

ASSIMETRIA FLUTUANTE E SELEÇÃO NATURAL EM
CAROLLIA PERSPICILLATA (LINNAEUS, 1758) (CHIROPTERA:
PHYLLOSTOMIDAE)

BRENO MELLADO DA ROCHA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY
RIBEIRO

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO – 2018

ASSIMETRIA FLUTUANTE E SELEÇÃO NATURAL EM
CAROLLIA PERSPICILLATA (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)

BRENO MELLADO DA ROCHA

“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

FEVEREIRO – 2018

ASSIMETRIA FLUTUANTE E SELEÇÃO NATURAL EM
CAROLLIA PERSPICILLATA (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)

BRENO MELLADO DA ROCHA

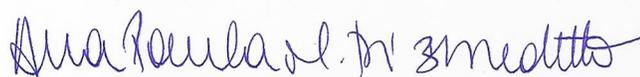
“Dissertação apresentada ao Centro de
Biotecnologias e Biotecnologia da Universidade
Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro,
como parte das exigências para obtenção do título
de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.”

Aprovada em 27 de Fevereiro de 2018

Comissão Examinadora:



Dr. Pablo Rodrigues Gonçalves (UFRJ)



Dr.ª Ana Paula Madeira Di Benedetto (UENF)



Dr. Marcelo Rodrigues Nogueira (UENF)



Dr. Leandro Rabello Monteiro (UENF)
Orientador

AGRADECIMENTOS

Primeiramente gostaria de agradecer meus pais, Marcia e Ruy, que sempre me apoiaram durante todas etapas da minha vida. Me ensinaram sobre os valores éticos e morais da vida, sempre me estimulando a buscar meus caminhos de forma independente.

Sou muito grato ao meu orientador Dr. Leandro R. Monteiro, por todo tempo empenhado tanto na minha formação acadêmica quanto pessoal, além de muitas vezes acreditar mais no meu potencial do que eu mesmo.

Agradeço o pesquisador Dr. Marcelo Rodrigues Nogueira por todo auxílio durante a elaboração e desenvolvimento deste projeto, além dos ensinamentos à respeito dos morcegos.

Agradeço aos colegas de laboratório Ricardo, Lucas e Luana que contribuíram durante os campos, na coleta de dados, confecção de materiais e nas discussões no laboratório.

Agradeço à todos meus amigos de Campos dos Goytacazes. Sou profundamente grato por ter encontrado essas pessoas ao longo dessa caminhada.

Agradeço ao diretor da Reserva Biológica União Whitson José da Costa Jr. e a equipe da Reserva pela autorização de trabalho e suporte proporcionado às nossas pesquisas desenvolvidas no local.

Agradeço às agências de fomento FAPERJ, CNPq pelo suporte financeiro e a CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

Agradeço ao Laboratório de Ciências Ambientais e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Estadual do Norte Fluminense pela oportunidade de desenvolver esta pesquisa.

Sumário

RESUMO.....	X
ABSTRACT.....	XI
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVO.....	7
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	8
3.1 Área de Estudo.....	8
3.2 Amostragem e aquisição de dados.....	10
3.3 Análise da assimetria.....	12
3.4 Condição corporal.....	14
3.5 Modelos de marcação e recaptura.....	14
3.6 Análise do potencial reprodutivo dos machos.....	17
4. RESULTADOS.....	17
4.1 Assimetria e erro de mensuração.....	17
4.2 Índice de Condição Corporal.....	19
4.3 Estimativas de sobrevivência e recaptura.....	20
4.4. Assimetria e potencial reprodutivo.....	27
5. DISCUSSÃO.....	29
5.1 Probabilidade de sobrevivência e variáveis individuais.....	29
5.2 Variação temporal na probabilidade de sobrevivência.....	32
5.3 Variação temporal e dimorfismo da probabilidade de recaptura.....	33
5.4 Potencial reprodutivo e assimetria.....	34
5.5 Assimetria flutuante e seleção sexual.....	35
CONCLUSÃO.....	37
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	38
7. ANEXO 1.....	48

Lista de figuras

- Figura 1:** Distribuição das frequências das diferenças entre os lados direito e esquerdo ($D - E$) para os três tipos mais comuns de assimetria. A) assimetria flutuante, B) assimetria direcional e C) antissimetria.....1
- Figura 2:** Abrigos utilizados por *Carollia perspicillata* na Reserva Biológica União. A) Abrigo maior próximo ao pomar e ao açude. B) Grupo de fêmeas de *C. perspicillata* em um harém. É possível observar as anilhas utilizadas na marcação individual. C) Coleta dos animais com puça dentro do abrigo. D) Abrigo menor no porão da serraria.....9
- Figura 3:** Métodos de marcação e medição dos animais. A) Anilha numerada colocada no braço de um morcego. B) Morcego com colar de bolas de aço inoxidável, com anilha numerada transpassada. C) Medição do antebraço direito. D) Medição do testículo.....11
- Figura 4:** Parâmetros do modelo de marcação-recaptura Cormak-Jolly-Seber e formação do histórico de capturas. Probabilidade de sobrevivência (ϕ) e recaptura (p). Tanto ϕ quanto p podem ser homogêneos ou variar no tempo e de acordo com variáveis individuais. Modificado de (Williams et al., 2002).....16
- Figura 5:** Histograma das assimetrias do comprimento do antebraço com sinal, mostrando a linha de densidade (preto) e um intervalo de confiança de 95% com base nos quantis para o erro de mensuração (resíduos do modelo misto na linha tracejada vermelha) e assimetria flutuante (linha tracejada preta). A linha tracejada azul mostra a diferença média entre lados como estimativa de assimetria direcional.19
- Figura 6:** Regressão do eixo maior reduzido entre os logaritmos naturais da massa corporal e o comprimento do antebraço. O coeficiente de regressão (b_{SMA}) determina a inclinação da reta.....20
- Figura 7:** Predição da probabilidade de sobrevivência de *C. perspicillata* a partir do módulo da assimetria do comprimento do antebraço individual. A linha contínua indica a tendência média, enquanto o polígono indica o intervalo de confiança de 95%.....22
- Figura 8:** Predição da probabilidade de sobrevivência de *C. perspicillata* em relação ao índice de massa corporal médio "Scaled Mass index" (SMI). A linha contínua

representa a tendência média dos indivíduos enquanto o polígono indica intervalo de confiança de 95%.....	23
Figura 9: Predição da probabilidade de sobrevivência de <i>C. perspicillata</i> em relação ao comprimento do antebraço individual. A linha contínua indica a tendência média, o polígono indica o intervalo de confiança de 95%.....	24
Figura 10: Diagramas de dispersão entre assimetria do antebraço e comprimento do antebraço (painel esquerdo, correlação -0,022) e assimetria e índice de condição corporal (painel direito, correlação -0,021). Quatro valores atípicos de assimetria e comprimento de antebraço não estão representados para facilitar a visualização....	25
Figura 11: Predição da probabilidade de sobrevivência de <i>C. perspicillata</i> em relação ao tempo ao longo de 2 anos de amostragem na ReBio União - RJ. A linha contínua vermelha representa a tendência média dos indivíduos, o polígono vermelho indica o intervalo de confiança de 95%. Os retângulos cinza representam períodos da estação seca.....	25
Figura 12: Predição da probabilidade de recaptura de <i>C. perspicillata</i> em relação ao tempo ao longo de 2 anos de amostragem na ReBio União - RJ. As linha contínuas representam a tendência média dos indivíduos, os polígonos indicam os intervalos de confiança de 95%. Os retângulos cinza representam períodos da estação seca.	26
Figura 13: Diagramas de dispersão dos termos do modelo de regressão para prever o comprimento dos testículos em <i>Carollia perspicillata</i> . Os resíduos parciais plotados no eixo vertical para cada variável preditora são independentes das demais variáveis, permitindo a visualização da contribuição parcial (única) de cada preditor.	28

Lista de tabelas

Tabela 1: Análise de variância de modelo misto comparando fatores de efeito fixo (Lado), efeito aleatório (Indivíduo) e interação. gl corresponde aos graus de liberdade de cada termo, S.Q. são as somas de quadrados, Q.M. os quadrados médios, F é a estatística testando a significância dos quadrados médios.....18

Tabela 2: Resultado da seleção de modelos Cormack-Jolly-Seber para populações abertas, com as probabilidades de recaptura (p) e sobrevivência (f) fixos ou variáveis no tempo. Apenas os 10 primeiros modelos (total de 124 – Anexo 1) são mostrados. Abreviações: K: número de parâmetros, QAICc: quasi-critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas, Δ QAICc: diferenças em relação ao menor QAICc observado, wQAICc: peso Akaike, QDev: quasi-deviance (função desvio do modelo baseada na log-verossimilhança), AA: assimetria do comprimento do antebraço, AD: comprimento do antebraço direito, IC: índice de condição corporal. 21

Tabela 3: Seleção de modelos lineares para a predição dos logaritmos dos comprimentos dos testículos a partir do comprimento do antebraço direito (AD), assimetria do antebraço (AA) e índice de condição SMI (IC). As colunas com nomes das variáveis preditoras contém o valor dos parâmetros (coeficientes de regressão) se presentes no modelo. A coluna Int mostra o intercepto dos modelos, gl os graus de liberdade, logLik o logaritmo da verossimilhança, AICc o critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas, Δ AICc a diferença em relação ao modelo com menor AICc, e wAICc os pesos Akaike para cada modelo.....27

RESUMO

Pequenos desvios de simetria, em organismos bilaterais, podem oferecer uma medida de precisão no desenvolvimento. As diferenças entre os lados direito e esquerdo surgem da incapacidade de um organismo tamponar distúrbios ao longo do desenvolvimento, se afastando do “ideal” esperado para um fenótipo particular, indicando instabilidade no desenvolvimento e possível diminuição do valor adaptativo. Testamos a hipótese de que a assimetria do antebraço de morcegos está relacionada a uma diminuição do valor adaptativo. Acompanhamos por aproximadamente dois anos uma colônia do morcego *Carollia perspicillata* estabelecida em uma construção abandonada na Reserva Biológica União (RJ). Foram marcados 1011 animais (521 fêmeas e 490 machos) totalizando 1910 capturas. O erro de mensuração (0,1mm) é menor que a metade do valor da assimetria média do antebraço (0,24mm), repetibilidade aceitável do caráter. Modelos de captura-marcação-recaptura foram utilizados para estimar probabilidades de sobrevivência (ϕ) e de recaptura (p) e sua associação com variáveis individuais, como sexo, assimetria do antebraço, condição corporal e comprimento do antebraço (como marcador de tamanho corporal). Foram gerados um total de 124 modelos, selecionados pelo critério de informação de Akaike corrigido para sobredispersão. O modelo com maior suporte estatístico associou ϕ negativamente com assimetria do antebraço, e positivamente com o comprimento do antebraço e condição corporal. Já p foi associada ao sexo (maior para os machos). Variações temporais também foram observadas nos dois parâmetros. Machos mais simétricos, maiores e com melhor condição corporal também apresentam maiores testículos, sugerindo maior potencial reprodutivo, devido à competição de esperma no útero das fêmeas. Os resultados dão suporte estatístico à hipótese de que a assimetria do antebraço pode ser um marcador do valor adaptativo, assim como o comprimento do antebraço e a condição corporal, sugerindo novas interpretações sobre o sistema reprodutivo de *Carollia perspicillata*, e ampliando as possibilidades do uso destes marcadores fenotípicos para o estudo da evolução de morcegos.

Palavras-chave: Valor adaptativo, Instabilidade no desenvolvimento, Modelos Cormack-Jolly-Seber, Sobrevivência.

ABSTRACT

Small deviations from symmetry in bilateral organisms can provide a measure of precision in development. The differences between right and left sides arise from the inability of an organism's development to buffer disturbances, deviating from the expected for a phenotype, indicating developmental noise and possibly a decrease in fitness. In the present study, we tested the hypothesis that forearm asymmetry in bats is related to a fitness decrease. For two years, we followed a colony of the bat *Carollia perspicillata* roosting in an abandoned building in the União Biological Reserve (RJ). We tagged 1011 animals (521 females and 490 males), totalling 1910 captures. The measurement error (0.1mm) is less than half the average of forearm asymmetry (0.24mm), an acceptable repeatability for the character. Capture-recapture models were used to measure probabilities of survival (ϕ) and recapture (p) and their association with individual variables, such as forearm asymmetry, forearm length (as a proxy for body size) and body condition. A total of 124 models were generated and selected by the Akaike information criterion, corrected for overdispersion. The model with the best fit associated survival negatively with forearm asymmetry, and positively with forearm length and body condition. Recapture probability was associated with sex (greater for males), and both parameters presented a temporal variation pattern. More symmetric, larger males with better body condition have larger testicles, suggesting greater reproductive potential due to sperm competition in the uterus of females. The results give statistical support to the hypothesis that forearm asymmetry is a useful proxy for fitness, as well as forearm length and body condition, suggesting new interpretations for the reproductive system in *Carollia perspicillata*, and increasing the amount of possible uses for these phenotypic markers in the study of bat evolution.

Key words: Fitness, Developmental instability, Fluctuating asymmetry, Cormack-Jolly-Seber models, Survival.

1. INTRODUÇÃO

A assimetria de estruturas morfológicas bilateralmente simétricas é considerada uma expressão visível do ruído no desenvolvimento que se acumula ao longo da ontogenia de um organismo (Klingenberg, 2015). A produção de alterações morfológicas em resposta a distúrbios aleatórios é conhecida como instabilidade do desenvolvimento, e representa a incapacidade do organismo se desenvolver em um curso precisamente determinado (Markow, 1995). Os dois lados de um indivíduo são réplicas que compartilham genótipo e ambiente (Graham *et al.*, 2010). Espera-se, portanto, que sejam exatamente iguais (Van Dongen, 2006), pois qualquer desvio da trajetória de desenvolvimento comum deve ser “tamponado”, diminuindo as diferenças entre réplicas. Quando isto não acontece, os efeitos dos distúrbios localizados se acumulam separadamente nos diferentes lados e termina por levar a fenótipos assimétricos (Palmer, 1994).

O método mais comum para avaliar a estabilidade do desenvolvimento baseia-se na análise de pequenas diferenças entre lados direito e esquerdo em características morfológicas de um indivíduo que deveria possuir simetria bilateral (Hallgrímsson *et al.*, 2002). No entanto, o tema da assimetria é relativamente complexo, sendo importante destacar que existem situações em que o desenvolvimento normal leva a fenótipos assimétricos, que não são considerados expressões de instabilidade no desenvolvimento (Palmer e Strobeck, 1986). Em animais bilateralmente simétricos, podemos destacar três tipos de assimetria, os quais são identificados a partir de padrões de variação populacional: a assimetria flutuante (AF), assimetria direcional (AD) e a antissimetria (AT) (Palmer e Strobeck, 2003).

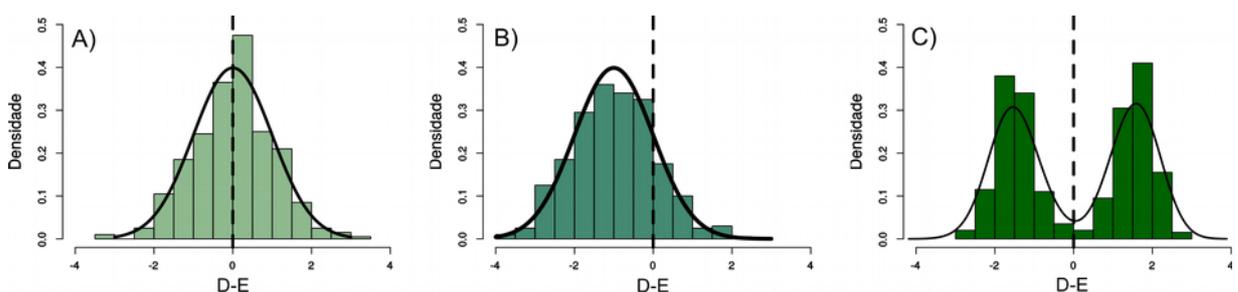


Figura 1: Distribuição das frequências das diferenças entre os lados direito e esquerdo (D – E) para os três tipos mais comuns de assimetria. A) assimetria flutuante, B) assimetria direcional e C) antissimetria.

A assimetria flutuante é um tipo de desvio de simetria em organismos bilateralmente simétricos que surge da inabilidade dos indivíduos desenvolverem precisamente estruturas morfológicas repetidas (como os lados esquerdo e direito) (Van Valen, 1962). Como os distúrbios responsáveis pelos erros de desenvolvimento são aleatórios, a assimetria flutuante em uma população exibe uma distribuição normal da diferença entre os lados com média igual a zero ($D - E = 0$) (Palmer, 1996). Segundo esta expectativa, 50% dos indivíduos deve apresentar o lado direito maior (assimetria positiva) e os outros 50% deve apresentar o lado esquerdo maior (assimetria negativa). Os indivíduos com assimetrias próximas de zero são mais comuns e os indivíduos muito assimétricos são raros (Fig. 1A) (Palmer, 1994). Quando estas premissas são observadas, é possível estimar a assimetria flutuante de uma população pela média das diferenças absolutas (sem sinal) $|D - E|$ (Palmer e Strobeck, 2003), e a assimetria absoluta de cada indivíduo pode estimar a instabilidade no seu desenvolvimento.

A assimetria direcional é uma tendência de um organismo desenvolver estruturas com tamanhos diferentes nos lados direito e esquerdo do corpo. Um lado sempre será maior que o outro, geralmente o mesmo em todos os indivíduos da população (Klingenberg, 2015), e a direção de assimetria é geneticamente determinada. A diferença média entre os lados pode ser pequena, mas é sempre diferente de zero (Fig. 1B) (Palmer e Strobeck, 2003). Existem muitos exemplos de AD em vertebrados, como a disposição e estrutura dos órgãos internos (coração, pulmão, fígado), crânio de cetáceos, abertura do ouvido em corujas, posição dos olhos em linguados (Palmer, 2009).

A antissimetria é um padrão de assimetria onde cada indivíduo dentro de uma espécie é assimétrico, mas a direção dessa assimetria é aleatória e não determinada geneticamente (Rowe *et al.*, 1997). Nesse caso é possível observar que a distribuição da frequência ($D - E$) segue um padrão de distribuição bimodal (Fig. 1C). Um exemplo são as quelas sinalizadoras dos caranguejos do gênero *Uca*, onde um lado sempre é maior que o outro, mas a maior estrutura ocorre nos lados direito ou esquerdo em frequências semelhantes numa população (Palmer, 2005).

A assimetria direcional e a antissimetria são diferenças de tamanho entre os lados direito e esquerdo do corpo que surgem de um desenvolvimento normal do

organismo, com o fenótipo assimétrico geneticamente estabelecido. Por este motivo apenas a assimetria flutuante é postulada como marcadora de instabilidade no desenvolvimento (Palmer e Strobeck, 1986; Palmer, 1994; Klingenberg, 2015).

A assimetria flutuante é um padrão de variação ubíquo, mesmo que seja na maior parte das situações, difícil de detectar sem instrumentos de medição. No entanto, diferentes populações podem apresentar aumentos da AF em condições de estresse. As causas do aumento da assimetria média podem incluir condições extremas de temperatura, altitude, poluição, deficiência nutricional, fatores químicos, parasitismo, fragmentação, assim como os fatores genéticos como endocruzamento, hibridização e doenças genéticas (Markow, 1995; Agnew e Koella, 1997; Moller e Swaddle, 1997; Klingenberg, 2003; Palmer e Strobeck, 2003; Graham *et al.*, 2010). No entanto, os processos que originam o ruído do desenvolvimento não são perfeitamente compreendidos (Leamy e Klingenberg, 2005; Vangestel *et al.*, 2011). Os padrões assimétricos flutuantes são provavelmente o resultado de efeitos epistáticos de genes tamponadores (como proteínas de choque térmico) com genes controladores e estruturais (Leamy *et al.*, 2015) quando submetidos a ambientes estressantes. As proteínas de choque térmico agem como *chaperones* (acompanhantes, protetores) ligando-se a fatores de transcrição ou outras proteínas relevantes para permitir seu funcionamento normal em situações de estresse. É postulado então que o mau funcionamento deste sistema de tamponamento leva a um acúmulo de erros no desenvolvimento e conseqüentemente, à assimetria dos indivíduos.

A utilização da assimetria flutuante no monitoramento ambiental assume que as populações comparadas sejam geneticamente similares ou que a assimetria seja independente de diferenças genéticas, aumentando a assimetria flutuante das populações submetidas aos maiores estresses ambientais sem que haja a possibilidade de seleção de genes modificadores da assimetria (Palmer, 1996; Williams, 2000; De Coster *et al.*, 2013). Por outro lado, pode-se assumir que os ambientes sejam similares, mas existam diferenças genéticas entre as populações, particularmente em respeito à heterozigose (Palmer, 1996; Vangestel *et al.*, 2011; Lacy e Alaks, 2013), cujo declínio poderia causar uma depressão endogâmica e conseqüente diminuição do valor adaptativo (sobrevivência + reprodução). Estas

premissas raramente são respeitadas, possivelmente levando à incerteza sobre a relevância da AF no monitoramento e conservação (Clarke, 1995; Leung e Forbes, 1996; Clarke, 1998; Leung *et al.*, 2000; Leamy e Klingenberg, 2005). São particularmente relevantes para entender esta incerteza, os estudos de McKenzie e Clarke (1988) e Freebairn e colaboradores (1996) mostrando em moscas varejeiras (*Lucilia cuprina*), o surgimento de fenótipos assimétricos resistentes a um inseticida. Após várias gerações com exposição contínua aos inseticidas, houve a seleção de um gene modificador que reduziu a assimetria e aumentou o valor adaptativo das moscas a níveis pré-exposição, mantendo a resistência. Caso um pesquisador não conhecesse o histórico evolutivo do desenvolvimento da resistência nestas moscas e medisse apenas a assimetria média após o processo de seleção, chegaria à conclusão que a exposição ao inseticida não aumenta o nível de AF nas moscas.

Focando especificamente na relação entre assimetria e valor adaptativo, a hipótese relevante é que a menor aptidão individual está associada a uma maior instabilidade no desenvolvimento devido a uma capacidade diminuída do genótipo para tamponar os distúrbios ao longo do desenvolvimento, assim como manter funções corporais importantes, aumentando a assimetria e diminuindo o valor adaptativo (Moller e Swaddle, 1997). Esta relação entre assimetria e valor adaptativo levou pesquisadores a postular a hipótese de que estruturas assimétricas em machos poderiam ser utilizadas pelas fêmeas como indicadoras de "bons genes" na seleção sexual (Moller, 1997). Esta hipótese não foi amplamente corroborada por estudos posteriores, principalmente pela falta de suporte estatístico para a significância da herdabilidade da assimetria (Polak, 2008). No entanto, apesar de ser estatisticamente difícil mostrar a significância de herdabilidades muito baixas (como esperado para a AF), é possível utilizar métodos indiretos para determinar a existência de variação herdável, como seleção artificial de fenótipos assimétricos ao longo de muitas gerações (Carter e Houle, 2011). A associação entre assimetria, instabilidade no desenvolvimento e valor adaptativo apresenta um arcabouço teórico-conceitual, mas suporte limitado a partir de estudos empíricos. Novos estudos são necessários para elucidar esta relação e a utilidade da instabilidade no desenvolvimento em estudos evolutivos (Van Dongen, 2006).

A relação entre AF e valor adaptativo em morcegos foi pouco explorada (Gummer e Brigham, 1995; Voigt *et al.*, 2005). Voigt *et al.* (2005) investigaram como a assimetria do antebraço está relacionada ao sucesso reprodutivo em *Saccopteryx bilineata*. Estes autores observaram que os machos menores e mais simétricos tiveram maior sucesso reprodutivo. Como os machos desta espécie realizam exibições sexuais e manobras de defesa durante o voo, os autores argumentam que os menores conseguem manter haréns devido à maior manobrabilidade e menor custo energético do voo, e que os machos mais simétricos são selecionados pelas fêmeas como portadores de “bons genes”. Estes autores, no entanto, não mostram evidências de herdabilidade da assimetria ou de que as fêmeas estariam ativamente selecionando os machos pela assimetria da asa. Independente da utilização do caráter assimétrico pelas fêmeas, a associação entre valor adaptativo reprodutivo e assimetria é robusta.

Morcegos são modelos de estudo muito importantes para uma série de temas relevantes em ecologia e evolução, como indicadores de distúrbios ambientais, seleção sexual, ecomorfologia e macroevolução (Fenton *et al.*, 1992; Wilkinson e McCracken, 2003; Dumont, 2007; Monteiro e Nogueira, 2010; Monteiro e Nogueira, 2011). Uma das espécies de morcego mais estudadas, *Carollia perspicillata*, se destaca por apresentar algumas características que facilitam estudos populacionais de longo prazo, como fácil captura e manuseio, alta fidelidade aos abrigos, alta longevidade (aproximadamente 17 anos) quando comparada a outros mamíferos do mesmo porte (Fleming, 1988) e apresenta maiores taxas de captura quando comparada com outros morcegos (Bernard e Fenton, 2003; Mello e Schittini, 2005, sendo inclusive um importante modelo para estudos que exigem manutenção em cativeiro (Cretkos *et al.*, 2005).

Carollia perspicillata apresenta distribuição pela região neotropical, sendo encontrada desde Oaxaca no México até o sul do Brasil (Cloutier e Thomas, 1992). Está entre as espécies mais capturadas em estudos realizados no Brasil, principalmente, em florestas secundárias (Muller e Reis, 1992; Pedro e Taddei, 2002; Bernard e Fenton, 2003; Mello e Schittini, 2005; Mello, 2009; Esbérard *et al.*, 2013). Sua dieta é basicamente composta de frutos, principalmente de espécies pioneiras, podendo complementar com insetos, pólen e néctar durante os períodos de

escassez de frutos (Fleming, 1988; Mello *et al.*, 2004a). A espécie é encontrada em colônias que podem variar de pequenos grupos com poucos indivíduos até centenas de indivíduos, abrigados em ocos de árvores, cavernas ou sob construções humanas como pontes ou prédios abandonados (Fleming, 1988).

O sistema de acasalamento em *C. perspicillata* é a poliginia por defesa de recursos (McCracken e Wilkinson, 2000), onde os machos de uma colônia são capazes de monopolizar um grupo de fêmeas (harém), defendendo um território dentro do abrigo (Williams, 1986). O papel da escolha do parceiro é das fêmeas que têm preferência pelo sítio dentro do abrigo, não pelo macho (Fleming, 1988). Isto gera uma competição entre os machos adultos que buscam ampliar seu sucesso reprodutivo defendendo o melhor território dentro do abrigo (Williams, 1986). Os jovens solteiros formam agregações em áreas periféricas da colônia, eventualmente disputando território ou tentando acasalamentos oportunistas (Fasel *et al.*, 2016). Em raras situações dispersando para outras colônias. Estudando colônias de *C. perspicillata* na Costa Rica, Fleming (1988) observou a permanência de machos territoriais no mesmo abrigo por até 277 dias, território que eles defendem mesmo na ausência de fêmeas (Williams, 1986). A presença dos machos solteiros e periféricos tentando acasalar com as fêmeas do harém gera múltiplas paternidades (Fasel *et al.*, 2016) e uma competição do esperma no trato reprodutivo das fêmeas, com ampla oportunidade de seleção sexual (Gomendio *et al.*, 1998; Preston *et al.*, 2003; Schulte-Hostedde *et al.*, 2005).

Fleming (1988) em um vasto estudo sobre a biologia de *C. perspicillata*, mostra que os indivíduos machos mais velhos e com maior peso (melhor condição corporal) são os que conseguem manter os territórios e haréns por mais tempo. Apesar da defesa territorial envolver disputas físicas, indivíduos com maior tamanho de antebraço, um marcador de tamanho corporal amplamente utilizado para morcegos, não apresentaram maior longevidade ou mais sucesso na manutenção dos territórios. As características morfológicas associadas com a sobrevivência e o sucesso reprodutivo que poderiam servir como marcadoras em estudos sobre seleção natural permanecem como uma questão em aberto. O objetivo principal é testar se a assimetria individual dos antebraços em *C. perspicillata* pode ser utilizada como indicador de sucesso reprodutivo e sobrevivência, abrindo um leque de

possibilidades para investigações sobre os mecanismos de seleção natural e sexual nesta espécie.

2. OBJETIVO

O objetivo do estudo é examinar o potencial do uso da assimetria individual como medida da instabilidade do desenvolvimento e marcador fenotípico associado ao valor adaptativo (sobrevivência e reprodução). A estimativa da relação assimetria – valor adaptativo para morcegos trará uma maior robustez ao monitoramento de populações sob estresse ecológico, assim como ampliará o leque de questões em estudos evolutivos sobre seleção natural. Para alcançar o objetivo proposto, três hipóteses principais foram testadas neste estudo:

1 – Indivíduos mais simétricos apresentam maior probabilidade de sobrevivência. A existência de uma associação negativa entre a assimetria individual e a probabilidade de sobrevivência corroboraria a hipótese de que a assimetria serve como marcador para este componente do valor adaptativo.

2 – Indivíduos machos mais simétricos apresentam maior potencial reprodutivo. O tamanho dos testículos é diretamente proporcional à produção de esperma, o que pode representar uma vantagem seletiva no sistema de acasalamento de *C. perspicillata* (Fleming, 1988; Fasel et al., 2016), mesmo para indivíduos que não possuem harém. A existência de associação negativa entre assimetria e o tamanho dos testículos corroboraria a hipótese de que a assimetria pode ser um marcador do componente reprodutivo do valor adaptativo.

3 – Indivíduos mais simétricos apresentam melhor condição corporal. Esta hipótese é particularmente relevante no contexto da seleção sexual (Polak, 2008), indicando que assimetria pode estar sinalizando “bons genes”.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de Estudo

Para o presente estudo trabalhamos com duas colônias de *Carollia perspicillata* estabelecidas em construções abandonadas dentro dos limites da Reserva Biológica União (RBU), situada na região da Baixada Litorânea do estado do Rio de Janeiro (22°27'30"S e 42°02'14"W) (ICMBIO, 2008). A reserva teve sua área ampliada recentemente, possuindo 7,756ha cobertos principalmente por floresta ombrófila densa de baixada e submontana (Veloso *et al.*, 1991). O clima na Reserva é tropical úmido, com precipitação média de 1700 mm/ano e sazonalidade moderada. Os meses entre outubro e abril concentram 80% da precipitação anual, sendo considerado o período chuvoso (ICMBIO, 2008). As temperaturas máximas oscilam entre 32°C (janeiro) e 25°C (julho), ao passo que as temperaturas mínimas variam entre 24°C (janeiro) e 16°C (julho). Seguindo o padrão de outros fragmentos na região, existem na RBU muitas áreas de baixada em regeneração onde as espécies de *Piper* sp., principal alimento desta espécie, são muito abundantes (Prieto *et al.*, 2014). Conseqüentemente, *C. perspicillata* também apresenta uma elevada abundância quando comparada com outras espécies locais (Mello e Schittini, 2005). Estudos prévios mostraram que a espécie é dominante na assembléia de morcegos da RBU, apresentando 70% de abundância relativa (Mellado *et al.*, 2018).

A maior colônia estudada utiliza um depósito abandonado próximo ao início da trilha interpretativa, em uma área de um antigo pomar e adjacente a um açude e uma área de mata de baixada em regeneração (Fig. 2A). O depósito abriga aproximadamente 6-8 haréns (Fig. 2B), com média de capturas por evento de 60 fêmeas e 69 machos (e considerável variação temporal). Uma segunda colônia de menor tamanho situa-se muito próxima à primeira (350m) e situa-se dentro de um porão na antiga serraria (Fig. 2D). O porão abriga aproximadamente 1-3 haréns, com média de capturas de 19 fêmeas e 14 machos, possivelmente devido a menor área disponível que a do abrigo do açude, mas outros fatores podem estar influenciando a presença de menos indivíduos neste abrigo. Consideramos

inicialmente que os dois abrigos poderiam funcionar em conjunto como uma “metacolônia”, e capturando animais nos dois locais poderíamos maximizar as recapturas. Além de *C. perspicillata*, os mesmos abrigos são utilizados por outras espécies de morcegos, como o carnívoro *Trachops cirrhosus*, o insetívoro *Lonchorhina aurita*, o nectarívoro *Glossophaga soricina* e o hematófago *Desmodus rotundus*.

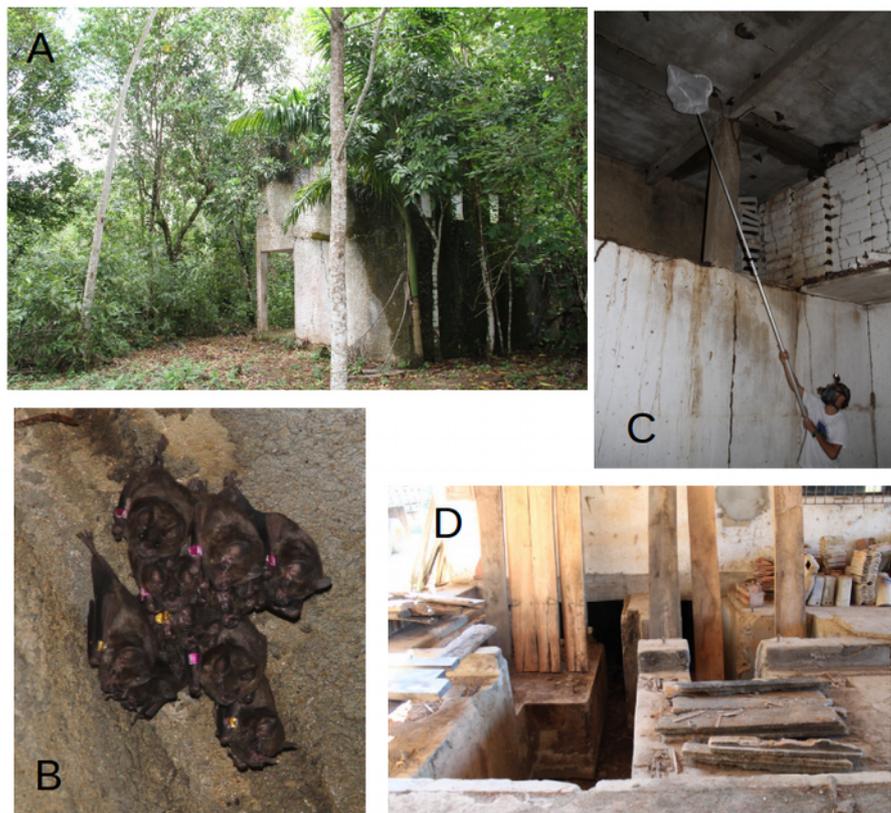


Figura 2: Abrigos utilizados por *Carollia perspicillata* na Reserva Biológica União. A) Abrigo maior próximo ao pomar e ao açude. B) Grupo de fêmeas de *C. perspicillata* em um harém. É possível observar as anilhas utilizadas na marcação individual. C) Coleta dos animais com puça dentro do abrigo. D) Abrigo menor no porão da serraria.

3.2 Amostragem e aquisição de dados

Foram realizadas amostragens a cada 2 meses entre abril de 2015 e setembro de 2017, que consistiram na captura de todos os morcegos dentro do abrigo, geralmente entre 8:00 e 9:00AM, com auxílio de equipamentos produzidos pelo próprio grupo de pesquisa de Ecologia e Evolução de Morcegos do Laboratório de Ciências Ambientais da Universidade Estadual do Norte Fluminense. Antes da captura, todas as possíveis rotas de fuga dos morcegos (janelas e portas) foram vedadas para impedir que os morcegos saíssem do abrigo. Para a captura foi utilizado um puçá entomológico preso em uma haste telescópica, permitindo o alcance das partes mais altas dentro do abrigo. Os indivíduos capturados foram acondicionados em um samburá, o qual consiste de um cilindro de tela de mosquiteiro com 120 cm de comprimento e 60 cm de diâmetro, o qual permite acomodar mais de 200 indivíduos sem perigo de sufocamento ou lesões (Kunz e Kurta, 1988). Após a captura, os morcegos foram transportados até o laboratório localizado dentro da Reserva União para triagem. Na triagem foram registrados: o peso (com balança de precisão de 0.01g – BEL Engineering); sexo; categoria etária (jovem, sub-adulto, adulto); condição reprodutiva; comprimento do antebraço (direito e esquerdo, com paquímetros Mitutoyo e Starret, precisão de 0.01mm) (Fig. 3); comprimento e largura do testículo direito dos machos; presença e número de ectoparasitas.

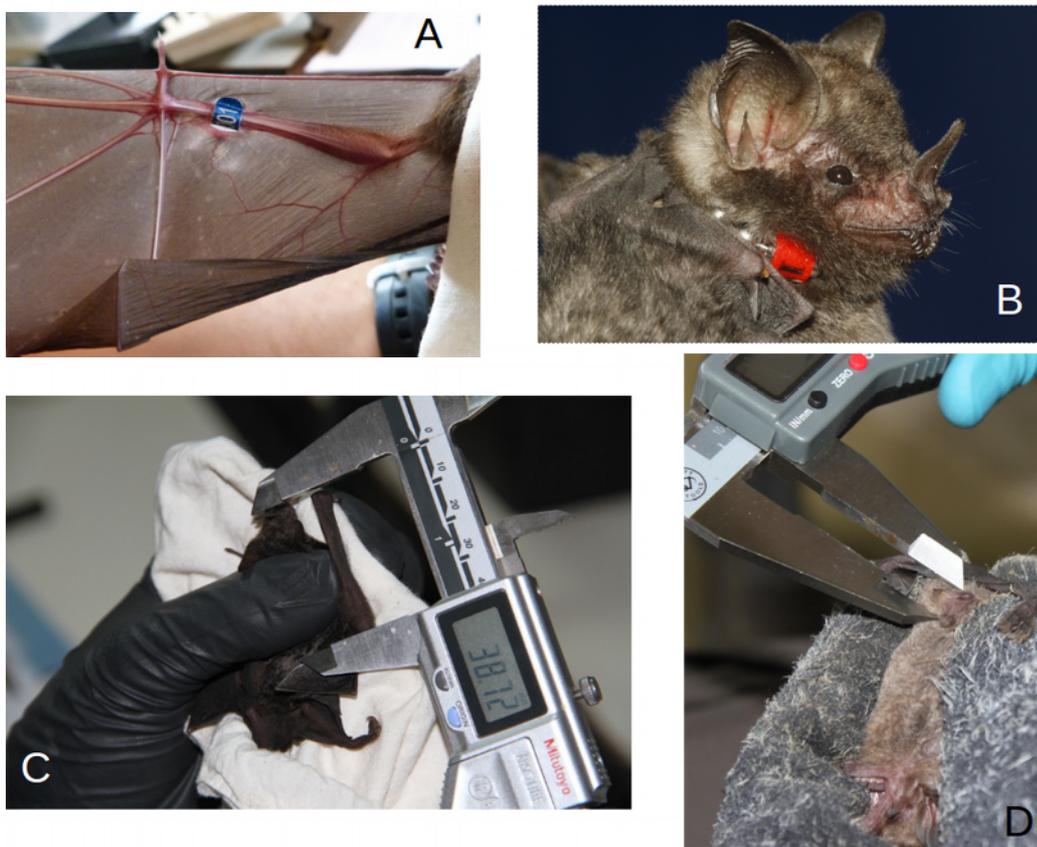


Figura 3: Métodos de marcação e medição dos animais. A) Anilha numerada colocada no braço de um morcego. B) Morcego com colar de bolas de aço inoxidável, com anilha numerada transpassada. C) Medição do antebraço direito. D) Medição do testículo.

Para determinação da categoria etária é necessário observar mudanças nos padrões de fechamento dos discos de crescimento das epífises nas falanges alongadas das asas. Através da transiluminação da asa com o auxílio de uma lanterna é possível observar a zona cartilaginosa nas extremidades das falanges. Quanto mais jovem for o morcego, menor será a mineralização dos discos epifisários, os quais são visualizados em tom mais claro que os ossos (Brunet-Rossini e Wilkinson, 2009). À medida que os indivíduos continuam se desenvolvendo, os discos epifisários se fecham até serem imperceptíveis a olho nu (Fleming, 1988; Kunz e Parsons, 1988). A categoria etária Juvenil foi utilizada apenas para morcegos que apresentavam discos epifisários não ossificados, com pelagem cinza e esparsa. A categoria dos subadultos foi utilizada para indivíduos com epífises recentemente ossificada, mas ainda sexualmente imaturos (mamas e

testículos impalpáveis). A categoria de adultos foi utilizada para os indivíduos com evidência de maturidade sexual. Para fêmeas adultas a condição reprodutiva foi determinada como aparentemente inativa, grávida, lactante, grávida/lactante e pós-lactante. No caso dos machos com testículos palpáveis, o comprimento e largura dos mesmos foi medido (Fig. 3D). Consideramos que indivíduos reprodutivamente ativos possuem o testículo maior que 6.0mm (Fleming, 1988).

Ao final da triagem os indivíduos foram marcados com uma anilha de alumínio anodizado com aba colocada no antebraço direito dos jovens e um colar de esferas de aço inoxidável com uma anilha anodizada fechada colocado no pescoço dos adultos (Fig. 3A e B), seguindo as recomendações de Fleming (1988) e Kunz e Weise (2009). O tempo desde o início da amostragem, triagem e soltura de todos animais demorava em torno de 10:00 horas, mas ao longo desse processo eram realizadas pausas, e parte dos animais eram liberados no abrigo na tentativa de minimizar o estresse causado. Todos os procedimentos foram realizados de acordo com as recomendações da American Society of Mammalogists para o uso de animais selvagens em pesquisas (Sikes *et al.* 2016) e *aprovados* pela Comissão de Ética de Uso de Animais da UENF (projeto 569030, protocolo 354).

Os dados coletados foram registrados em planilhas e transferidos para um banco de dados (LibreOffice Base) especificamente construído pelo Prof. Leandro R. Monteiro para o armazenamento e exportação dos registros de captura. Todas as análises estatísticas descritas abaixo foram realizadas no ambiente R (R Development Core Team, 2017). Os pacotes específicos são referenciados nas respectivas seções.

3.3 Análise da assimetria

O primeiro passo em um estudo de assimetria flutuante é estimar o erro de mensuração. Esta é uma preocupação importante pois a assimetria é medida pela diferença entre os lados de um mesmo indivíduo. Como estas diferenças são sutis (normalmente <1% do tamanho da estrutura), deve-se tomar cuidado tanto no momento da medição, quanto na posterior análise dos dados para aumentar a

probabilidade de detecção de diferenças entre amostras (Graham *et al.*, 2010). O erro de mensuração pode tanto obscurecer a magnitude da assimetria como levar a erros de interpretação nas comparações realizadas (Palmer, 1996). Idealmente, a magnitude da assimetria flutuante deve ser o dobro da magnitude do erro de medição (Palmer e Strobeck, 2003). Por isso, o tamanho das amostras deve ser grande e caracteres com alta repetibilidade são essenciais (Graham *et al.*, 2010). Por este motivo, utilizamos o comprimento do antebraço (medido entre o cotovelo e o punho, com a asa dobrada) para avaliação da assimetria flutuante. Esta estrutura não varia de tamanho após o indivíduo atingir sua maturidade, apresenta boa repetibilidade para medição em animais vivos (diminuindo o erro de mensuração) quando comparado com outras partes do animal. Devido ao fato do antebraço ser uma estrutura diretamente associada ao voo, com alta funcionalidade para morcegos, o caractere deve sofrer grande pressão seletiva durante seu desenvolvimento sendo possivelmente mais conservador em sua variabilidade (Palmer e Strobeck, 1986; Allenbach, 2011).

O erro de mensuração foi medido a partir de medidas repetidas em animais adultos recapturados. Desta maneira evitamos que diferenças intra-individuais causadas pelo crescimento contribuíssem para o erro. Dentre 1011 animais marcados, 242 (150 fêmeas e 92 machos) foram recapturados pelo menos uma vez. Ajustamos então o modelo linear

$$CA = \text{Indivíduo} + \text{Lado} + \text{Indivíduo:Lado} + \epsilon,$$

onde o comprimento do antebraço (CA) é predito em um modelo misto de análise de variância (ANOVA) com Lado como efeito fixo e Indivíduo como efeito aleatório. Este modelo permite estimar simultaneamente e comparar as magnitudes relativas da assimetria flutuante (AF), assimetria direcional (DA – a diferença média entre os lados), e o erro de mensuração (EM) (Graham *et al.*, 2010). Para o propósito de comparar as magnitudes de AF e EM, a estimativa de AF seguiu o índice mais generalizado proposto por Palmer e Strobeck (2003), $FA1 = \text{média das diferenças absolutas } |D - E|$, e o erro de mensuração foi medido pela raiz quadrada do quadrado médio residual da tabela de ANOVA (o índice $ME2$). Na ausência de instabilidade no desenvolvimento, é esperado que o índice $FA1 = (0,798 \sqrt{(2/n)}) \times ME2$, permitindo uma comparação direta entre erro e

assimetria. As associações estatísticas da assimetria foram realizadas com os valores individuais como medida de instabilidade no desenvolvimento.

3.4 Condição corporal

As medidas de massa corporal e comprimento do antebraço foram combinadas para uma estimativa da condição corporal dos indivíduos. O índice de condição corporal utilizado foi o *scaled mass index* (\hat{M}_i), proposto por Peig e Green (2009), o qual realiza um ajuste alométrico da massa corporal de modo que a mesma seja independente do comprimento do antebraço, usando a fórmula

$$\hat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{b_{SMA}},$$

onde M_i e L_i são, respectivamente, a massa corporal e o comprimento do antebraço do indivíduo i , L_0 é o comprimento médio do antebraço na amostra e b_{SMA} é o coeficiente de regressão modelo II do eixo maior padronizado para os logaritmos da massa corporal e do comprimento do antebraço. Este índice de condição corporal é proporcional aos resíduos da regressão e foi reportado como um bom indicador das reservas energéticas para pequenos mamíferos, associado à saúde geral do indivíduo e um indicador potencial de valor adaptativo (Peig e Green, 2009; Peig e Green, 2010). Como a condição corporal dos indivíduos varia ao longo do tempo, com ganho e perda de peso, utilizamos a condição média estimada para cada indivíduo baseado em suas recapturas, para todas as comparações estatísticas.

3.5 Modelos de marcação e recaptura

As amostragens iniciaram em abril de 2015 e se estenderam até setembro de 2017. Os animais recapturados foram avaliados com relação ao estado das anilhas e/ou colares, assim como possíveis lesões causadas pelas marcações. Quando necessário, as marcações eram removidas e os indivíduos eliminados da análise. Durante as semanas de captura, alguns indivíduos foram capturados em redes de neblina nas áreas ao redor dos abrigos. Neste caso, a marcação era anotada e a captura considerada no histórico, mas indivíduos não marcados não recebiam

marcações novas. No total, 1011 indivíduos foram marcados (521 fêmeas e 490 machos). A perda de marcações por anilhas foi estimada em 4%, considerando a média por evento de captura de indivíduos com cicatrizes somada com as marcações com números ilegíveis. A perda de colares, estimada a partir de indivíduos que receberam ambas marcações e perderam o colar, foi estimada em 10% (19 de 188). Estas proporções de perda foram relativamente baixas e de acordo com a expectativa da literatura (Fleming, 1988). A perda de colares é uma solução de compromisso entre mantê-los mais folgados com maior risco de perder ou mantê-los mais apertados, com maior risco de lesões para o animal. Optamos pela primeira, já que o prejuízo da perda de marcações é bem menor e aceitável.

O histórico de capturas para cada indivíduo (uma sequência binária com 12 resultados – 1 para capturas e 0 para não-capturas) foi utilizado para ajustar modelos de populações abertas (Cormack-Jolly-Seber - CJS) com heterogeneidade individual (Lebreton *et al.*, 1992). Estes modelos permitem a estimativa de dois parâmetros principais: as probabilidades de sobrevivência (ϕ) e recaptura (p), as quais podem ser homogêneas (iguais para todos indivíduos, sem variação temporal), ou variar no tempo e de acordo com características individuais (Pledger *et al.*, 2003). A probabilidade de sobrevivência (ϕ) é a chance de um indivíduo sobreviver entre dois eventos de captura, após ter sido previamente marcado (Fig. 4). A probabilidade de recaptura (p) é a chance de um indivíduo ser detectado em um determinado evento de captura. Tanto ϕ como p podem ficar fixos ou variar no tempo, indicando que nem todos os indivíduos têm a mesma probabilidade de sobrevivência e recaptura, e que estas podem ser diferentes dependendo da época do ano.



Figura 4: Parâmetros do modelo de marcação-recaptura Cormak-Jolly-Seber e formação do histórico de capturas. Probabilidade de sobrevivência (ϕ) e recaptura (p). Tanto ϕ quanto p podem ser homogêneos ou variar no tempo e de acordo com variáveis individuais. Modificado de (Williams *et al.*, 2002).

O modelo CJS possui as seguintes premissas: 1- todos os indivíduos têm a mesma probabilidade de sobrevivência, 2- todos os indivíduos têm a mesma probabilidade de recaptura, 3- não ocorre a perda de marcação e 4- o evento de captura representa um instantâneo da população (não há tempo para emigração ou imigração modificarem o resultado) (Lebreton *et al.*, 1992). No processo de validação do modelo foi testado o ajuste (*goodness of fit*) do modelo geral às premissas 1 e 2, que são as mais importantes em termos de ajuste (Williams *et al.*, 2002). Este teste corresponde a um qui-quadrado para uma sequência de tabelas de contingência onde os modelos nulos determinam que as probabilidades de sobrevivência e recaptura não dependem do evento de marcação específico e do histórico de capturas do indivíduo. Caso o modelo geral não apresente um ajuste satisfatório, por causa de sobredispersão, é necessário levar em consideração que as estimativas de variâncias podem ser subestimadas e uma correção nas estimativas de verossimilhança deve ser realizada (Lebreton *et al.*, 1992).

Construímos 124 modelos para um processo de seleção, a partir de um modelo maior: ϕ (Sexo + Assimetria do Antebraço + Comp. Do Antebraço + Condição Corporal + tempo) e p (Sexo + tempo) e diferentes combinações das variáveis preditoras dos parâmetros. A variável tempo nos modelos indexa os eventos de coleta no caso da probabilidade de recaptura e indexa os intervalos entre coletas para a probabilidade de sobrevivência (Fig. 4). Os modelos foram selecionados a partir do critério de informação de Akaike corrigido para pequenos tamanhos

amostrais (AICc) (Burnham e Anderson, 2002). No caso de um ajuste não satisfatório por sobredispersão, o critério de informação foi corrigido pelo fator de inflação da variância (\hat{c}) (Lebreton *et al.*, 1992). Este critério corrigido é baseado em uma estimativa de quasi-verossimilhança, sendo portanto chamado de quasi-critério de informação Akaike (QAICc). O ajuste e a seleção de modelos foi realizado com funções do pacote RMark (Laake, 2013).

3.6 Análise do potencial reprodutivo dos machos

A segunda hipótese traçada nos objetivos foi avaliada a partir de modelos lineares predizendo o comprimento dos testículos nos machos adultos a partir das variáveis independentes de assimetria do antebraço, comprimento do antebraço e condição corporal. Como os testículos podem variar de tamanho ao longo do ano (Fleming *et al.*, 1972), foi utilizado o tamanho do testículo máximo observado para cada indivíduo, representando seu maior potencial reprodutivo. Segundo Fleming (1988), testículos a partir de 6,0 mm já estão com espermatogênese ativa, por isso, para a regressão foram selecionados somente os machos com testículo acima de 6,0 mm de comprimento. Os critérios utilizados permitiram a utilização de 150 machos na amostra. Modelos com diferentes combinações de variáveis preditoras foram comparados por critérios de informação de Akaike corrigidos para pequenos tamanhos amostrais (Burnham e Anderson, 2002). A seleção de modelos foi realizada com a função dredge() do pacote MuMIn (Bartoń, 2017) no ambiente R.

4. RESULTADOS

4.1 Assimetria e erro de mensuração

Em um total de 12 sessões de captura ao longo de 2 anos, foram marcados 1011 animais, sendo 521 fêmeas e 490 machos, totalizando 1910 capturas. A validade da assimetria do antebraço a comparação com a assimetria direcional e erro de mensuração foi testada por uma ANOVA de modelo misto (Tabela 1). Nesta tabela, o quadrado médio da assimetria flutuante (interação Indivíduo:Lado) é

testado sobre o quadrado médio do erro de mensuração (Resíduo), o qual é significativo, indicando uma magnitude superior da assimetria flutuante em relação ao erro de mensuração.

Tabela 1: Análise de variância de modelo misto comparando fatores de efeito fixo (Lado), efeito aleatório (Indivíduo) e interação. gl corresponde aos graus de liberdade de cada termo, S.Q. são as somas de quadrados, Q.M. os quadrados médios, F é a estatística testando a significância dos quadrados médios.

	gl	S.Q.	Q.M.	F	P
Indivíduo	375	2572,20	6,8592	211,793	<0,00001
Lado	1	3,38	3,3793	104,343	<0,00001
Indivíduo:Lado	375	31,64	0,0844	2,605	<0,00001
Resíduo	1382	44,76	0,0324		

As diferenças significativas entre lados indicam a existência de assimetria direcional, estimada em 0,082 mm como a diferença média entre lados em toda a amostra. Apesar de estatisticamente significativa, não consideramos que a assimetria direcional nestes dados apresente uma origem biológica, sendo mais provavelmente um resultado da dextralidade dos medidores. Por isso, as estimativas de assimetria individuais para as demais análises foram corrigidas removendo a diferença média do observado para cada indivíduo.

O erro de mensuração estimado permite o cálculo do valor esperado de assimetria flutuante na ausência de instabilidade no desenvolvimento (ID), sendo $FA1 = 0,798 \sqrt{\left(\frac{2}{1011}\right)0,0324} = 0,0064$. Este valor é bem menor que o valor da assimetria do antebraço calculada (0,24 mm), sugerindo uma boa estimativa de ID. A perda de marcação foi entre 4 e 10% (dependendo do tipo de marcação) e não apresentou tendências de ocorrer em um grupo ou categoria específica com maior probabilidade.

O histograma das diferenças entre lados no comprimento do antebraço (Fig. 5) mostra uma distribuição normal, com uma pequena tendência da média ser diferente de zero, já comentada anteriormente, por causa de uma assimetria direcional. Consideramos que os dados se encaixam nas expectativas de distribuição da assimetria flutuante para realizar as análises subsequentes.

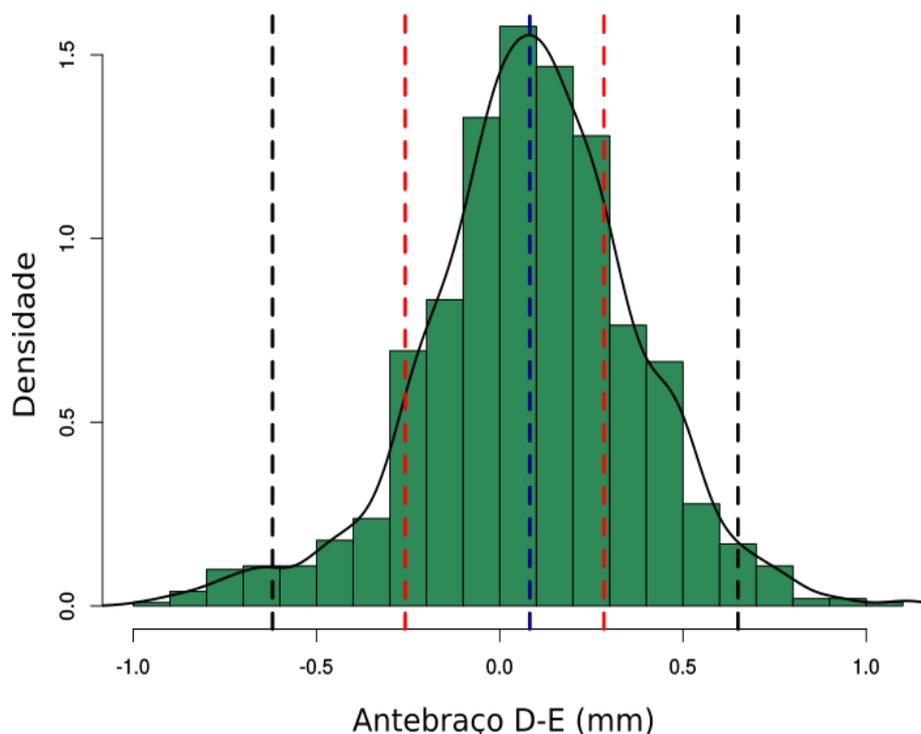


Figura 5: Histograma das assimetrias do comprimento do antebraço com sinal, mostrando a linha de densidade (preto) e um intervalo de confiança de 95% com base nos quantis' para o erro de mensuração (resíduos do modelo misto na linha tracejada vermelha) e assimetria flutuante (linha tracejada preta). A linha tracejada azul mostra a diferença média entre lados como estimativa de assimetria direcional.

4.2 Índice de Condição Corporal

A relação entre os logaritmos de massa corporal e comprimento do antebraço produziu um coeficiente de regressão (pelo modelo do eixo maior reduzido) de 4,07 (Fig. 6). A relação entre estas duas variáveis mostra que alguns indivíduos apresentam massa maior que a esperada para um determinado comprimento de antebraço, enquanto outros apresentam peso menor que o esperado. Desta maneira, o índice de condição (IC - *scaled mass index*), como resíduos da regressão na Figura 6, ranqueia acima da média (igual a 15g de IC) os indivíduos com massa maior que a esperada e abaixo da média os indivíduos com massa menor que a esperada.

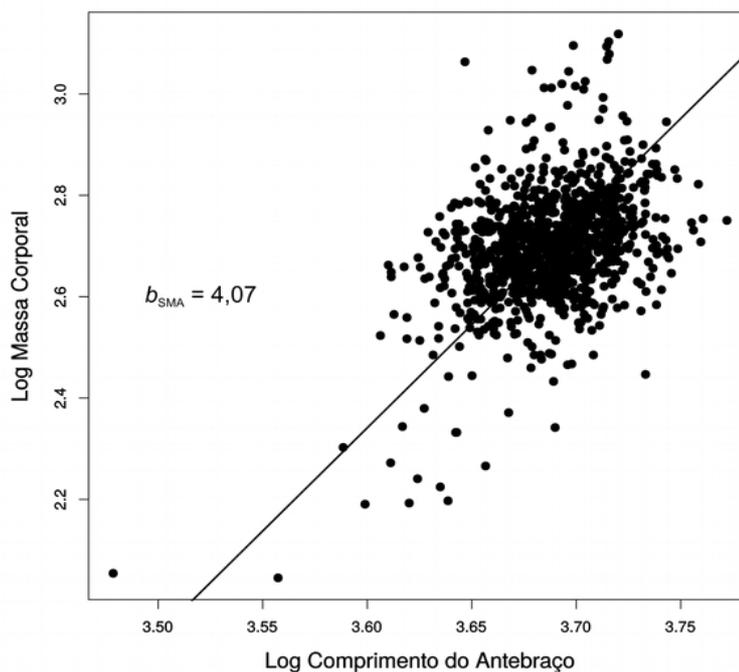


Figura 6: Regressão do eixo maior reduzido entre os logaritmos naturais da massa corporal e o comprimento do antebraço. O coeficiente de regressão (b_{SMA}) determina a inclinação da reta.

4.3 Estimativas de sobrevivência e recaptura

Foram gerados um total de 124 modelos (lista completa no Anexo 1) com hipóteses sobre as variáveis que influenciam os parâmetros de probabilidade de sobrevivência e recaptura para a comparação por seleção de modelos. O teste de premissas realizado pelo ajuste (*goodness of fit*) indicou que, no modelo mais geral, tanto as probabilidades de recaptura (Qui-quadrado = 68,92, g. l. = 23, $P < 0,00001$) quanto as probabilidades de sobrevivência (Qui-quadrado = 102,01, g. l. = 56, $P < 0,00001$) são heterogêneas, provavelmente pelo grande número de zeros (não-capturas) na matriz de histórico e pela influência do sexo nas probabilidades de recaptura (relatadas posteriormente). Para lidar com esta sobredispersão, calculamos o fator de inflação de variância \hat{c} , somando os qui-quadrados dos dois testes e dividindo pela soma dos graus de liberdade ($\hat{c} = 170,93/56 = 3,05$). O fator de inflação de variância foi utilizado para corrigir as estimativas de verossimilhança

no cálculo dos critérios de informação, transformando os AICc em quasi-AICc para comparação dos modelos.

Tabela 2: Resultado da seleção de modelos Cormack-Jolly-Seber para populações abertas, com as probabilidades de recaptura (p) e sobrevivência (f) fixos ou variáveis no tempo. Apenas os 10 primeiros modelos (total de 124 – Anexo 1) são mostrados. Abreviações: K: número de parâmetros, QAICc: quasi-critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas, Δ QAICc: diferenças em relação ao menor QAICc observado, wQAICc: peso Akaike, QDev: quasi-deviance (função desvio do modelo baseada na log-verossimilhança), AA: assimetria do comprimento do antebraço, AD: comprimento do antebraço direito, IC: índice de condição corporal.

Modelo	K	QAICc	Δ QAICc	wQAICc	QDev
ϕ (~tempo + AA + AD + IC) p (~Sexo + tempo)	26	1223612	0	0,90	1170,83
ϕ (~tempo + AD + IC + Sexo) p (~Sexo + tempo)	26	1228964	5,35	0,06	1176,18
ϕ (~AA + AD + IC + Sexo) p (~Sexo + tempo)	17	1231543	7,93	0,02	1197,20
ϕ (~AA + AD + IC) p (~Sexo + tempo)	16	1232501	8,89	0,01	1200,20
ϕ (~tempo + AD + IC) p (~Sexo + tempo)	25	1232717	9,11	0,01	1182,00
ϕ (~tempo + IC + AA + Sexo) p (~Sexo + tempo)	26	1235927	12,31	0,00	1183,15
ϕ (~AD + IC + Sexo) p (~Sexo + tempo)	16	1238976	15,36	0,00	1206,68
ϕ (~tempo + IC + AA) p (~Sexo + tempo)	25	1239914	16,30	0,00	1189,19
ϕ (~IC + AD) p (~Sexo + tempo)	15	1240509	16,90	0,00	1210,24
ϕ (~IC + AA + Sexo) p (~Sexo + tempo)	16	1243735	20,12	0,00	1211,43

O modelo que possui maior suporte estatístico (peso Akaike = 0,90) associou a probabilidade de sobrevivência (ϕ) com o tempo, condição corporal, assimetria e comprimento do antebraço. A probabilidade de recaptura foi associada com o tempo e com o sexo (Tabela 2). O modelo com segundo menor QAICc substituiu a variável de assimetria do antebraço pelo sexo como covariável de ϕ , mas apesar de apresentar o mesmo número de parâmetros que o modelo com menor critério, a função desvio (quasi-deviance) é maior. Portanto, o primeiro modelo foi escolhido pelo maior suporte estatístico (Δ QAICc = 5,35), o qual permite calcular pela razão de evidência que o suporte deste é 15 vezes maior que o suporte do modelo 2.

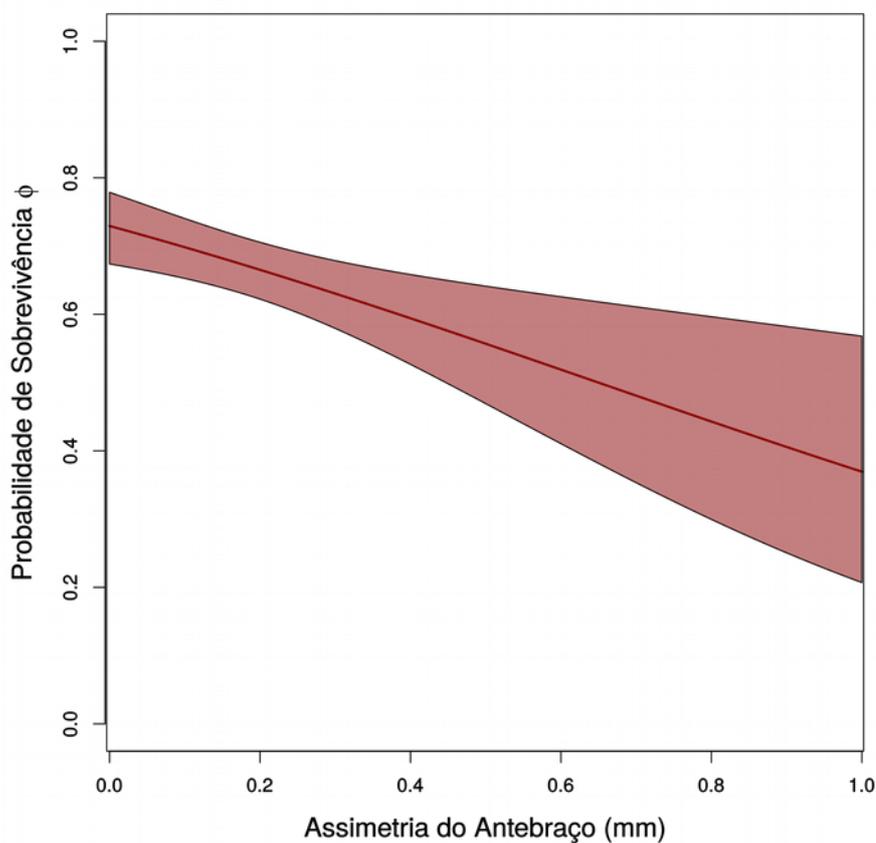


Figura 7: Predição da probabilidade de sobrevivência de *C. perspicillata* a partir do módulo da assimetria do comprimento do antebraço individual. A linha contínua indica a tendência média, enquanto o polígono indica o intervalo de confiança de 95%.

O modelo selecionado indicou que as variáveis individuais estão associadas com a probabilidade de sobrevivência independentemente umas das outras. A predição dos parâmetros para diferentes valores de assimetria mostrou uma relação negativa, em que indivíduos simétricos apresentam maior probabilidade de sobrevivência do que indivíduos assimétricos. De acordo com o modelo, a cada aumento de 1 mm de assimetria do antebraço ocorre a diminuição de aproximadamente 50% na probabilidade de sobrevivência tanto para machos quanto para fêmeas (Fig. 7).

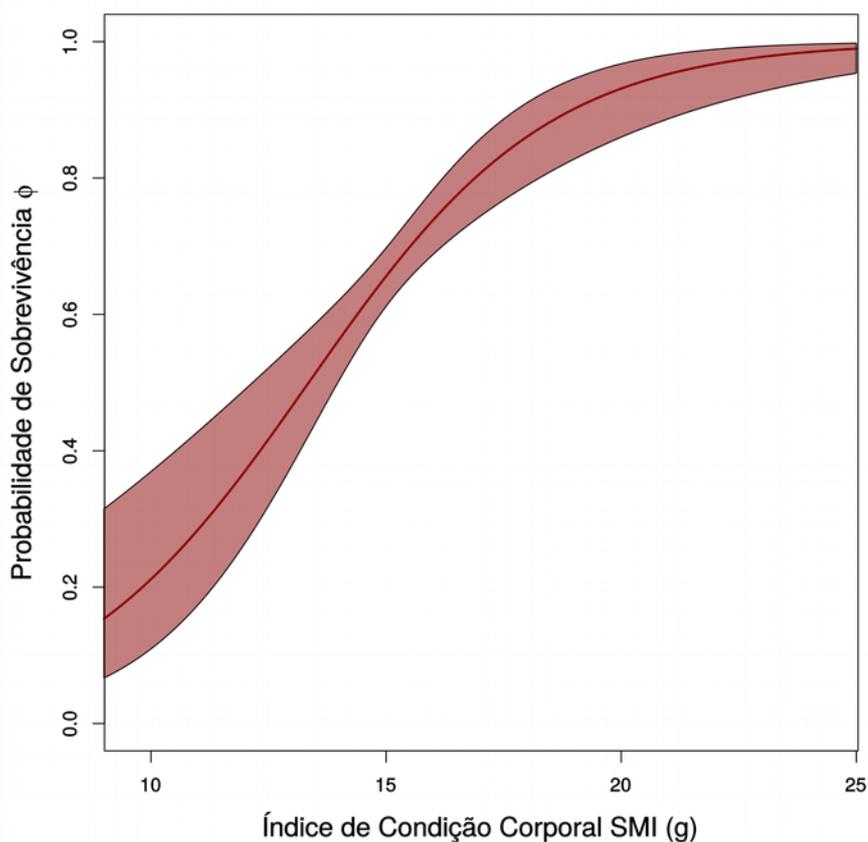


Figura 8: Predição da probabilidade de sobrevivência de *C. perspicillata* em relação ao índice de massa corporal médio "Scaled Mass index" (SMI). A linha contínua representa a tendência média dos indivíduos enquanto o polígono indica intervalo de confiança de 95%.

É possível observar uma relação positiva entre a probabilidade de sobrevivência e o índice de condição corporal (SMI) (Fig. 8). Quanto maior SMI, melhor a condição corporal (indivíduos mais pesados que o esperado para aquele comprimento de antebraço), indicando mais reservas energéticas. A curva de predição apresenta um ponto de inflexão próximo de 15g de IC, exatamente a média acima da qual os indivíduos apresentam maior massa que o esperado, havendo uma desaceleração do aumento da probabilidade de sobrevivência, estabilizando-se próximo a 20g. Apesar da condição corporal variar ao longo do tempo, verificamos que modelos que incorporam esta variabilidade não explicam melhor as diferenças de sobrevivência. Por parcimônia, mantivemos os resultados da condição média.

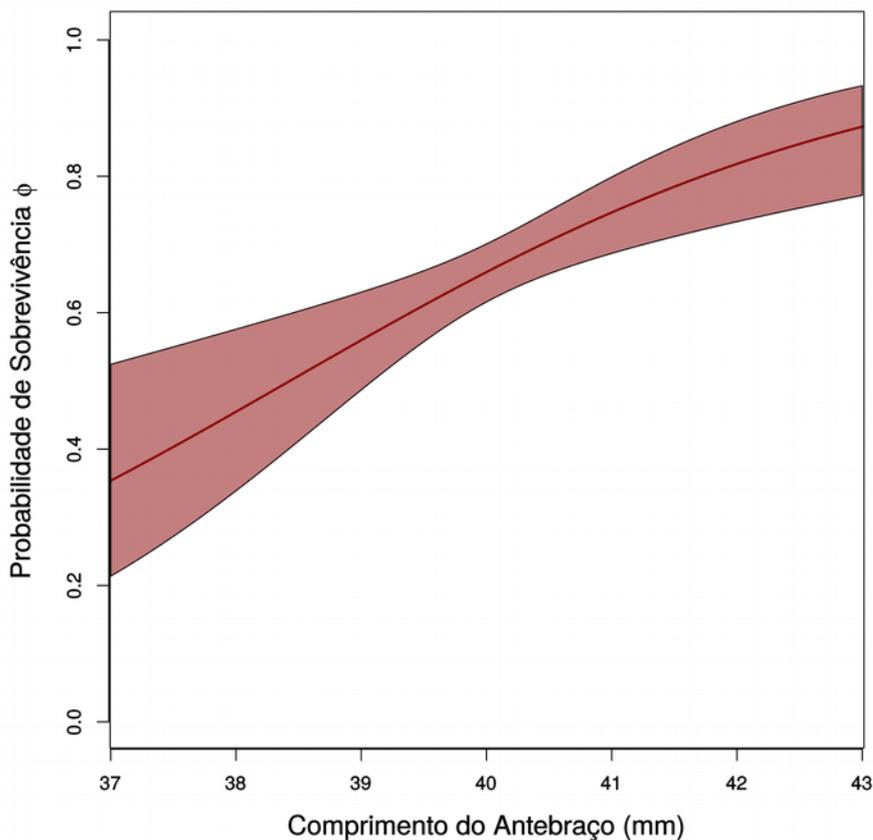


Figura 9: Predição da probabilidade de sobrevivência de *C. perspicillata* em relação ao comprimento do antebraço individual. A linha contínua indica a tendência média, o polígono indica o intervalo de confiança de 95%.

A predição da probabilidade de sobrevivência em relação ao comprimento do antebraço mostra uma relação positiva (Fig. 9). Como o comprimento do antebraço pode prever o tamanho corporal dos indivíduos, independente do peso, isto indica que indivíduos maiores apresentam maior chance de sobrevivência.

É importante ressaltar que as variáveis individuais predizem a probabilidade de sobrevivência de modo independente. De fato, não foi observada relação entre assimetria do antebraço, comprimento do antebraço e condição corporal (Fig. 10). Isto significa que para um mesmo valor de assimetria, os indivíduos com maior IC e AD sobrevivem mais, e assim por diante.

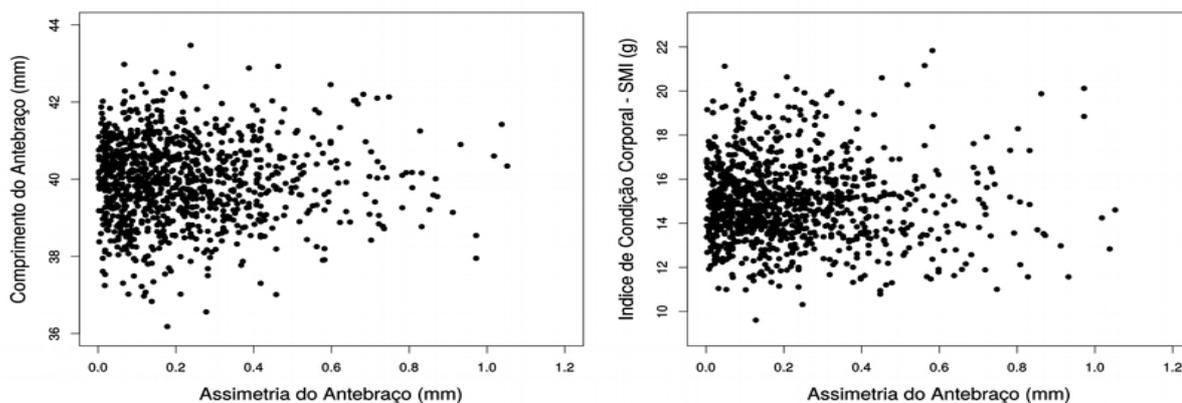


Figura 10: Diagramas de dispersão entre assimetria do antebraço e comprimento do antebraço (painel esquerdo, correlação -0,022) e assimetria e índice de condição corporal (painel direito, correlação -0,021). Quatro valores atípicos de assimetria e comprimento de antebraço não estão representados para facilitar a visualização.

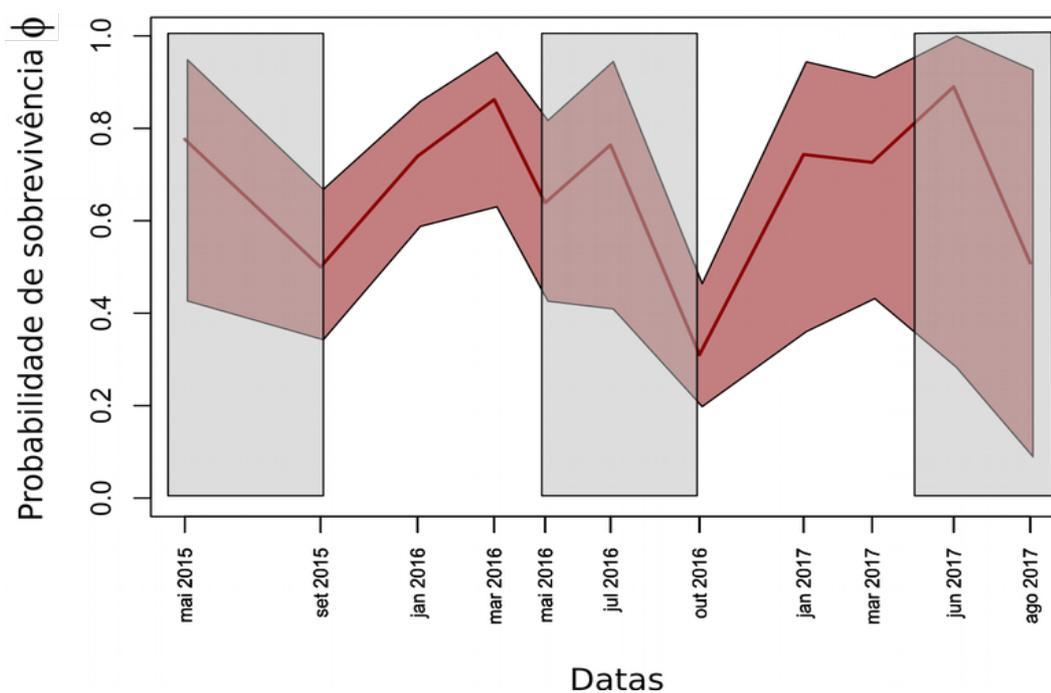


Figura 11: Predição da probabilidade de sobrevivência de *C. perspicillata* em relação ao tempo ao longo de 2 anos de amostragem na ReBio União - RJ. A linha contínua vermelha representa a tendência média dos indivíduos, o polígono vermelho indica o intervalo de confiança de 95%. Os retângulos cinza representam períodos da estação seca.

A probabilidade de sobrevivência variou sazonalmente ao longo do tempo de acordo com as estações seca e chuvosa (Fig. 11). É possível notar que no período chuvoso, ϕ é alto e tende a diminuir à medida que avança a estação seca, retornando posteriormente aos valores mais altos.

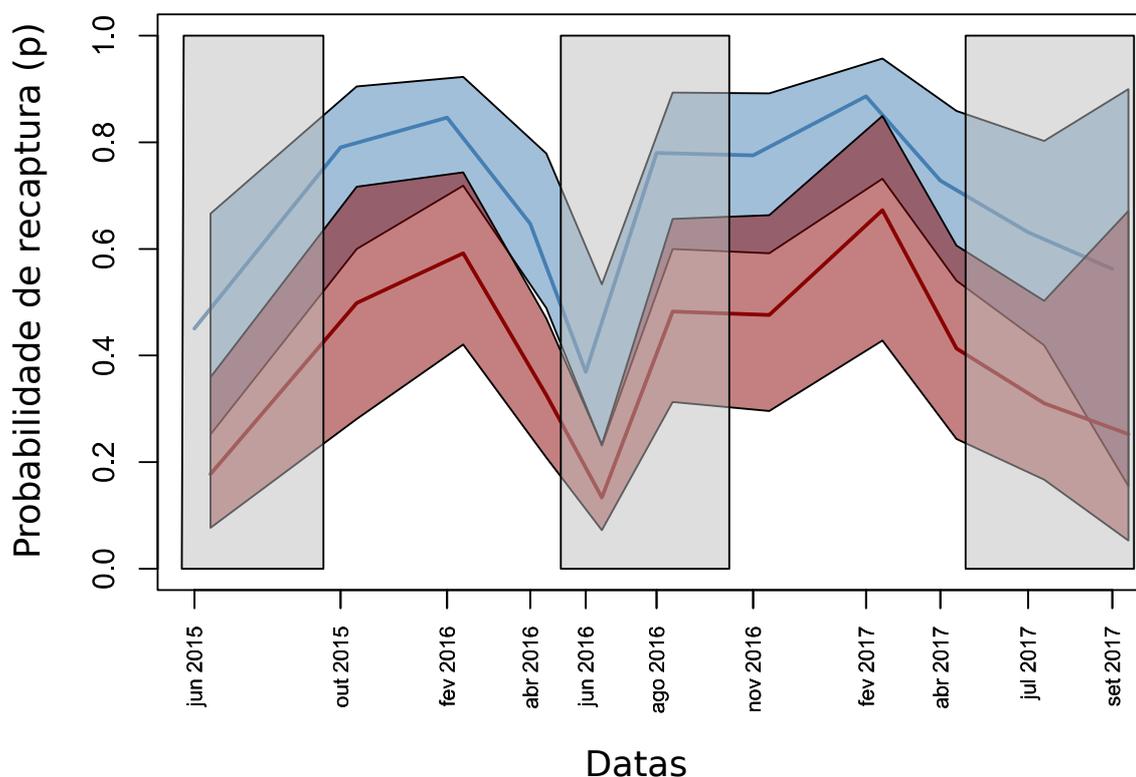


Figura 12: Predição da probabilidade de recaptura de *C. perspicillata* em relação ao tempo ao longo de 2 anos de amostragem na ReBio União - RJ. As linhas contínuas representam a tendência média dos indivíduos, os polígonos indicam os intervalos de confiança de 95%. Os retângulos cinza representam períodos da estação seca. As cores azul e vermelho representam, respectivamente, machos e fêmeas.

A probabilidade de recaptura variou sazonalmente ao longo do ano de acordo com as estações seca e chuvosa, apresentando também diferença marcada entre sexos (Fig. 12). Durante a estação seca há diminuição da probabilidade de recaptura tanto para machos quanto fêmeas. Entretanto, mesmo com efeito da sazonalidade, os machos tiveram maior chance de serem recapturados ao longo de todo ano.

4.4. Assimetria e potencial reprodutivo

A combinação de variáveis preditoras do comprimento dos testículos permitiu a elaboração de 8 modelos possíveis, incluindo um apenas com intercepto, que funciona como um modelo nulo.

Tabela 3: Seleção de modelos lineares para a predição dos logaritmos dos comprimentos dos testículos a partir do comprimento do antebraço direito (AD), assimetria do antebraço (AA) e índice de condição SMI (IC). As colunas com nomes das variáveis preditoras contém o valor dos parâmetros (coeficientes de regressão) se presentes no modelo. A coluna Int mostra o intercepto dos modelos, gl os graus de liberdade, logLik o logaritmo da verossimilhança, AICc o critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas, Δ AICc a diferença em relação ao modelo com menor AICc, e wAICc os pesos Akaike para cada modelo.

Modelo	Int.	log(AD)	log(AA)	log(IC)	gl	logLik	AICc	Δ AICc	wAICc
8	-2,477	1,008	-0,0342	0,2614	5	154,086	-297,8	0	0,837
4	-0,2727	0,6052	-0,03358		4	151,01	-293,7	4,01	0,113
3	1,965		-0,03093		3	148,668	-291,2	6,58	0,031
7	1,713		-0,03052	0,09188	4	149,157	-290	7,72	0,018
6	-1,767	0,8411		0,2496	4	146,608	-284,9	12,82	0,001
2	0,3279	0,459			3	144,059	-282	15,8	0
1	2,021				2	142,798	-281,5	16,24	0
5	1,728			0,1067	3	143,409	-280,7	17,1	0

O modelo mais complexo incorpora as três variáveis preditoras (AA, AD e IC) e apresentou o menor AICc (Tabela 3). O segundo modelo com melhor ajuste remove a condição corporal. O terceiro modelo remove o comprimento do antebraço. A assimetria do antebraço não é incluída apenas a partir do quinto melhor modelo (em ordem do AICc) A diferença de AICc do primeiro para o segundo (delta) indica um suporte estatístico considerável à inclusão de todos os preditores no modelo. A importância relativa das variáveis, calculada como a soma de pesos Akaike dos modelos que a incluem foi: AA = 1,00; AD = 0,95; IC = 0,86, indicando a assimetria como o preditor mais importante do tamanho dos testículos, apresentando o modelo completo um coeficiente de determinação $R^2 = 0,12$, sugerindo ainda uma magnitude considerável de variação não explicada nos comprimentos dos testículos. Uma boa parte desta variabilidade pode ter a ver com erros de mensuração pela dificuldade

de medir esta estrutura em um animal vivo. Os coeficientes na Tabela 3 mostram que tanto o tamanho dos indivíduos quanto o índice de condição corporal tiveram associação positiva com o tamanho do testículo. Já a assimetria do antebraço teve associação negativa, e como a relação é parcial, indica que para um mesmo comprimento de antebraço e condição corporal, indivíduos mais assimétricos possuem menores testículos (Fig. 13).

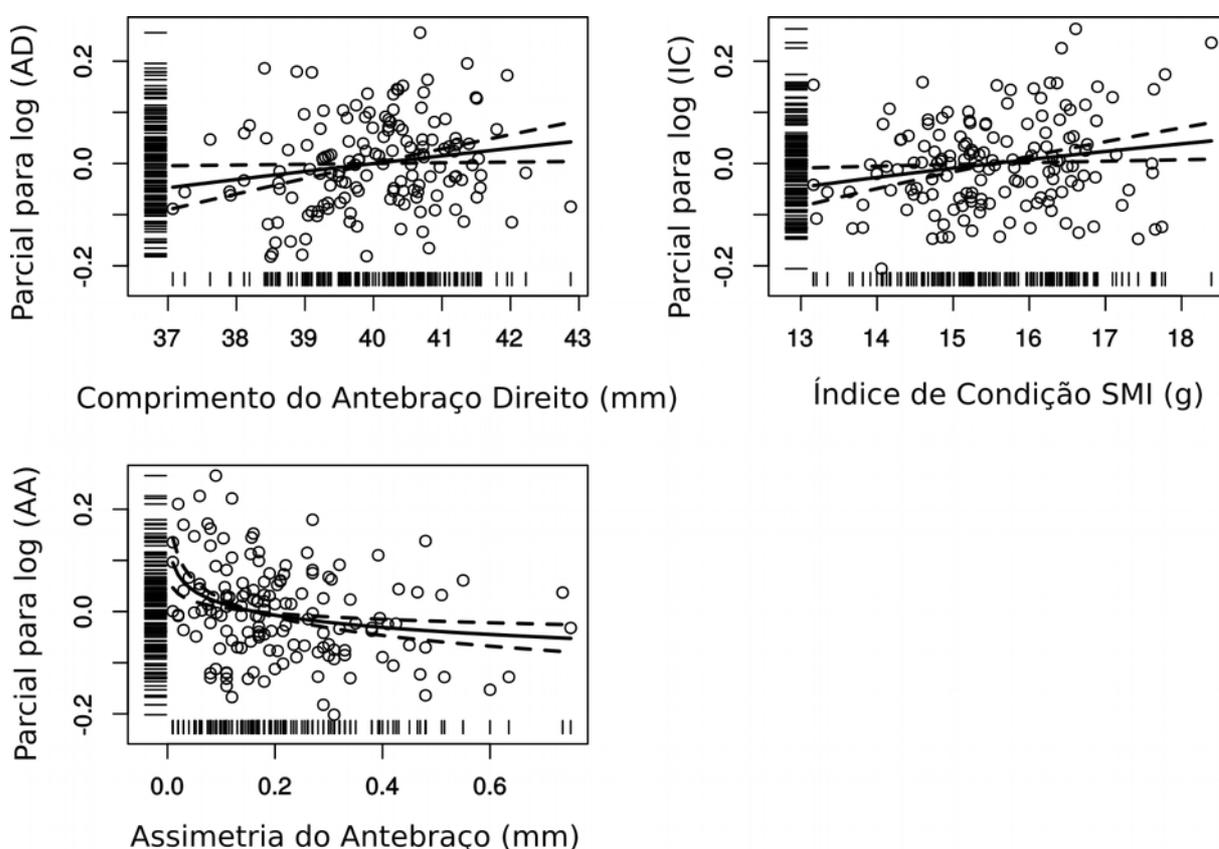


Figura 13: Diagramas de dispersão dos termos do modelo de regressão para prever o comprimento dos testículos em *Carollia perspicillata*. Os resíduos parciais plotados no eixo vertical para cada variável preditora são independentes das demais variáveis, permitindo a visualização da contribuição parcial (única) de cada preditor.

A dispersão dos resíduos parciais de acordo com os termos (variáveis preditoras) no modelo de regressão (Fig. 13) sugere também um bom ajuste, corroborado pelos gráficos diagnósticos (não mostrados aqui) dos resíduos, os quais

indicam que as premissas de linearidade, homoscedasticidade e normalidade são satisfatoriamente atendidas.

5. DISCUSSÃO

Os resultados mostram que a assimetria dos indivíduos, assim como as variáveis de condição e tamanho corporal, estão correlacionadas com a probabilidade de sobrevivência e o potencial reprodutivo em *Carollia perspicillata*. Estes marcadores morfológicos se mostraram independentes entre si, estando possivelmente desconectados em termos dos processos biológicos responsáveis pela variação nas variáveis individuais. A discussão a seguir utiliza a terminologia dos modelos lineares, chamando as variáveis independentes de preditoras, sem que isto determine uma relação de causalidade entre as variáveis.

5.1 Probabilidade de sobrevivência e variáveis individuais

O modelo com maior suporte estatístico mostra que a assimetria, o tamanho do antebraço e o índice de condição corporal estão relacionados com a probabilidade de sobrevivência dos indivíduos. A assimetria do antebraço teve associação negativa com a probabilidade de sobrevivência, indicando que indivíduos mais simétricos sobrevivem mais do que indivíduos com grandes diferenças entre os lados do corpo. No presente estudo, consideramos que a assimetria seja uma expressão da instabilidade no desenvolvimento decorrente de um genótipo com baixo valor adaptativo (Leung e Forbes, 1996; Van Dongen, 2006; Graham *et al.*, 2010). Efeitos epistáticos dos genes responsáveis pela assimetria, como proteínas de choque térmico (Leamy *et al.*, 2015) podem neste caso também estar correlacionados a funções importantes para a sobrevivência, como a imunocompetência e a resistência a parasitas (Moller, 2006). Esta explicação parece mais parcimoniosa que assumir um efeito direto da assimetria no prejuízo de funções vitais, no caso da asa dos morcegos, o voo (Voigt *et al.*, 2005). Estes autores acreditam que para o morcego *S. billineata*, indivíduos mais simétricos

podem ter benefícios diretos devido ao menor custo para locomoção. Pois a simetria de estruturas morfológicas mantém o corpo em um estado de equilíbrio estável, enquanto a assimetria quebra esse estado, necessitando de mais energia para manter a condição (Moller e Swaddle, 1997). Atualmente, as melhores evidências de um efeito funcional da assimetria no voo, vêm de estudos com aves e assimetrias em penas de 1 a 10 mm (Thomas, 1993; Swaddle, 1997). Uma avaliação mais direta da performance funcional do voo poderia responder definitivamente se a assimetria do antebraço de *C. perspicillata* está relacionada a uma diminuição da capacidade de voo ou representa um incremento no gasto energético dos morcegos. Assim como, um estudo comparado com diferentes demandas para a asa, pois caracteres sob maior demanda podem tender a ser menos simétricos (Palmer e Strobeck, 1986; Allenbach, 2011). O gênero *Myotis*, por exemplo, preda insetos em voo.

A assimetria de estruturas morfológicas está relacionada com a habilidade do organismo em resistir aos distúrbios do desenvolvimento, sejam de origem genética ou ambiental (Klingenberg, 2015). Essa capacidade de tamponar as diferenças entre os lados que surgem ao longo do desenvolvimento é consequência de um genótipo melhor adaptado ao ambiente que, conseqüentemente, possui maior sobrevivência e fecundidade (Moller, 1997; Moller e Swaddle, 1997). Nossos resultados corroboram esta hipótese e mostram que a assimetria do antebraço de *C. perspicillata* é um marcador de valor adaptativo, pois são os mais simétricos que sobrevivem mais e possuem maior potencial reprodutivo. É importante ressaltar que a independência entre assimetria e condição corporal e a ausência de dimorfismo na influência das variáveis individuais na probabilidade de sobrevivência diminuem a clareza da relação entre assimetria e valor adaptativo (Polak, 2008), em particular no que diz respeito à seleção sexual, como discutido adiante.

O tamanho do antebraço é uma medida usualmente utilizada em estudos com morcegos como estimativa do tamanho corporal do indivíduo (Kunz *et al.*, 2009a), por ser fácil de medir com alta repetibilidade e atingir o tamanho de adulto rapidamente durante a ontogenia pós-natal (aproximadamente 6 semanas após o nascimento) (Fleming, 1988; Kunz *et al.*, 2009b). Morcegos maiores podem ser beneficiados durante condições climáticas adversas devido à menor perda relativa de calor como consequência da sua relação superfície/volume (Norberg e Rayner,

1987; Stevens *et al.*, 2013). Para as fêmeas, especificamente, possuir um maior tamanho de antebraço e, conseqüentemente, maior superfície da asa (Norberg e Rayner, 1987), pode ser benéfico durante os períodos reprodutivos em que as mães precisam carregar um peso extra, a hipótese da “mãe grande” (Stevens *et al.*, 2013). Fêmeas de *C. perspicillata* sofrem um aumento de 30% na massa durante os 4 meses de gravidez (Fleming, 1988), além de carregar constantemente os filhotes, que nascem em estágio avançado de desenvolvimento, até a segunda semana de vida. A maior eficiência nesta função devido a um maior antebraço pode ocasionar uma redução no gasto energético com conseqüente aumento no valor adaptativo.

Para os machos, um tamanho corporal maior pode ainda favorecer o indivíduo na disputa pelas melhores posições dentro do abrigo, garantindo a permanência nos territórios mais disputados e aumentando sua “longevidade” como macho dominante no harém. O morcego *C. perspicillata* apresenta como sistema de acasalamento a poliginia por defesa de recurso, que são os sítios dentro do abrigo preferidos pelas fêmeas (Williams, 1986; Fleming, 1988). Isto ocasiona uma competição entre os machos adultos que buscam aumentar seu sucesso reprodutivo controlando os melhores territórios dentro do abrigo e acasalando com maior número de fêmeas. Neste sistema somente parte dos machos têm acesso regular às fêmeas, podendo assumir diferentes status sociais dentro da colônia: os que possuem harém, os solteiros e os periféricos (Fasel *et al.*, 2016). Os que possuem harém controlam ativamente o acesso a um território no abrigo onde as fêmeas costumam descansar (Knörnschild *et al.*, 2014). Para evitar a invasão de seu território por outros machos, eles se posicionam no entorno do harém e utilizam as asas para boxear e tremular na tentativa de afastar os intrusos (Williams, 1986). O macho que possui maior tamanho corporal pode ser beneficiado durante disputas pelos melhores sítios dentro do abrigo, na tentativa de controlar um território e formar harém. Já os indivíduos menores sobrevivem menos ou não conseguem estabelecer território na colônia, migrando para outras colônias (o modelo não diferencia entre emigração e morte), o que gera menor probabilidade de sobrevivência.

A probabilidade de sobrevivência teve associação positiva com o índice de condição corporal. A relação é assintótica e há uma clara desaceleração do aumento após 15g de IC. Este ponto de inflexão se aproxima do valor médio de IC na

amostra, acima do qual os indivíduos apresentam maior massa corporal que o esperado para o seu comprimento de antebraço. Por causa desta desaceleração, a curva apresenta menos inclinação e o ganho de probabilidade de sobrevivência para os indivíduos com alto IC é menor que a diminuição nesta probabilidade para indivíduos com baixo IC. O índice de condição corporal pode estar associado às reservas de energia, à saúde geral, qualidade ou vigor dos organismos (Peig e Green, 2009), e ser um indicador potencial de valor adaptativo (Peig e Green, 2010). A condição corporal é usualmente utilizada como medida do estado energético dos animais, onde indivíduos obtêm maiores reservas de energia por funcionarem melhor no ambiente onde vivem (Dobson, 1992; Schulte-Hostedde *et al.*, 2001). É intuitivo pensar que indivíduos com melhor condição corporal sobrevivam mais do que indivíduos em piores condições, levando em consideração a maior quantidade de energia disponível que pode ser alocada para desempenhar outras funções.

Para morcegos, podem existir consequências sexo-específicas na variação da condição corporal e, conseqüentemente, do estoque energético dos indivíduos. As condições de desenvolvimento dos neonatos podem impor certa restrição nutricional nas fêmeas mães, não só devido ao transporte de peso extra durante a gravidez e nas primeiras semanas de vida (Fleming, 1988; Stevens *et al.*, 2013), mas também por amamentar seus filhotes muito além dos períodos pós-natais observados na maioria dos mamíferos terrestres (aproximadamente 2 meses) (Fleming, 1988; Kunz *et al.*, 2009b). Fleming (1988) observou na Costa Rica que fêmeas de *C. perspicillata* podem aumentar seu gasto energético em até 1,8 vezes durante o período reprodutivo. Para os machos, maior reserva energética permite alocar recursos para funções associadas à reprodução como produção de esperma (Wilkinson e McCracken, 2003), disputa ou manutenção do território dentro do abrigo (Fasel *et al.*, 2016) ou em exibições sexuais (Knörnschild *et al.*, 2014). Segundo Fleming (1988), machos que possuem harém passam a maior parte durante o dia dentro do abrigo defendendo seus territórios, sugerindo um maior gasto energético deste grupo.

5.2 Variação temporal na probabilidade de sobrevivência

A diminuição na probabilidade de sobrevivência durante as estações secas ao longo dos dois anos de acompanhamento da colônia pode estar relacionada à condição corporal com que os indivíduos chegam neste período. A estação seca é o período que ocorre diminuição da disponibilidade de frutos maduros de *Piper* sp., seu principal alimento (Mello *et al.*, 2004b). Menor disponibilidade de alimento gera necessidade de aumentar sua área de forrageio, buscar alimento em outras áreas (Fleming, 1988) ou incluir outros itens alimentares na dieta (Mello *et al.*, 2004a; Mello, 2009), o que pode gerar maior gasto energético para os indivíduos. Para as fêmeas, o período reprodutivo é um momento de elevado custo energético devido ao gasto com gestação e produção de leite (Fleming, 1988). Nosso grupo de pesquisa possui dados relativos a 10 anos de capturas de morcegos (*C. perspicillata*) em redes de neblina na Reserva União (não apresentados aqui), mostrando uma diminuição na condição corporal de machos e fêmeas ao final do período reprodutivo (fim da estação chuvosa). As fêmeas apresentam também maior variabilidade na condição corporal, dependendo se reproduziram uma ou duas vezes durante o período reprodutivo. Os indivíduos que chegam ao final da estação reprodutiva com melhor condição corporal, período de maior demanda energética, possuem maiores chances de sobreviver durante o período seco e voltar ao abrigo no próximo evento reprodutivo.

5.3 Variação temporal e dimorfismo da probabilidade de recaptura

A variação da probabilidade de recaptura ao longo do ano e entre os sexos está provavelmente relacionada com a movimentação dos animais devido à sazonalidade na disponibilidade do recurso alimentar. Os abrigos adequados podem variar sazonalmente, refletindo mudanças no micro-clima do abrigo e/ou na necessidade de se adaptar a mudanças na distribuição do alimento (Williams, 1986). O alimento preferencial de *C. perspicillata* são as plantas do gênero *Piper* spp. (Piperaceae) (Fleming, 1988; Palmeirim *et al.*, 1989), que frutificam principalmente na estação chuvosa (Mello *et al.*, 2004b), período em que os frutos são maiores e

possuem maior massa (Fleming, 1988). Durante a estação seca os animais forrageiam em áreas maiores e acabam se abrigando durante o dia em ocos de árvores longe do abrigo principal. Este aumento na movimentação dos animais na estação seca explica o aumento relativo na abundância de *C. perspicillata* em capturas de rede de neblina neste período do ano (Mellado *et al.*, 2018).

Mesmo com a variação sazonal, os machos tiveram maior probabilidade de serem recapturados ao longo de todo ano. É conhecida a maior fidelidade dos machos ao abrigo (Fleming, 1988), devido ao sistema de acasalamento de *C. perspicillata*. O macho que possui harém têm a necessidade de permanecer próximo ao abrigo defendendo seus territórios, mesmo na estação seca (Williams, 1986; Fleming, 1988), aumentando a chance de serem recapturados ao longo de todo ano. Os dois morcegos mais pesados que foram acompanhados através de telemetria em estudos realizados na Costa Rica por Heithaus e Fleming (1978), forragearam apenas em áreas no entorno do abrigo e eram provavelmente machos que possuíam harém. Segundo os autores, o conhecimento à respeito da distribuição do recurso no entorno do abrigo, adquirido ao longo dos anos de experiência de forrageio, permite que esses machos mais velhos se alimentem efetivamente mesmo estando próximos ao abrigo, local onde geralmente os frutos são menores e estão distribuídos em menor densidade (Fleming, 1988).

5.4 Potencial reprodutivo e assimetria

A teoria de jogos prediz que o investimento em ejaculados pelos machos deve ser maior em espécies onde a seleção do esperma é intensa (Parker, 1998). A relação entre tamanho relativo dos testículos e o investimento energético em ejaculados é bem estabelecida não apenas para morcegos e outros mamíferos, mas para uma diversidade de táxons, como aves e insetos (Gomendio *et al.*, 1998; Wilkinson e McCracken, 2003). Este investimento se reflete não apenas na quantidade mas também na qualidade dos ejaculados (densidade e mobilidade dos espermatozoides) (Stockley e Purvis, 1993), sendo considerado um bom preditor do componente reprodutivo do valor adaptativo (Preston *et al.*, 2003; Schulte-Hostedde

et al., 2005), até mesmo na ausência de competição do esperma (Vellnow *et al.*, 2018). A seleção de modelos indicou que a variável mais importante na predição do comprimento dos testículos foi a assimetria do antebraço, seguida pelo comprimento do antebraço e pela condição corporal (com independência entre preditores). Os coeficientes de regressão mostraram uma associação negativa da assimetria com o comprimento dos testículos (independente do comprimento do antebraço e condição corporal), e positiva para as demais variáveis.

A relação positiva entre a massa do testículo e o tamanho do grupo social (indicativo do sistema de acasalamento) é bem estabelecida em morcegos, possivelmente associado à intensidade de competição do esperma em grupos maiores (Hosken, 1997). Um testículo maior pode ser vantajoso quando levamos em consideração o sistema de acasalamento poligâmico de *C. perspicillata* onde há a possibilidade de ocorrer competição entre espermatozoides de diferentes machos dentro do útero das fêmeas, que possuem locais para a estocagem de esperma (Rasweiler *et al.*, 2011). Um macho alfa controla e defende ativamente um harém de fêmeas contra investidas/aproximações de outros machos que não conseguiram estabelecer um território (Fleming, 1988; Fasel *et al.*, 2016). Quando o macho alfa sai para forragear, outros indivíduos podem ter acesso as suas fêmeas com a chance de cópula. Segundo Fasel *et al.* (2016), os machos que controlam haréns são pais de 60% dos filhotes em uma estação reprodutiva, sendo os demais 40% filhos de machos solteiros ou periféricos. Isto sugere uma pressão seletiva sobre os machos com haréns para aumentar o tamanho dos testículos, já que não conseguem controlar as fêmeas todo o tempo (Preston *et al.*, 2003). Estes machos simétricos, com maior tamanho, melhor condição corporal e com testículos maiores, provavelmente são os indivíduos que conseguem defender seu território por um longo período de tempo devido ao seu tamanho e resistência física, forrageando de forma mais eficiente, obtendo melhor condição corporal e fecundando o maior número de fêmeas, o que deve se traduzir em sucesso reprodutivo de longo prazo (Gomendio *et al.*, 1998; Preston *et al.*, 2003).

5.5 Assimetria flutuante e seleção sexual

O sistema de acasalamento de *C. perspicillata* é propício à seleção sexual, pois as fêmeas escolhem os parceiros a partir dos sítios preferidos dentro do abrigo, que são defendidos pelos machos (Fleming, 1988). A qualidade destes sítios dentro do abrigo está provavelmente relacionada com proteção contra predação ou com temperatura e umidade mais estáveis (Williams, 1986). A existência de acasalamentos fora dos haréns (Fasel *et al.*, 2016), no entanto, sugere uma pressão constante dos machos solteiros buscando acasalamentos “oportunistas” para obter paternidade de alguns filhotes. Existe então uma competição ostensiva entre machos pelos territórios ocupados por haréns e uma competição oculta entre espermas de diferentes machos no trato reprodutivo das fêmeas (Preston *et al.*, 2003).

A assimetria flutuante está relacionada à incapacidade de um indivíduo tamponar distúrbios durante o seu desenvolvimento, consequência de genes com baixo valor adaptativo. Se a assimetria dos indivíduos pode ser usada como indicador de qualidade genotípica, as fêmeas podem selecionar os machos mais simétricos por estes serem geneticamente superiores (Swaddle *et al.*, 1996; Moller e Swaddle, 1997; Voigt *et al.*, 2005). Moller (1992) foi um dos pioneiros a associar sucesso de acasalamento à caracteres morfológicos na ave *Hirundo rustica*. Os machos desta espécie possuem um par de penas longas utilizadas em exibições sexuais. Manipulações experimentais envolvendo as penas mostraram que machos com caudas simétricas tiveram maior sucesso reprodutivo do que machos com caudas assimétricas. Existem controvérsias sobre os trabalhos de Moller (Rowe *et al.*, 1997), mas estes despertaram interesse dos pesquisadores no papel da instabilidade do desenvolvimento no contexto da seleção sexual, pois sugeriu que a simetria poderia comunicar informações sobre a saúde geral e vigor dos indivíduos em interações sociais (Moller e Pomiankowski, 1993; Leung e Forbes, 1996; Hunt *et al.*, 1998; Tomkins e Kotiaho, 2002; Hendrickx *et al.*, 2003; Polak e Taylor, 2007; Polak, 2008; Kristoffersen e Magoulas, 2009).

Para que a assimetria de um caráter como expressão da instabilidade no desenvolvimento seja útil para fêmeas em um processo de seleção sexual, uma

série de premissas devem ser observadas: 1 – correlação negativa com sucesso reprodutivo, 2 – seja diretamente avaliada por fêmeas e machos rivais, 3 – seja herdável, 4 – seja dependente da condição corporal, 5 – seja negativamente relacionada com o tamanho do caráter (Polak, 2008). Apesar da assimetria do antebraço estar associada ao sucesso reprodutivo em *C. perspicillata*, ela não é associada diretamente com a condição corporal nem com o comprimento do antebraço. Não temos evidências sobre herdabilidade. Com relação à possibilidade de avaliação por fêmeas e rivais, consideramos que assimetria no comprimento do antebraço está provavelmente abaixo do limite de detectabilidade visual dos companheiros coespecíficos (Uetz e Taylor, 2003), pois a assimetria flutuante no antebraço de *C. perspicillata* (média das diferenças absolutas) corresponde a 0,5% do comprimento médio do antebraço e deve estar abaixo do nível de resolução necessário para uma avaliação por coespecíficos. Mesmo as interações tácteis, como “cutucadas” dadas nas fêmeas pelos machos e o “boxe” entre machos não devem permitir uma avaliação de simetria nas asas. Acreditamos então que a assimetria do antebraço possua um sinal sobre a condição corporal e a qualidade genotípica, mas não seja um sinal útil para fêmeas na tomada de decisão em seleção sexual. Thornhill (1992b), observou que fêmeas de *Panorpa japonica* (Insecta: Mecoptera) preferem machos simétricos somente com base em feromônios, sob condições experimentais onde os machos não eram visíveis. Indicando que a assimetria de caracteres morfológicos reflete um genótipo bem adaptado (sinalizado através de hormônios), cujas funções vitais são melhor desempenhadas por estes indivíduos. O sinal de valor adaptativo carregado pela assimetria no antebraço é muito útil, no entanto, para pesquisadores munidos de paquímetros e interessados no estudo de processos de seleção e caracteres adaptativos em morcegos.

CONCLUSÃO

O presente estudo mostrou uma relação clara entre caracteres morfológicos e os componentes do valor adaptativo. A probabilidade de sobrevivência e o potencial reprodutivo dos machos exibiram uma relação negativa com a assimetria do

antebraço de *C. perspicillata*, corroborando a hipótese principal de que indivíduos com maior instabilidade no desenvolvimento apresentam uma diminuição no valor adaptativo. A associação entre assimetria, condição corporal e tamanho dos testículos sugere também a existência de seleção sexual, tanto na competição direta entre machos defendendo territórios de acasalamento quanto na competição do esperma no trato reprodutivo das fêmeas. Os resultados se encaixam no sistema reprodutivo da espécie e indicam que a assimetria do antebraço de *C. perspicillata* pode ser utilizada como marcador de valor adaptativo em estudos sobre seleção natural ou outros processos evolutivos. Estes resultados promissores precisam ser combinados com avaliações diretas da performance funcional dos indivíduos para corroborar o presente estudo e compreender melhor que aspectos funcionais estão sendo medidos pela assimetria, pela condição corporal e pelo tamanho corporal, já que estas variáveis estão associadas ao valor adaptativo de modo independente.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agnew, P., Koella, J. (1997). Virulence, parasite mode of transmission, and host fluctuating asymmetry. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264:9-15.
- Allenbach, D.M. (2011). Fluctuating asymmetry and exogenous stress in fishes: a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21:355--376.
- Bartoń, K. (2017). MuMIn: Multi-Model Inference. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bernard, E., Fenton, B. (2003). Bat mobility and roosts in a fragmented landscape in central Amazonia, Brazil. *Biotropica* 35:262-277.
- Brunet-Rossinni, A.K., Wilkinson, G.S. (2009). Methods for age estimation and the study of senescence in bats. In: Kunz, T.H.; Parsons, S. (eds.) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Baltimore, USA : The Johns Hopkins University Press. p. 315-325.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. New York : Springer-Verlag. 488.

- Carter, A.J., Houle, D. (2011). Artificial selection reveals heritable variation for developmental instability. *Evolution* 65:3558--3564.
- Clarke, G.M. (1995). Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Conservation Biology* 9:18-24.
- Clarke, G.M. (1998). Developmental stability and fitness: the evidence is not quite so clear. *The American Naturalist* 152:762-766.
- Cloutier, D., Thomas, D.W. (1992). *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species* 417:1-9.
- Cretekos, C.J. et al. (2005). Embryonic staging system for the short-tailed fruit bat, *Carollia perspicillata*, a model organism for the mammalian order Chiroptera, based upon timed pregnancies in captive-bred animals. *Developmental Dynamics* 233:721--738.
- De Coster, G. et al. (2013). Fluctuating Asymmetry and Environmental Stress: Understanding the Role of Trait History. *PLoS ONE* 8:e57966.
- Dobson, F.S. (1992). Body mass, structural size, and life-history patterns of the Columbian ground squirrel. *The American Naturalist* 140:109--125.
- Dumont, E.R. (2007). Feeding mechanisms in bats: variation within the constraints of flight. *Integrative and Comparative Biology* 47:137--146.
- Esbérard, C.E.L., Costa, L.d.M., Luz, J.L. (2013). Bats of Morro de São João, state of Rio de Janeiro, Southeastern, Brasil.. *Bioscience Journal* 29:449--457.
- Fasel, N., Saladin, V., Richner, H. (2016). Alternative reproductive tactics and reproductive success in male *Carollia perspicillata* (Seba's short-tailed bat). *Journal of evolutionary biology* 29:2242--2255.
- Fenton, M.B. et al. (1992). Phyllostomidae Bats (Chiroptera: Phyllostomidae) as indicators of habitat disruption. *Biotropica* 24:440-446.
- Fleming, T. (1988). *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. Chicago, USA : Chicago University Press. 365.

- Fleming, T.H., Hooper, E.T., Wilson, D.E. (1972). Three Central American bat communities: structure, reproductive cycles, and movement patterns. *Ecology* 53:556-569.
- Freebairn, K., Yen, J.L., McKenzie, J.A. (1996). Environmental and genetic effects on the asymmetry phenotype: diazinon resistance in the Australian sheep blowfly, *Lucilia cuprina*. *Genetics* 144:229--239.
- Gomendio, M., Harcourt, A.H., Roldán, E.R.S. (1998). Sperm competition in mammals. In: Birkhead, T.R.; Moller, A.P. (eds.) *Sperm competition and sexual selection*. New York : Academic Press. p. 667--751.
- Graham, J.H., Raz, S., Hel-Or, H., Nevo, E. (2010). Fluctuating Asymmetry: Methods, Theory, and Applications. *Symmetry* 2:466-540.
- Gummer, D.L., Brigham, R.M. (1995). Does fluctuating asymmetry reflect the importance of traits in little brown bats (*Myotis lucifugus*)?. *Canadian Journal of Zoology* 73:990-992.
- Hallgrímsson, B., Willmore, K., Hall, B.K. (2002). Canalization, developmental stability, and morphological integration in primate limbs. *American journal of physical anthropology* 119:131--158.
- Heithaus, E.R., Fleming, T.H. (1978). Foraging Movements of a Frugivorous Bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecological Monographs* 48:127-143.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.P., Lens, L. (2003). Relationship between fluctuating asymmetry and fitness within and between stressed and unstressed populations of the wolf spider *Pirata piraticus*. *Journal of Evolutionary Biology* 16:1270-1279.
- Hosken, D. (1997). Sperm competition in bats. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 264:385--392.
- Hunt, M.K., Crean, C.S., Wood, R.J., Gilburn, A.S. (1998). Fluctuating asymmetry and sexual selection in the Mediterranean fruitfly (Diptera, Tephritidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 64:385-396.
- ICMBIO (2008). *Plano de manejo da Reserva Biológica União, Encarte 3: Análise da Unidade de Conservação*. : Ministério do Meio Ambiente. 189.

- Klingenberg, C.P. (2003). A developmental perspective on developmental instability: theory, models and mechanisms. *In: Polak, M. (eds.) Developmental instability: causes and consequences*. New York : Oxford University Press. p. 14–34.
- Klingenberg, C.P. (2015). Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications. *Symmetry* 7:843–934.
- Knörnschild, M., Feifel, M., Kalko, E.K. (2014). Male courtship displays and vocal communication in the polygynous bat *Carollia perspicillata*. *Behaviour* 151:781--798.
- Kristoffersen, J.B., Magoulas, A. (2009). Fluctuating asymmetry and fitness correlations in two *Engraulis encrasicolus* populations. *Journal of Fish Biology* 75:2723-2736.
- Kunz, T.H., Adams, R.A., Hood, W.R. (2009b). Methods for assessing size at birth and postnatal growth and development in Bats. *In: Kunz, T.H.; Parsons, S. (eds.) Ecological and behavioral methods for the study of bats*. : The Johns Hopkins University Press. p. 273-314.
- Kunz, T.H., Hodgkison, R., Weise, C.D. (2009a). Methods of capturing and handling bats. *In: Kunz, T.H.; Parsons, S. (eds.) Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Baltimore, USA : The Johns Hopkins University Press. p. 3-35.
- Kunz, T.H., Kurta, A. (1988). Capture methods and holding devices.. *In: Kunz, T.H. (eds.) Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Washington, DC : Smithsonian Institution Press. p. 1--29.
- Kunz, T.H., Parsons, S. (1988). *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Washington, DC : Smithsonian Institution Press. .
- Kunz, T.H., Weise, C.D. (2009). Methods and Devices for Marking Bats. *In: thomas H Kunz; Parsons, S. (eds.) Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Washington, DC : The Johns Hopkins University Press. p. 36-56.
- Laake, J.L. (2013). RMark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK. Seattle, WA. <http://www.afsc.noaa.gov/Publications/ProcRpt/PR2013-01.pdf>.

- Lacy, R.C., Alaks, G. (2013). Effects of Inbreeding on Skeletal Size and Fluctuating Asymmetry of *Peromyscus polionotus* Mice. *Zoo Biology* 32:125-133.
- Leamy, L.J., Klingenberg, C.P. (2005). The genetics and evolution of fluctuating asymmetry. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 36:1-21.
- Leamy, L.J., Klingenberg, C.P., Sherratt, E., Wolf, J.B., Cheverud, J.M. (2015). The genetic architecture of fluctuating asymmetry of mandible size and shape in a population of mice: Another look. *Symmetry* 7:146--163.
- Lebreton, J.D., Burnham, K.P., Clobert, J., Anderson, D.R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals. A unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62:67-118.
- Leung, B., Forbes, M.R. (1996). Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: effects of trait type as revealed by meta-analysis. *Ecoscience* 3:400-413.
- Leung, B., Forbes, M.R., Houle, D. (2000). Fluctuating asymmetry as a bioindicator of stress: comparing efficacy of analyses involving multiple traits. *The American Naturalist* 155:101-115.
- Markow, T.A. (1995). Evolutionary ecology and developmental instability. *Annual Review of Entomology* 40:105--120.
- McCracken, G.F., Wilkinson, G.S. (2000). Bat mating Systems. *In*: Crichton, E.G.; Krutzsch, P.H. (eds.) *Reproductive biology of bats*. : Academic press. p. 321-357.
- McKenzie, J.A., Clarke, G.M. (1988). Diazinon resistance, fluctuating asymmetry and fitness in the Australian sheep blowfly, *Lucilia cuprina*. *Genetics* 120:213--220.
- Mellado, B.R., Carneiro, L.O., Nogueira, M.R., Monteiro, L.R. (2018). Diversity and seasonality of a Phyllostomid assemblage from the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Mastozoologia Neotropical* :no prelo.
- Mello, M.A.R. (2009). Temporal variation in the organization of a Neotropical assemblage of leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Oecologica* 35:280-286.

- Mello, M.A.R., Schittini, G.M. (2005). Ecological analysis of three bat assemblages from conservation units in the lowland Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. *Chiroptera Neotropical* 11:1-2.
- Mello, M.A.R., Schittini, G.M., Selig, P., Bergallo, H.G. (2004a). Seasonal variation in the diet of the bat *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae) in an Atlantic Forest area in southeastern Brazil. *Mammalia* 68:49--55.
- Mello, M.A.R., Schittini Schittini, G.M.P., Bergallo, H.G. (2004b). A test of the effects of climate and fruiting of *Piper* species (Piperaceae) on reproductive patterns of the bat *Carollia perspicillata* (Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* 6:309-318.
- Moller, A.P. (1992). Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature* 357:238.
- Moller, A.P. (1997). Developmental stability and fitness: a review. *The American Naturalist* 149:916--932.
- Moller, A.P. (2006). A review of developmental instability, parasitism and disease. *Infection, Genetics and Evolution* 6:133--140.
- Moller, A.P., Pomiankowski, A. (1993). Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica* 89:267-279.
- Moller, A.P., Swaddle, J.P. (1997). *Asymmetry, developmental stability, and evolution*. New York : Oxford University Press. .
- Monteiro, L.R., Nogueira, M.R. (2010). Adaptive radiations, ecological specialization, and the evolutionary integration of complex morphological structures. *Evolution* 64:724--744.
- Monteiro, L.R., Nogueira, M.R. (2011). Evolutionary patterns and processes in the radiation of phyllostomid bats. *BMC Evolutionary Biology* 11:137.
- Muller, M.F., Reis, N.R. (1992). Partição de recursos alimentares entre quatro espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 9:345-355.

- Norberg, U.M., Rayner, J.M. (1987). Ecological morphology and flight in bats (Mammalia; Chiroptera): wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 316:335--427.
- Palmeirim, J.M., Gorchoy, D.L., Stoleson, S. (1989). Trophic structure of a neotropical frugivore community: is there competition between birds and bats?. *Oecologia* 79:403-411.
- Palmer, A.R. (1994). Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: Markow, T.A. (eds.) *Developmental instability: its origins and evolutionary implications..* Dordrecht, Netherlands : Kluwer. p. 335-364.
- Palmer, A.R. (1996). Waltzing with asymmetry. *Bioscience* 46:518-532.
- Palmer, A.R. (2005). Antisymmetry. In: Hallgrímsson, B.; Hall, B.K. (eds.) *Variation.* : Elsevier. p. 359-384.
- Palmer, A.R. (2009). Animal asymmetry. *Current Biology* 19:R473--R477.
- Palmer, A.R., Strobeck, C. (1986). Fluctuating asymmetry: measurement, analysis and patterns. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 17:291-421.
- Palmer, A.R., Strobeck, C. (2003). Fluctuating asymmetry analyses revisited. In: Polak, M. (eds.) *Developmental Instability: Causes and Consequences.* New York : Oxford University Press. p. 279-319.
- Parker, G.A. (1998). Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base. In: Birkhead, T.R.; Moller, A.P. (eds.) *Sperm competition and sexual selection.* New York : Academic Press. p. 3--54.
- Pedro, W.A., Taddei, V.A. (2002). Temporal distribution of five bat species (Chiroptera, Phyllostomidae) from Panga Reserve, south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19:951--954.
- Peig, J., Green, A.J. (2009). New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. *Oikos* 118:1883--1891.

- Peig, J., Green, A.J. (2010). The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* 24:1323--1332.
- Pledger, S., Pollock, K.H., Norris, J.L. (2003). Open capture-recapture models with heterogeneity: I. Cormack-Jolly-Sber model. *Biometrics* 59:786-794.
- Polak, M. (2008). The developmental instability—sexual selection hypothesis: a general evaluation and case study. *Evolutionary Biology* 35:208--230.
- Polak, M., Taylor, P.W. (2007). A primary role of developmental instability in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 274:3133--3140.
- Preston, B., Stevenson, I., Pemberton, J., Coltman, D., Wilson, K. (2003). Overt and covert competition in a promiscuous mammal: the importance of weaponry and testes size to male reproductive success. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270:633--640.
- Prieto, P.V., Sansevero, J.B.B., Garbin, M.L., Braga, J.M.A., Rodrigues, P.J.F.P. (2014). Edge effects of linear canopy openings on understorey communities in a lowland Atlantic tropical forest. *Applied Vegetation Science* 17:121-128.
- Rasweiler, J.J., Badwaik, N.K., Mechineni, K.V. (2011). Ovulation, fertilization, and early embryonic development in the menstruating fruit bat, *Carollia perspicillata*. *The Anatomical Record* 294:506--519.
- Rowe, L., Repasky, R.R., Palmer, A.R. (1997). Size-dependent asymmetry: fluctuating asymmetry versus antisymmetry and its relevance to condition-dependent signaling. *Evolution* 51:1401--1408.
- Schulte-Hostedde, A., Millar, J., Hickling, G. (2001). Evaluating body condition in small mammals. *Canadian Journal of Zoology* 79:1021-1029.
- Schulte-Hostedde, A.I., Millar, J.S., Hickling, G.J. (2005). Condition dependence of testis size in small mammals. *Evolutionary ecology research* 7:143--149.
- Sikes, R.S., The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists (2016). 2016 Guidelines of the American Society of

- Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. *Journal of Mammalogy* 97:663-688.
- Stevens, R.D., Johnson, M.E., McCulloch, E.S. (2013). Absolute and relative secondary-sexual dimorphism in wing morphology: a multivariate test of the 'Big Mother' hypothesis. *Acta Chiropterologica* 15:163--170.
- Stockley, P., Purvis, A. (1993). Sperm competition in mammals: a comparative study of male roles and relative investment in sperm production. *Functional Ecology* 7:560--570.
- Swaddle, J.P. (1997). Within-individual changes in developmental stability affect flight performance. *Behavioral Ecology* 8:601--604.
- Swaddle, J.P., Witter, M.S., Cuthill, I.C., Budden, A., McCowen, P. (1996). Plumage condition affects flight performance in common starlings: implications for developmental homeostasis, abrasion and moult. *Journal of Avian Biology* : 103--111.
- R Development Core Team (2017). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Thomas, A.L. (1993). The aerodynamic costs of asymmetry in the wings and tail of birds: asymmetric birds can't fly round tight corners. *Proc. R. Soc. Lond. B* 254:181--189.
- Thornhill, R. (1992b). Female preference for the pheromone of males with low fluctuating asymmetry in the Japanese scorpionfly (*Panorpa japonica*: Mecoptera). *Behavioral Ecology* 3:277--283.
- Tomkins, J.L., Kotiaho, J.S. (2002). Fluctuating asymmetry. *Encyclopedia of Life Sciences* :1-5.
- Uetz, G.W., Taylor, P.W. (2003). Developmental instability and animal communication: fluctuating asymmetry as a signal and as an influence on the signaling process. In: Polak, M. (eds.) *Developmental Instability: Causes and Consequences*. : Oxford University Press on Demand. p. .

- Van Dongen, S. (2006). Fluctuating asymmetry and developmental instability in evolutionary biology: past, present and future. *Journal of Evolutionary Biology* 19:1727-1743.
- Van Valen, L. (1962). A Study of fluctuating Asymmetry. *Evolution* 16:125-142.
- Vangestel, C., Mergeay, J., Dawson, D.A., Vandomme, V., Lens, L. (2011). Developmental stability covaries with genome-wide and single-locus heterozygosity in house sparrows. *PLoS One* 6:e21569.
- Vellnow, N., Marie-Orleach, L., Zadesenets, K.S., Scharer, L. (2018). Bigger testes increase paternity in a simultaneous hermaphrodite, independently of the sperm competition level. *Journal of Evolutionary Biology* 31:180--196.
- Veloso, H.P., Filho, A.L.R.R., Lima, J.C.A. (1991). *Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal*. Rio de Janeiro : IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. .
- Voigt, C.C., Heckel, G., Mayer, F. (2005). Sexual selection favours small and symmetric males in the polygynous greater sac-winged bat *Saccopteryx bilineata* (Emballonuridae, Chiroptera). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 57:457-464.
- Wilkinson, G.S., McCracken, G.F. (2003). Bats and Balls: Sexual Selection and Sperm Competition in the Chiroptera. *In*: Kunz, T.H.T.H.; Fenton, M.B. (eds.) *Bat Ecology*. : University of Chicago Press. p. 128-155.
- Williams, B.K., Nichols, J.D., Conroy, M.J. (2002). *Analysis and management of animal populations*. New York : Academic Press. 817.
- Williams, C.F. (1986). Social organization of the bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology* 71:265--282.
- Williams, M. (2000). Monitoring with callipers: the potential value of fluctuating asymmetry measurement in conservation monitoring, management and research. *Ecological Management* 8:47-60.

7. ANEXO 1

Tabela 1: Resultado da seleção de modelos Cormack-Jolly-Seber para populações abertas, com as probabilidades de recaptura (p) e sobrevivência (Φ) fixos ou variáveis no tempo. Total de 124 modelos são mostrados. Abreviações: K: número de parâmetros, QAICc: quasi-critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas, Δ QAICc: diferenças em relação ao menor QAICc observado, wQAICc: peso Akaike, QDev: quasi-deviance (função desvio do modelo baseada na log-verossimilhança), AA: assimetria do comprimento do antebraço, AD: comprimento do antebraço direito, IC: índice de condição corporal.

modelo	K	QAICc	Δ QAICc	wQAICc	QDev
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AA} + \text{AD} + \text{IC})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	26	1223612	0	0,90	1170,83
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AD} + \text{IC} + \text{Sexo})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	26	1228964	5,35	0,06	1176,18
$\Phi(\sim\text{AA} + \text{AD} + \text{IC} + \text{Sexo})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	17	1231543	7,93	0,02	1197,2
$\Phi(\sim\text{AA} + \text{AD} + \text{IC})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	16	1232501	8,89	0,01	1200,2
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AD} + \text{IC})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	25	1232717	9,11	0,01	1182
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{IC} + \text{AA} + \text{Sexo})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	26	1235927	12,31	0,00	1183,15
$\Phi(\sim\text{AD} + \text{IC} + \text{Sexo})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	16	1238976	15,36	0,00	1206,68
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{IC} + \text{AA})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	25	1239914	16,3	0,00	1189,19
$\Phi(\sim\text{IC} + \text{AD})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	15	1240509	16,9	0,00	1210,24
$\Phi(\sim\text{IC} + \text{AA} + \text{Sexo})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	16	1243735	20,12	0,00	1211,43
$\Phi(\sim\text{IC} + \text{AA})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	15	1245590	21,98	0,00	1215,32
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{IC} + \text{Sexo})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	25	1245923	22,31	0,00	1195,2
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AA} + \text{AD} + \text{IC})p(\sim\text{Sexo})$	16	1250291	26,68	0,00	1217,99
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{IC})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	24	1250335	26,72	0,00	1201,67
$\Phi(\sim\text{Sexo} + \text{IC})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	15	1252852	29,24	0,00	1222,59
$\Phi(\sim\text{IC})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	14	1255315	31,7	0,00	1227,08
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AA} + \text{Sexo})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	25	1255517	31,91	0,00	1204,8
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AA} + \text{AD} + \text{IC})p(\sim\text{tempo})$	25	1255702	32,09	0,00	1204,98
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AA})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	24	1256677	33,06	0,00	1208,01
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AD} + \text{IC} + \text{Sexo})p(\sim\text{Sexo})$	16	1257396	33,78	0,00	1225,1
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AD} + \text{AA} + \text{Sexo})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	26	1257545	33,93	0,00	1204,76
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AD} + \text{AA})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	25	1258532	34,92	0,00	1207,81
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AD} + \text{IC})p(\sim\text{Sexo})$	15	1258628	35,02	0,00	1228,36
$\Phi(\sim\text{Sexo} + \text{AA})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	15	1261024	37,41	0,00	1230,76
$\Phi(\sim\text{AA})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	14	1261769	38,16	0,00	1233,54
$\Phi(\sim\text{AA} + \text{AD} + \text{IC})p(\sim\text{tempo})$	15	1261781	38,17	0,00	1231,52
$\Phi(\sim\text{AD} + \text{AA} + \text{Sexo})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	16	1263037	39,42	0,00	1230,74
$\Phi(\sim\text{AD} + \text{AA})p(\sim\text{Sexo} + \text{tempo})$	15	1263665	40,05	0,00	1233,4

$\Phi(\sim AA + AD + IC + Sexo)p(\sim tempo)$	16	1263745	40,13	0,00	1231,44
$\Phi(\sim tempo + AD + IC)p(\sim tempo)$	24	1265219	41,61	0,00	1216,55
$\Phi(\sim tempo + IC + AA + Sexo)p(\sim Sexo)$	16	1265234	41,62	0,00	1232,93
$\Phi(\sim tempo + IC + AA)p(\sim Sexo)$	15	1266231	42,62	0,00	1235,97
$\Phi(\sim tempo + AD + IC + Sexo)p(\sim tempo)$	25	1267275	43,66	0,00	1216,55
$\Phi(\sim tempo + Sexo)p(\sim Sexo + tempo)$	24	1267346	43,73	0,00	278,42
$\Phi(\sim tempo)p(\sim Sexo + tempo)$	23	1268515	44,9	0,00	281,64
$\Phi(\sim tempo + AD + Sexo)p(\sim Sexo + tempo)$	25	1269375	45,76	0,00	1218,65
$\Phi(\sim AA + AD + IC + Sexo)p(\sim Sexo)$	7	1269540	45,93	0,00	1255,48
$\Phi(\sim tempo + IC + AA)p(\sim tempo)$	24	1269719	46,11	0,00	1221,05
$\Phi(\sim tempo + AD)p(\sim Sexo + tempo)$	24	1270365	46,75	0,00	1221,7
$\Phi(\sim IC + AD)p(\sim tempo)$	14	1270380	46,77	0,00	1242,15
$\Phi(\sim AA + AD + IC)p(\sim Sexo)$	6	1270807	47,19	0,00	1258,76
$\Phi(\sim tempo + IC + AA + Sexo)p(\sim tempo)$	25	1271701	48,09	0,00	1220,98
$\Phi(\sim Sexo)p(\sim Sexo + tempo)$	14	1272361	48,75	0,00	303,87
$\Phi(\sim AD + IC + Sexo)p(\sim tempo)$	15	1272387	48,77	0,00	1242,12
$\Phi(\sim IC + AA)p(\sim tempo)$	14	1273135	49,52	0,00	1244,9
$\Phi(\sim 1)p(\sim Sexo + tempo)$	13	1273451	49,84	0,00	306,99
$\Phi(\sim Sexo + AD)p(\sim Sexo + tempo)$	15	1274376	50,76	0,00	1244,11
$\Phi(\sim tempo + IC + Sexo)p(\sim Sexo)$	15	1274585	50,97	0,00	1244,32
$\Phi(\sim IC + AA + Sexo)p(\sim tempo)$	15	1275164	51,55	0,00	1244,9
$\Phi(\sim tempo + AA + AD + IC)p(\sim 1)$	15	1275282	51,67	0,00	1245,02
$\Phi(\sim AD)p(\sim Sexo + tempo)$	14	1275344	51,73	0,00	1247,11
$\Phi(\sim tempo + IC)p(\sim Sexo)$	14	1276004	52,39	0,00	1247,77
$\Phi(\sim AD + IC + Sexo)p(\sim Sexo)$	6	1277307	53,7	0,00	1265,26
$\Phi(\sim IC + AD)p(\sim Sexo)$	5	1279270	55,66	0,00	1269,24
$\Phi(\sim tempo + IC)p(\sim tempo)$	23	1280514	56,9	0,00	1233,9
$\Phi(\sim IC + AA + Sexo)p(\sim Sexo)$	6	1281968	58,36	0,00	1269,92
$\Phi(\sim tempo + IC + Sexo)p(\sim tempo)$	24	1282528	58,92	0,00	1233,86
$\Phi(\sim tempo + AA)p(\sim Sexo)$	14	1282982	59,37	0,00	1254,75
$\Phi(\sim IC)p(\sim tempo)$	13	1283241	59,63	0,00	1257,04
$\Phi(\sim tempo + AA + Sexo)p(\sim Sexo)$	15	1283372	59,76	0,00	1253,11
$\Phi(\sim IC + AA)p(\sim Sexo)$	5	1284227	60,61	0,00	1274,19
$\Phi(\sim tempo + AD + IC)p(\sim 1)$	14	1284266	60,65	0,00	1256,03
$\Phi(\sim tempo + AD + AA)p(\sim Sexo)$	15	1284837	61,22	0,00	1254,57
$\Phi(\sim Sexo + IC)p(\sim tempo)$	14	1285240	61,63	0,00	1257,01
$\Phi(\sim tempo + AD + AA + Sexo)p(\sim Sexo)$	16	1285335	61,72	0,00	1253,03
$\Phi(\sim tempo + AD + IC + Sexo)p(\sim 1)$	15	1286248	62,64	0,00	1255,98
$\Phi(\sim tempo + AA)p(\sim tempo)$	23	1288895	65,28	0,00	1242,28
$\Phi(\sim tempo + IC + AA)p(\sim 1)$	14	1289144	65,53	0,00	1260,91

$\Phi(\sim AA)p(\sim tempo)$	13	1289489	65,88	0,00	1263,29
$\Phi(\sim tempo + AA + Sexo)p(\sim tempo)$	24	1290734	67,12	0,00	1242,07
$\Phi(\sim tempo + AD + AA)p(\sim tempo)$	24	1290854	67,24	0,00	1242,19
$\Phi(\sim tempo + IC + AA + Sexo)p(\sim 1)$	15	1291168	67,56	0,00	1260,9
$\Phi(\sim AD + AA)p(\sim tempo)$	14	1291470	67,86	0,00	1263,24
$\Phi(\sim Sexo + AA)p(\sim tempo)$	14	1291491	67,88	0,00	1263,26
$\Phi(\sim Sexo + IC)p(\sim Sexo)$	5	1291506	67,89	0,00	1281,47
$\Phi(\sim AA + AD + IC)p(\sim 1)$	5	1292571	68,96	0,00	1282,54
$\Phi(\sim tempo + AD + AA + Sexo)p(\sim tempo)$	25	1292654	69,04	0,00	1241,93
$\Phi(\sim AD + AA + Sexo)p(\sim tempo)$	15	1293463	69,85	0,00	1263,2
$\Phi(\sim tempo)p(\sim Sexo)$	13	1294317	70,7	0,00	327,85
$\Phi(\sim tempo + Sexo)p(\sim Sexo)$	14	1294523	70,91	0,00	326,03
$\Phi(\sim IC)p(\sim Sexo)$	4	1294532	70,92	0,00	1286,51
$\Phi(\sim AA + AD + IC + Sexo)p(\sim 1)$	6	1294545	70,93	0,00	1282,5
$\Phi(\sim tempo + AD)p(\sim Sexo)$	14	1296175	72,56	0,00	1267,94
$\Phi(\sim tempo + AD + Sexo)p(\sim Sexo)$	15	1296495	72,88	0,00	1266,23
$\Phi(\sim Sexo + AA)p(\sim Sexo)$	5	1299201	75,59	0,00	1289,17
$\Phi(\sim tempo + IC)p(\sim 1)$	13	1299509	75,9	0,00	1273,31
$\Phi(\sim AA)p(\sim Sexo)$	4	1300470	76,86	0,00	1292,45
$\Phi(\sim tempo)p(\sim tempo)$	22	1300962	77,35	0,00	316,14
$\Phi(\sim AD + AA + Sexo)p(\sim Sexo)$	6	1301188	77,58	0,00	1289,14
$\Phi(\sim IC + AD)p(\sim 1)$	4	1301420	77,81	0,00	1293,4
$\Phi(\sim 1)p(\sim tempo)$	12	1301451	77,84	0,00	337,01
$\Phi(\sim tempo + IC + Sexo)p(\sim 1)$	14	1301539	77,93	0,00	1273,31
$\Phi(\sim AD + AA)p(\sim Sexo)$	5	1302325	78,71	0,00	1292,29
$\Phi(\sim tempo + Sexo)p(\sim tempo)$	23	1302830	79,22	0,00	315,95
$\Phi(\sim tempo + AD)p(\sim tempo)$	23	1302892	79,28	0,00	1256,28
$\Phi(\sim AD)p(\sim tempo)$	13	1303422	79,81	0,00	1277,22
$\Phi(\sim AD + IC + Sexo)p(\sim 1)$	5	1303424	79,81	0,00	1293,39
$\Phi(\sim Sexo)p(\sim tempo)$	13	1303473	79,86	0,00	337,01
$\Phi(\sim IC + AA)p(\sim 1)$	4	1304197	80,58	0,00	1296,17
$\Phi(\sim tempo + AD + Sexo)p(\sim tempo)$	24	1304720	81,11	0,00	1256,05
$\Phi(\sim Sexo + AD)p(\sim tempo)$	14	1305440	81,83	0,00	1277,21
$\Phi(\sim IC + AA + Sexo)p(\sim 1)$	5	1306189	82,58	0,00	1296,16
$\Phi(\sim tempo + AA)p(\sim 1)$	13	1307065	83,45	0,00	1280,86
$\Phi(\sim tempo + AA + Sexo)p(\sim 1)$	14	1308847	85,23	0,00	1280,61
$\Phi(\sim tempo + AD + AA)p(\sim 1)$	14	1309047	85,44	0,00	1280,82
$\Phi(\sim tempo + AD + AA + Sexo)p(\sim 1)$	15	1310799	87,19	0,00	1280,53
$\Phi(\sim Sexo)p(\sim Sexo)$	4	1311036	87,42	0,00	362,75
$\Phi(\sim 1)p(\sim Sexo)$	3	1312810	89,2	0,00	366,53

$\Phi(\sim\text{Sexo} + \text{AD})p(\sim\text{Sexo})$	5	1313025	89,41	0,00	1302,99
$\Phi(\sim\text{AD})p(\sim\text{Sexo})$	4	1314658	91,05	0,00	1306,64
$\Phi(\sim\text{IC})p(\sim 1)$	3	1314677	91,06	0,00	1308,66
$\Phi(\sim\text{Sexo} + \text{IC})p(\sim 1)$	4	1316617	93	0,00	1308,59
$\Phi(\sim\text{tempo})p(\sim 1)$	12	1318901	95,29	0,00	354,47
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{Sexo})p(\sim 1)$	13	1320715	97,1	0,00	354,25
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AD})p(\sim 1)$	13	1320873	97,26	0,00	1294,67
$\Phi(\sim\text{AA})p(\sim 1)$	3	1321037	97,42	0,00	1315,02
$\Phi(\sim\text{tempo} + \text{AD} + \text{Sexo})p(\sim 1)$	14	1322658	99,05	0,00	1294,43
$\Phi(\sim\text{AD} + \text{AA})p(\sim 1)$	4	1323002	99,39	0,00	1314,98
$\Phi(\sim\text{Sexo} + \text{AA})p(\sim 1)$	4	1323038	99,43	0,00	1315,02
$\Phi(\sim\text{AD} + \text{AA} + \text{Sexo})p(\sim 1)$	5	1325000	101,39	0,00	1314,97
$\Phi(\sim 1)p(\sim 1)$	2	1333492	109,88	0,00	389,22
$\Phi(\sim\text{AD})p(\sim 1)$	3	1335449	111,84	0,00	1329,44
$\Phi(\sim\text{Sexo})p(\sim 1)$	3	1335498	111,89	0,00	389,22
$\Phi(\sim\text{Sexo} + \text{AD})p(\sim 1)$	4	1337457	113,84	0,00	1329,44
