

PERFORMANCE FUNCIONAL DO VOO ASSOCIADA À MORFOLOGIA  
DAS ASAS EM *Carollia perspicillata* (CHIROPTERA,  
PHYLLOSTOMIDAE)

**Lucas de Oliveira Carneiro**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ

FEVEREIRO DE 2020



PERFORMANCE FUNCIONAL DO VOO ASSOCIADA À MORFOLOGIA  
DAS ASAS EM *Carollia perspicillata* (CHIROPTERA,  
PHYLLOSTOMIDAE)

**Lucas de Oliveira Carneiro**

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

Orientador: Dr. Leandro Rabello Monteiro

CAMPOS DOS GOYTACAZES — RJ  
FEVEREIRO DE 2020

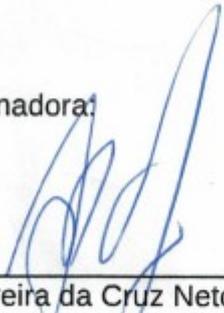
PERFORMANCE FUNCIONAL DO VOO ASSOCIADA À MORFOLOGIA  
DAS ASAS EM *Carollia perspicillata* (CHIROPTERA,  
PHYLLOSTOMIDAE)

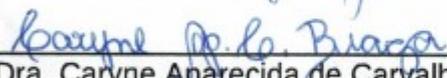
**Lucas de Oliveira Carneiro**

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

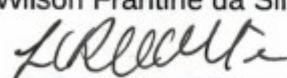
Aprovado em 17 de fevereiro de 2020

Comissão examinadora:

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Ariovaldo Pereira da Cruz Neto – Unesp

  
\_\_\_\_\_  
Dra. Caryne Aparecida de Carvalho Braga – UENF

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Wilson Frantine da Silva – UENF

  
\_\_\_\_\_  
Dr. Leandro Rabello Monteiro – UENF

(orientador)

## **AGRADECIMENTOS**

Gostaria de agradecer em primeiro lugar ao meu orientador, professor Leandro R. Monteiro, pela oportunidade de realizar esse projeto, por toda a paciência e dedicação e amizade durante a orientação.

Ao Dr. Marcelo R. Nogueira cuja amizade, colaboração e incentivo foram fundamentais durante todas as etapas desse trabalho.

Aos colegas de laboratório Breno Mellado, Kayla Urbanowski, Luana Mayer e Ricardo Lyra pelo auxílio nas atividades de campo, discussões acadêmicas, amizade e companheirismo.

Aos membros da banca examinadora, Dr. Ariovaldo Pereira da Cruz Neto, Dra. Caryne Aparecida de Carvalho Braga e Dr. Wilson Frantine da Silva por se disporem a avaliar o trabalho realizado, pelos comentários e sugestões feitas.

A todo o pessoal do setor de Ecologia Experimental pelas boas conversas de copa e corredor, muitas das quais de grande proveito acadêmico. Em especial a Sônia Guimarães Alves, amiga de todas as horas.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade e ao diretor da Reserva Biológica União, Whitson José da Costa Jr, pela licença e o apoio à realização das pesquisas na unidade, além de toda a equipe da reserva pelo suporte durante as atividades em campo.

Ao programa de pós-graduação em Ecologia e Recursos Naturais, ao Laboratório de Ciências Ambientais e a Universidade Estadual do Norte Fluminense pela oportunidade de cursar o mestrado.

Ao CNPq e a FAPERJ pelo suporte financeiro à realização das pesquisas e pela concessão das bolsas de estudo recebidas. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior — Brasil (CAPES) — Código de Financiamento 001.

À educação pública do estado do Rio de Janeiro, por me permitir completar mais essa etapa da minha formação acadêmica.

## Sumário

1. Introdução.....	1
2. Objetivo.....	7
3. Hipótese.....	8
4. Material e Métodos.....	9
4. 1. Área de estudo.....	9
4. 2. Amostragem e triagem.....	9
4. 3. Ensaios de voo e aquisição de imagens.....	10
4. 4. Obtenção das variáveis descritivas da morfologia das asas.....	11
4. 5. Obtenção das áreas, dimensões características e temperatura média de partes do corpo.....	12
4. 6. Modelos de transferência de calor para estimar gasto metabólico.....	14
4. 7. Análises estatísticas.....	16
5. Resultados.....	17
6. Discussão.....	23
6.1. Fluxo térmico regionalizado.....	23
6.2. Performance funcional e morfologia.....	25
6. Conclusões.....	30
Referências Bibliográficas.....	31

## Lista de tabelas

Tabela 1. Seleção de modelos lineares para a predição da perda sensível de calor ( $Q_t$ ) a partir da razão de aspecto das asas, carga alar e sexo. As colunas com nomes das variáveis preditoras contém o valor dos parâmetros (coeficientes de regressão) quando presentes no modelo. A coluna GL apresenta os graus de liberdade, logLik o logaritmo da verossimilhança, AICc o critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas,  $\Delta AICc$  a diferença em relação ao modelo com menor AICc, wAICc os pesos de Akaike para cada um dos modelos.....20

## Lista de figuras

Figura 1: A) Espaço ecomorfológico bivariado para carga alar e razão de aspecto baseado em análise multivariada para 215 espécies de Chiroptera, modificado de Norberg (1990). Elipse vermelha ressalta posição de <i>Carollia perspicillata</i> . B) Direções de seleção hipotéticas a partir do desempenho funcional do modelo aerodinâmico, modificado de Norberg e Rayner (1987). As regiões coloridas indicam incerteza relativa à mudanças de massa corporal favorecendo algum aspecto da performance. O custo de transporte é definido como energia gasta por unidade de distância. Manobrabilidade é definida como o espaço exigido para mudar a direção de voo em uma velocidade constante. Agilidade é a aceleração máxima de rolagem no início de uma curva e mede a velocidade com que a mudança de trajetória é realizada.....	8
Figura 2. Fotografia de indivíduo de <i>Carollia perspicillata</i> mostrando medida linear do comprimento total da asa (traço contínuo) e polígono utilizado para medição da área superficial da asa (traço pontilhado).....	12
Figura 3. Fotografia infravermelha mostrando polígonos utilizados para medições das temperaturas médias das diferentes partes do corpo de <i>Carollia perspicillata</i> . A escala nestas imagens foi obtida a partir do comprimento do antebraço medido no indivíduo. 1: cabeça, 2: corpo, 3: braço, 4: patágio.....	13
Figura 4. Fotografia infravermelha mostrando medida do diâmetro da cabeça (2) e dimensão característica de cada uma das partes do corpo de <i>Carollia perspicillata</i> . 1: cabeça, 3: corpo, 4: braço, 5: patágio.....	14
Figura 5: Diagrama <i>boxplot</i> mostrando temperaturas médias medidas após o ensaio de voo para cada região do corpo em <i>Carollia perspicillata</i> .....	17
Figura 6. Diagrama <i>boxplot</i> mostrando a distribuição da perda sensível de calor ( $Q_t$ ) através das diferentes partes do corpo em <i>Carollia perspicillata</i> .....	18
Figura 7. Diagrama <i>boxplot</i> mostrando a distribuição da perda sensível de calor ( $Q_t$ ) relativa à área superficial das diferentes partes do corpo em <i>Carollia perspicillata</i> ...	19
Figura 8. Resíduos parciais para os termos incluídos nos modelos seis e oito — Perda sensível de calor em relação à razão de aspecto das asas (A) e a carga alar (B). A linha contínua indica a tendência e o polígono o intervalo de confiança de 95%.....	21

Figura 9. Superfície de performance no espaço bivariado entre razão de aspecto e carga alar, mostrando isolinhas com predições da perda sensível de calor ( $Q_t$ )—linhas de nível em azul. Os triângulos correspondem às fêmeas e os círculos aos machos. A seta vermelha pontilhada mostra a direção de aumento da performance funcional (menores valores de  $Q_t$ ) a partir da média da distribuição. Os perfis dos morcegos mostram de modo esquemático as mudanças nas duas variáveis.....22

Figura 10. A. Diagramas de dispersão do segundo e terceiro componentes principais da morfologia alar em morcegos (adaptado de Norberg e Rayner, 1987). A seta vermelha denota a posição de *Carollia perspicillata* no quadrante inferior direito, indicando baixa razão de aspecto das asas e carga alar intermediariamente alta. B. Tendências preditas da variação da morfologia alar em respostas a pressões de seleção decorrentes de aspectos particulares da performance aérea (adaptado de Norberg e Rayner, 1987). A seta vermelha indica a direção observada de aumento de performance funcional no nível interindividual do presente estudo.....26

## Resumo

Estudos sobre a performance funcional são importantes para a compreensão de padrões e processos responsáveis pela evolução da diversidade. O custo energético do voo pode estar associado a variáveis importantes aerodinamicamente importantes como a razão de aspecto das asas (comprimento alar relativo à área) e a carga alar (massa corporal relativa à área alar) tanto em nível intraespecífico quanto interespecífico. A termografia por infravermelho combinada a modelos biofísicos fornece medidas de custos metabólicos a partir da perda sensível de calor. Esse custo energético pode ser associado a variáveis morfológicas para gerar uma superfície de performance. O objetivo do presente estudo foi testar a hipótese de que a perda de calor sensível durante o voo, como medida de performance funcional, está associada à morfologia alar. Foram realizados 52 ensaios de voo (24 fêmeas, 28 machos). Os morcegos foram estimulados a voar por 3 minutos em uma sala fechada. Após cada ensaio de voo, imagens tradicionais e termográficas foram tomadas para a medição das dimensões e temperatura de diferentes áreas do corpo (corpo, cabeça, braço, patágio). A perda sensível de calor, como medida de custo energético, foi calculada a partir das temperaturas médias, por um modelo biofísico. Adicionalmente, foram medidas a razão de aspecto e a carga alar de cada indivíduo. A maior perda sensível de calor foi observada no patágio, que apesar de ter apresentado temperaturas próximas à ambiental possui a maior área superficial. A perda sensível de calor foi relacionada em um modelo linear às variáveis morfológicas da asa e ao sexo. A melhor performance funcional do voo, inferida pela menor perda sensível de calor, foi relacionada a menores razões de aspectos e maiores cargas alares. Essa combinação é considerada a melhor forma de conciliar demandas por voo em velocidades relativamente altas, porém dotado de boa manobrabilidade. Esse padrão de voo é compatível com as demandas originadas pelo comportamento de forrageio característico de *C. perspicillata* e pode ainda conferir vantagens reprodutivas dentro do sistema poligênico com defesa de recursos apresentado pela espécie.

Palavras-chave: Ecomorfologia, Custo energético do voo, Termografia, Aerodinâmica, Morfologia Funcional.

## Abstract

Studies on functional performance are important to understand the patterns and processes responsible for the evolution of diversity. The energetic cost of animal flight may be associated with important aerodynamic variables such as wing aspect ratio (variable describing wing length relative to area) and wing loading (variable describing body mass relative to wing area) at both intraspecific and interspecific levels. The technique of infrared thermography combined with biophysical models provide metabolic cost measurements from sensible heat loss. This energetic cost can be associated with morphological variables to generate a performance surface. The main aim of the present study was to test the hypothesis that sensible heat loss during flight, as a measure of functional performance, is associated with wing morphology. 52 flight tests were performed (24 females, 28 males). The bats were stimulated to fly for three minutes in a room. After each flight test, traditional and thermographic images were taken to measure of dimensions and temperature of different bodily regions (body, head, arm, patagium). The sensible heat loss, as measure of energetic cost was calculated from average temperatures, by a biophysical model. In addition, aspect ratio and wing load were measured for each individual. Arm, body and head were the regions with the highest temperatures, however, the largest sensible heat loss was observed in the patagium, that despite presenting temperatures close to the environment, had the largest superficial area. Sensible heat loss was related in a linear model to wing loading, aspect ratio and sex. A better functional flight performance, inferred from lower sensible heat loss, was related to lower aspect ratios and higher wing loads. This combination is considered the best way to meet the demands of flight at relatively high speeds, but maintaining good maneuverability. This flight pattern is compatible with the demands of *C. perspicillata* characteristic foraging behavior and may also confer reproductive advantages within the polygynous system with resource defense presented by the species.

Keywords: Ecomorphology, Energetic cost of flight, Thermography, Aerodynamics, Functional morphology.

## 1. Introdução

A performance individual dos organismos é definida conceitualmente pela aptidão para realização de atividades dinâmicas ecologicamente importantes, tais como locomoção e alimentação, determinadas por diferenças relacionadas a parâmetros como velocidade, resistência ou a quantidade de força aplicada durante uma mordida (Irschick *et al.*, 2008). Essa performance é considerada uma manifestação emergente de características morfológicas e fisiológicas intrínsecas ao organismo (Husak, 2006).

A performance locomotora de um animal pode influenciar diferentes atributos de sua história de vida, como a alocação de recursos durante o desenvolvimento, a sobrevivência e a busca por alimentos ou parceiros sexuais, e pode variar entre os indivíduos de uma população (Lailvaux e Husak, 2014). A compreensão sobre o efeito das características morfológicas de um organismo sobre sua performance locomotora é importante, uma vez que existe um efeito sobre o valor adaptativo, tanto pela influência sobre o componente de sobrevivência quanto sobre o de reprodução (Arnold, 2003).

Animais com melhor desempenho locomotor, são em geral, mais aptos à fuga de predadores e à competição por recursos (McLachlan *et al.*, 2003; Husak, 2006; Lailvaux e Husak, 2014). Isto propicia, por sua vez, melhor defesa de territórios e maior acesso a parceiros sexuais, o que gera incremento no número de acasalamentos obtidos e, por consequência, na contribuição de um determinado indivíduo para a composição da próxima coorte na população (Crompton *et al.*, 2003; Husak *et al.*, 2006).

O voo ativo ou sustentado, é um dos modos de locomoção com maior custo energético na natureza (Withers *et al.*, 2016). Esse elevado custo ocorre por conta da necessidade de superar tanto a força gravitacional, para que o corpo em questão possa se manter suspenso no ar, quanto o arrasto através desse fluido, para que se desloque horizontalmente (Swartz *et al.*, 2012). Em contrapartida, o voo é também a mais rápida forma de locomoção apresentada por animais, considerando a massa corpórea transportada e a distância percorrida (Norberg, 1995). Essa forma de locomoção permite o deslocamento por grandes distâncias em curtos espaços de tempo e o acesso a nichos ecológicos, por vezes exclusivos, como as áreas abertas acima do dossel de florestas. O voo permite ainda a transposição de ambientes inóspitos como

grandes massas de água ou áreas desérticas (Alexander, 2002; Norberg, 2006a, b; Bale *et al.*, 2014; Voigt *et al.*, 2017).

Adaptações ao voo são observadas em diversos aspectos da fisiologia e morfologia dos vertebrados (Withers *et al.*, 2016), mas a transformação dos membros anteriores em asas é considerada um dos mais importantes determinantes desta função (Rayner, 1988). A forma da asa é, em grande parte, responsável pela eficiência aerodinâmica desta função (Hedenström e Johansson, 2015), minimizando o custo energético do voo, de acordo com o nicho ocupado, principalmente considerando dieta, modo de forrageio e uso do espaço (Norberg, 1990; Norberg, 1994).

A forma e o tamanho das asas são bons preditores interespecíficos do padrão de voo e, por consequência, do comportamento de forrageio e tipo de habitat utilizado pelos animais (Norberg e Rayner, 1987; Marinello e Bernard, 2014). Duas variáveis importantes para a descrição da morfologia alar, trazidas da dinâmica de voo de aeronaves com asas fixas, são a razão de aspecto e a carga alar (Norberg, 1990). A razão de aspecto é uma variável descritiva da forma das asas e representa a razão entre comprimento e a área superficial da asa, enquanto a carga alar, uma variável descritiva do tamanho relativo das asas, consiste na razão entre massa corporal e a área da superfície alar (Norberg e Rayner, 1987; Swartz *et al.*, 2012).

Asas mais longas e estreitas, com alta razão de aspecto, propiciam maior estabilidade durante o voo, enquanto asas mais curtas e largas incrementam a manobrabilidade (Swartz *et al.*, 2012). Dessa forma há uma solução de compromisso entre essas duas condições na morfologia de animais voadores. A quantidade de arrasto induzido (arrasto produzido pelo deslocamento do ar entre a zona de maior e a zona de menor pressão ao redor da asa) durante o voo apresenta relação inversa à razão de aspecto das asas (Norberg, 1990). Por sua vez, o gasto energético apresenta relação positiva com o arrasto. Por isso, na ausência de pressão por manobrabilidade, maiores razões de aspecto reduzem o consumo de energia por permitirem um voo mais estável e em maior velocidade a um menor gasto energético (Norberg, 1994). Em contrapartida, situações que exijam alta manobrabilidade favorecerão, do ponto de vista de consumo de energia, asas mais curtas e largas (com menor razão de aspecto) porque a menor estabilidade durante o voo, propiciada por essa morfologia, reduz o

consumo energético durante alterações de trajetória (Norberg e Rayner, 1987; Swartz *et al.*, 2003).

Maiores superfícies alares em relação a uma dada massa corpórea (menores cargas alares) produzem maior sustentação durante o voo, por permitir o movimento de maiores quantidades de ar em velocidades mais baixas. A baixa carga alar permite, por exemplo, que determinadas espécies alcem voo do solo (Norberg, 1990). Maiores cargas alares propiciam menos sustentação, por esse motivo são associadas a voos em maior velocidade, de forma que a velocidade compense a sustentação. Assim como a razão de aspecto, a carga alar é negativamente relacionada a manobrabilidade porque o raio mínimo teórico para mudanças de direção aumenta diretamente em relação à carga alar, fazendo com que o aumento da carga alar penalize a manobrabilidade (Norberg e Rayner, 1987).

A morfologia alar deve conciliar diferentes pressões ecológicas e evolutivas, por vezes conflitantes, associadas à história de vida e ao nicho ecológico ocupado pelas espécies (Norberg, 1994; Swartz *et al.*, 2003; Marinello e Bernard, 2014). É importante destacar que demandas originadas em função da performance aérea, em ambientes ou situações específicas, podem fazer com que a morfologia das asas não esteja otimizada sob a perspectiva aerodinâmica geral, mas que atenda a necessidades específicas que potencializem o valor adaptativo do indivíduo (Norberg e Rayner, 1987).

Padrões de voo específicos são possíveis a partir de combinações entre as variações na razão de aspecto e carga alares. Razão de aspecto e carga alar elevadas proporcionam maior velocidade e menor manobrabilidade durante o voo (Swartz *et al.*, 2012). Esta configuração é ideal para ambientes abertos e sem obstáculos, como as regiões acima do dossel das florestas. A baixa razão de aspecto associada a também baixa carga alar são características de morcegos de asas curtas, com pontas arredondadas e grande área superficial. Essas características predizem voos mais lentos, porém dotados de melhor manobrabilidade, otimizados para forrageio em ambientes complexos como o interior do sub-bosque e o dossel de florestas e a captura de presas com alta mobilidade (Norberg e Rayner, 1987; Norberg e Fenton, 1988; Swartz *et al.*, 2012).

Norberg e Rayner (1987) utilizaram um modelo de potência mecânica para interpretar as direções hipotéticas de seleção de performance funcional do voo, considerando o espaço morfológico bivariado formado entre carga alar e a razão de aspecto na ordem Chiroptera:

$$P(V) = p_i M^2 g^2 / B^2 V + \frac{1}{2} \rho (p_{par} + p_{pro}) S V^3$$

onde  $P$  representa a potência mecânica exigida (custo energético);  $V$  a velocidade do voo;  $p_i$  a potência induzida (trabalho necessário para a geração do vórtex de reação que gera sustentação e impulso ao voo);  $M$  a massa corpórea do animal;  $g$  a aceleração gravitacional ( $9,81 \text{ m/s}^2$ );  $B$  a envergadura das asas;  $\rho$  a densidade do ar ( $1,205 \text{ kg/m}^3$ );  $p_{par}$  o arrasto parasita (arrasto gerado pela resistência do ar ao movimento do corpo) e  $p_{pro}$  o arrasto gerado pela resistência do ar ao movimento das asas (Norberg e Rayner, 1987). O modelo prediz que o custo do voo deve formar uma curva em forma de “U” quando plotado contra a velocidade (Norberg, 1990; Hedenström e Johansson, 2015). O ponto mais baixo da curva corresponde a um ótimo funcional que pode variar de acordo com a morfologia da asa. É esperado então que velocidades diferentes da ótima para uma determinada morfologia alar, elevem o custo do voo, em termos de energia mecânica (Rayner, 1982; Hedenström *et al.*, 2009; Norberg e Rayner, 1987).

A eficiência da conversão metabólica de energia é assumida como constante em relação à velocidade do voo, de forma que o custo mecânico e metabólico apresentam relação diretamente proporcional (Norberg e Rayner, 1987). Por este motivo, diferentes autores assumiram que a medida do gasto energético do voo deve refletir a relação mecânica entre potência e velocidade (Thomas, 1975; Carpenter, 1985; Voigt e Lewanzik, 2011) e que a medição da energia mecânica permite inferências sobre o custo metabólico do voo (Tucker, 1973; Hedenström e Johansson, 2015). Experimentalmente, a hipótese de eficiência constante na conversão de energia química em mecânica não têm encontrado suporte, uma vez que, embora animais voando a velocidades intermediárias apresentem esse padrão, aqueles voando em velocidades abaixo ou acima da ótima segundo a teoria aerodinâmica podem apresentar considerável variação de eficiência (Ward *et al.*, 2001; von Busse *et al.*, 2013; von Busse *et al.*, 2014).

O custo metabólico total do voo inclui gastos de energia não avaliados sob a perspectiva da mecânica aerodinâmica, como por exemplo a taxa metabólica basal ou o controle postural (von Busse *et al.*, 2013). Questões acerca da performance funcional devem, preferencialmente, considerar o custo metabólico total por ser mais informativo em relação ao orçamento energético do animal.

A medição do gasto energético durante o voo é metodologicamente complexa, especialmente em condições de campo (Ward *et al.*, 2004; Withers *et al.*, 2016). Diferentes abordagens têm sido propostas para a execução dessa medição, cada qual com suas vantagens e limitações a depender de questões como o tamanho corpóreo do animal, desenho experimental e infraestrutura disponível (Withers *et al.*, 2016).

Um método capaz de realizar a medição do custo metabólico do voo é a respirometria. Nesse método o animal voa usando uma máscara acoplada à face por meio da qual são monitorados o consumo de O<sub>2</sub> e a produção de CO<sub>2</sub> para o cálculo do gasto energético (Ward *et al.*, 2001). Embora esse seja um método preciso, não invasivo e permita acompanhar o gasto energético em tempo real, o padrão de voo do animal pode ser alterado pelo sistema, que além de causar desconforto cria também carga e arrasto adicional ao voo, incrementando o gasto energético artificialmente (Butler e Woakes, 1990; Ward *et al.*, 2004; Withers *et al.*, 2016). Uma alternativa ao uso da máscara durante o voo seria a combinação entre a respirometria e o método do bicarbonato de sódio marcado com o isótopo de carbono-13 (<sup>13</sup>C). Nesse método é feita a injeção de uma solução enriquecida com bicarbonato de sódio marcado com <sup>13</sup>C. O gasto energético pode ser inferido a partir da comparação entre registros das concentrações dos isótopos <sup>13</sup>C e <sup>12</sup>C no CO<sub>2</sub> produzido pelo metabolismo antes e após a excussão do voo (Speakman e Thomson, 1997; von Busse *et al.*, 2013; Withers *et al.*, 2016).

Uma abordagem não invasiva para o cálculo do custo energético durante a realização de atividades ecologicamente importantes em animais endotérmicos, é a utilização da termografia por infravermelho combinada a modelos biofísicos de transferência de calor (Ward *et al.*, 2004; Ward e Slater, 2005). Além de não invasiva, essa é uma alternativa que permite a realização de medições de custo metabólico em condições de campo, sem que ocorram interferências no padrão de atividade ou na

fisiologia dos animais (Reichard *et al.*, 2010a; McCafferty *et al.*, 2011). Ward *et al.* (2004), Ward *et al.* (2005) e McCafferty *et al.* (1998) observaram que há uma boa concordância entre medições de metabolismo realizadas pela perda de calor sensível e por métodos alternativos, como respirometria e análises isotópicas.

A termografia por infravermelho está baseada na medição da radiação infravermelha emitida pela superfície dos corpos, permitindo medições de temperatura de acordo com princípios físicos, considerando a variação da emissividade característica do material da superfície e a transmissividade da atmosfera — principalmente devido à distância do objeto e proporção de vapor d'água (McCafferty, 2007; McCafferty *et al.*, 2011; Tattersall, 2016). A energia metabólica é transferida do corpo para o meio principalmente na forma de calor durante a conversão de energia química em trabalho (McCafferty *et al.*, 2017).

Modelos biofísicos são formulados para determinar a perda metabólica de calor com base em equações de transferência de calor por radiação, convecção, condução e evaporação, considerando a temperatura registrada em cada superfície corpórea e variáveis ambientais, como temperatura, velocidade e umidade relativa do ar (Reichard *et al.*, 2010a).

O morcego *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758) tem se destacado como modelo emergente na investigação de diferentes problemas biológicos (Cretkos *et al.*, 2005; Rasweiler *et al.*, 2009; Martinez-Cerdeño *et al.*, 2017). A espécie é amplamente distribuída por toda região neotropical e encontrada em elevada abundância ao longo de sua distribuição, mesmo em áreas com distúrbios ambientais (McLellan e Koopman, 2007; Muylaert *et al.*, 2017). Sua dieta é composta principalmente por frutos do gênero *Piper* L. (Parolin *et al.*, 2016), que são plantas pioneiras, características de áreas em regeneração e que costumam estar distribuídas em manchas em regiões mais abertas do sub-bosque ou em bordas (Greig, 1993). Adicionalmente, outros frutos, insetos e pólen podem ser incluídos na dieta (Cloutier e Thomas, 1992).

Morcegos dessa espécie percorrem em média 4,7 km por noite durante o forrageio e apresentam voo relativamente rápido no interior do sub-bosque (3,3–7,2 m/s) (Heithaus e Fleming, 1978), particularmente quando estão se movendo entre o abrigo e as áreas de forrageio. Em áreas com maior quantidade de obstáculos, a velocidade

deve permanecer próxima aos valores mais baixos do intervalo (L. R. Monteiro, com. pessoal). Evidências da literatura apontam que a espécie apresenta baixa razão de aspecto da asa e carga alar intermediária em comparação a outras espécies de morcegos, sugerindo uma seleção para voos rápidos e curtos em meio à vegetação, incluindo voos pairados (Norberg, 1990; Marinello e Bernard, 2014). Em comparação com outras espécies de filostomídeos frugívoros e insetívoros, *Carollia perspicillata* possui alta manobrabilidade em voo (Stockwell, 2001).

A maior parte dos estudos sobre a ecomorfologia do voo em morcegos é baseada em conjuntos de dados comparativos interespecíficos e estimativas de performance preditas por modelos teóricos de aerodinâmica (Norberg e Rayner, 1987; Norberg, 1994). No entanto, a diversificação evolutiva da morfologia e ecologia é baseada primariamente na estrutura de variação intraespecífica da relação entre forma-performance-valor adaptativo (Arnold, 2003; Irschick, 2003). Neste contexto, é importante elucidar a relação entre morfologia e performance no nível intraespecífico para compreender como esta pode ser mapeada no espaço ecomorfológico em níveis de variação mais altos.

## 2. Objetivo

O objetivo principal deste trabalho foi testar a hipótese de que a variabilidade intraespecífica na morfologia alar de *Carollia perspicillata* tem associação com variação de performance funcional. Mais especificamente, que a variação da razão de aspecto e carga alar ocorrem na mesma direção predita pelo modelo de potência mecânica utilizado para interpretar o espaço ecomorfológico interespecífico de Norberg e Rayner (1987), como descrito em detalhe na seção sobre a hipótese. Para alcançar este propósito, foi calculada a perda metabólica de calor sensível durante o voo em *Carollia perspicillata* como medida de performance, e avaliada sua relação entre as variáveis morfológicas razão de aspecto e carga alar.

### 3. Hipótese

Diferenças na morfologia alar no nível interespecífico apresentam um efeito sobre a performance de voo, medida através da potência mecânica exigida, considerando um modelo biofísico da aerodinâmica do voo (Norberg e Rayner, 1987; Norberg, 1994). Em uma análise de componentes principais do espaço ecomorfológico multivariado (massa corporal, área alar e envergadura) com 215 espécies de morcegos, Norberg e Rayner (1987) mostraram pela interpretação dos coeficientes que o primeiro PC correspondeu a uma função do tamanho geral, o segundo PC correspondeu à carga alar e o terceiro PC correspondeu à razão de aspecto. Na ordenação dos PCs 2 e 3, *C. perspicillata*, como outros morcegos frugívoros, se posiciona no quadrante inferior direito (escore negativo para razão de aspecto e positivo para carga alar) (Figura 1A), que segundo os autores corresponde ao efeito de uma direção de seleção que combina altas velocidades de deslocamento entre áreas de alimentação com a necessidade de manobrabilidade quando forrageando em ambientes complexos (Figura 1B).

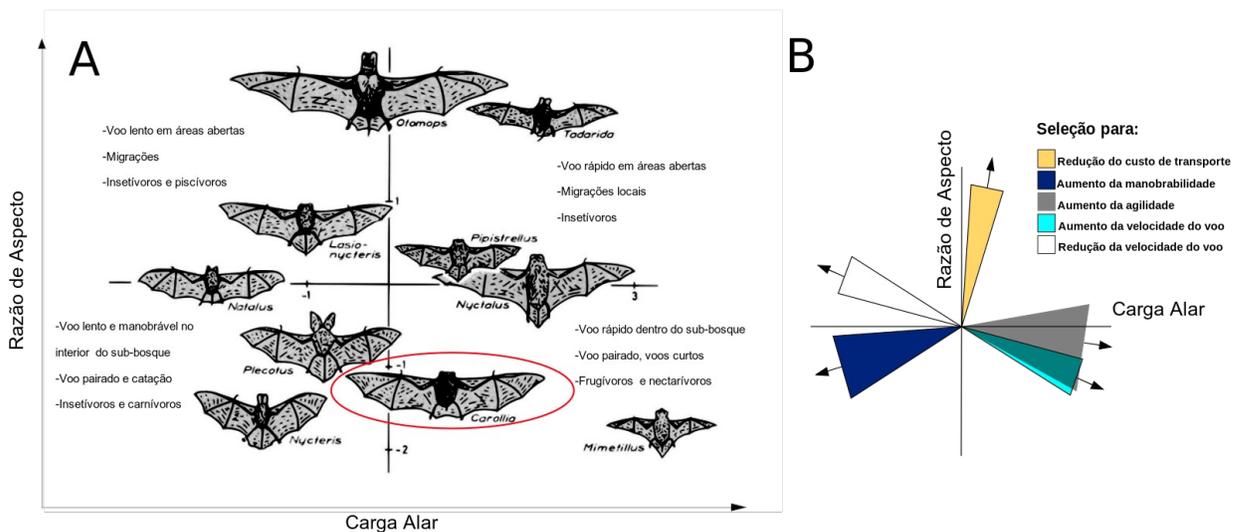


Figura 1: A) Espaço ecomorfológico bivariado para carga alar e razão de aspecto baseado em análise multivariada para 215 espécies de Chiroptera, modificado de Norberg (1990). Elipse vermelha ressalta posição de *Carollia perspicillata*. B) Direções de seleção hipotéticas a partir do desempenho funcional do modelo aerodinâmico, modificado de Norberg e Rayner (1987). As regiões coloridas indicam incerteza relativa à mudanças de massa corporal favorecendo algum aspecto da performance. O custo de transporte é definido como energia gasta por unidade de distância. Manobrabilidade é definida como o espaço exigido para mudar a direção de voo em uma velocidade constante. Agilidade é a aceleração máxima de rolagem no início de uma curva e mede a velocidade com que a mudança de trajetória é realizada.

Se estas direções de seleção são responsáveis pela ordenação das espécies, podemos prever que, ao analisar a variação no nível intraespecífico para *C. perspicillata*, a razão de aspecto deve apresentar relação negativa, enquanto a carga alar deve apresentar uma relação positiva com o custo energético total medido pela perda de calor durante o voo. Uma solução de compromisso (trade-off) deve ser observada pela necessidade de combinar velocidade e manobrabilidade no voo desta espécie.

## 4. Material e Métodos

### 4. 1. Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Biológica União (RBU), unidade de Conservação localizada na mesorregião das baixadas litorâneas do Estado do Rio de Janeiro (ICMBIO, 2008). A RBU possui área total de 7756 ha, coberta principalmente por Floresta Atlântica ombrófila submontana e ombrófila de terras baixas — formação da qual detém as maiores áreas contínuas do estado (SEMADS, 2001). O clima na região é tropical úmido com precipitação média anual variando entre 1500 e 2000 mm. Na região, a estação seca vai de maio a agosto e a chuvosa de setembro a abril (ICMBIO, 2008). *Carollia perspicillata* é a mais abundante espécie de morcego filostomídeo nessa unidade de conservação (Mellado *et al.*, 2018).

### 4. 2. Amostragem e triagem

Foram coletados 52 indivíduos (24 fêmeas e 28 machos) entre os meses de agosto de 2018 e outubro de 2019, em diferentes pontos da RBU. Os indivíduos foram capturados durante o período do dia em suas colônias com auxílio de um puçá e acondicionados em um samburá de tela para transporte ao laboratório. Alternativamente, os animais foram capturados no período noturno com uso de redes de neblinas dispostas transversalmente a estradas e trilhas no interior da RBU.

Os indivíduos passaram por processo de triagem no qual foram registrados massa corporal com balança de precisão de 0,01 g (BEL Engineering); sexo; categoria etária,

condição reprodutiva — segundo Brunet-Rossinni e Wilkinson (2009) e comprimento do antebraço — com paquímetro (Mitutoyo ou Starret, precisão de 0,01 mm). Por conta das possíveis variações ontogenéticas na morfologia alar com implicação sobre a performance durante o voo (McLean e Speakman, 2000; Swartz *et al.*, 2003), somente indivíduos adultos (epífises das falanges totalmente ossificadas) foram selecionados para estudo. Adicionalmente, no caso das fêmeas, somente indivíduos sem indício de atividade reprodutiva foram selecionadas, por conta da marcante variação da massa corpórea associada aos períodos de gestação e lactação (Webb *et al.*, 1992).

#### 4. 3. *Ensaios de voo e aquisição de imagens*

Os ensaios de voo foram realizados no início da noite, período em que os animais se encontram em maior atividade (Cloutier e Thomas, 1992). Cada morcego foi liberado no interior de uma sala de 5,6x3,7x2,4 m na qual foi estimulado a voar durante três minutos ininterruptos, sendo capturado imediatamente após esse tempo com o auxílio de um puçá. Vídeos realizados em experimentos preliminares (2 animais, 11 medições), com a câmera focalizando um espaço entre marcações em uma parede, permitiram calcular a velocidade média de deslocamento dos animais no experimento em 3,5 m/s (intervalo entre 2,8 e 4,1 m/s). Quatro pesquisadores posicionados nos cantos da sala estimulavam os morcegos a continuar voando, caso tentassem pousar.

Em seguida ao voo, foram feitas duas imagens termográficas em formato JPG radiométrico (240 x 180 pixels) por uma câmera infravermelha (FLIR E50 — com resolução de 0,05 °C), tendo a primeira, foco na região central do corpo (cabeça e tronco) e a segunda a região da asa (braço e patágio). Para a tomada dessas fotos foi feita a contenção manual do animal que foi mantido em posição padronizada a uma distância de 1,2 m da câmera. Foi ainda tomada uma foto digital regular da asa por meio de uma câmera Canon EOS Rebel XS com indivíduo contido (Figura 2) segundo o recomendado por Ceballos-Vasquez *et al.* (2014).

Durante cada ensaio de voo foram registradas a temperatura e a umidade relativa do ar por meio de um termohigrômetro (Instrutemp). Por meio de um aparelho de ar condicionado, procurou-se manter a temperatura do experimento constante, obtendo

uma média de 25 °C, variando dentro de um intervalo entre 24 e 25,8 °C. A umidade média foi 78,5%, variando entre 60 e 88%. Os valores de temperatura do ar e umidade, assim como a distância entre a câmera e o indivíduo, foram utilizados para calibrar as fotos radiométricas, permitindo o cálculo das temperaturas de diferentes partes do corpo (ver descrição abaixo).

#### 4. 4. Obtenção das variáveis descritivas da morfologia das asas

O contexto teórico da hipótese sendo testada exige que a medição da morfologia das asas seja feita de acordo com o modelo aerodinâmico, onde a razão de aspecto e a carga alar são as variáveis relevantes e com significado biológico e físico (Houle *et al.*, 2011). O cálculo da razão de aspecto das asas foi realizado seguindo a fórmula

$RA = CTA^2 / hA$ , onde  $RA$  representa a razão de aspecto,  $CTA$  o comprimento total da asa e  $hA$  a área superficial da asa (Figura 2). O cálculo da carga alar foi realizado seguindo a fórmula  $CA = (M \times 9,81) / (2 \times hA)$ , onde  $CA$  representa a carga alar,  $M$  representa a massa total do indivíduo, 9,81 é a aceleração da gravidade em m/s e  $hA$  é a área superficial da asa — multiplicada por dois para considerar a área total de superfícies de voo disponível (Figura 2).

As medições foram realizadas a partir das fotografias calibradas, por meio das ferramentas de medição linear e por polígonos disponíveis no *software Fiji* (Schindelin *et al.*, 2012). As medições de comprimentos foram realizadas em metros (m), áreas em metros quadrados (m<sup>2</sup>) e massa em quilogramas (Kg), pois os cálculos do modelo biofísico de transferência de calor exigem que as escalas estejam de acordo com o Sistema Internacional de Unidades (McCafferty *et al.*, 2011).

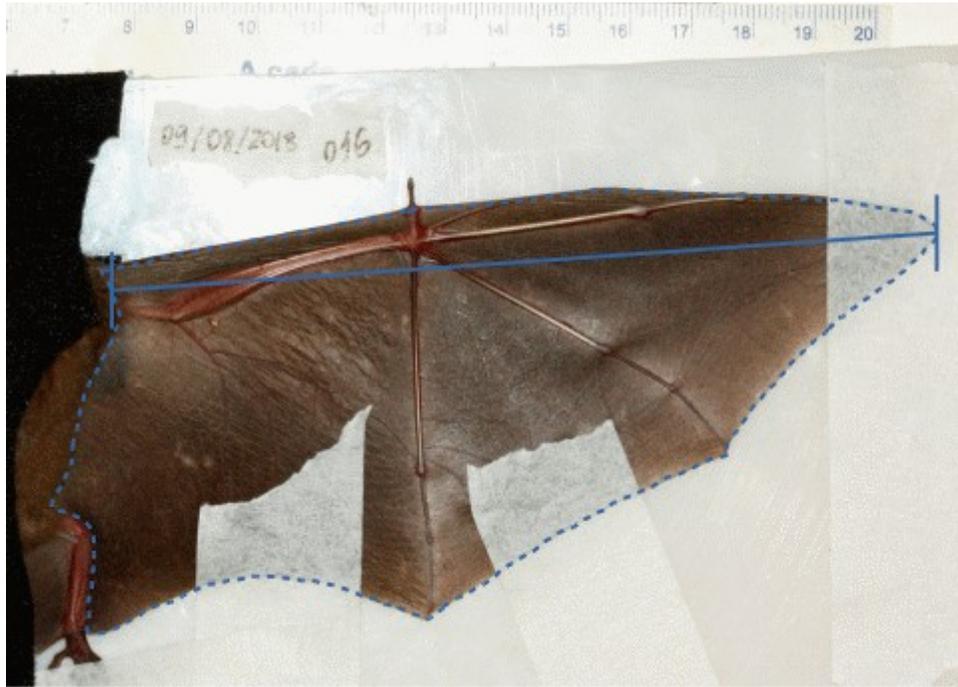


Figura 2. Fotografia de indivíduo de *Carollia perspicillata* mostrando medida linear do comprimento total da asa (traço contínuo) e polígono utilizado para medição da área superficial da asa (traço pontilhado).

#### 4. 5. Obtenção das áreas, dimensões características e temperatura média de partes do corpo

As imagens termográficas (JPGs radiométricos) foram importadas ao ambiente R (R Core Team, 2019) no qual foram convertidas de radiação para temperatura de acordo com a equação de Stefan-Boltzmann (FLIR, 2011), que incorpora a distância entre a câmera e o animal fotografado, temperatura e umidade relativa do ar no momento da tomada da foto (determinantes da transmissividade da atmosfera), além da emissividade da superfície do morcego. A emissividade do material indica a capacidade de emissão de energia na forma de radiação. Utilizamos um valor de 0,98, que é a esperada para tecidos biológicos como pele e pelos (McCafferty, 2007). Outros materiais, como fezes e urina sobre o pelo, podem alterar a emissividade pelo conteúdo de água. Quando presentes nas fotos radiométricas, áreas molhadas se apresentavam como manchas de temperatura muito abaixo da normal e foram recortadas antes do

cálculo da temperatura média. A conversão das imagens foi realizada utilizando o pacote Thermimage (Tattersall, 2019). Foram exportadas imagens em formato textual, onde cada pixel tem seu valor radiométrico substituído pela temperatura equivalente. Essas matrizes em formato texto foram, então, importadas no *software Fiji* (Schindelin *et al.*, 2012) no qual foram medidas, com o uso da ferramenta de polígonos as temperaturas médias de cada região do corpo em graus Celsius, além da área superficial (em metros quadrados) da vista ventral do tronco, de um dos braços — região do úmero + ulna e rádio (Figura 3), o diâmetro da cabeça e a dimensão característica (dimensão da parte do corpo na direção percorrida pelo ar durante o voo) de cada área do corpo — em metros (Figura 4). A padronização de escala nessas matrizes foi realizada através da medição do comprimento do antebraço entre as diferentes matrizes pertencentes ao mesmo indivíduo.

As temperaturas médias e as dimensões (medidas a partir de ambas as fotografias) foram registradas junto aos resultados de razão de aspecto e carga alar, temperatura ambiental em que cada observação foi realizada; em uma planilha eletrônica (LibreOffice Calc).

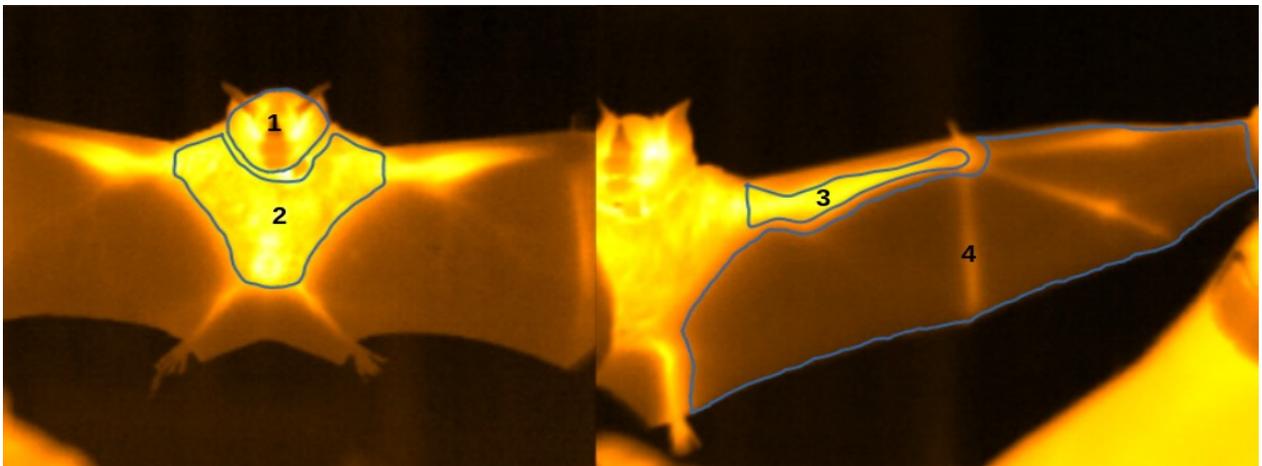


Figura 3. Fotografia infravermelha mostrando polígonos utilizados para medições das temperaturas médias das diferentes partes do corpo de *Carollia perspicillata*. A escala nestas imagens foi obtida a partir do comprimento do antebraço medido no indivíduo. 1: cabeça, 2: corpo, 3: braço, 4: patágio.

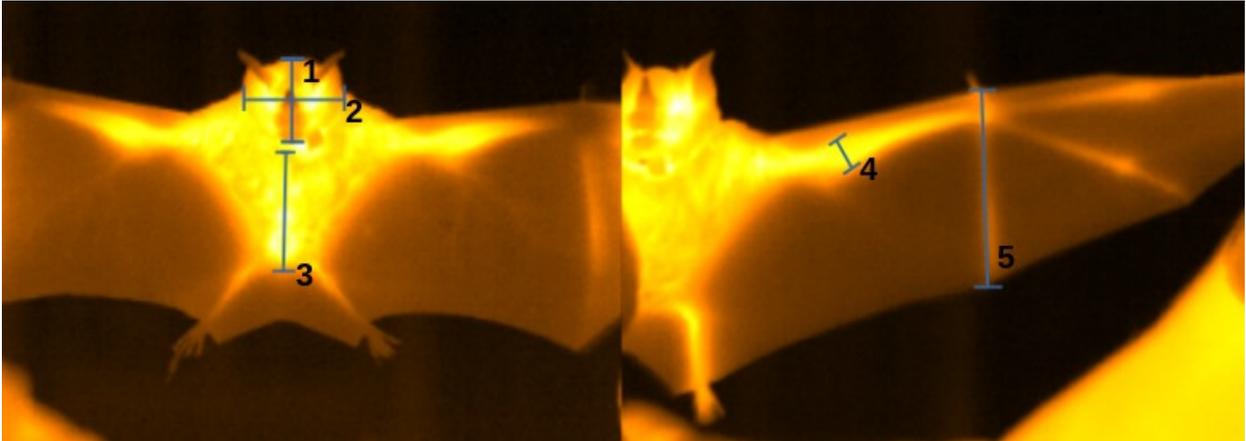


Figura 4. Fotografia infravermelha mostrando medida do diâmetro da cabeça (2) e dimensão característica de cada uma das partes do corpo de *Carollia perspicillata*. 1: cabeça, 3: corpo, 4: braço, 5: patágio.

Todas as temperaturas medidas foram convertidas para a escala Kelvin (unidade de base do Sistema Internacional de Unidades) pela adição de 273,15 aos seus valores medidos. A área superficial da porção ventral do tronco foi multiplicada por dois (para aproximar a área superficial total do tronco: dorsal + ventral), a área superficial da porção ventral do braço foi multiplicada por quatro (para aproximar o somatório da área superficial da porção dorsal e ventral dos dois braços), a área superficial da asa foi multiplicada por quatro (para inferir o somatório da área superficial da porção dorsal e ventral das duas asas), a área superficial da cabeça foi inferida a partir da aproximação com a forma de esfera, calculada pela fórmula  $A=4\pi r^2$ , onde  $A$  representa a área superficial e  $r$  representa o raio da cabeça — metade do diâmetro medido como uma linha reta entre a parte externa basal das orelhas do animal.

#### 4. 6. Modelos de transferência de calor para estimar gasto metabólico.

Os modelos biofísicos de transferência de calor por superfícies estimam a perda de calor total ( $Q_t$ ) a partir da soma das transferências convectiva ( $Q_c$ ) e radiativa ( $Q_r$ ) durante o voo (McCafferty *et al.*, 2011). Estes modelos são propostos como uma alternativa não invasiva para a estimativa de gastos metabólicos, em particular como

medida de performance durante a execução de atividades que exijam movimentação livre dos animais (Ward *et al.*, 1999; Ward e Slater, 2005).

O cálculo da perda de calor radiativa ( $Q_r$ ) foi realizado para cada parte do corpo (cabeça, corpo, braços e asas) pela fórmula

$$Q_r = \sigma \epsilon A (T_b^4 - T_a^4),$$

onde  $\sigma$  representa a constante de Stefan-Boltzmann ( $5,67 \times 10^{-8} \text{ Wm}^{-2}\text{K}^{-4}$ ),  $\epsilon$  representa a emissividade dos tecidos biológicos (0,98),  $A$  = área da parte corporal,  $T_b$  = temperatura média da parte corporal,  $T_a$  = temperatura ambiental (Reichard *et al.*, 2010a; McCafferty *et al.*, 2011).

O cálculo da perda de calor convectiva ( $Q_c$ ) para cada parte do corpo foi realizado como

$$Q_c = Ah(T_b - T_a),$$

onde  $h$  é o coeficiente de transferência térmica convectiva

$$h = Nu \left( \frac{k}{d} \right),$$

na qual  $k$  é a condutividade térmica do ar ( $0,02624 \text{ Wm}^{-1} \text{ K}^{-1}$  a 300 K),  $d$  é a dimensão característica da parte do corpo na direção do fluxo de ar e  $Nu$  é o número de Nusselt

$$(Nu = 0.664 * Re^{0.5} * Pr^{0.333}),$$

onde  $Pr$  é o número de Prandtl (0,708 para o ar a 300K), e o número de Reynolds é

$$Re = V \left( \frac{d}{\nu} \right),$$

onde  $V$  é a velocidade do ar e  $\nu$  é a viscosidade cinemática do ar ( $15,69 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ ) em condições normais de temperatura e pressão (Reichard *et al.*, 2010a).

A perda sensível de calor total foi obtida a partir da soma das transferências de calor convectiva e radiativa das diferentes partes do corpo

$$Q_t = Q_c + Q_r.$$

Todos os cálculos foram realizados em planilha eletrônica (LibreOffice Calc). Utilizando as unidades métricas do Sistema Internacional, o modelo biofísico produz uma estimativa da perda de calor em Watt (Joule/segundo), que corresponde a uma medida instantânea da taxa de gasto energético por unidade de tempo. Menores valores de  $Q_t$  indicam melhor performance funcional.

As estimativas de gasto energético do modelo biofísico foram validadas para aves pela comparação entre diferentes métodos (Ward *et al.*, 2004; Ward e Slater 2005). No presente estudo, não foi possível realizar a comparação dos valores de gasto metabólico estimado a partir da perda de calor com métodos alternativos. No entanto, como há um controle das condições experimentais, a validade interna do estudo é mantida. As estimativas de gasto metabólico devem ser consideradas de modo relativo, não absoluto (McCafferty *et al.*, 2011).

#### 4. 7. Análises estatísticas

Comparações da distribuição de perda de calor sensível entre regiões corporais e dos valores obtidos neste estudo com a literatura foram realizadas por diagramas do tipo *boxplot*, que permitem uma comparação gráfica entre as caixas a partir de uma chanfradura (*notch*) em torno das medianas. Quando não há sobreposição entre as chanfraduras é possível inferir uma diferença entre medianas, com aproximadamente 95% de confiança (McGill *et al.*, 1978).

Um modelo linear geral foi ajustado relacionando a perda sensível de calor ( $Q_i$ ) às variáveis preditoras razão de aspecto, carga alar e o sexo no ambiente R. A função *dredge* do pacote MuMIn (Barton, 2015) foi utilizada para seleção do modelo preditor da perda sensível de calor com maior suporte estatístico, segundo o critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas — AICc (Burnham e Anderson, 2002). Segundo esse critério, quanto menor o valor de AICc (menos informação perdida) e maior peso de Akaike ( $wAICc$  — probabilidade de que um modelo seja o melhor dentre o conjunto proposto) apresentado por um modelo, melhor é o ajuste deste modelo aos dados. A diferença entre o AICc dos modelos ( $\Delta AICc$ ) pode ser utilizado como medida da distância entre cada modelo e o melhor modelo, quanto menor a distância entre os modelos menor o suporte estatístico para diferenças eles (Burnham e Anderson, 2002).

A visualização dos efeitos das variáveis independentes sobre a perda sensível de calor foi realizada a partir de gráficos de resíduos parciais (*termplot*), utilizando o pacote *effects* (Fox e Weisberg, 2018). Em um modelo de regressão múltipla com duas

variáveis independentes  $Y_i = a + b_1 X_{1i} + b_2 X_{2i} + e_i$ , os resíduos parciais para a variável preditora  $X_1$  correspondem aos resíduos do modelo completo, adicionados da tendência relativa a  $X_1$  e da média de  $Y$  ( $e_i + b_1 X_{1i} + \bar{Y}$ ) (Faraway, 2004). Desta maneira, os resíduos parciais para  $X_1$  mostram sua influência em  $Y$  mantendo  $X_2$  constante.

O modelo linear foi visualizado também como superfície de performance funcional no espaço bivariado entre razão de aspecto e carga alar, utilizando a função *ordisurf* do pacote *vegan* (Borcard *et al.*, 2011; Oksanen *et al.*, 2019).

## 5. Resultados

A temperatura média medida nas diferentes regiões corporais mostrou grande sobreposição das distribuições entre o corpo, braço e cabeça (Figura 5). O patágio, por sua vez apresentou uma temperatura notadamente mais baixa que as demais regiões, apenas um ou dois graus acima da temperatura do ambiente.

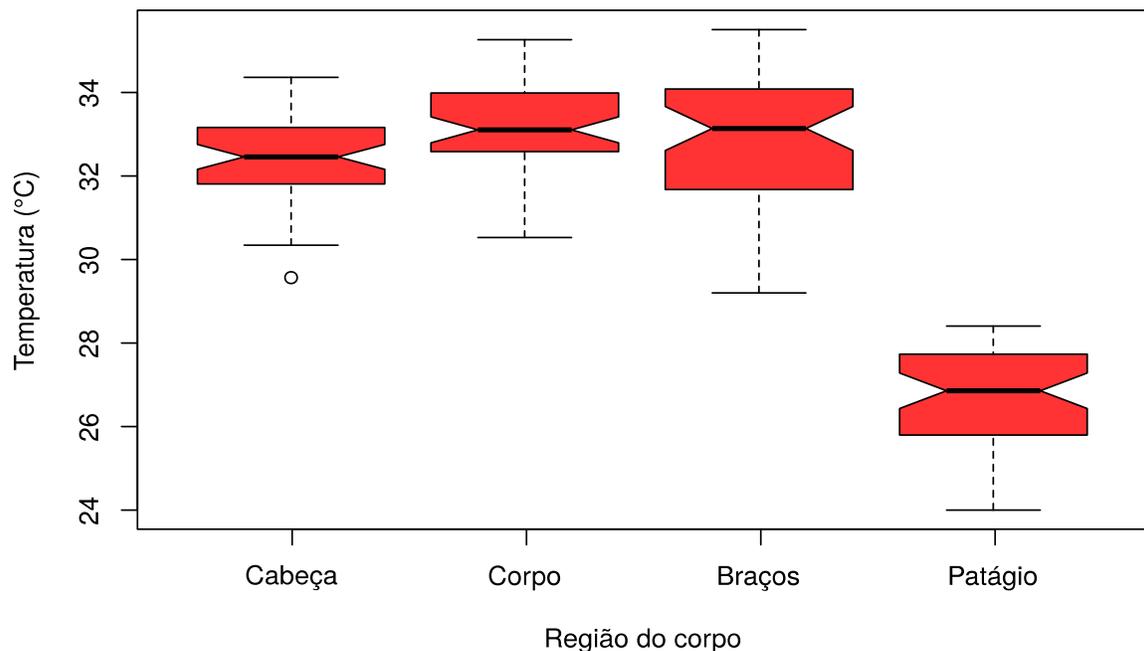


Figura 5: Diagrama *boxplot* mostrando temperaturas médias medidas após o ensaio de voo para cada região do corpo em *Carollia perspicillata*.

Calculando a perda sensível para cada região do corpo, é possível observar que os maiores valores foram pelo patágio. Cabeça e corpo apresentaram valores intermediários, enquanto os braços apresentaram menores perdas sensíveis de calor (Figura 6). Dividindo a perda sensível de calor pela área superficial de cada região corpórea, é possível calcular a perda de calor relativa por metro quadrado. Os braços são, por unidade de área, a região que apresentou a maior perda sensível de calor, seguida pelo corpo e cabeça (que não apresentaram diferenças medianas quanto à perda sensível de calor por unidade de área superficial). A região do patágio, apresentou por unidade de área a menor perda superficial dentre todas as regiões avaliadas (Figura 7).

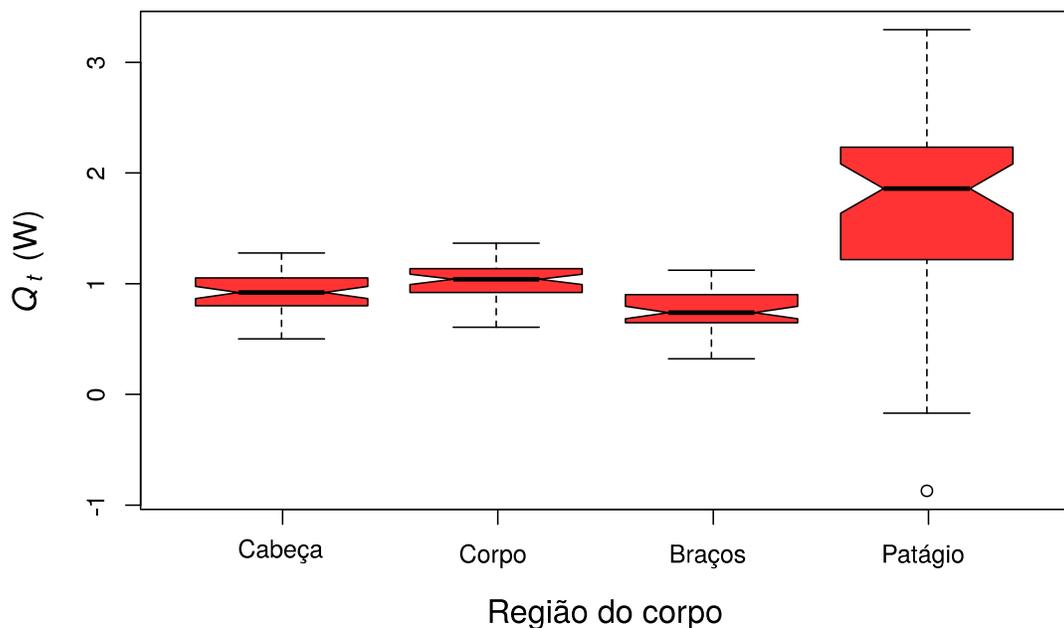


Figura 6. Diagrama *boxplot* mostrando a distribuição da perda sensível de calor ( $Q_t$ ) através das diferentes partes do corpo em *Carollia perspicillata*.

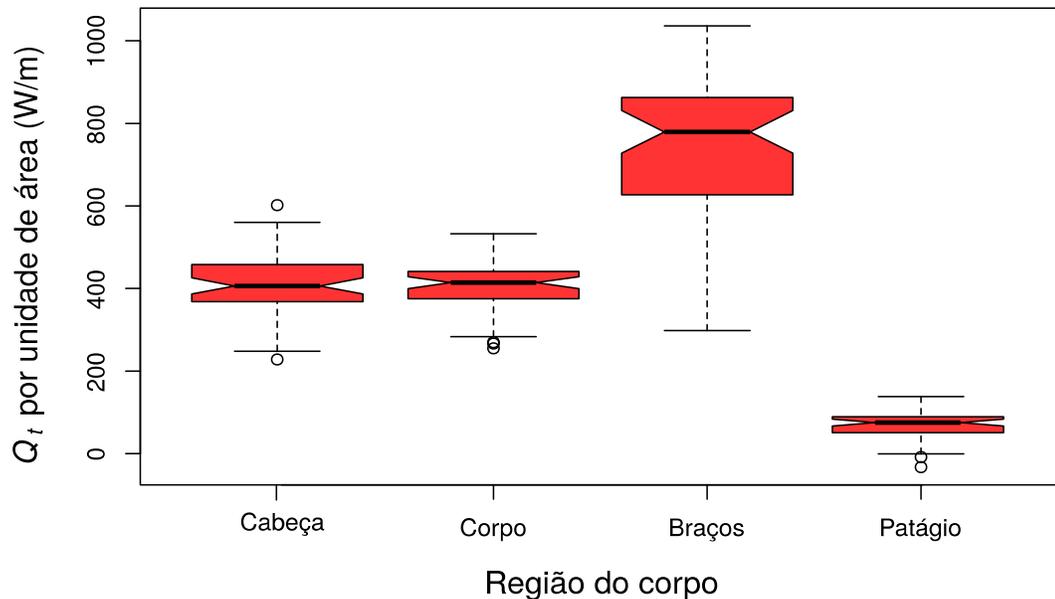


Figura 7. Diagrama *boxplot* mostrando a distribuição da perda sensível de calor ( $Q_t$ ) relativa à área superficial das diferentes partes do corpo em *Carollia perspicillata*.

O modelo preditor da perda sensível de calor com maior suporte estatístico, segundo o critério de informação de Akaike apresenta razão de aspecto e carga alar como variáveis independentes. Segundo este modelo, a variação de AR e CA explica 20,8% da variação de  $Q_t$  (Tabela 1). A razão de aspecto aparece como a variável preditora mais relevante, pois os quatro modelos que a incluem são os que apresentam melhor ajuste. O modelo com menor AICc pode ser considerado estatisticamente equivalente (mesmo nível de suporte) ao modelo 8, que inclui Sexo como um fator ( $\Delta AICc = 1,13$ ). No entanto, a escolha do primeiro modelo é mais parcimoniosa (já que esse inclui um menor número de variáveis). O dimorfismo sexual na perda sensível de calor não parece ser estatisticamente relevante neste contexto (mas é examinado mais adiante no contexto das variáveis morfológicas). Os gráficos diagnósticos e a análise dos resíduos dos modelos sugerem que as premissas de normalidade e homoscedasticidade dos resíduos foram atendidas (gráficos não mostrados aqui).

Tabela 1. Seleção de modelos lineares para a predição da perda sensível de calor ( $Q_t$ ) a partir da razão de aspecto das asas, carga alar e sexo. As colunas com nomes das variáveis preditoras contêm o valor dos parâmetros (coeficientes de regressão) quando presentes no modelo. A coluna GL apresenta os graus de liberdade, logLik o logaritmo da verossimilhança, AICc o critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas,  $\Delta AICc$  a diferença em relação ao modelo com menor AICc, wAICc os pesos de Akaike para cada um dos modelos.

Modelo	Intercepto	Razão de aspecto	Carga alar	Sexo	GL	logLik	AICc	$\Delta AICc$	wAICc	$R^2$
6	-3,226	3,808	-0,286	-	4	-77,347	163,5	0,00	0,530	0,208
8	-3,518	4,298	-0,395	+	5	-76,685	164,7	1,13	0,301	0,212
2	-3,698	2,739	-	-	3	-80,025	166,6	3,00	0,118	0,140
4	-3,510	2,707	-	+	4	-79,872	168,6	5,05	0,042	0,127
1	4,333	-	-	-	2	-84,449	173,1	9,60	0,004	0,000
3	4,461	-	-	+	3	-84,205	174,9	11,37	0,002	0,009
5	5,062	-	-0,058	-	3	-84,335	175,2	11,63	0,002	0,004
7	4,690	-	-0,019	+	4	-84,196	177,2	13,70	0,001	0,010

Os gráficos com a dispersão dos resíduos parciais para a regressão múltipla mostram as tendências de predição (com intervalo de confiança de 95%) para cada variável independente, controlando a influência das demais variáveis (Figura 8). A relação com a razão de aspecto é positiva, indicando que indivíduos com maior razão de aspecto apresentam maior perda sensível de calor para uma carga alar constante. Por outro lado, foi observada uma relação negativa com a carga alar, mantendo a razão de aspecto constante. Como menores valores de  $Q_t$  correspondem a um melhor desempenho funcional, indivíduos com menor razão de aspecto e maior carga alar apresentam melhor performance.

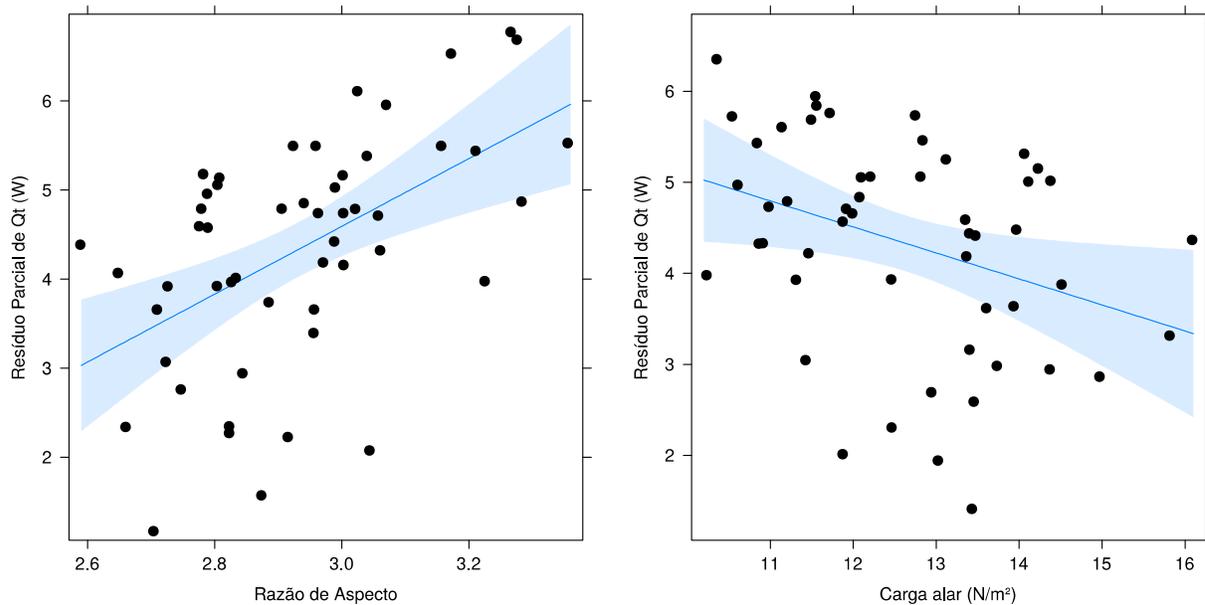


Figura 8. Resíduos parciais para os termos incluídos nos modelos seis e oito — Perda sensível de calor em relação à razão de aspecto das asas (A) e a carga alar (B). A linha contínua indica a tendência e o polígono o intervalo de confiança de 95%.

A superfície de performance (Figura 9) permite visualizar a  $Q_t$  predita para diferentes combinações de morfologias dentro do espaço bivariado formado pela razão de aspecto e carga alar. Como descrito na seleção de modelos, a razão de aspecto se sobressai como variável mais relevante e a direção de maior variação de performance funcional (linha vermelha na Figura 9) encontra-se mais alinhada com RA. Existe uma aparente correlação entre as duas variáveis morfológicas, pois é notória a não existência de observações que apresentem grandes razões de aspecto combinadas a baixa carga alar, assim como que apresentem baixas razões de aspecto e altas cargas alares. Esta associação não causa multicolinearidade no modelo, pois os fatores de inflação da variância são relativamente baixos ( $VIF = 1,288$ ). É possível observar ainda a existência de um dimorfismo sexual na distribuição dos valores no espaço bivariado. Fêmeas tendem a apresentar maior RA e menor CA que machos, concentrando-se em uma região do espaço morfológico com menor performance funcional (maior  $Q_t$ ). O ajuste linear da superfície de performance não permite observar a existência de um pico ótimo de performance para as combinações morfológicas observadas. Mesmo utilizando modelos não lineares (quadráticos ou aditivos — não mostrados aqui), os

resultados se mantêm próximos aos do modelo linear, o qual apresentou melhor ajuste que modelos não lineares.

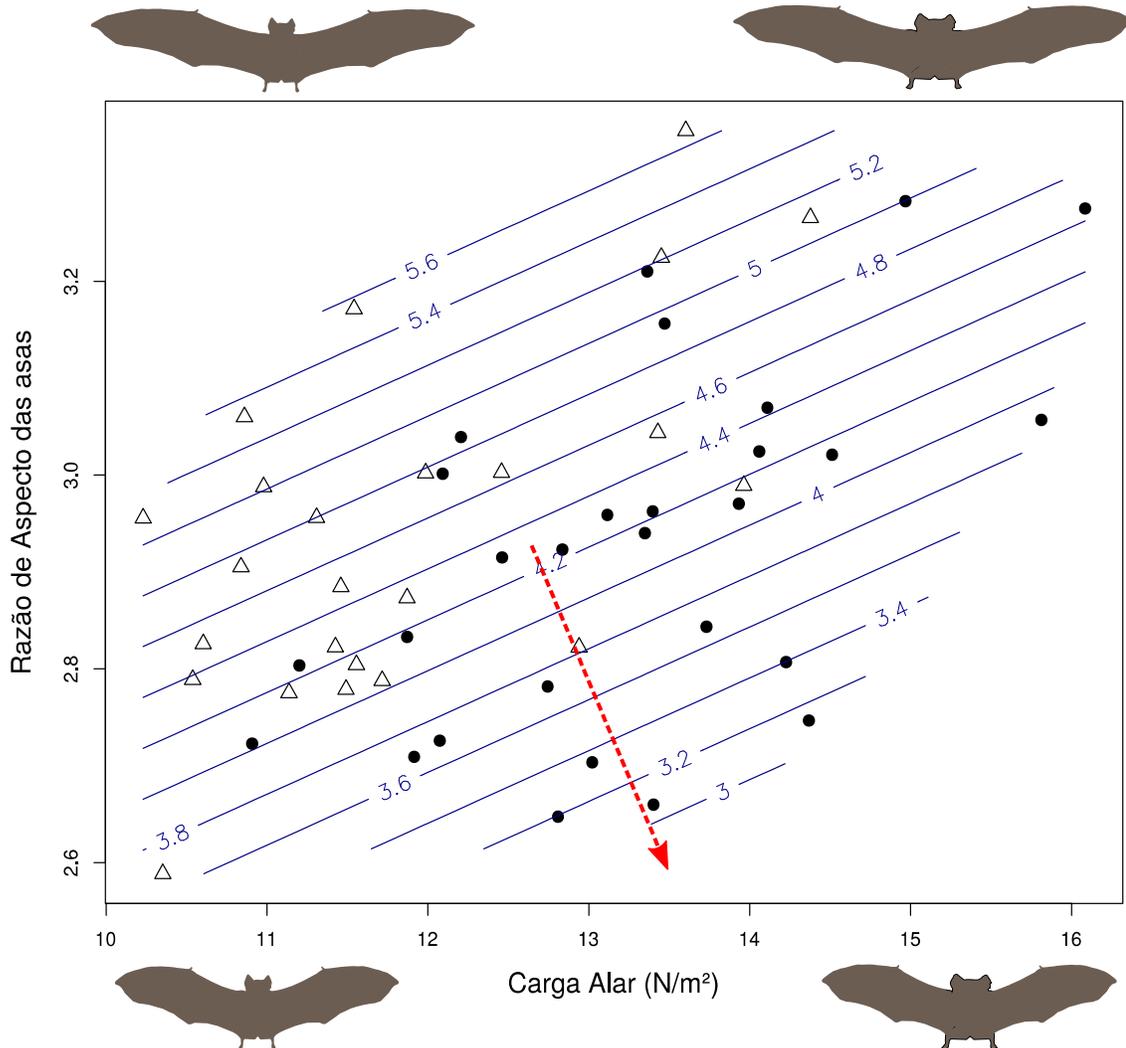


Figura 9. Superfície de performance no espaço bivariado entre razão de aspecto e carga alar, mostrando isolinhas com predições da perda sensível de calor ( $Q_i$ )—linhas de nível em azul. Os triângulos correspondem às fêmeas e os círculos aos machos. A seta vermelha pontilhada mostra a direção de aumento da performance funcional (menores valores de  $Q_i$ ) a partir da média da distribuição. Os perfis dos morcegos mostram de modo esquemático as mudanças nas duas variáveis.

## 6. Discussão

A medição de performance funcional pela combinação entre termografia e modelos biofísicos de transferência de calor permitiu a realização de inferências sobre o gasto energético relativo e as comparações entre indivíduos neste estudo. Aplicações da termografia têm tido sucesso em diferentes áreas, pelo fato de permitir medições de temperatura não invasivas para o cálculo de parâmetros biologicamente relevantes (McCafferty *et al.*, 2015), como estimativas de custo energético no desempenho de atividades (Ward *et al.*, 2001; Ward e Slater, 2005; McCafferty *et al.*, 2011), análise da termorregulação e identificação de janelas térmicas (Reichard *et al.*, 2010b; Tattersall, 2016; Tattersall *et al.*, 2018), além de medições de níveis de estresse (Jerem *et al.*, 2015).

### 6.1. Fluxo térmico regionalizado

A perda sensível de calor pelas diferentes partes do corpo seguiu padrões esperados para morcegos em voo (Speakman e Ward, 1998; Reichard *et al.*, 2010a). Apesar de manter um pequeno gradiente de temperatura em relação ao ar, a região do patágio é uma grande dissipadora de calor por causa da área e do baixo isolamento apresentado. Reichard *et al.* (2010a), no entanto, observou em um estudo de campo, que no caso do morcego *Tadarida brasiliensis* (L. Geoffroy, 1824), a temperatura do patágio pode cair abaixo da temperatura do ambiente, o que anula a transferência convectiva desta região e faz com que a perda de calor pela asa seja apenas radiativa para o céu aberto. Nesta família (Molossidae), Reichard *et al.* (2010b) constataram, via imagens termográficas, a existência de janelas térmicas nas laterais do corpo, onde há controle do fluxo sanguíneo para uma termorregulação mais eficiente. Por voar em um ambiente mais fechado e menores altitudes que os morcegos molossídeos, é possível que a termorregulação em *Carollia* seja realizada pela asa de maneira eficiente, não sendo observada a existência de janelas térmicas específicas em outras regiões do corpo.

Comparando o fluxo térmico em *Carollia* com o observado por Ward *et al.* (1999) em aves (*Sturnus vulgaris*), relativizado por unidade de área, é possível perceber semelhanças e diferenças de acordo com o isolamento térmico, que é maior em aves (Speakman e Ward, 1998). A região do braço (braquial) apresentou um dos maiores fluxos térmicos nas duas espécies, mas o observado para *C. perspicillata* (média 745 W/m<sup>2</sup>) foi quase o dobro do *S. vulgares* (473 W/m<sup>2</sup>). O mesmo padrão, de perda cerca de duas vezes maior pelos morcegos, foi observado na região do corpo. A cabeça foi também uma região importante na dissipação de calor em ambas as espécies (364 W/m<sup>2</sup> em *S. vulgaris*, enquanto para *C. perspicillata* a média foi 411 W/m<sup>2</sup>). Na maior parte das espécies de morcego, as asas funcionam como principais janelas térmicas pela grande área e baixo isolamento apresentado (McCafferty, 2007; Reichard *et al.*, 2010a), ao passo que em aves, cabeça, pernas e a região braquial ventral são os principais sítios de perda de calor, devido ao menor isolamento (McCafferty *et al.*, 1998; Ward *et al.*, 1999).

A heterotermia observada entre regiões proximais e distais do corpo pode influenciar fisiologicamente o funcionamento dos músculos, particularmente durante o voo (Rummel *et al.*, 2018). Rummel *et al.* (2019) observou em *Carollia perspicillata* durante o voo, um diferencial de temperatura no antebraço em relação à temperatura retal próximo de 11 °C. Nossos resultados sugerem que as medianas de temperatura são parecidas entre corpo e braço, mas que existe mais variabilidade no braço que no corpo. A pelagem confere um maior isolamento térmico ao corpo, ao passo que nos braços há apenas uma camada de pele sobre a musculatura. Examinando mais detalhadamente as fotografias infravermelhas é possível notar que alguns indivíduos apresentam braços “quentes”, às vezes com temperaturas maiores que a observada no corpo, ao passo que outros apresentam braços “frios” seguindo o gradiente observado por. É possível que a heterotermia durante o voo reflita uma adaptação às demandas decorrentes da termorregulação (Rummel *et al.*, 2019), e maior controle da perda radiativa de calor durante o voo noturno (Reichard *et al.*, 2010a; Rummel *et al.*, 2019).

## 6.2. Performance funcional e morfologia

Variações morfológicas em nível interindividual podem ser responsáveis por diferenças de performance e conferir aptidão diferencial aos indivíduos em uma população (Irschick, 2003; Irschick *et al.*, 2008). A morfologia alar deve conciliar diferentes pressões de seleção (Norberg, 2006b) como, por exemplo, as pressões relacionadas à aquisição de recursos alimentares, ao uso do habitat, busca por parceiros reprodutivos ou à fuga de predadores (Kalcounis e Brigham, 1995; Norberg, 1995). Os resultados do presente estudo corroboram a hipótese de que a superfície de performance originada da variabilidade entre indivíduos de *Carollia perspicillata* replica as direções de seleção preditas pelo modelo aerodinâmico ordenador do espaço morfológico proposto por Norberg e Rayner (1987). Sobrepondo a direção de otimização de performance observada neste estudo às predições teóricas do modelo aerodinâmico (Figura 10), é possível notar que a direção de aumento de performance funcional observada no presente estudo é intermediária em relação às direções de seleção para maior velocidade e maior manobrabilidade. A direção de maior performance no quadrante inferior direito corresponde também à posição de *C. perspicillata* no espaço bivariado entre razão de aspecto e carga alar para a ordem Chiroptera.

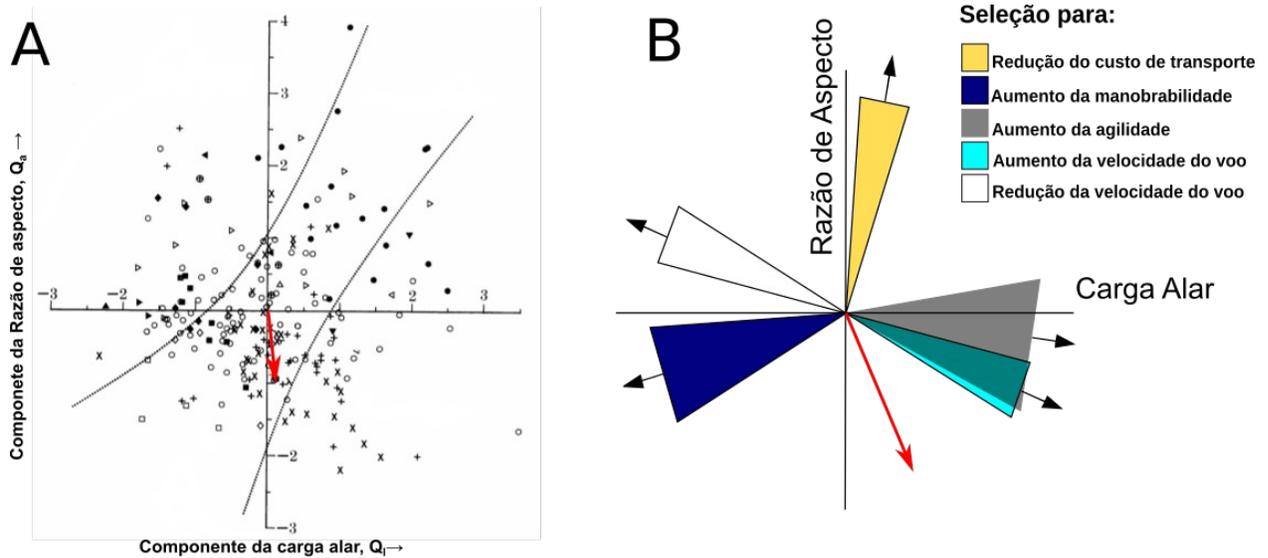


Figura 10. A. Diagramas de dispersão do segundo e terceiro componentes principais da morfologia alar em morcegos (adaptado de Norberg e Rayner, 1987). A seta vermelha denota a posição de *Carollia perspicillata* no quadrante inferior direito, indicando baixa razão de aspecto das asas e carga alar intermediariamente alta. B. Tendências previstas da variação da morfologia alar em respostas a pressões de seleção decorrentes de aspectos particulares da performance aérea (adaptado de Norberg e Rayner, 1987). A seta vermelha indica a direção observada de aumento de performance funcional no nível interindividual do presente estudo.

A execução de voos rápidos entre o abrigo e as áreas de forrageio por morcegos frugívoros, associada à boa manobrabilidade quando no interior do sub-bosque, é permitida pela combinação entre maiores cargas alares e menores razões de aspecto, e lhes confere vantagem adaptativa (Norberg, 1990). A demanda por rapidez no acesso às áreas de forrageio considera que frutos, diferentemente de outros recursos como insetos ou néctar, não se renovam ao longo da noite (Fleming *et al.*, 1977).

A morfologia alar de *C. perspicillata*, quando comparada à de outros membros da ordem Chiroptera, é caracterizada por razão de aspecto baixa e carga alar intermediária a alta — Figura 1A (Norberg e Rayner, 1987). Essa combinação propicia a esses morcegos uma morfologia otimizada para voos em velocidades relativamente elevadas mantendo uma solução de compromisso com a demanda por manobrabilidade (Norberg e Rayner, 1987). O aumento da carga alar tende a reduzir o custo energético para a produção de impulso para o voo — considerando o custo metabólico proporcional por unidade de massa a ser transportada (Norberg, 2006b), enquanto a redução da razão

de aspecto das asas propicia melhor manobrabilidade pela redução da estabilidade durante o voo — em um contexto no qual maior estabilidade significa maior gasto energético para a alteração na direção do voo (Norberg e Rayner, 1987).

A relação entre a morfologia adaptada ao voo em velocidades relativamente altas e o menor gasto energético em *C. perspicillata* pode ser, em parte, explicada pela distribuição espacial de seu alimento. Grande parte das plantas do gênero *Piper*, principal recurso utilizado por morcegos dessa espécie (Cloutier e Thomas, 1992; Parolin *et al.*, 2016), se apresenta na forma de manchas — em áreas mais abertas do sub-bosque ou em bordas de fragmentos (Greig, 1993), o que permite a execução de voos curtos e rápidos, realizados com velocidades variando entre 4,5–6,7 m/s<sup>-1</sup> (Heithaus e Fleming, 1978).

A execução de voos em elevadas velocidades é facilitada também pelas áreas de vida relativamente demarcadas apresentadas por esses morcegos, nas quais utilizam caminhos previamente estabelecidos entre o abrigo diurno e áreas de forrageio (Heithaus e Fleming, 1978; Trevelin *et al.*, 2013) e entre diferentes áreas de forrageio (Heithaus e Fleming, 1978). O menor tempo de deslocamento até as áreas de forrageio pode conferir maior acesso a frutos (Heithaus e Fleming, 1978). Esse incremento no acesso pode ser vantajoso porque os frutos desses arbustos parecem ser recursos limitantes, uma vez que quando os morcegos chegam a uma determinada área de forrageio consomem praticamente todos os frutos maduros disponíveis naquela noite (Heithaus e Fleming, 1978).

Uma explicação adicional para a relação entre a morfologia alar e gasto energético, não excludente à anterior, seria a pressão gerada pelo sistema reprodutivo poligênico por defesa de recursos apresentado pela espécie. Os machos disputam determinadas posições no abrigo, onde são estabelecidos haréns (McCracken e Wilkinson, 2000). Machos que defendem haréns, em geral, apresentam maior massa corpórea, mas não apresentam maior comprimento do antebraço — indicativo de que não apresentam maior razão de aspecto (Williams, 1986). A maior massa corpórea sem diferenças quanto ao tamanho do antebraço sugere que esses machos apresentam maior carga alar. Voos mais rápidos seriam especialmente importantes para os indivíduos que defendem haréns porque esses não se deslocam para outras áreas em períodos de

escassez de alimentos, como fazem as fêmeas e machos periféricos (Williams, 1986; Fleming, 1988), logo devem enfrentar maior competição pelos recursos disponíveis nas áreas adjacentes ao seu abrigo. Essa competição poderia resultar em pressão de seleção sobre esses indivíduos, favorecendo os que apresentem voos mais rápidos. Como machos que defendem haréns são responsáveis pela produção de cerca de 60% da prole gerada em uma colônia (Fasel *et al.*, 2016), essa pressão poderia apresentar efeito sobre a morfologia da população.

O dimorfismo sexual foi observado no espaço morfológico, mas não na relação entre as variáveis morfológicas e a performance funcional. Fêmeas ocuparam uma região do espaço bivariado com menor carga alar que machos, e aparente diminuição no desempenho funcional. No entanto, é importante ressaltar que no presente estudo, apenas foram utilizadas fêmeas adultas e durante o período anestro (sem evidência de gravidez ou lactação). A menor carga alar propicia incremento na habilidade de carga adicional (Norberg e Rayner, 1987; Norberg e Fenton, 1988). Logo esse posicionamento das fêmeas pode refletir uma adaptação morfológica à flutuação na massa corpórea associada a gestação, uma vez que é esperado que haja um deslocamento considerável das fêmeas na direção de maior carga alar durante a gestação, pois a massa corporal média varia entre 15 g para fêmeas reprodutivamente inativas e 20 g para fêmeas grávidas em estágio avançado, representando um ganho de 30% de massa corporal (L. R. Monteiro, dados não publicados; Cloutier e Thomas, 1992). Essa flutuação na massa deve gerar um padrão estacionalmente dimórfico na carga alar, como observado no morcego *Phyllostomus hastatus* e esperado para espécies nas quais a principal fonte de variação de carga alar seja a gestação (Stern *et al.*, 1997). A maior flutuação na massa corpórea pode pressionar as fêmeas a apresentarem menor carga alar em relação aos machos durante o período anestro, mesmo que a custo de uma pior performance funcional. Desta maneira, a carga adicional associada à gestação não excede limites fisiológicos (*e.g.* capacidade respiratória ou de atividade muscular) ou aerodinâmicos — impostos pela morfologia alar (Hughes e Rayner, 1991), nem prejudica sua performance locomotora em um período mais sensível do ponto de vista da seleção natural. O dimorfismo quanto à posição no espaço ecomorfológico reforça a necessidade de levar em consideração

que a forma da asa pode estar adaptada a períodos críticos que podem não estar representados em uma determinada amostra (Webb *et al.*, 1992).

A distribuição bivariada entre razão de aspecto e carga alar mostra uma aparente correlação positiva, onde regiões combinando alta razão de aspecto e baixa carga alar e baixa razão de aspecto e alta carga alar apresentam baixa densidade de observações (Figura 9). Esse padrão de correlação foi também observado para diferentes espécies de morcegos insetívoros no sudoeste australiano, em maior o menor grau, independente do nível de obstrução do ambiente ocupado (Fullard *et al.*, 1991). Um exame detalhado das consequências funcionais destas combinações morfológicas pode identificar morfologias não adaptativas. Em primeiro lugar, a direção de aumento de performance sugere que indivíduos com alta razão de aspecto e baixa carga alar devem apresentar baixa performance funcional, possivelmente com um custo metabólico alto demais para sua manutenção. Por outro lado, não é evidente na superfície de performance a existência de um pico adaptativo, pois o ajuste linear não propicia a visualização de um limite para o aumento da performance, no caso de indivíduos com baixa razão de aspecto e alta carga alar. É possível que parte deste espaço seja preenchido com a variação sazonal de massa corporal e por conta da gestação das fêmeas. Por outro lado, também é possível que outras demandas funcionais não medidas neste estudo (*e.g.* limites fisiológicos intrínsecos) estejam gerando soluções de compromisso para a seleção de tamanho corporal, com limitações impostas ao ganho de valor adaptativo e produzindo uma seleção estabilizadora que mantem *C. perspicillata* em sua posição no espaço morfológico.

Os resultados deste estudo mostraram que o padrão de variação morfológico-funcional no nível intraespecífico em *Carollia perspicillata* segue a expectativa predita por padrões de variação interespecífico e modelos funcionais teóricos para morcegos filostomídeos frugívoros. Este resultado abre um leque de perguntas que devem ser focadas em investigações futuras. Se a variação entre espécies emerge a partir da variabilidade entre indivíduos e populações, outras espécies representativas de grupos funcionais devem apresentar superfícies de performance em que as direções de aumento de performance devem ser equivalentes à sua posição do espaço morfológico em maior escala. O presente estudo corroborou a existência de uma relação entre

morfologia alar, descrita de modo sintético, e performance funcional. Uma análise mais detalhada da variação morfológica das asas em *C. perspicillata*, com o uso de metodologias capazes de captar a variação de forma e tamanho mais detalhadamente — como a morfometria geométrica (Monteiro e Reis, 1999), poderia fornecer melhor compreensão sobre a relação existente entre a forma e o tamanho das asas e o gasto energético durante o voo, em particular, mostrando a existência de modificações de forma em pequena escala que possam explicar uma maior proporção da performance funcional. Finalmente, apesar de apresentarmos evidências da relação entre morfologia e performance, faz-se necessário conectar a superfície de performance à adaptativa (Arnold, 2003), relacionando o gasto metabólico à sobrevivência e reprodução em *C. perspicillata* de modo a demonstrar a relação entre performance e valor adaptativo.

## 6. Conclusões

- A termografia por infravermelho é uma alternativa metodológica útil e pouco invasiva na medição do gasto metabólico de energia para estudos ecológicos e evolutivos, particularmente em estudos de performance em campo ou que não permitam muita restrição do animal.
- O padrão característico da morfologia alar de *Carollia perspicillata*, com baixa razão de aspecto e carga alar relativamente alta em relação a outras espécies de morcegos, pode ser explicado pela performance funcional diferencial do voo medida pelo gasto energético total. Os indivíduos com melhor performance inferida são aqueles que conciliam menor razão de aspecto à maior carga alar, morfologia que propicia voos em velocidades relativamente altas, e dotados de boa manobrabilidade.
- Este resultado confirma a predição teórica do modelo aerodinâmico utilizado por Norberg e Rayner (1987) para explicar a ordenação de espécies de Chiroptera no espaço da morfologia alar.

## Referências Bibliográficas

- Alexander, R.M. (2002). The merits and implications of travel by swimming, flight and running for animals of different sizes. *Integrative and Comparative Biology* 42:1060--1064.
- Arnold, S.J. (2003). Performance surfaces and adaptive landscapes. *Integrative and Comparative Biology* 43:367--375.
- Bale, R., Hao, M., Bhalla, A.P.S., Patankar, N.A. (2014). Energy efficiency and allometry of movement of swimming and flying animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:7517--7521.
- Barclay, C.J. (2019). Efficiency of skeletal muscle. In: Zoladz, J.A. (eds.) *Muscle and Exercise Physiology*. New York : Elsevier. p. 111--127.
- Barton, K. (2015). MuMIn Package. . . <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. New York : Springer-Verlag. .
- Brunet-Rossinni, A.K., Wilkinson, G.S. (2009). Methods for age estimation and the study of senescence in bats. In: Kunz, T.; S.Parsons (eds.) *Ecological and behavioral methods for the study of bats*. Baltimore : 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. .
- von Busse, R., Swartz, S.M., Voigt, C.C. (2013). Flight metabolism in relation to speed in Chiroptera: testing the U-shape paradigm in the short-tailed fruit bat *Carollia perspicillata*. *Journal of Experimental Biology* 216:2073--2080.
- von Busse, R., Waldman, R.M., Swartz, S.M., Voigt, C.C., Breuer, K.S. (2014). The aerodynamic cost of flight in the short-tailed fruit bat (*Carollia perspicillata*): comparing theory with measurement. *Journal of The Royal Society Interface* 11:20140147.
- Butler, P., Woakes, A. (1990). The physiology of bird flight. In: Gwinner, E. (eds.) *Bird migration*. Berlin Heidelberg : Springer. p. 300--318.
- Carpenter, R.E. (1985). Flight physiology of flying foxes, *Pteropus poliocephalus*. *Journal of Experimental Biology* 114:619--647.
- Ceballos-Vasquez, A., Caldwell, J.R., Faure, P.A. (2014). A device for restraining bats. *Acta Chiropterologica* 16:255--260.
- Cloutier, D., Thomas, D.W. (1992). *Carollia perspicillata*. *Mammalian Species* :1--9.

- Cretokos, 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.
- Crompton, B., Thomason, J.C., McLachlan, A. (2003). Mating in a viscous universe: the race is to the agile, not to the swift. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270:1991--1995.
- Faraway, J.J. (2004). *Linear models with R*. New York : Chapman and Hall/CRC. .
- 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.
- Fleming, T.H. (1988). *The short-tailed fruit bat: a study in plant-animal interactions*. Chicago : University of Chicago Press. .
- Fleming, T.H., Heithaus, E.R., Sawyer, W.B. (1977). An experimental analysis of the food location behavior of frugivorous bats. *Ecology* 58:619--627.
- FLIR (2011). FLIR EXX series User's Manual. FLIR Systems. Washington, DC. <http://support.flir.com>.
- Fox, J., Weisberg, S. (2018). Visualizing fit and lack of fit in complex regression models with predictor effect plots and partial residuals. *Journal of Statistical Software* 87:1--27.
- Fullard, J., Koehler, C., Surlykke, A., McKenzie, N. (1991). Echolocation ecology and flight morphology of insectivorous bats (Chiroptera) in south-western Australia. *Australian Journal of Zoology* 39:427--438.
- Green, L.W., Glasgow, R.E. (2006). Evaluating the relevance, generalization, and applicability of research: issues in external validation and translation methodology. *Evaluation & the Health Professions* 29:126--153.
- Greig, N. (1993). Regeneration mode in neotropical *Piper*: habitat and species comparisons. *Ecology* 74:2125--2135.
- Hedenström, A., Johansson, L.C. (2015). Bat flight: aerodynamics, kinematics and flight morphology. *Journal of Experimental Biology* 218:653--663.
- Hedenström, A., Johansson, L.C., Spedding, G.R. (2009). Bird or bat: comparing airframe design and flight performance. *Bioinspiration & Biomimetics* 4:015001.
- Heithaus, E.R., Fleming, T.H. (1978). Foraging movements of a frugivorous bat, *Carollia perspicillata* (Phyllostomatidae). *Ecological Monographs* 48:127--143.

- Houle, D., Pélabon, C., Wagner, G.P., Hansen, T.F. (2011). Measurement and meaning in biology. *The Quarterly Review of Biology* 86:3--34.
- Hughes, P.M., Rayner, J.M.V. (1991). Addition of artificial loads to long-eared bats *Plecotus auritus*: handicapping flight performance. *Journal of Experimental Biology* 161:285--298.
- Husak, J.F. (2006). Does survival depend on how fast you can run or how fast you do run?. *Functional Ecology* 20:1080--1086.
- Husak, J.F., Fox, S.F., Lovern, M.B., Van Den Bussche, R.A. (2006). Faster lizards sire more offspring: sexual selection on whole-animal performance. *Evolution* 60:2122--2130.
- ICMbio (2008). *Plano de manejo da Reserva Biológica União, Encarte 3: Análise da Unidade de Conservação*. Brasília : Ministério do Meio Ambiente. 189.
- Irschick, D.J. (2003). Measuring performance in nature: implications for studies of fitness within populations. *Integrative and Comparative Biology* 43:396--407.
- Irschick, D.J., Meyers, J.J., Husak, J.F., Le Galliard, J.-F. (2008). How does selection operate on whole-organism functional performance capacities? A review and synthesis. *Evolutionary Ecology Research* 10:177--196.
- Jerem, P., Herborn, K., McCafferty, D., McKeegan, D., Nager, R. (2015). Thermal imaging to study stress non-invasively in unrestrained birds. *Journal of Visualized Experiments* :e53184.
- Kalcounis, M.C., Brigham, R.M. (1995). Intraspecific variation in wing loading affects habitat use by little brown bats (*Myotis lucifugus*). *Canadian Journal of Zoology* 73:89--95.
- Lailvaux, S.P., Husak, J.F. (2014). The life history of whole-organism performance. *The Quarterly Review of Biology* 89:285--318.
- Marinello, M., Bernard, E. (2014). Wing morphology of Neotropical bats: a quantitative and qualitative analysis with implications for habitat use. *Canadian Journal of Zoology* 92:141--147.
- Martinez-Cerdeño, V. *et al.* (2017). The bat as a new model of cortical development. *Cerebral Cortex* 28:3880--3893.
- McCafferty, D. *et al.* (2011). Estimating metabolic heat loss in birds and mammals by combining infrared thermography with biophysical modelling. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 158:337--345.
- McCafferty, D., Moncrieff, J., Taylor, I., Boddie, G. (1998). The use of IR thermography to measure the radiative temperature and heat loss of a barn owl (*Tyto alba*). *Journal of Thermal Biology* 23:311--318.

- McCafferty, D., Pandraud, G., Gilles, J., Fabra-Puchol, M., Henry, P. (2017). Animal thermoregulation: a review of insulation, physiology and behaviour relevant to temperature control in buildings. *Bioinspiration & Biomimetics* 13:011001.
- McCafferty, D.J. (2007). The value of infrared thermography for research on mammals: previous applications and future directions. *Mammal Review* 37:207--223.
- McCafferty, D.J., Gallon, S., Nord, A. (2015). Challenges of measuring body temperatures of free-ranging birds and mammals. *Animal Biotelemetry* 3:1--10.
- McCracken, G.F., Wilkinson, G.S. (2000). Bat mating systems. *In*: Crichton, E.G.; Krutzsch, P.H. (eds.) *Reproductive biology of bats*. New York : Academic Press. p. 321--362.
- McGill, R., Tukey, J.W., Larsen, W.A. (1978). Variations of Box Plots. *The American Statistician* 32:12.
- McLachlan, A., Ladle, R., Crompton, B. (2003). Predator--prey interactions on the wing: aerobatics and body size among dance flies and midges. *Animal Behaviour* 66:911--915.
- McLean, J., Speakman, J. (2000). Morphological changes during postnatal growth and reproduction in the brown long-eared bat *Plecotus auritus*: implications for wing loading and predicted flight performance. *Journal of Natural History* 34:773--791.
- McLellan, L.J., Koopman, K.F. (2007). Subfamily Carolliinae Miller, 1924. *In*: Gardner, A.L. (eds.) *Mammals of South America*. Chicago, USA : University of Chicago Press. p. 208--218.
- Mellado, B., Carneiro, L.d.O., Nogueira, M.R., Monteiro, L.R. (2018). Diversity and seasonality of a Phyllostomid assemblage from the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Mastozoologia Neotropical* 25:363--377.
- Monteiro, L.R., Reis, S.F.d. (1999). *Principios de morfometria geométrica*. Ribeirão Preto : Holos. .
- Muylaert, R.D.L. *et al.* (2017). ATLANTIC BATS: a data set of bat communities from the Atlantic Forests of South America. *Ecology* 98:3227--3227.
- Norberg, U. (1994). Wing design, flight performance, and habitat use in bats. *In*: Wainwright, P.; Reilly, S. (eds.) *Ecological morphology: integrative organismal biology*. Chicago : The University of Chicago Press. p. 204--239.
- Norberg, U.L. (2006a). Flight and scaling of flyers in nature. *In*: Liebe, R. (eds.) *Flow Phenomena in Nature*. Southampton, UK : WIT Press. p. 120--154.
- Norberg, U.M. (1990). *Vertebrate flight: mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution*. New York : Springer-Verlag. .

- Norberg, U.M. (1995). How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals. *Functional Ecology* 9:48--54.
- Norberg, U.M., Fenton, M.B. (1988). Carnivorous bats?. *Biological Journal of the Linnean Society* 33:383--394.
- 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.
- Norberg, U.M.L. (2006b). Evolution of flight in animals. In: Liebe, R. (eds.) *Flow phenomena in nature*. Southampton, UK : WIT Press. p. 36--56.
- Oksanen, J. *et al.* (2019). vegan: Community Ecology Package. . . <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Parolin, L.C., Bianconi, G.V., Mikich, S.B. (2016). Consistency in fruit preferences across the geographical range of the frugivorous bats *Artibeus*, *Carollia* and *Sturnira* (Chiroptera). *Iheringia. Série Zoologia* 106:e2016010.
- Rasweiler, J.J., Cretokos, C.J., Behringer, R.R. (2009). The short-tailed fruit bat *Carollia perspicillata*: A model for studies in reproduction and development. *Cold Spring Harbor Protocols* 4:1--6.
- Rayner, J. (1982). Avian flight energetics. *Annual Review of Physiology* 44:109--119.
- Rayner, J.M. (1988). The evolution of vertebrate flight. *Biological Journal of the Linnean Society* 34:269--287.
- Reichard, J.D., Fellows, S.R., Frank, A.J., Kunz, T.H. (2010a). Thermoregulation during flight: body temperature and sensible heat transfer in free-ranging Brazilian free-tailed bats (*Tadarida brasiliensis*). *Physiological and Biochemical Zoology* 83:885--897.
- Reichard, J.D., Prajapati, S.I., Austad, S.N., Keller, C., Kunz, T.H. (2010b). Thermal windows on brazilian free-tailed bats facilitate thermoregulation during prolonged flight. *Integrative and Comparative Biology* 50:358--370.
- Rummel, A.D., Swartz, S.M., Marsh, R.L. (2018). Low thermal dependence of the contractile properties of a wing muscle in the bat *Carollia perspicillata*. *The Journal of Experimental Biology* 221:jeb180166.
- Rummel, A.D., Swartz, S.M., Marsh, R.L. (2019). Warm bodies, cool wings: regional heterothermy in flying bats. *Biology Letters* 15:20190530.

- Schindelin, J. *et al.* (2012). Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods* 9:676--682.
- SEMADS (2001). *Atlas das Unidades de Conservação da Natureza do Estado do Rio de Janeiro*. Rio de Janeiro, RJ : Metalivros Rio de Janeiro. .
- Speakman, J., Thomson, S. (1997). Validation of the labeled bicarbonate technique for measurement of short-term energy expenditure in the mouse. *Zeitschrift für Ernährungswissenschaft* 36:273--277.
- Speakman, J.R., Ward, S. (1998). Infrared thermography: principles and applications. *Zoology* 101:224--232.
- Stern, A.A., Kunz, T.H., Bhatt, S.S. (1997). Seasonal wing loading and the ontogeny of flight in *Phyllostomus hastatus* (chiroptera: phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 78:1199--1209.
- Stockwell, E.F. (2001). Morphology and flight manoeuvrability in New World leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 254:505--514.
- Swartz, S.M., Freeman, P.W., Stockwell, E.F. (2003). Ecomorphology of bats: comparative and experimental approaches relating structural design to ecology. *In*: Kunz, T.H.; Fenton, M.B. (eds.) *Bat ecology*. Chicago : The University of Chicago Press. p. 257--300.
- Swartz, S.M., Iriarte-Daz, J., Riskin, D.K., Breuer, K.S. (2012). A bird? A plane? No, it's a bat: an introduction to the biomechanics of bat flight. *In*: Gunnell, G.F.; Simmons, N.B. (eds.) *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. Cambridge : Cambridge University Press. p. 317--352.
- Tattersall, G. (2019). Thermimage: Thermal Image Analysis. . . .  
<https://CRAN.R-project.org/package=Thermimage>.
- Tattersall, G.J. (2016). Infrared thermography: A non-invasive window into thermal physiology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 202:78--98.
- Tattersall, G.J., Chaves, J.A., Danner, R.M. (2018). Thermoregulatory windows in Darwin's finches. *Functional Ecology* 32:358--368.
- R Core Team (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Thomas, S.P. (1975). Metabolism during flight in two species of bats, *Phyllostomus hastatus* and *Pteropus gouldii*. *Journal of Experimental Biology* 63:273--293.

- Trevelin, L.C., Silveira, M., Port-Carvalho, M., Homem, D.H., Cruz-Neto, A.P. (2013). Use of space by frugivorous bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in a restored Atlantic forest fragment in Brazil. *Forest Ecology and Management* 291:136--143.
- Tucker, V.A. (1973). Bird metabolism during flight: evaluation of a theory. *Journal of Experimental Biology* 58:689--709.
- Voigt, C.C. *et al.* (2017). Principles and patterns of bat movements: from aerodynamics to ecology. *The Quarterly Review of Biology* 92:267--287.
- Voigt, C.C., Lewanzik, D. (2011). Trapped in the darkness of the night: thermal and energetic constraints of daylight flight in bats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278:2311--2317.
- Ward, S., Möller, U., Rayner, J., Jackson, D., Nachtigall, W., Speakman, J. (2004). Metabolic power of European starlings *Sturnus vulgaris* during flight in a wind tunnel, estimated from heat transfer modelling, doubly labelled water and mask respirometry. *Journal of Experimental Biology* 207:4291--4298.
- Ward, S. *et al.* (2001). Metabolic power, mechanical power and efficiency during wind tunnel flight by the European starling *Sturnus vulgaris*. *Journal of Experimental Biology* 204:3311--3322.
- Ward, S., Rayner, J., Möller, U., Jackson, D., Nachtigall, W., Speakman, J. (1999). Heat transfer from starlings *Sturnus vulgaris* during flight. *Journal of Experimental Biology* 202:1589--1602.
- Ward, S., Slater, P.J.B. (2005). Heat transfer and the energetic cost of singing by canaries *Serinus canaria*. *Journal of Comparative Physiology A* 191:953--964.
- Webb, P.I., Speakman, J.R., Racey, P.A. (1992). Inter- and intra- individual variation in wing loading and body mass in female pipistrelle bats: theoretical implications for flight performance. *Journal of Zoology* 228:669--673.
- Williams, C.F. (1986). Social organization of the bat, *Carollia perspicillata* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Ethology* 71:265--282.
- Withers, P.C., Cooper, C.E., Maloney, S.K., Bozinovic, F., Cruz-Neto, A.P. (2016). *Ecological and environmental physiology of mammals*. Oxford, UK : Oxford University Press. .