17 | Hap_16 | -58.880 | 4.754 | ROM_107302 | JF455722 |
| R_naso_97 | S23 | Hap_16 | -60.669 | 5.992 | ROM_108099 | JF455728 |
| R_naso_99 | S23 | Hap_16 | -60.669 | 5.992 | ROM_108100 | JF455730 |
| R_naso_102 | S31 | Hap_16 | -59.100 | 3.917 | ROM_98094 | JF455733 |
| R_naso_105 | S26 | Hap_16 | -57.300 | 5.167 | ROM_100445 | JF455737 |
| R_naso_109 | S7 | Hap_16 | -57.042 | 4.48 | ROM_116965 | JQ601313 |
| R_naso_28 | S5 | Hap_17 | -56.781 | 4.853 | ROM_117685 | EU096955 |
| R_naso_30 | S34 | Hap_18 | -58.734 | 4.731 | ROM_108952 | EF080672 |
| R_naso_66 | S15 | Hap_18 | -58.691 | 4.671 | ROM_115733 | JF455693 |
| R_naso_32 | S34 | Hap_19 | -58.734 | 4.731 | ROM_108976 | EF080674 |
| R_naso_56 | S27 | Hap_19 | -59.010 | 4.750 | ROM_109211 | JF455683 |
| R_naso_60 | S34 | Hap_19 | -58.734 | 4.731 | ROM_108978 | JF455687 |
| R_naso_101 | S33 | Hap_19 | -59.233 | 7.667 | ROM_98796 | JF455732 |
| R_naso_36 | S5 | Hap_20 | -56.781 | 4.85 | ROM_117164 | EU096957 |
| R_naso_43 | S7 | Hap_20 | -57.042 | 4.48 | ROM_116919 | JF447727 |
| R_naso_37 | S5 | Hap_21 | -56.781 | 4.85 | ROM_117163 | EU096958 |
| R_naso_40 | S6 | Hap_22 | -56.904 | 4.53 | ROM_117095 | JF447723 |
| R_naso_46 | S25 | Hap_23 | -58.220 | 6.511 | ROM_112645 | JF455673 |
| R_naso_48 | S25 | Hap_23 | -58.220 | 6.511 | ROM_112624 | JF455675 |
| R_naso_49 | S25 | Hap_24 | -58.220 | 6.511 | ROM_112622 | JF455676 |
| R_naso_76 | S25 | Hap_24 | -58.220 | 6.511 | ROM_112623 | JF455703 |
| R_naso_50 | S34 | Hap_25 | -58.734 | 4.731 | ROM_108966 | JF455677 |
| R_naso_51 | S1 | Hap_26 | -59.089 | 4.494 | ROM_109152 | JF455678 |
| R_naso_53 | S1 | Hap_27 | -59.089 | 4.494 | ROM_109146 | JF455680 |
| R_naso_58 | S1 | Hap_27 | -59.089 | 4.494 | ROM_109205 | JF455685 |
| R_naso_57 | S1 | Hap_28 | -59.089 | 4.494 | ROM_109206 | JF455684 |
| R_naso_61 | S11 | Hap_29 | -59.524 | 2.826 | ROM_119039 | JF455688 |
| R_naso_63 | S15 | Hap_30 | -58.691 | 4.671 | ROM_115672 | JF455690 |
| R_naso_64 | S11 | Hap_31 | -59.524 | 2.826 | ROM_119129 | JF455691 |
| R_naso_70 | S25 | Hap_32 | -58.220 | 6.511 | ROM_113778 | JF455697 |
| R_naso_74 | S19 | Hap_33 | -58.517 | 4.284 | ROM_111610 | JF455701 |
| R_naso_88 | S10 | Hap_33 | -58.633 | 1.400 | ROM_106607 | JF455717 |
| R_naso_91 | S20 | Hap_33 | -58.634 | 1.583 | ROM_106712 | JF455721 |
| R_naso_103 | S31 | Hap_33 | -59.100 | 3.917 | ROM_98095 | JF455734 |
| R_naso_77 | S19 | Hap_34 | -58.517 | 4.284 | ROM_111595 | JF455705 |
| R_naso_78 | S13 | Hap_35 | -58.567 | 1.687 | ROM_106729 | JF455706 |
| R_naso_79 | S17 | Hap_36 | -58.880 | 4.754 | ROM_107370 | JF455707 |
| R_naso_80 | S13 | Hap_37 | -58.567 | 1.687 | ROM_106730 | JF455708 |
| R_naso_82 | S10 | Hap_38 | -58.633 | 1.400 | ROM_106637 | JF455711 |
| R_naso_83 | S13 | Hap_39 | -58.567 | 1.687 | ROM_106731 | JF455712 |
| R_naso_85 | S10 | Hap_40 | -58.633 | 1.400 | ROM_106638 | JF455714 |
| R_naso_87 | S14 | Hap_41 | -58.567 | 1.750 | ROM_106552 | JF455716 |

| | | | | | | |
|------------|-----|--------|---------|-------|------------|----------|
| R_naso_89 | S17 | Hap_42 | -58.880 | 4.754 | ROM_107265 | JF455719 |
| R_naso_90 | S18 | Hap_42 | -58.702 | 4.635 | ROM_107125 | JF455720 |
| R_naso_94 | S17 | Hap_43 | -58.880 | 4.754 | ROM_107404 | JF455724 |
| R_naso_95 | S10 | Hap_44 | -58.633 | 1.400 | ROM_106584 | JF455726 |
| R_naso_100 | S31 | Hap_45 | -59.100 | 3.917 | ROM_98093 | JF455731 |
| R_naso_104 | S2 | Hap_46 | -58.867 | 4.383 | ROM_98016 | JF455735 |
| R_naso_106 | S22 | Hap_47 | -59.717 | 3.267 | ROM_97821 | JF455740 |
| R_naso_107 | S16 | Hap_48 | -58.776 | 4.494 | ROM_119819 | JF459272 |
| R_naso_108 | S16 | Hap_48 | -58.776 | 4.494 | ROM_119801 | JF459273 |

Legenda: Os números que seguem os nomes das espécies correspondem aos identificadores únicos.

Fonte: Autor

ANEXO B – VALORES DE DIFERENCIAÇÃO GENÉTICA ENTRE OS PARES (Φ_{ST}) ENTRE AS 3 POPULAÇÕES DE *RHYNCHONYCTERIS NASO* SUGERIDAS POR SAMOVA.

| | Belize (S24) | Panamá (S4,S12,S28) | Cis-Andino |
|---------------------|--------------|---------------------|------------|
| Belize (S24) | | 0.01 | 0.00 |
| Panamá (S4,S12,S28) | 0.83 | | 0.00 |
| Cis-Andino | 0.92 | 0.91 | |

Legenda: Valores abaixo da diagonal são distâncias. Valores acima da diagonal são os valores P .

Fonte: Autor

ANEXO C – DISTÂNCIA GENÉTICA INTERESPECÍFICA DO GENE *COI* DE EMBALONURÍDEOS, KIMURA 2 PARÂMETROS. VALORES ACIMA DA DIAGONAL REPRESENTAM O ERRO ESTÂNDAR.

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 |
|--|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 1. <i>Balantiopteryx_io</i> | | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.03 | 0.02 |
| 2. <i>Balantiopteryx_plicata</i> | 0.20 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.03 | 0.02 |
| 3. <i>Centronycteris_maximiliani</i> | 0.28 | 0.23 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 4. <i>Cormura_brevirostris</i> | 0.26 | 0.25 | 0.21 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.03 | 0.02 |
| 5. <i>Cyttarops_alecto</i> | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.25 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 6. <i>Diclidurus_albus</i> | 0.22 | 0.21 | 0.25 | 0.25 | 0.21 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 7. <i>Diclidurus_isabellus</i> | 0.25 | 0.24 | 0.23 | 0.24 | 0.20 | 0.15 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 8. <i>Peropteryx_kappleri</i> | 0.24 | 0.22 | 0.19 | 0.24 | 0.21 | 0.22 | 0.24 | | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 9. <i>Peropteryx_leucoptera</i> | 0.24 | 0.22 | 0.24 | 0.23 | 0.24 | 0.23 | 0.24 | 0.20 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.03 | 0.02 |
| 10. <i>Peropteryx_macrootis</i> | 0.22 | 0.20 | 0.19 | 0.22 | 0.23 | 0.21 | 0.23 | 0.08 | 0.20 | | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 11. <i>Peropteryx_pallidoptera</i> | 0.22 | 0.21 | 0.22 | 0.23 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.15 | 0.21 | 0.15 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 12. <i>Peropteryx_trinitatis</i> | 0.24 | 0.21 | 0.19 | 0.24 | 0.21 | 0.22 | 0.23 | 0.08 | 0.20 | 0.07 | 0.16 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 13. <i>Rhynchonycteris_naso_cis-Andino</i> | 0.23 | 0.21 | 0.24 | 0.26 | 0.21 | 0.24 | 0.24 | 0.21 | 0.23 | 0.22 | 0.21 | 0.20 | | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 14. <i>Rhynchonycteris_naso_trans-Andino</i> | 0.22 | 0.20 | 0.24 | 0.26 | 0.21 | 0.23 | 0.25 | 0.21 | 0.23 | 0.21 | 0.22 | 0.21 | 0.11 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 15. <i>Saccopteryx_bilineata</i> | 0.23 | 0.20 | 0.19 | 0.22 | 0.21 | 0.23 | 0.24 | 0.20 | 0.19 | 0.21 | 0.19 | 0.22 | 0.19 | 0.21 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 16. <i>Saccopteryx_canescens</i> | 0.26 | 0.27 | 0.21 | 0.22 | 0.24 | 0.23 | 0.23 | 0.23 | 0.22 | 0.27 | 0.22 | 0.24 | 0.22 | 0.23 | 0.19 | | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 17. <i>Saccopteryx_gymnura</i> | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.25 | 0.23 | 0.23 | 0.25 | 0.21 | 0.23 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.23 | 0.16 | 0.20 | | 0.02 | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 18. <i>Saccopteryx_leptura</i> | 0.23 | 0.23 | 0.21 | 0.24 | 0.20 | 0.21 | 0.22 | 0.22 | 0.23 | 0.24 | 0.20 | 0.25 | 0.20 | 0.21 | 0.16 | 0.20 | 0.18 | | 0.03 | 0.02 | 0.02 |
| 19. <i>Emballonura_beccarii</i> | 0.28 | 0.25 | 0.24 | 0.26 | 0.26 | 0.26 | 0.28 | 0.24 | 0.25 | 0.21 | 0.25 | 0.23 | 0.23 | 0.23 | 0.23 | 0.28 | 0.25 | 0.24 | | 0.03 | 0.03 |
| 20. <i>Emballonura_raffrayana</i> | 0.27 | 0.27 | 0.25 | 0.28 | 0.24 | 0.23 | 0.26 | 0.25 | 0.26 | 0.24 | 0.24 | 0.25 | 0.25 | 0.24 | 0.25 | 0.24 | 0.23 | 0.23 | 0.24 | | 0.03 |
| 21. <i>Taphozous_longimanus</i> | 0.24 | 0.25 | 0.28 | 0.25 | 0.23 | 0.27 | 0.28 | 0.24 | 0.26 | 0.27 | 0.25 | 0.26 | 0.26 | 0.24 | 0.25 | 0.27 | 0.26 | 0.24 | 0.30 | 0.27 | |

Fonte: Autor

ANEXO D – DISTÂNCIA GENÉTICA INTERESPECÍFICA DO GENE *COI* DE EMBALONURÍDEOS, P-DISTANCE. VALORES ACIMA DA DIAGONAL REPRESENTAM O ERRO ESTÂNDAR.

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | |
|--|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| 1. <i>Balantiopteryx_io</i> | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 2. <i>Balantiopteryx_plicata</i> | 0.17 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 3. <i>Centronycteris_maximiliani</i> | 0.23 | 0.19 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 4. <i>Comura_brevirostris</i> | 0.21 | 0.21 | 0.18 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 5. <i>Cyttarops_alecto</i> | 0.19 | 0.19 | 0.18 | 0.21 | | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 6. <i>Diclidurus_albus</i> | 0.19 | 0.18 | 0.21 | 0.21 | 0.17 | | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 7. <i>Diclidurus_isabellus</i> | 0.21 | 0.20 | 0.19 | 0.20 | 0.17 | 0.13 | | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 8. <i>Peropteryx_kappleri</i> | 0.20 | 0.19 | 0.17 | 0.20 | 0.18 | 0.19 | 0.20 | | 0.02 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 9. <i>Peropteryx_leucoptera</i> | 0.20 | 0.18 | 0.20 | 0.19 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.17 | | 0.01 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 10. <i>Peropteryx_macrotis</i> | 0.19 | 0.17 | 0.17 | 0.19 | 0.19 | 0.18 | 0.20 | 0.08 | 0.17 | | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 11. <i>Peropteryx_pallidoptera</i> | 0.19 | 0.18 | 0.19 | 0.19 | 0.17 | 0.18 | 0.17 | 0.13 | 0.17 | 0.14 | | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 12. <i>Peropteryx_trinitatis</i> | 0.20 | 0.18 | 0.17 | 0.20 | 0.18 | 0.19 | 0.20 | 0.07 | 0.17 | 0.07 | 0.14 | | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 13. <i>Rhynchonycteris_naso_cis-Andino</i> | 0.19 | 0.18 | 0.20 | 0.22 | 0.18 | 0.20 | 0.20 | 0.18 | 0.19 | 0.19 | 0.18 | 0.17 | | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 14. <i>Rhynchonycteris_naso_trans-Andino</i> | 0.19 | 0.17 | 0.20 | 0.22 | 0.18 | 0.20 | 0.21 | 0.18 | 0.19 | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.10 | | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 15. <i>Saccopteryx_bilineata</i> | 0.19 | 0.18 | 0.17 | 0.19 | 0.18 | 0.19 | 0.20 | 0.17 | 0.17 | 0.18 | 0.17 | 0.18 | 0.17 | 0.18 | | 0.01 | 0.01 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 16. <i>Saccopteryx_canescens</i> | 0.21 | 0.22 | 0.18 | 0.19 | 0.21 | 0.19 | 0.20 | 0.20 | 0.18 | 0.22 | 0.19 | 0.20 | 0.19 | 0.19 | 0.16 | | 0.02 | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 17. <i>Saccopteryx_gymnura</i> | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.21 | 0.19 | 0.19 | 0.21 | 0.18 | 0.19 | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.20 | 0.14 | 0.17 | | 0.01 | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 18. <i>Saccopteryx_leptura</i> | 0.19 | 0.19 | 0.18 | 0.20 | 0.17 | 0.18 | 0.19 | 0.19 | 0.19 | 0.20 | 0.18 | 0.21 | 0.17 | 0.18 | 0.14 | 0.17 | 0.16 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 19. <i>Emballonura_beccarii</i> | 0.23 | 0.21 | 0.20 | 0.21 | 0.22 | 0.21 | 0.23 | 0.20 | 0.21 | 0.18 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.23 | 0.21 | 0.20 | | 0.02 | 0.02 | 0.02 |
| 20. <i>Emballonura_raffrayana</i> | 0.22 | 0.22 | 0.21 | 0.23 | 0.20 | 0.20 | 0.22 | 0.21 | 0.22 | 0.20 | 0.20 | 0.21 | 0.21 | 0.20 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | | 0.02 | 0.02 |
| 21. <i>Taphozous_longimanus</i> | 0.20 | 0.21 | 0.23 | 0.21 | 0.20 | 0.22 | 0.23 | 0.21 | 0.22 | 0.22 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.20 | 0.21 | 0.22 | 0.22 | 0.20 | 0.24 | 0.23 | | 0.02 |

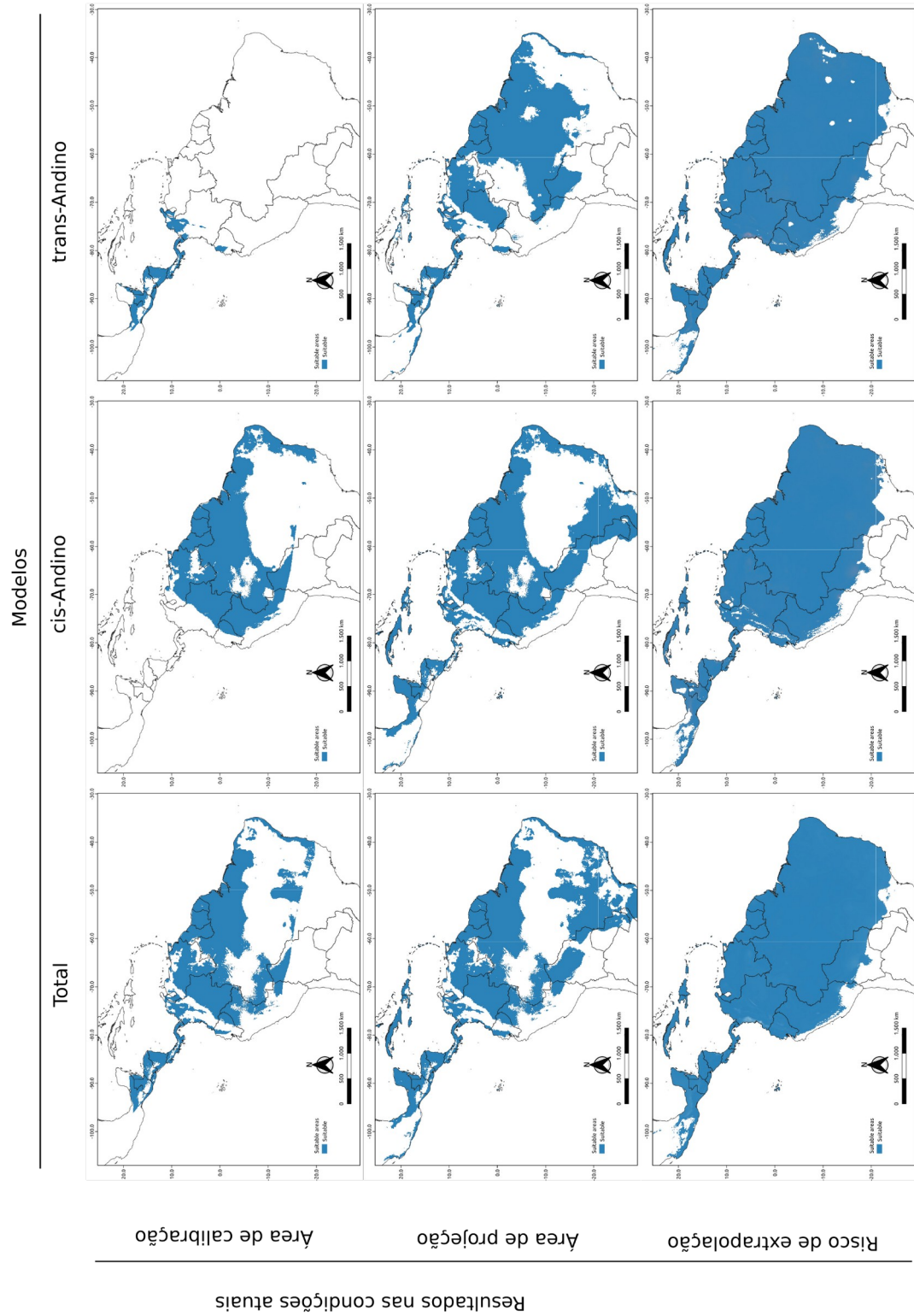
Fonte: Autor

ANEXO E – DISTÂNCIA GENÉTICA INTRAESPECÍFICA DE EMBALONURÍDEOS DO GENE COI, MODELO K2P.

| Espece | Divergência de sequência | Erro padrão |
|-----------------------------------|--------------------------|-------------|
| <i>Balantiopteryx io</i> | 0 | 0 |
| <i>Balantiopteryx plicata</i> | 0.00 | 0.00 |
| <i>Centronycteris maximiliani</i> | 0.00 | 0.00 |
| <i>Cormura brevirostris</i> | 0.06 | 0.01 |
| <i>Cyttarops alecto</i> | 0.04 | 0.01 |
| <i>Diclidurus albus</i> | 0.04 | 0.01 |
| <i>Diclidurus isabellus</i> | 0.00 | 0.00 |
| <i>Peropteryx kappleri</i> | 0.00 | 0.00 |
| <i>Peropteryx leucoptera</i> | 0.01 | 0.00 |
| <i>Peropteryx macrotis</i> | 0.03 | 0.00 |
| <i>Peropteryx trinitatis</i> | 0.00 | 0.00 |
| <i>Rhynchonycteris naso</i> | 0.03 | 0.00 |
| <i>Saccopteryx bilineata</i> | 0.06 | 0.01 |
| <i>Saccopteryx canescens</i> | 0.02 | 0.01 |
| <i>Saccopteryx gymnura</i> | 0.00 | 0.00 |
| <i>Saccopteryx leptura</i> | 0.01 | 0.00 |
| <i>Emballonura beccarii</i> | 0.04 | 0.01 |
| <i>Emballonura raffrayana</i> | 0.09 | 0.01 |

Fonte: Autor

ANEXO F – RESUMO DA MODELAGEM DE NICHO ECOLÓGICO E RESULTADOS DE RISCO DE EXTRAPOLAÇÃO PARA *RHYNCHONYCTERIS NASO*.



Fonte: Autor