

FORÇA DE MORDIDA E ECOMORFOLOGIA EM MORCEGOS: META-
ANÁLISE E VALIDAÇÃO

ISABELA ALVES MANHÃES

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY
RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
JULHO DE 2016

FORÇA DE MORDIDA E ECOMORFOLOGIA EM MORCEGOS: META-ANÁLISE E VALIDAÇÃO

ISABELA ALVES MANHÃES

Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia, da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Leandro Rabello Monteiro

Campos dos Goytacazes - RJ

Julho de 2016

FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do Centro de Biociências e Biotecnologia
da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro

647 / 2016

Manhães, Isabela Alves

Força de mordida e ecomorfologia em morcegos: meta-análise e
validação / Isabela Alves Manhães. -- Campos dos Goytacazes, 2016.
x, 34 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) –
Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Centro de
Biociências e Biotecnologia. Laboratório de Ciência Animal.

Área de concentração: Ecologia de organismos

Orientador: Monteiro, Leandro Rabello

Bibliografia: f. 31-34

1. Força de mordida 2. Meta-análise 3. Filostomídeos 4. Evolução
I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro II. Título

599.4
M277f

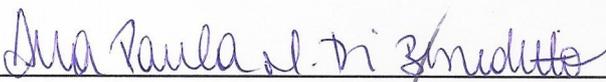
FORÇA DE MORDIDA E ECOMORFOLOGIA EM MORCEGOS: META-ANÁLISE E VALIDAÇÃO

ISABELA ALVES MANHÃES

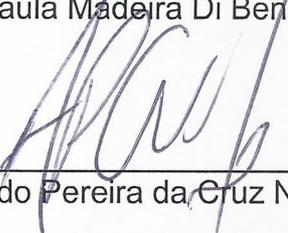
Dissertação apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia, da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em 14/07/2016

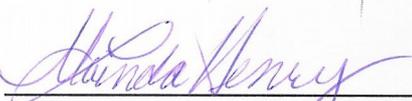
Comissão Examinadora:



Dr.^a Ana Paula Madeira Di Benedetto (UENF-CBB-LCA)



Dr. Ariovaldo Pereira da Cruz Neto (UNESP - Rio Claro)



Dr.^a Malinda Dawn Henry (UFRJ)



Dr. Leandro Rabello Monteiro

(orientador)

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador, Leandro Rabello Monteiro, pela oportunidade concedida, aprendizado proporcionado, paciência, disponibilidade e por sempre ter acreditado no meu potencial.

À minha família por estar sempre ao meu lado me dando todo o carinho e suporte necessários.

Ao corpo docente do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais por terem contribuído com a minha formação.

Aos membros da banca pelas valiosas contribuições.

Ao Laboratório de Ciências Ambientais da UENF pelo suporte logístico.

Ao A. L. Peracchi (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro), M. de Vivo (Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brazil), e N. B. Simmons (American Museum of Natural History, EUA) por permitir o acesso a espécimes sob seus cuidados, a J. Barros e E. Westwig pela assistência na busca por espécimes em suas respectivas instituições.

Aos meus companheiros e amigos de grupo de pesquisa, Breno Mellado, Isabelle Isis Moura, Lucas Carneiro, por todo o apoio em cada fase importante que passei no mestrado, companheirismo e pela troca de experiências.

Ao pós-doutorando do grupo de pesquisa, Marcelo Rodrigues Nogueira, que além da contribuição direta com o trabalho, também sempre se mostrou solícito em auxiliar na minha trajetória.

Aos meus queridos amigos, Christian Ossola, Larissa Teixeira, Karen Figueiredo e Jivago Medeiros, pelo apoio incondicional que sempre me deram e que foi fundamental em mais essa etapa da minha vida.

Ao meu namorado, Marco Antonio, por compreender o momento, pelo apoio e auxílio nos momentos de estudo.

Aos meus amigos da UENF que me acompanham desde a graduação e estão sempre torcendo pelo meu sucesso.

À FAPERJ e CNPq pelo fomento ao projeto de L. R. Monteiro. À PNPd/CAPES pelo fomento concedido a M. R. Nogueira.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

SUMÁRIO

RESUMO.....	VII
ABSTRACT.....	IX
1 INTRODUÇÃO.....	1
1.1 Grupo dos Phyllostomidae.....	3
2 OBJETIVOS.....	3
3 METODOLOGIA.....	4
4 RESULTADOS.....	14
5 DISCUSSÃO.....	23
6 CONCLUSÕES.....	30
7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	31

RESUMO

Medições de força de mordida são relevantes para a performance funcional e fornecem conhecimentos sobre ecologia e evolução de vertebrados. Morcegos filostomídeos são um sistema modelo bom para estudos ecomorfológicos de força de mordida porque suas comunidades são ricas em espécies com dietas diversificadas que acarretam variabilidade de força de mordida no qual o processo de evolução pode atuar e os animais são facilmente capturados e manuseados. Pesquisadores são cuidadosos com a padronização dentro de estudos para garantir validade interna (precisão experimental), mas diferenças no padrão metodológico para medição de forças de mordida em animais vivos poderia diminuir a validade externa (generalização) dos resultados. Neste estudo, reunimos dados de força de mordida publicados, onde as mesmas espécies foram medidas por diferentes pesquisadores utilizando diferentes equipamentos em diferentes localidades, e adicionamos nossas próprias estimativas de força de mordida *in vivo* para realizar uma meta-análise, avaliar a heterogeneidade estatística dos resultados e examinar possíveis causas de diferenças entre estudos. As medições combinadas de força de mordida *in vivo* foram comparadas à força de mordida estimada a partir de imagens de crânios de espécimes de coleção (modelo de Thomason) para verificar tendências do modelo e validar suas estimativas. Os resultados mostraram que medições de força de mordida *in vivo* foram estatisticamente heterogêneas, particularmente para as espécies com quatro ou mais estimativas publicadas. Medições de massa corporal também foram heterogêneas, mas a variação de tamanho não pode explicar as diferenças experimentais na força de mordida dentro de espécies. Força de mordida *in vivo* e estimada são explicadas por massa corporal

e dieta. Para a mesma massa corporal, frugívoros têm mordidas mais fortes que insetívoros, que por sua vez são mais fortes que nectarívoros. O tipo de sensor utilizado para medição da força de mordida também não explicou a variação entre estudos. As diferenças aleatórias entre estudos não comprometeram a validade externa porque em uma escala evolutiva, a variância média dentro das espécies (incluindo aquelas com maior heterogeneidade) é menor do que 10% da variância entre espécies. Portanto, a interpretação biológica dos resultados não é afetada pela heterogeneidade experimental. Estimativas de força de mordida usando espécimes de coleção foram validadas como preditores não tendenciosos de força de mordida *in vivo* por regressão, e o padrão macroevolutivo de variação entre especializações alimentares foi consistente entre estimativas, sugerindo validade externa razoável para ambas as medições de força de mordida (baseadas em modelo e *in vivo*) em uma escala evolutiva.

ABSTRACT

Bite force measurements are relevant to functional performance and provide insights about ecology and evolution of vertebrates. Phyllostomid bats are a good model system for ecomorphological studies of bite force because communities are species rich, with diversified diets that promote variation in bite force upon which evolutionary forces may act, and the animals are easy to capture and handle. Investigators are careful with standardization within studies to ensure internal validity (experimental precision), but differences in experimental setups for measuring bite forces in live animals could decrease external validity (generalization) of results. We assembled published, and added our own, estimates of *in vivo* bite forces where the same species were measured by different investigators using different setups in different locations, to perform a meta-analysis, assess the statistical heterogeneity of results and examine possible causes of among-study differences. We also compared the combined measurements of *in vivo* bite force to estimated bite forces from skull pictures of museum specimens (dry skull model) to check for biases and validate the estimates. The results showed that *in vivo* bite force measurements were statistically heterogeneous, particularly for the species with 4 or more published estimates. Body mass measurements were also heterogeneous but size could not explain the experimental differences in bite force within species. Estimated and *in vivo* bite force were explained by body mass and diet. For the same body mass, frugivorous have stronger bite forces than insectivorous, which are stronger than nectarivorous. Type of sensor used also did not explain the among-study variation. The random differences among studies did not, however, compromise external validity, because at an evolutionary scale, variation within species (including that due to heterogeneity) is

less than 10% of variation among species. Therefore, the biological interpretation of results is not affected by experimental heterogeneity. Estimates of bite force using museum specimens were validated as unbiased predictors of *in vivo* bite forces via regression, and the macroevolutionary pattern of variation among dietary specializations was consistent among estimates, suggesting reasonable external validity for both model and *in vivo* measurements of bite force at an evolutionary scale.

1 INTRODUÇÃO

Força de mordida é uma medição de performance funcional com muitas implicações para a ecologia e evolução de vertebrados (Anderson; McBrayer; Herrel, 2008). Em mamíferos, essa variável tem sido utilizada para estudar tendências ecomorfológicas e padrões macroevolutivos (Carnivora - Christiansen; Adolfssen, 2005; Mammalia, 39 táxons - Wroe; McHenry; Thomason, 2005; Carnivora - Christiansen; Wroe, 2007; Phyllostomidae - Nogueira; Peracchi; Monteiro, 2009; Phyllostomidae - Dumont et al., 2014), partição de nicho trófico dentro de comunidades (Aguirre et al., 2002; Aguirre et al., 2003), adaptações funcionais e comportamentais em determinadas espécies associadas à dieta (Dumont et al., 2009; Santana; Dumont, 2009) e escavação de abrigos (Santana; Dumont, 2011). Especializações alimentares associadas a mudanças de força de mordida são consideradas as principais responsáveis pela divergência entre espécies dentro de algumas das ordens de mamíferos mais diversas morfologicamente e ecologicamente, tais como Carnivora e Chiroptera (Christiansen; Wroe, 2007; Monteiro; Nogueira, 2011; Dumont et al., 2012).

Embora popular como medida de performance funcional do aparato trófico, a força de mordida não é sempre fácil de se mensurar em animais vivos. Morcegos filostomídeos são um excelente modelo porque suas comunidades são ricas em espécies, particularmente em baixas latitudes nos Neotrópicos (Stoner, 2005; Stevens, 2014), indivíduos são relativamente fáceis de capturar e manipular (Kunz; Hodgkinson; Weise, 2009), e há grandes diferenças ecológicas e de forma entre espécies (Monteiro; Nogueira, 2011). A maioria dos estudos tenta padronizar procedimentos para medir força de mordida, a fim de maximizar a validade interna

(i.e. precisão experimental) de seus resultados, mas existe preocupação com a validade externa, definida como a habilidade de se generalizar e aplicar resultados a outras comunidades ou populações (Green; Glasgow, 2006). Por conta de diferenças em equipamentos de medição, veja Aguirre et al. (2002) e Freeman; Lemen (2008) como exemplos, muitos pesquisadores irão mensurar as espécies que estudam novamente, ao invés de confiar em medições publicadas. Um número suficiente de estudos foi publicado de modo que é possível utilizar um método meta-analítico para avaliar a heterogeneidade estatística de resultados e se as diferenças experimentais devem ser uma preocupação para validade externa.

Como uma alternativa para medir forças de mordida *in vivo*, um número de modelos têm sido propostos para prever forças de mordida a partir de caracteres morfológicos extraídos de espécimes de coleção (Freeman; Lemen, 2010). Muitos deles dependem de áreas seccionais fisiológicas (PCSA – *physiological cross-sectional areas*) de músculos responsáveis pela mastigação, o que requer a dissecação de espécimes frescos (Herrel et al., 2008; Davis et al., 2010; Santana; Dumont; Davis, 2010). Outros modelos estimam a força de mordida a partir de crânios (modelos craniométricos) calculando áreas de músculos a partir de espaços que os delimitavam em vida, tais como o modelo de viga de Thomason (1991), ou assumindo que força de mordida é proporcional a resistência óssea, como o modelo mandibular de Freeman; Lemen (2010). Os modelos craniométricos permitem o acesso de informações em grandes bancos de dados armazenados em coleções de museus, mas por conta da imprecisão anatômica em se aproximar áreas de músculos por delimitações do crânio, foram observadas estimativas tendenciosas de forças de mordida (Ellis et al., 2008). A evidência do viés das estimativas não é, entretanto, consistente para todos grupos e padrões experimentais de validação de

modelo (Davis et al., 2010), e a questão merece uma análise mais aprofundada.

1.1 Grupo dos Phyllostomidae

A família Phyllostomidae possui atualmente 56 gêneros e mais de 160 espécies de morcegos (Baker et al., 2012). Este clado apresenta a maior diversidade ecológica e morfológica dentre os mamíferos. Suas especializações alimentares incluem sanguivoria, insetivoria, frugivoria, nectarivoria, carnivoria e onivoria (Baker et al., 2012). Estudos sugerem que a maior parte da diversificação morfológica em filostomídeos tenha acontecido ao longo de um eixo no qual os extremos apresentam máximos e mínimos de força de mordida (focinhos curtos e compridos, respectivamente). Isso influenciaria uma solução de compromisso em que a especialização para dietas com itens mais duros, como frutos mais rígidos ou insetos com quitina, é incompatível com a exploração de flores para obtenção de néctar e pólen, e *vice versa* (Nogueira; Peracchi; Monteiro, 2009; Monteiro; Nogueira, 2010; Monteiro; Nogueira, 2011). A força de mordida parece então ter sido relevante como força motriz na evolução dos morcegos filostomídeos, mas o número de ótimos adaptativos de força e tamanho, assim como as principais tendências ecomorfológicas, ainda precisam ser avaliados com amostras filogeneticamente inclusivas.

2 OBJETIVOS

Os objetivos deste estudo foram (1) realizar uma meta-análise de medições de força de mordida *in vivo* em morcegos filostomídeos (como um sistema modelo) para avaliar a heterogeneidade estatística das medições e sua relação com diferenças experimentais; (2) comparar estimativas de forças de mordida

combinadas pela meta-análise para procurar por tendências e validar o modelo craniométrico de Thomason (1991) em um contexto macroevolutivo; (3) comparar medições de força de mordida estimadas pelo modelo combinadas ao comprimento do crânio de morcegos filostomídeos identificando grupos ecológicos relacionados à dieta.

3 METODOLOGIA

Os dados morfológicos básicos deste estudo foram obtidos de imagens de crânios de morcegos em um banco de dados utilizado em estudos anteriores (Nogueira; Peracchi; Monteiro, 2009; Monteiro; Nogueira, 2010; Monteiro; Nogueira, 2011; Monteiro, 2013). O banco de dados original é composto por 49 gêneros e 59 espécies de morcegos filostomídeos (487 espécimes), com vistas dorsal, lateral e ventral cranianas, e lateral mandibular. Para a meta-análise foram utilizadas 27 espécies, 25 que possuíam forças de mordida *in vivo* publicadas, e duas que foram registradas pela primeira vez neste estudo. As forças de mordida *in vivo* da meta-análise foram comparadas com as forças de mordida que foram estimadas no presente estudo a partir de imagens utilizando o modelo craniométrico de Thomason (1991). Na Tabela 1 é mostrado o tamanho das amostras utilizadas para cada espécie, assim como um resumo das forças de mordida publicadas.

Tabela 1: Variáveis ecológicas, funcionais e de tamanho para morcegos filostomídeos. Valores são médias, desvios padrão (em parênteses)_ e tamanhos amostrais [em colchetes]. **CC** – média do comprimento do crânio, **FMest** – forças de mordida estimadas (Thomason, 1991), **FMiv Publicado** – máximo de força de mordida medida *in vivo* para cada estudo, separado por ;, **Fmiv** – médias ponderadas para forças de mordida *in vivo* (pelo inverso da variância), **I² FMiv** – heterogeneidade estatística para FMiv, **FMiCiv** – intervalo de confiança de 95% para FMiv, **I² MC** – heterogeneidade estatística para massa corporal, **MC** – massa corporal, **Dieta** – item alimentar principal, **Ref** – Referências: 1 - Aguirre et al. (2002), 2 - Dumont; Herrel (2003), 3 - Santana; Dumont (2009), 4 - Freeman and Lemen (2010), 5 - Santana (2016), 6 - Presente estudo, listado na mesma ordem que a coluna FMiv Publicado.

Espécies	CC (mm)	FMest (N)	FMiv Publicado (N)	FMiv (N)	I ² iFMiv(%)	FMiCiv (N)	MC (g)	I ² MC(%)	Dieta	Ref
<i>Anoura geoffroyi</i>	24.72 (0.60)	6.92(0.25)[2]	2.7(1.17)[2]; 4.89[1]	3.43(1.17)	-	0.00 - 8.46	16.00	-	Nec	4;6
<i>Artibeus jamaicensis</i>	-	-	24.96(8.53)[29]; 19.2(6.37)[5]; 18.9(5.18)[196]; 16.4(2.36)[9]; 17.34(3.17)[2]	19.31(1.56)	90.02	16.26 - 22.36	49.19(2.37)	45.32	Frug	1;2;3;4,5
<i>Artibeus lituratus</i>	32.77 (0.94)	18.99 (0.54)[5]	48.8(6.2)[4]; 32[1]; 30.42(7.60)[10]	39.51(9.19)	95.45	21.49 - 57.52	67.64	-	Frug	4;5;6
<i>Artibeus obscurus</i>	29.52 (0.59)	17.60 (1.18)[5]	20.89(9.08)[6]	20.89	-	13.62 - 28.15	37.3(1.05)	-	Frug	6
<i>Carollia perspicillata</i>	22.04 (0.49)	9.16 (0.52)[5]	6.65(2.47)[2]; 4.4(1.06)[10]; 8.6(5.24)[63]; 5.6(1.69)[16]	6.21(1.06)	91.76	4.28 - 8.15	17.97(0.14)	0	Frug	1;2;3;4
<i>Centurio senex</i>	18.56 (0.54)	8.18 (0.57)[5]	10.9(2.55)[9]; 4.10[1]	10.9 (0.85)	-	9.23 - 12.57	18.4.	-	Frug	3;5
<i>Chiroderma villosum</i>	25.99 (0.95)	12.02 (1.21)[5]	10.64[1]; 10.1(1.12)[8]; 11.01 [1]	10.24(0.40)	-	9.29 - 11.19	22.50	-	Frug	3;4;6
<i>Dermanura gnoma</i>	19.67 (0.23)	5.49 (0.50)[5]	11.86[1]	11.86	-	-	15.00	-	Frug	6
<i>Desmodus rotundus</i>	25.00 (0.58)	8.18 (0.66)[5]	8.60(0.42)[2]; 6.18(2.60)[2]	8.07(1.00)	40.78	6.11 - 10.03	38.06(3.15)	81.17	Sang	1;6
<i>Erophylla sezekorni</i>	25.32 (0.75)	5.35 (0.44)[5]	2.8(0.96)[6]	2.80(0.96)	-	0.33 - 5.27	16.90	-	Nec	2
<i>Glossophaga soricina</i>	20.54 (0.42)	3.73 (0.36)[5]	2.25(0.42)[6]; 1.37(0.39)[10]; 2.4(5.24)[6]; 1.8(0.54)[5]	1.81(0.26)	80.02	1.29 - 2.32	10.46(0.92)	85.19	Nec	1;2;3;4
<i>Lamproncyteris brachiotis</i>	22.66 (1.16)	4.78 (0.53)[2]	7.60[1]; 7.67[1]	7.63(0.02)	-	7.38 - 7.88	12.50	-	Ins	5;6
<i>Lophostoma brasiliense</i>	19.47 (0.49)	4.37 (0.41)[5]	9.4(5.24)[4]; 6.98(2.53)[11]	7.160.73)	0.00	5.73 - 8.61	8.92(0.54)	0	Ins	3;5
<i>Microncyteris minuta</i>	19.54 (0.19)	3.36 (0.32)[4]	2.18(0.34)[5]; 2.2[1]	2.18(0.15)	-	1.88 - 2.48	7.50	-	Ins	1;4
<i>Mimon crenulatum</i>	21.09 (0.39)	5.49 (0.51)[4]	6.96(1.21)[5];6.8(5.88)[6]; 9.72(1.75)[2]	7.84(1.02)	53.66	5.83 - 9.85	15.34(0.86)	61.03	Ins	1;3;5
<i>Monophyllus redmani</i>	21.78 (0.18)	4.16 (0.35)[5]	1.4(0.01)[2]	1.40	-	1.27 - 1.55	13.00	-	Nec	2
<i>Phyloderma stenops</i>	34.65 (0.28)	15.15 (0.35)[2]	13.4(5.24)[4]	13.40(5.24)	-	0.00 - 30.10	48.00	-	Ins	3
<i>Phyllostomus elongatus</i>	30.21 (1.35)	12.40 (1.21)[4]	14.78(5.91)[5]; 13(5.85)[10]	13.58(1.52)	0.00	10.62 - 16.56	34.57	0	Ins	1;3
<i>Phyllostomus hastatus</i>	38.82 (1.45)	21.96 (2.61)[4]	#68(1.99)[3]; 24.9(5.07)[9]; 32.5(5.25)[22]; 22.75(8.42)[6]	27.21(3.04)	87.60	21.25 - 33.17	99.04(11.18)	98.63	Ins	1;2;3;5
<i>Platyrrhinus recifinus</i>	23.68 (0.75)	9.90 (0.88)[3]	12.11(0.35)[2]	12.11(0.25)	-	11.62 - 12.59	20.00	-	Frug	5
<i>Sphaeronycteris toxophyllum</i>	17.03 (0.01)	4.44 (0.08)[2]	3.8[1]	3.80	-	-	13.00	-	Frug	3
<i>Stumira lillium</i>	22.09 (0.98)	9.53 (0.93)[5]	7.72(4.62)[6]; 9.2(5.24)[14]; 6.6(1.81)[7]	7.50(0.89)	37.18	5.76 - 9.23	19.00(1.17)	28.01	Frug	1;3;4
<i>Tonatia saurophila</i>	27.61 (0.80)	10.28 (0.73)[5]	16.4(5.22)[9]; 18.80(7.50)[5]	16.91(1.54)	0.00	13.88 - 19.94	27.62(2.11)	57.83	Ins	3;5
<i>Trachops cirrhosus</i>	28.76 (0.93)	8.46 (0.94)[5]	13.5(5.24)[14]; 13.27(4.68)[5]	13.43(1.16)	0.00	11.15 - 15.71	27.87(1.05)	0	Ins	3;5
<i>Trinycteris nicefori</i>	20.99 (0.42)	4.12 (0.22)[5]	1.8[1]	1.80	-	-	9.00	-	Ins	4
<i>Uroderma bilobatum</i>	23.09 (0.44)	7.71 (0.55)[5]	9.50(1.56)[2]; 5.1(5.42)[15]; 5.8(1.37)[15]; 5.75[2]	6.78(1.31)	83.14	4.22 - 9.35	17.28(1.85)	69.86	Frug	1;3;4;5
<i>Vampyroides caraccioli</i>	27.45 (1.08)	12.04 (1.47)[5]	13[1]	13.00	-	-	28.00	-	Frug	4

valor atípico excluído

Para aumentar o tamanho amostral de medições de força de mordida das espécies a partir de espécimes vivos, experimentos foram realizados durante trabalhos de campo em 2015 e 2016 na Reserva Natural Vale (Estado do Espírito Santo, Brasil), um local com 22000 ha de floresta de baixada bem preservada (Peracchi; Nogueira; Lima, 2011) (Figura 1).

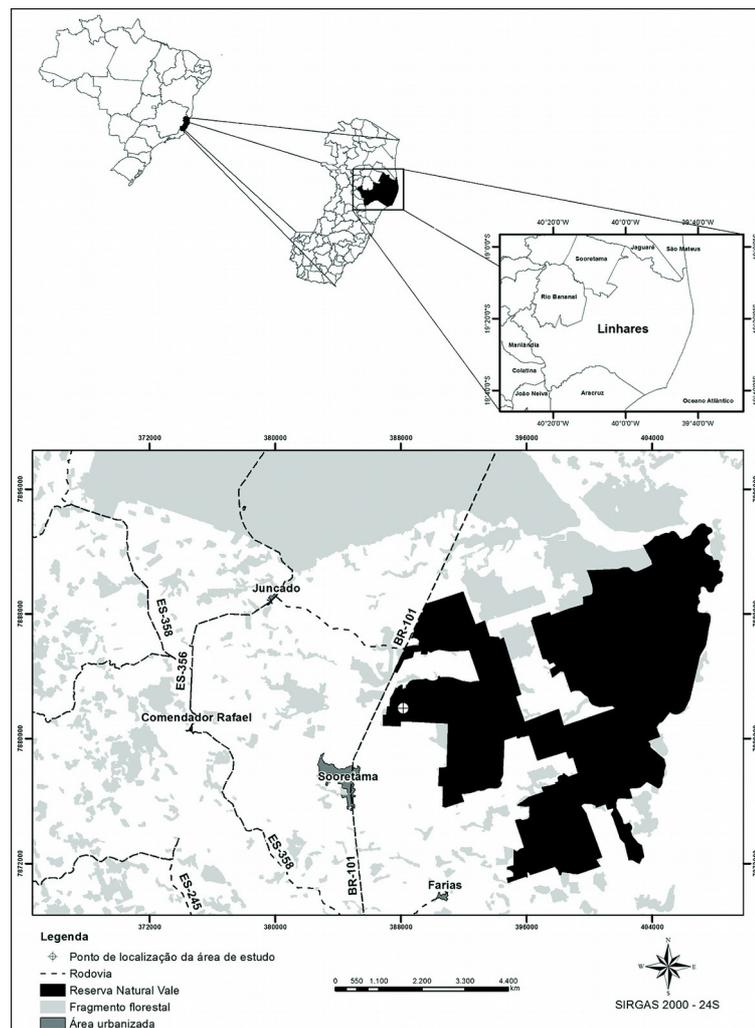


Figura 1: Área da Reserva Natural Vale (Estado do Espírito Santo, Brasil) (Correia; Martins, 2015).

Morcegos foram capturados por redes de neblina entre 18:00 e 22:00 horas e processados imediatamente após remoção das redes. Para mensurar a força de mordida, foi utilizado o Sistema de Medição de Força ELF™ do Tekscan®. Este

sistema usa os sensores piezoresistivos Flexiforce® B201 propostos por Freeman; Lemen (2008) para mensurar a força de mordida de pequenos mamíferos. Os sensores foram impressados entre dois palitos de madeira (tipo picolé) para serem protegidos e evitar danos de mordidas diretas. Com esta proteção, a espessura da parte sensorial a ser mordida variou entre 4 e 4,3 mm. O sistema foi calibrado com um braço de alavanca pressionando um crânio de *Phyllostomus hastatus* com parte dos músculos e tendões ainda unidos. O crânio ficou sobre uma balança digital (precisão de 0,01 g) de modo que o peso sendo exercido sobre o sistema poderia ser registrado. No campo, os animais capturados foram testados assim que foram removidos das redes. Alguns animais prontamente morderam os sensores assim que foram apresentados a suas bocas (Figura 2), mas há considerável variação entre indivíduos na disposição para morder. A força de mordida foi registrada pelo Sistema ELF para cada indivíduo por 30-40 segundos em intervalos de 0,125 segundos. A força de mordida máxima medida para cada indivíduo foi utilizada.



Figura 2: *Trachops cyrrhosus* mordendo o sensor de força

As medições de forças de mordida in vivo (a partir daqui chamada FMiv) neste estudo foram combinadas com estimativas da literatura por meio de meta-análise. Estimativas de força de mordida média das espécies e intervalos de

confiança foram obtidos através de um modelo de efeitos aleatórios entre estudos, no qual o inverso das variâncias foram usados como pesos para o cálculo das médias ponderadas (Viechtbauer, 2005). A heterogeneidade estatística devido a diferenças experimentais foi avaliada pela estatística I^2 (Higgins; Thompson, 2002), a qual pode ser interpretada como um coeficiente de correlação intraclasse, ou a proporção de variância devido a diferenças entre estudos. O mesmo procedimento foi realizado para estimativas publicadas da média de massa corporal (a partir daqui chamada MC). Para avaliar possíveis causas para a heterogeneidade estatística, modelos lineares foram ajustados utilizando FMiv e MC como variáveis resposta, espécie como um fator e estudos publicados como réplicas. Os resíduos nesses modelos correspondem a diferenças dentro das espécies relativas às médias de todos os estudos. Os resíduos dentro de espécies para FMiv e MC foram correlacionados e os resíduos para FMiv foram comparados entre estudos sendo agrupados de acordo com o tipo de sensor utilizado. O presente estudo, mais Freeman; Lemen (2010) utilizaram sensores piezoresistivos da Tekscan, que não permitem ajustes de abertura de ângulo de mordida, enquanto os demais estudos utilizaram os sensores piezoelétricos descritos em Aguirre et al. (2002), que podem ser ajustados para padronizar ângulo de abertura da boca entre espécies (ver referências na Tabela 1). Toda a meta-análise foi realizada com o pacote metafor (Viechtbauer, 2010) no ambiente R (R Core Team, 2016).

A força de mordida também foi estimada pelo modelo craniométrico de Thomason (1991), que mede a força exercida pelos músculos a partir de áreas seccionais e as distâncias relacionadas a braços de alavanca dos músculos responsáveis pelo fechamento da mandíbula para prever a força de mordida final. O músculo *temporalis* se origina na região temporal dorsal, que se estende e se

insere no processo coronoide da mandíbula. O músculo *masseter* se estende da sua origem no arco zigomático até sua inserção no processo angular da mandíbula. Os limites das áreas seccionais e os braços de momento de ambos, *temporalis* e *masseter*, estão representados na Figura 3. Como as imagens utilizadas vieram de um banco de dados gerado para estudos morfométricos, a área e o momento do *temporalis* foram medidos em uma imagem dorsal, não em uma posterodorsal como em estudos prévios.

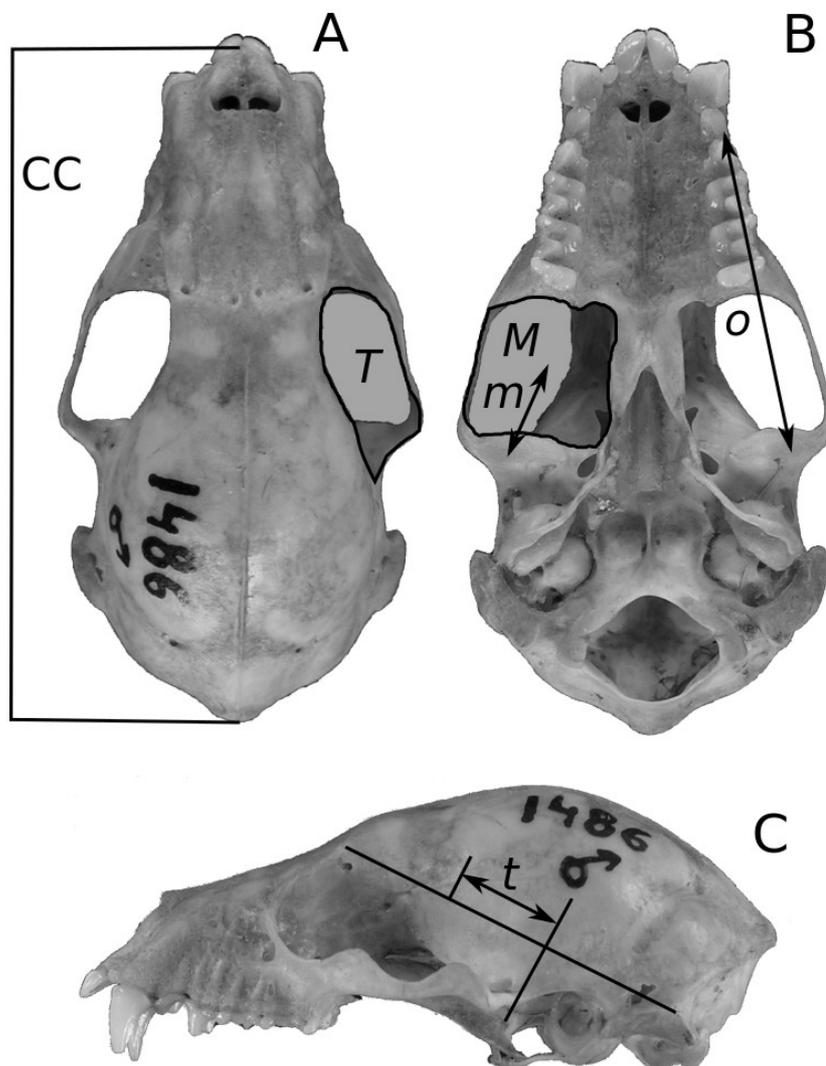


Figura 3: Crânio de *Phyllostomus hastatus* em visão dorsal (A), ventral (B) e lateral (C) mostrando os limites de áreas seccionais de músculos (M - área seccional do masseter; T - área seccional do temporalis) e braços de alavanca utilizados para estimar força de mordida; (m, t, o - braços de alavanca de masseter, temporalis e outlever, respectivamente)

Com as áreas seccionais e os braços de alavanca, a força de mordida para cada indivíduo foi estimada pelo modelo modificado de Thomason (1991) e Christiansen; Wroe (2007):

$$FM_{est} = 2 \frac{(M \cdot m \cdot 370 + T \cdot t \cdot 370)}{o} .$$

Esta fórmula calcula a força de mordida estimada (a partir daqui chamada FMest) a partir do momento em torno da articulação temporomandibular gerado por forças proporcionais à área seccional de **M** (masseter) e **T** (temporalis), duplicada para considerar mordidas bilaterais. A constante 370 (kPa) é a força contrátil isométrica máxima de músculos estriados de vertebrados (Christiansen; Adolfssen, 2005), que é multiplicada pelas áreas seccionais para estimar a força dos músculos. Os braços de alavanca internos foram calculados como as distâncias do centroide de cada área muscular até a articulação temporomandibular (ATM), sendo **m** para o braço do *masseter* e **t** para o braço do *temporalis*. O braço de alavanca externo foi calculado como a distância da ATM até os pontos de mordida nos principais dentes responsáveis por aplicar força em diferentes tipos de mordida (**o** – foi utilizado um ponto a meio caminho entre o canino e o primeiro molar) (Thomason, 1991; Santana; Dumont; Davis, 2010). Este braço de alavanca externo foi escolhido porque em medições de FMiv não é sempre simples garantir que um dente específico está mordendo o sensor. Outros modelos têm sido propostos para prever forças de mordida em morcegos (Davis et al., 2010; Freeman; Lemen, 2010; Santana; Dumont; Davis, 2010), mas por terem sido utilizadas fotografias de um banco de dados pré-existente tiradas com um diferente propósito, não foi possível calcular todas as variáveis morfológicas necessárias para outros modelos (Freeman; Lemen, 2010). As áreas e distâncias foram medidas como mostrado na

Figura 3 com assistência do programa Fiji (<http://fiji.sc/Fiji>) (Schindelin et al., 2012). Tamanhos amostrais e sumários estatísticos para a FMest por espécie estão mostrados na Tabela 1.

A associação de forças de mordida (ambas, estimadas pelo modelo e *in vivo*) e massa corporal (MC) foi avaliada por uma regressão filogenética de quadrados mínimos generalizados (PGLS – *Phylogenetic Generalized Least Squares regression*) (Rohlf, 2001; Paradis, 2012; Monteiro, 2013), utilizando covariâncias filogenéticas estimadas pelo método proposto por Martins; Hansen (1997), no qual as covariâncias residuais assumem a forma $\gamma \exp[-\alpha t_{ij}]$, onde t_{ij} é a distância filogenética entre táxons i e j , α é a magnitude da atração para um estado ótimo central, e γ é a variância interespecífica em um equilíbrio entre forças de perturbação e restrição. Os parâmetros que compõem a covariância entre pares de espécies foram estimados por verossimilhança máxima (Paradis, 2012). A distância filogenética utilizada foi o tempo até o último ancestral comum, como publicado em Baker et al. (2012), complementada por estimativas do banco de dados de tempo do Tree of Life (Hedges et al., 2015) (Figura 4). Os modelos PGLS incluem dieta (Tabela 1) como um fator e massa corporal (MC) como covariável, e o modelo com melhor ajuste foi selecionado pelo critério de informação de Akaike de segunda ordem para amostras pequenas (AICc) (Burnham; Anderson, 2004; Burnham; Anderson; Huyvaert, 2011). Nestas comparações, *Desmodus rotundus* foi excluído, porque os modelos não permitem níveis de fator (sanguivoria) com observações únicas.

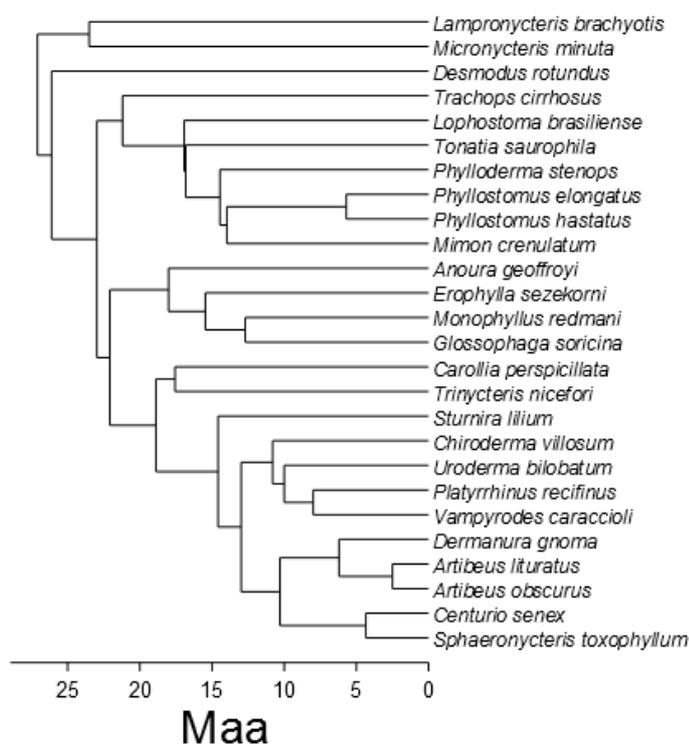


Figura 4: Relações filogenéticas de espécies de morcegos filostomídeos neste estudo, baseado em Baker et al. (2012).

Forças de mordida calculadas utilizando o modelo de Thomason (FMest) foram comparadas por regressão PGLS com médias ponderadas de medições de FMiv da meta-análise descrita acima (Tabela 1). Todas as variáveis foram transformadas para logaritmo antes das análises estatísticas. No contexto da validação, o coeficiente de regressão esperado é 1 e o intercepto esperado é 0. Desvios destas expectativas indicam tendências variáveis ou consistentes de sub ou superestimação. Todas as análises comparativas filogenéticas foram realizadas com o pacote ape (Paradis, 2012), e a seleção de modelos realizada pelo pacote AICcmodavg (Mazerolle, 2015) no ambiente R.

Foram também estimadas forças de mordida a partir do modelo de Thomason para 200 espécimes representando 49 gêneros de morcegos filostomídeos do banco de dados citado anteriormente (Monteiro; Nogueira, 2011). Estas estimativas de

modelo foram representadas pela força de mordida média de 5 indivíduos por gênero, quando disponíveis. As espécies/gêneros, foram categorizadas de acordo com sua dieta principal representando hipóteses funcionais (Figura 5). Os estados ancestrais hipotéticos das diferentes categorias de dieta, mostrados como ramos de diferentes cores na Figura 5, foram estimados por máxima verossimilhança para evolução de caracteres discretos (Paradis, 2012). Os fatores (Dieta2 até Dieta5) representando diferentes hipóteses evolutivas sobre a diversificação ecológica foram utilizados como variáveis independentes em modelos lineares PGLS em que a força de mordida estimada foi a variável resposta e o comprimento do crânio (CC) foi incluído como covariável. Neste caso, foi utilizado o CC no lugar da MC pelo fato desta última não estar disponível para todo o conjunto de espécies estudada nesta amostra mais inclusiva. Os modelos com melhor ajuste foram selecionados a partir do critério de Akaike para amostras pequenas descrito acima. Estados ancestrais de força de mordida e comprimento do crânio foram estimados por máxima verossimilhança a partir de um modelo de movimento Browniano para mapear a árvore filogenética no diagrama de dispersão em um gráfico do tipo “*phylomorphospace*” (Sidlauskas, 2008).

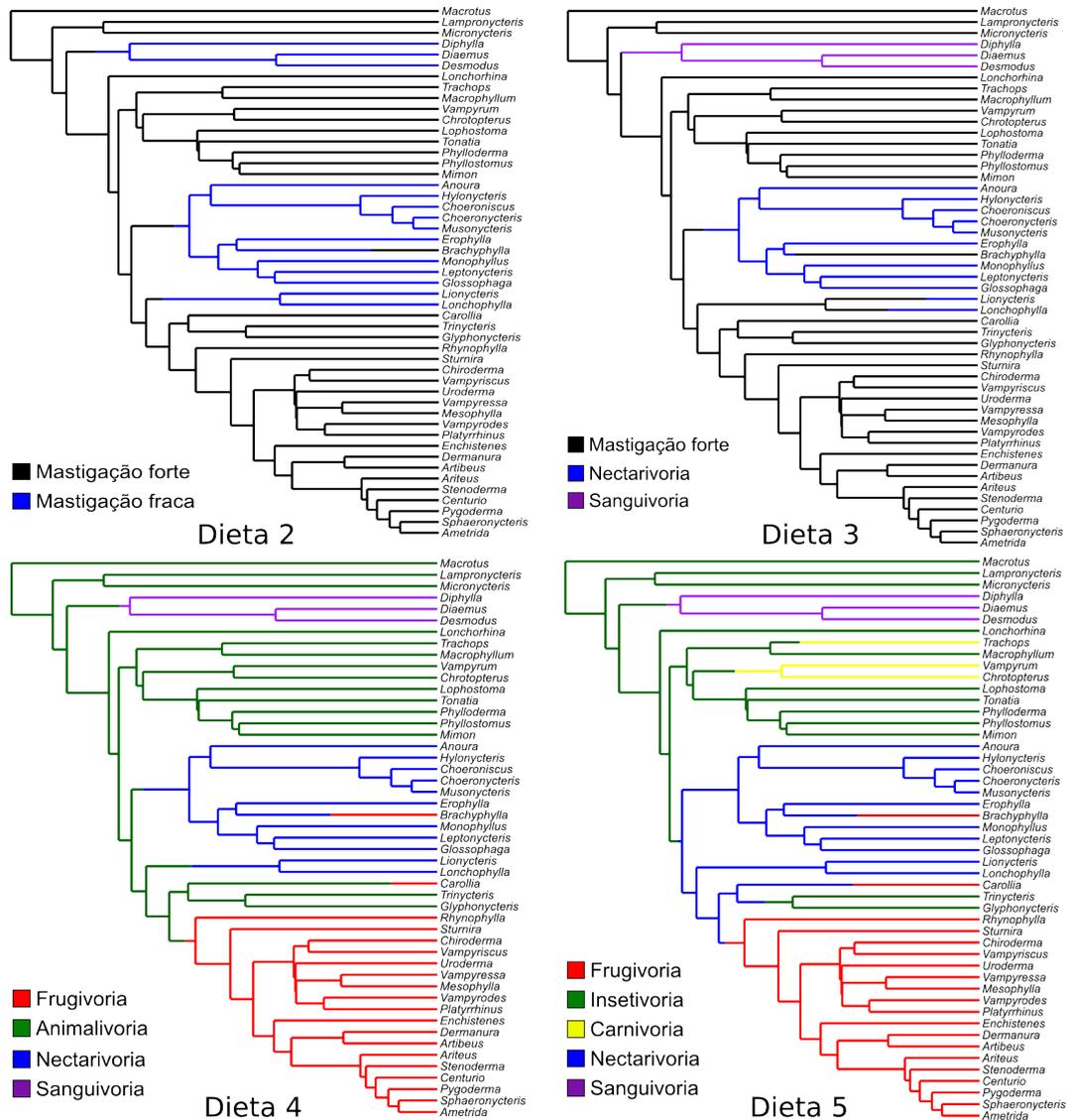


Figura 5: Árvores filogenéticas da família Phyllostomidae contendo mapa filogenético para caracteres discretos separados por categorias de dieta funcionais. Dieta 2 discrimina duas categorias de dieta: uma para gêneros com alimentação que exige mastigação forte (insetivoria, frugivoria e carnivoria) e outra para gêneros com alimentação que exige mastigação fraca (sanguivoria e nectarivoria). Dieta 3 discrimina três categorias de dieta: duas com pouca ou nenhuma mastigação (nectarivoria e sanguivoria, respectivamente) e uma envolvendo mastigação forte (insetivoria, frugivoria e carnivoria). Dieta 4 discrimina quatro categorias de dieta, agrupando insetivoria e carnivoria na categoria de animalivoria. Dieta 5 discrimina cinco categorias de dieta, representando as cinco dietas principais.

O uso de regressão com quadrados mínimos comum pode gerar preocupação com a introdução de tendências nos coeficientes de regressão quando os preditores são estimados com erro (Sokal; Rohlf, 2012), levando pesquisadores a escolherem métodos de regressão de modelo II, tais como o de eixo maior reduzido.

Neste estudo, foram estimadas variâncias dentro de espécies associadas com os preditores (modelo de força de mordida e massa corporal, pela meta-análise descrita acima), e calculadas as tendências esperadas para os coeficientes de regressão como $1/(1+(\text{var}(\text{WS})/\text{var}(\text{AS})))$ (Faraway, 2014), onde $\text{var}(\text{WS})$ é a variância dentro de espécies e $\text{var}(\text{AS})$ é a variância entre espécies. As estimativas de erro padrão estão apresentadas na Tabela 1. Para FMest e massa corporal (MC), a tendência esperada é ~3-4%, muito pequeno para ser relevante para a interpretação dos resultados. Portanto, foi escolhido manter o PGLS com regressão ordinária de modelo I.

4 RESULTADOS

Um sumário e meta-análise de variáveis biomecânicas, ecológicas e de tamanho são apresentados na Tabela 1. Média de comprimento do crânio total como uma medida de tamanho geral variou de 17,03 (*Sphaeronycteris toxophyllum*) mm a 38,82 (*Phyllostomus hastatus*). O maior intervalo de confiança meta-analítico de FMiv foi observado nas maiores espécies (*A. lituratus* and *P. hastatus*), enquanto espécies menores tiveram intervalos de confiança menores, uma vez que as maiores espécies possuem uma amplitude maior na sua capacidade de aplicar a força de mordida.

A meta-análise de forças de mordida medidas em animais vivos a partir de diferentes estudos publicados, incluindo este (Tabela 1), permitiu o cálculo de estimativas de heterogeneidade para 13 espécies com médias, desvios padrão, e tamanho de amostras publicados. A heterogeneidade estatística entre estudos variou de resultados completamente homogêneos (I^2 FMiv= 0%), nos quais toda variação é

explicada por erro de observação dentro do estudo, à heterogeneidade extrema (I^2 FMiv= 95%), nos quais a maior parte da variação foi observada entre estudos. Heterogeneidades menores foram observadas entre estudos de mesmos autores, enquanto as maiores incluíram diferentes conjuntos de autores em diferentes localidades, mesmo se estes utilizaram equipamentos de medição similares. Há uma clara associação entre a magnitude da heterogeneidade e o número de estudos publicados. Um padrão similar de heterogeneidade foi observado para o I^2 de massa corporal, e espécies com maior I^2 para MC também apresentaram alto I^2 para força de mordida. Uma exceção notável é *Carollia perspicillata*, com alta heterogeneidade de força de mordida e muito baixa heterogeneidade de massa corporal. Excluindo *C. perspicillata*, a correlação entre as estatísticas I^2 de força de mordida e massa corporal é 0,82.

Para investigar mais profundamente a relação de heterogeneidade estatística nestas duas variáveis, uma correlação dentro de espécies foi calculada (a partir de resíduos de modelos lineares ajustando espécies como fator) entre MC e FMiv para 15 espécies que tiveram medições repetidas em diferentes estudos. A correlação geral dentro das espécies foi 0,04 (95%IC -0.28 a 0.36). A correlação fraca e indefinida foi observada porque 8/15 espécies tiveram associações positivas entre MC e FMiv nos estudos, enquanto 7/15 apresentaram associações negativas. Portanto, diferenças de massa corporal entre os estudos não podem explicar a heterogeneidade estatística em medições de forças de mordida, mesmo que elas estejam correlacionadas entre espécies. Comparando os resíduos de FMiv dentro de espécies entre tipos de sensores (piezoelétricos ou piezoresistivos), os sensores piezoresistivos apresentaram medidas em média 0,07 N abaixo da média proveniente de sensores piezoelétricos dentro das mesmas espécies, com um

intervalo de confiança de 95% de diferenças de 0,18 N abaixo a 0,04 N acima. O efeito do tipo de sensor é portanto indeterminado.

A regressão filogenética de quadrados mínimos generalizados entre força de mordida e massa corporal retornou resultados similares tanto para força de mordida *in vivo* quanto para estimada (Tabela 2). O modelo com menor AICc foi a análise de covariância com massa corporal como covariável e dieta como fator (sem interações). Todos os modelos restantes apresentaram $\Delta AICc > 6$, indicando pequeno suporte estatístico. Para modelos relacionando forças de mordida *in vivo* e estimadas, os resultados indicam suporte estatístico para a inclusão da dieta como um fator, mas sem interações (Tabela 2). Os mesmos resultados foram obtidos utilizando comprimento do crânio como covariável em vez de massa corporal (resultados não mostrados).

Tabela 2: Seleção de modelos baseada no critério de informação de Akaike de segunda ordem para amostras pequenas (AICc). Todos os modelos lineares foram ajustados por quadrado mínimo generalizado utilizando classes de correlação entre resíduos segundo Martins; Hansen (1997). As variáveis contínuas foram transformadas em logaritmos. K = número de parâmetros, DAICc = diferença relativa ao AICc mínimo, AICcW = pesos de Akaike (Burnham; Anderson, 2004).

Modelo	K	AICc	DAICc	AICcW
Modelos com força de mordida <i>in vivo</i>				
FMiv~MC+Dieta	6	33.49	0.00	0.95
FMiv~MC+Dieta+MC:Dieta	8	40.30	6.81	0.03
FMiv~MC	4	41.39	7.90	0.02
FMiv~1	3	64.61	31.11	0.00
Modelos com força de mordida estimada				
FMest~MC+Dieta	6	-9.82	0.00	0.92
FMest~MC	4	-4.07	5.74	0.05
FMest~MC+Dieta+MC:Dieta	8	-3.05	6.77	0.03
FMest~1	3	43.94	53.75	0.00
Modelos comparando forças de mordida				
FMiv~FMest+Dieta	6	36.47	0.00	0.91
FMiv~ FMest	4	41.40	4.93	0.08
FMiv~FMest+Dieta+FMest:Dieta	8	44.76	8.28	0.01
FMiv~1	3	64.61	28.13	0.00

Os parâmetros para modelos selecionados (Tabela 3) indicam que, embora FMest seja melhor predito por massa corporal e dieta (maior R^2) do que FMiv, os coeficientes de regressão entre força de mordida e massa corporal são similares, e o intervalo de confiança de 95% para o coeficiente de regressão de FMiv sobrepõe consideravelmente o intervalo para o coeficiente de regressão de FMest (Tabela 3).

Tabela 3: Resultados da regressão filogenética por quadrado mínimo generalizado para os modelos selecionados, utilizando a classe de correlação filogenética dos resíduos de Martins; Hansen (1997) para covariâncias filogenéticas. Todas as variáveis contínuas foram transformadas em logaritmos.

Modelo/Parâmetro	R^2	Estimativa	95%LI	95%LS
FMiv ~ MC+Dieta	0.85			
<i>a</i> (Frugívoros)		-0.65	-1.45	0.15
<i>a</i> (Insetívoros)		-0.80	-1.59	-0.01
<i>a</i> (Nectarívoros)		-1.75	-2.50	-0.99
<i>b</i>		0.97	0.72	1.22
FMest ~ MC+Dieta	0.93			
<i>a</i> (Frugívoros)		-0.15	-0.48	0.18
<i>a</i> (Insetívoros)		-0.34	-0.67	-0.01
<i>a</i> (Nectarívoros)		-0.45	-0.76	-0.14
<i>b</i>		0.78	0.67	0.88
FMiv ~ FMest + Dieta	0.83			
<i>a</i> (Frugívoros)		-0.29	-1.05	0.47
<i>a</i> (Insetívoros)		-0.23	-0.92	0.46
<i>a</i> (Nectarívoros)		-1.07	-1.71	-0.43
<i>b</i>		1.18	0.86	1.50

Existe uma ordenação clara de interceptos entre as dietas, sugerindo que para a mesma massa corporal, frugívoros têm mordidas mais fortes (mas apenas ligeiramente) do que insetívoros, e ambos os grupos são mais fortes do que nectarívoros (Figura 6A,B). Provavelmente por conta da heterogeneidade estatística nas medições, FMiv apresentou maior dispersão do que FMest quando relacionada à massa corporal.

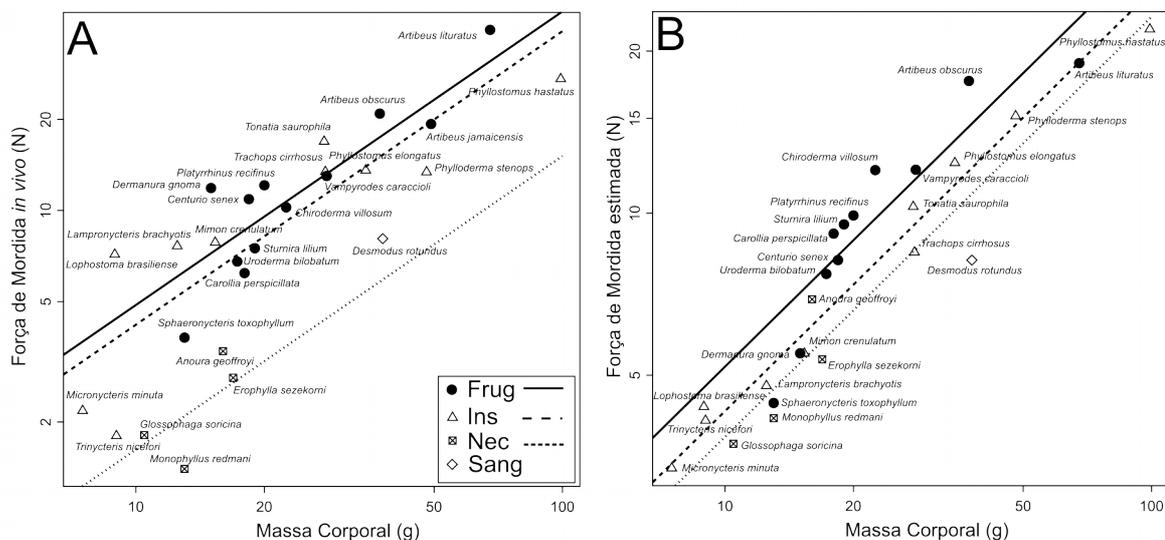


Figura 6: Gráficos de dispersão e regressões de FMiv (A) e FMest (B) versus massa corporal. Símbolos e tipos de linha indicam estimativas de posição, coeficiente de regressão e intercepto (ver Tabela 3) de PGLS para diferentes especializações alimentares. Escalas são logarítmicas.

O modelo comparando forças de mordida *in vivo* e estimadas apresentou um coeficiente de regressão comum a todas as dietas mas um intercepto mais baixo para nectarívoros quando comparados a frugívoros e insetívoros. O intervalo de confiança obtido para o coeficiente de regressão indica que o valor de 1 é uma estimativa provável para o parâmetro (Tabela 3). Os intervalos de confiança obtidos para os interceptos dos diferentes grupos alimentares mostram que interceptos iguais a zero são hipóteses plausíveis (FMest é uma estimativa não tendenciosa de FMiv) somente para frugívoros e insetívoros. Nectarívoros, por outro lado, têm suas forças de mordida consistentemente superestimadas pelo modelo craniométrico (aproximadamente duas vezes maior), quando comparados a medições de força de mordida *in vivo*. O gráfico de dispersão entre FMiv e FMest (Figura 7) mostra que os resíduos são bem distribuídos ao redor das linhas de regressão, e o grupo de nectarívoros está abaixo das linhas de regressão para dietas com maiores demandas de mastigação. Os intervalos de confiança de 95% para FMiv obtidos da

meta-análise foram plotados na Figura 7, mostrando que, mesmo com heterogeneidade estatística entre estudos, as diferenças entre espécies na força de mordida são maiores o suficiente (variância entre espécies = 73,09) para padrões macroevolutivos serem detectáveis acima do ruído gerado pelos erros de mensuração e diferenças entre estudos (variância combinada dentro das espécies = 6,83).

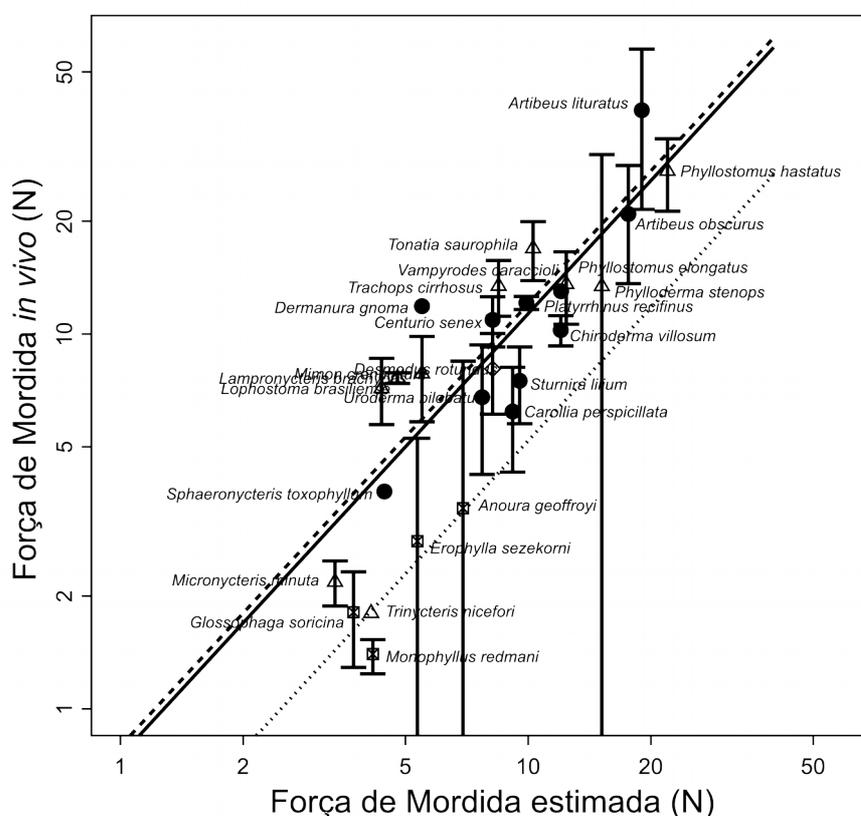


Figura 7: Gráfico de dispersão e regressões de FMiv e FMest. Linhas tracejadas indicam intervalos de confiança de 95% da meta-análise para FMiv. Tipos de linha e símbolos indicam especializações alimentares como na Figura 5.

A relação entre força de mordida estimada pelo modelo craniométrico (para 49 gêneros de filostomídeos), comprimento do crânio de acordo com as hipóteses sobre especializações alimentares (mostradas na Figura 5) foi ajustada para diferentes modelos, selecionados pelas estatísticas da Tabela 4. O modelo que

melhor se ajustou aos dados, de acordo com o critério de informação de Akaike corrigido utilizado, foi o que separa as dietas em quatro grupos (insetivoria e carnivoria unidos em animalivoria), com interação, contendo interceptos e coeficientes de regressão diferentes para cada grupo. O modelo que separa a dieta em cinco principais grupos alimentares (frugivoria, insetivoria, carnivoria, nectarivoria e sanguivoria), também com interação, assim como os modelos sem interação têm pouco suporte estatístico, todos com $\Delta AICc > 5$ (Tabela 4).

Tabela 4: Seleção de modelos baseada no critério de informação de Akaike de segunda ordem para amostras pequenas (AICc). Modelos lineares foram ajustados por quadrado mínimo generalizado utilizando classes de correlação entre resíduos segundo Martins; Hansen (1997). As variáveis contínuas foram transformadas em logaritmos. K = número de parâmetros, $\Delta AICc$ = diferença relativa ao AICc mínimo, AICcW = Pesos de Akaike (Burnham; Anderson, 2004).

Modelo	K	AICc	$\Delta AICc$	AICcW
FMest~CC+Dieta4+CC:Dieta4	10	-3.14	0.00	0.91
FMest~CC+Dieta5+CC:Dieta5	12	2.41	5.55	0.06
FMest~CC+Dieta4	7	3.64	6.78	0.03
FMest~CC+Dieta5	8	6.44	9.58	0.01
FMest~CC+Dieta3+CC:Dieta3	8	24.87	28.01	0.00
FMest~CC+Dieta3	6	25.35	28.49	0.00
FMest~CC+Dieta2+CC:Dieta2	6	30.65	33.79	0.00
FMest~CC+Dieta2	5	33.54	36.68	0.00
FMest~CC+	4	49.93	53.07	0.00
FMest~1	3	86.91	90.05	0.00

O modelo selecionado explica 90% da variação de força de mordida estimada entre espécies (Tabela 5). Os parâmetros e intervalos de confiança estimados indicam que os coeficientes de regressão entre a força de mordida e comprimento do crânio são os mesmos para frugívoros e animalívoros, mas são menores para nectarívoros e não podem ser determinados para sanguívoros (devido ao pequeno tamanho amostral, seu intervalo de confiança de 95% é muito grande e inclui o valor 0). Este padrão explica o motivo do modelo com interação (coeficientes de

regressão diferentes) apresentar mais suporte estatístico que os modelos sem interação.

Tabela 5: Parâmetros estimados pela regressão filogenética por quadrado mínimo generalizado para o modelo selecionado da Tabela 4 (FMest-CC+Dieta4+SL:Dieta4). A classe de correlação filogenética dos resíduos utilizada foi a de Martins & Hansen (1997). As variáveis contínuas foram transformadas em logaritmos.

Parâmetro	Estimado	95%LI	95%LS
R ²	0.90		
a(Frugivoria)	-4.85	-6.23	-3.46
a(Insetivoria)	-5.28	-6.31	-4.26
a(Nectarivoria)	-0.81	-3.06	1.44
a(Sanguivoria)	-2.77	-18.30	12.76
b(Frugivoria)	2.24	1.79	2.69
b(Insetivoria)	2.24	1.92	2.55
b(Nectarivoria)	0.72	0.01	1.43
b(Sanguivoria)	1.53	-3.39	6.44

O gráfico de dispersão entre comprimento do crânio e força de mordida com a evolução das dietas e a árvore filogenética mapeada confirma o resultado observado no modelo linear descrito acima. Carnívoros e insetívoros se mostram como extensões de uma mesma reta de regressão (pontos verdes e amarelos, reta verde pontilhada, na Figura 8).

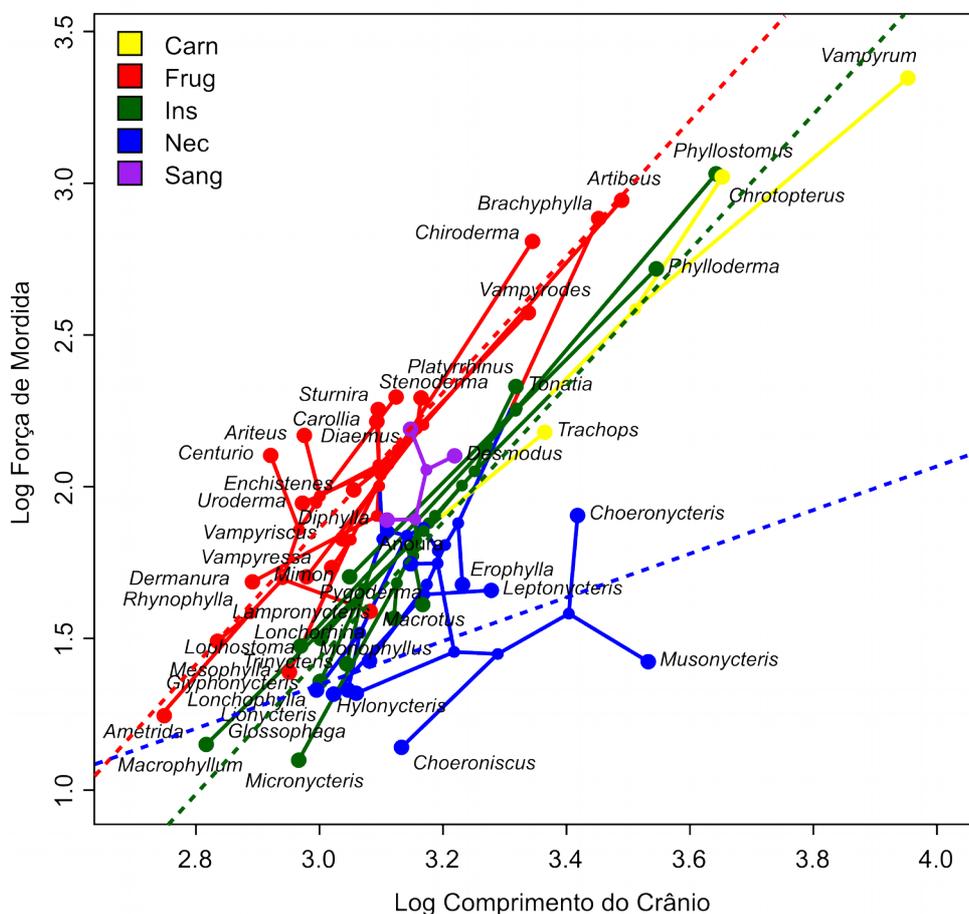


Figura 8: Diagrama de dispersão relacionando comprimento do crânio e força de mordida com as cinco principais dietas. A árvore filogenética foi mapeada nas variáveis e os estados ancestrais estimados para as categorias de dieta mostrados com cores diferentes nos ramos. Retas de regressão estimadas pelo modelo da Tabela 5 são mostradas como linhas tracejadas e cor de acordo com a categoria de dieta.

Frugívoros tendem a apresentar mais força que os demais grupos para um mesmo comprimento do crânio, no entanto, a extensa sobreposição dos intervalos de confiança dos interceptos de frugívoros e animalívoros dá um grau de incerteza a esta ordenação. Grande parte da evolução das linhagens que se especializaram em frugivoria e animalivoria se dá ao longo do eixo da regressão, com algumas espécies se distinguindo por desviarem da reta de predição alométrica, como os gêneros *Centurio*, *Ariteus* e *Chiroderma* acima da reta, *Pygoderma* e *Mesophylla* abaixo da reta, entre os frugívoros. No caso dos morcegos nectarívoros, a relação entre força

de mordida e comprimento do crânio segue uma reta com menor inclinação. A dispersão dos nectarívoros na Figura 8 e o mapeamento da filogenia no espaço ecomorfológico mostram que o processo evolutivo diferenciou este grupo na direção de crânios mais alongados, mas pequenas forças de mordida, com os gêneros mais especializados (*Musonycteris*, *Choeronycteris*) nos extremos de comprimento craniano, mantendo forças de mordida estimadas similares aos nectarívoros de crânio mais curto.

5 DISCUSSÃO

A escala alométrica de força de mordida com massa corporal foi similar para forças de mordida estimada e *in vivo*. O coeficiente de regressão estimado foi maior para FMiv, mas o intervalo de confiança de 95% para FMest é quase completamente contido dentro do intervalo para FMiv, que possui o dobro do tamanho do intervalo de FMest. Considerando o número de fatores que influenciam a heterogeneidade estatística de medições FMiv, esse resultado não surpreende. Em uma situação hipotética de similaridade geométrica, o coeficiente de regressão esperado de força muscular com massa corporal é 0,67 (Schmidt-Nielsen, 1995; Biewener, 2005). Estudos anteriores em morcegos encontraram coeficientes de regressão maiores (1,18-1,31) para filostomídeos, tanto utilizando métodos de eixo principal reduzido quanto regressão ordinária de quadrados mínimos (Aguirre et al., 2002; Freeman; Lemen, 2010), assim como um coeficiente de regressão similar ao nosso em um estudo envolvendo diversas famílias do velho mundo (Senawi et al., 2015). O valor isométrico hipotético de 0,67 foi observado próximo aos limites inferiores dos intervalos de confiança para coeficientes de regressão em forças de mordida

estimadas e *in vivo*.

Os resultados combinados apontam para uma relação alométrica positiva entre força de mordida e massa corporal, independentemente da especialização alimentar, na qual espécies maiores possuem mordidas mais fortes do que o esperado pela similaridade geométrica. As espécies nectarívoras estudadas apresentaram o mesmo coeficiente de regressão alométrico como os outros grupos de filostomídeos, embora o intercepto tenha sido mais baixo. Esse agrupamento de especializações alimentares é similar ao encontrado por Dumont et al. (2014) ajustando modelos Ornstein-Uhlenbeck com números variáveis de ótimos para variáveis biomecânicas. Vantagem mecânica (a razão da força de reação no ponto de mordida e carga muscular aplicada) é um preditor de força de mordida (Dumont et al., 2014), e é grande para frugívoros de rostro curto (mais especializados), baixo para nectarívoros, e intermediário para insetívoros, generalistas e frugívoros menos especializados. Nossos resultados para forças de mordida estimadas e *in vivo* confirmam este padrão macroevolutivo geral.

A regressão entre força de mordida estimada para 49 gêneros da família Phyllostomidae e o comprimento do crânio mostra um padrão de resultados similar ao encontrado para os dados de FMest e FMiv da meta-análise (tanto com BM quanto com CC), com a ressalva da diferença no coeficiente de regressão dos nectarívoros. O aumento do número de espécies na amostra de nectarívoros, e a adição de gêneros mais especializados morfológica e ecologicamente permitiu a inferência de que o aumento da força de mordida com o tamanho do crânio não segue a mesma expectativa alométrica observada em outros grupos especializados.

A relação entre o tamanho e a força de mordida diferente para os nectarívoros pode ser explicada pela solução de compromisso entre um crânio mais alongado,

que favorece a exploração de diferentes tipos florais (Winter; von Helversen, 2003), mas que ao mesmo tempo aumenta o braço de alavanca, diminuindo a força de mordida e a possibilidade de exploração de itens alimentares mais rígidos (Aguirre et al., 2003).

O modelo craniométrico proposto por Thomason (1991) foi utilizado principalmente para estimar forças de mordida em mamíferos carnívoros (Wroe; McHenry; Thomason, 2005; Christiansen; Wroe, 2007) e morcegos (Davis et al., 2010; Freeman; Lemen, 2010). No entanto, por estimar áreas seccionais de músculos a partir de fotografias dos crânios, não músculos dissecados, foi observada a subestimação de forças de mordida (Ellis et al., 2008). Este problema tem sido tratado pela transformação de estimativas para forças de mordida relativas (Wroe; McHenry; Thomason, 2005), através da compensação com um aumento da força contrátil isométrica máxima de músculos estriados de vertebrados (Christiansen; Wroe, 2007), ou utilizando equações de calibração (Ellis et al., 2008). Especificamente para morcegos filostomídeos, Davis et al. (2010) descobriu que o modelo craniométrico de Thomason (1991) produziu previsões não enviesadas de força de mordida *in vivo* (com coeficiente de regressão não diferente de 1 e intercepto não diferente de 0). Nossos resultados corroboram que a força de mordida estimada a partir do modelo craniométrico não foi tendenciosa, exceto para morcegos nectarívoros. Nesse grupo alimentar, é possível que mudanças anatômicas na arquitetura muscular e óssea relativa a morfologias mais generalistas cause uma superestimação de áreas seccionais fisiológicas (PCSAs) utilizadas no modelo. Existe a perspectiva na literatura de que a diversidade na forma do crânio não implicaria necessariamente em viés para estimativas de força de mordida baseadas em PCSAs medidas a partir de músculos (Herrel et al., 2008), mas o

modelo craniométrico é baseado na morfologia craniana e pode se esperar que incorpore viés de diferenças de forma extremas. Considerando que a interpretação biológica de padrões macroevolutivos seria a mesma para forças de mordida *in vivo* e estimada, a superestimação de força de mordida de nectarívoros não parece ser motivo para preocupação. Entretanto, dadas as diferenças de intercepto encontradas, uma “correção” sugerida seria a de reduzir pela metade as forças de mordida estimadas para morcegos nectarívoros para aumentar a acurácia. De fato, se isso é feito, os efeitos de “dieta” desaparecem do modelo (resultados não mostrados).

As forças de mordida *in vivo* são geralmente tratadas na literatura como uma estimativa da força de mordida “real” (Davis et al., 2010; Freeman; Lemen, 2010; Santana; Dumont; Davis, 2010), enquanto forças de mordida derivadas de modelos biomecânicos são aproximações desse ideal. A meta-análise realizada confirma parcialmente preocupações expressas sobre a adequação da combinação de medições de FMiv provenientes de estudos diferentes (Freeman; Lemen, 2010). Discussões em estudos publicados permitem a identificação de um número de fatores que podem ser responsáveis pela heterogeneidade estatística observada na meta-análise. Diferenças geográficas entre comunidades estudadas podem ser responsáveis pela variabilidade dentro das espécies tanto na força de mordida quanto na massa corporal. As localidades em que os trabalhos de campo foram realizados vão de México, Costa Rica, Panamá, Venezuela (Santana; Dumont, 2009; Santana, 2016), Trinidad (Freeman; Lemen, 2010), República Dominicana (Dumont; Herrel, 2003), Bolívia (Aguirre et al., 2002) e Sudeste do Brasil (presente estudo). Devido à relação forte entre força de mordida e massa corporal, poderia-se esperar que a variação geográfica no tamanho do corpo pudesse explicar as diferenças

entre estudos. Esta hipótese foi avaliada e, embora haja uma correlação entre heterogeneidades estatísticas (I^2 estatístico) em FMiv e massa corporal, a relação dessas duas variáveis dentro das espécies não segue a correlação positiva esperada. Aproximadamente metade das espécies aumentam FMiv com massa corporal, mas correlações negativas foram observadas para a outra metade. Ambas as heterogeneidades parecem aumentar com o número de estudos para cada espécie (ver Tabela 1), então a correlação pode ser considerada espúria.

Agregando os resíduos de força de mordida dentro das espécies (diferenças de cada observação em relação à média da espécie) pelo tipo de sensor utilizado (piezoelétrico vs piezoresistivo), a diferença média foi incerta. Outras diferenças entre estudos são difíceis de quantificar, mas podem ser consideradas causas de variação entre estudos, tais como tendências do operador, incerteza taxonômica (certas populações poderiam ser alocadas em diferentes espécies depois de uma revisão taxonômica), motivação dos indivíduos para morder (Freeman; Lemen, 2008) tanto específica dos indivíduos experimentais quanto influenciada pela textura e rigidez do dispositivo, diferenças de ângulo de abertura da boca (Dumont; Herrel, 2003; Santana, 2016) (alguns dispositivos podiam padronizar ângulo por espécie, outros possuíam espessura fixa), posição de mordida (a maioria dos estudos tenta medir mordidas de canino bilaterais, mas garantir que as mordidas dos indivíduos aconteçam sempre em uma posição específica não é sempre simples de se obter) (Anderson; McBrayer; Herrel, 2008; Santana; Dumont; Davis, 2010). Relacionado com a motivação do indivíduo experimental está o fato de que indivíduos conscientes (ao contrário dos anestesiados) não vão morder os sensores com sua força máxima devido ao risco de danificar os dentes e outras lesões (Ellis et al., 2008).

As medições de força de mordida *in vivo* têm boa repetibilidade dentro de estudos (Anderson; McBrayer; Herrel, 2008), também confirmado pelos desvios padrão presentes na Tabela 1. Isso, junto com todas as padronizações observadas pelos pesquisadores, garante uma boa validade interna para os estudos, mas de forma alguma é uma garantia de validade externa, a possibilidade de generalização dos resultados para outras populações ou comunidades (Green; Glasgow, 2006). Considerando que foi observada heterogeneidade estatística substancial em força de mordida para todas as espécies que estavam presentes em pelo menos quatro estudos, pode haver uma preocupação se os resultados de um único estudo podem ser generalizados. Três pontos são relevantes neste contexto: (1) o fato de que heterogeneidade estatística para força de mordida apresenta o mesmo padrão observado para massa corporal (a partir de resultados não correlacionados dentro de espécies), que é medida de maneira mais simples e (possivelmente) padronizada do que a força de mordida (dinamômetros pesando morcegos em sacolas de tecido). Heterogeneidade não é, portanto, específica para medições de força de mordida *in vivo*. (2) A escala de variância média dentro das espécies (6,83) relacionada à escala de variâncias interespecíficas (73,09) é de cerca de 9%. A escala de variação interespecífica é tão grande que o ruído introduzido por diferenças entre estudos não é relevante. (3) A consistência de padrões macroevolutivos em medições obtidas por estudos utilizando equipamentos diferentes. Considerando as diferenças experimentais entre estudos e a quantidade de ruído potencial nas medições, é notável que os resultados relacionados à força de mordida *in vivo* interespecífica sejam consistentes. Também abre possibilidades de que questões sejam perguntadas, mesmo se o acesso a um grande número de espécies for limitado.

O fato de que o modelo craniométrico de Thomason (1991) proporciona uma

estimativa não tendenciosa de forças de mordida *in vivo* a partir de fotografias de espécimes de coleção também amplia a possibilidade de perguntas a serem feitas, por conta de espécies raras ou fósseis poderem ser mensuradas e tamanhos amostrais aumentados. Outros modelos também são considerados úteis para a predição de força de mordida (Davis et al., 2010; Freeman; Lemen, 2010; Santana; Dumont; Davis, 2010), mas na maioria dos casos, seria necessário o acesso ao espécime inteiro (e recentemente morto) com músculos para dissecar. Freeman; Lemen (2010) constataram que um modelo baseado na resistência relativa da mandíbula obteve melhor desempenho do que o modelo craniométrico de Thomason, com um R^2 10% mais alto, para uma amostra filogenética mais ampla do que o presente estudo (incluindo mais famílias). O estudo de Freeman e Lemen (2010), no entanto, não inclui especializações morfológicas extremas, como frugívoros de rostro curto ou nectarívoros com rostro alongado. Seria interessante comparar modelos utilizando formatos de crânios mais extremos dentro dos filostomídeos, tais como nectarívoros, que se destacam em nossa análise. Porém, por conta da nossa amostra ter sido baseada em fotografias tiradas para um diferente propósito, não foi possível medir a largura do dentário (osso da mandíbula) que é necessária para os cálculos da força de mordida pelo modelo de resistência da mandíbula. O que estudos anteriores e o nosso mostraram (Herrel et al., 2008; Nogueira; Peracchi; Monteiro, 2009; Davis et al., 2010; Freeman; Lemen, 2010; Santana; Dumont; Davis, 2010; Dumont et al., 2014) é que existem muitas variáveis morfológicas correlacionadas com força de mordida que podem ser utilizadas para estudos macroevolutivos em morcegos, e estes também são possivelmente úteis para outros grupos de mamíferos.

6 CONCLUSÕES

O padrão de heterogeneidade estatística foi similar entre força de mordida *in vivo* e massa corporal, com heterogeneidades menores entre estudos de mesmos autores e maiores entre estudos com conjuntos de autores e localidades de estudo diferentes. Todas as espécies que figuraram em quatro estudos ou mais apresentaram alta heterogeneidade de resultados. Esse número de estudos poderia ser aumentado acompanhado de uma avaliação de qual seria a saturação para acrescentar dados relevantes sem que a análise proposta fique complexa demais.

A correlação entre massa corporal e força de mordida *in vivo* dentro de espécies foi indefinida e o efeito do tipo de sensor para medição de força de mordida é incerto. As causas da heterogeneidade estatística podem estar relacionadas a fatores aleatórios (tendências do operador, incerteza taxonômica, motivação para morder, posição de mordida, consciência dos indivíduos) não medidos diretamente nos estudos.

Força de mordida *in vivo* (85%) e estimada (93%) são explicadas por massa corporal e dieta. Para a mesma massa corporal, frugívoros têm mordidas mais fortes que insetívoros, que por sua vez são mais fortes que nectarívoros. O mesmo padrão é observado para a amostra de 49 gêneros, com maior representatividade filogenética das diferentes linhagens.

A força de mordida pode ser predita pelo modelo craniométrico de Thomason sem tendências somente para frugívoros e insetívoros. Nectarívoros possuem uma força de mordida superestimada pelo modelo utilizado, possivelmente como resultado de sua extrema diferenciação morfológica.

As diferenças encontradas nas medições de forças de mordida entre espécies

são grandes o suficiente para padrões macroevolutivos serem detectáveis acima do ruído gerado pelos erros de mensuração e diferenças entre estudos.

7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUIRRE, L. F.; HERREL, A.; VAN DAMME, R.; MATTHYSEN, E.
Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. **Proc. Roy. Soc. Lond. B** v. 269, p. 1271-1278. 2002.
- AGUIRRE, L. F.; HERREL, A.; VAN DAMME, R.; MATTHYSEN, E. The implications of food hardness for diet in bats. **Funct. Ecol.** v. 17, p. 201-212. 2003.
- ANDERSON, R. A.; MCBRAYER, L. D.; HERREL, A. Bite force in vertebrates: opportunities and caveats for use of a nonpareil whole-animal performance measure. **Biol. J. Linn. Soc. Lond.** v. 93, p. 709-720. 2008.
- BAKER, R. J.; BININDA-EMONDS, O. R. P.; MANTILLA-MELUK, H.; PORTER, C. A.; VAN DEN BUSSCHE, R. A. Molecular timescale of diversification of feeding strategy and morphology in new world leaf-nosed bats (Phyllostomidae): a phylogenetic perspective. In: GUNNEL, G. F.; SIMMONS, N. B. (Ed.). **Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology**, New York: Cambridge University Press, 2012. p. 385-409.
- BIEWENER, A. A. Biomechanical consequences of scaling. **J. Exp. Biol.** v. 208, p. 1665-1676. 2005.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. Multimodel inference: understanding AIC and BIC in model selection. **Sociol. Method. Res.** v. 33, p. 261-304. 2004.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R.; HUYVAERT, K. P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. **Behav. Ecol. Sociobiol.** v. 65, p. 23-35. 2011.
- CHRISTIANSEN, P.; ADOLFSSON, J. Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). **J. Zool.** v. 266, p. 133-151. 2005.
- CHRISTIANSEN, P.; WROE, S. Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. **Ecology** v. 88, p. 347-358. 2007.
- CORREIA, G. G. A. D. S.; MARTINS, S. A. V. A. Banco de Sementes do Solo de Floresta Restaurada, Reserva Natural Vale, ES. **Floresta e Ambiente** v. 22, p. 79 - 87. 2015.

- DAVIS, J. L.; SANTANA, S. E.; DUMONT, E. R.; GROSSE, I. R. Predicting bite force in mammals: two-dimensional versus three-dimensional lever models. **J. Exp. Biol.** v. 213, p. 1844-1851. 2010.
- DUMONT, E. R.; DAVALOS, L. M.; GOLDBERG, A.; SANTANA, S. E.; REX, K.; VOIGT, C. C. Morphological innovation, diversification and invasion of a new adaptive zone. **Proc. R. Soc. Lond. B** v. 279, p. 1797-1805. 2012.
- DUMONT, E. R.; HERREL, A. The effects of gape angle and bite point on bite force in bats. **J. Exp. Biol.** v. 206, p. 2117-2123. 2003.
- DUMONT, E. R.; HERREL, A.; MEDELLIN, R. A.; VARGAS-CONTRERAS, J. A.; SANTANA, S. E. Built to bite: cranial design and function in the wrinkle-faced bat. **J. Zool.** v. 279, p. 329-337. 2009.
- DUMONT, E. R.; SAMADEVAM, K.; GROSSE, I.; WARSI, O. M.; BAIRD, B.; DAVALOS, L. M. Selection for mechanical advantage underlies multiple cranial optima in New World leaf-nosed bats. **Evolution** v. 68, p. 1436-1449. 2014.
- ELLIS, J. L.; THOMASON, J. J.; KEBREAB, E.; FRANCE, J. Calibration of estimated biting forces in domestic canids: comparison of post-mortem and in vivo measurements. **J. Anat.** v. 212, p. 769-780. 2008.
- FARAWAY, J. **Linear models in R**. New York: CRC Press, 2014.
- FREEMAN, P. W.; LEMEN, C. A. Measuring bite force in small mammals with a piezo-resistive sensor. **J. Mammal.** v. 89, p. 513-517. 2008.
- FREEMAN, P. W.; LEMEN, C. A. Simple predictors of bite force in bats: the good, the better and the. **J. Zool.** v. 282, p. 284-290. 2010.
- GREEN, L. W.; GLASGOW, R. E. Evaluating the relevance, generalization, and applicability of research: issues in external validation and translational methodology. **Eval. Health Prof.** v. 29, p. 126-153. 2006.
- HEDGES, S.; MARIN, J.; SULESKI, M.; PAYMER, M.; KUMAR, S. Tree of life reveals clock-like speciation and diversification.. **Mol. Biol. Evol.** v. 32, p. 835-845. 2015.
- HERREL, A.; DE SMET, A.; AGUIRRE, L. F.; AERTS, P. Morphological and mechanical determinants of bite force in bats: do muscles matter?. **J. Exp. Biol.** v. 211, p. 86-91. 2008.
- HIGGINS, J. P. T.; THOMPSON, S. G. Quantifying heterogeneity in a meta-analysis. **Stat. Med.** v. 21, p. 1539-1558. 2002.
- KUNZ, T. H.; HODGKINSON, R.; WEISE, C. D. Methods of capturing and handling Bats. In: KUNZ, T.; PARSONS, S. (Ed.). **Ecological and behavioral methods**

for the study of bats, Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2009. p. 3-35.

- MARTINS, E. P.; HANSEN, T. F. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. **Am. Nat.** v. 149, p. 646-667. 1997.
- MAZEROLLE, M. J. **AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c)**. , , 2015. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=AICcmodavg>.
- MONTEIRO, L. R. Morphometrics and the comparative method: studying the evolution of biological shape. **Hystrix** v. 24, p. 25-32. 2013.
- MONTEIRO, L. R.; NOGUEIRA, M. R. Adaptive radiations, ecological specialization, and the evolutionary integration of complex morphological structures.. **Evolution** v. 64, p. 724-744. 2010.
- MONTEIRO, L. R.; NOGUEIRA, M. R. Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. **BMC Evol. Biol.** v. 11, p. 137. 2011.
- NOGUEIRA, M. R.; PERACCHI, A. L.; MONTEIRO, L. R. Morphological correlates of bite force and diet in the skull and mandible of phyllostomid bats. **Funct. Ecol.** v. 23, p. 715-723. 2009.
- PARADIS, E. **Analysis of phylogenetics and evolution with R**. New York: Springer-Verlag, 2012.
- PERACCHI, A. L.; NOGUEIRA, M. R.; LIMA, I. P. Novos achegos à lista dos quirópteros do município de Linhares, estado do Espírito Santo, sudeste do Brasil (Mammalia, Chiroptera). **Chiroptera Neotropical** v. 17, p. 842-852. 2011.
- TEAM, R. C. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2016. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.
- ROHLF, F. J. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. **Evolution** v. 55, p. 2143-2160. 2001.
- SANTANA, S. E. Quantifying the effect of gape and morphology on bite force: biomechanical modelling and in vivo measurements in bats. **Funct. Ecol.** v. 30, p. 557-565. 2016.
- SANTANA, S. E.; DUMONT, E. R. Connecting behaviour and performance: the evolution of biting behaviour and bite performance in bats.. **J. Evol. Biol.** v. 22, p. 2131-2145. 2009.

- SANTANA, S. E.; DUMONT, E. R. Do roost-excavating bats have stronger skulls?. **Biol. J. Linn. Soc. Lond.** v. 102, p. 1-10. 2011.
- SANTANA, S. E.; DUMONT, E. R.; DAVIS, J. L. Mechanics of bite force production and its relationship to diet in bats. **Funct. Ecol.** v. 24, p. 776-784. 2010.
- SCHINDELIN, J.; ARGANDA-CARRERAS, I.; FRISE, E.; KAYNIG, V.; LONGAIR, M.; PIETZSCH, T.; PREIBISCH, S.; RUEDEN, C.; SAALFELD, S.; SCHMID, B.; TINEVEZ, J.; WHITE, D.; HARTENSTEIN, V.; ELICEIRI, K.; TOMANCAK, P.; CARDONA, A. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. **Nat. Methods** v. 9, p. 676-682. 2012.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. **Scaling: why is animal size so important?**. New York: Cambridge University Press, 1995.
- SENAWI, J.; SCHMIEDER, D.; SIEMERS, B.; KINGSTON, T. Beyond size - morphological predictors of bite force in a diverse insectivorous bat assemblage from Malaysia. **Funct. Ecol.** v. 29, p. 1411-1420. 2015.
- SIDLAUSKAS, B. Continuous and arrested morphological diversification in sister clades of characiform fishes: A phylomorphospace approach. **Evolution** v. 62, p. 3135-3156. 2008.
- SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. New York: WH Freeman and Co, 2012.
- STEVENS, R. D. Gradients of bat diversity in Atlantic Forest of South America: environmental seasonality, sampling effort and spatial autocorrelation. **Biotropica** v. 45, p. 764-770. 2014.
- STONER, K. E. Phyllostomid bat community structure and abundance in two contrasting tropical dry forests. **Biotropica** v. 37, p. 591-599. 2005.
- THOMASON, J. J. Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. **Can. J. Zool.** v. 69, p. 2326-2333. 1991.
- VIECHTBAUER, W. Bias and efficiency of meta-analytic variance estimators in the random-effects model. **J. Educ. Behav. Stat.** v. 30, p. 261-293. 2005.
- VIECHTBAUER, W. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. **J. Stat. Softw.** v. 36, p. 1-48. 2010.
- WINTER, Y.; VON HELVERSEN, O. Operational tongue length in phyllostomid nectar-feeding bats. **J. Mammal.** v. 84, p. 886-896. 2003.
- WROE, S.; MCHENRY, C.; THOMASON, J. J. Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behaviour in fossil taxa. **Proc. R. Soc. Lond. B** v. 272, p. 619-625. 2005.

