

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

GUILHERME SINICIATO TERRA GARBINO

**REVISÃO SISTEMÁTICA DE *CHIRODERMA* PETERS, 1860 E  
FILOGENIA DE VAMPYRESSINA BAKER ET AL. 2016  
(CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)**

Belo Horizonte

2019

GUILHERME SINICIATO TERRA GARBINO

**REVISÃO SISTEMÁTICA DE *CHIRODERMA* PETERS, 1860 E FILOGENIA DE  
VAMPYRESSINA BAKER ET AL. 2016 (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE)**

Versão original

Tese apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas  
da Universidade Federal de Minas Gerais para  
obtenção do título de Doutor em Zoologia pelo  
Programa de Pós-graduação em Zoologia.

Área de Concentração:

Zoologia

Orientador:

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Valéria da Cunha Tavares

Belo Horizonte

2019

043      Garbino, Guilherme Siniciato Terra.  
Revisão sistemática de *Chiroderma* Peters, 1860 e filogenia de Vampyressina  
Baker et al. 2016 (Chiroptera: Phyllostomidae) [manuscrito] / Guilherme  
Siniciato Terra Garbino. – 2019.  
264 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Valéria da Cunha Tavares.  
Tese (doutorado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de  
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Zoologia. 2. Morcego. 3. Biogeografia. 4. Filogenia. 5. Evolução Biológica. I.  
Tavares, Valéria da Cunha. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto  
de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 591

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.





**ATA DE DEFESA DE TESE DE DOUTORADO**

Observações:

**Guilherme Siniciato Terra Garbino**

Ao vigésimo nono dia do mês de agosto do ano de dois mil e dezenove, às quatorze horas, na Universidade Federal de Minas Gerais, teve lugar a defesa de Doutorado da Pós-Graduação em Zoologia, de autoria do Doutorando Guilherme Siniciato Terra Garbino intitulada: **"Revisão Sistemática de *Chiroderma* Peters, 1860 e filogenia de *Vampyressina* Baker et al. (Chiroptera: Phyllostomidae)"**. Abrindo a sessão, a Presidente da Comissão, Profa. Dra. Valéria da Cunha Tavares, após dar a conhecer aos presentes o teor das Normas Regulamentares do Trabalho Final, passou a palavra para o candidato para apresentação de seu trabalho.

Esteve presente a Banca Examinadora composta pelos membros: Ana Paula Carmignotto, Gisele Yukimi Kawauchi, Ligiane Martins Morás, Paul Velazco, e demais convidados. Seguiu-se a arguição pelos examinadores, com a respectiva defesa do candidato.

Após a arguição, apenas os Srs. Examinadores permaneceram na sala para avaliação e deliberação acerca do resultado final, a saber: o trabalho foi:

- ☒ Aprovado sem alterações  
☐ Aprovado com alterações (observações em anexo)  
☐ Reprovado

Nada mais havendo a tratar, a Presidente da Comissão encerrou a reunião e lavrou a presente ata, que será assinada por todos os membros participantes da Comissão Examinadora.

Belo Horizonte, 29 de agosto de 2019.

| Comissão Examinadora                                  | Assinatura               |
|-------------------------------------------------------|--------------------------|
| Profa. Dra. Ana Paula Carmignotto                     | Ana Paula Carmignotto    |
| Profa. Dra. Gisele Yukimi Kawauchi                    | Gisele Yukimi Kawauchi   |
| Profa. Dra. Ligiane Martins Morás                     | Ligiane Martins Morás    |
| Prof. Dr. Paul Velazco                                | Paul Velazco             |
| Profa. Dra. Valéria da Cunha Tavares<br>(Orientadora) | Valéria da Cunha Tavares |



Nome: GARBINO, Guilherme Siniciato Terra

Título: Revisão Sistemática de *Chiroderma* Peters, 1860 e filogenia de Vampyressina Baker et al. 2016 (Chiroptera: Phyllostomidae)

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais para obtenção do título de Doutor em Zoologia do Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

Área de Concentração:

Zoologia

Aprovado em: \_\_\_\_ / \_\_\_\_ / \_\_\_\_

**Banca Examinadora**

|           |       |              |       |
|-----------|-------|--------------|-------|
| Prof. Dr. | _____ | Instituição: | _____ |
|-----------|-------|--------------|-------|

|             |       |             |       |
|-------------|-------|-------------|-------|
| Julgamento: | _____ | Assinatura: | _____ |
|-------------|-------|-------------|-------|

|           |       |              |       |
|-----------|-------|--------------|-------|
| Prof. Dr. | _____ | Instituição: | _____ |
|-----------|-------|--------------|-------|

|             |       |             |       |
|-------------|-------|-------------|-------|
| Julgamento: | _____ | Assinatura: | _____ |
|-------------|-------|-------------|-------|

|           |       |              |       |
|-----------|-------|--------------|-------|
| Prof. Dr. | _____ | Instituição: | _____ |
|-----------|-------|--------------|-------|

|             |       |             |       |
|-------------|-------|-------------|-------|
| Julgamento: | _____ | Assinatura: | _____ |
|-------------|-------|-------------|-------|

|           |       |              |       |
|-----------|-------|--------------|-------|
| Prof. Dr. | _____ | Instituição: | _____ |
|-----------|-------|--------------|-------|

|             |       |             |       |
|-------------|-------|-------------|-------|
| Julgamento: | _____ | Assinatura: | _____ |
|-------------|-------|-------------|-------|

|           |       |              |       |
|-----------|-------|--------------|-------|
| Prof. Dr. | _____ | Instituição: | _____ |
|-----------|-------|--------------|-------|

|             |       |             |       |
|-------------|-------|-------------|-------|
| Julgamento: | _____ | Assinatura: | _____ |
|-------------|-------|-------------|-------|

## Agradecimentos

Dizem que um doutorado não se completa sem muita ajuda. De fato, ao cabo desses quatro anos, posso afirmar que sem a cooperação dos indivíduos mencionados nesta seção este trabalho estaria longe de estar completo. Aos que omiti, por esquecimento ou intencionalmente, minhas sinceras desculpas.

Agradeço à Valéria Tavares sobretudo pela amizade e parceria. Ao longo desses anos tive o privilégio de ser orientado por essa pesquisadora excepcional que ainda descobri ser um ser humano exemplar em muitos outros aspectos. Obrigado pelas portas abertas, pelo aprendizado, pelos conselhos e pela compreensão.

Ao Burton Lim, sem o qual o componente molecular dessa tese estaria muito aquém do desejado. Agradeço ao Burton por aceitar participar como colaborador nesse estudo, por acreditar no potencial dessa pesquisa e pelo empréstimo de espécimes enviados ao Smithsonian.

Ao Alfred Gardner, meu anfitrião no Smithsonian, por me proporcionar um excelente ambiente de trabalho na coleção de mamíferos daquela instituição, por disponibilizar as anotações sobre *Chiroderma* feitas por Charles Handley, por possibilitar o envio de espécimes do ROM, TTU e da LSU ao Smithsonian e pelas conversas sobre mamíferos neotropicais, sempre agradáveis e inspiradoras.

Sou eternamente grato a uma bióloga conservacionista em particular. Gabi Rezende, obrigado pelos tantos tipos apoio que não caberiam em todas as páginas dessa longa tese, por trazer a esse mundo e cuidar da nossa pequena mamífera, e por, resumidamente, ser a principal responsável por esse trabalho ser concluído. Sua vontade de mudar o mundo e sua força me contagiam desde 2012.

A meus pais, José Antônio e Lucia, por serem sempre um porto seguro e pelo apoio incondicional, tão bem recebido quando a vida nos diz tanto “não”. Peço desculpas pelas longas distâncias, no tempo e espaço, que a vida nos impõe. A meu irmão Henrique, pela amizade e apoio sempre.

À Sofia, esse ser humaninho que com pouco mais de um ano de idade já me ensinou coisas que eu não aprendi em 30 anos. Obrigado por me fazer ser uma pessoa melhor e iluminar cada momento de minha vida.

A meus pais, meus sogros Mary e Noedy, e minha cunhada Claudia, que, nos ajudando a cuidar da Sofia, me proporcionaram um fôlego no *sprint* final da escrita deste documento.

Aos curadores, técnicos, associados e estudantes que autorizaram e facilitaram minhas visitas às coleções: Sara Ketelsen e Robert Voss (American Museum of Natural History, Nova Iorque); Eliana Morielle Versute (coleção de Chiroptera da UNESP de São José do Rio Preto); Alexandre Percequillo (coleção do Laboratório de Mamíferos da ESALQ-USP); Luiz Gomes, Marcelo Nogueira, Adriano Peracchi e Daniela Dias (coleção de morcegos “Adriano Lúcio Peracchi”, UFRRJ); Renato Gregorin (coleção de mamíferos da UFLA); Fernando Perini (coleção de mamíferos da UFMG); Pedro Estrela, Anderson Feijó e Hannah Nunes (coleção de mamíferos da UFPB); Adriana Bocchiglieri, Patrício Adriano da Rocha, Raone Beltrão-Mendes, Jefferson Mikalauskas e Monica Pedroso (coleção de mamíferos da UFS); Claudia Costa e Cástor Cartelle (coleções de mamíferos e de paleontologia da PUC-MG); Andrés Cuervo e María del Socorro Sierra (Instituto Alexander von Humboldt, Villa de Leyva); Victor Pacheco (Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima); Karina Rebelo e Ivan Sazima (Museu de Zoologia da Unicamp); Juliana Gualda, Mario de Vivo e Luis Fabio Silveira (Museu de Zoologia da USP); Christiane Funk e Frieder Mayer (Museum für Naturkunde, Berlim); Roberto Portela (Natural History Museum, Londres); Al Gardner, Suzy Peurach e Darrin Lunde (National Museum of Natural History, Smithsonian).

Aos curadores e técnicos responsáveis pelo empréstimo de material enviado para meu estudo no Smithsonian – empréstimo esse que só foi viabilizado graças à imensa ajuda de Al Gardner e Suzy Peurach: Jake Esselstyn e Donna Dittman (Museum of Natural Sciences of the Louisiana State University, Baton Rouge); Heath Garner (Museum of the Texas Tech University, Lubbock); Burton Lim (Royal Ontario Museum, Toronto).

Aos curadores e técnicos responsáveis pelo empréstimo de material enviado para a UFMG: Gustavo Graciolli e Thomaz Sinani (coleção de mamíferos da UFMS), Ivan Sazima e Karina Rebelo (Museu de Zoologia da Unicamp), Mario de Vivo e Juliana Gualda Barros (Museu de Zoologia da USP), Renato Gregorin (coleção de mamíferos da UFLA), Rogerio Vieira Rossi e Thiago Semedo (coleção de mamíferos da UFMT).

Aos colegas pesquisadores e biólogos de campo que gentilmente cederam amostras de tecidos para as análises moleculares: Gerson Paulino Lopes e João Valsecchi (Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá); Ana Carolina Pavan (Instituto de Biociências-USP); Bruna Fonseca e Albert Ditchfield (UFES); Bruce Patterson (Field Museum; Chicago); Livia Leon Paniagua e Giovani Hernández-Canchola (Museo de Zoología Alfonso Herrera; México); Donna Dittmann e Jake Esselstyn (Louisiana State University); Heath Garner (Texas Tech University); Joe Cook (Museum of Southwestern Biology); Hannah Nunes (UFPB); Patricio A.

Rocha (UFS); Franger García e Mariana Delgado Jaramillo (Museo de Zoología; Universidad de Carabobo; Venezuela); Leonardo Trevelin e José de Souza e Silva Junior (MPEG). Agradeço também ao professor Luis Fabio Silveira pela oportunidade de participar da expedição para a Fazenda Fartura (Pará), onde coletei amostras de *Chiroderma*.

Aos colegas que me enviaram fotos de material importante para este estudo: Cesar Medina, pela foto de *C. villosum* da Serra do Divisor; Daniel Klingberg Johansson (Museu de História Natural, Copenhague), pelas fotos do material coletado por P.W. Lund; Heath Garner (TTU), pelas fotos do tipo de *C. improvisum*; Kathleen Galindo, pela foto de *C. scopaeum*; Luiz Gomes pela foto de *C. villosum* do Tocantins e Maria Clara Nascimento Costa, pelas fotos dos tipos de *C. trinitatum* e *C. jesupi* do AMNH. Ao Giuliano Doria e à Cristina Macciò (Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria") pelo envio da prancha de *Chiroderma villosum* de W. Peters. À Livia Loureiro, pela grande ajuda ao enviar informações sobre espécimes depositados no ROM.

Ao professor Marcelo Nogueira, por confiar em meu trabalho, pelas colaborações científicas e pelas excelentes conversas sobre morcegos. Espero que este estudo sobre *Chiroderma* esteja a sua altura.

À Ligiane Moras, pela ajuda durante os primeiros anos em Belo Horizonte, por estar sempre disposta e paciente para me ensinar sobre métodos laboratoriais moleculares e pela amizade nesses anos do doutorado.

Ao Daniel Casali, por me ajudar diversas vezes ao longo desse processo, sobretudo no final, com a delimitação de espécies mPTP e com a calibração dos parâmetros para a análise no BEAST.

À Maria Clara Costa, pelo enorme auxílio no envio de material biológico para o exterior e pelas diversas assistências no ROM e no AMNH.

Ao Fabio Nascimento, por estar sempre disposto a me dar sugestões e opiniões valiosas além de ouvir meus desabafos.

Aos colegas Diogo Provete e Gustavo Burin, pelas dicas e auxílio com os métodos filogenéticos comparativos.

À querida Dione Seripierri (biblioteca do MZUSP) e à Ana Paula (biblioteca central da UFMG), pelo envio de bibliografia de difícil acesso. Nesse sentido, também sou grato à Alexandra

Elbakyan, fundadora do repositório de artigos Sci-Hub, e aos idealizadores e colaboradores do Biodiversity Heritage Library e o Archive.org.

Aos amigos da mastozoologia da UFMG: Bárbara Rossi, Carla Melo, Carla Nobre, Cayo Dias, Daniel Casali, Daysa Athaydes, Evelyn Albuquerque, Fred Victor, Leila Birkenhead, Rafaela Missagia, Rodolfo Stumpp, Rodrigo Parisi Dutra. Especialmente agradeço ao Cayo e Rafa pela ajuda dispensada nos momentos finais da escrita.

Aos amigos “não-masto” que fiz na UFMG: Bárbara Faleiro, Bárbara Zaidan, Carol Oswald, Diego Previatto, Estevão Comiti, Felipe Freitas, Henrique Costa, Léo Carvalho, Jean Oliveira, João Victor, Paula Zama, Thiago Quintão. Ao Fayson, com quem dividi a casa na Pampulha entre 2015 e 2017.

Aos professores Fernando Perini e Mario Cozzuol, por me darem total liberdade de uso de seus respectivos laboratórios, sempre estimulando um bom ambiente de discussão científica e café.

Ao professor Alexandre Percequillo, por disponibilizar a estrutura física de seu laboratório em Piracicaba para meu uso, nos meses finais do doutorado.

Aos amigos mastozoólogos, espalhados pelo mundo: Abílio Ohana, Ana Pavan, Anderson Feijó, Carla Aquino, Carol Aires, Cecilia Assis, Edson Fiedler, Eliécer Gutierrez, Elisandra Chiquito, Fabio Nascimento, Flavia Miranda, Gustavo Libardi, Jeronymo Dalapicolla, Joyce Prado, Leandro Godoy, Marcus Brandão de Oliveira, Pamela Brennand, Patrício Rocha, Paulo Roth, Pepe Serrano, Rafaela Lumi, Raone Beltrão Mendes, Raphaella Coutinho, Silvia Pavan, Thiago Smedo.

Aos amigos João Pedro Fontenelle e Rafael Marcondes que estão trilhando comigo esse difícil caminho zoológico-acadêmico desde 2006. Obrigado pelas conversas e *insights*.

Aos professores e alunos do *III Bat Course* (Puerto Maldonado, Peru), pelo ensino de alto nível e principalmente pela excelente atmosfera de unidade latino-americana em prol de uma paixão compartilhada por todos naquela ocasião: os morcegos.

Aos amigos que nos receberam em suas casas, durante o doutorado: Anderson (Paraíba), Aninha (Nova Iorque), Luiz (Seropédica), Pepe (São Paulo), Raone (Aracaju), Edson, Silvia e Pedro (Washington, D.C.) e Thiago e família (Cuiabá).

Essa tese recebeu uma bolsa de estudo integral da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

*Digamos que ganaste la carrera  
y que el premio  
era otra carrera  
que no bebiste el vino de la victoria  
sino tu propia sal  
que jamás escuchaste vítores  
sino ladridos de perros  
y que tu sombra  
tu propia sombra fue tu única  
y desleal competidora.*

*Blanca Varela*

*(Curriculum Vitae)*

*“God keep me from ever completing anything.  
This whole book is but a draught – nay, but the  
draught of a draught. Oh Time, Strength, Cash,  
and Patience!”*

*Herman Melville*

*(Moby Dick)*

*“But the reason I call myself by my childhood  
name is to remind myself that a scientist must also  
be absolutely like a child. If he sees a thing, he  
must say that he sees it, whether it was what he  
thought he was going to see or not. See first, think  
later, then test. But always see first. Otherwise you  
will only see what you were expecting.”*

*Douglas Adams*

*(So Long, and Thanks for All the Fish)*

GARBINO, Guilherme Siniciato Terra. Revisão sistemática de *Chiroderma* Peters, 1860 e filogenia de Vampyressina Baker et al. 2016 (Chiroptera: Phyllostomidae) [tese]. Belo Horizonte: Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais; 2019.

## RESUMO

Morcegos do gênero *Chiroderma* (Phyllostomidae) estão distribuídos desde o oeste do México até o sul do Brasil. As espécies de *Chiroderma* alimentam-se principalmente de frutos e sementes de *Ficus* spp. (Moraceae). O clado em que *Chiroderma* se insere, a subtribo Vampyressina, inclui atualmente sete gêneros de morcegos predominantemente frugívoros: *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyriscus* e *Vampyrodes*. Até o momento, *Chiroderma* não tinha sido objeto de uma revisão taxonômica que utilizasse dados morfológicos e moleculares e uma amostra taxonomicamente abrangente. Da mesma forma, não havia estudos que buscassem elucidar as relações filogenéticas entre as espécies de Vampyressina utilizando dados moleculares e morfológicos combinados. Nesse contexto, os dois objetivos dessa tese foram: (1) revisar a taxonomia de *Chiroderma* e (2) realizar uma análise filogenética da subtribo Vampyressina. No capítulo 1, apresento uma revisão sistemática de *Chiroderma* utilizando dois marcadores mitocondriais (*citocromo c oxidase subunidade 1* e *citocromo b* [CYTB]), dois nucleares (*gene ativador da recombinação 2* [RAG2] e *DEAD box RNA helicase*) e dados morfológicos. Por meio de análises filogenéticas de inferência Bayesiana (IB) e Máxima Verossimilhança (MV), testes de delimitação de espécies baseados em coalescência e diagnoses morfológicas, reconheço sete espécies em *Chiroderma*: *C. scopaeum*, *C. salvini*, *C. improvisum*, *C. villosum* (incluindo *C. v. jesupi*), *C. doriae* (incluindo *C. d. vizottoi*), *C. trinitatum* e *C. gorgasi*. No capítulo 2 realizei análises filogenéticas de Vampyressina incluindo 35 das 42 espécies reconhecidas e utilizando sequências de um gene mitocondrial (CYTB) e 4 marcadores nucleares (*fator neurotrófico derivado do cérebro*, *gene do hormônio estimulador da tireoide*, *fosfolipase C beta 4* e RAG2), além de 81 caracteres morfológicos. Análises de IB resultaram na seguinte topologia: (*Uroderma* ((*Platyrrhinus* + *Vampyrodes*) ((*Chiroderma* + *Vampyriscus*) (*Mesophylla* + *Vampyressa*))))). Utilizando a filogenia, realizei inferências biogeográficas e explorei cenários de evolução fenotípica. Os resultados da análise biogeográfica sugerem que eventos de dispersão foram mais importantes do que eventos vicariantes para explicar a distribuição geográfica de Vampyressina. A evolução do tamanho do corpo e de características cranio-dentárias dos sete gêneros de Vampyressina sugerem uma segregação na base das três principais linhagens do clado, que associamos com partição de nicho. Com base nos dados morfológicos e biogeográficos obtidos, proponho uma taxonomia genérica de Vampyressina que reconhece dois subgêneros para o gênero *Vampyriscus* e três subgêneros para *Vampyressa*, dois dos quais são descritos neste estudo.

**PALAVRAS-CHAVE:** Biogeografia. Evolução Fenotípica. Morcego. Stenodermatinae. Subgênero. Taxonomia.



GARBINO, Guilherme Siniciato Terra. Systematic review of *Chiroderma* Peters, 1860 and phylogeny of Vampyressina Baker et al. 2016 (Chiroptera: Phyllostomidae) [thesis]. Belo Horizonte: Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais; 2019.

## ABSTRACT

Bats of genus *Chiroderma* (Phyllostomidae) are distributed from western Mexico to southern Brazil. The species of *Chiroderma* feed mainly on fruits and seeds of figs, *Ficus* spp. (Moraceae). The clade that *Chiroderma* is nested, subtribe Vampyressina, currently includes seven genera of predominantly frugivorous bats: *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyriscus* e *Vampyrodes*. To date, *Chiroderma* has not been taxonomically revised using morphological and molecular data, and a taxonomically broad sampling. Similarly, no study aimed at clarifying the phylogenetic relationships among the species of Vampyressina using a combined morphological and molecular dataset. Thus, the two objectives of this thesis were: (1) review the taxonomy of *Chiroderma*, and (2) to carry out a phylogenetic analysis of subtribe Vampyressina. In chapter 1, I present a systematic review of *Chiroderma* using two mitochondrial markers (*cytochrome c oxidase subunit 1* and *cytochrome b* [CYTB]), two nuclear markers (*recombination activating gene 2* [RAG] and *DEAD box RNA helicase*), and morphological data. Based on phylogenetic analyses using Bayesian inference (BI) and Maximum Likelihood (ML), coalescence-based species delimitation tests, and morphological diagnoses, I recognize seven species in *Chiroderma*: *C. scopaeum*, *C. salvini*, *C. improvisum*, *C. villosum* (including *C. v. jesupi*), *C. doriae* (including *C. d. vizottoi*), *C. trinitatum*, and *C. gorgasi*. In chapter 2, I conducted phylogenetic analyses of Vampyressina, using BI and ML, including 35 of the 42 currently recognized species and using sequences of a mitochondrial (CYTB) and four nuclear markers (*brain-derived neurotrophic factor*, *intron of the thyroid stimulating hormone gene*, *beta subunit*, *the 3'-untranslated region of phospholipase C beta 4*, and RAG2), and 81 morphological characters. BI analyses recovered the following topology: (*Uroderma* ((*Platyrrhinus* + *Vampyrodes*) ((*Chiroderma* + *Vampyriscus*) (*Mesophylla* + *Vampyressa*))))). On the BI phylogeny, I made biogeographical inferences and explored scenarios of phenotypic evolution. The biogeographical analysis suggested that dispersal was more important than vicariant events, to explain the geographic distribution of Vampyressina. Evolution of the body size and of cranio-dental characteristics in the seven Vampyressina genera suggest an early segregation at the base of the clade, which we associate with niche partitioning. Based on the morphological and biogeographic data obtained, I propose a genus-level taxonomy of Vampyressina that recognizes two subgenera in genus *Vampyriscus* and three subgenera in *Vampyressa*, two of which are described in this study.

**KEYWORDS:** Bat. Biogeography. Phenotypic Evolution. Stenodermatinae. Subgenus. Taxonomy.

## SUMÁRIO

|                                                           |     |
|-----------------------------------------------------------|-----|
| PREFÁCIO .....                                            | 13  |
| CAPITULO 1 .....                                          | 15  |
| Introdução .....                                          | 16  |
| Material e Métodos .....                                  | 19  |
| Resultados .....                                          | 43  |
| Discussão .....                                           | 50  |
| Taxonomia .....                                           | 53  |
| <i>Chiroderma salvini</i> Dobson, 1878 .....              | 61  |
| <i>Chiroderma scopaeum</i> Handley, 1966 .....            | 74  |
| <i>Chiroderma doriae</i> Thomas, 1891 .....               | 79  |
| <i>Chiroderma trinitatum</i> Goodwin, 1958 .....          | 96  |
| <i>Chiroderma gorgasi</i> Handley, 1960 .....             | 102 |
| <i>Chiroderma improvisum</i> Baker & Genoways, 1976 ..... | 106 |
| <i>Chiroderma villosum</i> W. Peters, 1860 .....          | 110 |
| Referências .....                                         | 129 |
| Apêndice 1 .....                                          | 148 |
| Apêndice 2 .....                                          | 176 |
| Apêndice 3 .....                                          | 178 |
| Apêndice 4 .....                                          | 179 |
| Apêndice 5 .....                                          | 181 |
| CAPITULO 2 .....                                          | 183 |
| INTRODUCTION .....                                        | 184 |
| MATERIAL AND METHODS .....                                | 185 |
| RESULTS .....                                             | 192 |
| DISCUSSION .....                                          | 207 |
| TAXONOMIC IMPLICATIONS .....                              | 210 |
| SPECIMENS EXAMINED .....                                  | 221 |
| ACKNOWLEDGEMENTS .....                                    | 223 |
| REFERENCES .....                                          | 223 |
| SUPPORTING INFORMATION .....                              | 235 |
| APÊNDICE A – PUBLICAÇÕES RESULTANTES .....                | 263 |

## PREFÁCIO

Frente à imensa complexidade do mundo natural, biólogos e naturalistas sempre buscaram classificar e sistematizar os organismos com base em padrões observados, nos processos inferidos e em paradigmas subjacentes (Simpson 1961; Wilkins e Ebach 2014). As classificações biológicas utilizadas atualmente são, portanto, apenas uma das centenas de maneiras possíveis de representar entidades biológicas complexas e intangíveis (e.g., populações, espécies, genes). Embora haja um esforço constante da comunidade científica para classificar os seres vivos, algumas estimativas indicam que menos da metade das espécies viventes são conhecidas (Chapman 2009). Além disso, embora estima-se que exista em torno de 1,9 milhão de espécies catalogadas no mundo, a maioria delas não é satisfatoriamente conhecida do ponto de vista anatômico, ecológico ou fisiológico, além de muitas provavelmente não terem sido incluídas em análises filogenéticas abrangentes (Chapman 2009; Hortal et al. 2015).

Esses “déficits” no conhecimento sobre a biodiversidade do planeta foram sumarizados por Hortal et al. (2015) e, dentre os sete déficits identificados pelos autores, três são particularmente relevantes na prática do taxonomista/sistemata: os déficits Darwiniano, Lineano e Wallaceano<sup>1</sup>. O déficit Lineano se refere à falta de conhecimento sobre o número de espécies que existem no planeta. O déficit Darwiniano diz respeito ao conhecimento impreciso sobre as relações evolutivas entre os táxons assim como o modo de evolução nos diferentes grupos. Finalmente, o déficit Wallaceano descreve o conhecimento impreciso sobre a distribuição geográfica dos táxons.

O principal objetivo deste trabalho é contribuir de forma a mitigar os déficits Darwiniano e Lineano, fornecendo uma classificação atualizada dos morcegos do gênero *Chiroderma* embasada em dados morfológicos e moleculares e uma classificação da subtribo Vampyressina (Phyllostomidae: Stenodermatinae), que inclui *Chiroderma* e mais seis gêneros de morcegos frugívoros, fundamentada em uma hipótese filogenética e em inferências biogeográficas e de evolução fenotípica. Esses objetivos nortearam os dois capítulos dessa tese. No capítulo 1, apresento uma revisão sistemática do gênero de morcegos frugívoros e granívoros *Chiroderma*, fundamentada por análises morfológicas, filogenéticas e testes de delimitação de espécies. A revisão taxonômica de *Chiroderma* é complementada por uma revisão sobre a história natural do gênero e uma atualização da distribuição geográfica das

---

<sup>1</sup> *Darwinian shortfall*, *Linnaean shortfall* e *Wallacean shortfall*, respectivamente.



espécies (reduzindo o déficit Wallaceano). O capítulo 2 consiste em uma análise filogenética da subtribo Vampyressina, baseada em dados moleculares e morfológicos e incluindo as espécies de *Chiroderma* revalidadas no capítulo 1 assim como a maioria das demais espécies de Vampyressina. No capítulo 2 ainda faço inferências sobre a história biogeográfica do clado e exploro padrões de evolução fenotípica na subtribo. As publicações resultantes dos estudos relacionados a essa tese estão listadas no Apêndice A.

Finalmente, ao apresentar uma classificação revisada das espécies de *Chiroderma* e dos gêneros de Vampyressina, ao final dos capítulos 1 e 2, respectivamente, almejei sumarizar, da maneira mais clara e objetiva possível, os padrões e as variações aqui descritos. Minha intenção é que esta classificação sirva de base para estudos revisionais futuros e sofra modificações de acordo com novas descobertas empíricas e teóricas.

### Referências

- CHAPMAN, A. D. 2009. Numbers of living species in Australia and the World. Australian Biological Resources Study, Canberra.
- HORTAL, J., F. BELLO, A. F. DINIZ-FILHO, T. M. LEWINSOHN, J. M. LOBO, AND R. J. LADLE. 2015. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 46:523–552.
- SIMPSON, G. G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press, Nova Iorque.
- WILKINS, J. S., AND M. C. EBACH. 2014. The nature of classification: Relationships and kinds in the natural sciences. 1st edition. Palgrave Macmillan, Hampshire.

## CAPITULO 1

### Sistemática e taxonomia de *Chiroderma* Peters, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae)

#### Resumo

Este capítulo apresenta uma revisão do gênero de morcegos neotropicais *Chiroderma*. Apesar de ser amplamente distribuído do oeste do México ao sul do Brasil, as espécies de *Chiroderma* ainda não são claramente definidas e não existe uma revisão abrangente do gênero que tenha incorporado dados morfológicos e moleculares. A presente revisão é baseada em análises de coalescência de sequências de genes mitocondriais, em análises filogenéticas concatenadas de marcadores mitocondriais e nucleares e em análises morfológicas incluindo material-tipo de todos os nomes disponíveis. Baseado nos resultados dessas análises, reconheço sete espécies distribuídas em três clados. Um dos clados é composto por duas espécies: *C. scopaeum* Handley, 1966, endêmico do oeste do México e anteriormente considerado subespécie de *C. salvini*; *C. salvini* Dobson, 1878, uma espécie associada a florestas montanas, ocorrendo desde o México até a Bolívia. O segundo clado também contém duas espécies: *C. improvisum* Baker e Genoways, 1976, endêmico das Antilhas; *C. villosum* Peters, 1860, amplamente distribuído e considerado politípico, com as subespécies *C. v. villosum* e *C. v. jesupi*. O terceiro clado é composto por três espécies, uma delas politípica: *C. doriae* Thomas, 1891, com duas subespécies, *C. d. doriae* ocorrendo ao longo da costa brasileira atingindo parte do Brasil central e Paraguai, e *C. d. vizottoi*, ocorrendo nos estados do Ceará, Maranhão e Piauí; *C. trinitatum* Goodwin, 1958, distribuída no norte da América do Sul; *C. gorgasi* Handley, 1960, distribuída do Panamá até a região transandina da América do Sul, anteriormente considerada uma subespécie de *C. trinitatum*.

## Introdução

O gênero *Chiroderma* é composto por morcegos granívoros e frugívoros distribuídos desde o oeste do México até o sul do Brasil (Nogueira e Peracchi 2003; Gardner 2008a). As espécies de *Chiroderma* geralmente possuem dois pares de listras faciais e uma listra dorsal (figs. 1,2), sendo essas características compartilhadas pela maior parte dos gêneros proximamente relacionados (Subtribo Vampyressina: *Platyrrhinus*, *Mesophylla*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyriscus* e *Vampyrodes* – Cirranello et al. 2016). Cranialmente, as espécies de *Chiroderma* diferem de todos os outros Phyllostomidae principalmente pela presença de um conspícuo entalhe na região do osso nasal, que é extremamente reduzido (Straney 1984). Além do entalhe nasal e das listras faciais e dorsal, o gênero pode ser diagnosticado pela presença de dois molares superiores e inferiores com o último molar inferior massivo, possuindo cinco cúspides distintas.



FIGURA 1. Macho adulto de *Chiroderma trinitatum*, capturado em fevereiro de 2017 em Santana do Araguaia, Pará, Brasil. Observa-se as listras faciais conspícuas e as orelhas com margens claras.



FIGURA 2. Fêmea adulta de *Chiroderma villosum* capturada em agosto de 2016 em Puerto Maldonado, Madre de Dios, Peru. Observam-se as listras faciais esmaecidas, pouco evidentes, os pelos-guarda longos na região cefálica e a folha nasal com ponta bífida.

Peters (1860) descreve o gênero *Chiroderma* e a espécie *C. villosum* na mesma publicação e destaca que o gênero se diferencia de todos os outros morcegos conhecidos até então por apresentar os últimos molares, inferior (m2) e superior (M2), muito maiores que os molares precedentes (m1 e M1) e pela presença de um entalhe nasal, descrevendo-o como uma fissura nasal estendendo-se até a região interorbital. Em publicação subsequente, Peters (1866) inclui *Phyllostoma pusillum* Wagner, 1843, em *Chiroderma*, argumentando que o entalhe na região dos ossos nasais, descrita para *C. villosum*, estaria fusionado em espécimes adultos de *Chiroderma pusillum* (Peters 1866). Dobson (1878) descreve duas espécies para o gênero, *Chiroderma salvini* e *Chiroderma bidens*. Thomas (1889), entretanto, considera o entalhe nasal uma característica diagnóstica de *Chiroderma* e não ontogenética como assumido por Peters (1866) e transfere *C. bidens* e *C. pusillum* para o gênero *Vampyrops*.

Entre 1890 e 1920, três novas formas de *Chiroderma* são descritas: *Chiroderma doriae* para o Brasil (Thomas 1891), *Chiroderma jesupi* para a Colômbia (Allen 1900) e *Chiroderma*



*isthmicum* para o Panamá (Miller 1912). Durante a segunda metade do século 20 são descritas quatro formas adicionais para o gênero: *Chiroderma trinitatus* [sic] para a ilha de Trindade (Goodwin 1958), *Chiroderma gorgasi* para o Panamá (Handley 1960), *Chiroderma salvini scopaeum* para o oeste do México (Handley 1966a) e *Chiroderma improvisum* para as Pequenas Antilhas (Baker e Genoways 1976).

A maioria dos catálogos taxonômicos recentes considera *Chiroderma* composto por 5 espécies: *C. doriae*, *C. improvisum*, *C. salvini*, *C. trinitatum* e *C. villosum*, incluindo *gorgasi*, *jesupi* e *scopaeum* como subespécies e *isthmicum* como sinônimo de *villosum* (Jones e Carter 1976; Honacki et al. 1982; Koopman 1994; Simmons 2005; Gardner 2008b). Mais recentemente, foi descrita a espécie *Chiroderma vizottoi* para a caatinga do Piauí, nordeste Brasileiro, com base exclusivamente em caracteres morfológicos (Taddei e Lim 2010).

Atualmente há 10 nomes disponíveis em *Chiroderma* (tabela 1), mas não há filogenia ou revisão sistemática recente contendo testes da validade desses táxons ou que possam apontar a existência de linhagens sem nome disponível. As descrições de novas formas que incluíram comparações amplas entre as formas reconhecidas utilizaram somente caracteres morfológicos e morfométricos (Handley 1966a; Taddei e Lim 2010). No único estudo contendo dados moleculares e empregando análises filogenéticas em *Chiroderma*, foram utilizadas sequências do gene mitocondrial citocromo b, incluindo apenas um indivíduo de cada espécie válida como terminal (Baker et al. 1994).

TABELA 1. Nomes do grupo da espécie atribuídos a *Chiroderma*.

| Nomen                                    | Tipo                       | Localidade tipo                       |
|------------------------------------------|----------------------------|---------------------------------------|
| <i>doriae</i> Thomas, 1891               | BMNH 44.9.2.6 <sup>a</sup> | Brasil: Minas Gerais                  |
| <i>gorgasi</i> Handley, 1960             | USNM 309903                | Panamá: Darién, Tacarcuna Village     |
| <i>improvisum</i> Baker & Genoways, 1976 | TTU 19900                  | Guadaloupe: Basse-Terre, Baie-Mahault |
| <i>isthmicum</i> Miller, 1912            | USNM 173834                | Panamá: Panamá, Cabima                |
| <i>jesupi</i> J.A. Allen, 1900           | AMNH 14574                 | Colombia: Magdalena, Cagualito        |
| <i>salvini</i> Dobson, 1878              | BMNH 68.8.16.2             | Costa Rica                            |
| <i>scopaeum</i> Handley, 1966            | USNM 338711                | México: Colima, Pueblo Juaréz         |
| <i>trinitatum</i> Goodwin, 1958          | AMNH 175325                | Trindade e Tobago: Trindade, Cumaca   |
| <i>villosum</i> Peters, 1860             | ZMB 408 <sup>b</sup>       | Brasil                                |
| <i>vizottoi</i> Taddei & Lim, 2010       | DZSJRP 18054               | Brasil: Piauí, Teresina               |

<sup>a</sup> O crânio e mandíbula estão sob o número BMNH 49.8.16.29.

<sup>b</sup> Lectótipo, selecionado por Thomas (1891).

Nesse estudo, apresento uma revisão do gênero *Chiroderma* contemplando toda área de ocorrência de táxon. Com base em análises filogenéticas e de coalescência do maior conjunto de sequências de DNA mitocondrial já analisadas para o gênero, complementada por análises filogenéticas incluindo sequências de DNA nuclear e análises morfológicas de espécimes-testemunho incluindo os tipos de 9 dos 10 táxons nominais atribuídos ao gênero, testo, reviso e redefino os limites específicos, a filogenia e a taxonomia de *Chiroderma*.

## **Material e Métodos**

### **MATERIAL ANALISADO**

Os espécimes analisados durante o estudo encontram-se depositados nas seguintes coleções: ALP (Adriano Lúcio Peracchi, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro), Seropédica; AMNH (American Museum of Natural History), Nova Iorque; BMNH (Natural History Museum), Londres; CMUFLA (Universidade Federal de Lavras), Lavras; CMUFS (Universidade Federal de Sergipe), Aracaju; DZSJRP (Departamento de Zoologia da Universidade Estadual Paulista), São José do Rio Preto; IAvH-M (Instituto Alexander von Humboldt), Villa de Leyva; LMUSP (Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo), Piracicaba; LSUMZ (Museum of Zoology, Louisiana State University), Baton Rouge; MCN-MQ (Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica), Belo Horizonte; MUSM (Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos), Lima; MZUSP (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo), São Paulo; ROM (Royal Ontario Museum), Toronto; TTU (Museum of Texas Tech University), Lubbock; UFMT (Universidade Federal de Mato Grosso), Cuiabá; UFPB (Universidade Federal da Paraíba), João Pessoa; UFMG (Universidade Federal de Minas Gerais), Belo Horizonte; USNM (National Museum of Natural History, Smithsonian Institution), Washington D.C.; ZMB (Museum für Naturkunde), Berlim; ZUEC (Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas), Campinas; ZUFMS (Universidade Federal de Mato Grosso do Sul), Campo Grande.

Além dos espécimes analisados morfolologicamente, obtive sequências de espécimes depositados no FMNH (Field Museum of Natural History), Chicago; IDSMM (Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá), Tefé; MPEG (Museu Paraense Emílio Goeldi), Belém; MSB (Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico), Albuquerque; MZUC (Museo de Zoologia, Universidad de Carabobo), Valencia; MZFC (Museo de Zoología

Alfonso L. Herrera), Cidade do México, e da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), Vitória.

#### ANALISES MOLECULARES

Amostras de tecido: Extraí DNA de tecidos seguindo os procedimentos explicados abaixo e também obtive sequências depositadas no GenBank. Entre espécimes sequenciados para este estudo e sequências obtidas no GenBank, obtive sequências de um total de 252 indivíduos de *Chiroderma*. As sequências analisadas neste estudo representam todos os fenótipos reconhecidos em *Chiroderma* e abrangem toda a distribuição geográfica do gênero (Hall 1981; Gardner 2008a). As sequências analisadas, com o número de tecido, número de tombo da coleção, número de acesso do GenBank e comprimento, estão listadas nas tabelas 2 e 3.

TABELA 2. Espécies, número de tombo e número de acesso do GenBank dos espécimes de *Chiroderma* e do grupo externo sequenciados para o gene mitocondrial citocromo c oxidase subunidade I. Os números entre parênteses na coluna Localidade correspondem às localidades descritas no gazetteer (apêndice 1).

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                         | <b>GenBank pb</b> |
|-------------------|---------------------------------|-------------------------------------------|-------------------|
| <i>Chiroderma</i> | VCT                             |                                           |                   |
| <i>doriae</i>     | 373/UFGM*                       | Brasil: Maranhão: São Luis (48)           | 657               |
| <i>Chiroderma</i> | MCR                             |                                           |                   |
| <i>doriae</i>     | 016/UFGM*                       | Brasil: Mato Grosso do Sul, Corumbá (59)  | 657               |
| <i>Chiroderma</i> | MCR                             |                                           |                   |
| <i>doriae</i>     | 033/UFGM*                       | Brasil: Mato Grosso do Sul, Corumbá (59)  | 657               |
| <i>Chiroderma</i> | MCR                             |                                           |                   |
| <i>doriae</i>     | 191/UFGM                        | Brasil: Mato Grosso do Sul, Corumbá (59)  | 657               |
| <i>Chiroderma</i> | MCR                             |                                           |                   |
| <i>doriae</i>     | 257/UFGM*                       | Brasil: Mato Grosso do Sul, Corumbá (59)  | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                           |                   |
| <i>doriae</i>     | CMUFLA 965*                     | Brasil: Minas Gerais, João Monlevade (74) | 657               |
| <i>Chiroderma</i> | CMUFLA                          |                                           |                   |
| <i>doriae</i>     | 1157*                           | Brasil: Minas Gerais, PE do Rio Doce (89) | 657               |

| <b>Táxon</b>                 | <b>Número de tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                                  | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|------------------------------|---------------------------------|----------------------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma doriae</i>     | AD 110/MZUSP 35027*             | Brasil: Rio Grande do Norte, Mata da Estrela (128) |                | 657       |
| <i>Chiroderma doriae</i>     | ROM 111114                      | Brasil: São Paulo, Caetetus (143)                  | JF448016       | 657       |
| <i>Chiroderma doriae</i>     | ROM 111141                      | Brasil: São Paulo, Caetetus (143)                  | JF446371       | 657       |
| <i>Chiroderma doriae</i>     | ROM 111149                      | Brasil: São Paulo, Caetetus (143)                  | JF446373       | 657       |
| <i>Chiroderma doriae</i>     | ROM 111163                      | Brasil: São Paulo, Caetetus (143)                  | JF446372       | 657       |
| <i>Chiroderma doriae</i>     | AD 223/MZUSP 35029*             | Brasil: São Paulo, Ilhabela (152)                  |                | 657       |
| <i>Chiroderma doriae</i>     | GTG 01/LMUSP*                   | Brasil: São Paulo, Pilar do Sul (145)              |                | 657       |
| <i>Chiroderma doriae</i>     | CMUFLA 332                      | Brasil?                                            |                | 657       |
| <i>Chiroderma doriae</i>     | TK 64800/TTU 99569*             | Paraguay: Cordillera, Estancia Sombrero (288)      |                | 657       |
| <i>Chiroderma gorgasi</i>    | TK 135749/TTU 103086            | Equador: Esmeraldas, Finca San José (193)          |                | 657       |
| <i>Chiroderma gorgasi</i>    | TK 104587/TTU 85359             | Equador: Esmeraldas, San Lorenzo (194)             |                | 585       |
| <i>Chiroderma gorgasi</i>    | F 38196/ROM 104342*             | Panamá: Darién. P.N. Darién (273)                  |                | 657       |
| <i>Chiroderma improvisum</i> | TK 15713/TTU 31403*             | Monserate (257)                                    |                | 657       |
| <i>Chiroderma improvisum</i> | F 59453/ROM 126002*             | Nevis (355)                                        |                | 657       |
| <i>Chiroderma salvini</i>    | MSB 235596                      | Bolivia: Beni, 35 km N Yucumo (6)                  |                | 657       |
| <i>Chiroderma salvini</i>    | TK 14602/TTU 34878              | Bolivia: La Paz, Puerto Liñares (8)                |                | 657       |
| <i>Chiroderma salvini</i>    | MSB 236596                      | Bolivia: Pando, Santa Rosa (15)                    |                | 657       |

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de<br/>tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                         | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|-------------------|-------------------------------------|-------------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Bolivia: Santa Cruz, San Rafael de Amboró |                |           |
| <i>salvini</i>    | MSB 211208                          | (19)                                      |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Bolivia: Santa Cruz, San Rafael de Amboró |                |           |
| <i>salvini</i>    | MSB 211293                          | (19)                                      |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Bolivia: Santa Cruz, San Rafael de Amboró |                |           |
| <i>salvini</i>    | MSB 55893                           | (19)                                      |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | TK 9031/TTU                         |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 34309                               | Costa Rica: Puntarenas, San Vito (192)    |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | TK 34858b/TTU                       | El Salvador: Santa Ana, Parque Nacional   |                |           |
| <i>salvini</i>    | 62462*                              | Montecristo (211)                         |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | ROM 99703*                          | Guatemala: El Progreso, Rio Uyús (214)    | JF446777       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | M 519/LSUMZ                         |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 25468*                              | Panamá: Darién, Cerro Pirre (266)         |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | M 520/LSUMZ                         |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 25469*                              | Panamá: Darién, Cerro Pirre (266)         |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | M 521/LSUMZ                         |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 25470*                              | Panamá: Darién, Cerro Pirre (266)         |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | M 523/LSUMZ                         |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 25472*                              | Panamá: Darién, Cerro Pirre (266)         |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | M 525/LSUMZ                         |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 25474*                              | Panamá: Darién, Cerro Pirre (266)         |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | M 567/LSUMZ                         |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 25535                               | Panamá: Darién, Cerro Pirre (266)         |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | M 580/LSUMZ                         |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 25553                               | Panamá: Darién, Cerro Pirre (266)         |                | 657       |
|                   | BDP                                 |                                           |                |           |
| <i>Chiroderma</i> | 4069/FMNH                           |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 174645                              | Peru: Cusco, Consuelo, Pilcopata (292)    |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | TK 22917/TTU                        |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 46261                               | Peru: Huánuco, Tingo Maria (301)          |                | 625       |
| <i>Chiroderma</i> | UP 164/FMNH                         |                                           |                |           |
| <i>salvini</i>    | 174641                              | Peru: Madre de Dios, Maskoitania (323)    |                | 657       |



| <b>Táxon</b>      | <b>Número de<br/>tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                            | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|-------------------|-------------------------------------|----------------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i> | SS 1824/FMNH                        | Peru: Madre de Dios, Quebrada Aguas          |                |           |
| <i>salvini</i>    | 170000                              | Calientes (328)                              |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                              |                |           |
| <i>salvini</i>    | MZUC 2152                           | Venezuela: Yaracuy, P.N. Yurubí (396)        |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | TK 148769/TTU                       |                                              |                |           |
| <i>scopaeum</i>   | 109703*                             | México: Jalisco, Autlán de Navarro (237)     |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | TK 148371/TTU                       |                                              |                |           |
| <i>scopaeum</i>   | 110649*                             | México: Nayarit, San Blas (286)              |                | 657       |
|                   | TN                                  |                                              |                |           |
| <i>Chiroderma</i> | 4116/MZFC-M                         |                                              |                |           |
| <i>scopaeum</i>   | 11034                               | México: Oaxaca, Santa Catarina Juquila (251) |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | TK 14584/TTU                        |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | 34874                               | Bolivia: La Paz, Puerto Liñares (8)          |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | MSB 211734                          | Bolivia: La Paz, Santa Ana de Madidi (11)    |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | GTG                                 |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | 25/MZUSP*                           | Brasil: Pará, Fazenda Fartura (96)           |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | GTG                                 |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | 40/MZUSP*                           | Brasil: Pará, Fazenda Fartura (96)           |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | MPEG 44542                          | Brasil: Pará, Rio Tapajós                    |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 105191                          | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201)  | JF448017       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 105230                          | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201)  | JF448810       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 105243                          | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201)  | JF448806       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 105253                          | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201)  | JF448805       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 105581                          | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201)  | JF448811       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                              |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 105685                          | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201)  | JF448807       | 657       |

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                           | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|-------------------|---------------------------------|---------------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 105718                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448809       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 105766                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448808       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 106342                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448812       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM F40504                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448813       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | F58242                          | Guiana                                      |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | F58815                          | Guiana                                      |                | 657       |
|                   | ALP                             |                                             |                |           |
| <i>Chiroderma</i> | 124/AMNH                        |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | 269118*                         | Guiana Francesa: Paracou (212)              |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 | Guiana: Cuyuni-Mazaruni, Namai Creek        |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108144*                     | (221)                                       | JF454552       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 | Guiana: Cuyuni-Mazaruni, Namai Creek        |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108244                      | (221)                                       | JF454559       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 107476                      | Guiana: Potaro-Siparuni                     |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108763                      | Guiana: Potaro-Siparuni                     |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 109026*                     | Guiana: Potaro-Siparuni                     |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 107205                      | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)     | EF080285       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 107419                      | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)     | EF080286       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108463                      | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)     | JF454544       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108554                      | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)     | JF454545       | 657       |

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de<br/>tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                          | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|-------------------|-------------------------------------|--------------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108587                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454555       | 642       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108588                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454554       | 628       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108714                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | EF080287       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108889                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | EF080288       | 619       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108950                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454557       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 108993                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454556       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 109195                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454558       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 109271                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454553       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 109333                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454542       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 111627                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454543       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 111809                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454547       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 111884                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454546       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 111946                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222)    | JF454548       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Guiana: Potaro-Siparuni, Kaieteur National |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 116630                          | Park                                       | JF454549       | 644       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 115807                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Mount Wokomung    | JF454550       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                            |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 103504                          | Guiana: Upper Demerara-Berbice             |                | 654       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Guiana: Upper Demerara-Berbice, Tropenbos  |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 103486                          | (225)                                      | JF454560       | 634       |

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de<br/>tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                         | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|-------------------|-------------------------------------|-------------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Guiana: Upper Demerara-Berbice, Tropenbos |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 103503                          | (225)                                     | JF454561       | 540       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Guiana: Upper Demerara-Berbice, Tropenbos |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 103505                          | (225)                                     | JF454562       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Guiana: Upper Takutu-Upper Essequibo,     |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 118996                          | Upper Essequibo Conservation Concession   | JF454551       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                           |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 111844                          | Guiana:Potaro-Siparuni                    |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | SS 2193/FMNH                        |                                           |                |           |
| <i>trinitatum</i> | 174650                              | Peru: Cusco, Consuelo, Pilcopata (292)    |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | TK 22754/TTU                        |                                           |                |           |
| <i>trinitatum</i> | 46259                               | Peru: Huánuco, Tingo Maria (301)          |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                           |                |           |
| <i>trinitatum</i> | F53794                              | Peru: Loreto                              |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                           |                |           |
| <i>trinitatum</i> | F53847                              | Peru: Loreto                              |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                           |                |           |
| <i>trinitatum</i> | F53859                              | Peru: Loreto                              |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Suriname: Brokopondo, Brownsberg Nature   |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 114170                          | Park (356)                                | JF447622       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Suriname: Brokopondo, Brownsberg Nature   |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 114213*                         | Park (356)                                | JF447625       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Suriname: Brokopondo, Brownsberg Nature   |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 114233                          | Park (356)                                | JF447623       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Suriname: Brokopondo, Brownsberg Nature   |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 114234                          | Park (356)                                | JF447624       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                           |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 117003                          | Suriname: Sipaliwini                      | JF447627       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                           |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 117027                          | Suriname: Sipaliwini                      | JF447626       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                           |                |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 117083                          | Suriname: Sipaliwini                      | JF447628       | 654       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                           | EU09669        |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 117376                          | Suriname: Sipaliwini                      | 5              | 657       |

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de<br/>tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                           | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|-------------------|-------------------------------------|---------------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             | EU09669        |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 117555                          | Suriname: Sipaliwini                        | 6              | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             | HQ91973        |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 120384                          | Suriname: Sipaliwini, Iconja Landing        | 6              | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             | HQ54562        |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 120168*                         | Suriname: Sipaliwini, Kushere Landing (357) | 9              | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             | HQ54567        |           |
| <i>trinitatum</i> | ROM 120225                          | Suriname: Sipaliwini, Kushere Landing (357) | 8              | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | TK 25211/TTU                        |                                             |                |           |
| <i>trinitatum</i> | 44082                               | Trinidad: St. George, Simla Research Center |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | KT 236232                           | ?                                           |                | 571       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | KT 236233                           | ?                                           |                | 539       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | MSB 211664                          | Bolivia: La Paz, Rio Beni (9)               |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | MSB 239056                          | Bolivia: La Paz, Rurrenabaque (7)           |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | MSB 236649                          | Bolivia: Pando, Independencia (13)          |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | MSB 236650                          | Bolivia: Pando, Independencia (13)          |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | MSB 236653                          | Bolivia: Pando, Independencia (13)          |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | MSB 236738                          | Bolivia: Pando, Independencia (13)          |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | MSB 236577                          | Bolivia: Pando, Santa Rosa (15)             |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Bolivia: Santa Cruz, P.N. Noel Kempff       |                |           |
| <i>villosum</i>   | MSB 235171                          | Mercado (20)                                |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Bolivia: Santa Cruz, P.N. Noel Kempff       |                |           |
| <i>villosum</i>   | MSB 235202                          | Mercado (20)                                |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | MAP 442                             | Brasil: Amapá, Tartarugalzinho (27)         |                | 657       |

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                            | <b>GenBank pb</b> |
|-------------------|---------------------------------|----------------------------------------------|-------------------|
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | MAP 444                         | Brasil: Amapá, Tartarugalzinho (27)          | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | MAP 449                         | Brasil: Amapá, Tartarugalzinho (27)          | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | APM 334                         | Brasil: Amazonas                             | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | JJM 180                         | Brasil: Amazonas                             | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | AD 892                          | Brasil: Amazonas, Iguarapé Mandiquié (30)    | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | PEB 716                         | Brasil: Amazonas, Rio Purus                  | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | PEB 749                         | Brasil: Amazonas, Rio Purus                  | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | VCT 4146                        | Brasil: Bahia, Caetité                       | 657               |
| <i>Chiroderma</i> | CMUFLA                          |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | 1076*                           | Brasil: Bahia, Ilhéus (38)                   | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | AD 336                          | Brasil: Espírito Santo, Aracruz (40)         | 657               |
| <i>Chiroderma</i> | AD 350/MZUSP                    | Brasil: Espírito Santo, Fazenda Santa        |                   |
| <i>villosum</i>   | 35030*                          | Terezinha (42)                               | 657               |
| <i>Chiroderma</i> | AD 351/MZUSP                    | Brasil: Espírito Santo, Fazenda Santa        |                   |
| <i>villosum</i>   | 35031*                          | Terezinha (42)                               | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 | Brasil: Espírito Santo, Fazenda Santa        |                   |
| <i>villosum</i>   | AD 352                          | Terezinha (42)                               | 650               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 | Brasil: Espírito Santo, Fazenda Santa        |                   |
| <i>villosum</i>   | AD 353                          | Terezinha (42)                               | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                              |                   |
| <i>villosum</i>   | PM 54/UFES                      | Brasil: Espírito Santo, Ibirapu              | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 | Brasil: Espírito Santo, PE Paulo César Vinha |                   |
| <i>villosum</i>   | MO 19/UFES                      | (43)                                         | 657               |
| <i>Chiroderma</i> |                                 | Brasil: Espírito Santo, PE Paulo César Vinha |                   |
| <i>villosum</i>   | MO 58/UFES                      | (43)                                         | 657               |



| <b>Táxon</b>               | <b>Número de tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                                 | <b>GenBank pb</b> |
|----------------------------|---------------------------------|---------------------------------------------------|-------------------|
| <i>Chiroderma villosum</i> | MO 60/UFES                      | Brasil: Espírito Santo, PE Paulo César Vinha (43) | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | MO 65/UFES                      | Brasil: Espírito Santo, PE Paulo César Vinha (43) | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | VP 334/UFES                     | Brasil: Espírito Santo, REBIO Sooretama (44)      | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | MCR                             |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 665a/UFGM                       | Brasil: Mato Grosso do Sul, Corumbá (59)          | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | CMUFLA                          |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 1836[9?]*                       | Brasil: Minas Gerais, PE do Rio Doce (?)          | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | CMUFLA                          |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 1158*                           | Brasil: Minas Gerais, PE do Rio Doce (89)         | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | CMUFLA                          |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 1834*                           | Brasil: Minas Gerais, PE do Rio Doce (89)         | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | CMUFLA                          |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 1841*                           | Brasil: Minas Gerais, PE do Rio Doce (89)         | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | CMUFLA                          |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 1532*                           | Brasil: Minas Gerais, PN do Peruaçu (84)          | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | AC                              |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 1867/MZUSP                      | Brasil: Pará, FLONA Carajás (97)                  | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | VCT                             |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 1959/UFGM*                      | Brasil: Pará, FLONA Carajás (97)                  | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | VCT                             |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 2019/UFGM*                      | Brasil: Pará, FLONA Carajás (97)                  | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | VCT                             |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 2303/UFGM*                      | Brasil: Pará, FLONA Carajás (97)                  | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | VCT                             |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 5073/UFGM*                      | Brasil: Pará, FLONA Carajás (97)                  | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | VCT                             |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 5157/UFGM*                      | Brasil: Pará, FLONA Carajás (97)                  | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | VCT                             |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 6305/UFGM*                      | Brasil: Pará, FLONA Carajás (97)                  | 657               |
| <i>Chiroderma villosum</i> | VCT                             |                                                   |                   |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 427/UFGM                        | Brasil: Pará, FLONA Saraca-Taquera (104)          | 657               |

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                           | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|-------------------|---------------------------------|---------------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | MPEG 44231                      | Brasil: Pará, Juruti                        |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | VCT                             |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | 4394/UFGM*                      | Brasil: Pará, Projeto Alemão (107)          |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | HLN 357/UFPB                    |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | 10333*                          | Brasil: Paraíba, João Pessoa (113)          |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | HLN 381/UFPB                    |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | 10335*                          | Brasil: Paraíba, João Pessoa (113)          |                | 620       |
| <i>Chiroderma</i> | HLN 384/UFPB                    |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | 10336*                          | Brasil: Paraíba, João Pessoa (113)          |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | CCA                             |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | 1764/MZUSP                      | Brasil: Rondônia, Porto Velho (135)         |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | CCA                             |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | 2311/MZUSP                      | Brasil: Rondônia, Porto Velho (135)         |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 101245                      | El Salvador: Ahuachapan, El Imposible (207) | JF446499       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 104448                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448818       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 104540                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448829       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 104541                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448814       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 104549                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448828       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105244                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448815       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105254                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448816       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105267                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448826       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105361                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448825       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105540                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448824       | 657       |

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                           | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|-------------------|---------------------------------|---------------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105587                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448830       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105719                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448822       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105720                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448821       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105721                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448820       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105928                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448817       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 105968                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448819       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM F37400                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448827       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM F37774                      | Equador: Napo, Parque Nacional Yasuní (201) | JF448823       | 656       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | F38952                          | Guiana                                      |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | F58617                          | Guiana                                      |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | F58849                          | Guiana                                      |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | KU 295490                       | Guiana Francesa                             |                | 581       |
|                   | ALP                             |                                             |                |           |
| <i>Chiroderma</i> | 151/AMNH                        |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | 268535*                         | Guiana Francesa: Paracou (212)              |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | ALP 19/AMNH                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | 268533                          | Guiana Francesa: Paracou (212)              |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 98850*                      | Guiana: Barima-Waini, Santa Cruz (217)      | JF454563       | 654       |
| <i>Chiroderma</i> |                                 | Guiana: Cuyuni-Mazaruni, Namai Creek        |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 108203                      | (221)                                       | JF454565       | 657       |

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de<br/>tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                       | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|-------------------|-------------------------------------|-----------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Guiana: Cuyuni-Mazaruni, Namai Creek    |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 108219                          | (221)                                   | JF454564       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 107111                          | Guiana: Potaro-Siparuni                 | EF080290       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 107394                          | Guiana: Potaro-Siparuni                 | EF080292       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 111628                          | Guiana: Potaro-Siparuni                 | EF080293       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 107112                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | EF080291       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 108764                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454571       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 108765                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF45457        | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 108843                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | EF080289       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 108998                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454573       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 109138                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454572       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 109175                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454569       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 109221                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454568       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 109270                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454567       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 109307                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454583       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 109308                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454582       | 651       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 109337                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454581       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 111629                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF459119       | 657       |

| <b>Táxon</b>      | <b>Número de<br/>tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                       | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|-------------------|-------------------------------------|-----------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 111754                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454580       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 111768                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454579       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 111769                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454578       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 111770                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454577       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 111788                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454576       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 111836                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454575       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 111845                          | Guiana: Potaro-Siparuni, Iwokrama (222) | JF454574       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 119167                          | Guiana: Upper Takutu-Upper Essequibo    |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Guiana: Upper Takutu-Upper Essequibo, 2 |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 119230                          | Km W Unabaiton                          | JF454586       | 656       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Guiana: Upper Takutu-Upper Essequibo,   |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 106644                          | Chodikar River                          | JF454566       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Guiana: Upper Takutu-Upper Essequibo,   |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 103214                          | Surama                                  | JF454584       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     | Guiana: Upper Takutu-Upper Essequibo,   |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 103331                          | Surama                                  | JF454585       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | TK 40390/TTU                        |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | 61154                               | Honduras: Valle, San Lorenzo (231)      |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM 96536                           | México: Campeche, X-Canhá (232)         | JF448018       | 656       |
| <i>Chiroderma</i> |                                     |                                         |                |           |
| <i>villosum</i>   | ROM FN30654<br>TN                   | México: Campeche, X-Canhá (232)         | JF447242       | 657       |
| <i>Chiroderma</i> | 1193/MZFC-M                         | México: Oaxaca, Santa María Chimalapa   |                |           |
| <i>villosum</i>   | 6584                                | (252)                                   |                | 657       |

| <b>Táxon</b>               | <b>Número de<br/>tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                              | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|----------------------------|-------------------------------------|------------------------------------------------|----------------|-----------|
|                            | TN                                  |                                                |                |           |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 1267/MZFC-M<br>6585                 | México: Oaxaca, Santa María Chimalapa<br>(252) |                | 657       |
|                            | TN                                  |                                                |                |           |
| <i>Chiroderma villosum</i> | 1276/MZFC-M<br>6586                 | México: Oaxaca, Santa María Chimalapa<br>(252) |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | MSB 82212                           | México: Veracruz, Palma de Abajo (256)         |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | MSB 311732                          | Panamá: Darién, Meteti (272)                   |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | ROM 104352                          | Panamá: Darien, P.N. Darién (273)              | JF447405       | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | ROM F38210                          | Panamá: Darien, P.N. Darién (273)              | JF447406       | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | F53875                              | Peru: Loreto                                   |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | F53970                              | Peru: Loreto                                   |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | M 1750                              | Peru: Loreto                                   |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | M 1764                              | Peru: Loreto                                   |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | ES 6/FMNH<br>174651                 | Peru: Madre de Dios, Maskoitania (323)         |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | F58726                              | Peru: Tumbes                                   |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | F 63200                             | Suriname                                       |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | F52886                              | Suriname                                       |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | F53142                              | Suriname                                       |                | 657       |
| <i>Chiroderma villosum</i> | F53740                              | Suriname                                       |                | 657       |

| <b>Táxon</b>       | <b>Número de<br/>tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>                           | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|--------------------|-------------------------------------|---------------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>Chiroderma</i>  |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>    | F54366                              | Suriname                                    |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>    | F58031                              | Suriname                                    |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  |                                     | Suriname: Brokopondo, Brownsberg Nature     |                |           |
| <i>villosum</i>    | ROM 114212                          | Park (356)                                  | JF447630       | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  |                                     | Suriname: Brokopondo, Brownsberg Nature     |                |           |
| <i>villosum</i>    | ROM 114228                          | Park (356)                                  | JF447631       | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>    | ROM 117119                          | Suriname: Sipaliwini                        | JF447629       | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  |                                     |                                             | EU09669        |           |
| <i>villosum</i>    | ROM 117375                          | Suriname: Sipaliwini                        | 7              | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  |                                     |                                             | HQ91971        |           |
| <i>villosum</i>    | ROM 120364                          | Suriname: Sipaliwini, Iconja Landing        | 7              | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  |                                     |                                             | HQ54567        |           |
| <i>villosum</i>    | ROM 120226                          | Suriname: Sipaliwini, Kushere Landing (357) | 9              | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  |                                     |                                             | HQ54544        |           |
| <i>villosum</i>    | ROM 120239                          | Suriname: Sipaliwini, Kushere Landing (357) | 5              | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  |                                     |                                             | HQ54544        |           |
| <i>villosum</i>    | ROM 120240                          | Suriname: Sipaliwini, Kushere Landing (357) | 6              | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  | TK 25205/TTU                        |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>    | 44084                               | Trinidad: St. George, Simla Research Center |                | 657       |
| <i>Chiroderma</i>  |                                     |                                             |                |           |
| <i>villosum</i>    | F 43045                             | Venezuela: Amazonas                         |                | 657       |
| <i>Mesophylla</i>  |                                     |                                             |                |           |
| <i>macconnelli</i> | ROM 106072                          | Ecuador: Napo                               |                | 657       |
| <i>Vampyressa</i>  |                                     |                                             |                |           |
| <i>pusilla</i>     | ROM 111095                          | Brasil: São Paulo, Caetetus                 |                | 657       |
| <i>Vampyriscus</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>bidens</i>      | ROM 100964                          | Guiana: Barima-Waini                        | JF456128       | 657       |
| <i>Vampyriscus</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>bidens</i>      | ROM 107204                          | Guiana: Potaro-Siparuni                     | JF456109       | 657       |
| <i>Vampyriscus</i> |                                     |                                             |                |           |
| <i>brocki</i>      | ROM 114235                          | Suriname: Brokopondo                        | JF447754       | 657       |



| <b>Táxon</b>       | <b>Número de tecido/coleção</b> | <b>Localidade</b>    | <b>GenBank</b> | <b>pb</b> |
|--------------------|---------------------------------|----------------------|----------------|-----------|
| <i>Vampyriscus</i> |                                 |                      | EU09706        |           |
| <i>brocki</i>      | ROM 117364                      | Suriname: Sipaliwini | 9              | 657       |
| <i>a</i>           |                                 |                      |                |           |

Métodos laboratoriais: o DNA genômico foi extraído de amostras de tecido de musculo esquelético ou órgãos internos, preservados em etanol, utilizando o *DNeasy Tissue Kit* (QIAGEN, Inc.) seguindo o protocolo sugerido pelo fabricante. Quatro loci foram amplificados pelo método de reação em cadeia da polimerase (PCR): os mitocondriais *citocromo c oxidase subunidade 1* (COI) e *citocromo b* (CYTB), o éxon *gene ativador da recombinação 2* (RAG2) e o intron, ligado ao cromossomo Y, *DEAD box RNA helicase Y* (DBY). Os primers utilizados são descritos em Baker et al. (2000), Clare et al. (2007) e Lim et al. (2008). A mistura da PCR foi composta de 8,92 µL de água destilada deionizada, 1,25 µL de tampão EH, 0,5 µL de cada primer a uma concentração de 10 µM, 0,28 µL de dNTP's (Invitrogen) a uma concentração de 10 mM, 0,05 µL de 1 U *Platinum Taq* polimerase (Invitrogen) e 1 µL de DNA padrão.

Os produtos da PCR foram sequenciados utilizando 4 µL e uma mistura de 11 µL composta por 3,5 µL de água destilada deionizada, 1 µL de primer, 2 µL de 5x tampão de sequenciamento 5' (Applied Biosystems), 0,5 µL BigDye® versão 3.1 (Applied Biosystems). As reações de amplificação foram conduzidas em um ciclo de 1 min a 96 °C seguido de 30 ciclos de 10 s a 96 °C, 5 s a 50 °C, 4 minutos a 60 °C e 5 minutos a 60 °C. Os produtos das reações foram purificados utilizando um protocolo de precipitação de EDTA/NaOAc/Etanol e os nucleotídeos de ambas fitas foram sequenciados em um sequenciador ABI PRISM 3730 Genetic Analyzer®, utilizando os protocolos da Applied Biosystems.

Os cromatogramas resultantes foram editados utilizando o BioEdit (Hall 1999). As sequências foram alinhadas utilizando a configuração padrão do MUSCLE (Edgar 2004). As distâncias genéticas pareadas foram calculadas para o banco de dados de COI utilizando modelo de substituição Kimura 2-parâmetros (Kumar et al. 2016).

TABELA 3. Espécimes de *Chiroderma* e do grupo externo sequenciados para as análises concatenadas. Nas colunas se encontram os números de acesso do GenBank, quando disponíveis. COI = citocromo c oxidase subunidade I; CYTB = citocromo b; RAG2 = gene ativador da recombinação 2; DBY = DEAD box RNA helicase Y.

| <b>Táxon</b>                 | <b>Voucher</b> | <b>Tecido</b> | <b>COI</b> | <b>CYTB</b> | <b>RAG2</b> | <b>DBY</b> |
|------------------------------|----------------|---------------|------------|-------------|-------------|------------|
| <i>Chiroderma doriae</i>     | TTU 99569      | TK 64800      | sim        | sim         | sim         | sim        |
|                              | ROM 44413 ou   |               |            |             |             |            |
| <i>Chiroderma doriae</i>     | 44448          | TK 16379      | sim        | AY169958    | —           | sim        |
| <i>Chiroderma gorgasi</i>    | ROM 104342     | F 38196       | sim        | sim         | sim         | —          |
| <i>Chiroderma improvisum</i> | ROM 126002     | F 59453       | sim        | —           | sim         | sim        |
| <i>Chiroderma improvisum</i> | TTU 31403      | TK 15713      | sim        | L28938      | sim         | —          |
| <i>Chiroderma salvini</i>    | FMNH 174645    | BDP 4069      | sim        | sim         | KM362058    | —          |
| <i>Chiroderma salvini</i>    | LSUMZ 25470    | M 521         | sim        | não         | sim         | sim        |
| <i>Chiroderma salvini</i>    | TTU 62462      | TK 34858b     | sim        | sim         | sim         | —          |
| <i>Chiroderma salvini</i>    | TTU 34309      | TK 9031       | sim        | sim         | sim         | sim        |
| <i>Chiroderma scopaeum</i>   | TTU 109703     | TK 148769     | sim        | sim         | sim         | —          |
| <i>Chiroderma scopaeum</i>   | TTU 110649     | TK 148371     | sim        | sim         | sim         | —          |
| <i>Chiroderma trinitatum</i> | ROM 120168     | F 52956       | HQ545629   | —           | sim         | sim        |
| <i>Chiroderma trinitatum</i> | ROM 125124     | F 58815       | sim        | —           | sim         | sim        |
| <i>Chiroderma villosum</i>   | ROM 101245     | F 35423       | JF446499   | —           | sim         | sim        |
| <i>Chiroderma villosum</i>   | ROM 105361     | F 37690       | JF448825   | —           | sim         | sim        |
| <i>Chiroderma villosum</i>   | ROM 104352     | F 38209       | JF447405   | —           | sim         | sim        |
| <i>Chiroderma villosum</i>   | ROM 108219     | F 43260       | JF454564   | —           | sim         | sim        |
| <i>Chiroderma villosum</i>   | ROM 120239     | F 53027       | HQ545445   | —           | sim         | sim        |
| <i>Vampyressa thyone</i>     | Não localizado | TK 70533      | —          | AY157050    | AF316493    | —          |
| <i>Vampyriscus bidens</i>    | Não localizado | TK 55322      | —          | AY157045    | AF316492    | —          |
| <i>Vampyriscus brocki</i>    | ROM 112094     | TK 11496      | JF448145   | AY157043    | —           | —          |

Análises filogenéticas: Os modelos de substituição de nucleotídeos que melhor se ajustaram aos dados, assim como o melhor esquema de particionamento foram selecionados utilizando o

critério de informação Bayesiano (BIC), utilizando um algoritmo de busca *greedy* implementado no PartitionFinder2 (Lanfear et al. 2016).

As análises filogenéticas foram realizadas utilizando máxima verossimilhança e inferência bayesiana. A matriz contendo as sequências parciais do marcador mitocondrial *citocromo c subunidade 1* (COI) contou com 252 indivíduos de *Chiroderma*, além de 6 do grupo externo (TABELA 2). Duas análises concatenadas foram realizadas, uma contendo os 4 marcadores utilizados nesse estudo e outra contendo apenas os marcadores COI, RAG2 e DBY, já que muitos indivíduos sequenciados para os marcadores nucleares não possuíam sequências para o CYTB e esse gene possui um modo de herança similar ao COI. A análise incluindo apenas três genes também contou com uma versão reduzida das sequências de RAG2 e de DBY. Parte das sequências dos dois marcadores foram removidas devido ao grande número de indivíduos que apresentavam regiões incompletas após o alinhamento. Desse modo, o comprimento máximo do RAG2 passou de 876 pares de base a 840, e o do DBY passou de 484 a 460 pares de base.

As análises de inferência Bayesiana foram conduzidas no MrBayes v.3.2.6 (Ronquist et al. 2012). Para as três análises, i.e., a análise contendo apenas as sequências de COI, a análise com 3 marcadores e a análise com 4 marcadores, foram utilizados os esquemas de particionamento sugeridos pelo PartitionFinder2. Em todas as inferências filogenéticas, duas análises independentes de Markov Chain Monte Carlo (MCMC) foram rodadas por 30.000.000 gerações cada e amostrando a cada 2.000 gerações. Utilizamos quatro cadeias independentes e um *burn-in* de 25%.

Duas análises filogenéticas utilizando máxima verossimilhança foram conduzidas no IQ-TREE, implementado na plataforma online W-IQ-TREE (Nguyen et al. 2014; Trifinopoulos et al. 2016). Uma análise incluiu apenas as sequências de COI e a outra incluiu os mesmos 3 marcadores utilizados na análise de inferência Bayesiana (COI, RAG2 e DBY). Os esquemas de particionamento foram utilizados em ambas as análises (Chernomor et al. 2016). O suporte de ramo estimado foi o *ultrafast bootstrap*, conforme implementado no IQ-TREE, a partir de 1.000 réplicas (Hoang et al. 2017).

A delimitação das espécies putativas foi inferida com base nas sequências de COI utilizando o algoritmo *Multi-rate Poisson Tree Process* (mPTP), conforme implementado em Kapli et al. (2017). Esse método de delimitação de espécies com base na teoria da coalescência utiliza árvores de genes enraizadas e não ultramétricas e algoritmos heurísticos para inferir

eventos de especiação com base no número de substituições nucleotídicas (Zhang et al. 2013; Kapli et al. 2017). A árvore utilizada na delimitação foi a estimada no MrBayes, incluindo apenas haplótipos únicos (155 terminais). Para inferir o suporte das delimitações, foi realizada uma análise MCMC com 1.000.000 gerações.

As análises realizadas nos softwares MrBayes e PartitionFinder2 foram feitas na plataforma online CIPRES Science Gateway (Miller et al. 2010). Para plotar os cladogramas, utilizei os pacotes do R Ape (Paradis et al. 2004) e Phytools (Revell 2012).

#### ANÁLISES MORFOLÓGICAS

Examinei um total de 1.063 espécimes de *Chiroderma*. Caracteres externos (pelagem e integumento) e osteológicos foram baseados em Handley (1966a), Velazco (2005), Tavares (2008) e Tavares et al. (2014). As medidas craniais, dentárias e externas foram aferidas com um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm. A estatística descritiva (média, máximo, mínimo e desvio padrão) foi calculada para amostra. Quando presente na etiqueta ou nos catálogos de coleção, a massa (em gramas), comprimento total (TL), do pé (HF), da orelha (E) e da tibia foram anotados, mas tais valores não foram utilizados nas análises estatísticas, apenas para a estatística descritiva. As análises estatísticas foram realizadas no SPSS 19, para Windows e no Past3 (Hammer et al. 2001).

As seguintes medidas foram aferidas (fig. 3):

Comprimento do antebraço (FA): distância entre a extremidade distal do olecrano ao pulso (incluindo os carpais), medido com a asa dobrada.

Comprimento do crânio (GLS): distância entre o ponto mais caudal da região occipital e o extremo rostral da pré-maxila, excluindo os incisivos superiores.

Comprimento côndilo-incisivo (CIL): distância entre o ponto mais caudal do côndilo occipital e a face labial dos incisivos superiores.

Comprimento côndilo-canino (CCL): distância entre o ponto mais caudal do côndilo occipital e a face labial do canino superior.

Largura pós-orbital (PB): menor largura medida na região da constrição pós-orbital

Largura da caixa craniana (BB): maior largura da caixa craniana, medida na porção mais globular e excluindo os processos paraoccipitais e mastoides.

Largura entre os processos mastoides (MB): maior largura, medida entre os pontos dos processos mastoides dispostos mais lateralmente.

Largura entre os arcos zigomáticos (ZB): maior largura, medida entre os pontos mais laterais do arco zigomático.

Comprimento da série de dentes maxilares (MTRL): distância entre a face mesial do canino superior e a face distal do segundo molar superior.

Distância entre os caninos superiores (C-C): distância tomada entre as faces labiais dos caninos superiores direito e esquerdo.

Distância entre os primeiros molares superiores (M1-M1): distância entre as faces labiais dos primeiros molares superiores direito e esquerdo.

Distância entre os segundos molares superiores (M2-M2): distância entre as faces labiais dos segundos molares superiores direito e esquerdo.

Comprimento do osso dentário (DENL): distância entre o ponto mais caudal do côndilo mandibular e o ponto mais rostral do dentário.

Comprimento da série de dentes mandibulares (MANDL): distância medida a partir da face distal do segundo molar inferior e a face mesial do canino inferior.

Distância entre o coronóide e angular (CAL): distância entre o ponto mais dorsal do processo coronóide e o ponto mais ventral do processo angular.

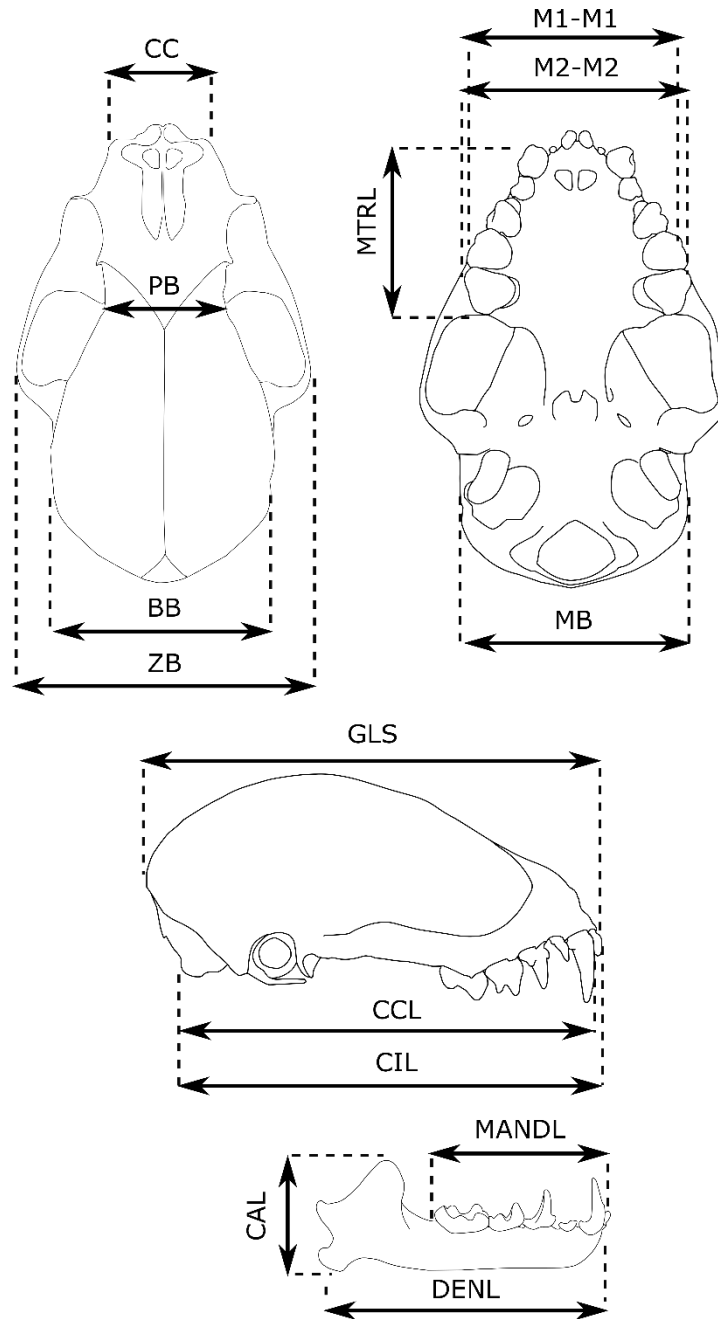


FIGURA 3. Desenho esquemático de um crânio de *Chiroderma villosum* adulto, baseado no espécime AMNH 235314, mostrando os limites das medidas crânio-dentárias aferidas.

Apenas indivíduos adultos foram utilizados nas análises. Os espécimes foram classificados como “adultos” com base na observação de epífises completamente fusionadas dos ossos longos do braço e antebraço e também metacarpos e falanges (Pine 1972).

#### Análises morfométricas:

A ocorrência de dimorfismo sexual em *Chiroderma* foi testada em séries com mais de 5 indivíduos do mesmo sexo, coletados em uma da mesma localidade e/ou de localidades próximas. Análises de componentes principais (PCA) foram realizadas para cada um desses conjuntos de amostras e o PC1 foi extraído. Posteriormente, utilizei testes-t para comparar os valores do PC1 de machos e fêmeas.

Para verificar a ocorrência de agrupamentos no morfoespaço entre os indivíduos de diferentes espécies de *Chiroderma*, as medidas lineares foram convertidas para escala logarítmica e os componentes principais foram extraídos de uma matriz de variância-covariância. Devido ao baixo número de espécimes medidos para as variáveis C-C e FA, as mesmas não foram incluídas na análise de componentes principais, apenas nos cálculos de estatísticas descritivas.

#### Variação geográfica em *C. doriae*:

A fim de analisar a possível correlação entre a morfologia de *C. doriae* e as características abióticas ao longo de sua distribuição, foram extraídas 19 variáveis, todas relacionadas à temperatura e precipitação, do banco de dados Worldclim (Hijmans et al. 2005; <https://www.worldclim.org/bioclیم>). A latitude também foi extraída dos pontos de coleta de *C. doriae* e utilizada na análise.

As variáveis climáticas e morfométricas foram convertidas para escala logarítmica e foram realizadas duas análises de componentes principais. A primeira PCA incluiu as 19 variáveis climáticas e a latitude e a segunda incluiu as 13 variáveis morfométricas. O primeiro componente (PC1) foi extraído de ambas análises e foram comparados utilizando a correlação de Pearson.

## Resultados

### Análises das sequências de citocromo c subunidade 1

Foram obtidas sequências do marcador citocromo c subunidade 1 de 252 indivíduos de *Chiroderma*. O comprimento das sequências variou entre 539 a 657 pares de base. O melhor esquema de particionamento para esse conjunto de dados implementa um modelo de substituição de nucleotídeo para cada posição do códon. Para a primeira posição o modelo selecionado foi o K80 + I, para a segunda, o F81 e para a terceira, o GTR + Gamma. As análises recuperaram um alto suporte para o monofiletismo de *Chiroderma* e para as duas espécies de *Vampyriscus* que constituíam parte do grupo externo. Sete espécies foram sugeridas de acordo com o teste de delimitação de espécies (mPTP), as quais coincidem com nós altamente suportados nas análises filogenéticas (figs. 4, 5). Com base nos dados fenotípicos sobrepostos aos resultados das análises moleculares, reconhecemos sete espécies, duas delas politípicas, em *Chiroderma*. Todos os táxons reconhecidos aqui possuem nomes disponíveis.



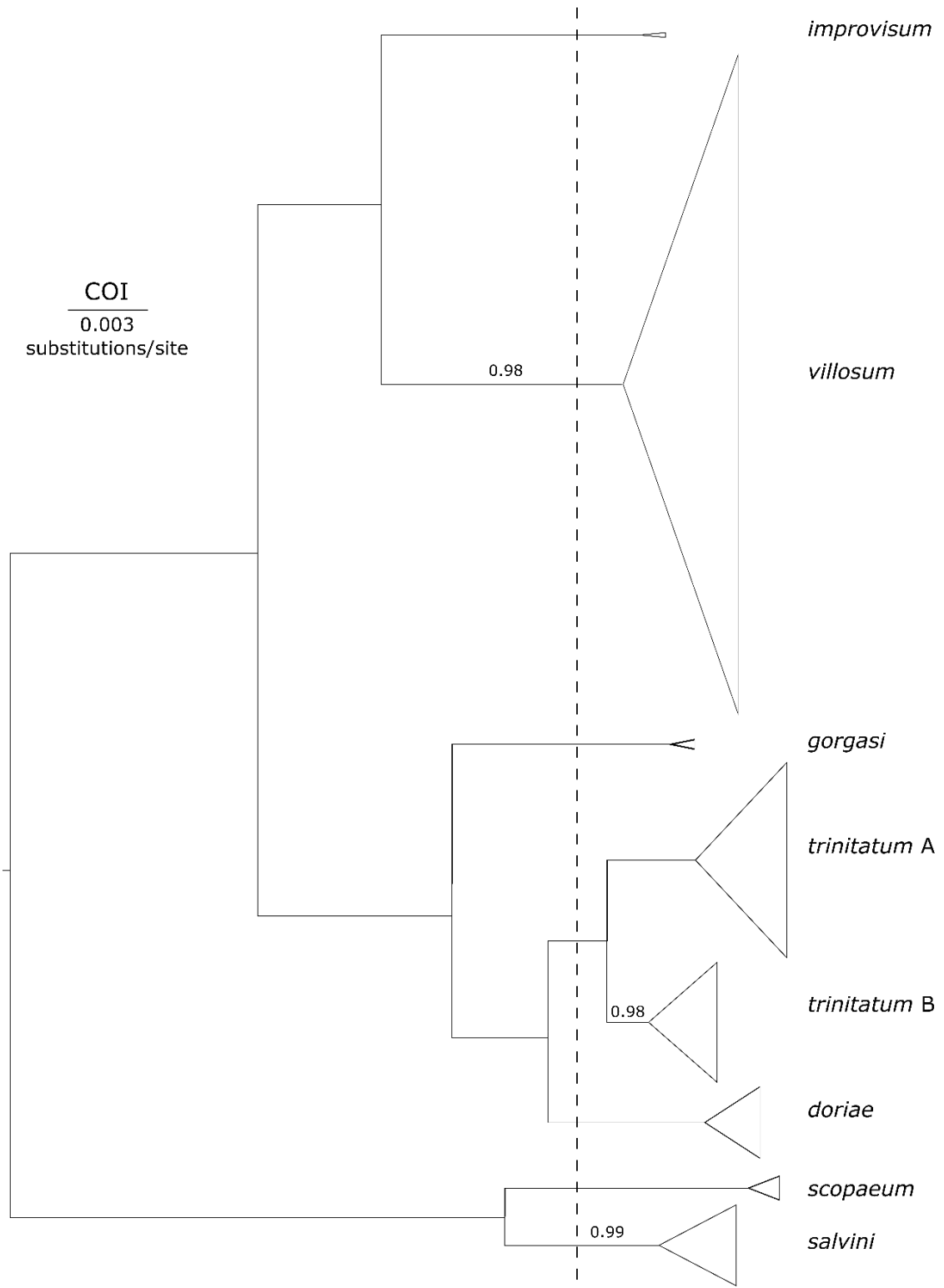


FIGURA 4. Filogenia Bayesiana obtida da análise de seqüências de citocromo c subunidade 1 (COI) de *Chiroderma*. O diagrama apresentado representa a árvore MCC (*Maximum Clade Credibility*) sumarizando 22.501 filogenias moleculares. A linha tracejada vertical indica o limiar entre os processos de árvore de Poisson (PTP) entre espécies e os PTP intra-espécie. O comprimento das bases dos triângulos são proporcionais ao tamanho da amostra de cada clado. Os valores da probabilidade posterior menores que 1.0 são mostrados nos ramos correspondentes.

As análises filogenéticas, de inferência Bayesiana (IB) e de máxima verossimilhança (MV) resultaram em topologias semelhantes, consistentemente recuperando três clados, um contendo (*salvini* + *scopaeum*), um clado (*improvisum* + *villosum*) e um terceiro contendo (*doriae* + *gorgasi* + *trinitatum*). Diferente da análise de IB, na análise de MV o clado (*salvini* + *scopaeum*) foi recuperado como irmão do clado (*improvisum* + *villosum*), com baixo suporte (UFBoot = 79%) (fig. 4, apêndice 2). Outra diferença entre as duas análises foi que os nós suportando as linhagens *salvini* e *scopaeum* não foram recuperados na filogenia estimada utilizando MV, embora o nó que contenha as duas espécies putativas tenha recebido alto valor de suporte (UFBoot = 97%). Ainda na análise de MV, *improvisum* inseriu-se dentro do clado *villosum*, mas os nós levando a essa topologia possuem baixo suporte (UFBoot < 75%).

Ambas as análises recuperaram um clado com alto suporte (probabilidade posterior ou PP = 1, UFBoot = 97%) contendo dois haplogrupos (não recuperados na MV), um distribuído no oeste do México e na América Central, que corresponde a *C. scopaeum* e outro distribuído do leste do México até a América do Sul, que identifiquei como *C. salvini* (fig. 4). O grupo irmão desse clado contém as demais espécies de *Chiroderma*: um clado contendo dois haplogrupos (PP = 1, UFBoot = 96%), um amplamente distribuído e outro endêmico das Antilhas, que atribuo a *C. villosum* e *C. improvisum*, respectivamente. Como grupo-irmão desse clado está um nó com três haplogrupos (PP = 1, UFBoot = 79%), sendo um transandino (*sensu* Haffer 1967) identificado aqui como *C. gorgasi*, que é grupo-irmão do clado contendo um haplogrupo do leste da América do Sul, identificado como *C. doriae*, e outro amazônico e do escudo das Guianas, identificado como *C. trinitatum*. Uma única amostra identificada com base em características morfológicas como pertencente a espécie *Chiroderma vizottoi* Taddei & Lim (2010) inseriu-se no clado identificado como *C. doriae*. A distância genética média (%) pareada entre as espécies putativas variou de 2,5% (entre *C. doriae* e *C. trinitatum*) a 11,6% (entre *C. doriae* e *C. scopaeum*) (tabela 4). Dentro das espécies putativas, a distância genética média variou de 0,2% (*C. improvisum*) a 1,17% (*C. villosum*) (tabela 4).

TABELA 4. Distâncias genéticas pareadas não-corrigidas (porcentagem) da divergência entre as sequências de COI entre as espécies putativas de *Chiroderma*. Em negrito são apresentadas as porcentagens da distância genética intra-específica.

|                   | <i>salvini</i> | <i>scopaeum</i> | <i>doriae</i> | <i>trinitatum</i> | <i>gorgasi</i> | <i>improvisum</i> | <i>villosum</i> |
|-------------------|----------------|-----------------|---------------|-------------------|----------------|-------------------|-----------------|
| <i>salvini</i>    | <b>0,39</b>    |                 |               |                   |                |                   |                 |
| <i>scopaeum</i>   | 4,25           | <b>0,68</b>     |               |                   |                |                   |                 |
| <i>doriae</i>     | 11,05          | 11,59           | <b>0,49</b>   |                   |                |                   |                 |
| <i>trinitatum</i> | 11,28          | 11,43           | 2,52          | <b>0,67</b>       |                |                   |                 |
| <i>gorgasi</i>    | 10,2           | 10,54           | 3,88          | 3,96              | <b>1,04</b>    |                   |                 |
| <i>improvisum</i> | 10,06          | 9,97            | 6,96          | 6,73              | 6,00           | <b>0,22</b>       |                 |
| <i>villosum</i>   | 9,67           | 9,57            | 7,38          | 7,16              | 6,36           | 4,19              | <b>1,17</b>     |

#### Análises genéticas concatenadas

O alinhamento concatenado de 3 marcadores teve um comprimento de 1957 pares de base (pb), incluindo 657 pb do COI, 840 pb do RAG2 e 460 pb do DBY. A análise concatenada incluindo 4 marcadores teve um comprimento final de 3157 pb, incluindo 657 pb do COI, 1140 pb do CYTB, 876 pb do RAG2 e 484 do DBY. Os esquemas de particionamento utilizados em cada análise são apresentados na tabela 5.

As topologias resultantes da análise de IB e MV utilizando 3 marcadores foram similares entre si e em geral concordantes com a topologia obtida somente pelo COI, porém os suportes para cada ramo foram diferentes (fig. 5, apêndice 3). Ambas as análises recuperam o clado contendo *salvini* e *scopaeum* como o grupo-irmão das demais espécies. Na análise de IB, os dois indivíduos de *improvisum* inserem-se no clado *villosum*, mas o nó não tem alto suporte (PP = 0.79), enquanto que na análise de MV, as duas espécies são reciprocamente monofiléticas, embora não haja suporte para o monofiletismo de *villosum* (UFBoot = 70%). Diferente das análises incluindo somente o COI, o clado (*doriae* + *trinitatum*) foi recuperado com baixo suporte (PP = 0.87, UFBoot = 76%).

TABELA 5. Esquemas de particionamento e modelos de substituição para os dois conjuntos de dados de marcadores concatenados. COI = citocromo c subunidade 1, CYTB = citocromo b, RAG2 = gene ativador da recombinação 2, DBY = DEAD box RNA helicase Y.

| Conjunto de dados<br>(número da partição) | Partição                                            | Modelo |
|-------------------------------------------|-----------------------------------------------------|--------|
| 3 genes (1)                               | COI (posição 1), RAG2 (posição 2)                   | K80+I  |
| 3 genes (2)                               | COI (posição 2)                                     | F81+I  |
| 3 genes (3)                               | COI (posição 3)                                     | GTR+G  |
| 3 genes (4)                               | RAG2 (posição 1), RAG2 (posição 3)                  | HKY+I  |
| 3 genes (5)                               | DBY                                                 | JC+I   |
| 4 genes (1)                               | COI (posição 1), CYTB (posição 1), RAG2 (posição 2) | K80+I  |
| 4 genes (2)                               | COI (posição 2), CYT (posição 2)                    | F81    |
| 4 genes (3)                               | COI (posição 3)                                     | GTR+G  |
| 4 genes (4)                               | CYTB (posição 3)                                    | HKY    |
| 4 genes (5)                               | RAG2 (posição 1), RAG2 (posição 3)                  | F81+I  |

A análise de IB incluindo os 4 marcadores também recuperou os três principais clados de *Chiroderma* identificados nas demais análises, i.e., (*salvini* + *scopaeum*), (*improvisum* + *villosum*) e (*doriae* + *gorgasi* + *trinitatum*). Porém, a relação entre os três clados diferiu. Na análise, o clado (*improvisum* + *villosum*) saiu como grupo-irmão das demais espécies, mas o suporte para o clado contendo as demais espécies foi baixo (PP = 0.64). O clado contendo *villosum* e *improvisum* foi recuperado com baixo suporte (PP = 0.79) e, assim como na análise de 3 marcadores, os dois espécimes de *improvisum* se inseriram dentro de *villosum*. O clado (*doriae* + *trinitatum*) foi altamente suportado (PP = 0.99), porém *trinitatum* apresentou-se parafilético, com o único indivíduo de *doriae* agrupando-se com um dos dois *trinitatum* analisados, mas com baixo suporte (PP = 0.59).

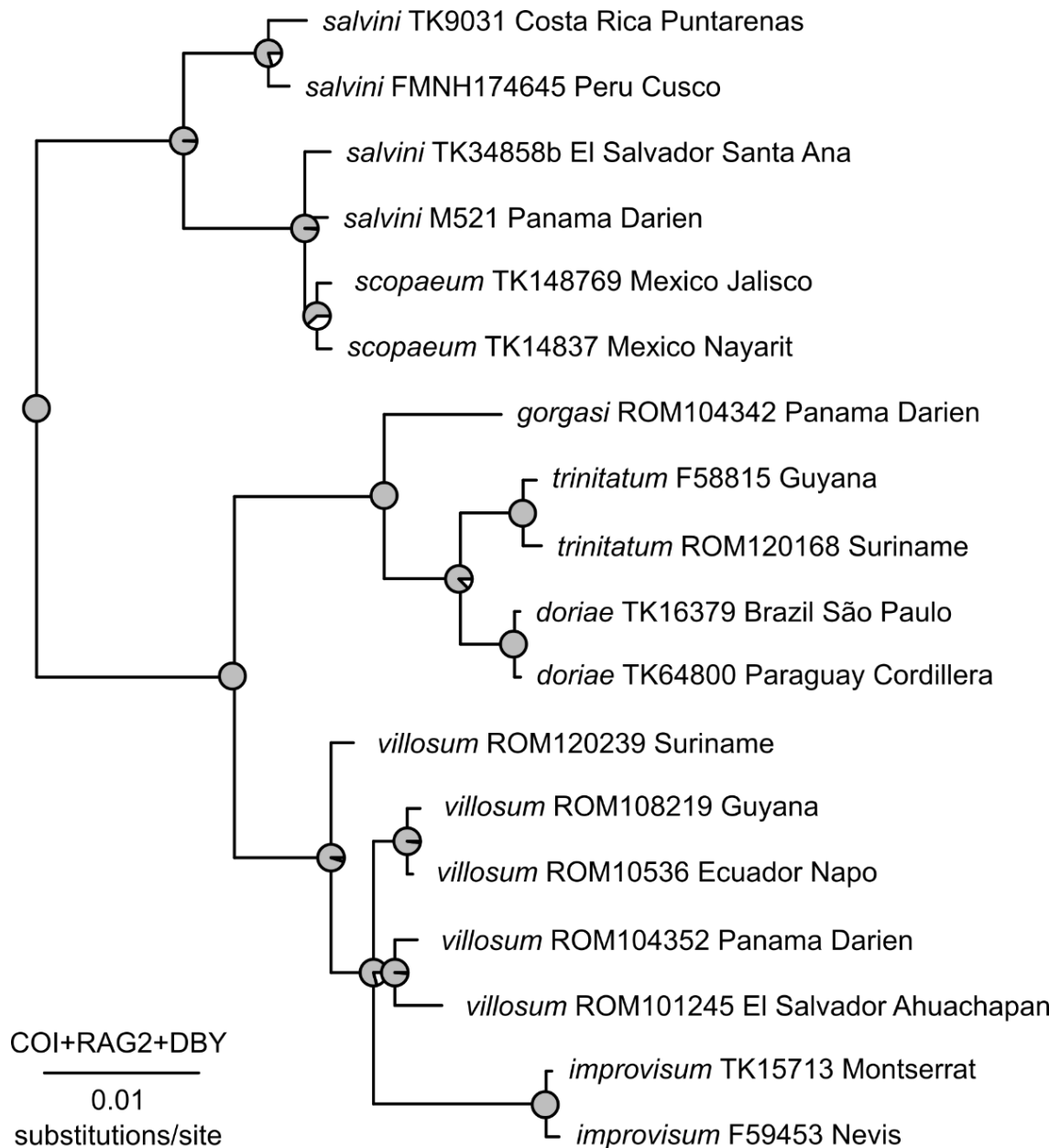


FIGURA 5. Filogenia de *Chiroderma* obtida da análise de inferência Bayesiana de sequências parciais dos marcadores citocromo c subunidade 1, gene ativador da recombinação 2 e DEAD box RNA helicase Y. Árvore MCC (*Maximum Clade Credibility*) sumarizando 15.002 filogenias moleculares. Os gráficos de pizza nos nós indicam a probabilidade posterior (PP) dos mesmos. (círculo totalmente cinza PP = 1).

#### Análises morfológicas

Séries suficientemente grandes para verificar o dimorfismo sexual foram obtidas de todas espécies exceto *C. improvisum*. Para *C. villosum*, analisei séries representativas do Panamá, da Amazônia venezuelana e do sudeste do Brasil. Na maioria da amostra analisada, as fêmeas possuem o tamanho maior em média, mas a diferença em relação aos machos não é

significativa (apêndice 4). Em apenas uma das amostras, a série de *C. villosum* da Venezuela, as fêmeas foram significativamente maiores que os machos, com a amplitude de 95% do intervalo de confiança não se sobrepondo entre os sexos (apêndice 4). Considero, portanto, que não há dimorfismo sexual significativo em *Chiroderma* e por esse motivo, machos e fêmeas foram analisados conjuntamente.

Comparei medidas de 839 espécimes pertencentes às sete espécies sugeridas pela análise de coalescência por meio de uma PCA baseada nas 13 variáveis morfométricas descritas acima. O primeiro componente (PC1) foi responsável por 94.1% da variação observada e o segundo componente (PC2) foi responsável por 2%, sugerindo que as espécies se diferenciam principalmente ao longo do eixo do tamanho (tabela 6). As duas menores espécies putativas, *C. gorgasi* e *C. trinitatum* se agruparam, com grande sobreposição, na extremidade menor do eixo do PC1 (fig. 6). As maiores espécies, *C. doriae* e *C. improvisum* ficaram na extremidade maior do PC1.

TABELA 6. Cargas (*loadings*) dos dois primeiros componentes principais (PC1, PC2) da análise de componentes principais de espécimes de *Chiroderma*.

| <b>Medidas</b> | <b>PC 1</b> | <b>PC 2</b> |
|----------------|-------------|-------------|
| <b>GLS</b>     | 0,249       | 0,073       |
| <b>CIL</b>     | 0,279       | 0,066       |
| <b>CCL</b>     | 0,283       | 0,042       |
| <b>PB</b>      | 0,169       | 0,173       |
| <b>BB</b>      | 0,198       | 0,080       |
| <b>MB</b>      | 0,222       | -0,066      |
| <b>ZB</b>      | 0,270       | 0,008       |
| <b>MTRL</b>    | 0,328       | 0,159       |
| <b>M1-M1</b>   | 0,288       | 0,126       |
| <b>M2-M2</b>   | 0,282       | 0,098       |
| <b>MANDL</b>   | 0,342       | 0,249       |
| <b>DENL</b>    | 0,306       | 0,064       |
| <b>CAL</b>     | 0,331       | -0,912      |

Os resultados das análises de componentes principais realizadas entre pares selecionados de espécies são apresentados e discutidos na seção de taxonomia, assim como as características fenotípicas qualitativas relevantes para cada espécie discutida neste estudo.

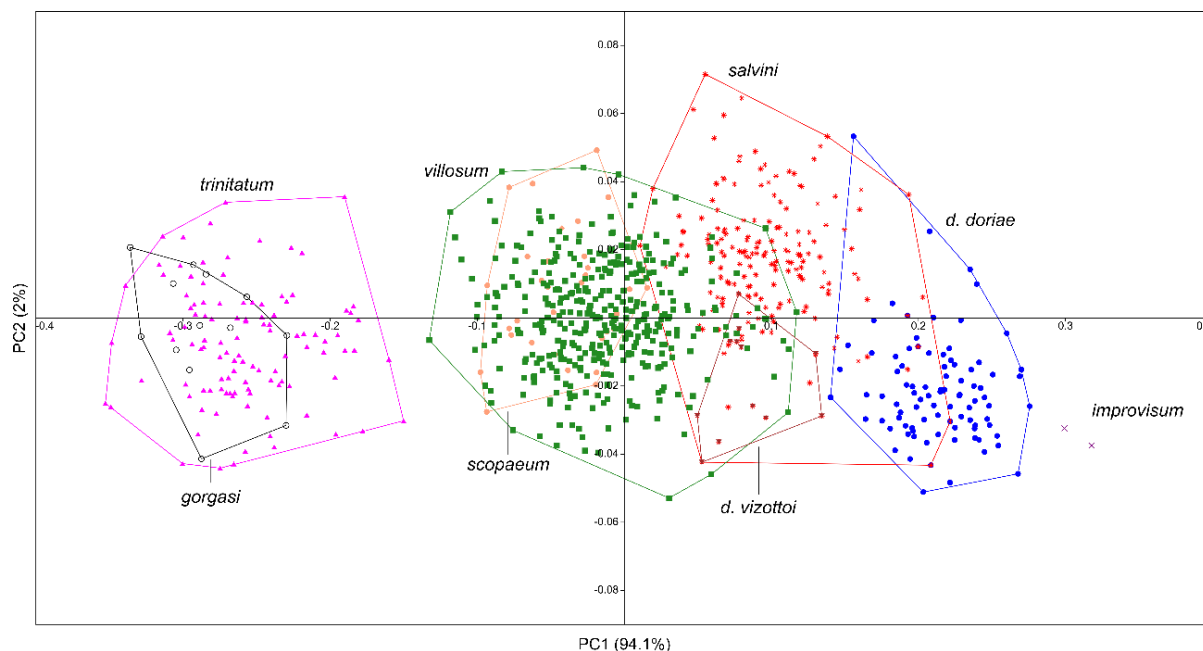


FIGURA 6. Dispersão do primeiro e segundo componentes principais (PC1, PC2) extraídos de 13 medidas crânio-dentárias de 839 espécimes de *Chiroderma*.

## Discussão

A especiação é um processo contínuo e dependendo do estágio em que se encontra, a aplicação de diferentes conceitos irá resultar em números diferentes de espécies (de Queiroz 2007). No entanto, a despeito do conceito adotado, a maioria dos taxonomistas concorda que espécies correspondem a linhagens evolutivas distintas (Simpson 1961; Wiley 1978; Mayden 1999; de Queiroz 2005). Tais linhagens podem ser identificadas com base em, mas não se restringindo a, monofiletismo recíproco e características morfológicas e ecológicas diagnósticas (Gutiérrez e Garbino 2018).

Deste modo, entendo que os testes de “delimitação de espécies” com base na teoria da coalescência são úteis no sentido de identificar estruturação populacional, que pode ou não corresponder a processos de especiação (Sukumaran e Knowles 2017). Portanto, além da evidência genética e dos métodos coalescentes, neste estudo o reconhecimento de espécies foi corroborado pela morfologia, ecologia e distribuição geográfica. Nesta seção, como um prelúdio da taxonomia formal das espécies, apresento brevemente a lógica que segui para delinear e reconhecer as espécies neste estudo.

*Chiroderma doriae*: compõe um haplogrupo com forte suporte molecular, corroborado por caracteres morfológicos que claramente distinguem a espécie dos seus congêneres. Ocorre em simpatria somente com a espécie filogeneticamente distante *C. villosum* (tabela 7). Diferente da composição atual de *C. doriae*, o arranjo proposto neste estudo inclui *vizottoi* Taddei & Lim, 2010 um táxon antes considerado endêmico da Caatinga (Carmignotto e Astúa 2017), que aqui classifico como subespécie de *C. doriae*, por ser fenotipicamente e geograficamente distinto, mas ser geneticamente indistinguível das demais populações de *C. doriae*.

*Chiroderma improvisum*: é a maior espécie do gênero, facilmente diagnosticada pelo seu tamanho, por características crânio-dentárias e de pelagem. É também o único *Chiroderma* distribuído nas Pequenas Antilhas, não ocorrendo, portanto, em simpatria com nenhuma outra espécie (tabela 7).

*Chiroderma villosum*: consiste em um haplogrupo com alto suporte e claramente identificado com base em caracteres morfológicos, embora seja a espécie com variação individual e geográfica mais marcante. Considero a subespécie *C. villosum jesupi* como válida devido à existência de um haplótipo exclusivo da região transandina. O nome *isthmicum* de Miller (1912) é um sinônimo júnior de *jesupi*.

### O complexo *salvini*

As análises morfológicas, conforme descritas na seção a seguir, sugerem um táxon de *Chiroderma* exclusivo do oeste/noroeste do México acima do istmo de Tehuantepec. O nome disponível mais antigo para essa linhagem seria *scopaeum* de Handley, 1966. As análises de DNA mitocondrial recuperam um haplogrupo do oeste México distinto da maioria dos indivíduos da América Central e do Sul aqui identificados morfológicamente como *salvini*, corroborando em parte o resultado morfológico. No entanto, três indivíduos, da Guatemala, El Salvador e Panamá, fenotipicamente semelhantes a *salvini*, estão inseridos no clado do México. Na seção de taxonomia tratando especificamente de *scopaeum*, discuto as implicações desse resultado que sugere um *salvini* parafilético caso *scopaeum* seja reconhecido como espécie.

*Chiroderma salvini*: o clado contendo indivíduos da Costa Rica, Panamá, Bolívia, Peru e Venezuela foi robustamente suportado pelo DNA mitocondrial, morfologia e distribuição geográfica. O táxon morfológicamente mais semelhante a *C. salvini* é *C. villosum*, do qual a espécie pode ser distinguida por uma série de características qualitativas e pelo tamanho maior.



Ocorre em simpatria com *C. gorgasi*, *C. trinitatum*, *C. v. jesupi*, *C. v. villosum* e possui uma provável área de contato com *C. scopaeum* no estado de Veracruz, leste do México (tabela 7).

*Chiroderma scopaeum*: o haplogrupo recuperado contendo indivíduos do México, Guatemala, El Salvador e Panamá teve alto suporte nas análises filogenéticas. Contudo, os espécimes do oeste do México são morfologicamente distintos dos espécimes da América Central presentes no mesmo clado. Consideramos a espécie válida e restrita ao oeste/noroeste do México.

### O complexo *trinitatum*

O seguinte par de espécies é reconhecido neste estudo. Ambas compõem as menores espécies de *Chiroderma* e são claramente distinguíveis das espécies maiores pelo tamanho e características crânio-dentárias e de pelagem. No entanto, as duas espécies são fenotipicamente muito similares entre si. Nas análises moleculares, um haplogrupo de *Chiroderma* pequenos da região cisandina é altamente suportado como grupo-irmão do clado correspondente a *C. doriae* e um haplogrupo de *Chiroderma* pequenos transandinos é grupo irmão deste clado. Frente a esse cenário de um *C. trinitatum* parafilético, uma das opções seria sinonimizar todas as espécies em um único nome, que seria *C. doriae* Thomas, 1891, com três subespécies: *C. d. doriae*, *C. d. trinitatum* e *C. d. gorgasi*. Dada a significativa diferença fenotípica entre *C. doriae* e as demais espécies, optei por reconhecer *gorgasi* e *trinitatum* como espécies distintas, tendo em mente que as duas são claramente distinguíveis apenas com base em sequências de DNA.

*Chiroderma gorgasi*: aplicamos aqui o nome *gorgasi* de Handley, 1960 para as populações transandinas de *Chiroderma* pequenos. O nome *gorgasi* já foi utilizado como subespécie de *C. trinitatum* por alguns autores (Barriga-Bonilla 1965; Jones and Carter 1976; Gardner 2008a). Como mencionado acima, a espécie não é claramente diagnosticável de *C. trinitatum*, com base em caracteres morfológicos. Ocorre em simpatria com *C. salvini* e *C. v. jesupi* (tabela 7).

*Chiroderma trinitatum*: consiste em um haplogrupo altamente suportado de *Chiroderma* pequenos do escudo das Guianas e da bacia amazônica. A espécie não é facilmente diagnosticada de *gorgasi* com base em caracteres morfológicos. Ocorre em simpatria com *C. salvini* e *C. v. villosum* (tabela 7).

TABELA 7. Relações geográficas entre as espécies de *Chiroderma*.

|                   | <i>doriae</i>     | <i>gorgasi</i>    | <i>improvisum</i> | <i>salvini</i>    | <i>scopaeum</i>   | <i>trinitatum</i> | <i>villosum</i> |
|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------|
| <i>doriae</i>     | —                 |                   |                   |                   |                   |                   |                 |
| <i>gorgasi</i>    | alopátrico        | —                 |                   |                   |                   |                   |                 |
| <i>improvisum</i> | alopátrico        | alopátrico        | —                 |                   |                   |                   |                 |
| <i>salvini</i>    | alopátrico        | <b>simpátrico</b> | alopátrico        | —                 |                   |                   |                 |
| <i>scopaeum</i>   | alopátrico        | alopátrico        | alopátrico        | <b>simpátrico</b> | —                 |                   |                 |
| <i>trinitatum</i> | alopátrico        | alopátrico        | alopátrico        | <b>simpátrico</b> | alopátrico        | —                 |                 |
| <i>villosum</i>   | <b>simpátrico</b> | <b>simpátrico</b> | alopátrico        | <b>simpátrico</b> | <b>simpátrico</b> | <b>simpátrico</b> | —               |

### Taxonomia

FAMÍLIA PHYLLOSTOMIDAE GRAY, 1825

SUBFAMÍLIA STENODERMATINAE GERVAIS, 1856

TRIBO STENODERMATINI GERVAIS, 1856

SUBTRIBO VAMPYRESSINA BAKER ET AL. 2016

Gênero *Chiroderma* W. Peters, 1860

SINÔNIMOS:

*Chiroderma* W. Peters, 1860: 747. Espécie-tipo *Chiroderma villosum* W. Peters, 1860, por monotipia.

*Mimetops* Gray, 1866: 117. Listado como sinônimo de *Chiroderma*, sendo, portanto, um *nomen nudum*.

*Chirodesma* Thenius, 1989: 113 (não visto). Grafia incorreta de *Chiroderma* W. Peters, 1860.

DISTRIBUIÇÃO: *Chiroderma* ocorre no oeste, noroeste, sudoeste, leste e sul do México, na América Central (Guatemala, Belize, Honduras, El Salvador, Nicarágua, Costa Rica e Panamá),

nas Pequenas Antilhas (Guadalupe, Monserrate, São Cristóvão e Nevis), na Venezuela, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Trindade e Tobago, Colômbia, Equador, Peru, Bolívia, Paraguai e Brasil (em todos estados exceto no Rio Grande do Sul). (fig. 7).

DIAGNOSE: *Chiroderma* é um gênero de morcegos frugívoros e granívoros de pequeno a grande porte (comprimento total da cabeça e corpo 50–93 mm, comprimento do antebraço 34–58 mm, massa corporal 11–42 g; tabelas 8 e 9). A pelagem é densa, com pelos-guarda longos, destacando-se acima da pelagem que cobre o corpo e especialmente conspícuos na região cefálica. A pelagem dorsal varia do bege claro ao castanho escuro ou cinza escuro e cada pelo, individualmente, tem três bandas claramente definidas, sendo a banda do meio sempre mais comprida e mais clara que as bandas basal e a distal. A pelagem ventral varia de tons de cinza plúmbeo a cinza claro. Uma listra mediana dorsal é presente e conspícua na maioria das espécies, podendo estar ausente em *C. villosum*. A listra dorsal, quando presente, inicia-se na região interescapular e estende-se até a extremidade posterior do animal. Quatro listras faciais estão presentes na maioria dos indivíduos, podendo ser brancas, bem aparentes e largas ou escuras e estreitas. A lança da folha nasal apresenta a extremidade distal simples ou bífida. A ferradura da folha nasal tem as margens livres ao longo de toda a sua extensão. As orelhas são relativamente pequenas e arredondadas. Cerca de  $\frac{2}{3}$  proximais da superfície dorsal do antebraço são densamente cobertos de pelo. As membranas alares, incluindo propatágio, quiropatágio, plágiopatágio, e uropatágio são escuras e opacas, exceto a membrana entre os dígitos II e III, o dactilopatágio minus, que é translúcida. O uropatágio é relativamente bem desenvolvido, estendendo-se posteriormente ao nível dos joelhos, e dorsalmente coberto de pelos nos  $\frac{2}{3}$  proximais. O plágiopatágio insere-se na altura do metatarso. Cauda ausente. O calcar (prolongamento do calcâneo) é menor que o pé.

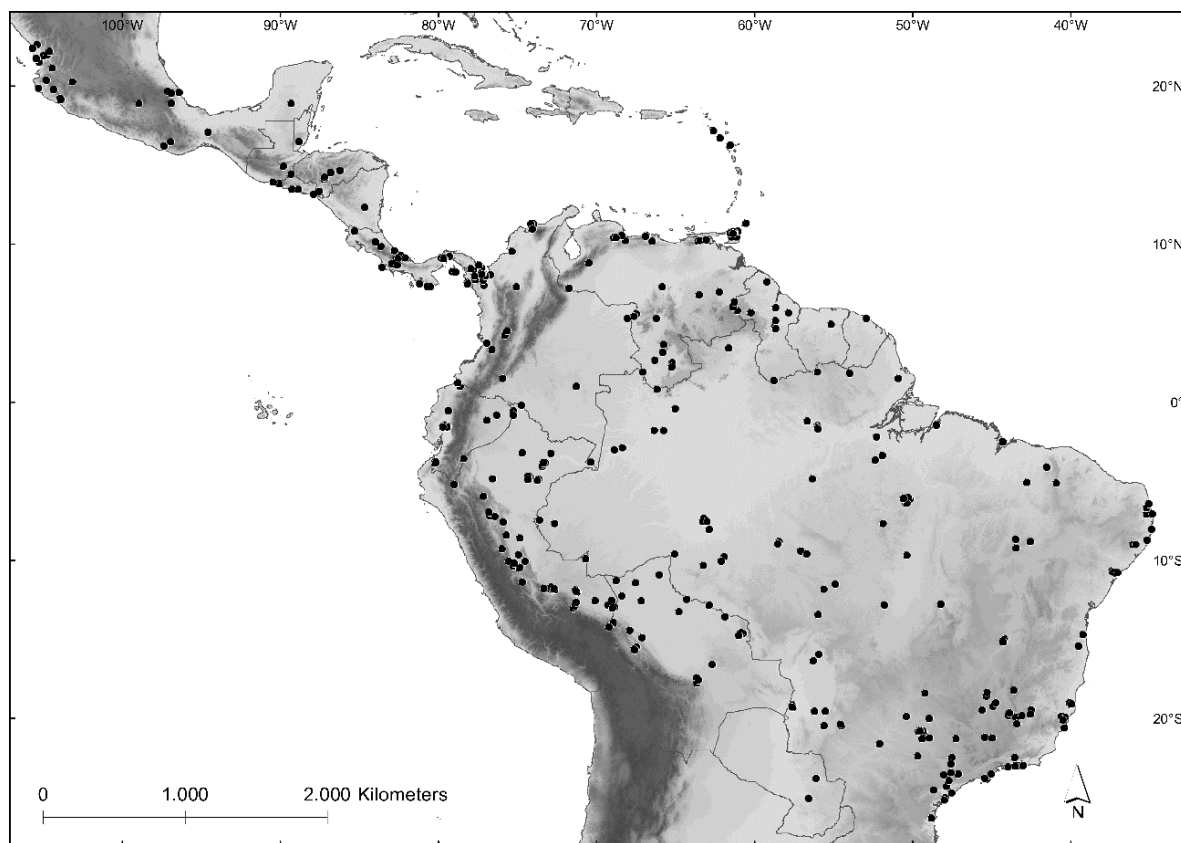


FIGURA 7. Localidades dos espécimes de *Chiroderma* analisados neste estudo. As localidades encontram-se compiladas no gazetteer (apêndice 1).

O crânio tem uma profunda chanfradura na região dos ossos nasais, que são extremamente reduzidos (fig. 8). A região orbital é relativamente grande e os processos pós-orbitais são distintos. Em vista lateral, a região frontonasal é relativamente reta (nem côncavo, nem convexo) (fig. 8). O palato ósseo é longo, se estendendo até próximo da fossa glenóide. As fossas basiesfenóides são rasas ou ausentes. A formula dentária é I 2/2, C 1/1, P 2/2, M 2/2. Os incisivos superiores internos (I1) são cônicos em secção transversal, com ápice simples (não bilobados) e alongados, medindo mais do dobro do comprimento dos incisivos externos. O primeiro pré-molar superior (P3) está em contato com o canino (C) e separado do segundo pré-molar superior (P4) por um diastema. O primeiro e segundo molares superiores (M1 e M2) tem aproximadamente a mesma área da superfície oclusal, ou M2 tem área ligeiramente maior que M1. O segundo molar superior (M2) é triangular em vista oclusal e tem o protocone deslocado distalmente, ao nível da centrocrista. Não há hipocone em ambos molares, porém há uma pequena bacia hipoconal em M1. Quando crânio e mandíbula estão em oclusão, é formada uma janela lateral delimitada por pelo canino superior (C), primeiro pré-molar superior (P3) e pelos dois pré-molares inferiores (p2 e p4) (fig. 9).

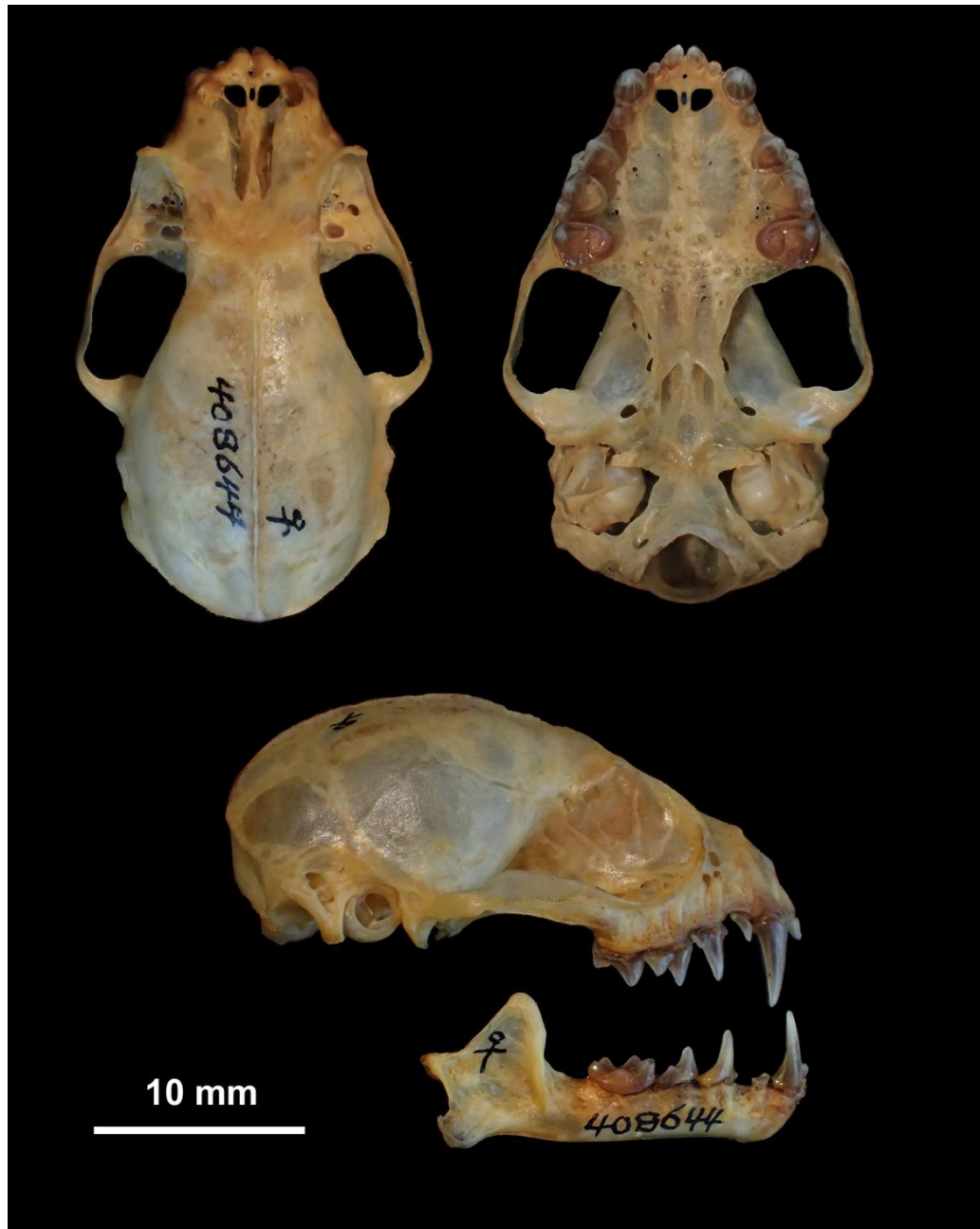


FIGURA 8. Vista dorsal, ventral e lateral do crânio e lateral da mandíbula de *Chiroderma villosum* (USNM 408644) de San Juan, Amazonas, Venezuela.

O processo coronóide da mandíbula é alto, seu comprimento estendendo-se até aproximadamente o mesmo nível do ápice do canino inferior (c). O processo angular é conspícuo e projeta-se ventro-posteriormente em relação ao ramo horizontal da mandíbula. O côndilo mandibular está localizado ao mesmo nível da fileira de dentes ou ligeiramente acima da mesma. O primeiro pré-molar inferior (p2) está geralmente inserido muito próximo ao canino, comumente tocando-o; p2 é, ainda, menor do que o segundo pré-molar (p4), variando de cerca de  $\frac{2}{3}$  até cerca de  $\frac{1}{4}$  da altura de p4. Um diastema separa p2 de p4. O segundo molar

(m2) é o maior dente da mandíbula, medindo aproximadamente o dobro do comprimento mesiodistal do primeiro molar (m1). As quatro principais cúspides (metaconido, entoconido, protoconido e hipoconido) do segundo molar inferior são bem desenvolvidas. Entre o hipoconido e o entoconido existe uma quinta cúspide conspícua, aqui reconhecida como o hipoconulideo, seguindo Garbino e Tavares (2017).

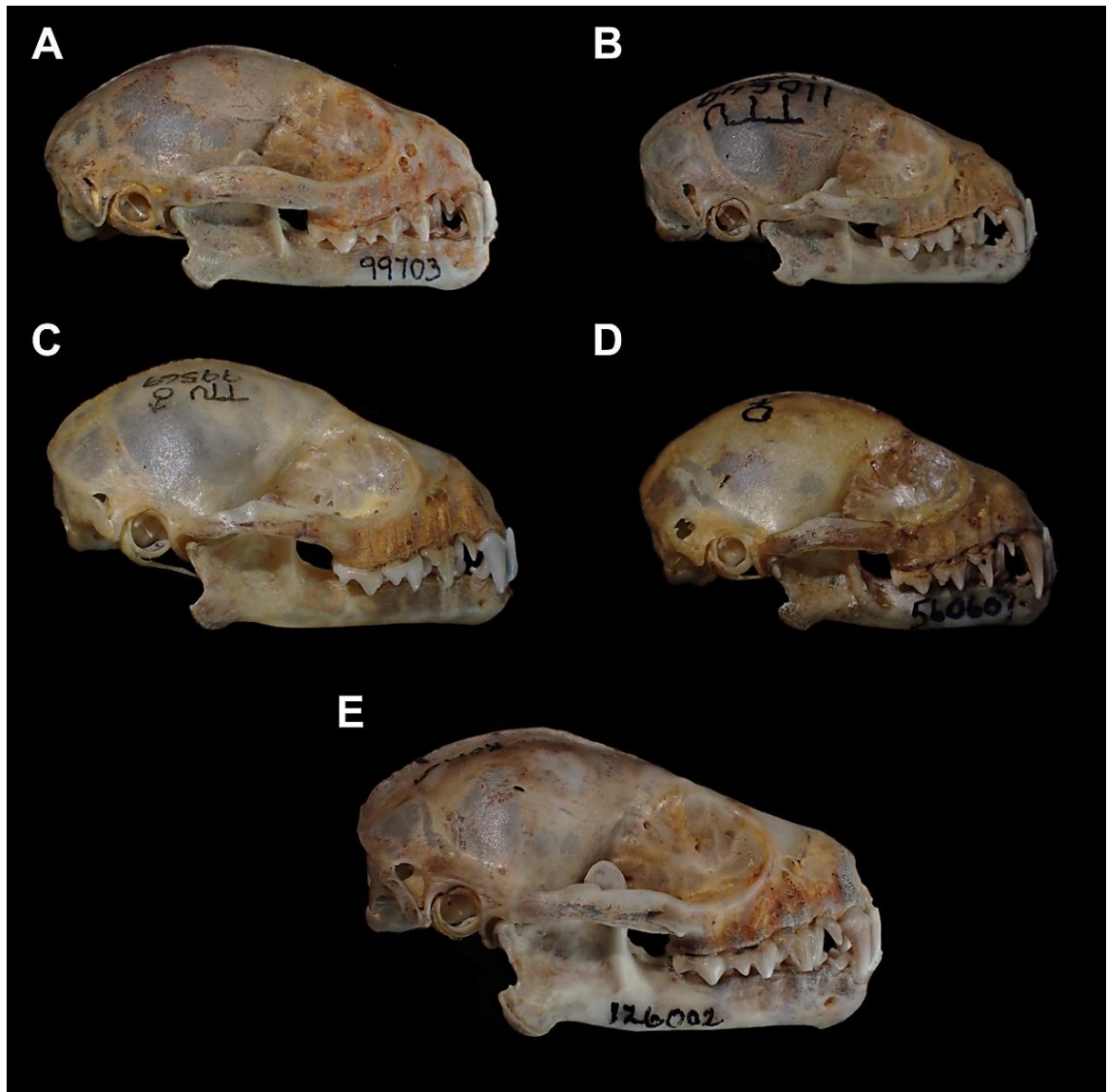


FIGURA 9. Vista lateral do crânio e mandíbula em oclusão de A) *Chiroderma salvini* (ROM 99703), B) *Chiroderma scopaeum* (TTU 110649), C) *Chiroderma d. doriae* (TTU 99569), D) *Chiroderma villosum* (USNM 560607), E) *Chiroderma improvisum* (ROM 126002).

Comparações morfológicas discretas entre as espécies de *Chiroderma* reconhecidas neste estudo são sumarizadas na tabela 10 e a estatística descritiva das espécies é sumarizada nas tabelas 8 e 9.

TABELA 8. Estatística descritiva (média, desvio padrão, máximo e mínimo (entre parênteses) e tamanho da amostra) de espécimes adultos de *Chiroderma salvini*, *C. scopaeum*, *C. doriae* (e subespécies), *C. gorgasi* e *C. trinitatum*. Ver Material e Métodos para as abreviações das medidas.

|       | <i>C. salvini</i>          | <i>C. scopaeum</i>        | <i>C. d. doriae</i>       | <i>C. d. vizottoi</i>     | <i>C. gorgasi</i>         | <i>C. trinitatum</i>        |
|-------|----------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|-----------------------------|
| Massa | 28,3 ±2,49 (24–34) 31      | 23,5 ±2,98 (19–28) 17     | 31,3 ±4,47 (20–42) 51     | –                         | 13,3 ±1,68 (12–19) 11     | 14,8 ±2,35 (11–22) 54       |
| TL    | 75,7 ±4,31 (66–89) 165     | 69,8 ±4,36 (61–80) 30     | 76,5 ±7,5 (67–93) 13      | –                         | 58,9 ±3,99 (53–65) 17     | 58,5 ±3,84 (50–70) 100      |
| FA    | 49,53 ±1,5 (45,5–53) 177   | 45,2 ±1 (43,5–46,9) 33    | 51,8 ±1,4 (48,5–54,6) 91  | 47,9 ±1,37 (45,4–50,2) 14 | 37,7 ±0,72 (36,8–39,4) 17 | 39,1 ±1,44 (34,4–43) 113    |
| GLS   | 26,4 ±0,56 (25,2–28,3) 205 | 24,4 ±0,46 (23,6–25,4) 32 | 27,9 ±0,53 (26–29,1) 93   | 25,8 ±0,42 (25,3–26,8) 13 | 20,9 ±0,42 (20,2–21,8) 16 | 21,4 ±0,55 (20,1–22,8) 118  |
| CIL   | 24,7 ±0,56 (23,2–26,3) 201 | 22,5 ±0,46 (21,6–23,3) 31 | 26,3 ±0,51 (25–27,5) 92   | 24,1 ±0,43 (23,7–25,2) 12 | 19,2 ±0,44 (18,4–20,1) 15 | 19,6 ±0,56 (18–21,1) 115    |
| CCL   | 23,7 ±0,53 (22,4–25,2) 201 | 21,7 ±0,45 (20,7–22,4) 32 | 25,4 ±0,5 (24,2–26,5) 93  | 23,2 ±0,39 (22,7–24,1) 12 | 18,4 ±0,45 (17,5–19,4) 15 | 18,8 ±0,55 (17,5–20,2) 115  |
| PB    | 6,2 ±0,22 (5,6–7) 211      | 5,9 ±0,19 (5,5–6,5) 33    | 6,3 ±0,17 (5,9–6,7) 94    | 6 ±0,18 (5,7–6,3) 12      | 5,3 ±0,18 (4,9–5,6) 17    | 5,3 ±0,17 (4,8–5,8) 119     |
| BB    | 11,3 ±0,29 (10,6–12,2) 205 | 10,8 ±0,25 (10,3–11,2) 32 | 11,9 ±0,34 (10,7–12,6) 93 | 11,2 ±0,22 (10,8–11,4) 12 | 9,5 ±0,18 (9,3–10) 16     | 9,6 ±0,25 (8,9–10,3) 118    |
| MB    | 12,7 ±0,32 (11,7–13,6) 201 | 11,8 ±0,27 (11,2–12,5) 32 | 13,7 ±0,32 (12,6–14,5) 93 | 12,7 ±0,2 (12,4–13,1) 12  | 10,5 ±0,18 (10,3–11) 15   | 10,7 ±0,28 (10,2–11,6) 118  |
| ZB    | 16,5 ±0,44 (15,5–17,6) 194 | 15,1 ±0,43 (14–15,8) 32   | 17,7 ±0,41 (16,9–18,7) 93 | 16,3 ±0,4 (15,7–16,8) 12  | 13 ±0,33 (12,4–13,9) 15   | 13,15 ±0,44 (11,6–14,3) 115 |
| MTRL  | 9,6 ±0,25 (9–10,8) 209     | 8,6 ±0,23 (8–9,1) 33      | 10,3 ±0,25 (9,8–11,2) 95  | 9,4 ±0,24 (9–9,9) 12      | 7,1 ±0,23 (6,8–7,6) 16    | 7,3 ±0,24 (6,6–7,9) 119     |
| C-C   | 6,2 ±0,2 (5,7–6,9) 210     | 5,5 ±0,17 (5,2–5,9) 29    | 6,3 ±0,19 (5,9–6,7) 35    | 5,8 ±0,1 (5,6–6) 9        | 4,7 ±0,15 (4,5–5) 16      | 4,8 ±0,17 (4,3–5,2) 112     |
| M1-M1 | 11,6 ±0,35 (10,7–12,8) 209 | 10,4 ±0,31 (9,8–11) 32    | 12,5 ±0,3 (11,9–13,3) 95  | 11,5 ±0,35 (10,9–12) 12   | 9 ±0,27 (8,6–9,6) 16      | 9,2 ±0,33 (8,4–9,9) 119     |
| M2-M2 | 12 ±0,34 (11–13) 209       | 10,8 ±0,3 (10,2–11,3) 32  | 13 ±0,33 (12,1–13,7) 95   | 11,9 ±0,39 (11,3–12,6) 12 | 9,4 ±0,28 (8,9–10,1) 16   | 9,55 ±0,33 (8,9–10,3) 117   |
| DENL  | 18,2 ±0,48 (17–19,5) 210   | 16,5 ±0,41 (15,8–17,2) 33 | 19,4 ±0,49 (17–20,5) 95   | 17,9 ±0,22 (17,5–18,3) 11 | 13,8 ±0,35 (13,2–14,5) 17 | 14 ±0,43 (13,2–15,2) 120    |
| MANDL | 10,5 ±0,27 (10–11,6) 209   | 9,38 ±0,29 (8,6–10) 33    | 11,2 ±0,27 (10,1–11,7) 95 | 10,3 ±0,23 (9,7–10,8) 12  | 7,6 ±0,25 (7,3–8,2) 16    | 7,8 ±0,24 (7,3–8,5) 119     |
| CAL   | 7 ±0,32 (6–8,2) 207        | 6,5 ±0,27 (6–7) 33        | 8,4 ±0,32 (7,6–9,2) 95    | 7,6 ±0,27 (7,2–8) 12      | 5,5 ±0,29 (5–6,1) 16      | 5,7 ±0,28 (5,1–6,5) 119     |

TABELA 9. Estatística descritiva (média, desvio padrão, máximo e mínimo (entre parênteses) e tamanho da amostra) de espécimes adultos de *Chiroderma improvisum* e *C. villosum* (incluindo subespécies). Ver Material e Métodos para as abreviações das medidas.

|       | <i>C. improvisum</i> | <i>C. v. villosum</i>      | <i>C. v. jesupi</i>        |
|-------|----------------------|----------------------------|----------------------------|
| Massa | 34                   | 23,5 ±3,26 (13–31) 130     | 22,7 ±2,7 (17–30) 36       |
| TL    | 80, 85               | 69,16 ±4,3 (55–80) 165     | 68,8 ±3,8 (59–78) 92       |
| FA    | 56,3, 57,3           | 46,6 ±1,87 (41–52,8) 283   | 44,2 ±1,41 (40,9–47,7) 103 |
| GLS   | 28,7, 29,4           | 24,7 ±0,61 (23,2–26,6) 278 | 24 ±0,5 (22,9–25,3) 110    |
| CIL   | 27,8, 28,4           | 22,7 ±0,63 (21,3–24,5) 271 | 22,2 ±0,5 (20,9–23,5) 106  |
| CCL   | 27, 27,43            | 21,8 ±0,63 (20,5–23,6) 274 | 21,3 ±0,49 (20,2–22,5) 107 |
| PB    | 6,5, 6,5             | 5,9 ±0,22 (5,3–6,7) 283    | 5,7 ±0,18 (5,2–6,2) 112    |
| BB    | 12,2, 12,5           | 10,7 ±0,3 (10–12,3) 277    | 10,6 ±0,26 (9,9–11,1) 111  |
| MB    | 14, 14,1             | 12 ±0,33 (11,1–13,4) 277   | 11,9 ±0,32 (10,4–12,9) 108 |
| ZB    | 18,5, 19             | 15,7 ±0,49 (14,3–17,4) 271 | 15,5 ±0,4 (14,6–16,6) 110  |
| MTRL  | 10,9, 11,1           | 8,9 ±0,29 (8,1–9,8) 283    | 8,6 ±0,29 (7,9–9,2) 108    |
| C-C   | 7,4, 7,4             | 5,8 ±0,23 (5,2–6,6) 209    | 5,8 ±0,22 (5,3–6,3) 96     |
| M1-M1 | 13,3, 13,3           | 10,9 ±0,43 (9,7–12,5) 281  | 10,8 ±0,41 (9,8–12) 108    |
| M2-M2 | 13,6, 13,9           | 11,2 ±0,43 (9,5–12,9) 281  | 11 ±0,39 (10–12,2) 107     |
| DENL  | 21,1, 21,1           | 16,7 ±0,52 (15,3–18,4) 282 | 16,4 ±0,42 (15,3–17,3) 112 |
| MANDL | 11,8, 12,2           | 9,64 ±0,32 (8,8–10,8) 280  | 9,4 ±0,29 (8,7–10) 110     |
| CAL   | 9,2, 9,4             | 6,8 ±0,32 (5,9–7,9) 280    | 6,7 ±0,32 (5,9–7,8) 112    |



TABELA 10. Comparações morfológicas de caracteres discretos selecionados entre as espécies de *Chiroderma*.

|                                    | <i>salvini</i>        | <i>scopaeum</i>       | <i>doriae</i>         | <i>trinitatum</i>     | <i>gorgasi</i>        | <i>improvisum</i>        | <i>villosum</i>          |
|------------------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------------|--------------------------|
| Listras faciais                    | claras,<br>conspícuas | claras,<br>conspícuas | claras,<br>conspícuas | claras,<br>conspícuas | claras,<br>conspícuas | escuras,<br>inconspícuas | escuras,<br>inconspícuas |
| Folha nasal                        | ponta simples         | ponta simples         | ponta simples         | ponta simples         | ponta simples         | ponta bífida             | ponta bífida             |
| Entalhe nasal <sup>a</sup>         | longo                 | curto                 | longo                 | curto                 | curto                 | longo                    | longo                    |
| Palato ósseo <sup>b</sup>          | reto                  | reto                  | em "U"                | reto                  | reto                  | reto                     | processo palatino        |
| I1, disposição                     | convergentes          | convergentes          | convergentes          | convergentes          | convergentes          | convergentes             | geralmente<br>paralelos  |
| c, altura relativa ao<br>coronóide | mesma altura          | menor                 | menor                 | menor                 | mesma altura          | menor                    | mesma altura             |
| p3, altura em relação a p4         | de 1/4 a 1/3          | de 1/4 a 1/3          | de 1/2 a 2/3          | de 1/2 a 2/3          | de 1/2 a 2/3          | de 1/4 a 1/3             | de 1/4 a 1/3             |
| Janela frontal <sup>c</sup>        | ausente               | ausente               | ausente               | ausente               | ausente               | presente                 | presente                 |

<sup>a</sup> longo = ultrapassa a região interorbital; curto = não atinge a região interorbital, ou atinge apenas margem anterior.

<sup>b</sup> porção caudal do palato ósseo.

<sup>c</sup> espaço delimitado por I1, c e i1,2 quando crânio e mandíbula estão em oclusão.

Todas as espécies de *Chiroderma* cujo cariótipo é conhecido, i.e., *C. doriae*, *C. improvisum*, *C. salvini*, *C. trinitatum* e *C. villosum*, possuem um número diploide  $2n = 26$  e número fundamental  $FN = 48$ , e também cromossomos sexuais semelhantes, sendo um cromossomo X subtelocêntrico e um cromossomo Y submetacêntrico ou subtelocêntrico (Baker 1967, 1973; Baker e Hsu 1970; Baker e Genoways 1976; Varella-Garcia e Taddei 1985).

*Chiroderma salvini* Dobson, 1878

SINÔNIMOS:

*Chiroderma salvini* Dobson, 1878: 532; localidade-tipo “Costa Rica.”

*Chiroderma salvini salvini*: Handley, 1966: 297; combinação nova.

*Chiroderma salvini scopaeum* Reid & Langtimm, 1993: 300; não *Chiroderma salvini scopaeum* Handley, 1966.

**MATERIAL-TIPO:** O tipo de *salvini* (BMNH 68.8.16.2) é um macho adulto preservado em fluido com o crânio removido e a língua ainda fixa na pele. A metade anterior do animal está mais desbotada que o restante do corpo. A pelagem está em bom estado, sendo possível verificar as três bandas dos pelos individuais do dorso, a basal de coloração castanho claro, a média bege claro e parte apical da mesma cor da basal. Mesmo estando a pele desbotada na cabeça, é possível observar pelos mais brancos próximos ao lábio e abaixo dos olhos. Uma listra mediana dorsal fina é evidente, estendendo-se desde a metade do dorso até a extremidade posterior (*contra* Dobson 1878: 532, que considera a listra ausente no espécime). A pelagem ventral é bicolor, com ampla base bege e ápice castanho claro. O crânio está em bom estado. Todos os dentes, maxilares e da mandíbula, estão presentes. Algumas partes do basicrânio possuem resquícios de tecido mole e grande parte do palato mole permanece aderida ao palato ósseo. Os incisivos superiores internos são convergentes, mas as extremidades distais não se tocam. A mandíbula possui todos os dentes. Os processos angulares da mandíbula estão quebrados.

O homenageado no epônimo da espécie é Osbert Salvin, um dos idealizadores e coordenadores, junto com Frederick Godman, da obra “Biologia Centrali-Americana”. Na etiqueta associada ao espécime-tipo, lê-se que o espécime provém da Costa Rica, com

a anotação “O. Salvin [c]”, indicando que o coletor seria de fato Salvin. Entretanto, esse naturalista coletou mais exaustivamente na Guatemala e países fronteiriços, como Belize (Godman 1915; Papavero 1973). A maioria das aves coletadas na Costa Rica e descritas por Salvin foram coletadas por Enrique Arcé, um coletor guatemalteco que foi treinado por Salvin (Salvin 1864; Warren e Harrison 1971; Beolens et al. 2014). Portanto, considero plausível que o tipo de *C. salvini* tenha sido coletado na Costa Rica por E. Arcé, que o enviou para Salvin.

No volume sobre mamíferos da “Biologia Centrali-Americana”, publicado por E. Alston entre 1879 e 1882 (Lyal 2011), há uma prancha de *C. salvini* retratando a espécie sem a listra mediana dorsal (fig. 10), provavelmente um erro originado da descrição de Dobson (1878). Nota-se, entretanto, que o próprio autor da espécie verifica a presença da listra dorsal em um espécime adicional de *C. salvini* de Popayán, Colômbia (Dobson 1880).



FIGURA 10. Prancha de *Chiroderma salvini*, do volume sobre mamíferos da obra “Biologia Centrali-Americana” (prancha iv, datada de 1879 – Lyal 2011).

**DISTRIBUIÇÃO E HÁBITAT:** *Chiroderma salvini* ocorre no leste, sudeste e sul do México (ao sul do estado de Veracruz), na América Central (Guatemala, El Salvador, Honduras, Costa Rica e Panamá) e na América do Sul (norte, noroeste e oeste da Venezuela, oeste, norte e noroeste da Colômbia e oeste do Equador, no oeste, noroeste e sudoeste do Peru e noroeste e no oeste da Bolívia) (fig. 11). A ausência de registros na Nicarágua provavelmente é um artefato amostral, possivelmente relacionado ao fato desse país ter em média menores elevações em relação aos países vizinhos e *C. salvini* ser uma espécie associada a florestas montanas.

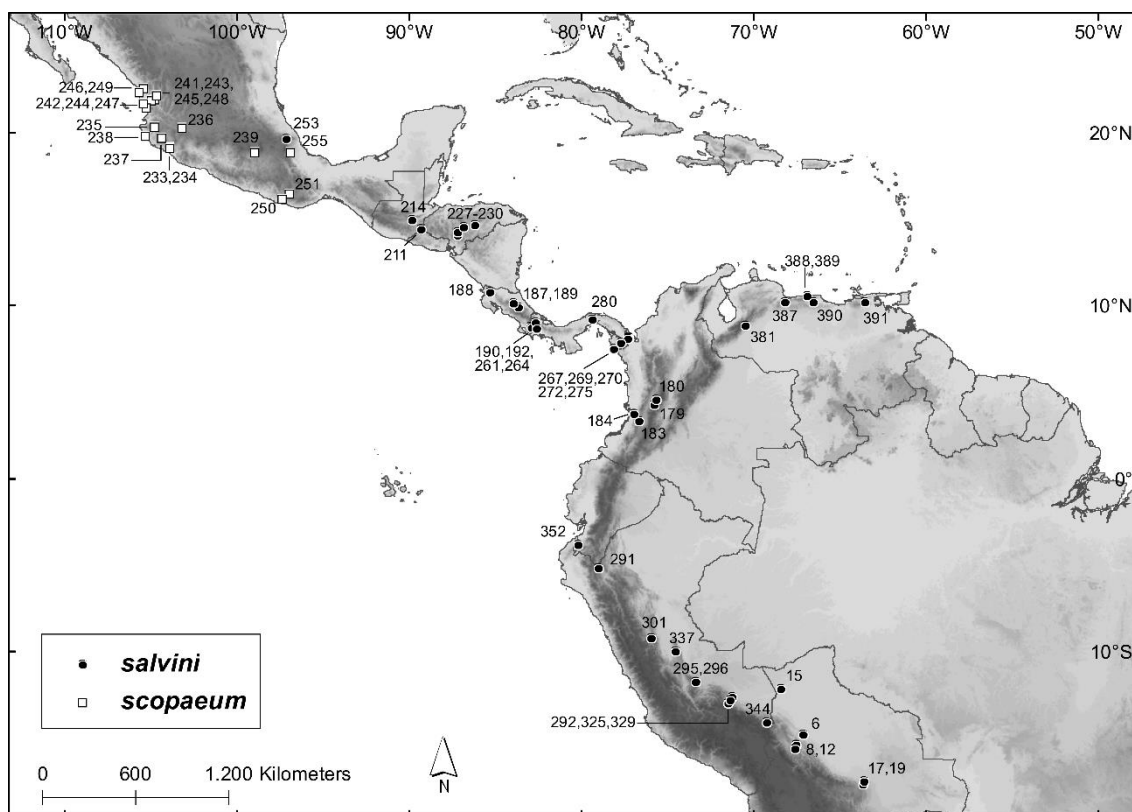


FIGURA 11. Localidades de coleta dos espécimes analisados de *Chiroderma salvini* e *C. scopaeum*. Os números das localidades são referenciados no gazetteer (apêndice 1).

Os registros de *C. salvini* são provenientes de florestas tropicais úmidas, principalmente florestas submontanas e montanas. Na Guatemala, em El Salvador e Honduras, a espécie está presente em florestas tropicais secas. A distribuição de *C. salvini* aparentemente é associada a médias e altas elevações, com os registros ocorrendo ao longo e próximo da Sierra Madre Oriental no México, das cordilheiras da América Central (e.g. Sierra Madre de Chiapas na Guatemala, Cordillera de Talamanca no Panamá e Costa Rica) e em ambas vertentes da cordilheira dos Andes na América do Sul (fig. 11). Dentre 39 localidades de espécimes analisados neste estudo que possuíam coordenadas precisas, a média altitudinal foi de 1.010 m (min. 73 m, máx. 2.045 m), sendo que 32 localidades (82%) encontram-se acima da cota dos 600 m e 20 (51%) acima de 1.000 m. No Panamá, *C. salvini* foi mais frequentemente capturada entre 600 e 1.500 metros (Handley 1966b). No Parque Nacional Braulio Carrillo, Costa Rica, a espécie foi registrada a 680 m (Timm et al. 1989). Na Venezuela *C. salvini* foi capturada entre 611 e 2.240 metros sendo que 93% das capturas foram acima da cota dos 1.000 m (Handley 1976). No Parque Nacional de Manú, Amazônia peruana, a espécie foi documentada entre

450 e 1920 m (Solari et al. 2006). No Departamento de Tolima, Colômbia, registros foram feitos entre 1.380 e 2.150 m (Bejarano-Bonilla et al. 2007; Galindo-Espinosa et al. 2010) e no Departamento de Valle del Cauca *C. salvini* foi capturada em uma área cuja altitude varia entre 1.200 a 1.700 m (Mora-Beltrán e López-Arévalo 2018).

**DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO:** A cor da pelagem dorsal de *C. salvini* varia do castanho claro ao castanho escuro. Os pelos do dorso são tricolores com estreita base castanho escura (aproximadamente  $\frac{1}{4}$  do comprimento do pelo), uma ampla banda medial bege clara (aproximadamente  $\frac{1}{2}$  do comprimento) e uma estreita faixa terminal que pode ser castanho escura ou clara, com cerca de  $\frac{1}{4}$  do comprimento do pelo. Em geral a faixa basal do pelo possui a mesma cor da faixa terminal. O par genal e interocular de listras faciais estão sempre presentes e são conspícuos, largos e de coloração branco-brilhante. As listras interoculares geralmente são largas, variando entre 1 e 4 mm de largura, e compostas por pelos inteiramente brancos. A listra dorsal é visível na maioria dos espécimes, não tendo sido detectada em apenas 2 de 174 exemplares (1,1% da amostra), um espécime da Venezuela (USNM 415233), que apresentou um fraco indício da listra no médio dorso, e um espécime de Honduras (TTU 12806) que não apresentou indícios da listra. A lança da folha nasal possui a ponta simples. As margens laterais da ferradura e da lança são esbranquiçadas. A base da orelha é amarelada, assim como as margens.

O crânio de *C. salvini* possui dimensões similares a *C. doriae* pequenos, *C. scopaeum* grandes e *C. villosum* grandes (tabelas 8 e 9). A caixa craniana é globosa, claramente distinguível das regiões do frontal e nasal adjacentes. Em vista dorsal, o entalhe nasal estende-se até próximo do nível da margem anterior das órbitas (fig. 12). Em vista lateral, a margem anterior das órbitas estende-se até a margem distal do segundo pré-molar superior e a margem mesial do primeiro molar (fig. 13). A crista sagital esteve presente, pouco desenvolvida ou conspícua, em 87,7% (186 de 212) dos espécimes analisados. Em quatro exemplares (1,8%) não foi possível detectar a crista sagital e em 22 (10,4%) a crista era fracamente perceptível. O processo palatino posterior esteve ausente em 77% da amostra (159 de 206 exemplares) e era pouco desenvolvido quando presente. Com crânio e mandíbula em oclusão, não se forma um espaço, ou janela frontal (como em *C. improvisum* e *C. villosum*) (fig. 14) e sim um pequeno espaço lateral, como em *C. doriae*, *C. scopaeum*, *C. gorgasi* e *C. trinitatum* (fig. 9).

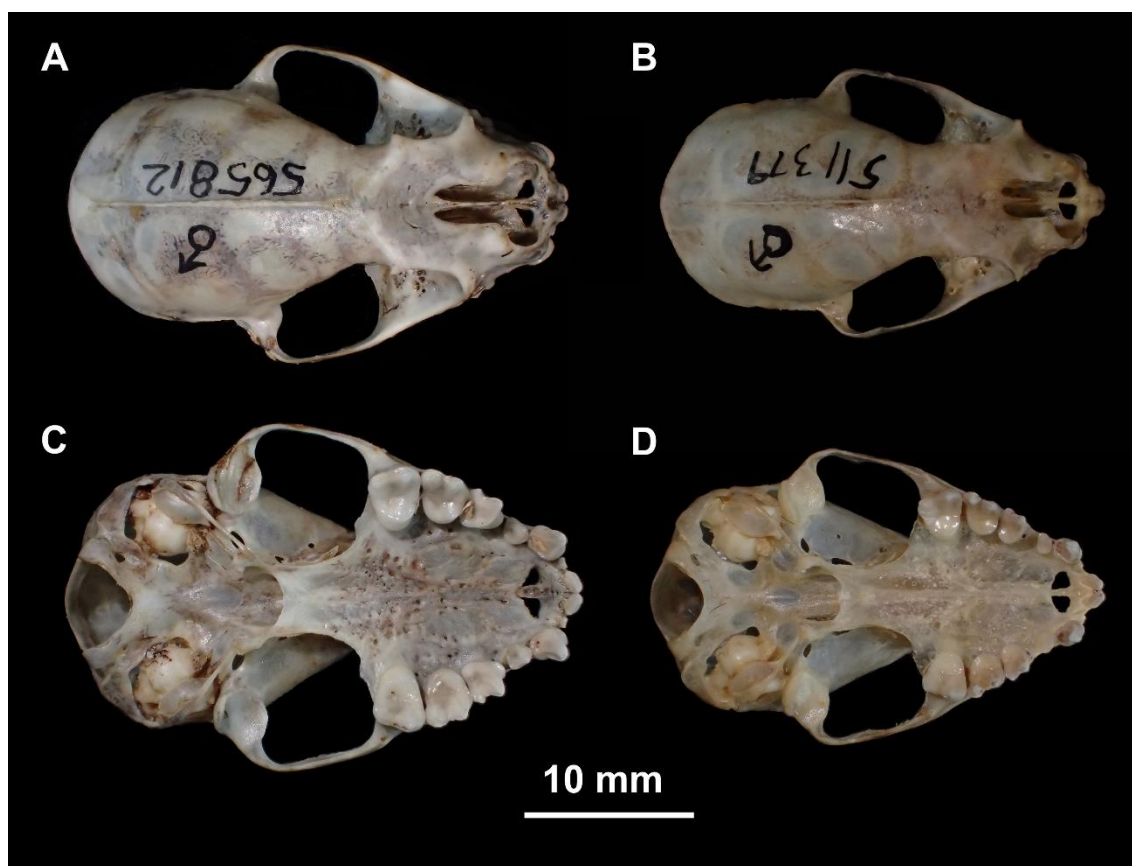


FIGURA 12. Vista dorsal (A) e ventral (C) do crânio de *Chiroderma salvini* (USNM 565812 – Costa Rica, Guanacaste) e vista dorsal (B) e ventral (D) de *C. scopaeum* (USNM 511379 – México, Nayarit).

Os incisivos superiores internos (I1) são convergentes medialmente em 97% dos espécimes (200 de 206) e as extremidades distais desses dentes podem estar em contato ou não. Seis espécimes (3%) apresentaram os I1 paralelos, não se tocando em nenhum ponto. O primeiro pré-molar superior (P3) possui uma forma aproximadamente oval em vista oclusal (diferindo da forma anteroposteriormente comprimida do mesmo dente em *C. doriae*), fica em contato com o canino e separado do segundo pré-molar (P4).

Os caninos inferiores (c) são pontiagudos e relativamente altos, aproximadamente da mesma altura do coronóide (como em *C. villosum* e diferentes de *C. doriae* e *C. scopaeum*, onde o canino está claramente abaixo do coronóide) (fig. 13). O primeiro pré-molar inferior (p2) possui a coroa baixa com pouco menos de  $\frac{1}{4}$  da altura da coroa do segundo pré-molar inferior (p4), é mais comprido mesiodistalmente do que alto e não toca o p4 (como em *C. scopaeum* e *C. villosum*).

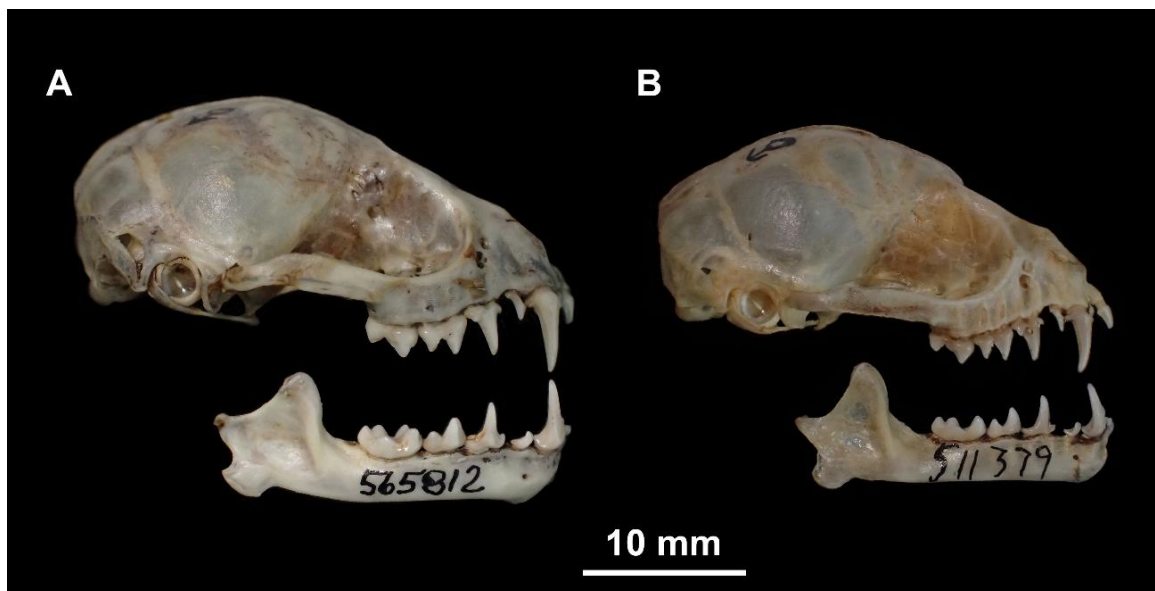


FIGURA 13. Crânio e mandíbula em vista lateral de A) *Chiroderma salvini* (USNM 565812 – Costa Rica, Guanacaste); B) *C. scopaeum* (USNM 511379 – México, Nayarit).

Comparado à espécie alopátrica *C. doriae*, *C. salvini* pode ser diferenciada pelo tamanho geralmente menor, pela caixa craniana mais globosa (menos arredondada em *doriae*), pelos caninos inferiores mais altos (em *doriae* são relativamente baixos, abaixo do nível do processo coronóide da mandíbula), e pelo p2 menor (em *doriae* possui cerca de  $\frac{2}{3}$  da altura do segundo pré-molar).

Considerando apenas as espécies que ocorrem em simpatria, *C. salvini* pode ser confundida com *C. scopaeum* e *C. villosum*. Externamente, *C. salvini* pode ser diagnosticada de *C. villosum* pelo maior tamanho do antebraço (tabelas 8 e 9), pelo bandejamento dos pelos dorsais, que tem a porção basal da mesma cor que a apical (em *villosum* a base geralmente é mais escura que o ápice), pela presença de largas e conspícuas listras faciais (estreitas e pouco conspícuas em *villosum*, podendo estar ausentes) e por apresentar folha nasal com extremidade distal simples e coloração geral bicolor (ponta bífida e folha uniformemente colorida em *villosum*). Cranialmente, *C. salvini* é diferenciada de *C. villosum* pelo rostro mais comprido e o entalhe nasal mais curto (em *villosum* o entalhe é mais longo e termina próximo à constrição pós-orbital), órbitas mais curtas (em *villosum* a margem das órbitas se localiza no mesmo nível do segundo pré-molar superior), processos pós-orbitais menos pontiagudos, processo palatino posterior ausente (em *villosum* a estrutura geralmente é presente e conspícua) e



por não apresentar a janela frontal quando o crânio e a mandíbula estão em oclusão (fig. 14).

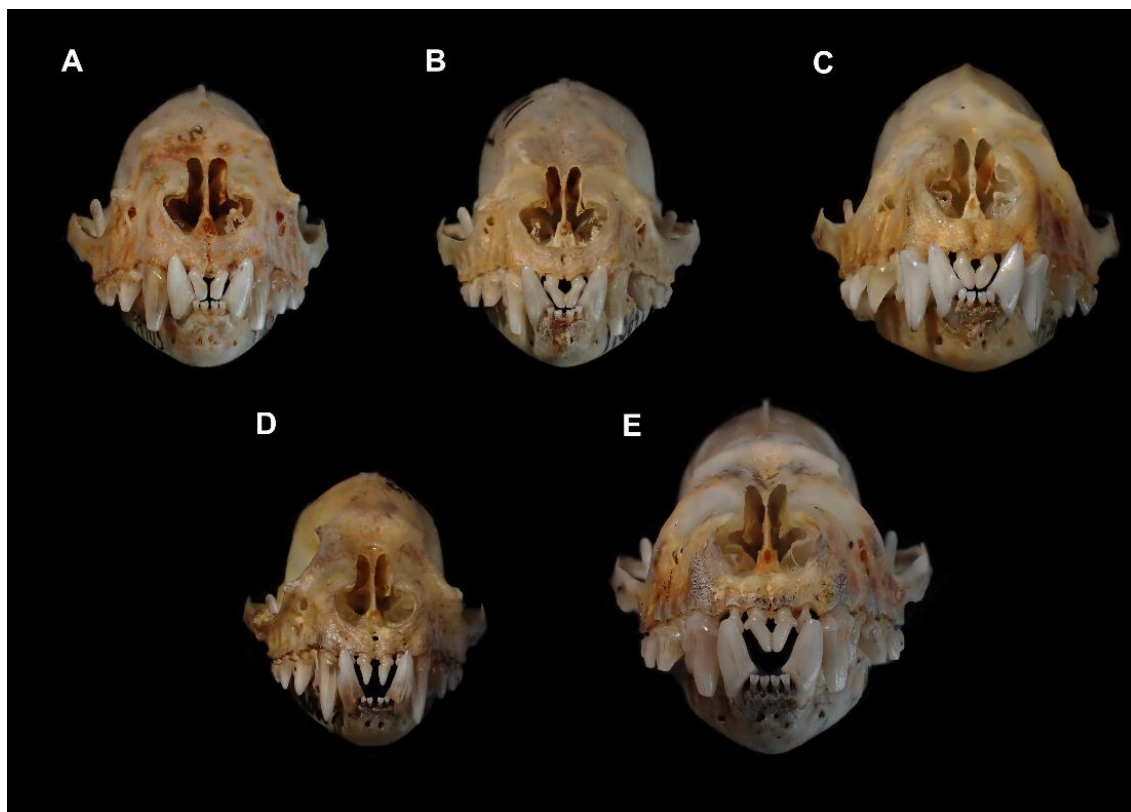


FIGURA 14. Vista frontal do crânio e mandíbula em oclusão de A) *Chiroderma salvini* (ROM 99703), B) *Chiroderma scopaeum* (TTU 110649), C) *Chiroderma d. doriae* (TTU 99569), D) *Chiroderma villosum* (USNM 560607), E) *Chiroderma improvisum* (ROM 126002).

Comparado a *C. scopaeum*, *C. salvini* difere por ser maior (fig. 15, tabelas 8 e 11) e, externamente, é diferente na tonalidade da pelagem, geralmente mais clara em *scopaeum*, mas havendo sobreposição. O crânio de *C. salvini* é mais robusto, e conforme se vê em vista dorsal, a região lambdoidal de *C. scopaeum* é mais arredondada. O entalhe nasal de *salvini* é mais longo, geralmente atingindo a região interorbital (fig. 12). Os processos pós-orbitais são mais distantes da constrição pós-orbital, os caninos inferiores são relativamente mais pontiagudos e altos (em *scopaeum* não atingem o nível do coronóide) e sem um cingulo anterior desenvolvido (fig. 13).

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA E FILOGEOGRAFIA: A análise filogenética de 18 sequencias não revelou clados estruturados geograficamente (fig. 16). Da mesma maneira,

fenotipicamente, *C. salvini* é uma espécie relativamente homogênea ao longo de sua distribuição.

SUBESPÉCIES: Considero *C. salvini* monotípico.

COMENTÁRIOS TAXONÔMICOS: *Chiroderma salvini* é frequentemente confundido com *C. villosum*. Nesse estudo foi possível documentar quatro registros errôneos de *C. salvini* na literatura, um para o Peru e três para o Brasil, que aumentariam consideravelmente a distribuição conhecida dessa espécie associada a áreas montanhosas. O registro da Serra do Divisor, na Amazônia peruana (Medina et al. 2015), foi identificado nesse estudo como *C. villosum* com base na foto do exemplar (com ponta nasal bífida e sem margens claras na orelha) enviada por um dos autores (C. Medina in litt.) e no comprimento do antebraço (45,6 mm). Após reanalisar os espécimes de Porto Velho, Rondônia, (MZUSP 35408) e Aricá, Mato Grosso, (MZUSP 6494) mencionados em Rocha et al. (2016), pude constatar que possuem os caracteres diagnósticos de *C. villosum*. O registro para o Cerrado de Tocantins (Maas et al. 2018) também é fenotipicamente característico de *C. villosum*; as medidas apresentadas no artigo e a foto do crânio (L.A.C. Gomes in litt.) também são característicos de *C. villosum*.

HISTÓRIA NATURAL: Quatro gêneros e cinco espécies de plantas são documentados na dieta de *C. salvini* na Colômbia: *Cecropia telealba* (Urticaceae), *Ficus insipida* (Moraceae), *Ficus cuatrecasana*, *Poulsenia armata* (Moraceae) e *Piper phytolaccifolium* (Piperaceae) (Castaño et al. 2018). Na Bolívia, um indivíduo foi capturado em uma rede armada sob um *Ficus guaranitica* (Aguirre 1994 *apud* Anderson 1997). Em Veracruz, México, indivíduos foram encontrados cobertos de pólen de *Pachira aquatica* (Malvaceae) (Hernández-Montero e Sosa 2016). *C. salvini* foi registrado em “collpas”, barreiros contendo água rica em argila, na Amazônia peruana (Bravo et al. 2008, 2010). Os abrigos diurnos de *C. salvini* não são conhecidos, mas um indivíduo foi coletado voando por um corredor iluminado em uma mina de ouro no Panamá e na Venezuela espécimes foram coletados dentro de casas (Goldman 1920; Handley 1976).

As seguintes espécies de ectoparasitas já foram registradas infestando *C. salvini* no Panamá: *Amblyomma* sp. n. (Ixodidae), *Chirnyssoides caparti* (Sarcoptidae), *Periglischrus iheringi* (Spinturnicidae) e *Paratrachobius salvini* (Streblidae) (Fairchild et al. 1966; Furman 1966; Wenzel et al. 1966; Lourenço et al. 2013). Na Venezuela, *Periglischrus iheringi* e *Trichobius persimilis* (Streblidae) foram registradas em

indivíduos de *C. salvini* (Herrin e Tipton 1975; Wenzel 1976) e no México os ácaros *Parichoronyssus lopezi* (Macronyssidae), *Periglischrus iheringi* e *Eudusbabekia vampyrops* (Myiobiidae) foram documentados parasitando a espécie (Colín-Martínez et al. 2017).

O padrão reprodutivo da espécie na América Central pode ser descrito como poliétrico sazonal. Com base nas informações dos espécimes analisados, fêmeas grávidas foram registradas no Panamá em janeiro (n = 1), fevereiro (n = 41), março (n = 1) e junho (n = 1) e lactantes em março (n = 5). Na Guatemala, uma grávida foi registrada em janeiro (Carter et al. 1966). Em Honduras, grávidas foram registradas em julho e agosto e lactantes também em julho e agosto (LaVal 1969). Analisados de forma conjunta, os dados sugerem um pico de nascimentos entre março e abril e um segundo pico em agosto.

Nas populações da América do Sul, os poucos dados não permitem generalizações. Fêmeas grávidas foram registradas na Venezuela em julho (n = 2), agosto (n = 1) e novembro (n = 1), e no pacífico Colombiano em junho (n = 1). Adicionando dados da literatura, na Colômbia espécimes prenhes foram registrados também nos meses de janeiro, março, abril, maio, junho, outubro e dezembro, sendo que em março e abril foram registradas fêmeas simultaneamente grávidas e lactantes (Wilson 1979). Na porção do continente a sul do equador, duas fêmeas grávidas foram registradas no Peru, em agosto e setembro e uma lactante em outubro.

ESPÉCIMES EXAMINADOS (N = 216): **Bolívia**—*La Paz*, Serrania Bellavista (AMNH 246625); *Pando*, Santa Rosa (AMNH 262537, 262538); *Santa Cruz*, 4,5 km N e 1,5 km E de Cerro Amboro (AMNH 261666); *Santa Cruz*, Estancia San Rafael de Amboro (AMNH 261667, 261668, 261669, 261670). **Colômbia**—*Quindío*, Vereda El Dorado (IAvH-M 7034), Vereda San Juan d'Carolina (IAvH-M 7036, 7039), *Valle del Cauca*, Pance (USNM 483743, 483744, 483745, 483746), Río Zabaletas (USNM 483747, 483748, 483749, 483750, 483751, 483752, 483753, 483754, 483755, 483756, 483757, 483758, 483759, 483760, 483761, 483762). **Costa Rica**—sem localidade mais específica (BMNH 68.8.16.2 [tipo de *salvini*]); *Cartago*, Angostura (USNM 12913/22849), *Guanacaste*, Rincón de La Vieja (USNM 565812); *Heredia*, Parque Nacional Braulio Carrillo (USNM 562856); *Puntarenas*, Cañas Gordas (AMNH 142484). **El Salvador**—*Santa Ana*, Los Planes (TTU 62461, 62462). **Guatemala**—*El Progreso*, Río Uyús (ROM 99703). **Honduras**—*Francisco Morazán*, 16 km de estrada N Tegucigalpa (TTU 12800,

12801, 12802, 12803, 12804, 12805, 12806, 12807, 12808), La Flor (AMNH 126210, 126211, 126244, 126245, 126246, 126247, 126248, 126249, 126250, 126251, 126253, 126255, 126256, 126257, 126258, 126259, 126260, 126261, 126262, 126263, 126264, 126446, 126448, 126449, 126450, 126451, 126452, 126453, 126454, 126455), San Marcos (AMNH 123331), *Olancho*, 50,4 km de estrada NNE Juticalpa (TTU 12809).

**México**—*Veracruz*, Las Minas (USNM 329445). **Panamá**—*Bocas del Toro*, Rio Changena Camp (USNM 319415, 319416, 319417, 319418, 319419, 319420, 319421, 319422, 319423, 319424, 319425, 319499, 319500), Rancho Mojica, Rio Changena (USNM 319286), *Chiriquí*, Cuesta de Piedra (USNM 331684, 331685, 331686), *Darién*, Cana (USNM 179718), Cerro Malí (USNM 338042, 338043), Cerro Pirre (LSUMZ 25468, 25469, 25470, 25471, 25472, 25473, 25474), Cerro Tacarcuna (USNM 338044), Jaqué (USNM 362919), Tacarcuna Village Camp (USNM 209969, 305387, 309443, 309444, 309445, 309906, 309908, 309909, 309910, 309912, 309913, 309914, 309915, 309916, 309917, 309918, 309919, 309920, 309921, 309922, 309923, 309924, 309925, 309926, 309927, 309928, 309929, 309930, 309931, 309932, 309933, 309934, 309935, 309936, 309937, 309938, 309939, 309940, 309941, 309942, 309946, 309947, 309948, 309949, 309950, 309951, 309952, 309953, 309954, 309955, 309956, 309957, 309958, 309959, 309960, 309961, 309962, 309963, 309964, 309965, 309966, 309967, 309968, 309972, 309973, 309974, 309975, 309976, 309977), *Panamá*, Cerro Azul (USNM 305388, 323445, 323446, 323447). **Peru**—*Cajamarca*, San Ignacio (MUSM 12637), *Cusco*, Consuelo (MUSM 19663, 19664, 19665, 19667), Comunidad Nativa Tangoshiari (MUSM 13377), Ridge Camp (USNM 588032), *Madre de Dios*, Hacienda Amazonia (MUSM 9742, 9751), Quebrada Aguas Calientes (MUSM 16650), *Pasco*, Palmira (MUSM 10878, 10879, 10880), *Puno*, Yanacocha (MUSM 34980), *Tumbes*, Quebrada Naranjos (MUSM 19177). **Venezuela**—*Carabobo*, La Copa (USNM 440740, 440741, 440742, 440743, 440744), La Vega del Rio Santo Domingo (USNM 440746), *Distrito Federal*, Los Venados (USNM 370526, 370527), Hotel Humboldt (USNM 370528, 370530, 370531, 370532), *Miranda*, Guatopo Natural Park (USNM 387191), *Monagas*, Hacienda San Fernando (USNM 415233, 415234, 415235), San Agustin (USNM 415236, 415237).

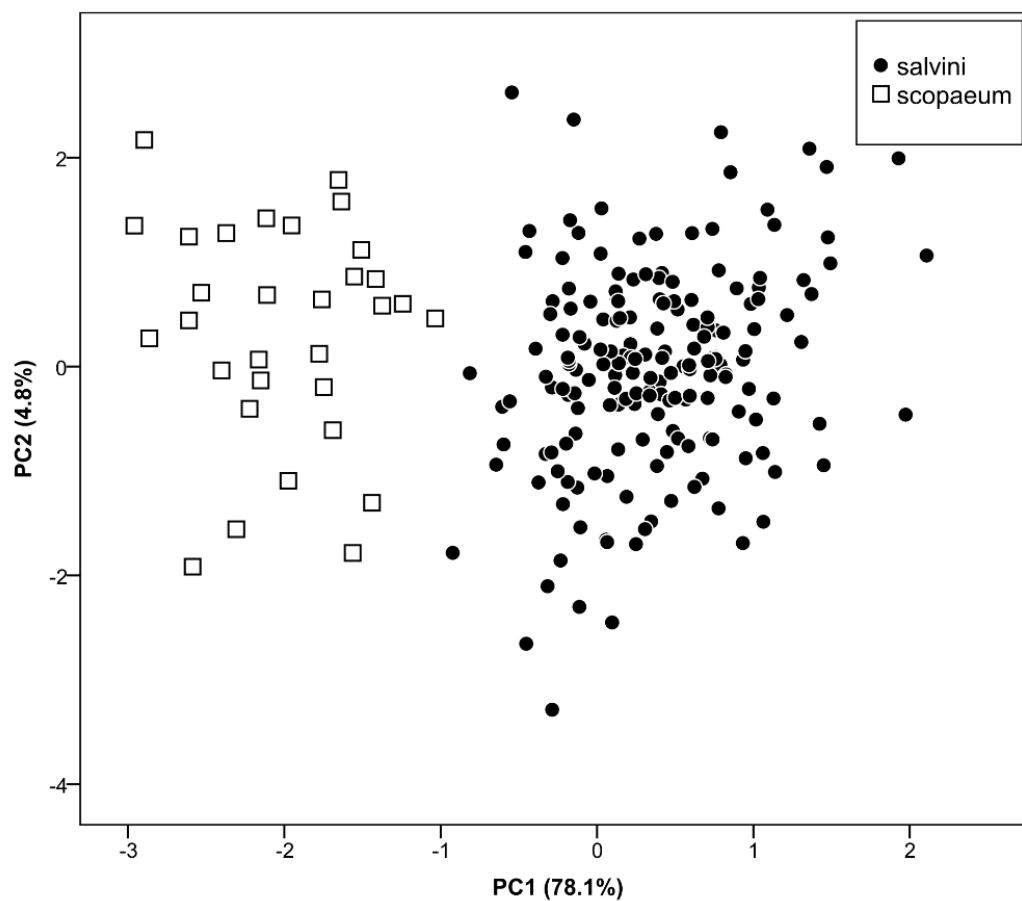


FIGURA 15. Dispersão dos valores do primeiro e segundo componentes extraídos da análise de componentes principais de 13 variáveis crânio-dentárias, representando as espécies *Chiroderma salvini* (círculos) e *C. scopaeum* (quadrados).

TABELA 11. Cargas (*loadings*) dos dois primeiros componentes extraídos da matriz de covariância de uma análise de componentes principais de 13 variáveis crânio-dentárias comparando *Chiroderma salvini* e *C. scopaeum*.

| <b>Medidas</b>               | <b>PC 1</b> | <b>PC 2</b> |
|------------------------------|-------------|-------------|
| <b>GLS</b>                   | 0,95        | 0,02        |
| <b>CIL</b>                   | 0,96        | -0,03       |
| <b>CCL</b>                   | 0,96        | -0,03       |
| <b>PB</b>                    | 0,58        | 0,08        |
| <b>BB</b>                    | 0,76        | 0,06        |
| <b>MB</b>                    | 0,91        | 0,06        |
| <b>ZB</b>                    | 0,93        | 0,05        |
| <b>MTRL</b>                  | 0,86        | -0,24       |
| <b>M1–M1</b>                 | 0,93        | -0,16       |
| <b>M2–M2</b>                 | 0,94        | -0,14       |
| <b>MANDL</b>                 | 0,94        | -0,18       |
| <b>DENL</b>                  | 0,95        | -0,02       |
| <b>CAL</b>                   | 0,70        | 0,69        |
| <b>Autovalores</b>           | 10,15       | 0,62        |
| <b>Proporção da variação</b> | 78,10%      | 4,80%       |

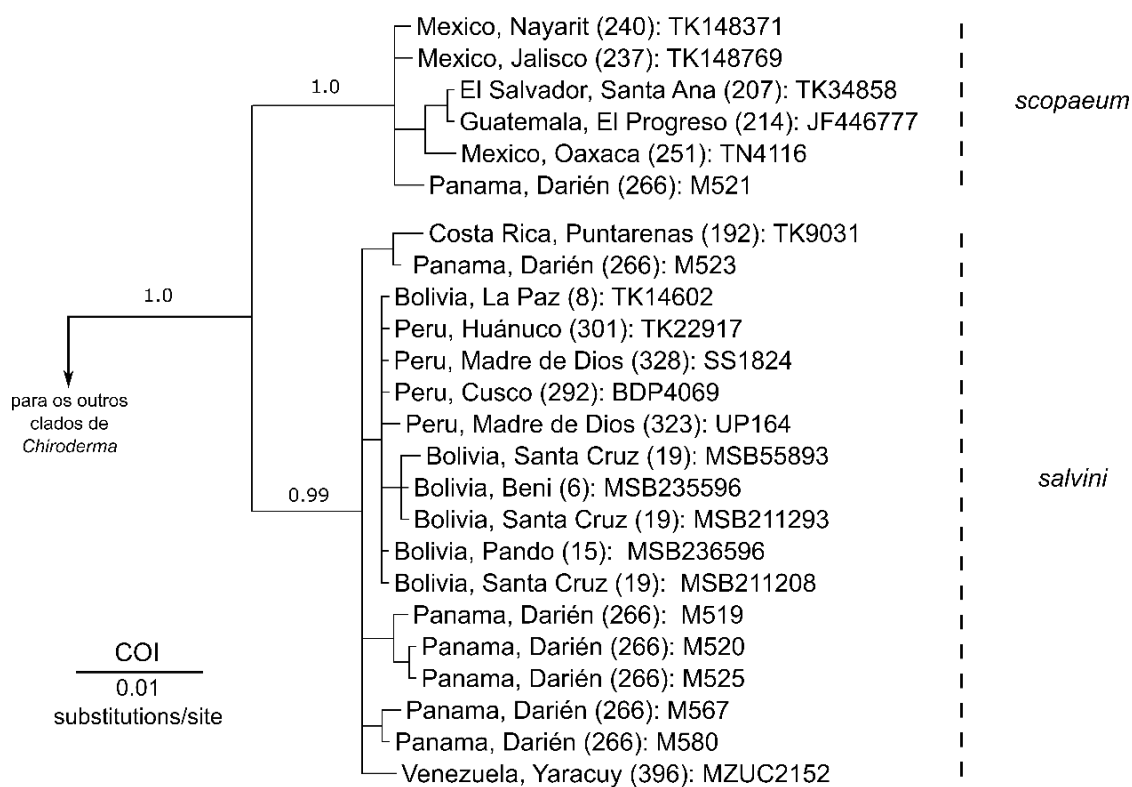


FIGURA 16. Relações filogenéticas entre *Chiroderma salvini* e *C. scopaeum*, considerando 24 sequencias de *citocromo c subunidade 1*. As localidades entre parênteses estão detalhadas no gazetteer (apêndice 1). Esse subclado apresenta uma versão detalhada dos clados denominados “*salvini*” e “*scopaeum*” na figura 4.

*Chiroderma scopaeum* Handley, 1966

SINÔNIMOS:

*Chiroderma* [sp.]: Anderson, 1960: 7.

*Chiroderma salvini scopaeum* Handley, 1966a:297; localidade-tipo “Pueblo Juárez, Colima, México.”

MATERIAL-TIPO: O tipo de *C. salvini scopaeum*, por designação original, é o espécime USNM 338711, uma fêmea adulta coletada por Alfred L. Gardner (número de campo 7952) em Pueblo Juaréz, estado mexicano de Colima, em 19 de agosto de 1960. O material consiste em uma pele taxidermizada com crânio e mandíbula separados. A pele

está em bom estado, sendo possível verificar a presença dos pares genais e interoculares das listras faciais. Também é visível a listra dorsal branca, começando imediatamente posterior à nuca e se estendendo até a extremidade posterior do animal. A coloração da pelagem dorsal é castanha média e os pelos dorsais são tricolores, com a base castanho escuro, porção medial bege claro e ápice castanho mais claro.

O crânio está sem as duas bulas ectotimpânicas; todos os dentes estão presentes, exceto o primeiro par de incisivos superiores. O processo palatino posterior é ausente. O primeiro pré-molar inferior encontra-se aproximadamente equidistante entre o canino e o segundo pré-molar, mas toca o canino.

**DISTRIBUIÇÃO E HÁBITAT:** Considero aqui *C. scopaeum* restrita ao México, a oeste do istmo de Tehuantepec (fig. 11). A espécie já foi registrada para os estados de Chihuahua, Sinaloa, Durango, Nayarit, Jalisco, Colima, México, Morelos, Guerrero, Puebla, Veracruz e Oaxaca (Anderson 1960; Handley 1966a; Crossin et al. 1973; Alvarez and Alvarez-Castañeda 1996; Valiente-Banuet et al. 1997). Hall (1981) sugere que *C. scopaeum* ocorreria até o noroeste da Costa Rica, e com base nessa distribuição Reid e Langtimm (1993) identificaram o espécime USNM 565812 como *C. salvini scopaeum*. As características morfológicas do espécime, no entanto, permitem claramente identificá-lo como *C. salvini*.

Os registros de *C. scopaeum* são de regiões dominadas por florestas de coníferas, florestas secas decíduas em áreas elevadas e vegetação arbustiva em menores elevações. Estudos sugerem que, na região mais árida do oeste do México, a espécie estaria restrita às áreas mais úmidas próximas da costa do Pacífico, ocorrendo também nas florestas montanas adjacentes à costa e ao longo de matas ripárias no fundo de cânions que adentram a Sierra Madre Occidental (Anderson 1960, 1972; Crossin et al. 1973; García-Mendoza and López-González 2013). Todos os espécimes analisados foram coletados dentro da variação altitudinal da espécie reportada por Handley (1966a), do nível do mar até 1.722 m.

**DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO:** A pelagem dorsal varia em coloração, podendo ser castanho claro ou castanho escuro. Na maioria dos 38 espécimes analisados para o caráter, a pelagem dorsal é castanho clara (84,2% dos espécimes – n = 32), sendo castanho escura em 15,8% dos espécimes (n = 6). Individualmente, os pelos do dorso são tricolores, com uma banda basal castanho escura, uma banda média bege clara e ápice castanho claro ou



escuro. A pelagem ventral é cinza clara ou cinza escura. A listra dorsal foi detectada em todos espécimes analisados para o caráter ( $n = 34$ ), sendo fracamente visível em apenas 5,8% da amostra ( $n = 2$ ). Geralmente, a listra estende-se da região interescapular até a extremidade posterior do animal, mas em 10 indivíduos a listra foi observada iniciando-se na região imediatamente posterior à nuca do animal. Os dois pares de listras faciais são claros e largos (interocular  $> 1,7$  mm). O trago e a base das orelhas são amarelados, assim como as margens anteriores e posteriores próximo à base. O restante da orelha é marrom. A lança da folha nasal possui a extremidade distal simples, a cor é marrom exceto pela margem lateral da ferradura, que é clara.

O crânio de *C. scopaeum* tem tamanho similar ao de *C. villosum* e também há uma pequena sobreposição entre os espécimes maiores de *C. scopaeum* com os menores de *C. d. vizottoi* e *C. salvini* (tabelas 8 e 9). Em vista dorsal, a caixa craniana é arredondada e delicada. Cerca de  $1/3$  do comprimento do entalhe nasal ultrapassa a margem anterior das órbitas. A constrição pós-orbital é relativamente larga (tabela 8). Os processos pós-orbitais são pequenos e pontiagudos. A crista sagital esteve claramente presente em 32 dos 38 espécimes (84,2%) enquanto que nos 6 restantes a estrutura ou não foi identificada (5,2% –  $n = 2$ ) ou sua presença foi considerada ambígua (10,5% –  $n = 4$ ). O processo palatino posterior não esteve presente na maioria dos 38 espécimes analisados para o caráter (83,8% –  $n = 32$ ) e nos espécimes onde a estrutura está presente (16,2% –  $n = 6$ ), ela é pequena ou vestigial.

De 35 espécimes, 30 (85,7%) apresentaram os I1 convergentes, com o ápice em contato, ou sem contato ao longo de toda a sua extensão. O P3 é aproximadamente oval em vista oclusal está separado do P4 por um diastema. O M2 tem as três cúspides principais bem definidas, e o cingulo posterolingual é ausente. Os caninos inferiores tem a coroa relativamente baixa, estando abaixo do nível do coronóide, em vista lateral. O cingulo anterior do canino inferior projeta-se anteriormente e é visível em vista lateral (FIGURA 17). O p2 é pequeno, com cerca de  $1/4$  da altura do p4, mais longo que alto, não toca o p4.

Comparado à espécie *C. salvini*, *C. scopaeum* pode ser diferenciada com base em seu menor tamanho, pelagem dorsal em geral mais clara (variando do castanho claro ao castanho escuro), constrição pós-orbital relativamente maior (fig. 12), processos pós-orbitais mais próximos da constrição pós-orbital e caninos inferiores com cingulo anterior projetado rostro-medialmente (fig. 17).

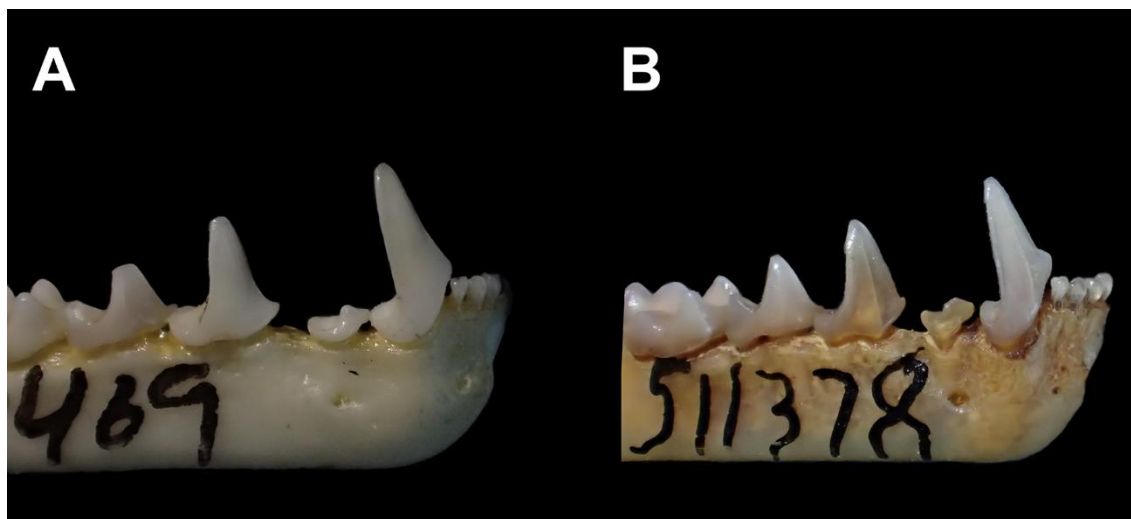


FIGURA 17. Vista lateral de parte do dentário direito de A) *Chiroderma salvini* (LSUMZ 25649 – Panamá, Darién) e B) *C. scopaeum* (USNM 511378 – México, Nayarit). O canino inferior esquerdo foi removido da imagem.

De *C. villosum*, *C. scopaeum* distingue-se por possuir a ferradura da folha nasal bicolorida e a lança com a extremidade distal simples, orelhas com margens claras, entalhe nasal mais curto (em *villosum* é mais próximo dos processos pós-orbitais), órbitas mais curtas (em *villosum* a margem anterior está no nível da metade do segundo pré-molar superior), incisivos superiores internos convergentes (geralmente paralelos em *villosum*), canino inferior relativamente pequeno (em *villosum* está aproximadamente na mesma altura do coronóide) e ausência de janela frontal, quando crânio e mandíbula estão em oclusão (em *villosum* há formação de uma janela delimitada pelos caninos superior e pelos incisivos superiores e inferiores ).

A subespécie *C. d. vizottoi* pode ser separada de *C. scopaeum* com base na pelagem mais bege/amarelada da primeira, assim como o tamanho maior, tanto em termos de medidas externas como para medidas cranianas (tabela 8). O primeiro pré-molar inferior de *C. d. vizottoi* é maior, com cerca de  $\frac{1}{2}$  a  $\frac{2}{3}$  da altura do segundo pré-molar, enquanto que em *C. scopaeum* o primeiro pré-molar inferior possui cerca de  $\frac{1}{4}$  da altura do segundo pré-molar.

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA E FILOGEOGRAFIA: O clado aqui denominado *scopaeum* contém seis espécimes de *Chiroderma*, dos quais cinco foram analisados morfologicamente (fig. 16). Os dois espécimes do México (TTU 109703 e TTU 110649) são morfologicamente similares ao táxon que aqui denominamos *Chiroderma scopaeum*, enquanto que os

espécimes do Panamá (LSUMZ 25470), El Salvador (TTU 62462) e da Guatemala (ROM 99703) possuem as características diagnósticas de *Chiroderma salvini*. No entanto, há uma clara diferenciação morfológica entre os *Chiroderma* do oeste do México e os ocorrentes nas áreas montanhosas do leste do México, da América Central e ao longo dos Andes na América do Sul. Além disso, o clado aqui nomeado *salvini* é composto exclusivamente por espécimes sul-americanos e da América Central. Portanto, consideramos que o fato de alguns espécimes de *salvini* inserirem-se no clado de *scopaeum* possa representar um caso de separação incompleta de linhagens (*incomplete lineage sorting* – ILS), um fenômeno relativamente comum em divergências recentes (Maddison e Knowles 2006). Para testar a hipótese da ocorrência de ILS entre as duas espécies aqui reconhecidas, recomendamos aumentar a amostra genética de *Chiroderma* do oeste do México e incluir marcadores nucleares informativos para o grupo.

SUBESPÉCIES: Considero *C. scopaeum* monotípico.

COMENTÁRIOS TAXONÔMICOS: Anderson (1960) menciona um registro de *Chiroderma* para o estado de Chihuahua, oeste do México, o que na época da publicação aumentaria consideravelmente a distribuição conhecida do gênero, sugerindo a presença de uma espécie não descrita para a região. Com uma amostra maior, Handley (1966a) descreve a subespécie *Chiroderma salvini scopaeum*, tendo como característica seu menor tamanho, quando comparada a *C. salvini salvini*. Neste estudo, consideramos as diferenças morfológicas, genéticas e biogeográficas suficientemente relevantes para tratar *scopaeum* como uma espécie distinta de *salvini* e não como uma forma geográfica, ou subespécie, da mesma.

HISTÓRIA NATURAL: As informações sobre a dieta de *C. scopaeum* são escassas. Em Tahuacán, Puebla, um indivíduo foi registrado visitando flores do cacto colunar *Pachycereus weberi* (Pachyceraceae), mas o morcego não estava coberto de pólen (Valiente-Banuet et al. 1997). Em Sinaloa, a espécie foi capturada em redes armadas embaixo de uma figueira frutificando; em Jalisco, redes sobre um rio e sob um dossel formado por figueiras selvagens e outras espécies arbóreas resultaram em capturas de indivíduos da espécie (Jones et al. 1972; Watkins et al. 1972). Espécimes de *C. scopaeum* também foram capturados em áreas antropizadas, como plantações de milho (Almazán-Catalán et al. 2009).

Compilando os dados associados aos espécimes analisados e as informações da literatura, o modelo reprodutivo de *C. scopaeum* aparenta ser poliétrico sazonal. Grávidas foram registradas em janeiro (Sinaloa), fevereiro (Jalisco) e junho (Jalisco e Nayarit) (Jones et al. 1972; Watkins et al. 1972). Fêmeas lactantes foram documentadas em maio (Morelos) e junho (Nayarit e Jalisco) (Watkins et al. 1972). Em julho (Chihuahua) e agosto (Colima) fêmeas reprodutivamente inativas foram registradas (Anderson 1972; Wilson 1979).

ESPÉCIMES EXAMINADOS (N = 35): **México**—*Colima*, La Sidra (TTU 61623), Pueblo Juárez (USNM 338711 [tipo de *scopaeum*]); *Jalisco*, 20 km SW Talpa de Allende (AMNH 254647), 9,3 km W Chapala (TTU 38049), 6,4 km NW Autlán de Navarro (TTU 109703), La Cumbre (TTU 40987); *Morelos*, Oaxtepec (USNM 559607); *Nayarit*, 12,9 km NE San Miguel del Zapote, 51,5 km W Mesa del Nayar (USNM 559608, 559609, 559610, 559611, 559612, 559613), 13 km NE San Blas (TTU 110649), El Venado (USNM 559614, 559615), 12,9 km E San Blas (TTU 6122), Arroyo La Taberna (USNM 511374, 511375, 511376, 511377), Coapan (USNM 511380, 511381, 511382), El Tacote (USNM 508636), Jalcotoán (USNM 523258, 523259), Mesa del Nayar (USNM 511378, 511379), Playa Novillero (USNM 553885); *Oaxaca*, 30 km NW Sala de Veja (AMNH 190006); *Veracruz*, Ojo de Agua del Rio Atoyac (TTU 9996, 9997, 9998, 9999).

*Chiroderma doriae* Thomas, 1891

SINÔNIMOS: Ver em Subespécies.

MATERIAL-TIPO: O tipo de *Chiroderma doriae*, por designação original, é o espécime BMNH 44.9.2.6 (pele) e BMNH 49.8.16.29 (crânio e mandíbula), um adulto de sexo indeterminado (possivelmente fêmea, devido à ausência de indício da bolsa escrotal na pele). A pele, taxidermizada, foi costurada longitudinalmente ao longo do dorso e provavelmente por esse motivo as descrições consideram a listra dorsal ausente (Dobson 1878; Vieira 1942). A orelha esquerda foi perdida, assim como o tarso e metatarso direitos (o calcâneo e a região da tíbia ainda estão aderidos ao espécime). A boca foi costurada na região sagital de forma que as verrugas labiais não estão evidenciadas. O par de listras interoculares é evidente, embora a pele esteja com a cor original ligeiramente apagada. As listras genais estão menos conspícuas, sendo que a listra direita está mais visível. Os pelos do dorso possuem um bandejamento bicolor com uma ampla faixa bege basal e um

ápice curto marrom mais escuro. A pelagem ventral é cinza/castanho claro. O uropatágio está rompido.

O crânio está danificado, praticamente toda região posterior à fossa interpterigoide está ausente (basioccipital, occipital e a região posterior da caixa craniana). Todos os dentes da arcada superior estão presentes. O arco zigomático direito está quebrado, a raiz do canino superior direito está a mostra. O palato também está parcialmente quebrado. Os incisivos superiores internos têm as extremidades distais convergentes, quase em contato um com o outro. A mandíbula e os dentes estão em boas condições, em geral, exceto pelo processo angular esquerdo que foi perdido. O p2 é grande e está quase em contato com p4 e c.

Conforme indicado na etiqueta, o espécime-tipo foi obtido a partir de material cedido pela família Parzudaki, que se refere a Charles Parzudaki e seu filho adotivo Emile, dois prolíficos negociantes de espécimes. Como Charles e Emile provavelmente nunca coletaram na América do Sul (Gouraud et al. 2016), no momento não é possível determinar o coletor e nem traçar a localidade precisa de coleta do espécime, em cuja etiqueta lê-se apenas “Minas Geraes” como localidade.

DISTRIBUIÇÃO E HÁBITAT: Ver em Subespécies.

DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO: A pelagem dorsal é de cor castanho claro na maioria dos espécimes de *C. d. doriae*, mas há alguns espécimes com pelagem dorsal castanho escuro. Em *C. d. vizottoi* a pelagem dorsal é bege claro (fig.18). Os pelos do dorso são tri-bandeados, tendo uma base castanho escuro, a banda medial bege clara e o ápice castanho claro (*C. d. doriae*) ou bege claro (*C. d. vizottoi*). Listras faciais interoculares e genais presentes, brancas e largas. Listra mediana dorsal presente, conspícua em 25 de 29 (86%) dos indivíduos de *C. d. doriae* examinados para o caráter, geralmente estendendo-se da região interescapular até a borda anterior do uropatágio. Um exemplar de *C. d. doriae* (ZUFMS 395) tinha uma listra mediana dorsal estendendo até a nuca. A base das orelhas e do trago são amarelados, bem como a borda marginal e o restante do pavilhão auditivo é marrom. A lança da folha nasal tem a extremidade simples e bordas laterais da ferradura são mais claras do que as bordas mediais e a lança.



FIGURA 18. Vista dorsal da pele de A) *Chiroderma doriae doriae* (ALP 6121 – Brasil, Rio de Janeiro) e B) *C. d. vizottoi* (ALP 10421 – Brasil, Ceará).

*Chiroderma doriae* tem, em média, o segundo maior crânio dentre as espécies de *Chiroderma*, menor apenas do que o crânio de *C. improvisum* (tabelas 8 e 9). Há sobreposição de medidas entre os menores *C. d. doriae* e os maiores *C. salvini*. As medidas da subespécie *C. d. vizottoi* se sobrepõem às medidas de espécimes de *C. scopaeum* e *C. villosum* grandes e de *C. salvini* pequenos (tabelas 8 e 9). A caixa craniana é relativamente baixa em *C. d. doriae*, em relação ao comprimento do crânio, e menos globosa que as demais espécies (exceto *C. improvisum*) (figs. 19, 20). Em *C. d. vizottoi*, a caixa craniana é relativamente mais alta e mais globosa do que na subespécie nominal. A crista sagital esteve presente em todos espécimes analisados de *C. d. doriae* ( $n = 71$ ), sendo conspícua em 57% ( $n = 41$ ), baixa em 35% ( $n = 25$ ) e muito baixa/vestigial em 7% ( $n = 5$ ). Em *C. d. vizottoi*, a crista sagital também está presente em todos exemplares ( $n = 11$ ), sendo conspícua em 90,9% ( $n = 10$ ) e pouco desenvolvida em 9,1% ( $n = 1$ ). O entalhe nasal é longo, ultrapassando a borda anterior das órbitas e os processos pós orbitais são moderadamente desenvolvidos (mais do que em *gorgasi* e *trinitatum* e menos que em *salvini*, *scopaeum* e *villosum*) (fig. 19).

O processo palatino posterior está ausente em 78% (51 de 65) dos espécimes de *C. d. doriae* analisados para o caráter, quando presente, o processo é pequeno e inconspícuo, exceto no caso de 3 exemplares (4,6% da amostra), onde tal estrutura apresentou-se conspícua. Dentre os exemplares de *C. d. vizottoi*, o processo palatino foi ausente em 5 dos 9 espécimes examinados para o caráter. A margem posterior do palato tem formato de U, diferentemente das demais espécies, que tem a borda posterior reta. Processos paraoccipitais estão presentes em *C. d. doriae*. Quando crânio e mandíbula estão em oclusão, é formada uma janela lateral, como em *C. salvini*, *C. scopaeum*, *C. gorgasi* e *C. trinitatum* (fig. 9).

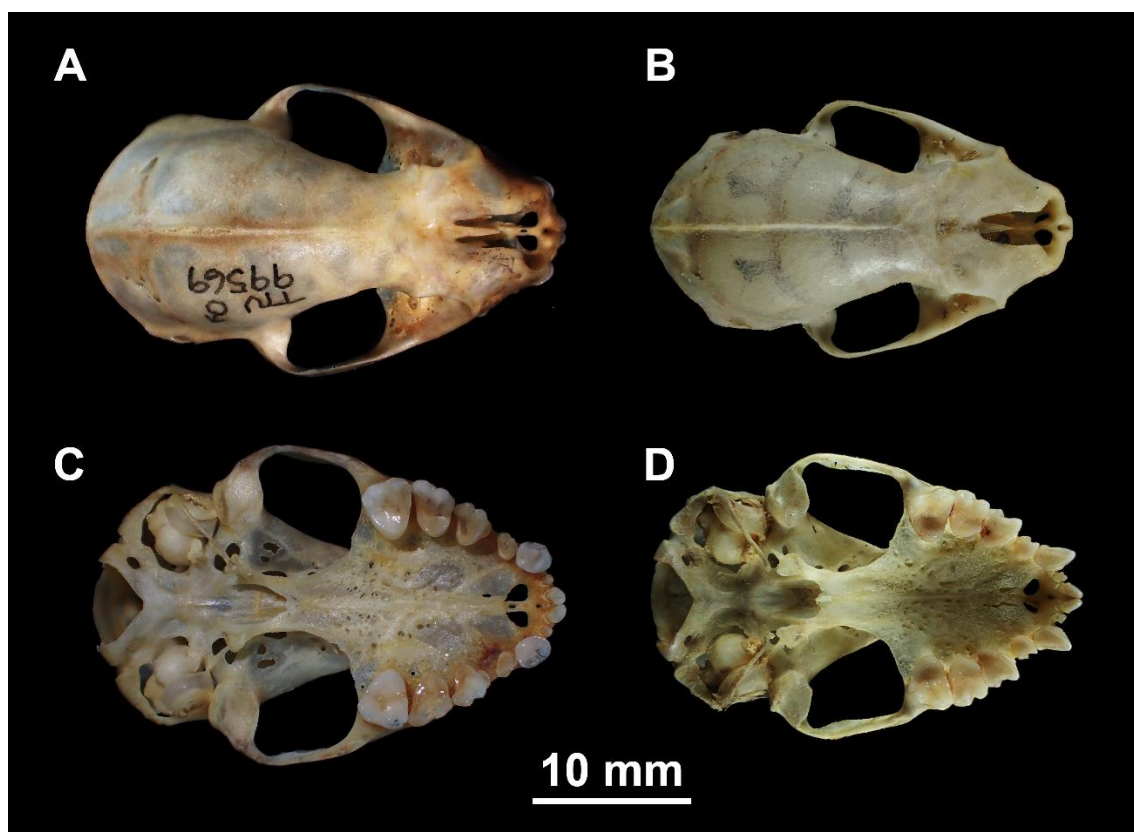


FIGURA 19. Vista dorsal (A) e ventral (C) do crânio de *Chiroderma doriae doriae* (TTU 99569 – Paraguai, La Cordillera) e vista dorsal (B) e ventral (D) do crânio de *C. doriae vizottoi* (ALP 10421 – Brasil, Ceará).

Os I1 têm os ápices convergentes e na maioria dos espécimes analisados os ápices estão em contato. Um espécime (ZUFMS 395), apresentou os I1 paralelos, sem nenhum ponto de contato. O P3 é mais largo do que comprido, conforme observado em vista oclusal. O P3 está em contato com o canino, mas não está em contato com o P4 (em *C.*

*improvisum* os pré-molares estão em contato) (fig. 19). O P4 tem um cíngulo disto-lingual bem desenvolvido (relativamente menor nas outras espécies). A mandíbula é robusta, com um processo condilar acima da fileira de dentes, ou aproximadamente no mesmo nível. Processo coronóide claramente mais alto que caninos, em vista lateral (no mesmo nível ou abaixo em *C. salvini* e *C. villosum*). O p2 tem cerca de  $\frac{1}{2}$  a  $\frac{2}{3}$  da altura do p4, sendo aproximadamente tão alto quanto longo (mais longo que alto em *C. salvini*, *C. scopaeum*, *C. improvisum* e *C. villosum*) (fig. 20). O p2 está separado de p4 por um diastema.

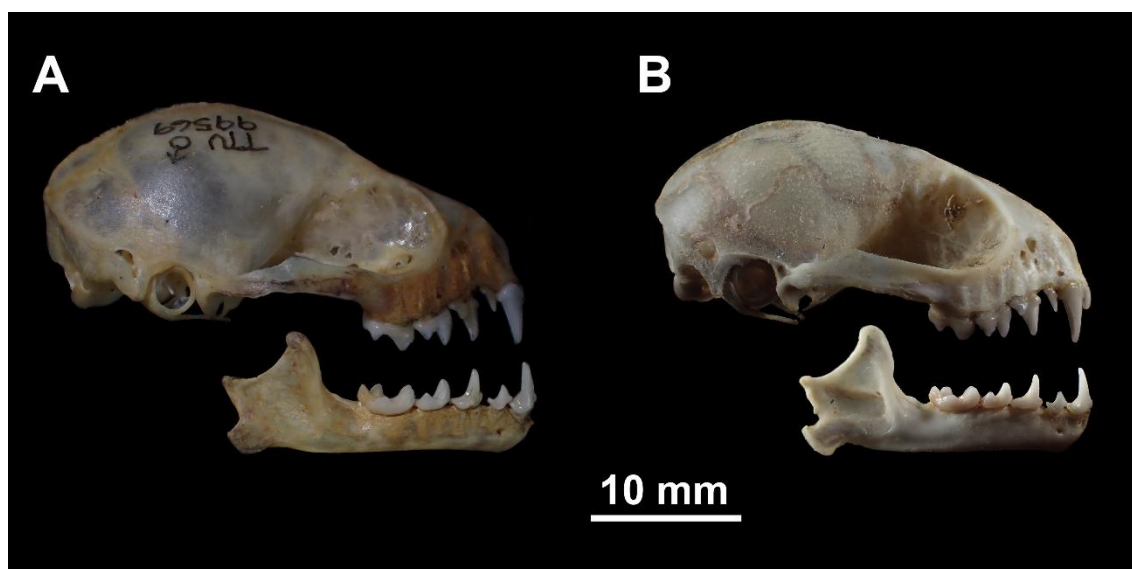


FIGURA 20. Crânio e mandíbula em vista lateral de A) *Chiroderma doriae doriae* (TTU 99569 – Paraguai, La Cordillera); B) *C. doriae vizottoi* (ALP 10421 – Brasil, Ceará).

A única espécie que ocorre em simpatria com *C. doriae* é *C. villosum*, da qual *doriae* pode ser diferenciada pelo tamanho geralmente maior, pela presença de dois pares de listras faciais claras e conspícuas (estreitas e inconspícuas em *villosum*), pela folha nasal bicolor, pelas margens da orelha que são claras, pela ausência de processo palatino posterior, pelos incisivos internos convergentes e geralmente em contato no ápice (geralmente paralelos e não tocando em *villosum*), pelo primeiro pré-molar inferior mais alto do que largo (baixo e mais longo que alto em *villosum*), canino inferior baixo (alto em *villosum*) e ausência de janela frontal quando crânio e mandíbula estão em oclusão (fig. 14).

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA E FILOGEOGRAFIA: A análise filogenética de 16 sequências de *C. doriae* não corrobora a existência de estruturação geográfica, com haplótipos de regiões

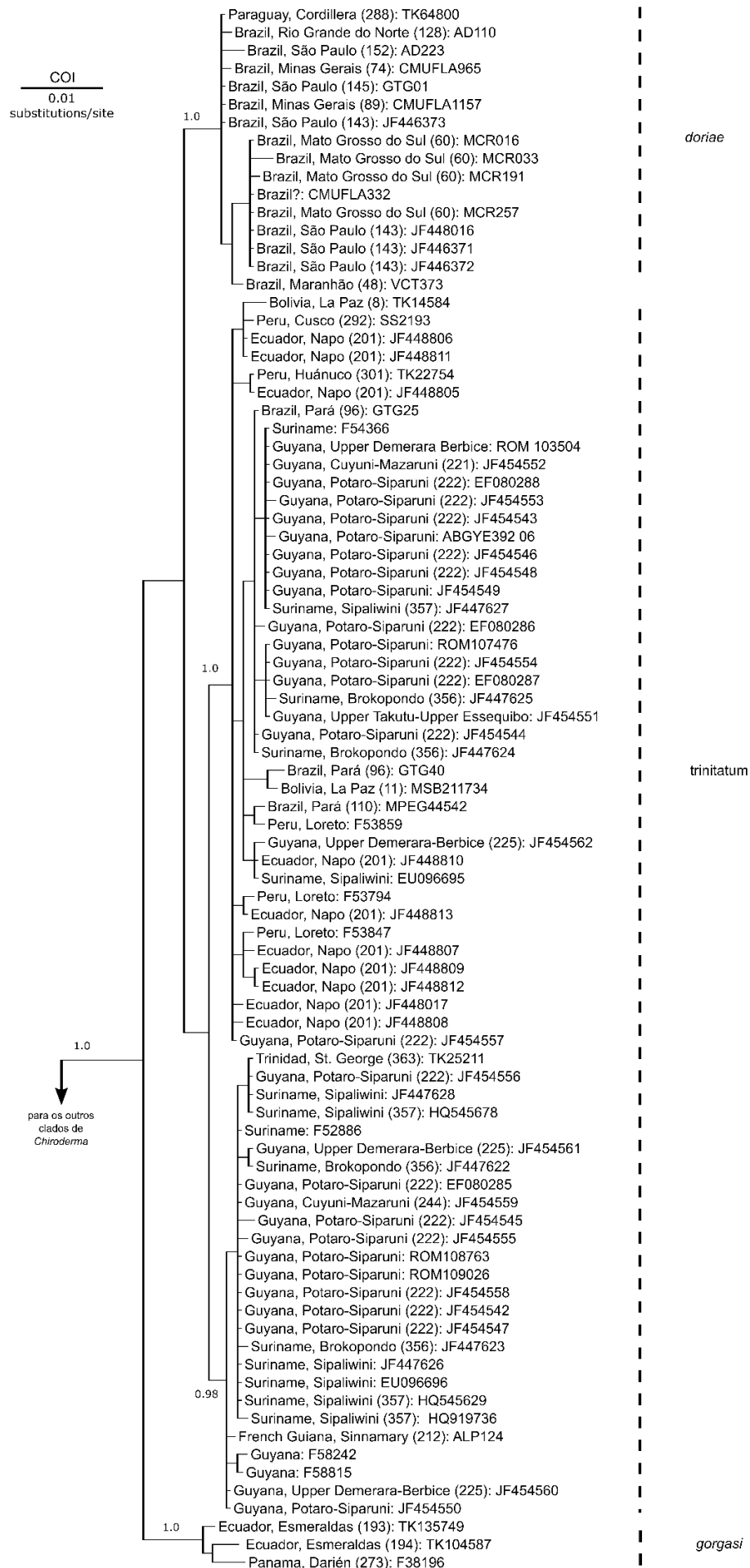


geograficamente distantes, como Rio Grande do Norte e Paraguai, se agrupando (fig. 21). A variação genética dentro da espécie foi considerada baixa, de 0,49% (tabela 4). Fenotipicamente, no entanto, existe clara variação geográfica em *C. doriae*. Espécimes da Caatinga no Piauí e Ceará e da região de ecótono entre Cerrado e Amazônia no Maranhão são significativamente menores e possuem a pelagem mais clara que espécimes da Mata Atlântica e Cerrado, que são mais escuros (pelagem castanho clara a castanho escura) e maiores (figs. 18 e 20).

Visto que as populações da Caatinga (Ceará e Piauí) e do Maranhão formam um agrupamento fenotipicamente distinto das populações da Mata Atlântica e Cerrado, mas não há evidências de pertencerem a um haplogrupo distinto, considero essa população como uma subespécie para a qual o nome disponível é *vizottoi* de Taddei e Lim (2010). A lógica por trás do reconhecimento subespecífico seguiu o argumento de Patten (2015), que admite o reconhecimento de subespécies para grupos fenotipicamente distintos e restritos geograficamente mas que não perfazem agrupamentos monofiléticos.

Além da clara divisão fenotípica entre as duas subespécies, a espécie varia geograficamente de acordo com a temperatura e pluviosidade (fig. 22, tabelas 12 e 13). A precipitação no trimestre mais quente (variável BIO18 do WorldClim), a latitude e a sazonalidade da temperatura (BIO4) foram as variáveis mais fortemente correlacionadas ao tamanho, sugerindo que indivíduos de populações de áreas mais sazonais, em maiores latitudes e com maior precipitação são maiores (apêndice 5).

FIGURA 21 (página seguinte). Relações filogenéticas entre *Chiroderma doriae*, *C. gorgasi* e *C. trinitatum*, considerando 87 sequencias de citocromo *c* subunidade 1. As localidades entre parênteses estão detalhadas no gazetteer (apêndice 1). Esse subclado apresenta uma versão detalhada dos clados denominados “*doriae*”, “*gorgasi*”, “*trinitatum* A” e “*trinitatum* B” na figura 4.



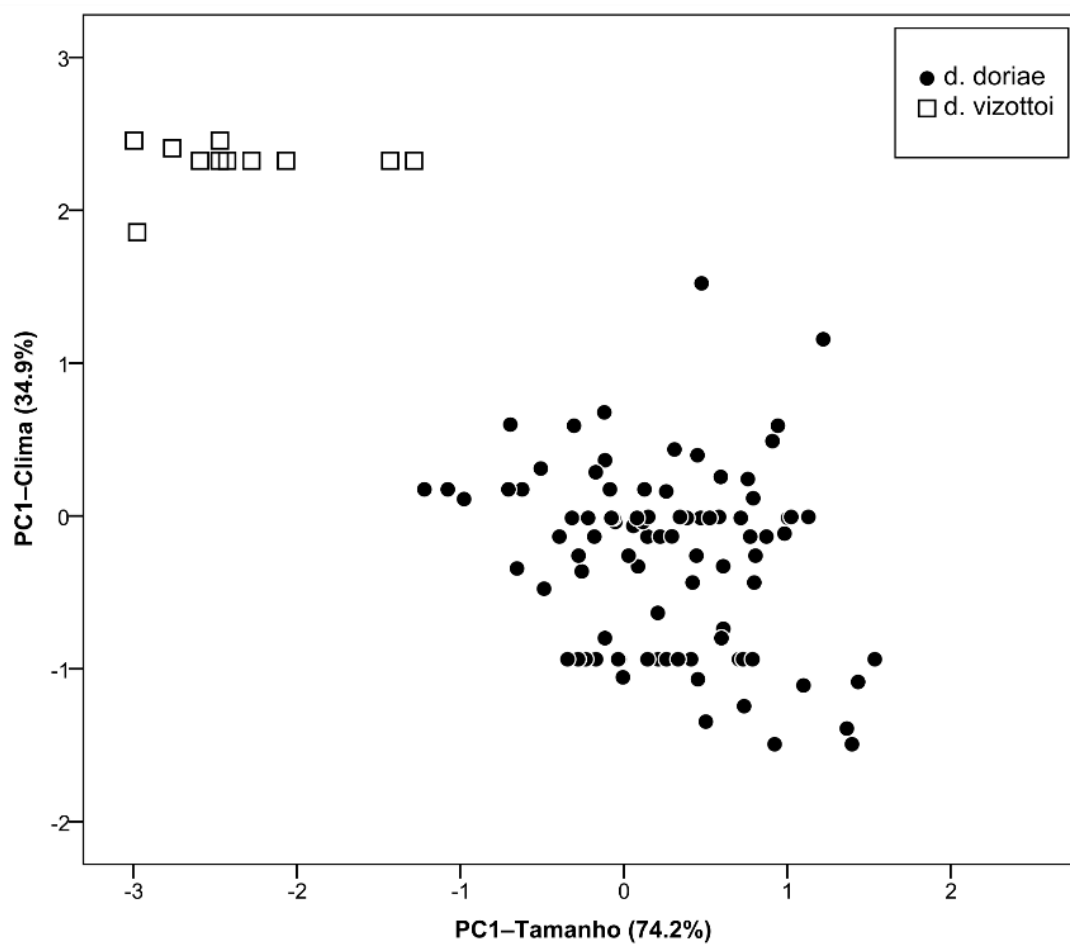


FIGURA 22. Dispersão dos primeiros componentes (PC1) extraídos de uma análise de componentes principais incluindo 20 variáveis climáticas e de uma análise de componentes principais incluindo 13 variáveis morfológicas. Coeficiente de correlação de Pearson = -0,744.

TABELA 12. Cargas (*loadings*) dos dois primeiros componentes extraídos da análise de componentes principais de 19 variáveis climáticas e da latitude de localidades de coleta de *Chiroderma doriae doriae* e *C. d. vizottoi*.

| Variáveis                    | PC 1   | PC 2   |
|------------------------------|--------|--------|
| <b>Latitude</b>              | -0,86  | -0,49  |
| <b>BIO1</b>                  | 0,48   | 0,49   |
| <b>BIO2</b>                  | 0,14   | -0,87  |
| <b>BIO3</b>                  | 0,88   | -0,07  |
| <b>BIO4</b>                  | -0,84  | -0,46  |
| <b>BIO5</b>                  | 0,39   | 0,12   |
| <b>BIO6</b>                  | 0,39   | 0,77   |
| <b>BIO7</b>                  | -0,32  | -0,83  |
| <b>BIO8</b>                  | -0,02  | 0,33   |
| <b>BIO9</b>                  | 0,63   | 0,56   |
| <b>BIO10</b>                 | 0,20   | 0,54   |
| <b>BIO11</b>                 | 0,60   | 0,53   |
| <b>BIO12</b>                 | -0,34  | 0,38   |
| <b>BIO13</b>                 | 0,45   | -0,04  |
| <b>BIO14</b>                 | -0,86  | 0,49   |
| <b>BIO15</b>                 | 0,79   | -0,43  |
| <b>BIO16</b>                 | 0,37   | -0,02  |
| <b>BIO17</b>                 | -0,88  | 0,46   |
| <b>BIO18</b>                 | -0,83  | -0,50  |
| <b>BIO19</b>                 | 0,20   | 0,96   |
| <b>Autovalores</b>           | 6,98   | 5,70   |
| <b>Proporção da variação</b> | 34,91% | 28,52% |

TABELA 13. Cargas (*loadings*) do primeiro componente extraído da análise de componentes principais de 13 variáveis crânio-dentárias de *Chiroderma doriae doriae* e *C. d. vizottoi*.

| <b>Medidas</b>               | <b>PC 1</b> |
|------------------------------|-------------|
| <b>GLS</b>                   | 0.93        |
| <b>CIL</b>                   | 0.96        |
| <b>CCL</b>                   | 0.96        |
| <b>PB</b>                    | 0.71        |
| <b>BB</b>                    | 0.75        |
| <b>MB</b>                    | 0.89        |
| <b>ZB</b>                    | 0.91        |
| <b>MTRL</b>                  | 0.92        |
| <b>M1–M1</b>                 | 0.88        |
| <b>M2–M2</b>                 | 0.90        |
| <b>MANDL</b>                 | 0.89        |
| <b>DENL</b>                  | 0.84        |
| <b>CAL</b>                   | 0.81        |
| <b>Autovalores</b>           | 9.98        |
| <b>Proporção da variação</b> | 76.80%      |

SUBESPÉCIES: Reconheço duas subespécies para *Chiroderma doriae*.

*C. d. doriae* Thomas, 1891

SINÔNIMOS:

[*Phyllostoma*] *dorsale* Lund, 1842a: 134; *nomen nudum*.

*C[hiroderma]*. *pictum* Gray, 1866: 117; *nomen nudum*.

*Chiroderma villosum*: Dobson, 1878: 534; não *Chiroderma villosum* W. Peters, 1860.

*Ch[iroderma]*. *doriae* Thomas, 1891: 881; localidade tipo “Minas Geraes.” (estado de Minas Gerais, sudeste Brasileiro).

*Chiroderma villosum* Winge, 1892: 9; não *Chiroderma villosum* W. Peters, 1860.

*Chiroderma* sp. Pedro, Passos & Lim, 2001: 138.

*Chiroderma doria* Wagner *et al.*, 2015: 1016; grafia incorreta de *Chiroderma doriae* Thomas, 1891.

**DISTRIBUIÇÃO E HÁBITAT:** A subespécie nominal ocorre desde a região Nordeste do Brasil, no Rio Grande do Norte, até o Sul, em Santa Catarina, ocorrendo a oeste nos estados do Mato Grosso do Sul, Goiás e no Distrito Federal. A subespécie também é registrada no leste do Paraguai (departamentos de La Cordillera e San Pedro) (fig. 23). Futuros estudos podem revelar a presença de *C. d. doriae* na Bolívia, na região adjacente ao município brasileiro de Corumbá, onde o táxon é registrado.

As localidades de coleta da subespécie estão inseridas em áreas de Mata Atlântica (estacional e ombrófila) e ambientes associados, como a restinga, além de ocorrer no Cerrado e Pantanal (Taddei 1979; Gregorin 1998; Bordignon 2005). A espécie também está presente em parques urbanos de grandes cidades e em outras áreas antropizadas (Esbérard *et al.* 1996; Nogueira e Peracchi 2003; Nunes *et al.* 2017). Capturas foram realizadas desde o nível do mar (e.g. São Sebastião, São Paulo, Brasil) até cerca de 1.200 metros (e.g. Diamantina, Minas Gerais, Brasil).

*C. d. vizottoi* Taddei & Lim, 2010

SINÔNIMOS:

*Chiroderma* nov. sp. Cruz, Martínez & Fernandes, 2007: 615.

*Chiroderma* sp. Gregorin, Carmignotto & Percequillo, 2008: 372.

*Chiroderma vizottoi* Taddei & Lim, 2010: 384. Localidade-tipo “Teresina (ca. 05° 02’ S and 42° 45’ W), in the State of Piauí, Brazil.”

**DISTRIBUIÇÃO E HÁBITAT:** Essa subespécie ocorre nos estados brasileiros do Maranhão, Ceará e Piauí (fig. 23). Um espécime coletado na Caatinga do Piauí foi capturado numa área com árvores xerofíticas baixas (3 a 5 m), próximo a um afloramento rochoso (Gregorin *et al.* 2008). Dois exemplares do Maranhão foram capturados em redes armadas na beira da praia, em área de restinga.

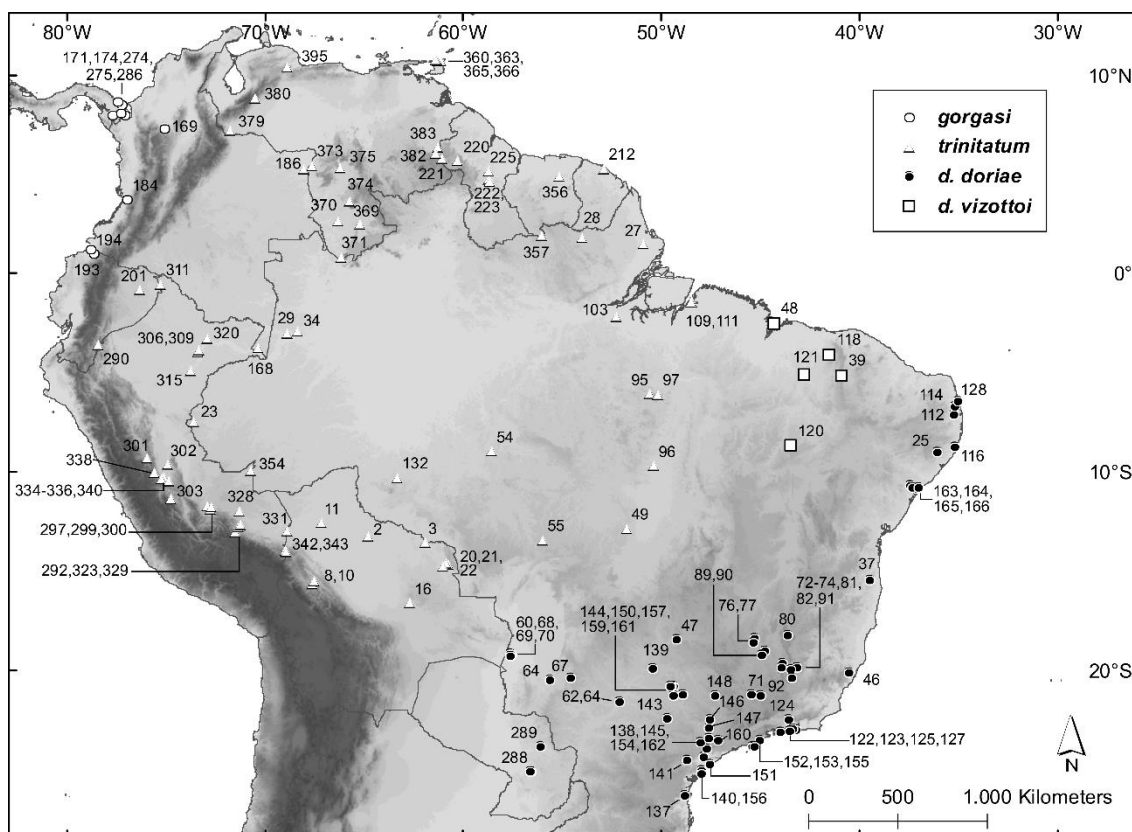


FIGURA 23. Localidades de coleta dos espécimes analisados de *Chiroderma doriae doriae*, *C. d. vizottoi*, *C. gorgasi* e *C. trinitatum*. Os números das localidades são referenciados no gazetteer (apêndice 1).

COMENTÁRIOS TAXONÔMICOS: Lund (1842a: 134, 1842b: 200), em seu estudo sobre a fauna vivente e fóssil da região de Lagoa Santa, Minas Gerais, registra a espécie *Phyllostoma dorsale* entre os representantes da fauna vivente da região. Em ambas as publicações, *Phyllostoma dorsale* é apresentado claramente como um nome novo de autoria do próprio Lund, evidenciado pelo “m.” na frente dos nomes. Por estar presente apenas em uma lista, carecendo de descrição ou definição formal, *Phyllostoma dorsale* de Lund é considerado um *nomen nudum* para fins de nomenclatura (ver artigo 12 do ICZN 1999).

Gray (1866), em sua revisão de Phyllostomidae, lista duas espécies em *Chiroderma*, *C. villosum* e *C. pictum*. O segundo nome é um *nomen nudum*, por carecer de descrição formal. Considero, entretanto, razoável adicionar *Chiroderma pictum* na sinonímia de *Chiroderma doriae*. Levando-se em conta o catálogo dos morcegos do British Museum of Natural History (Dobson 1878), o único exemplar de *Chiroderma* da coleção na época que Gray publicou seu estudo seria o exemplar que posteriormente se



tornaria o holótipo de *Chiroderma doriae*. A palavra latina *pictus* significa “pintado”, “decorado”, sendo um indício que Gray se referia às conspícuas listras faciais observáveis no tipo de *Chiroderma doriae* e que diferenciariam a espécie do único outro *Chiroderma* conhecido na época, *C. villosum*.

Dobson (1878), na descrição de *Chiroderma salvini*, compara o tipo a um exemplar proveniente de Minas Gerais (Brasil) identificado por ele como *Chiroderma villosum*. Porém, Thomas (1891), com base em uma prancha não publicada de W. Peters disponível no acervo do Museu de História Natural de Gênova, reconhece que o espécime de Minas Gerais identificado como *Chiroderma villosum* por Dobson não representa o *Chiroderma villosum* de Peters (1860). Concluindo se tratar de uma espécie nova, Thomas descreve *Chiroderma doriae*, diferenciando-a de *C. villosum* principalmente com base nos incisivos superiores internos e no primeiro pré-molar inferior.

Winge (1892), ao estudar o material enviado por Lund ao museu de Copenhague e atualizar a taxonomia das espécies fósseis e viventes representadas, identificou como *Chiroderma villosum* o material referido a Lund como *P. dorsale*. Winge (1892: 9) localizou entre os espécimes recentes de Lagoa Santa, 5 indivíduos em álcool, 2 esqueletos e 3 peles. Dentre o material fóssil, o autor apenas menciona material pós craniano da Lapa da Escrivadinha e de uma caverna cujo nome não é mencionado.

Thomas (1893), após receber material de Lagoa Santa doado ao British Museum of Natural History por Winge e identificado pelo dinamarquês como *Chiroderma villosum*, identifica corretamente o crânio como pertencendo a *C. doriae*. Nesta publicação, o autor é o primeiro a identificar que *Phyllostoma dorsale* de Lund é sinônimo de *Chiroderma doriae*. O exemplar coletado em Lagoa Santa por Lund (BMNH 93.1.9.16) examinado neste estudo provavelmente é o mesmo que foi doado por Winge ao British Museum mencionado por Thomas.

Além dos espécimes de Lagoa Santa de Lund e do tipo, todos provenientes de Minas Gerais, nenhum outro espécime de *C. doriae* é mencionado durante um hiato de 86 anos. Por esse motivo, as publicações feitas durante esse período que mencionavam a espécie citavam apenas Minas Gerais como localidade de ocorrência e repetiam as características morfológicas mencionadas na descrição original (Vieira 1942; Cabrera 1958). É importante mencionar, entretanto, que o BMNH possui espécimes de *C. doriae* coletados durante o início do século 20, por Alphonse Robert em Ypanema, atualmente

Floresta Nacional de Ipanema, São Paulo (BMNH 3.7.1.163) e por Wilhelm Ehrhardt em Joinville, Santa Catarina, (BMNH 9.11.19.15).

Taddei (1979) fornece a primeira publicação recente com dados inéditos de *C. doriae*. O autor apresenta uma redescrição do táxon baseada em 39 indivíduos de *C. d. doriae* coletados no estado de São Paulo. Entre os resultados, Taddei (1979) confirma presença de conspícua listra dorsal mediana, que autores prévios consideraram ausente.

HISTÓRIA NATURAL: *C. d. doriae* é granívoro, especializado em triturar sementes de frutos do gênero *Ficus* (Moraceae) para extrair o seu conteúdo nutritivo (Taddei 1980; Nogueira e Peracchi 2001, 2003). Quatro espécies de *Ficus* são documentadas na dieta de *C. d. doriae*: *Ficus clusiaefolia*, *F. cyclophylla*, *F. organensis* e *F. tomentella* (Sipinski e Reis 1995; Esbérard et al. 1996; Nogueira e Peracchi 2001). Indivíduos de *C. d. doriae* foram capturados próximos a ou visitando árvores de *Cecropia glaziovii* (Urticaceae), *Ficus enormis*, *F. gomeleira* e *Muntingia calabura* (Muntingiaceae) sugerindo que a espécie também utilize os frutos dessas espécies como alimento (Taddei 1980; Esbérard et al. 1996). Além de *Ficus*, também é registrado o consumo de frutos e infrutescências de *Cecropia pachystachya* (Urticaceae), *Chlorophora tinctoria* (Moraceae), *Piper* sp. (Piperaceae) e *Psychotria suterella* (Rubiaceae) (Taddei 1973; Esbérard et al. 1996; Nogueira e Peracchi 2001; Novaes et al. 2010; Laurindo et al. 2017). Indivíduos de *C. d. doriae* já foram observados cobertos por pólen, de *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) e de uma espécie não identificada, sugerindo que possam utilizar esse recurso como alimento (Esbérard et al. 1996; Olmos e Boulhosa 2000).

Os abrigos diurnos utilizados por *C. d. doriae* não são conhecidos (ver revisão em Garbino e Tavares 2018), embora haja dois registros ocasionais para a espécie em cavernas, um no estado de São Paulo (Arnove 2008) e outro para Minas Gerais (informações do espécime UFMG 4953). No Cerrado de São Carlos, sudeste Brasileiro, a espécie foi registrada em pelotas do mocho-diabo (*Asio stygius*) (Motta-Junior e Taddei 1992).

Nas localidades onde *C. d. doriae* ocorre em simpatria com *C. v. villosum*, no sudeste brasileiro, a primeira é sempre capturada em números muito maiores do que a segunda quando redes de neblina são armadas no nível do solo. No Jardim Botânico do Rio de Janeiro, oito noites de amostragem resultaram na captura de 49 *C. d. doriae* e 5 *C. v. villosum* (Nogueira e Peracchi 2003), em Mirassol, São Paulo, na mesma localidade foram capturados 24 *C. d. doriae* e 6 *C. v. villosum* (Taddei 1979). De modo inverso, em

um estudo utilizando redes de dossel no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, as redes armadas entre 11 e 19,5 m capturaram 1 *C. d. doriae* e 24 *C. v. villosum* (Gregorin et al. 2017). O relato anedótico de Taddei (1980) descreve a aproximação de *C. d. doriae* às árvores frutificando como um voo rasante. Embora a literatura seja escassa quando comparada a *C. trinitatum* e *C. villosum*, é plausível que *C. d. doriae* não seja um frugívoro de dossel, como as duas primeiras espécies.

Cinco espécies de ectoparasitas foram coletadas infestando *C. d. doriae*: *Aspidoptera falcata* (Streblidae), *Megistopoda proxima* (Streblidae), *Strebla guajiro* (Streblidae) e *Trichobius joblingi* (Streblidae) em indivíduos de Sergipe e o ácaro *Periglischrus iheringi* (Spinturnicidae) foi documentado em morcegos coletados em Mato Grosso do Sul, no Paraguai e no Rio de Janeiro (Presley 2004; Lourenço et al. 2016; Lima Silva et al. 2017; Soares et al. 2017). Indícios de infecção sanguínea por uma espécie de tripanossomatídeo foi reportado para *C. d. doriae* do Distrito Federal, Brasil (Lourenço et al. 2018).

O padrão reprodutivo sugerido para a subespécie é o poliétrico sazonal (Taddei 1980). Grávidas foram registradas entre junho e outubro, os estágios iniciais foram registrados entre junho e julho e fêmeas com embriões em estágio avançado foram registradas entre agosto e outubro (Taddei 1980; Esbérard et al. 1996). Os partos ocorrem entre outubro e janeiro, sugerindo um tempo de gestação superior a três meses e meio (Taddei 1980). Fêmeas simultaneamente grávidas e lactantes são comuns, sugerindo a produção de dois filhotes anualmente, com o segundo parto em fevereiro e março (Taddei 1976, 1980; Esbérard et al. 1996).

Pouco se sabe sobre a história natural de *C. d. vizottoi*. No Ceará, sete espécimes foram capturados em redes armadas próximas a uma Moraceae com frutos e uma fêmea grávida e outra lactante foram capturadas em janeiro (Silva et al. 2015). O ácaro *Periglischrus iheringi* (Spinturnicidae) foi registrado parasitando indivíduos de *C. d. vizottoi* no Ceará (Almeida et al. 2016).

ESPÉCIMES EXAMINADOS (N = 136): **Brasil**—*Alagoas*, Mata da Cachoeira, São José da Lage (UFPB 4348); *Bahia*, Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra Bonita ([UFMG]RSB 21, [UFMG]RSB 22); *Ceará*, Reserva Natural Serra das Almas (ALP 10196, 10418, 10421, 10423, 10440, 10451, 10464); *Goiás*, Itumbiara (MCN-MQ 145); *Maranhão*, São Luís (ALP 6633, 6634, 6635, [UFMG]VCT 373, 374); *Mato Grosso do*

Sul, Corumbá ([UFMG]VCT 6069, [UFMG]VCT 6081), Fazenda Barma (MZUSP 28591, 28688), Morro do Paxixi (ZUFMS 2300), Parque Estadual Matas do Segredo (ZUFMS 493), Urucum (ZUFMS 800, 1058, 1059, 1060, 1061, 1062, 1069), Urucum, Morro São Domingos (ZUFMS 912); *Minas Gerais*, sem localidade específica (BMNH 44.9.2.6 [tipo de *doriae*]), Área de Proteção Ambiental Coqueiral (CMUFLA 163), Barão de Cocais ([UFMG]VCT 5831), Belo Horizonte (UFMG 3537), Estação Ecológica de Pirapitinga em Morada Nova de Minas (UFMG 3383), Estação Ecológica de Pirapitinga em Três Marias (ALP 9154), Gruta do Salitre em Diamantina (UFMG 4953), João Monlevade (CMUFLA 965), Lagoa Santa (BMNH 93.1.9.16); Mariana (CMUFLA 938, [UFMG]VCT 6058), Parque Estadual do Rio Doce (CMUFLA 1157), Pompéu (MCN-MQ 253), Usina Hidrelétrica Retiro Baixo (CMUFLA 1415), Valos (CMFULA 496); *Pará* (não mapeado; BMNH 7.1.1.723 [provavelmente um erro]); *Paraíba*, Fazenda Pacatuba, 10 km NE de Sapé (UFPB 3), Reserva Biológica Guaribas (UFPB 7327, 7341); *Pernambuco*, Reserva de Saltinho ([MZUSP] AD119); *Piauí*, Parque Nacional de Sete Cidades (DZSJRP 11460 [parátipo de *vizottoi*]), Teresina (DZSJRP 18054 [holótipo de *vizottoi*]); *Rio de Janeiro*, Ilha da Marambaia (ALP 6121), Jardim Botânico do Rio de Janeiro (7508, 7509, 7510, 7511, 7513, 7514, 7515, 7517, 7519, 7520, 8059, 8062, 8064, 8077, 8079, 8080, 8081), Morro Azul (ALP 9142), Parque Estadual da Pedra Branca (ALP 5784), Parque Natural Municipal da Prainha (ALP 6650); *Rio Grande do Norte*, Mata da Estrela (MZUSP 35027); *Santa Catarina*, Joinville (BMNH 9.11.19.15); *São Paulo*, Barra do Ribeirão Onça Parda (MZUSP 10632), Barão Geraldo (ZUEC 783), Cachoeira dos Índios (DZSJRP 3140, 3141), Cananéia (MZUSP 26354), Estação Experimental de Pindorama (DZSJRP 16506), Fazenda João XXIII ([LMUSP]GTG 01), Fazenda Paraguassu (ZUEC 1002), Fazenda Santa Carlota (MZUSP 35028), Fazenda Silvio Fazoli em Irapuã (DZSJRP 2924, 2937, 2945, 2946, 3611, 3728), Grota de Mirassol (DZSJRP 2640, 3997, 3998, 3999, 4029), Iguape (MZUSP 21802), Ilha do Cardoso (MZUSP 28037, ZUFMS 395, 397), Instituto de Biologia Marinha em São Sebastião (DZSJRP 10050), Itapetininga (USNM 542616), Parque Estadual da Ilha Anchieta (MZUSP 29456, 31582), Parque Estadual de Ilhabela (MZUSP 35029), Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (MZUSP 34012), São José do Rio Preto (DZSJRP 2469), São Roque (MZUSP 15112), Sítio Progresso (DZSJRP 3810, 3825, 3921, 4271, 4272, 4273, 4381, 4382, 4383, 4384, 4385, 4445), Ypanema (BMNH 3.7.1.163), *Sergipe*, Estação Ecológica de Itabaiana (ALP 6545), Floresta Nacional do Ibura (CMUFS SSB1-FNI, SSB2-FNI, SSB376-FNI, SSB377-FNI, SSB20-FNI, SSB33-FNI), Mata do Junco

(CMUFS 51, 71, 73, 94), Parque Nacional Serra de Itabaiana (CMUFS 65). **Paraguai**—*La Cordillera*, Estancia Sombrero (TTU 75275, 99569); *San Pedro*, Yaguarete Forests, 0.5 km W headquarters (TTU 95747). **Sem localidade**—BMNH 7.1.1.698.

*Chiroderma trinitatum* Goodwin, 1958

SINÔNIMOS:

*Chiroderma trinitatus* Goodwin, 1958:1; localidade-tipo “Cumaca, Trinidad, British West Indies.”

*Chiroderma trinitatum* Handley, 1960:466; alteração da grafia para concordar com o gênero.

*Chiroderma trinitatum trinitatum*: Barriga-Bonilla, 1965:247; combinação nova.

*Chiroderma trinitratum*: Linares & Moreno-Mosquera, 2010: 275; grafia incorreta de *Chiroderma trinitatum* Goodwin, 1958.

**MATERIAL-TIPO:** O tipo, indicado na publicação original, é o espécime AMNH 175325, uma fêmea grávida coletada em uma caverna bem-iluminada, por L. Venus e B. Smith em 22 de março de 1956 em Cumaca, Trindade e Tobago. A pele está preservada em meio líquido e praticamente todos os pelos caíram; há um corte transversal na região ventral à altura do abdome. O crânio, removido, encontra-se em bom estado de preservação, com todos os dentes e ossos cranianos preservados. O feto, removido do espécime-tipo, possui distinta listra dorsal e apresentou um comprimento céfalo-caudal de aproximadamente 20 mm.

**DISTRIBUIÇÃO E HÁBITAT:** Espécimes aqui identificados como *C. trinitatum* foram coletados no norte, centro-oeste e oeste do Brasil, norte, noroeste e leste da Bolívia, leste do Peru, Equador, sul e leste da Colômbia, na Venezuela, Guianas, Suriname e na ilha de Trindade (fig. 23).

Os registros da espécie são provenientes de florestas tropicais úmidas, na bacia Amazônica, na Orinoquia e no escudo das Guianas. Alguns registros são de áreas de transição entre florestas úmidas e formações mais secas e sazonais, como por exemplo, na Serra do Roncador (Brasil central) e em San Ramon (nordeste da Bolívia). Espécimes

foram coletados desde cerca de 20 m acima do nível do mar (e.g. Belém, Brasil) até cerca de 1.050 m, no sopé dos Andes (e.g. Santa Bibiana, Peru), o que corrobora a amplitude altitudinal sugerida na literatura (e.g. Handley 1976; Ascorra et al. 1996; Solari et al. 2006).

**DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO:** A pelagem dorsal varia entre castanho claro, castanho escuro e castanho acinzentado (fig. 24). Um único espécime totalmente branco foi registrado na Amazônia peruana (Tello et al. 2014). Os pelos do dorso são tricoloridos, sendo a base, cerca de  $\frac{1}{4}$  do comprimento do pelo, castanho escuro e a porção medial, cerca de  $\frac{1}{2}$  do comprimento do pelo, bege claro ou cinza claro. As listras faciais estão sempre presentes, as interoculares geralmente são mais largas ( $> 2$  mm) e evidentes que as genais. A listra dorsal esteve presente em 111 dos 113 espécimes analisados para o caráter (98%). Nos casos em que a listra esteve presente, esta esteve fracamente visível em 13 de 95 exemplares (13%). A listra geralmente inicia-se na região interescapular e atinge a extremidade posterior do animal. Em alguns casos, a listra dorsal iniciou-se mais anteriormente, na região imediatamente posterior à nuca. As orelhas possuem base e margens amareladas, sendo o restante castanho escuro. A lança da folha nasal tem extremidade com a ponta simples, a cor é castanha com as bordas e base da ferradura mais claras.



FIGURA 24. Pelagem dorsal em *Chiroderma trinitatum*. A) USNM 361723 do Brasil, Pará; B) USNM 393709 do Brasil, Mato Grosso.

O crânio é pequeno, com dimensões similares a *C. gorgasi* e menores que todas as outras espécies de *Chiroderma* (tabelas 8 e 9). A caixa craniana é globosa e destaca-se da região frontonasal, em vista lateral. A crista sagital não foi detectada em 37 de 126 espécimes (29,4%), em 86 espécimes esteve presente, mas pouco evidente (68,2%) e em 3 espécimes (2,3%) a estrutura apresentou-se conspícua. O entalhe nasal é relativamente curto, não atingindo a região interorbital (fig. 25). As órbitas são relativamente pequenas, com a borda anterior aproximadamente no mesmo nível da porção mais mesial do primeiro molar superior (fig. 26). Os processos pós-orbitais são discerníveis, porém são romboides e não pontiagudos como em outras espécies.

O processo palatino posterior é ausente na maioria da amostra de 121 espécimes (90,9% – n = 110). Em 10 espécimes foi possível observar um pequeno processo, e um espécime (AMNH 264076) apresentou uma chanfradura anterior anômala. Os processos paraoccipitais são ausentes. Quando crânio e mandíbula estão em oclusão é formada uma janela lateral entre o canino, primeiro e segundo pré-molar superiores e primeiro e segundo pré-molar inferior (fig. 9).

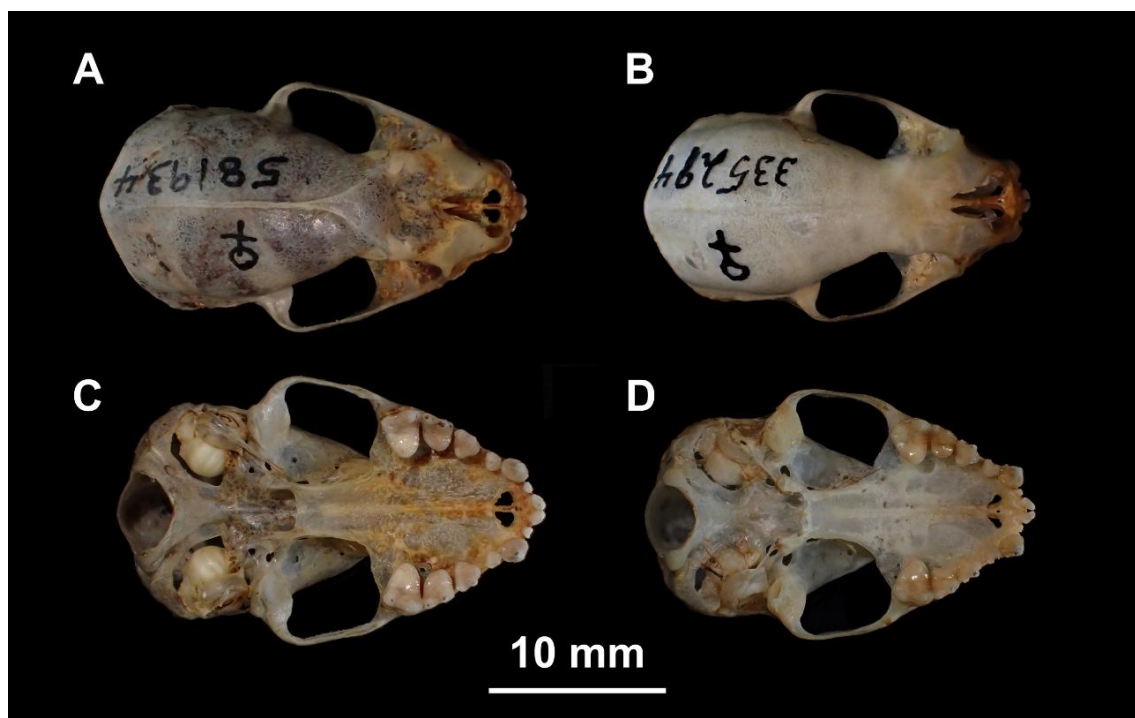


FIGURA 25. Vista dorsal (A) e ventral (C) do crânio de *Chiroderma trinitatum* (USNM 581934 – Peru, Amazonas) e vista dorsal (B) e ventral (D) de *C. gorgasi* (USNM 335294 – Panamá, San Blas).

Os I1 têm os ápices convergentes na maioria dos espécimes analisados (112 de 122). Os I1 podem se tocar na base, ao longo de aproximadamente  $\frac{2}{3}$  de seu comprimento, ou no ápice, sendo este último o estado mais frequente. Em alguns casos, os incisivos não se tocam em nenhum ponto. O P3 é maior bucolingualmente do que mesiodistalmente e é separado do P4 por um diastema.

Os caninos inferiores são relativamente pequenos, claramente abaixo do coronóide, em vista lateral. O p2 é grande, com cerca de  $\frac{3}{4}$  da altura do p4, mais alto do que comprido mesiodistalmente e, em alguns casos, está próximo e em contato com o canino, ou aproximadamente equidistante do canino e do p4 (fig. 26).

Comparações detalhadas entre *C. trinitatum* e *C. doriae* ou *C. trinitatum* e *C. improvisum* não são necessárias, pois essas duas espécies se diferenciam de *C. trinitatum* pelo tamanho muito maior, sem sobreposição (tabelas 8 e 9). As espécies de tamanho intermediário, *C. salvini*, *C. scopaeum* e *C. villosum* podem ser diferenciadas por possuírem um entalhe nasal mais longo, atingindo a região interorbital, processos pós-orbitais pontiagudos e o primeiro pré-molar inferior diminuto, com cerca de  $\frac{1}{4}$  da altura do segundo pré-molar.

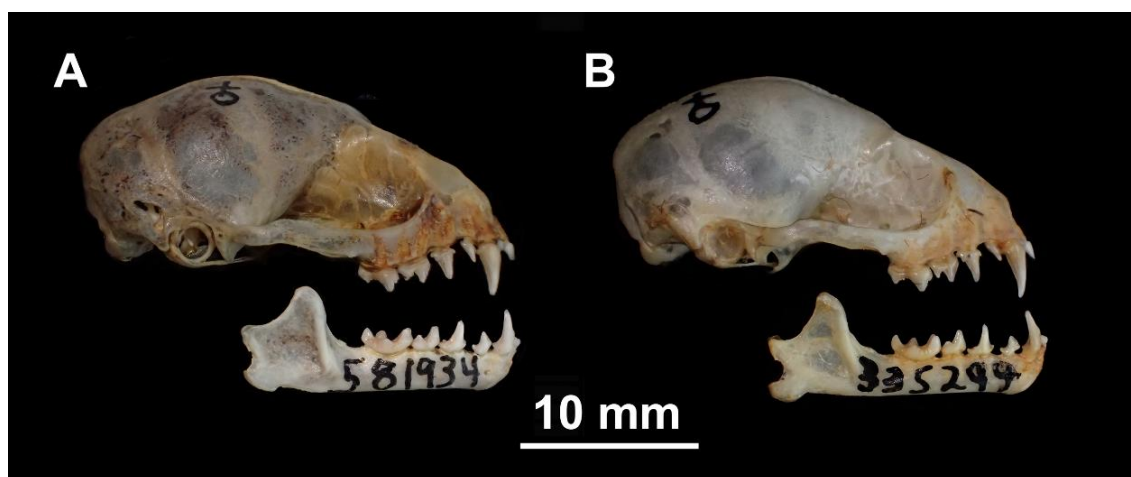


FIGURA 26. Crânio e mandíbula em vista lateral de A) *Chiroderma trinitatum* (USNM 581934 – Peru, Amazonas) e B) *C. gorgasi* (USNM 335294 – Panamá, San Blas).

A espécie cujo fenótipo mais se aproxima a *C. trinitatum* é *C. gorgasi*. Qualitativamente, *C. trinitatum* possui os caninos inferiores relativamente mais baixos, claramente abaixo do processo coronóide, e mais largos em seu eixo mesiodistal. Em *C. gorgasi* os caninos inferiores são mais altos e delgados mesiodistalmente, estando



aproximadamente no mesmo nível do processo coronóide ou até acima deste (fig. 26). O primeiro pré-molar inferior em *C. trinitatum* é geralmente mais alto do que mesiodistalmente comprido enquanto que em *C. gorgasi* esse dente é mais comprido que alto (fig. 27).

**VARIAÇÃO GEOGRÁFICA E FILOGEOGRAFIA:** A análise filogenética de 68 sequências de *C. trinitatum* resultou em dois clados com alto suporte (fig. 21). Um dos clados com 26 sequências contém apenas espécimes do escudo das guianas (Guiana, Guiana Francesa, Suriname) e Trindade, e o grupo-irmão desse clado contém 42 espécimes sequenciados, provenientes do escudo das guianas e da bacia amazônica (Bolívia, Brasil, Equador e Peru) (fig. 21). Apesar desse indício de estruturação, os espécimes de ambos os clados não são distinguíveis entre si morfologicamente.

**SUBESPÉCIES:** Considero *C. trinitatum* monotípico.

**HISTÓRIA NATURAL:** *C. trinitatum* é frugívoro e até o momento frutos e infrutescências de cinco gêneros e pelo menos cinco espécies de plantas são conhecidas na sua dieta: *Cecropia obtusifolia* (Cecropiaceae), *Piper elongatum* (Piperaceae), *Solanum riparium* (Solanaceae), *Ficus* sp. (Moraceae) e *Vismia* sp. (Hypericaceae) (Reis e Peracchi 1987; Loayza et al. 2006; Linares e Moreno-Mosquera 2010). Além de recursos vegetais, *C. trinitatum* é registrada ingerindo água argilosa em barreiros (“collpas”) na Amazônia peruana (Bravo et al. 2008, 2010; Ghanem et al. 2013; Ghanem e Voigt 2014).

Na maioria dos estudos que compararam a abundância da espécie no dossel e no sub-bosque, *C. trinitatum* foi mais comum nos estratos mais altos da floresta, a cerca de 20 m de altura, sugerindo que a espécie seja uma frugívora de dossel (Ascorra et al. 1996; Simmons e Voss 1998; Charles-Dominique e Cockle 2001; Kalko e Handley Jr. 2001; Delaval et al. 2005; Rex et al. 2011). Os abrigos diurnos utilizados por *C. trinitatum* não são conhecidos e a única informação disponível é do espécime-tipo, que foi coletado em uma caverna em Trindade e Tobago, descrita como bem iluminada e co-habitada por *Microncyteris megalotis* (Goodwin e Greenhall 1961).

Na Venezuela, foram documentadas duas espécies de ectoparasitas em *C. trinitatum*, o ácaro *Periglischurus iheringi* (Spinturnicidae) e uma espécie de mosca Streblidae do gênero *Paratrachobius* (complexo salvini) (Herrin e Tipton 1975; Wenzel 1976). Na Colômbia foi registrado o carrapato *Ornithodoros azteci* (Argasidae) infestando a espécie (Marinkelle e Grose 1981). O único endoparasita registrado em *C.*

*trinitatum* foi *Hasstilesia tricolor* (Nematoda), em indivíduos do Acre, Brasil (Nogueira et al. 2004).

Os dados reprodutivos associados aos espécimes analisados sugerem um padrão poliétrico sazonal. Fêmeas grávidas foram registradas entre dezembro e março na região amazônica (Colômbia, Peru e Venezuela) e em Trindade. Entre junho e setembro fêmeas grávidas foram registradas em áreas da Amazônia brasileira, peruana e venezuelana e na Guiana. Fêmeas lactantes foram registradas em fevereiro, abril, maio e julho. Aparentemente um período de pico de gestações ocorre durante a estação chuvosa (dezembro a março), com os nascimentos acontecendo do meio para o final do período chuvoso, e outro pico de gestações ocorre durante a época seca (junho a setembro), com os nascimentos vindo a termo próximo ao início das chuvas.

ESPÉCIMES EXAMINADOS (N = 146): **Bolívia**—*Beni*, Estancia Yutiole (AMNH 210810), Remansos (AMNH 209520, 209521); *La Paz*, Río Coraico Valley (AMNH 246646), Santa Ana de Madidi (AMNH 261632, 261641); *Santa Cruz*, 10 km N de San Ramon (AMNH 261674), Parque Nacional Noel Kempff Mercado, 23 km S of Campamento Los Fierros (AMNH 264077), Parque Nacional Noel Kempff Mercado, 27.5 km S of Campamento Los Fierros (AMNH 264076), Parque Nacional Noel Kempff Mercado, 3 km S Campamento Los Fierros (AMNH 264075), Parque Nacional Noel Kempff Mercado, El Refugio (USNM 584492). **Brasil**—*Acre*, Parque Nacional da Serra do Divisor (ALP 7020, 7088, 7099, 7124, 7134, 7143, 7144, 7195, 7295, 7311); *Amazonas*, Comunidade Cachoeirinha (LMSUP[ICA033]), oposto a Comunidade São Pedro (LMUSP[ICA173]); *Mato Grosso*, 264 km N de Xavantina (USNM 393704, 393705, 393706, 393707, 393708, 393709, 393710, 393711), P.N. Juruena, Serra dos Apiacás (CMUFLA 1284), São José do Rio Claro (MZUSP[PEV 896-897]); *Pará*, Fazenda Bocaina (UFMG[VCT1437]), Fazenda Fartura (MZUSP[GTG38], MZUSP[GTG40]), Floresta Nacional de Carajás (UFMG[VCT6342]), rio Xingu, Linha de Transmissão Jurupari (MZUSP 35033), Sta. A, IAN (USNM 361723, 460127), Várzea, Belém (USNM 460124, 460125, 460126); *Rondônia*, Monte Negro (MZUSP 35026, ZUFMS 1342). **Colômbia**—*Amazonas*, Puerto Nariño (USNM 483766, 483767, 483768, 483769); *Vichada*, Territorio Faunistico Tuparro (IAvH-M 2083). **Guiana**—*Cuyuni-Mazaruni*, Maz 3 (BMNH 1980.751, 1980.752). Namai Creek (ROM 108144); *Potaro-Siparuni*, Iwokrama Reserve (ROM 109026); *Upper Demerara-Berbice*, 3,2 km W Kurupukari (BMNH 1997.39), Tropenbos (ROM 103486). **Guiana Francesa**—*Sinnamary*, Paracou

(AMNH 266255, 266256, 267189, 268532, 269118). **Peru**—*Amazonas*, Cordillera del Condor (USNM 581934); *Cusco*, Camisea, Armihuari (MUSM 13619, 13622, 13623, USNM 582837), Camisea, Pagoreni (MUSM 13624, 13625, 13626, USNM 582838), Consuelo (MUSM 19670); *Huánuco*, Puerto Inca (MUSM 36692); *Junín*, Santa Bibiana (MUSM 40606); *Loreto*, Jenaro Herrera (MUSM 4219, 5594), km 22,7 da rodovia Iquitos-Nauta (MUSM 29559), Peña Negra (MUSM 29557), Quebrada Grande (MUSM 21134, 21135), Río Lagartococha (MUSM 21138); *Madre de Dios*, Albergue Maskoitania (MUSM 19669), Pakitza (MUSM 678), Quebrada Aguas Calientes (MUSM 16651), Refugio Juliaca (MUSM 11662); *Pasco*, Campamento Río Lobo (MUSM 10229), Cerro Chontiya (MUSM 10226, 10227), Cerro Jonatán (MUSM 10228), San Pablo (AMNH 230656), Yanahuanca (MUSM 10881); *Puno*, Curva Alegre (MUSM 26658), San Fermín (MUSM 26659); *Ucayali*, Concesión de Conservación Río La Novia (MUSM 44185); **Suriname**—*Brokopondo*, Brownsberg Nature Park (ROM 114213); *Sipaliwini*, Kushere Landing (ROM 120168). **Trinidad e Tobago**—*Trinidad*, Arima (AMNH 205373), Cumaca (AMNH 175325), Fillete (AMNH 205375), Las Cuevas (BMNH 1971.121). **Venezuela**—*Amazonas*, Boca Mavaca (USNM 405159), Capibara (USNM 415245), Cerro Neblina base camp (USNM 560764, 560765, 560766), Guayabal (USNM 415256, 415257), Río Cunucunuma (MZUSP 27166, 27167, USNM 405132, 405133, 405134, 405135, 405136, 405137, 405138, 405139, 405141, 405142, 405143, 405144, 405145, 405146, 405147, 405148, 405156, 405157), Río Manapiare (USNM 415250, 415251, 415252, 415253, 415254); *Apure*, La Blanquita (USNM 440348); *Barinas*, Altamira (USNM 418121); *Bolívar*, 85 km SSE El Dorado (USNM 387192), El Manaco (USNM 387193, 387194, 387195, 387196, 387197, 387198, 387202, 387203); *Yaracuy*, Minas de Aroa (USNM 440747).

*Chiroderma gorgasi* Handley, 1960

SINÔNIMOS:

*Chiroderma gorgasi* Handley, 1960: 464; localidade-tipo “Tacarcuna Village, 3,200 ft., Río Pucro, Darién, Panama.”

*Chiroderma trinitatum gorgasi*: Barriga-Bonilla, 1965: 246; combinação nova.

**MATERIAL-TIPO:** O espécime-tipo de *C. gorgasi*, USNM 309903, é uma pele taxidermizada, crânio e mandíbula, coletado na vila de Tacarcuna, Panamá, em 6 de março de 1959 por C. O. Handley e B. R. Feinstein (número de campo COHJR 5436). O exemplar é um macho adulto, capturado em uma rede de neblina sobre a água.

A pele está em boas condições, sendo possível observar a presença das listras faciais e dorsal. Os pelos do dorso possuem três bandas nitidamente visíveis, a basal é castanha escura, a porção medial é cinza clara e a apical é castanha. O crânio e mandíbula estão em bom estado e todos os dentes estão presentes. Os incisivos superiores internos são convergentes.

**DISTRIBUIÇÃO E HÁBITAT:** Espécimes aqui identificados como *C. gorgasi* foram coletados no Panamá, oeste da Colômbia e noroeste do Equador (fig. 23). Existe um registro não confirmado para a Costa Rica, baseado em um animal capturado e solto por R. LaVal em Tortuguero (Timm e LaVal 1998). Também na Costa Rica, foi registrada a captura de 18 “*Chiroderma trinitatum*” em Talamanca (Harvey e González-Villalobos 2007), mas não pude verificar se existem espécimes-testemunho para confirmar tal identificação. A ocorrência da espécie na Costa Rica, entretanto, não seria inesperada, já que *C. gorgasi* foi registrada no oeste do Panamá, em Bocas del Toro (Handley 1966b).

Os registros analisados são de florestas úmidas do Chocó e do oeste equatoriano e também de florestas montanas do vale do Rio Magdalena na Colômbia. A altitude onde espécimes foram obtidos variou entre cerca de 30 m (Esmeraldas, Equador) até cerca de 975 m, em Tacarcuna, Panamá, a localidade-tipo de *gorgasi*. Na Colômbia, a espécie foi reportada a 2.100 em Tolima e entre 1.600 e 2.300 m em Risaralda (Galindo-Espinosa et al. 2010; Castaño et al. 2018).

**DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO:** A pelagem do dorso varia entre castanho claro, castanho médio e castanho escuro. Os pelos do dorso são tricoloridos, a base ocupa cerca de  $\frac{1}{4}$  do comprimento do pelo e é castanho-escuro, a banda média varia entre bege claro e cinza claro e ocupa cerca de  $\frac{1}{2}$  do comprimento do pelo. A coloração da pelagem ventral varia em tons, desde castanho acinzentado a castanho escuro ou cinza plúmbeo. Os dois pares de listras faciais são conspícuos e visíveis em todos exemplares analisados. Em aproximadamente metade dos espécimes (52% – n = 9) a listra dorsal era conspícua enquanto que em 8 indivíduos, a listra era fracamente visível. As bordas e base das

orelhas, de modo geral, aparentam ser mais claras que o restante. A folha nasal possui a extremidade distal simples.

O crânio tem dimensões similares a *C. trinitatum* e as duas espécies são as menores do gênero (tabelas 8 e 9). A caixa craniana é globosa, claramente discernível da região frontonasal adjacente. A crista sagital é pouco perceptível e em 6 de 15 espécimes a estrutura não foi detectada. O entalhe nasal é curto e não atinge a região interorbital ou alcança apenas a borda anterior desta. Os processos pós-orbitais estão presentes, são romboides e não pontiagudos, como em *trinitatum*. O processo palatino posterior esteve ausente em 13 de 15 exemplares e em dois espécimes, o processo palatino se restringiu a um pequeno calombo na região posterior do palato ósseo. Quando crânio e mandíbula estão em oclusão, é formada uma janela lateral, delimitada pelo canino superior, primeiro e segundo pré-molares superiores e primeiro e segundo pré-molares inferiores.

Os I1 são convergentes e os ápices geralmente estão em contato. O côndilo mandibular está localizado no mesmo nível ou pouco abaixo da fileira de dentes. Os caninos inferiores são relativamente delgados e tem a coroa alta, a qual alcança aproximadamente o mesmo nível do processo coronóide. O p2 está em contato com o canino e é separado do p4 por um diastema. O p2 pode estar mais próximo do canino ou aproximadamente equidistante do canino e do p4. O protoconido do p2 é deslocado cranialmente e a cúspide não se encontra alinhada à base do mesmo dente. Geralmente é mais comprido mesiodistalmente do que alto (fig. 27).

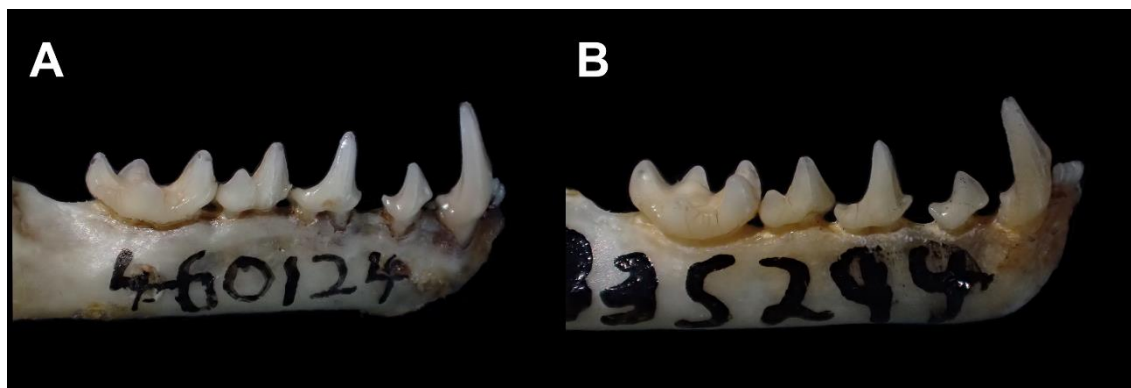


FIGURA 27. Detalhe do dentário direito de A) *Chiroderma trinitatum* (USNM 460124 – Brasil, Pará) e B) *C. gorgasi* (USNM 335294 – Panamá, San Blas).

A espécie é diferenciada de todos outros *Chiroderma*, exceto *C. trinitatum*, pelo seu tamanho pequeno e entalhe nasal não atingindo a região interorbital. Para comparações entre *C. gorgasi* e *C. trinitatum*, ver a seção anterior.

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA E FILOGEOGRAFIA: Apenas três sequências de *C. gorgasi* foram analisadas na filogenia, o que não possibilita inferências sobre estruturação geográfica. A variação dentro da espécie foi 1,04%, a segunda maior em *Chiroderma* ficando atrás apenas de *C. villosum* (1,17%).

SUBESPÉCIES: Considero *C. gorgasi* monotípico.

COMENTÁRIOS TAXONÔMICOS: Handley (1960) descreveu *Chiroderma gorgasi* como espécie distinta de *C. trinitatum* com base em 5 indivíduos do Panamá e um de Trindade, o tipo e único espécime de *C. trinitatum* conhecido. O próprio autor aventava a possibilidade que, conforme a amostra aumentasse, os dois táxons poderiam revelar serem sinônimos (Handley 1960: 465). Em um curto espaço de tempo após sua descrição, a espécie foi considerada uma subespécie de *C. trinitatum*, devido à grande semelhança morfológica entre ambos os táxons (Barriga-Bonilla 1965; Jones e Carter 1976; Hall 1981), embora Simmons (2005) tenha considerado *trinitatum* uma espécie monotípica e *gorgasi* como sinônimo júnior.

HISTÓRIA NATURAL: *C. gorgasi* é considerada uma espécie frugívora especializada em frutos do gênero *Ficus* (Moraceae) (Bonaccorso 1979). Quatro gêneros e pelo menos quatro espécies de frutos e infrutescências foram documentados na dieta de *C. gorgasi*: *Ficus popenoei* (Moraceae), *Piper aduncum* (Piperaceae), *Solanum umbellatum* (Solanaceae) e *Vismia* sp. (Hypericaceae) (Bonaccorso 1979; Castaño et al. 2018). As poucas informações sobre estratificação vertical da espécie sugerem que *C. gorgasi* seja um frugívoro de sub-dossel e dossel, mais frequentemente capturada entre 3 e 12 m (Bonaccorso 1979).

Os poucos dados reprodutivos existentes sugerem um padrão poliétrico sazonal. Com base nos espécimes analisados, uma fêmea grávida foi capturada em junho na Colômbia e lactantes foram registradas em fevereiro e março no Panamá. Os dados da literatura, para o Panamá, registram grávidas em fevereiro, maio e entre setembro e novembro enquanto lactantes são documentadas em maio e setembro (Fleming 1973; Bonaccorso 1979). Aparentemente nascimentos ocorrem no final da estação seca, entre

fevereiro e maio, e no meio da estação úmida, entre julho e setembro, quando os frutos são mais abundantes.

ESPÉCIMES EXAMINADOS (N = 19): **Colômbia**—*Antioquia*, La Tirana (IAvH-M 917, 934, 974, USNM 499475, 499477, 499479); *Chocó*, Corregimiento Gilgal (IAvH-M 4932), Finca El Recurso (IAvH-M 3260, 3299, 3323); *Valle del Cauca*, Río Zabaletas (USNM 483764). **Panamá**—*Darién*, Parque Nacional Darién (ROM 104342), Tacarcuna Village Camp (USNM 309902, 309903 [tipo de *gorgasi*], 309904); *San Blas*, Armila (USNM 335294, 335296, 335297).

*Chiroderma improvisum* Baker & Genoways, 1976

SINÔNIMOS:

*Chiroderma improvisum* Baker & Genoways, 1976: 1; localidade-tipo “Guadeloupe: Basse-Terre; 2 km. S, 2 km. E Baie-Mahault.”

**MATERIAL-TIPO:** O tipo, TTU 19900 (não visto), consiste em uma pele taxidermizada, crânio e mandíbula, coletado por R. J Baker e H. H. Genoways (número de campo J. C. Patton 552) em 29 de julho de 1974 na ilha de Basse-Terre, em Guadalupe (Baker e Genoways 1976). O holótipo é um macho adulto coletado com rede de neblina em uma área de pastagem adjacente a uma mata de galeria. O espécime teve o cariótipo montado e o mesmo encontra-se depositado na coleção de tecidos da Texas Tech University sob o número TK 8285. A pele, o crânio e mandíbula, que pude examinar por fotos, estão em bom estado de preservação.

**DISTRIBUIÇÃO E HÁBITAT:** A espécie é conhecida de quatro ilhas nas Pequenas Antilhas: Guadalupe, Monserrate, São Cristóvão e Nevis (fig. 28). Os registros de *C. improvisum* são de áreas que possuem tanto florestas secas como florestas úmidas, desde o nível do mar até cerca de 350 m. Os poucos espécimes conhecidos foram coletados em redes armadas sobre rios, em florestas de galeria, em mata secundária cercada de plantações e pastos e em áreas urbanas e periurbanas (Baker et al. 1978; Jones Jr. e Baker 1979; Pierson et al. 1986; Pedersen et al. 2010; Beck et al. 2016).

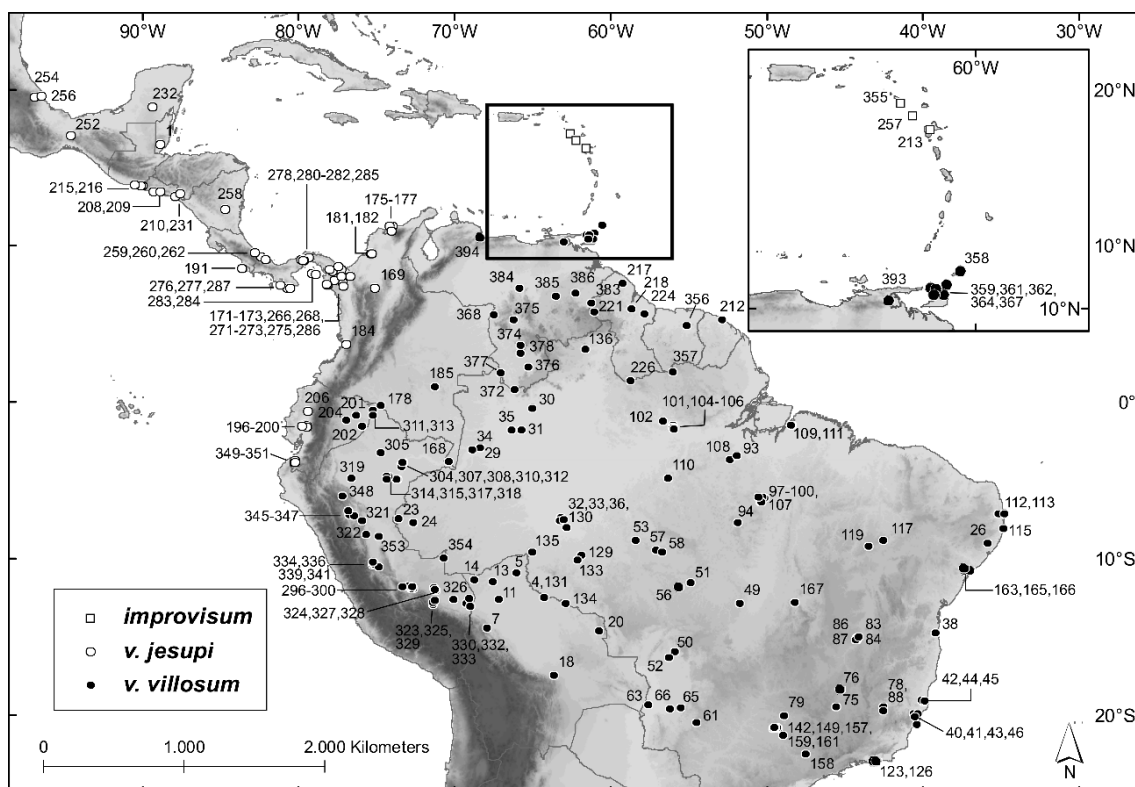


FIGURA 28. Localidades de coleta dos espécimes analisados de *Chiroderma improvisum*, *C. v. villosum* e *C. v. jesupi*. Os números das localidades são referenciados no gazetteer (apêndice 1).

DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO: Pelagem dorsal castanho-acinzentado ou castanho-escuro. Os pelos do dorso são longos (< 13 mm). Individualmente, os pelos dorsais são tricolores, a base é cinza e a banda medial é bege claro. O par de listras interocular é fracamente visível e o par genal não foi observado nas duas peles analisadas, mas pode ser verificado em fotos de animais vivos (Baker e Genoways 1976; Jones Jr. e Baker 1980). A listra dorsal é pouco conspicua, visível a partir de aproximadamente o meio do dorso até a extremidade posterior do animal. As orelhas são em sua maior parte de cor castanho-escuro, a base é amarelo-claro. A folha nasal é uniformemente colorida, castanho-escuro, e a extremidade distal da lança pode ser simples ou bífida, como apresentado na figura de Jones e Baker (1980). A margem posterior do uropatágio tem um recorte que se aproxima a um “V”.

O crânio é o maior entre as espécies de *Chiroderma* (tabelas 8 e 9). A caixa craniana é rasa e pouco globosa, formando uma linha contínua com a região frontonasal em perfil lateral. As cristas sagitais e lambdoides são conspicuas nos dois espécimes analisados e no tipo. O entalhe nasal ultrapassa o nível na margem anterior das órbitas



(fig. 29). A constrição pós-orbital é acentuada e os processos pós-orbitais são distintos, mas não pontiagudos. As órbitas são relativamente pequenas, com a margem posterior no mesmo nível da margem mesial do primeiro molar superior (fig. 30). Não há um forame acessório medial entre os forames incisivos. A extremidade posterior do palato não possui um processo palatino. Com crânio e mandíbula em oclusão é formada uma pequena janela delimitada pelo canino superior, primeiro pré-molar superior, primeiro pré-molar inferior e segundo pré-molar inferior (fig. 9). Além dessa janela lateral, é formada uma janela frontal, delimitada pelos incisivos superiores internos, caninos inferiores e incisivos inferiores (fig. 14).

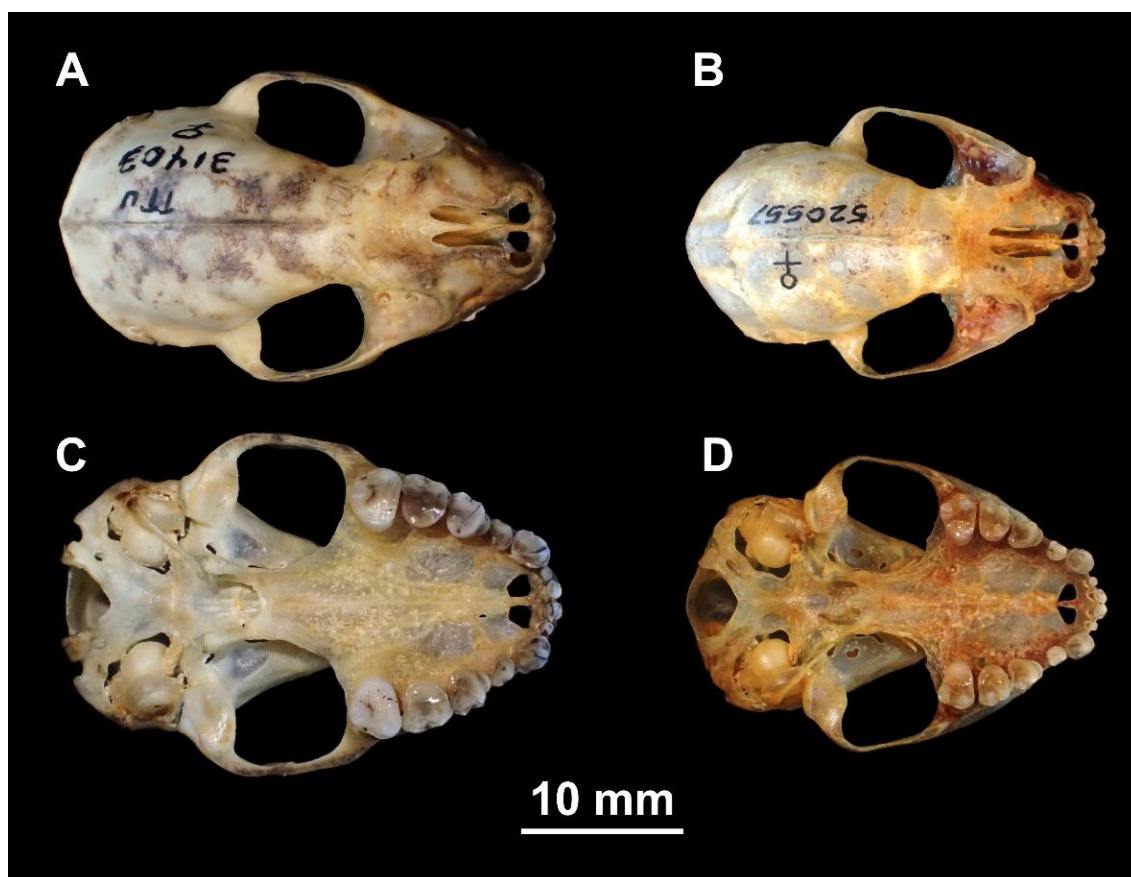


FIGURA 29. Vista dorsal (A) e ventral (C) do crânio de *Chiroderma improvisum* (TTU 31403 – Monserrate) e vista dorsal (B) e ventral (D) de *C. villosum* (USNM 520557 – Panamá).

Os I1 são convergentes, estando em contato ou muito próximos no ápice. O P3 é separado do P4 por um pequeno diastema, ou estão em contato (fig. 29). O côndilo mandibular está localizado acima ou no nível da fileira de dentes. Os caninos inferiores são pequenos, abaixo do nível do processo coronóide. O cingulo basal dos caninos é muito desenvolvido, deixando os incisivos abarrotados. O p2 é mais comprido mesiodistalmente

do que alto e tem cerca de  $\frac{1}{3}$  da altura do p4 (fig. 30). O p2 está em contato com o canino e pode tocar o p4 ou estar separado por um pequeno diastema. O protoconido do p4 é robusto, com sua margem distal atingindo a base em uma declividade suave e não abrupta como nas outras espécies.

Comparada à espécie *C. doriae*, que possui dimensões similares, *C. improvisum* é maior, tem a pelagem dorsal mais acinzentada (mais castanha em *doriae*), não tem listras faciais tão evidentes, não possui folha nasal bicolor e margem das orelhas mais claras. Cranialmente, *C. improvisum* é diferenciada pelo entalhe nasal mais largo e pela extremidade posterior do palato mais larga e não tão em “U” como em *C. doriae*. O primeiro pré-molar superior de *C. doriae* é bucolingualmente expandido e separado do segundo pré-molar por amplo diastema. Os caninos inferiores de *C. improvisum* são relativamente maiores que em *C. doriae*. O p2 de *C. improvisum* é maior mesiodistalmente do que em altura, diferindo de *C. doriae* que tem um p2 alto, com cerca de  $\frac{2}{3}$  da altura do p4. O p4 de *C. improvisum* é mais robusto, com o protoconido mesiodistalmente amplo. Em *C. doriae* não há formação de janela frontal quando o crânio e mandíbula estão em oclusão.

A espécie mais semelhante em caracteres qualitativos a *C. improvisum* é *C. villosum*, da qual pode ser diferenciada pelo maior tamanho, pelagem mais escura (castanho-claro em *villosum*), ausência de processo palatino posterior, incisivos superiores internos convergentes (divergentes em *villosum*), caninos menores (altos e delgados em *villosum*), p2 comprido e em contato com p4 (não estão em contato em *villosum*).

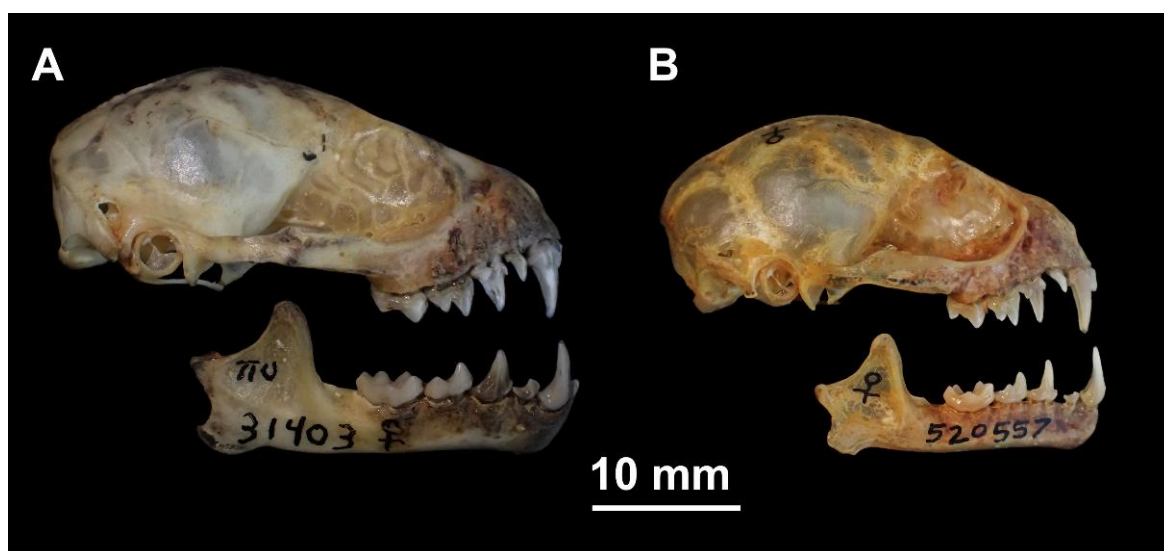


FIGURA 30. Crânio e mandíbula em vista lateral de A) *Chiroderma improvisum* (TTU 31403 – Monserrate) e B) *C. villosum* (USNM 520557 – Panamá).

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA E FILOGEOGRAFIA: Apenas dois espécimes foram incluídos na análise molecular e a distância genética foi de apenas 0,22% (fig. 4). Devido ao número baixo de exemplares, não é possível tecer comentários sobre estruturação geográfica no táxon. Morfologicamente a amostra também é relativamente homogênea, mas foi analisado um número baixo de exemplares.

SUBESPÉCIES: Considero *C. improvisum* monotípico.

HISTÓRIA NATURAL: A dieta de *C. improvisum* não é conhecida, mas a espécie provavelmente se alimenta de frutos, infrutescências e sementes, como as outras espécies do gênero. O espécime-tipo foi coletado a uma altura de aproximadamente 6 m acima do nível do solo, próximo a uma área de mata com um dossel de aproximadamente 15 m (Baker et al. 1978) sugerindo que a espécie possa utilizar o dossel de maneira similar à proximamente relacionada *C. villosum*. Uma espécie de ácaro, *Periglischrus iheringi* (Spinturnicidae), foi registrada em *C. improvisum* na ilha de São Cristóvão (Beck et al. 2016). A ausência de dados reprodutivos publicados sobre a espécie impede de fazer inferências sobre o padrão reprodutivo de *C. improvisum*.

ESPÉCIMES EXAMINADOS (N = 2): **Monserrate**—*Saint Anthony Parish*, 1/2 mi above mouth of Belham river (TTU 31403). **São Cristóvão e Nevis**—*Saint Anthony Parish* (Nevis), Barnes Ghaut (ROM 126002).

#### *Chiroderma villosum* W. Peters, 1860

SINÔNIMOS: Ver em Subespécies.

MATERIAL-TIPO: O lectótipo de *Chiroderma villosum* (ZMB 408), designado por Thomas (1891), é uma pele taxidermizada, com a costura sagital no ventre. O crânio está na pele, a pele ao redor dos lábios está rebatida, evidenciado todos os dentes exceto o os segundos molares, M2 e m2. A porção livre da lança da folha nasal está quebrada. Os patágios da asa estão quebradiços e vários fragmentos caíram. As pontas das orelhas estão quebradas. A pele aparentemente conserva a cor original. O par de listras interoculares é fracamente distinguível, mas o par genal não é visível. A pelagem dorsal é castanho claro e os pelos

do dorso individualmente têm três bandas claramente distinguíveis, com uma base castanho-escuro, a porção medial bege e o ápice castanho claro. Não há listra dorsal.

Os I1 são dispostos em paralelo com ápices ligeiramente divergentes, de maneira que esses dentes não se tocam em nenhum ponto. O p2 é diminuto, separado de p4 por um diastema evidente. O antebraço mede 47,9 mm. Segundo Thomas (1891), o exemplar ilustrado na prancha de Peters, publicada postumamente (Peters 1906) é provavelmente o lectótipo, afirmação com a qual concordamos. Na ilustração, o crânio é representado separado da pele, sugerindo que este possa ter sido removido em algum momento e foi posteriormente reinserido na pele (fig. 31).



FIGURA 31. Prancha do tipo de *Chiroderma villosum* de W. Peters, publicada postumamente.

**DISTRIBUIÇÃO:** Ver em Subespécies.

**DESCRIÇÃO E COMPARAÇÃO:** A pelagem dorsal é castanho clara, castanho escura, castanho avermelhada ou castanho acinzentada. A maioria dos 328 espécimes analisados para o caráter tinha o dorso castanho claro (61% – n = 201). A segunda coloração da pelagem dorsal mais frequente foi o castanho escuro (38% – n = 125). Os pelos do dorso são tricolores, com a base sempre castanho escura e a porção medial bege claro. As listras faciais não foram observadas em 58% (n = 191) dos 329 espécimes analisados. Em 36,2%

dos espécimes ( $n = 119$ ), as listras foram identificadas, ainda que fracamente visíveis e o par interocular foi o único visível em 82,3% dos casos. Os dois pares de listras foram detectados em 17,7% dos casos. Apenas 13 espécimes (3,9% da amostra) tiveram as listras faciais visíveis, geralmente com as interoculares mais conspícuas que as genais. A listra dorsal não foi detectada em 152 de 333 espécimes (45,6%). Em 150 exemplares (46,2% –  $n = 154$ ), a listra foi indistinta, em alguns casos, uma pequena linha branca no médio dorso era o único sinal da presença da listra. Apenas 22 espécimes (6,6%) tiveram uma listra dorsal conspícua. Cinco exemplares (1,5%) tinham listra dorsal mediana, mas não foram classificados quanto a conspicuidade da mesma. A base das orelhas é amarelada, assim como o trago, mas o restante da orelha é uniformemente castanho. O ápice da folha nasal é bífido, sendo essa condição observada em 74,2% (49 de 66) dos espécimes investigados para a estrutura. A folha nasal é castanho clara, com a costela central da lança apresentando uma cor mais rosada e a lateral da ferradura e lança com uma tonalidade sutilmente mais clara.

O crânio de *C. villosum* possui dimensões similares a *C. d. vizottoi* e *C. scopaeum*, também havendo sobreposição com os menores espécimes de *C. d. doriae*, *C. salvini* e com poucos *C. trinitatum* grandes (tabelas 8 e 9). A caixa craniana é relativamente alta e globosa. A crista sagital esteve presente em 85,5% da amostra (356 exemplares de 416), podendo ser conspícua ou baixa. As órbitas são relativamente grandes e a margem anterior das mesmas pode estender-se anteriormente em alguns casos. O entalhe nasal é comprido, estendendo-se pela região interorbital até próximo dos processos pós-orbitais.

O processo palatino posterior esteve presente na maioria dos 370 exemplares analisados para o caráter (82% –  $n = 154$ ), podendo ser uma estrutura longa e conspícua, ou pequena. Quando mandíbula e crânio estão em oclusão, há a formação de uma ampla janela lateral, delimitada por C, P3 e P4, na arcada superior, e p2 e p4 na inferior (fig. 9). Além da janela lateral, em *C. villosum*, os dentes ocluídos também formam uma janela frontal, que constitui um espaço no formato de “W” delimitado por I1, c e i1,2 (Fig. 14).

Os incisivos superiores internos podem estar dispostos paralelamente entre si (76,2% –  $n = 314$ ), convergentes medialmente (22,3% –  $n = 92$ ) ou divergentes (1,4% –  $n = 6$ ) (fig. 32). O M2 geralmente possui um cingulo ao redor do protocone que se projeta lingualmente. Os caninos inferiores são delgados e altos, com aproximadamente a mesma altura do processo coronóide. O p2 é diminuto, com cerca de  $\frac{1}{4}$  da altura do p4, toca o



canino e é separado de p4 por um diastema. O protoconídeo do p4 é relativamente delgado.

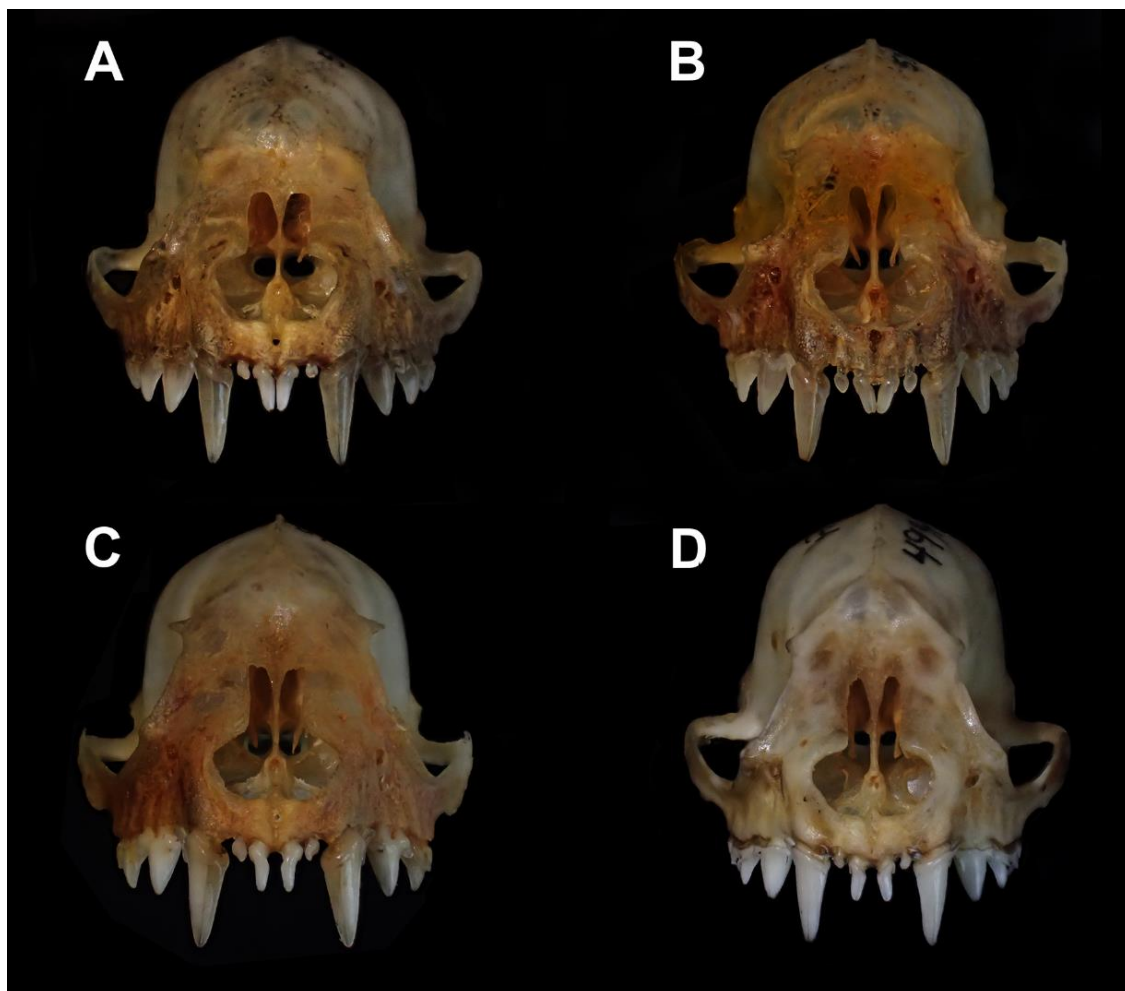


FIGURA 32. Variação na disposição dos incisivos superiores internos em *Chiroderma villosum*. A) paralelos (USNM 520558, Panamá); B) convergentes (USNM 520557, Panamá); C) ápices divergentes (USNM 540676, Trindade); D) base e ápice divergentes (USNM 499481, Colômbia).

As subespécies *v. jesupi* e *v. villosum* não diferem em caracteres qualitativos, apenas em quantitativos, com a primeira tendo em média tamanho menor que a segunda em todas as dimensões cranianas analisadas e, principalmente, no comprimento do antebraço (tabela 9). Como já mencionado, a decisão de reconhecer duas subespécies foi tomada principalmente com base na existência de haplótipos únicos na porção transandina da distribuição de *C. villosum*.

As duas espécies menores de *Chiroderma*, *C. gorgasi* e *C. trinitatum* são diagnosticadas de *C. villosum* pelo menor tamanho das duas primeiras, além da presença

de conspícuas listras faciais e dorsal, folha nasal bicolorida, entalhe nasal mais curto, incisivos superiores internos convergentes e primeiro pré-molar inferior alto. A espécie insular, *C. improvisum*, é facilmente diferenciada de *C. villosum* pelo maior tamanho, pela caixa craniana relativamente mais baixa, pelo rostro mais comprido, a dentição em geral mais robusta e primeiro pré-molar inferior tocando o segundo pré-molar.

Entre as espécies de tamanho similar, *C. villosum* pode ser diferenciada pelas listras faciais e dorsal menos evidentes (conspícuas em *d. doriae*, *d. vizottoi*, *salvini* e *scopaeum*), pelagem dorsal mais clara (geralmente mais escura em *d. doriae* e *salvini*), lança da folha nasal com ponta bífida (simples em *d. doriae*, *d. vizottoi*, *salvini* e *scopaeum*), caixa craniana mais alta (mais baixa em *d. doriae*), entalhe nasal comprido (curto em *d. doriae*, *d. vizottoi*, *salvini* e *scopaeum*), órbitas maiores (menores em *d. doriae*, *d. vizottoi*, *salvini* e *scopaeum*), incisivos superiores internos paralelos ou divergentes (simples em *d. doriae*, *d. vizottoi*, *salvini* e *scopaeum*), primeiro pré-molar inferior pequeno (grande em *d. doriae* e *d. vizottoi*), caninos delgados e altos (mais largos e baixo em *d. doriae*, *d. vizottoi* e *scopaeum*) e presença de janela frontal quando os dentes estão em oclusão (janela ausente em *d. doriae*, *d. vizottoi*, *salvini* e *scopaeum*).

VARIAÇÃO GEOGRÁFICA E FILOGEOGRAFIA: a análise filogenética de 133 sequências de COI de *Chiroderma villosum* indicam a existência de um clado restrito ao México, América Central e América do Sul a oeste da cordilheira dos Andes (figs. 33, 35). Os indivíduos dessa região compartilham haplótipos exclusivos (figs. 33, 35). Além desse indício de estruturação filogeográfica, as amostras da América do Sul a leste da cordilheira dos Andes não apresentam estruturação, e indivíduos de regiões muito distantes, como por exemplo Bolívia e Trindade, se agrupam.

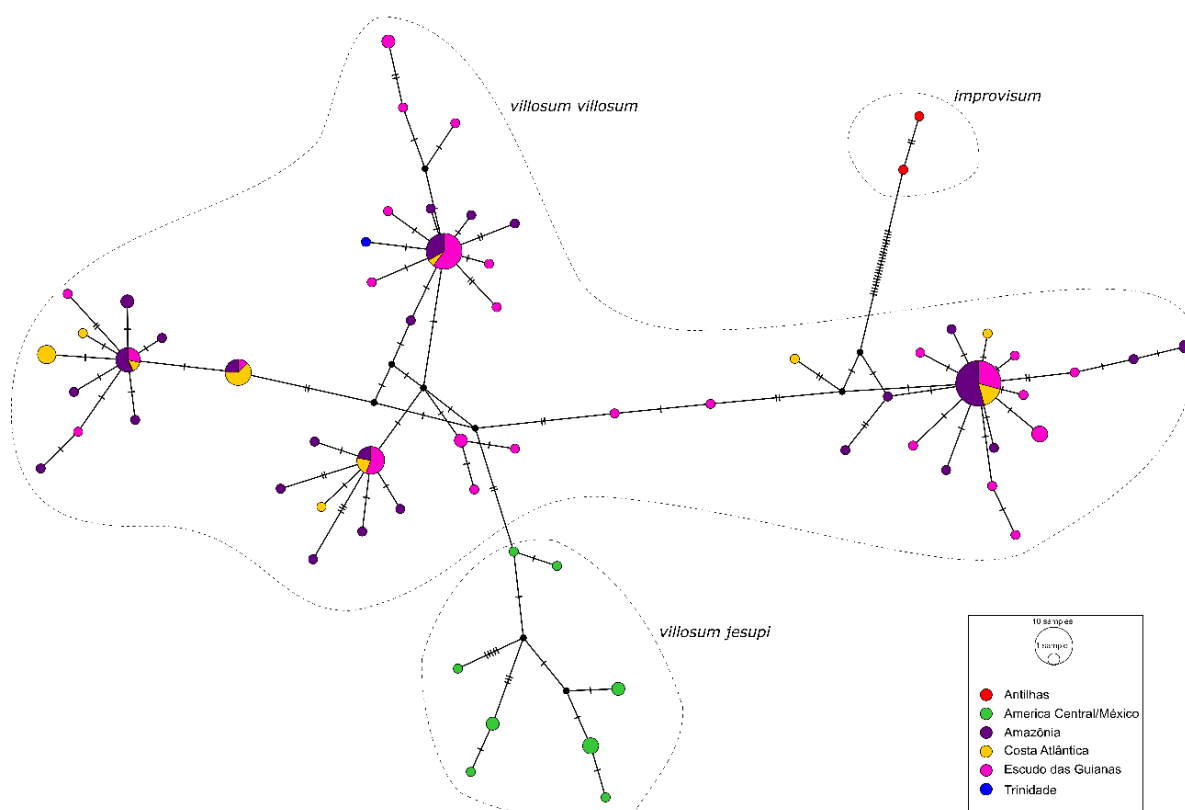


FIGURA 33. Rede de haplótipos de *Chiroderma villosum* e *C. improvisum*, construída a partir do algoritmo “Median Joining” (épsilon = 0; 2.000 iterações).

Apesar da amostra geneticamente homogênea na América do Sul cisandina, existe variação geográfica no tamanho dos indivíduos das diferentes subpopulações. Os espécimes da mata atlântica do leste do Brasil ( $n=48$ ) são em média maiores que os demais grupos geográficos amostrados (tabela 14, fig. 34). A amostra de Trindade e Tobago também possui, em média, um tamanho maior, porém nesse caso o  $n$  foi menor ( $n=7$ ). Os grupos da Amazônia a norte do Rio Amazonas e do México/América Central e costa pacífica da América do Sul apresentaram os menores tamanhos, indicando a existência de variação clinal no tamanho dos indivíduos, com indivíduos de maiores dimensões observados no extremo sudeste da distribuição e os menores no extremo noroeste da distribuição. Os valores desses dois grupos geográficos, entretanto, se sobrepõem com os outros grupos geográficos definidos (fig. 34).



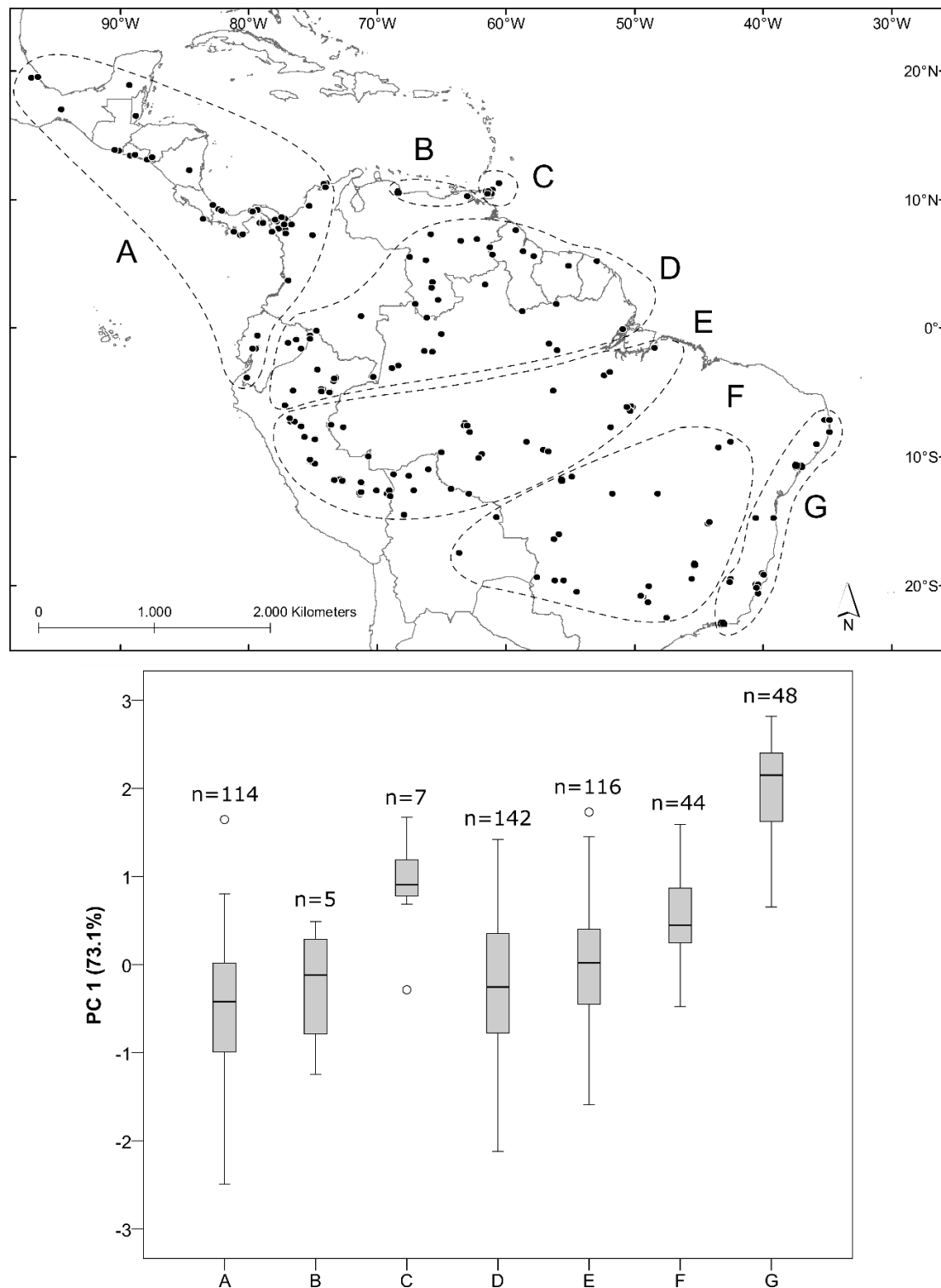
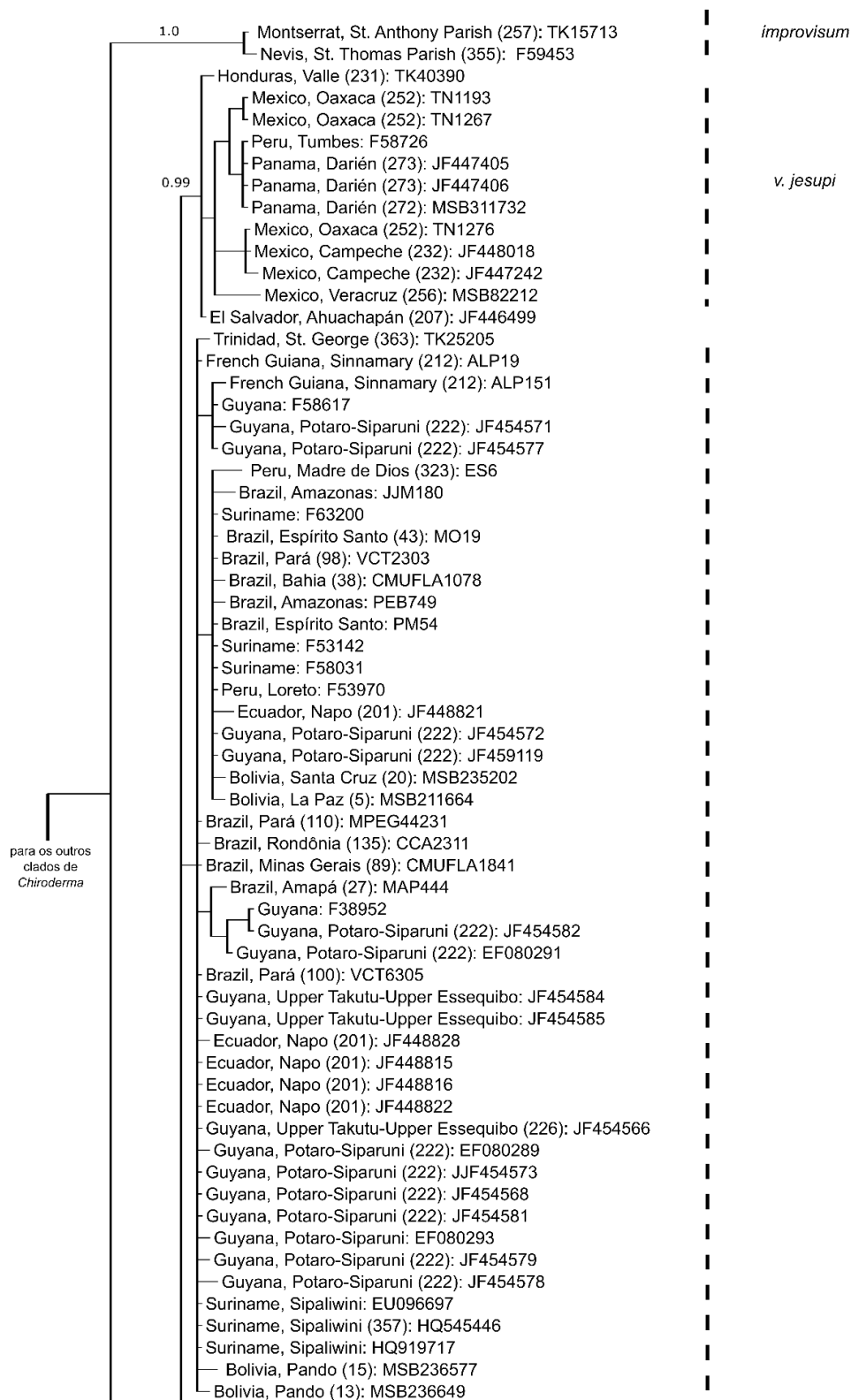


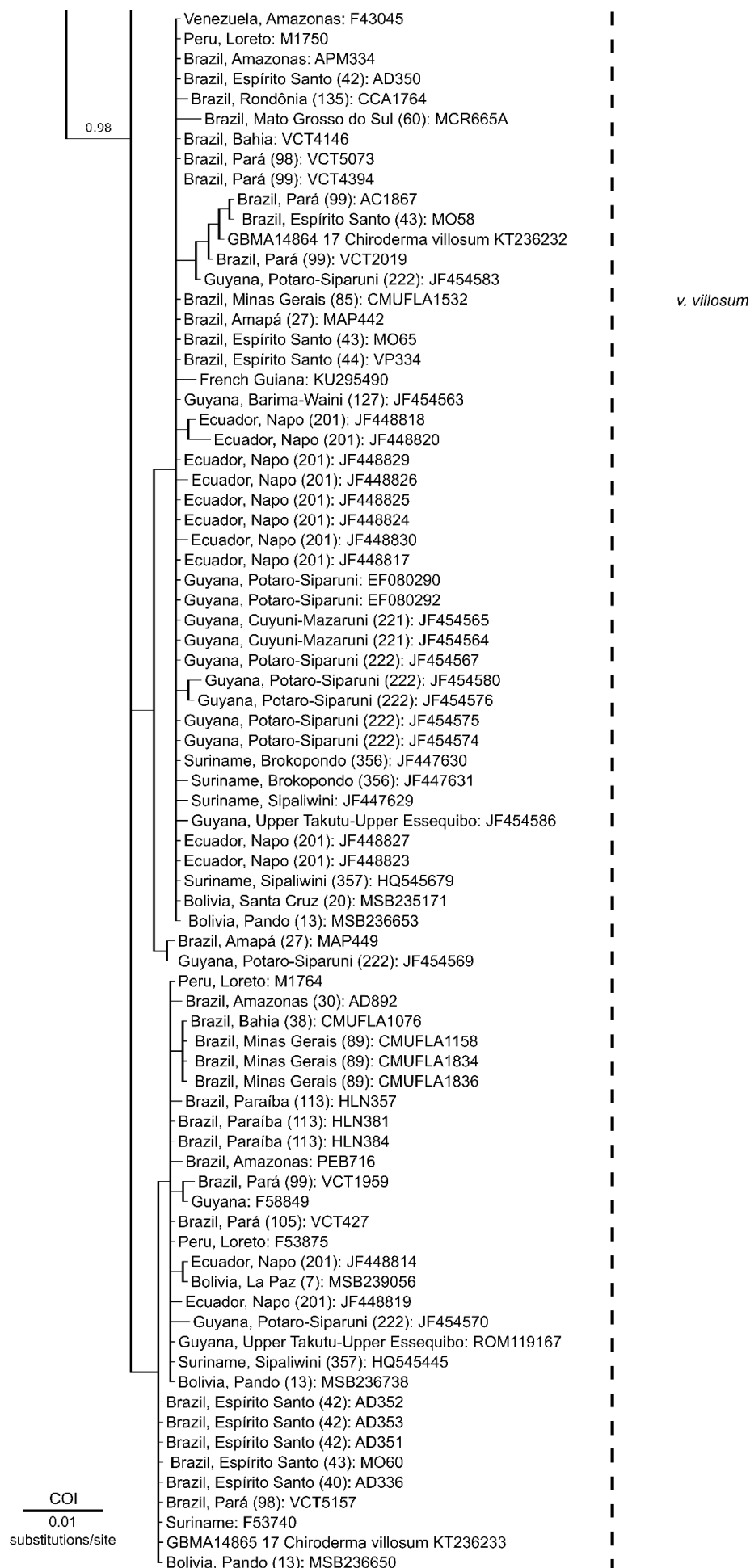
FIGURA 34. Grupos geográficos de *C. villosum* pré-definidos na análise da variação geográfica (acima). Boxplot dos valores do primeiro componente extraído da matriz de covariância de uma análise de componentes principais de 13 variáveis cranio-dentárias (abaixo). A = México/América Central/América do Sul transandina; B = Norte da Venezuela; C = Trindade e Tobago; D = Norte da Amazônia e escudo das Guianas; E = Sul da Amazônia; F = Diagonal das formações abertas; G = Costa atlântica.

TABELA 14. Carregamentos dos dois primeiros componentes extraídos da matriz de covariância de uma análise de componentes principais de 13 variáveis crânio-dentárias de *Chiroderma villosum*.

| <b>Medidas</b>                   | <b>PC 1</b> | <b>PC 2</b> |
|----------------------------------|-------------|-------------|
| <b>GLS</b>                       | 0,91        | -0,01       |
| <b>CIL</b>                       | 0,93        | 0,00        |
| <b>CCL</b>                       | 0,94        | -0,02       |
| <b>PB</b>                        | 0,66        | 0,21        |
| <b>BB</b>                        | 0,68        | 0,08        |
| <b>MB</b>                        | 0,82        | -0,07       |
| <b>ZB</b>                        | 0,89        | 0,07        |
| <b>MTRL</b>                      | 0,90        | 0,09        |
| <b>M1-M1</b>                     | 0,88        | 0,30        |
| <b>M2-M2</b>                     | 0,88        | 0,28        |
| <b>MANDL</b>                     | 0,89        | 0,09        |
| <b>DENL</b>                      | 0,90        | -0,07       |
| <b>CAL</b>                       | 0,77        | -0,61       |
| <b>Autovalores</b>               | 9,50        | 0,62        |
| <b>Proporção da<br/>variação</b> | 73,10%      | 4,79%       |

FIGURA 35 (página seguinte). Relações filogenéticas entre as 141 sequências de *citocromo c* subunidade 1 de *Chiroderma improvisum* e *C.villosum*. As localidades entre parênteses são detalhadas no gazetteer (apêndice 1). O subclado apresenta uma versão detalhada dos clados denominados “*improvisum*” e “*villosum*” na figura 4.





SUBESPÉCIES: Reconheço duas subespécies em *Chiroderma villosum*.

*C. v. villosum* Peters, 1860

SINÔNIMOS:

*Chiroderma villosum* W. Peters, 1860:748; localidade-tipo “Brasilia.”

*Chiroderma villosa* Jones, 1951: 224; declinação incorreta do nome da espécie.

*Chiroderma villosum villosum*: Handley, 1960:466; primeiro uso da combinação atual.

*Chiroderma trinitatum*: Pirlot, 1972: 76, não *Chiroderma trinitatum* Goodwin, 1958.

*Chiroderma* sp. Nowak, 1994: 160.

*Chiroderma salvini* Nowak, 1994: 160, não *Chiroderma salvini* Dobson, 1878.

*Chiroderma* [sp.] Czaplewski & Cartelle, 1998: 794. ver Garbino e Tavares (2017)

*Chiroderma salvini*: Medina et al., 2015: 204, não *Chiroderma salvini* Dobson, 1878.

*Chiroderma salvini*: Rocha et al., 2016: 573; não *Chiroderma salvini* Dobson, 1878.

*Chiroderma salvini*: Maas et al., 2018 [no prelo]; não *Chiroderma salvini* Dobson, 1878.

DISTRIBUIÇÃO E HÁBITAT: A subespécie nominal, *C. v. villosum*, é distribuída na região tropical cisandina da América do Sul. O táxon é registrado para a Colômbia, Venezuela, Trindade e Tobago, Guiana, Suriname, Guiana Francesa, Brasil, Equador, Peru e Bolívia (fig. 28). No Brasil a subespécie é registrada para todos os estados, exceto Santa Catarina e o Rio Grande do Sul, tendo seu limite sul no estado do Paraná (não mapeado) (Reis et al. 1998).

A subespécie ocorre em uma ampla variedade de ambientes, que inclui florestas tropicais úmidas e estacionais (e.g. floresta amazônica, mata atlântica), planícies inundáveis (e.g. pantanal, llanos), restinga e formações mais secas (e.g. caatinga, cerrado) (Handley 1976; Gregorin et al. 2008; Luz et al. 2011; Fischer et al. 2015). *C. v. villosum* aparentemente é tolerante a distúrbios no hábitat, ocorrendo em pequenos fragmentos

florestais e até mesmo em áreas urbanas (Nogueira e Peracchi 2003; Ferreira et al. 2010; Nunes et al. 2017).

Com base na informação associada aos espécimes analisados e de dados da literatura, *C. v. villosum* ocorre desde o nível do mar até cerca de 1.000 m. Na Venezuela, 99% dos espécimes de *C. v. villosum* foram capturados abaixo de 500 m de altitude (Handley 1976). Na Colômbia (Tolima), o táxon foi capturado a 900 m (Galindo-Espinosa et al. 2010). Na Amazônia peruana (Madre de Dios), a espécie foi registrada entre 340 e 950 m (Solari et al. 2006).

*C. v. jesupi* Peters, 1860

SINÔNIMOS:

*Chiroderma jesupi* J. A. Allen, 1900: 88; localidade-tipo “Cacagualito, Colombia.”

*Chiroderma isthmicum* Miller, 1912: 25; localidade-tipo “Cabima, Panama.”

*Chiroderma villosum jesupi*: Handley, 1960:466; primeiro uso da combinação atual.

DISTRIBUIÇÃO E HÁBITAT: A subespécie *C. v. jesupi* ocorre na região tropical transandina da América do Sul e na América Central e México. O táxon possui registros para o México (Oaxaca, Hidalgo e Veracruz, e estados ao sul destes), Guatemala, Belize, El Salvador, Honduras, Nicarágua, Costa Rica, Panamá (incluindo as ilhas Perlas), oeste da Colômbia e Equador, e extremo noroeste do Peru (Tumbes) (fig. 28).

As localidades de coleta de *C. v. jesupi* são de florestas tropicais úmidas e secas. O táxon já foi registrado desde o nível do mar até cerca de 970 m. No noroeste peruano (Tumbes), o táxon foi capturado a cerca de 350 m (Novoa et al. 2011). No sul do México (Chiapas), a altitude máxima capturada foi de aproximadamente 915 m (Davis et al. 1964).

COMENTÁRIOS TAXONÔMICOS: A descrição original de *Chiroderma villosum* foi baseada no espécime ZMB 408 e em um esqueleto da coleção anatômica, que possivelmente está perdido (Turni e Kock 2008; Garbino e Nogueira 2017). Dentre os dois sintipos, Turni e Kock (2008: 44) designaram o espécime ZMB 408 como lectótipo, embora Thomas

(1891: 882) já tenha subjetivamente designado o mesmo espécime, representado na prancha de Peters, como o tipo.

Na descrição da espécie, Peters (1860: 748) menciona apenas “Brasilia” como localidade-tipo e sugere que o lectótipo teria sido coletado por Friedrich Sellow. No catálogo da coleção do Museum für Naturkunde, a localidade do espécime, escrita à mão por W. Peters está apenas como “Brasilien”, sem indicar se o espécime foi coletado por Sellow (Garbino e Nogueira 2017). Frente a impossibilidade de restringir a localidade-tipo e a falta de evidência que assegure que o espécime tenha sido de fato coletado por Sellow, sigo a maioria dos autores em considerar apenas “Brasil” como localidade-tipo de *Chiroderma villosum* (Handley 1960; Husson 1962; Carter e Dolan 1978; Simmons 2005; Gardner 2008a; Turni e Kock 2008; Garbino e Nogueira 2017).

Cabrera (1958: 85) erroneamente designou “Venezuela” como localidade-tipo de *Chiroderma villosum*, que foi seguido por Goodwin e Greenhall (1961) e provavelmente por Vieira (1942, 1955), que não incluiu a espécie entre os mamíferos brasileiros. O autor espanhol provavelmente alterou a localidade-tipo do táxon com base na menção de um espécime proveniente de St. Esteban, Venezuela por Thomas (1891: 56), quando este autor descreve *Chiroderma doriae* e compara a espécie a *C. villosum*.

HISTÓRIA NATURAL: *C. villosum* é uma espécie granívora, especializada em triturar sementes de frutos de *Ficus* (Moraceae) para absorver seu conteúdo nutritivo (Nogueira e Peracchi 2003; Wagner et al. 2015). A espécie aparentemente possui alta preferência por *Ficus*, a ponto de frutos desse gênero perfazerem 100% da dieta de *C. villosum* no Panamá (Bonaccorso 1979). Nove espécies de *Ficus* já foram documentadas na dieta de *C. villosum* no Panamá: *Ficus citrifolia*, *F. dugandii*, *F. insipida*, *F. nymphaefolia*, *F. obtusifolia*, *F. paraensis*, *F. pertusa*, *F. popenoei* e *F. trigonata* (Bonaccorso 1979; Handley et al. 1991; Wendeln et al. 2000; Wagner et al. 2015). O consumo de infrutescências de *Cecropia* (Urticaceae) também é documentado para a espécie, sendo *C. obtusa* registrada na dieta de *C. villosum* na Guiana Francesa (Lobova et al. 2003; Suárez-Castro e Montenegro 2015). Além do consumo de espécies vegetais, *C. villosum* foi capturada visitando barreiros ricos em minerais na Amazônia peruana (Bravo et al. 2008; Ghanem e Voigt 2014).

No escudo das guianas, na floresta amazônica e na mata atlântica, a espécie foi mais frequentemente capturada no dossel, sugerindo que *C. villosum* utiliza



preferencialmente esse estrato arbóreo durante o forrageio (Ascorra et al. 1996; Simmons e Voss 1998; Charles-Dominique e Cockle 2001; Kalko e Handley Jr. 2001; Delaval et al. 2005; Gregorin et al. 2017). Existe apenas o registro do uso de cavidades em oco de árvore como abrigo diurno da espécie em ambiente natural, na Venezuela (Handley 1976). Além dos abrigos naturais, espécimes foram capturados dentro de construções habitadas no Brasil, Panamá e Venezuela (Goldman 1920; Handley 1976, dados do catálogo da coleção do DZSJRP).

Os seguintes ectoparasitas foram registrados infestando *C. v. jesupi*: *Aspidoptera busckii* (Streblidae), *Trichobius joblingi* (Streblidae), *Paratrachobius* sp. A (Wenzel et al. 1966). Na Venezuela, duas espécies de moscas Streblidae, *Trichobius parasiticus* e *Metelasmus pseudopterus*, duas espécies de ácaros Spinturnicidae, *Periglischurus acustidens* e *P. iheringi*, e uma espécie de ácaro Trombiculidae foram registradas em *C. v. villosum* (Herrin e Tipton 1975; Reed e Brennan 1975; Wenzel 1976). Na Colômbia, duas espécies de moscas Streblidae são conhecidas de *C. villosum*: *Megistopoda proxima* e *Strebla carolliae* (Marinkelle e Grose 1981). A ausência ou a raridade de ácaros Spinturnicidae em *C. villosum* foi notada em alguns estudos: no Panamá nenhum ácaro foi registrado infestando a espécie, na Amazônia peruana nenhum ácaro foi coletado em 33 espécimes e na Venezuela, apenas dois espécimes de ácaros foram coletados em uma amostra de 724 indivíduos de *C. villosum* (Furman 1966; Herrin e Tipton 1975; Gettinger 2018). Duas larvas de moscas da carne do gênero *Sarcophaga* (Sarcophagidae), foram encontradas na cavidade abdominal de uma fêmea recém-morta, sugerindo que parasitavam o animal vivo (Goodwin e Greenhall 1961).

Endoparasitas Trypanosomatidae da subfamília Leishmaninae foram registrados em amostras de sangue de *C. v. villosum* do Brasil central e *Trypanosoma (Schizotrypanum)* foi documentado em indivíduos da Colômbia (Marinkelle 1982; Lourenço et al. 2018). Um indivíduo de *C. v. villosum* capturado no sudeste brasileiro apresentou evidência de infecção por hantavírus, sendo uma das poucas espécies de morcego frugívoro a hospedar tal vírus (Sabino-Santos et al. 2015).

Os dados reprodutivos obtidos dos espécimes analisados e da literatura (Davis et al. 1964; Knox Jones et al. 1971; Taddei 1976; Bonaccorso 1979; Anderson 1997) sugerem um padrão poliétrico sazonal. Na América Central (Nicarágua e Panamá), fêmeas grávidas foram registradas logo antes do período chuvoso, em janeiro, fevereiro e março e lactantes em fevereiro, março e abril. Na América do Sul, fêmeas grávidas

também foram documentadas antes da estação chuvosa, em julho e agosto (Rondônia, Brasil) e agosto e setembro (Amazônia boliviana, equatoriana e peruana). No Sudeste Brasileiro (São Paulo), grávidas foram registradas em julho e agosto. Na Venezuela, grávidas foram registradas antes do período chuvoso, em janeiro, fevereiro, março e abril e também durante a época das chuvas, em junho e julho enquanto que lactantes foram documentadas em fevereiro, junho e julho.

ESPÉCIMES EXAMINADOS (N = 509): **Belize**—*Toledo*, Bladen Nature Reserve (USNM 583035, 583036). **Bolívia**—*Beni*, Río Iténez (AMNH 209529, 209530, 209531, 209532, 209533), Vacadiaz (USNM 390606); *La Paz*, Santa Ana de Madidi (AMNH 261677); *Pando*, Independencia (AMNH 262526, 262527, 262528, 262529), Río Nareuda (248884, 248885); *Santa Cruz*, Buenavista (AMNH 61754), Parque Nacional Noel Kempff Mercado (AMNH 264078, 264079). **Brasil**—sem localidade específica (ZMB 408 [tipo de *villosum*]); *Acre*, Seringal Lagoinha (DZSJRP 13029, 13030, 13031, 13032, 13033), Parque Nacional da Serra do Divisor (ALP 7011, 7018, 7022, 7023, 7050, 7059, 7160, 7308) ; *Alagoas*, Mata de Coimbra (UFPB 4349); *Amazonas*, Comunidade Cachoeirinha (LMUSP[ICA048]), Humaitá (DZSJRP 14793), Igarapé Taracuá (LMUSP[JAP76]), km 27 da BR319 (DZSJRP 14121, 14651), Km 5 da BR230 (DZSJRP 13134), Oposto a Comunidade São Pedro (LMUSP[ICA169], LMUSP[ICA170]), Vila de Santa Fé (LMUSP[JAP84]); *Bahia*, Ilhéus (CMUFLA 1076, 1078, 1119); *Espírito Santo*, Aracruz Celulose (MZUSP 35032), Fazenda Santa Terezinha (MZUSP 35030, 35031), Reserva Natural Vale (ALP 2806, 2810, 3009, 3249, 3327, 3408, 4560, 4758); *Mato Grosso*, 264 km N de Xavantina (USNM 393712, 393713, 393714), Aricá (MZUSP 6494), Cláudia (MZUSP[PEV 1225-1226]), Nossa Senhora do Livramento (UFMT 1146, 1147), Parque Nacional do Juruena (CMUFLA 1290, 1299), Sinop (ALP 3419), U.H.E. foz do Apiacás (UFMT 1952, 1953), Usina Teles Pires (UFMT 2137, 2138); *Mato Grosso do Sul*, Estação Ecológica Dahma (ZUFMS 492), Maciço do Urucum (ZUFMS 208, 209), Pantanal de Aquidauana (ZUFMS 1904), Pantanal de Nhecolândia (ZUFMS 244, 1896); *Minas Gerais*, Dolores do Indaiá (UFMG 3760), Estação Ecológica de Pirapitinga (ALP 9166, 9370), Fazenda Cabriúna (CMUFLA 465), Fazenda Marinheiro (DZSJRP 14480), Parque Nacional do Peruaçu (CMUFLA 907, 1532, 1533, 1534, 1535, 1536, 1676, 1677, 1678, 1680, 1682, 1684, 1686), Parque Estadual do Rio Doce (CMUFLA 1158, 1161, 1834, 1839, 1840, 1841); *Pará*, 52 km SSW Altamira (MZUSP 22677), Centro Kaiapó de Estudos Ecológicos (MZUSP 29150, 29151, 29152), Floresta Nacional de Carajás

(UFMG[VCT6305]), Floresta Nacional de Carajás, Serra Norte (UFMG[VCT2303]), Floresta Nacional de Carajás, Serra Sul, Corpo A (UFMG[VCT1959], UFMG[VCT5157]), Floresta Nacional de Carajás, Serra Sul, Corpo C (UFMG[VCT2019], UFMG[VCT5073], UFMG[VCT5079]), Lago Jacaré (MZUSP 13335), Lago Leonardo (MZUSP 13209, 13197), Platô Greig (UFMG 3258), Platô Monte Branco (UFMG 3244), Porto Trombetas (UFMG 3212, 3214, 3221, 3246), Projeto Alemão (UFMG[VCT4394], UFMG[VCT4444]), Rio Xingu, margem esquerda (MPEG 4112), Sta. A, IAN (USNM 361724, 361725), Várzea, Belém (USNM 460128, 460129, 460130); *Paraíba*, Fazenda Pacatuba (UFPB 4), João Pessoa (UFPB 10333, UFPB 10335, UFPB 10336); *Pernambuco*, Recife (UFMG[M1], UFMG[M2], UFMG[M3]); *Piauí*, Boqueirão da Esperança (ZUEC 2066), Parque Nacional da Serra das Confusões (MZUSP 33502); *Rio de Janeiro*, Jardim Botânico (ALP 7419, 7420, 7421, 7422, 7423, 7424, 7426, 7427, 7428, 7429, 7430, 7431, 8278), P.E. Serra da Tiririca (ALP 5578, 5579); *Rondônia*, Calama (AMNH 37041), Costa Marques (AMNH 209575), Pedra Branca (MZUSP 22827), Pedras Negras (AMNH 209576), Cachoeira de Nazaré, Rio Machado (MZUSP 20200, 20201), U.H.E. Jirau (MZUSP 35408); *Roraima*, Estação Ecológica da Ilha de Maracá (DZSJRP 11487); *São Paulo*, São José do Rio Preto (DZSJRP 4586, 4676), Engenheiro Schmidt (DZSJRP 4804), Fazenda São Paulo (DZSJRP 14302, 14305, 14319), Roberto (DZSJRP 16549), Parque Natural Municipal Grotta de Mirassol (DZSJRP 4000, 4032, 4033), Fazenda Paraguassu (ZUEC 968), Sítio Progresso (DZSJRP 3783, 3922, 4337, 4386, 4387, 4388, 4389, 4390); *Sergipe*, Estação Ecológica de Itabaiana (CMUFS 64), Mata do Junco (CMUFS 97), P.N. Serra de Itabaiana (ALP 8971); *Tocantins*, U.H.E. São Salvador (MZUSP[SSI178]). **Colômbia**—sem localidade específica (USNM 598086); *Amazonas*, Puerto Nariño (USNM 483777); *Antioquia*, La Tirana (IAvH-M 930, USNM 449480, 499481, 499482), Vereda La Pola, P.N.N. Los Katíos (IAvH-M 4923); *Chocó*, Corregimiento Gilgal, P.N.N. Los Katíos (IAvH-M 4924, 4925, 4926), Reserva Florestal Especial Las Teresitas (IAvH-M 3257), Vereda El Tilupo, P.N.N. Los Katíos (IAvH-M 4927, 4928, 4929); *Magdalena*, Cagualito (AMNH 14574 [tipo de *jesupi*]), Parque Nacional Natural Tayrona (IAvH-M 4198), Vereda El Congo (IAvH-M M-9665); *Putumayo*, Caño Cauayá (IAvH-M M-624); *Sucre*, Estación Primates (IAvH-M 9583), Quebrada El Sereno (IAvH-M 9593); *Valle del Cauca*, Río Zabaletas (USNM 483770, 483771, 483772, 483773, 483774, 483775, 483776); *Vaupés*, Caño Arara (IAvH-M 1550). **Costa Rica**—*Puntarenas*, Corcovado National Park (USNM 565813). **El Salvador**—*La Libertad*, Deininger Park (TTU

63906); *La Paz*, Hacienda Escuintla (TTU 63911); *La Unión*, El Tamarindo (TTU 63912). **Ecuador**—*Los Ríos*, Beata Elvira (USNM 498921, 498922), El Papayo (USNM 498923, 522435, 522436, 522437), Hacienda Santa Teresita (USNM 522438), Lima Pareja (USNM 498924, 498925, 522434), Rio Nuevo (USNM 534315, 534316), Vinces (USNM 534314); *Pastaza*, Lorocachi (USNM 548240, 548241), Santiago (não localizado; USNM 548242), Tiguino (USNM 574537, 574539), Yosa (não localizado, USNM 548237, 548238, 548239); *Pichincha*, Rio Palenque Science Center (USNM 528541). **Guatemala**—*Jutiapa*, Colonia Montufar (AMNH 217417), *Santa Rosa*, La Avellana (AMNH 235312, 235313, 235314, 235315). **Guiana**—*Barima-Waini*, North West, Santa Cruz (ROM 98850); *Cuyuni-Mazaruni*, 24 km pela estrada de Potaro de Bartica (BMNH 1965.645), Namai Creek (ROM 108219); *Upper Demerara-Berbice*, Dubulay Ranch (USNM 582328); *Upper Takutu-Upper Essequibo*, Chodikar River (ROM 106644). **Guiana Francesa**—*Sinamary*, Paracou (AMNH 267190, 267191, 268534, 268535, 268536). **México**—*Veracruz*, Xalapa (= Japala) (BMNH 81.10.27.1). **Nicarágua**—*Zelaya* (*atualmente Región Autónoma de la Costa Caribe Sur*), 4,5 km NW Rama (TTU 12794). **Panamá**—*Bocas del Toro*, Almirante (USNM 315559, 315560, 315561, 315562), Isla Popa (USNM 464304), Sibube (USNM 335298, 335299); *Colón*, Bohio Peninsula (USNM 503637); *Darién*, Cana (USNM 179619), El Real (USNM 338045), Jaqué (USNM 362920), Punta Piña (USNM 314718), Tacarcuna Village Camp (USNM 309894, 309896, 309897, 309898, 309899, 309900); *Los Santos*, Cerro Hoya (USNM 323451, 323452, 323453), Guánico Arriba (USNM 323448, 323449, 323450); *Panamá*, Barro Colorado Island (USNM 304904, 304905, 304907, 304908, 304909, 332053, 457954, 544896), Cabima (USNM 173834 [tipo de *isthmicum*], USNM 173836), Cerro Azul (USNM 305386), Culebra (USNM 223402), Gamboa (USNM 520557, 520558), Isla San José (USNM 448449), Punta de Cocos (USNM 314719, 314720, 314721), Río Mandinga (USNM 305385); *San Blas* (*atualmente Guna Yala*), Armila (USNM 335300, 335301, 335302, 335303, 335304, 335305, 335306, 335307, 335308, 335309, 335310, 335311, 335312, 335313, 335314, 335315, 335316); *Veraguas*, Isla Cébaco (USNM 360219). **Peru**—*Cusco*, Camisea (USNM 582836), Camisea, Armihuari (MUSM 13606, 13631, 13634, 13636, 13637, 13639, 13640, 13641), Camisea, Konkariari (MUSM 14742), Camisea, Pagoreni (MUSM 13610, 13615, USNM 582839), Camisea, San Martín (MUSM 13618, 13644, USNM 582840, 582841), Jenaro Herrera (MUSM 6791), Ridge Camp (USNM 588033); *Loreto*, 13,6 km NW de Albarenga (MUSM 26545), Alto Río Pauya (MUSM 17734), Centro de Investigaciones Jenaro

Herrera (MUSM 4221, 4222), Estación Biológica Allpahuayo (MUSM 16476), Ninarumi (MUSM 29560, 29561), Paujil (MUSM 29562), Puesto de Vigilancia Castaña (MUSM 21136), Quistococha (USNM 337940), Río Lagartococha (MUSM 21137), Río Pisqui, Campamento Llanura (MUSM 17735), Río Samiria (MUSM 29562), Río Samiria, Flor de Yarina (MUSM 1637), Río Samiria, Tacshacocha (MUSM 1638, 1639), San Lorenzo (BMNH 1924.3.1.75, 1924.3.1.76), Zungarococha (MUSM 29563); *Madre de Dios*, CICRA (MUSM 26106), Cocha Salvador (MUSM 733), Estación Biológica Cocha Cashu (MUSM 15856), Explorer's Inn Lodge (MUSM 1640), Hacienda Amazonia (MUSM 9757), Maskoitania (MUSM 19671), Pakitza (MUSM 6781, USNM 566544), Quebrada Aguas Calientes (MUSM 16653, 16660, 16661, 16665, 16666, 16667), Reserva Cuzco Amazónico (MUSM 6168, 6169), Santuario Nacional Pampas del Heath (MUSM 12827); *Pasco*, Campamento Río Lobo (MUSM 10232), Cerro Chontiya (MUSM 10225, 10230, 10231), San Juan (USNM 364418), Villa America (MUSM 1641); *San Martín*, Concesion de Conservación Valle del Biavo (MUSM 43843, 43844, 43485), Juanjuí (MUSM 1642), Saposoa (MUSM 1643), Yurac Yacu (BMNH 27.1.1.63); *Tumbes*, Carrizalillo (MUSM 22123), Parque Nacional Cerros de Amotape (MUSM 22121, 22122), Quebrada Las Pavas (MUSM 24479); *Ucayali*, 59 km W Pucallpa (USNM 461256), Concesión de Conservación Río La Novia (MUSM 44186, 44187, 44472).

**Suriname**—*Brokopondo*, Brownsberg Nature Park (ROM 114212); *Sipaliwini*, Kushere Landing (ROM 120226). **Trinidad e Tobago**—*Tobago*, Charlotteville (USNM 540676); *Trinidad*, sem localidade específica (AMNH 256325), Diego Martin (AMNH 183167), Grande Riviere (AMNH 172149), Guaico Tamana (AMNH 172148), Maracas Valley (AMNH 175599), Waterloo (BMNH 1897.6.7.44). **Venezuela**—*Amazonas*, 9 km SE Puerto Ayacucho (MZUSP 27168), Cerro Neblina base camp (USNM 560606, 560607, 560767, 560768, 560769, 560770, 560771, 560772), Río Cunucunuma (USNM 405127, 405165, 405167, 405168, 405169, 405170, 405171), Río Manapiare (USNM 408624, 408625, 408626, 408627, 408628, 408629, 408630, 408631, 408632, 408633, 408634, 408635, 408636, 408637, 408638, 408639, 408640, 408641, 408642, 408643, 408644, 408645, 408646, 408647, 408648, 408649, 408650, 408651, 408652, 408653, 408654, 408655, 408656, 408657, 408658, 408659, 408660, 408662, 408663, 408664, 408665, 408666, 408667, 408668, 408669, 408670, 408671, 408672, 408673, 408674, 408675, 408676, 408677, 408678), Río Mavaca (USNM 405175), San Carlos de Rio Negro (USNM 560604, 560605), Tamatama (USNM 405176, 405177, 408611, 408612, 408613, 408614, 408615, 408616, 408617); *Bolívar*, El Manaco (USNM 387205,

387206, 387207, 387208, 387209, 387212, 387213, 387126, 387210, 387211, 387214, 387215), Hato La Florida (USNM 405164), Hato San José (USNM 405162), Río Supamo (USNM 387204); *Sucre*, Manacal (USNM 408620); *Yaracuy*, 19 km NW of Urama (USNM 372145, 372146, 372149, 372150).

### Referências

- ALLEN, J. A. 1900. List of bats collected by Mr. H. H. Smith in the Santa Marta region of Colombia, with descriptions of new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 13:87–94.
- ALMAZÁN-CATALÁN, J. A., A. TABOADA-SALGADO, C. SÁNCHEZ-HERNÁNDEZ, M. L. ROMERO-ALMARAZ, Y. Q. JIMÉNEZ-SALMERÓN, AND E. GUERRERO IBARRA. 2009. Registros de murciélagos para el estado de Guerrero, México. *Acta Zoológica Mexicana* 25:177–185.
- ALMEIDA, J. C. DE, M. A. MARTINS, P. G. GUEDES, A. L. PERACCHI, AND N. M. SERRA-FREIRE. 2016. New records of mites (Acari: Spinturnicidae) associated with bats (Mammalia, Chiroptera) in two Brazilian biomes : Pantanal and Caatinga. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, Jaboticabal 25:18–23.
- ALSTON, E. R. no date. *Biologia Centrali-Americana*, vol. 2 (Mammalia). R. H. Porter, London [published in parts – see Lyal 2011].
- ALVAREZ, T., AND S. T. ALVAREZ-CASTAÑEDA. 1996. Aspectos Biológicos y ecológicos de los murciélagos de Ixtapan del Oro, México. Pp. 169–182 in *Contributions in mammalogy: a memorial volume honoring J. Knox Jones, Jr.* (H. H. Genoways & R. J. Baker, eds.). The Museum, Texas Tech University, Lubbock, TX.
- ANDERSON, S. 1960. Neotropical bats from Western México. *University of Kansas Publications, Museum of Natural History* 14:1–8.
- ANDERSON, S. 1972. Mammals of Chihuahua: Taxonomy and Distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 148:153–410.
- ANDERSON, S. 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 231:1–652.

- ARNONE, I. S. 2008. *Estudo da comunidade de morcegos na área cárstica do Alto Ribeira - SP: uma comparação com 1980*. MSc thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil. Universidade de São Paulo.
- ASCORRA, C. F., S. SOLARI, AND D. E. WILSON. 1996. Diversidad y Ecología de los Quiropteros en Pakitza. Pp. 593–612 in Manu. The biodiversity of Southeastern Peru (D. E. Wilson & A. Sandoval, eds.). Editorial Horizonte, Lima.
- BAKER, R. J. 1967. Karyotypes of bats of the family Phyllostomidae and their taxonomic implications. *The Southwestern Naturalist* 12:407–428.
- BAKER, R. J. 1973. Comparative cytogenetics of the New World leaf-nosed bats (Phyllostomatidae). *Periodicum Biologorum* 75:37–45.
- BAKER, R. J., AND H. H. GENOWAYS. 1976. A new species of *Chiroderma* from Guadeloupe, West Indies (Chiroptera: Phyllostomatidae). *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* 48:1–9.
- BAKER, R. J., H. H. GENOWAYS, AND J. C. PATTON. 1978. Bats of Guadeloupe. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* 50:1–16.
- BAKER, R. J., AND T. C. HSU. 1970. Further studies on the sex-chromosome systems of the American leaf-nosed bats (Chiroptera, Phyllostomatidae). *Cytogenetics* 9:131–138.
- BAKER, R. J., V. A. TADDEI, J. L. HUDGEONS, AND R. A. VAN DEN BUSSCHE. 1994. Systematic relationships within *Chiroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae) based on cytochrome b sequence variation. *Journal of Mammalogy* 75:321–327.
- BARRIGA-BONILLA, E. 1965. Estudios mastozoológicos colombianos, I: Chiroptera. *Caldasia* 9:241–268.
- BECK, J. D., A. D. LOFTIS, J. L. DALY, W. K. REEVES, AND M. V. ORLOVA. 2016. First record of *Chiroderma improvisum* Baker & Genoways, 1976 (Chiroptera: Phyllostomidae) from Saint Kitts, Lesser Antilles. *Check List* 12:10–13.
- BEJARANO-BONILLA, D. A., A. YATE-RIVAS, AND M. H. BERNAL-BAUTISTA. 2007. Diversidad y distribución de la fauna quiroptera en un transecto altitudinal en el Departamento del Tolima, Colombia. *Caldasia* 29:297–308.

- BEOLENS, B., M. WATKINS, AND M. GRAYSON. 2014. The eponym dictionary of birds. London.
- BONACCORSO, F. J. 1979. Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community. *Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences* 24:359–408.
- BORDIGNON, M. O. 2005. Geographic distribution's ampliation of *Chiroderma doriae* Thomas (Mammalia, Chiroptera) in Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 22:1217–1218.
- BRAVO, A., K. E. HARMS, L. H. EMMONS, A. BRAVO, K. E. HARMS, AND L. H. EMMONS. 2010. Puddles created by geophagous mammals are potential mineral sources for frugivorous bats (Stenodermatinae) in the Peruvian Amazon Puddles created by geophagous mammals are potential mineral sources for frugivorous bats ( Stenodermatinae ) in the Peruvian. *Journal of Tropical Ecology* 26:173–184.
- BRAVO, A., K. E. HARMS, R. D. STEVENS, AND L. H. EMMONS. 2008. Collpas: Activity hotspots for frugivorous bats (Phyllostomidae) in the Peruvian Amazon. *Biotropica* 40:203–210.
- CABRERA, A. 1958. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*. *Zoología* 4:xvi+iv+308.
- CARMIGNOTTO, A. P., AND D. ASTÚA. 2017. Mammals of the Caatinga: diversity, ecology, biogeography, and conservation. Pp. 211–254 in *Caatinga: the larges tropical dry forest region in South America* (J. Silva, I. Leal & M. Tabarelli, eds.). Springer International Publishing, Cham.
- CARRERA, J. P. ET AL. 2010. Bats of the tropical lowlands of Western Ecuador. *Special Publications of the Museum, Texas Tech University* 57:1–37.
- CARTER, D. C., AND P. G. DOLAN. 1978. Catalogue of type specimens of neotropical bats in selected european museums. *Special Publications Museum Texas Tech University*.
- CARTER, D. C., R. H. PINE, AND W. B. DAVIS. 1966. Notes on Middle American bats. *The Southwestern Naturalist* 11:488–499.
- CASTAÑO, H. J., A. J. CARRANZA, AND J. PÉREZ-TORRES. 2018. Diet and trophic structure in assemblages of montane frugivorous phyllostomid bats. *Acta Oecologica* 91:81–



90.

- CHARLES-DOMINIQUE, P., AND A. COCKLE. 2001. Frugivory and seed dispersal by bats. Pp. 207–215 in *Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest* (F. Bongers, P. Charles-Dominique, P.-M. Forget & M. Théry, eds.). Springer Netherlands.
- CHERNOMOR, O., A. VON HAESELER, AND B. Q. MINH. 2016. Terrace Aware Data Structure for Phylogenomic Inference from Supermatrices. *Systematic Biology* 65:997–1008.
- CIRRANELLO, A., N. B. SIMMONS, S. SOLARI, AND R. J. BAKER. 2016. Morphological diagnoses of higher-level phyllostomid taxa (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* 18:39–71.
- COLÍN-MARTÍNEZ, H., J. B. MORALES-MALACARA, AND C. GARCÍA-ESTRADA. 2017. Epizotic fauna survey on phyllostomid bats (Chiroptera : Phyllostomidae) in a shaded coffee plantation of southeastern Chiapas, Mexico. *Journal of Medical Entomology*:1–11.
- CROSSIN, R. S., O. H. SOULE, R. G. WEBB, AND R. H. BAKER. 1973. Biotic Relationships in the Canon Del Rio Mezquital, Durango, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 18:187–200.
- CRUZ, L. D., C. MARTÍNEZ, AND F. R. FERNANDES. 2007. Comunidades de morcegos em habitats de uma Mata Amazônica remanescente na Ilha de São Luís, Maranhão. *Acta Amazonica* 37:613–619.
- CZAPLEWSKI, N. J., AND C. CARTELLE. 1998. Pleistocene Bats from Cave Deposits in Bahia, Brazil. *Journal of Mammalogy* 79:784–803.
- DAVIS, W. B., D. C. CARTER, AND R. H. PINE. 1964. Noteworthy Records of Mexican and Central American Bats. *Journal of Mammalogy* 45:287–375.
- DELAVAL, M., M. HENRY, AND P. CHARLES-DOMINIQUE. 2005. Interspecific competition and niche partitioning : example of a Neotropical rainforest bat community. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 60:149–166.
- DOBSON, G. E. 1878. *Catalogue of the Chiroptera in the Collection of the British Museum*. British Museum of Natural History. Taylor and Francis, London.

- DOBSON, G. E. 1880. On some new or rare species of Chiroptera in the collection of the Göttingen Museum. *Proceedings of the Zoological Society of London* 48:461–465.
- EDGAR, R. C. 2004. MUSCLE : multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32:1792–1797.
- ESBÉRARD, C. E. L., A. D. E. S. CHAGAS, M. BAPTISTA, E. MARIA, AND C. SUELI. 1996. Observações sobre *Chiroderma doriae* Thomas, 1891 no município do Rio de Janeiro, RJ (Mammalia, Chiroptera). *Revista Brasileira de Biologia* 56:651–654.
- FAIRCHILD, G. B. ., AND C. O. J. HANDLEY. 1966. Gazetteer of collecting localities in Panama. Pp. 9–22 in *Ectoparasites of Panama* (R. L. Wenzel & V. J. Tipton, eds.). Field Museum of Natural History, Chicago, IL.
- FAIRCHILD, G. B. ., G. M. KOHLS, AND V. J. TIPTON. 1966. The ticks of Panama (Acarina : Ixodoidea). Pp. 167–220 in *Ectoparasites of Panama* (R. L. Wenzel & V. J. Tipton, eds.). Field Museum of Natural History, Chicago, IL.
- FERREIRA, C. M. M., E. FISCHER, AND A. PULCHÉRIO-LEITE. 2010. Fauna de morcegos em remanescentes urbanos de Cerrado em Campo Grande, Mato Grosso do Sul. *Biota Neotropica* 10:155–160.
- FISCHER, E. ET AL. 2015. Bat fauna of Mato Grosso do Sul, southwestern Brazil. *Biota Neotropica* 15:1–17.
- FLEMING, T. H. 1973. The reproductive cycles of three species of opossums and other mammals in the Panama Canal Zone. *Journal of Mammalogy* 54:439–455.
- FURMAN, D. P. 1966. The spinturnicid mites of Panama (Acarina: Spinturnicidae). Pp. 125–166 in *Ectoparasites of Panama* (R. L. Wenzel & V. J. Tipton, eds.). Field Museum of Natural History, Chicago, IL.
- GALINDO-ESPINOSA, E. Y., K. A. GUTIÉRREZ-DÍAZ, AND G. REINOSO-FLÓREZ. 2010. Lista de los quirópteros del departamento del Tolima, Colombia. *Biota Colombiana* 11:107–116.
- GARBINO, G. S. T., AND M. R. NOGUEIRA. 2017. On the mammals collected by Friedrich Sellow in Brazil and Uruguay (1814-1831), with special reference to the types and their provenance. *Zootaxa* 4221:172–190.

- GARBINO, G. S. T., AND V. DA C. TAVARES. 2018a. A Quaternary record of the big-eyed bat *Chiroderma villosum* (Chiroptera: Phyllostomidae) with a revised lower molar terminology. *Mammalia* 82:393–399.
- GARBINO, G. S. T., AND V. DA C. TAVARES. 2018b. Roosting ecology of Stenodermatinae bats (Phyllostomidae): Evolution of foliage roosting and correlated phenotypes. *Mammal Review* 48:75–89.
- GARCÍA-MENDOZA, D. F., AND C. LÓPEZ-GONZÁLEZ. 2013. A checklist of the mammals (Mammalia) from Durango, western Mexico. *Che* 9:313–322.
- GARDNER, A. L. 2008a. Genus *Chiroderma* W. Peters, 1860. Pp. 321–326 in *Mammals of South America, Volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats* (A. L. Gardner, ed.). The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- GARDNER, A. L. (ED.). 2008b. *Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. The University of Chicago Press, Chicago, IL.
- GETTINGER, D. D. 2018. Checklist of Bloodfeeding Mites (Acari: Spinturnicidae ) from the Wings of Bats (Mammalia: Chiroptera ) in the Manú Biosphere Reserve , Peru. *MANTER: Journal of Parasite Biodiversity* 10:1–9.
- GHANEM, S. J., H. RUPPERT, T. H. KUNZ, AND C. C. VOIGT. 2013. Frugivorous bats drink nutrient-and clay-enriched water in the Amazon rain forest: Support for a dual function of mineral-lick visits. *Journal of Tropical Ecology* 29:1–10.
- GHANEM, S. J., AND C. C. VOIGT. 2014. Defaunation of tropical forests reduces habitat quality for seed-dispersing bats in Western Amazonia: An unexpected connection via mineral licks. *Animal Conservation* 17:44–51.
- GODMAN, F. D. 1915. *Biologia Centrali-Americana*. Introductory volume. Taylor and Francis, London.
- GOLDMAN, E. A. 1920. *Mammals of Panama*. Smithsonian Miscellaneous Collections 69:1–309.
- GOODWIN, G. G. 1942. *Mammals of Honduras*. Bulletin American Museum of Natural History 79:108–195.
- GOODWIN, G. G. 1958. Three new bats from Trinidad. *American Museum Novitates*

1877:1–6.

GOODWIN, G. G., AND A. M. GREENHALL. 1961. A review of the bats of Trinidad and Tobago. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 122:187–301.

GOURAUD, C., L. CHEVRIER, AND R. MEARNES. 2016. Charles and Emile Parzudaki: Natural history dealers in Nineteenth-century Paris. *Archives of Natural History* 43:76–89.

GRAY, J. E. 1866. Revision of the Genera of Phyllostomidae, or Leaf-nosed Bats. *Proceedings of the Zoological Society of London*:111–118.

GREGORIN, R. 1998. Extending geographic distribution of *Chiroderma doriae* Thomas, 1891 (Phyllostomidae, Stenodermatinae). *Chiroptera Neotropical* 4:98–99.

GREGORIN, R. ET AL. 2017. Vertical stratification in bat assemblages of the Atlantic Forest of south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*:1–10.

GREGORIN, R., A. P. CARMIGNOTTO, AND A. R. PERCEQUILLO. 2008. Quirópteros do Parque Nacional da Serra das Confusões, Piauí, nordeste do Brasil. *Chiroptera Neotropical* 14:366–383.

GUTIÉRREZ, E. E., AND G. S. T. GARBINO. 2018. Species delimitation based on diagnosis and monophyly, and its importance for advancing mammalian taxonomy. *Zoological Research* 39:1–8.

HAFFER, J. 1967. Speciation in Colombias forest birds West of the Andes. *American Museum Novitates* 2294:1–56.

HALL, E. R. 1981. *The mammals of North America*. 2nd edition. John Wiley & Sons, New York.

HALL, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41:95–98.

HAMMER, Ø., D. A. T. HARPER, AND P. D. RYAN. 2001. PAST : Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:1–9.

HANDLEY, C. O. 1960. Descriptions of new bats from Panama. *Proceedings of the United*

- States National Museum 112:459–479.
- HANDLEY, C. O. 1966a. Descriptions of new bats (*Chiroderma* and *Artibeus*) from Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 36:296–301.
- HANDLEY, C. O. 1966b. Checklist of the mammals of Panama. Pp. 753–795 in *Ectoparasites of Panama* (R. L. Wenzel & V. J. Tipton, eds.). Field Museum of Natural History, Chicago, IL.
- HANDLEY, C. O. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 20:1–89.
- HANDLEY, C. O., A. L. GARDNER, AND D. E. WILSON. 1991. Food habits. Pp. 141–146 in *Demography and natural history of the common fruit bat, Artibeus jamaicensis, on Barro Colorado Island, Panamá* (C. O. Handley, D. E. Wilson & A. L. Gardner, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- HARVEY, C. A., AND J. A. GONZÁLEZ-VILLALOBOS. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation* 16:2257–2292.
- HERNÁNDEZ-MONTERO, J. R., AND V. J. SOSA. 2016. Reproductive biology of *Pachira aquatica* Aubl. (Malvaceae: Bombacoideae): A tropical tree pollinated by bats, Sphingid moths and honey bees. *Plant Species Biology* 31:125–134.
- HERRIN, C. S., AND V. J. TIPTON. 1975. Spinturnicid mites of Venezuela (Acarina: Spinturnicidae). *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 20:1–72.
- HIJMANS, R. J., S. E. CAMERON, J. L. PARRA, G. JONES, AND A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- HOANG, D. T., O. CHERNOMOR, A. VON HAESELER, B. Q. MINH, AND L. S. VINH. 2017. UFBoot2 : Improving the Ultrafast Bootstrap Approximation. *Molecular Biology and Evolution* 35:518–522.
- HONACKI, J. H., K. E. KINMAN, AND J. W. KOEPL. 1982. *Mammal species of the world*. Allen Press Inc. and Association of Systematics Collections, Lawrence, KA.

- HUSSON, A. M. 1962. The bats of Suriname. *Zoologische Verhandelingen* 58:1–278.
- ICZN. 1999. International Code of Zoological Nomenclature. Quarta Ed. International Trust for Zoological Nomenclature, Londres.
- JONES, J. K. J., J. R. CHOATE, AND A. CADENA. 1972. Mammals from the Mexican state of Sinaloa. II. Chiroptera. *Occasional Papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas* 6:1–29.
- JONES JR., J. K., AND R. J. BAKER. 1979. Notes on a collection of bats from Montserrat, Lesser Antilles. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*:1–6.
- JONES JR., J. K., AND R. J. BAKER. 1980. *Chiroderma improvisum*. *Mammalian Species*:1–2.
- JONES, K. J. J., AND D. C. CARTER. 1976. Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. Pp. 7–38 in *Biology of the bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part I* (R. J. Baker, J. K. J. Jones & D. C. Carter, eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, TX.
- JONES, T. 1951. Bat records from the islands of Grenada and Tobago, British West Indies. *Journal of Mammalian Evolution* 32:223–224.
- KALKO, E. K. V, AND C. O. HANDLEY JR. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure and implications for conservation. *Plant Ecology* 153:319–333.
- KAPLI, P. ET AL. 2017. Multi-rate Poisson tree processes for single- locus species delimitation under maximum likelihood and Markov chain Monte Carlo. *Bioinformatics* 33:1630–1638.
- KNOX JONES, J., J. D. SMITH, AND R. W. TURNER. 1971. Noteworthy records of bats from Nicaragua, with a checklist of the chiropteran fauna of the country 2:2–35.
- KOOPMAN, K. F. 1994. Chiropteran systematics. Volume 8, Part 60. P. 217 in *Handbuch der Zoologie* (J. Niethammer, H. Schliemann & D. Starck, eds.). Walter de Gruyter, Berlin.
- KUMAR, S., G. STECHER, AND K. TAMURA. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33:1870–1874.

- LANFEAR, R., P. B. FRANDSEN, A. M. WRIGHT, T. SENFELD, AND B. CALCOTT. 2016. PartitionFinder 2 : New Methods for Selecting Partitioned Models of Evolution for Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses. *Molecular Biology and Evolution* 34:772–773.
- LAURINDO, R. DE S., R. GREGORIN, AND D. C. TAVARES. 2017. Effects of biotic and abiotic factors on the temporal dynamic of bat-fruit interactions. *Acta Oecologica* 83:38–47.
- LAVAL, R. K. 1969. Records of bats from Honduras and El Salvador. *Journal of Mammalogy* 50:819–822.
- LIMA SILVA, C. DE, M. P. VALIM, AND G. GRACIOLLI. 2017. Ácaros ectoparasitos de morcegos no estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia* 107:1–6.
- LINARES, É. L., AND E. A. MORENO-MOSQUERA. 2010. Morfología de los frutiolos de *Cecropia* (Cecropiaceae) del Pacífico colombiano y su valor taxonômico en el estudio de dietas de murciélagos. *Caldasia* 32:275–287.
- LOAYZA, A. P., R. S. RIOS, AND D. M. LARREA-ALCÁZAR. 2006. Disponibilidad de recurso y dieta de murciélagos frugívoros en la Estación Biológica Tunquini , Bolivia. Resource availavility and diet of frugivorous bats at Tunquini Biological Station , Bolivia. *Ecología en Bolivia* 41:7–23.
- LOBOVA, T. A., S. A. MORI, F. BLANCHARD, H. PECKHAM, AND P. CHARLES-DOMINIQUE. 2003. *Cecropia* as a food resource for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *American Journal of Botany* 90:388–403.
- LOURENÇO, E. C. ET AL. 2016. Community components of spinturnicid mites (Acari: Mesostigmata) parasitizing bats (Chiroptera) in the Tinguá Biological Reserve of Atlantic Forest of Brazil. *International Journal of Acarology* 42:63–69.
- LOURENÇO, E. C., M. DA C. PINHEIRO, J. L. H. FACCINI, AND K. M. FAMADAS. 2013. New record , host and localities of bat mite of genus *Chirnyssoides* (Acari, Sarcoptiformes, Sarcoptidae). *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária, Jaboticabal* 22:260–264.

- LOURENÇO, J. L. M. ET AL. 2018. High frequency of trypanosomatids in gallery forest bats of a Neotropical savanna. *Acta Tropica* 177:200–206.
- LUND, P. W. 1842a. Fortsatte Bemaerkninger over Brasiliens uddode Dyrskabning. *Det Kongelige Danske videnskabernes selskabs skrifter*:121–136.
- LUND, P. W. 1842b. Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvaeltning:140–208.
- LUZ, J. L., R. MANGOLIN, C. E. L. ESBÉRARD, AND H. DE G. BERGALLO. 2011. Morcegos (Chiroptera) capturados em lagoas do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, Brasil. *Biota Neotropica* 11:161–168.
- LYAL, C. H. C. 2011. The dating of the *Biologia Centrali-Americana*. *Zoological Bibliography* 1:67–102.
- MAAS, A. C. S. ET AL. 2018. Bats in a Cerrado landscape of Northern Brazil: Species occurrence, influence of environmental heterogeneity and seasonality, and eight new records for the State of Tocantins. *Mammalia* 82:469–480.
- MADDISON, W. P., AND L. L. KNOWLES. 2006. Inferring phylogeny despite incomplete lineage sorting. *Systematic Biology* 55:21–30.
- MARINKELLE, C. J. 1982. Prevalence of trypanosoma cruzi-like infection of colombian bats. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* 76:125–134.
- MARINKELLE, C. J., AND E. S. GROSE. 1981. A list of ectoparasites of Colombian bats. *Revista de Biologia Tropical* 29:11–20.
- MAYDEN, R. 1999. Consilience and a hierarchy of species concepts : advances toward closure on the species puzzle. *Journal of Nematology* 31:95–116.
- MEDINA, C. E. ET AL. 2015. Biodiversidad de la zona reservada Sierra del Divisor (Perú): una visión desde los mamíferos pequeños Biodiversity of the Sierra del Divisor Zone Reserved (Peru): a view from small mammals. *Sierra del Divisor Rev. peru. biol. Revista peruana de biología* 22:199–212.
- MILLER, G. S. 1912. A small collection of bats from Panama. *Proceedings of the United States National Museum* 42:21–26.
- MILLER, M. A., W. PFEIFFER, AND T. SCHWARTZ. 2010. Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. Pp. 1–8 in *Proceedings of the*



Gateway Computing Environments Workshop (GCE). New Orleans, LA.

- MORA-BELTRÁN, C., AND H. F. LÓPEZ-ARÉVALO. 2018. Interactions between bats and floral resources in a premontane forest, Valle del Cauca, Colombia. *THERYA* 9:129–136.
- MOTTA-JUNIOR, J. C., AND V. A. TADDEI. 1992. Bats As Prey of Stygian Owls in Southeastern Brazil. *Journal of Raptor Research* 26:259–260.
- NGUYEN, L.-T., H. A. SCHMIDT, A. VON HAESELER, AND B. Q. MINH. 2014. IQ-TREE : A Fast and Effective Stochastic Algorithm for Estimating Maximum-Likelihood Phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 32:268–274.
- NOGUEIRA, M. R., S. P. DE FABIO, AND A. L. PERACCHI. 2004. Gastrointestinal helminth parasitism in fruit-eating bats (Chiroptera, Stenodermatinae) from western Amazonian Brazil. *Revista de Biologia Tropical* 52:387–392.
- NOGUEIRA, M. R., AND A. L. PERACCHI. 2001. The feeding specialization in *Chiroderma doriae* (Phyllostomidae, Stenodermatinae) with comments on its conservation implications. *Chiroptera Neotropical* 8:143–156.
- NOGUEIRA, M. R., AND A. L. PERACCHI. 2003. Fig-seed predation by 2 species of *Chiroderma*: discovery of a new feeding strategy in bats. *Journal of Mammalogy* 84:225–233.
- NOVAES, R. L. M., L. F. MENEZES JR., A. C. DUARTE, AND A. C. S. FAÇANHA. 2010. Consumo de *Psychotria suturella* Muell. Arg. (Rubiaceae) por morcegos no sudeste do Brasil. *Chiroptera Neotropical* 16:535–538.
- NOVOA, S., R. CADENILLAS, AND V. PACHECO. 2011. Dispersión de semillas por murciélagos frugívoros en bosques del Parque Nacional Cerros de Amotape, Tumbes, Perú. *Mastozoología Neotropical* 18:81–93.
- NOWAK, R. M. 1994. Walker's bats of the world. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- NUNES, H., F. L. ROCHA, AND P. CORDEIRO-ESTRELA. 2017. Bats in urban areas of Brazil: roosts, food resources and parasites in disturbed environments. *Urban Ecosystems* 20:953–969.

- OLMOS, F., AND R. L. P. BOULHOSA. 2000. A meeting of opportunists: birds and other visitors to *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae) inflorescences. *Ararajuba*. .
- PAPAVERO, N. 1973. Essays on the history of Neotropical Dipterology, with special reference to collectors (1750–1905), Vol. 2. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- PARADIS, E., J. CLAUDE, AND K. STRIMMER. 2004. APE : Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinform* 20:289–290.
- PATTEN, M. A. 2015. Subspecies and the philosophy of science. *The Auk* 132:481–485.
- PEDERSEN, S. C. ET AL. 2010. Bats of Montserrat : Population Fluctuation and Response to Hurricanes and Volcanoes, 1978-2005. *Island bats: Evolution, ecology, and conservation*:302–340.
- PEDRO, W. A., F. C. PASSOS, AND B. K. LIM. 2001. Morcegos (Chiroptera; Mammalia) da Estação Ecológica dos Caetetus, Estado de São Paulo. *Chiroptera Neotropical* 7:136–140.
- PERACCHI, A. L., AND S. T. ALBUQUERQUE. 1993. Quirópteros do município de Linhares, estado do Espírito Santo, Brasil (Mammalia, Chiroptera). *Revista Brasileira de Biologia* 53:575–581.
- PETERS, W. 1860. Eine neue Gattung von Flederthieren, *Chiroderma villosum*, aus Brasilien vor. *Monatsberichte der Königlichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*:747–755.
- PETERS, W. 1866. Mittheilung über neue oder ungenügend bekannte Flederthiere (Vampyrops, Uroderma, Chiroderma, Ametrida, Tylostoma, Vespertilio, Vesperugo) und Nager (Tylomys, Lasiomys). *Monatsberichte der Königlichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*:392–411.
- PETERS, W. 1906. *Museum Zoologicum Berolinense. Chiroptera*. Berlin.
- PIERSON, E. D., W. E. RAINEY, R. M. WARNER, AND C. C. WHITE-WARNER. 1986. First record of *Monophyllus* from Montserrat, West Indies. *Mammalia* 50:269–271.
- PINE, R. H. 1972. The bats of the genus *Carollia*. Technical Monograph, Agricultural Experimental Station, Texas A&M University 8:1–125.

- PIRLOT, P. 1972. Chiropteres de moyenne Amazonie. *Mammalia* 36:71–85.
- PRESLEY, S. J. 2004. Ectoparasitic assemblages of Paraguayan bats: ecological and evolutionary perspectives. Texas Tech University.
- DE QUEIROZ, K. 2005. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56:196–215.
- DE QUEIROZ, K. 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology* 56:879–886.
- REED, J. T., AND J. M. BRENNAN. 1975. The subfamily Leeuwenhoekinae in the Neotropics ( Acarina : Trombiculidae ) by. Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series 20:1–42.
- REID, F., AND C. LANGTIMM. 1993. Distributional and natural history notes for selected mammals from Costa Rica. *The Southwestern Naturalist* 38:299–302.
- REIS, N. R., AND A. L. PERACCHI. 1987. Quiropteros da regio de manaus, Amazonas, Brasil (mammalia, chiropfera). *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi* 3:1–21.
- REIS, N. R., A. L. PERACCHI, I. P. LIMA, M. L. SEKIAMA, AND V. J. ROCHA. 1998. Updated list of the chiropterians [sic] of the city of Londrina, Paraná, Brazil. *Chiroptera Neotropical* 4:96–98.
- REVELL, L. J. 2012. phytools : an R package for phylogenetic comparative biology ( and other things ). *Methods in Ecology and Evolution* 3:217–223.
- REX, K., R. MICHENER, T. H. KUNZ, AND C. C. VOIGT. 2011. Vertical stratification of Neotropical leaf-nosed bats (Chiroptera: Phyllostomidae) revealed by stable carbon isotopes. *Journal of Tropical Ecology* 27:211–222.
- ROCHA, P. A., M. V BRANDÃO, G. S. T. GARBINO, I. N. CUNHA, AND C. C. AIRES. 2016. First record of Salvin's big-eyed bat *Chiroderma salvini* Dobson, 1878 for Brazil. *Mammalia* 80:573–578.
- RODRIGUEZ-HERRERA, B., D. E. WILSON, M. FERNÁNDEZ, AND W. PINEDA. 2005. La Mastozoología en Costa Rica: historia, localidades y composición de especies. *Brenesia* 63–64:89–112.
- RONQUIST, F. ET AL. 2012. MrBayes 3 . 2 : Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and

- Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology* 61:539–542.
- SABINO-SANTOS, G. ET AL. 2015. Evidence of hantavirus infection among bats in Brazil. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 93:404–406.
- SALVIN, O. 1864. Descriptions of seventeen new species of birds from Costa Rica. *Proceedings of the Zoological Society of London*:579–586.
- SILVA, S. S. P. ET AL. 2015. Bats (Mammalia: Chiroptera) from the Caatinga scrublands of the Crateus region, northeastern Brazil, with new records for the state of Ceará. *Mastozoología Neotropical* 22:335–348.
- SIMMONS, N. B. 2005. Order Chiroptera. Pp. 312–529 in *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3rd edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- SIMMONS, N. B., AND R. S. VOSS. 1998. The Mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical lowland rainforest fauna Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*:1–219.
- SIMPSON, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, Nova Iorque.
- SIPINSKI, E. A. B., AND N. R. DOS REIS. 1995. Dados ecológicos dos quirópteros da Reserva Volta Velha, Itapoá, Santa Catarina, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 12:519–528.
- SOARES, F. A. M., P. A. ROCHA, J. S. MIKALAIUSKAS, G. GRACIOLLI, AND S. F. FERRARI. 2017. Ectoparasitic bat flies (Diptera , Streblidae) of bats (Chiroptera , Mammalia) from Mata do Junco Wildlife Refuge , Sergipe , northeastern Brazil. *Oecologia Australis* 21:385–395.
- SOLARI, S., V. PACHECO, L. LUNA, P. M. VELAZCO, AND B. D. PATTERSON. 2006. Mammals of the Manu Biosphere Reserve. *Fieldiana* 110:13–22.
- STEPHENS, L., AND M. A. TRAYLOR. 1983. *Ornithological Gazetteer of Peru*. Museum.
- STRANEY, D. O. 1984. The Nasal Bones of *Chiroderma* (Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy* 65:163–165.
- SUÁREZ-CASTRO, A. F., AND O. L. MONTENEGRO. 2015. Consumo de plantas pioneras por

- murciélagos frugívoros en una localidad de la Orinoquía Colombiana. *Mastozoología Neotropical* 22:125–139.
- SUKUMARAN, J., AND L. L. KNOWLES. 2017. Multispecies coalescent delimits structure, not species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114:1607–1612.
- TADDEI, V. A. 1973. *Phyllostomidae da Região Norte-Occidental do Estado de São Paulo*. PhD thesis, Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto, Brazil. Universidade Estadual Paulista.
- TADDEI, V. A. 1976. The reproduction of some Phyllostomidae (Chiroptera) from the northwestern region of the State of São Paulo. *Boletim de Zoologia, Universidad de São Paulo* 1:313–330.
- TADDEI, V. A. 1979. Phyllostomidae (Chiroptera) do Norte-occidental do estado de São Paulo. III – Stenodermatinae. *Ciência e Cultura* 31:900–914.
- TADDEI, V. A. 1980. Aspectos da biologia de *Chiroderma doriae*, Thomas, 1891 (Chiroptera, Phyllostomidae). *Sessões da Academia Brasileira de Ciências* 52:643–644.
- TADDEI, V. A., AND B. K. LIM. 2010. A new species of *Chiroderma* (Chiroptera, Phyllostomidae) from Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 70:381–386.
- TAVARES, V. C. 2008. Revisionary systematics and phylogeny of Vampyressa and Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae). The City University of New York.
- TEIXEIRA, S. C., AND A. L. PERACCHI. 1996. Morcegos do Parque Estadual da Serra da Tiririca, Rio de Janeiro, Brasil (Mammalia, Chiroptera). *Revista Brasileira de Zoologia* 13:61–66.
- TELLO, C., D. G. STREICKER, J. GOMEZ, AND P. M. VELAZCO. 2014. New records of pigmentation disorders in molossid and phyllostomid (Chiroptera) bats from Peru. *Mammalia* 78:191–197.
- THENIUS, E. 1989. Zähne und Gebiss der Säugetiere. Walter de Gruyter. *Handbuch der Zoologie* VIII/56. .
- THOMAS, O. 1889. Description of a new Stenodermatous Bat from Trinidad. *Annals and*

- Magazine of Natural History 4:167–170.
- THOMAS, O. 1891. Note on *Chiroderma villosum* with the description of a new species for the genus. *Annali del Museo civico di storia naturale di genova* 10:881–883.
- THOMAS, O. 1893. Further Notes on the Genus *Chiroderma*. *Annals and Magazine of Natural History* 11:186–187.
- THOMAS, O. 1924. On a collection of mammals made by Mr. Latham Rutter in the Peruvian Amazons. *Annals and Magazine of Natural History, Series 9* 13:530–538.
- TIMM, R. M., AND R. K. LAVAL. 1998. A field key to the bats of Costa Rica. *Occasional Publication Series, Center for Latin American Studies, University of Kansas* 22:1–30.
- TIMM, R. M., D. E. WILSON, B. L. CLAUSON, R. K. LAVAL, AND C. S. VAUGHAN. 1989. Mammals of the La Selva–Braulio Carrillo Complex, Costa Rica. *North American Fauna* 75:1–162.
- TRIFINOPOULOS, J., L. NGUYEN, A. VON HAESELER, AND B. Q. MINH. 2016. W-IQ-TREE : a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research* 44:232–235.
- TURNI, H., AND D. KOCK. 2008. Type specimens of bats (Chiroptera: Mammalia) in the collections of the Museum für Naturkunde, Berlin. *Zootaxa*:1–82.
- VALIENTE-BANUET, A., A. ROJAS-MARTÍNEZ, A. CASAS, M. DEL C. ARIZMENDI, AND P. DÁVILA. 1997. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley , central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37:331–341.
- VARELLA-GARCIA, M., AND V. A. TADDEI. 1985. Análise cariotípica de *Chiroderma doriae* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Ciencia e cultura* 37:790.
- VELAZCO, P. M. 2005. Morphological phylogeny of the bat genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the description of four new species. *Fieldiana Zoology, New Series* 105:1–54.
- VELAZCO, P. M., A. L. GARDNER, AND B. D. PATTERSON. 2010. Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 159:785–

812.

- VIEIRA, C. O. DA C. 1942. Ensaio monográfico sobre os quirópteros do Brasil. Arquivos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo 3:219–471.
- VIEIRA, C. O. DA C. 1955. Lista remissiva dos mamíferos do Brasil. Arquivos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo 8:341–474.
- WAGNER, I., J. U. GANZHORN, E. K. V. KALKO, AND M. TSCHAPKA. 2015. Cheating on the mutualistic contract: nutritional gain through seed predation in the frugivorous bat *Chiroderma villosum* (Phyllostomidae). Journal of Experimental Biology 218:1016–1021.
- WARREN, R. L. M., AND C. J. O. HARRISON. 1971. Type-specimens of birds in the British Museum (Natural History). Volume 2. Passerines. Trustess of the British Museum, London.
- WATKINS, L., J. K. J. JONES, AND H. GENOWAYS. 1972. Bats of Jalisco, México. Special Publications of the Museum, Texas Tech University:1–44.
- WENDELN, M. C., J. R. RUNKLE, AND E. K. V KALKO. 2000. Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. Biotropica 32:489–501.
- WENZEL, R. L. 1976. The streblid batflies of Venezuela (Diptera: Streblidae). Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series 20:1–177.
- WENZEL, R. L., V. J. TIPTON, AND A. KIEWLICZ. 1966. The streblid batflies of Panama (Diptera: Streblidae). Pp. 405–676 in Ectoparasites of Panama (R. L. Wenzel & V. J. Tipton, eds.). Field Museum of Natural History, Chicago, IL.
- WILEY, E. O. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. Systematic Zoology 27:17–26.
- WILSON, D. E. 1979. Reproductive patterns. Pp. 317–378 in Biology of the bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part III (R. J. Baker, J. Knox Jones & D. C. Carter, eds.). Texas Tech Press, Lubbock, TX.
- WINGE, H. 1892. Jordfundne og nulevende Flagermus (Chiroptera) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. E Museo Lundii, Kjöbenhavn 2:1-65. [Often cited as from 1893, but copy in the Z.

ZHANG, J., P. KAPLI, P. PAVLIDIS, AND A. STAMATAKIS. 2013. A general species delimitation method with applications to phylogenetic placements. *Bioinformatics* 29:2869–2876.



## Apêndice 1

### Gazetteer (índice de topônimos)

Abaixo enumero todas as localidades de coleta dos espécimes de *Chiroderma* analisados morfológicamente e sequenciados neste estudo. As localidades de onde somente sequências foram analisadas estão precedidas de um asterisco. O índice de topônimos está organizado por país, em ordem alfabética. As unidades administrativas maiores dentro de cada país, i.e., comuna, departamento, estado, paróquia, província ou região, são indicadas em *itálico*. As coordenadas geográficas foram obtidas nas etiquetas dos espécimes ou através de consulta a literatura especializada. Quando não foi possível precisar a localidade, utilizei a coordenada da sede do município. Além dessas informações, menciono qual(is) táxon(s) foram coletados em cada localidade, assim como o coletor e o ano de coleta.

#### BELIZE

1. *Toledo*, Bladen Nature Reserve, Teakettle Camp on Bladen Branch (16°31,02'N, 88°49,80'W): ***villosum jesupi*** (col. J.F. Jacobs, 1995).

#### BOLIVIA

2. *Beni*, Estancia Yutiole, 20 km S San Joaquin (13°15'S, 64°48'W): ***trinitatum*** (col. D.E. Añez, 1964).
3. *Beni*, Remansos (aprox. 1 km abaixo da foz do Rio Paragua) (13°34'S, 61°54'W): ***trinitatum*** (col. K.F. Koopman, 1964).
4. *Beni*, Río Iténez, Opposite Costa Marques, Brazil (12°29'S, 64°17'W): ***villosum villosum*** (col. S. Anderson, 1964).
5. *Beni*, Vacadiaz, Río Beni, 10 km NNE Riberalta (10°55'S, 66°02'W): ***villosum villosum*** (col. G.L. Ramck, 1966).
6. \**Beni*, Yucumo, 35 km NW, 253 m (14°52'S, 67°07'W): ***salvini*** (col. Bolivian Expedition, 1992).
7. \**La Paz*, 43 km W, 1 km N Rurrenabaque, Rio Raya Maya Camp 2 (14°26'41.5"S 67°55'42.3"W): ***villosum villosum*** (col. S.F. Moolenijzer, 1994).

8. \**La Paz*, Puerto Liñares, 1,6 km W (15°29'S, 67°31'W): **salvini** e **trinitatum** (col. W.D. Webster, 1979).
9. \**La Paz*, Río Beni (13°15'S, 67°18'W): **villosum villosum** (col. I.D.M. Tudor, 1985).
10. *La Paz*, Rio Coraico Valley, 6.6 km (de estrada) downstream Caranavi, 653 m (15°38'S, 67°39'W): **trinitatum** (col. C.G. Schmitt, 1979)
11. *La Paz*, Santa Ana de Madidi, 240 m (12°34'S, 67°10'W): **trinitatum** e **villosum villosum** (col. T. Mercado, 1985).
12. *La Paz*, Serrania Bellavista, 35 km N Caranavi, 1650 m (15°40'S, 67°35'W): **salvini** (col. C.G. Schmitt, 1979).
13. *Pando*, Independencia, 170 m (11°26'S, 67°34'W): **villosum villosum** (col. C.K. Malcom, 1986).
14. *Pando*, Rio Nareuda (11°18'S, 68°46'W): **villosum villosum** (col. S. Anderson, 1982).
15. *Pando*, Santa Rosa, Manuripi, 180 m (12°13'S, 68°24'W): **salvini** (col. S. Anderson, 1986).
16. *Santa Cruz*, 10 km N de San Ramon, 400 m (16°36'S, 62°42'W): **trinitatum** (col. S. Anderson, 1985).
17. *Santa Cruz*, 4,5 km N e 1,5 km E de Cerro Amboro, Rio Pitasama, 620 m (17°45'S, 63°40'W): **salvini** (B.R. Riddle, 1985).
18. *Santa Cruz*, Buenavista (17°27'S, 63°40'W): **villosum villosum** (col. T. Steinbach, 1921).
19. *Santa Cruz*, Estancia San Rafael de Amboró, 400 m (17°36'S, 63°35'W): **salvini** e **trinitatum** (col. T.J. Mercado, 1985).
20. *Santa Cruz*, Parque Nacional Noel Kempff Mercado, 23 km S do Campamento Los Fierros, 550 m (14°37'45"S, 60°45'00"W): **trinitatum** e **villosum villosum** (col. F.W. Davis, S. Romer, S. Miserendino, 1991).
21. *Santa Cruz*, Parque Nacional Noel Kempff Mercado, 3 km S Campamento Los Fierros, 220 m (14°34'03"S, 60°53'30"W): **trinitatum** (col. S. Romer, S. Miserendino, 1991).
22. *Santa Cruz*, Parque Nacional Noel Kempff Mercado, El Refugio (14°45'S, 61°01'W): **trinitatum** (col. L.H. Emmons, 2000).

BRASIL

23. Acre, Parque Nacional da Serra do Divisor, 240 m (7°26'48"S, 73°36'58"W): ***trinitatum* e *villosum villosum*** (col. M.R. Nogueira, A. Pol, 1996, 1997).
24. Acre, Seringal Lagoinha, margem do Rio Lagoinha, 30 km E Cruzeiro do Sul (aprox. 7°40'S, 72°40'W): ***villosum villosum*** (col. L.F. Nascimento, F. Silva, V.P. Tadei, 1982).
25. Alagoas, Mata da Cachoeira, São José da Lage (9°00'S, 36°03'W): ***doriae doriae*** (col. R. Sá-Neto, 2002).
26. Alagoas, Mata de Coimbra, Ibateguara (9°00'S, 35°52'W): ***villosum villosum*** (col. R. Sá-Neto, 2002).
27. \*Amapá, Fazenda Aricari, BR156, km147, Tartarugalzinho (aprox. 1°30'N, 50°54'W): ***trinitatum* e *villosum villosum*** (col. XX, XX).
28. \*Amapá, Parque Nacional Montanhas do Tucumaque, Rio Mutum, Calçoene (aprox. 1°50'N, 54°00'W): ***trinitatum*** (col. XX, XX).
29. Amazonas, Comunidade Cachoeirinha, margem esquerda do rio Içá, Santo Antônio do Içá, 63 m (2°53'30.69"S, 68°21'18.66"W): ***trinitatum* e *villosum villosum*** (col. A.R. Percequillo et al., 2015).
30. \*Amazonas, Igarapé Mandiquié, 68km da cidade, Santa Isabel do Rio Negro (aprox. 00°24'S, 65°01'W): ***villosum villosum*** (col. A.D. Ditchfield, sem data).
31. Amazonas, Igarapé Taracuá, próximo a Comunidade Bom Futuro, margem esquerda do Rio Japurá, Maraã, 50 m (1°46'9,88"S, 65°45'36,31"W): ***villosum villosum*** (col. E.F. Abreu-Junior; E.A. Chiquito; P.R.O. Roth; L.C. Silva, 2014).
32. Amazonas, km 27 da BR319 (Rod. Humaitá/Manaus), Base de Selva Tenente Pimenta, Humaitá (aprox. 7°20'S, 63°11'W): ***villosum villosum*** (col. E. Leonel, 1984).
33. Amazonas, Km 5 da BR230 (Transamazônica), entre Humaitá e Lábrea, Humaitá (aprox. 7°32'S, 63°18'W): ***villosum villosum*** (col. A. Cais, D. Camora, N. Hamada, 1983).
34. Amazonas, Oposto a Comunidade São Pedro, margem direita do Rio Içá, Santo Antônio do Içá, 80 m (3°01'46,18"S, 68°53'6,85"W): ***trinitatum* e *villosum villosum*** (col. A.R. Percequillo et al., 2015).
35. Amazonas, Vila de Santa Fé, margem direita do Rio Japurá, Japurá, 64 m (1°45'15,99"S, 66°20'18,09"W): ***villosum villosum*** (col. A.R. Percequillo et al., 2014).

36. Amazonas, Humaitá (aprox. 7°31'S, 63°02'W): **villosum villosum** (col. T. Brito, A. Nagel, G. Paliari, 1984).
37. Bahia, Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra Bonita, Camacan (15°25'S, 39°29'W): **doriae doriae** (coletor e data não informados).
38. Bahia, Ilhéus (14°43'21,56"S, 39°12'06,78"W): **villosum villosum** (col. R. França, 2011).
39. Ceará, Reserva Natural Serra das Almas, Cratéus, 670 m (5°08'S, 40°54'W): **doriae vizottoi** (col. S.S.P. Silva et al., 2012, 2013).
40. Espírito Santo, Aracruz Celulose, Aracruz (19°53'S, 40°36'W): **villosum villosum** (col. A.D. Ditchfield, 1993).
41. \*Espírito Santo, Área de Relevante Interesse Ecológico Morro da Vargem, 300 m (19°53'28"S, 40°22'43"W): **villosum villosum** (col. P. Mendes, sem data, entre 2006 e 2007).
42. Espírito Santo, Fazenda Santa Terezinha, Linhares (19°07'S, 39°59'W): **villosum villosum** (col. A.D. Ditchfield, 1993).
43. \*Espírito Santo, Parque Estadual Paulo César Vinha, Guarapari (aprox. 20°35'S, 40°24'W): **villosum villosum** (col. M. Oprea, sem data).
44. \*Espírito Santo, Reserva Biológica de Sooretama, Sooretama (aprox. 18°59'S, 40°06'W): **villosum villosum** (coletor e data não especificados).
45. Espírito Santo, Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce (= Reserva Natural Vale), Linhares (aprox. 19°06'S, 39°56'W – ver Peracchi and Albuquerque [1993]): **villosum villosum** (col. A. Peracchi, 1970).
46. \*Espírito Santo, Sítio do Anísio, Santa Leopoldina (aprox. 20°06'S, 40°31'W): **doriae e villosum villosum** (coletor e data não especificados).
47. Goiás, Itumbiara (aprox. 18°25'S, 49°13'W): **doriae doriae** (col. Ana Paula S., 2004).
48. Maranhão, São Luis (aprox. 2°31'S, 44°18'W): **doriae vizottoi** (col. V.C. Tavares, 2006).
49. Mato Grosso, 264 km N (de estrada) de Xavantina, serra do Roncador, 533 m (12°51'S, 51°46'W): **trinitatum e villosum villosum** (col. R.H. Pine, 1968).
50. Mato Grosso, Aricá (aprox. 15°57'S, 55°56'W): **villosum villosum** (col. A.M. Olalla, 1944).
51. Mato Grosso, Cláudia (aprox. 11°30'S, 54°53'W): **villosum villosum** (col. M. Kerr, 1997).

52. *Mato Grosso*, Nossa Senhora do Livramento (16°19'53,22"S, 56°18'32,48"W): ***villosum villosum*** (col. A.P. Silva, 2006).
53. *Mato Grosso*, Parque Nacional do Juruena (8°47'51,3"S, 58°26'03,5"W): ***villosum villosum*** (col. J.C. Dalponte, data não especificada, mas entre 2007 e 2008).
54. *Mato Grosso*, Parque Nacional do Juruena. Serra dos Apiacás, 180 m (8°56'17.4"S 58°33'39.6"W): ***trinitatum*** (col. J.C. Dalponte, 2007).
55. *Mato Grosso*, São José do Rio Claro (aprox. 13°26'S, 56°43'W): ***trinitatum*** (col. M. Kerr, 1997).
56. *Mato Grosso*, Sinop (aprox. 11°50'S, 55°38'W): ***villosum villosum*** (coletor e data não especificados [ALP]).
57. *Mato Grosso*, U.H.E. foz do Apiacás, Paranaíta (9°24'51,90"S, 57°05'05,31"W): ***villosum villosum*** (col. A.P. Silva, 2008).
58. *Mato Grosso*, Usina Teles Pires, Paranaíta (9°34'24"S, 56°42'29,9"W): ***villosum villosum*** (col. XXX, 2009).
59. *Mato Grosso do Sul*, Corumbá, 772 m (19°11'43,61"S, 57°34'25,08"W): ***doriae doriae*** (col. V.C. Tavares, 2009).
60. *Mato Grosso do Sul*, Corumbá, 866 m (19°13'18,32"S, 57°35'12,37"W): ***doriae doriae*** (col. V.C. Tavares, 2009).
61. *Mato Grosso do Sul*, Estação Ecológica Dahma, Bandeira, Campo Grande (20°28'S, 54°32'W): ***villosum villosum*** (coletor não especificado, 2009).
62. *Mato Grosso do Sul*, Fazenda Barma, Brasilândia (21°35'S, 52°07'W): ***doriae doriae*** (col. J.F.Silva F°, 1992).
63. *Mato Grosso do Sul*. Maciço do Urucum, MMX, Corumbá (19°18'36"S, 57°36'07"W): ***villosum villosum*** (col. V.C. Tavares et al., 2007).
64. *Mato Grosso do Sul*, Morro do Paxixi, Aquidauana (20°27'01,39"S 55°37'16,37"W): ***doriae doriae*** (col. E. Barbier, 2012).
65. *Mato Grosso do Sul*, Pantanal de Aquidauana, Fazenda Campo Lourdes, Aquidauana (19°32'S, 55°33'W): ***villosum villosum*** (col. F. Gonçalves, sem data).
66. *Mato Grosso do Sul*, Pantanal Nhecolândia, Fazenda Rio Negro, Aquidauana (19°34'S, 56°14'W): ***villosum villosum*** (col. C.F. Santos e F. Gonçalves, 2007).
67. *Mato Grosso do Sul*, Parque Estadual Matas do Segredo, Campo Grande (20°23'S, 54°35'W): ***doriae doriae*** (col. C.M.M. Ferreira, 2009).
68. *Mato Grosso do Sul*, Urucum, Corumbá (aprox. 19°09'S, 57°38'W): ***doriae doriae*** (col. M.O. Bordignon, 2004).

69. *Mato Grosso do Sul*, Urucum, Corumbá, 495 m (19°11'33,9"S, 57°36'59"W): ***doriae doriae*** (col. M.O. Bordignon, 2002).
70. *Mato Grosso do Sul*, Urucum, Morro São Domingos, Corumbá, 525 m (19°15'18,6"S, 57°36'45"W): ***doriae doriae*** (col. M.O. Bordignon, 2004).
71. *Minas Gerais*, Área de Proteção Ambiental Coqueiral, Coqueiral (aprox. 21°11'S, 45°26'W): ***doriae doriae*** (col. R. Gregorin, 2007).
72. *Minas Gerais*, Bairro Taquaril, Belo Horizonte (aprox. 19°49'S 43°57'W): ***doriae doriae*** (col. L.H. Dias, 2014).
73. *Minas Gerais*, Barão de Cocais (aprox. 19°56'S, 43°29'W): ***doriae doriae*** (coletor não especificado, 2008).
74. *Minas Gerais*, Belgo Mineira, João Monlevade (19°50'16,76"S, 43°07'42,60"W): ***doriae doriae*** (col. R. Gregorin, 2011).
75. *Minas Gerais*, Dolores do Indaiá (aprox. 19°27'S 45°36'W): ***villosum villosum*** (col. R. Redondo, sem data).
76. *Minas Gerais*, Estação Ecológica de Pirapitinga, Três Marias (18°22'S, 45°19'W): ***doriae doriae* e *villosum villosum*** (coletor e data não especificados).
77. *Minas Gerais*, Estação Ecológica de Pirapitinga, Morada Nova de Minas (18°36'S, 45°21'W): ***doriae doriae*** (col. R. França, 2005).
78. *Minas Gerais*, Fazenda Cabriuna, Ipatinga (aprox. 19°28'S, 42°32'W): ***villosum villosum*** (col. R. Gregorin, 2009).
79. *Minas Gerais*, Fazenda Marinheiro. 40 km SO Frutal (aprox. 20°01'S, 48°56'W): ***villosum villosum*** (col. T.A. Brito, M. Gianella, F. Débora, 1984).
80. *Minas Gerais*, Gruta do Salitre, Diamantina (18°14'S, 43°36'W): ***doriae doriae*** (col. E. Coelho, 2015).
81. *Minas Gerais*, Lagoa Santa (aprox. 19°37'S, 43°53'W): ***doriae doriae*** (col. P.W. Lund, data desconhecida).
82. *Minas Gerais*, Mariana (aprox. 20°22'S, 43°24'W): ***doriae doriae*** (col. V.C. Tavares et al., 2008).
83. *Minas Gerais*, Mina Del Rey (VALE), Mariana, 886 m (20°20'18,24"S, 43°25'16,28"W): ***doriae doriae*** (col. C. Pinto, Sebastião, 2011).
84. *Minas Gerais*, Parque Nacional do Peruaçu, 735 m (14°59'58,42"S, 44°10'0,04"W): ***villosum villosum*** (col. C. Pinto, 2009).
85. *Minas Gerais*, Parque Nacional do Peruaçu, 772 m (15°01'15,75"S, 44°15'33,47"W): ***villosum villosum*** (col. C. Pinto, 2009).

86. Minas Gerais, Parque Nacional do Peruaçu, 584 m (15°09'4,09"S, 44°14'31,32"): ***villosum villosum*** (col. C. Pinto, 2009).
87. Minas Gerais, Parque Nacional do Peruaçu, 750 m (15°09'21,87"S, 44°18'30,02"W): ***villosum villosum*** (col. C. Pinto, 2009).
88. Minas Gerais, Parque Nacional do Peruaçu, 754 m (15°09'23,99"S, 44°18'25,61"W): ***villosum villosum*** (col. C. Pinto, 2009).
89. Minas Gerais, Parque Estadual do Rio Doce, Marliéria (aprox. 19°42'S, 42°34'W): ***doriae doriae*** e ***villosum villosum*** (col. L. Oliveira, 2012; R. Gregorin 2012, 2013).
90. Minas Gerais, Pompéu (aprox. 19°13'S 44°56'W): ***doriae doriae*** (col. D. Silva, 2011).
91. Minas Gerais, U.H.E. Retiro Baixo, Felixlândia (18°59'31,31"S, 44°44'57,18"W): ***doriae doriae*** (col. C. Pinto, Sebastião, 2011).
92. Minas Gerais, Valos, Lavras (aprox. 21°14'S, 45°00'W): ***doriae doriae*** (col. L. Loureiro, 2009).
93. Pará, 52 km SSO Altamira, Rio Xingu, margem leste (3°39'S, 52°22'W): ***villosum villosum*** (col. L.K. Gordon, 1986).
94. Pará, Centro Kaiapó de Estudos Ecológicos (Base Pinkaití), Área Indígena Kaiapó, Ourilândia do Norte (7°41'S, 51°52'W): ***villosum villosum*** (col. C. Perez, 1996).
95. Pará, Fazenda Bocaina, Parauapebas, 675 m (6°03'14"S, 50°34'47"W): ***trinitatum*** (col. V.C. Tavares, 2007).
96. Pará, Fazenda Fartura, Santana do Araguaia, 190 m (9°40'43"S, 50°23'19"W): ***trinitatum*** (col. G.S.T. Garbino, R.L. Vendramel, 2017).
97. Pará, Floresta Nacional de Carajás, 680 m (6°05'49"S, 50°11'26"W): ***trinitatum*** e ***villosum villosum*** (col. V.C. Tavares et al., 2009, 2010).
98. Pará, Floresta Nacional de Carajás, 679 m (6°00'41,52"S, 50°17'54,34"W): ***villosum villosum*** (col. XXX, 2008).
99. Pará, Floresta Nacional de Carajás (6°20'48,60"S, 50°27'03,01"W): ***villosum villosum*** (col. XXX, 2008).
100. Pará, Floresta Nacional de Carajás (6°22'33,97"S, 50°22'58,28"W): ***villosum villosum*** (col. XXX, 2008).
101. Pará, Lago Jacaré, Rio Trombetas (1°27'S, 56°01'W): ***villosum villosum*** (col. S.A. Marques, 1979).

102. Pará, Lago Leonardo, Rio Trombetas (1°11'S, 56°40'W): **villosum villosum** (col. S.A. Marques, 1979).
103. Pará, Linha de Transmissão Jurupari, Rio Xingu (2°11'S, 52°17'W): **trinitatum** (col. JGP Consultoria, 2010).
104. Pará, Platô Greig, Floresta Nacional de Saracá-Taquera, Porto Trombetas, Oriximiná (aprox. 1°34'S, 56°02'W): **villosum villosum** (col. V.C. Tavares, 2006).
105. Pará, Platô Monte Branco, Floresta Nacional de Saracá-Taquera, Porto Trombetas, Oriximiná (aprox. 1°38'S, 56°02'W): **villosum villosum** (col. V.C. Tavares, 2005).
106. Pará, Porto Trombetas, Oriximiná (1°40'S, 56°00'W): **villosum villosum** (col. V.C. Tavares, 2006).
107. Pará, Projeto Alemão, Ponto 2, Parauapebas (6°03'14,22"S, 50°34'47,57"W): **villosum villosum** (col. V.C. Tavares et al., 2008).
108. Pará, Rio Xingu, margem esquerda, Vitória do Xingu (3°22'12,72"S, 51°55'39,78"W): **villosum villosum** (col. V.C. Tavares et al., 2008).
109. Pará, Sta. A, IAN (= Instituto Agrônômico do Norte, atualmente EMBRAPA Amazônia Oriental), Belém, 27 m (1°26'S, 48°26'W): **trinitatum e villosum villosum** (col. C.O. Handley Jr., 1965).
110. Pará, Uruá, Rio Tapajós (4°50'S, 56°22'W): **villosum villosum** (col. S.A. Marques, 1979).
111. Pará, Várzea, Belém (aprox. 1°27'S, 48°29'W): **trinitatum** (col. C.O. Handley Jr., 1969).
112. Paraíba, Fazenda Pacatuba, 10 km NE Sapé (7°05'S, 35°13'W): **doriae doriae e villosum villosum** (col. A. Langguth, 1983).
113. Paraíba, João Pessoa (7°05'S, 34°50'W): **villosum villosum** (col. H.L. Nunes, data não especificada).
114. Paraíba, Reserva Biológica Guaribas, Rio Tinto (6°48'S, 35°05'W): **doriae doriae** (col. H.L. Nunes, 2012).
115. Pernambuco, Recife, próximo (aprox. 8°03'S, 34°52'W): **villosum villosum** (col. A. Queiroz, 2012).
116. Pernambuco, Reserva de Saltinho (8°43'S, 35°10'W): **doriae doriae** (col. A.D. Ditchfield, data não especificada).



117. *Piauí*, Boqueirão da Esperança, São Raimundo Nonato (8°48'36"S, 42°32'32"W – coordenadas de “Baixão da Esperança”): ***villosum villosum*** (col. M.F.B. de Souza, 1987).
118. *Piauí*, Parque Nacional de Sete Cidades, Pirarucura (4°05', 41°30'W): ***doriae vizottoi*** (col. W. Uieda, 1976).
119. *Piauí*, Parque Nacional da Serra das Confusões, próximo ao olho d'água da Santa, Guaribas (9°13'10"S, 43°29'27"W): ***villosum villosum*** (col. A.R. Percequillo, 2000).
120. *Piauí*, Serra Grande, Parque Nacional da Serra das Confusões, Guaribas (8°40'S, 43°29'W): ***doriae vizottoi*** (col. A.R. Percequillo, A.P. Carmignotto, 2000).
121. *Piauí*, Teresina (aprox. 5°05'S, 42°48'W): ***doriae vizottoi*** (col. L.D. Vizotto, A.J. Dumbra, V. Rodrigues, sem data especificada)
122. *Rio de Janeiro*, Ilha da Marambaia, caminho da praia da Armação. Mangaratiba (23°03'38"S, 43°58'45"W): ***doriae doriae*** (col. B.N. Costa, E.F. Ramos, 2001).
123. *Rio de Janeiro*, Jardim Botânico, Rio de Janeiro (22°58'S, 43°13'W): ***doriae doriae* e *villosum villosum*** (col. M.R. Nogueira et al., 1997, 1998, 1999, 2001).
124. *Rio de Janeiro*, Morro Azul, Engenheiro Paulo de Frontin (22°28'S, 43°34'W): ***doriae doriae*** (coletor e data não especificados).
125. *Rio de Janeiro*, Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro (aprox. 22°57'S, 43°27'W): ***doriae doriae*** (coletor e data não especificados).
126. *Rio de Janeiro*, Parque Estadual da Serra da Tiririca, Niterói (22°58'S, 43°01' – as coordenadas em Teixeira e Peracchi [1996] estão erradas): ***villosum villosum*** (col. S.C. Teixeira, 1993).
127. *Rio de Janeiro*, Parque Natural Municipal da Prainha, Rio de Janeiro (aprox. 23°02'S, 43°30'W): ***doriae doriae*** (col. A.C. Duarte, L.F. Menezes Jr, data não especificada).
128. *Rio Grande do Norte*, Mata da Estrela, Usina Pedrosa, Baía Formosa (6°25'S, 35°03'W): ***doriae doriae*** (col. A.D. Ditchfield, 1993).
129. *Rondônia*, Cachoeira de Nazaré, Rio Machado, Vale do Anari (9°45'S, 61°55'W): ***villosum villosum*** (col. D. Stotz, 1986).

130. *Rondônia*, Calama, Porto Velho (aprox. 8°01'S, 62°52'): ***villosum villosum*** (col. L.E. Miller, 1914).
131. *Rondônia*, Costa Marques (aprox. 12°28'S, 64°17'W): ***villosum villosum*** (col. S. Anderson, 1964).
132. *Rondônia*, Monte Negro, margem direita do Rio Jamari (10°17'S, 63°14'W): ***trinitatum*** (col. C.C. Aires et al., 2001, coletor não informado, 2011).
133. *Rondônia*, Pedra Branca, Ariquemes (10°03'S, 62°07'W): ***villosum villosum*** (col. D. Stotz, 1988).
134. *Rondônia*, Pedras Negras (= Piedras Negras) (12°50'S, 62°53'W): ***villosum villosum*** (col. K.F. Koopman, 1964).
135. *Rondônia*, U.H.E. Jirau, Distrito de Mutum-Paraná, Porto Velho (9°35'43"S, 65°03'57"W): ***villosum villosum*** (col. C.C. Aires et al., 2014).
136. *Roraima*, Estação Ecológica da Ilha de Maracá, parte leste da Ilha cercada por região de campo, Amajari (3°25'N, 61°40'W): ***villosum villosum*** (col. N.R. Reis, 1978).
137. *Santa Catarina*, Joinville (26°18'S, 48°50'W): ***doriae doriae*** (col. W. Ehrhart, sem data).
138. *São Paulo*, Barra do Ribeirão Onça Parda (24°19'S, 47°51'W): ***doriae doriae*** (col. A.M. Olalla, 1964).
139. *São Paulo*, Cachoeira dos Índios ou da Água Vermelha (inundada pela U.H.E. Água Vermelha), próx. ao distrito de Arabá, Ouroeste (19°52'S, 50°25'W): ***doriae doriae*** (col. Brianezi, V. Garutti, Marques, et al., 1969).
140. *São Paulo*, Cananéia (25°01'S, 47°57'W): ***doriae doriae*** (col. Inst. Adolpho Lutz, 1976).
141. *São Paulo*, Caverna Morro Preto, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, Iporanga (24°31'S, 48°41'W): ***doriae doriae*** (col. I.S. Arnone, 2006).
142. *São Paulo*, Engenheiro Schmidt, São José do Rio Preto (20°52'S, 49°18'W): ***villosum villosum*** (col. V. Garutti, sem data).
143. *\*São Paulo*, Estação Ecológica dos Caetetus (22°24'S, 49°41'W): ***doriae doriae*** (col. B.K. Lim, W.A. Pedro, F.C. Passos, 1998).
144. *São Paulo*, Estação Experimental de Pindorama, Pindorama (21°13'S, 21°16'S 47°17'W 48°56'W): ***doriae doriae*** (col. H. Ferrarezi, E.A. Gimenez, 1989).

145. São Paulo, Fazenda João XXIII, Pilar do Sul, 933 m (23°56'04"S, 47°41'55"W): ***doriae doriae*** (col. G.S.T. Garbino, G.C. Rezende, 2014).
146. São Paulo, Fazenda Paraguassu, Santa Gertrudes (22°27'S, 47°32'W): ***doriae doriae*** e ***villosum villosum*** (col. W. Uieda, M. Fabian, I. Sazima, V. Sanches, 1978)
147. São Paulo, Fazenda Rio das Pedras, Barão Geraldo, Campinas (22°54'S, 47°36'W): ***doriae doriae*** (col. W. Uieda, A. Storti, Sanches, Fernandes, 1977).
148. São Paulo, Fazenda Santa Carlota, Cajuru (21°16'S, 47°17'W): ***doriae doriae*** (A.D. Ditchfield, 1993).
149. São Paulo, Fazenda São Paulo, 5 km SO Neves Paulista (aprox. 20°50'S 49°37'W): ***villosum villosum*** (col. V.A. Taddei, et al., 1984).
150. São Paulo, Fazenda Silvio Fazoli, Irapuã (aprox. 21°16'S 49°24'W): ***doriae doriae*** (V.A. Taddei, J.M. Diniz, Fazoli, 1971).
151. São Paulo, Iguape (24°42'S, 47°33'W): ***doriae doriae*** (col. Inst. Adolpho Lutz, 1976).
152. São Paulo, Ilha de São Sebastião, Parque Estadual de Ilha Bela (23°50'S, 45°18'W): ***doriae doriae*** (col. A.D. Ditchfield, 1993).
153. São Paulo, Instituto de Biologia Marinha, Praia do Segredo, São Sebastião (23°49'S, 45°25'W): ***doriae doriae*** (col. V.A. Taddei, 1968).
154. São Paulo, Itapetininga (23°35'S. 48°03'W): ***doriae doriae*** (col. D. de Souza Lopes, 1975).
155. São Paulo, Parque Estadual da Ilha Anchieta, Ubatuba (23°31'S, 45°02'W): ***doriae doriae*** (col. C.C. Aires, 1998).
156. São Paulo, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia (25°11'S, 47°59'W): ***doriae doriae*** (col. S.F. Correa, 1991, L. Alves, 2007).
157. São Paulo, Parque Natural Municipal Grota de Mirassol (= Grota de Mirassol), Mirassol (20°46'S, 49°28'W): ***doriae doriae*** e ***villosum villosum*** (col. V. Taddei et al., 1971).
158. São Paulo, Roberto, Pindorama (21°15'S, 48°58'W): ***villosum villosum*** (col. H. Ferrarezi, E.A. Gimenez, 1989).
159. São Paulo, São José do Rio Preto (aprox. 20°48'S, 49°22'W): ***doriae doriae*** e ***villosum villosum*** (col. V.A. Taddei, 1967, V.A. Taddei, L.D. Vizotto, 1973; Mazzoni, 1973).

160. *São Paulo*, São Roque (23°31'S, 47°07'W): ***doriae doriae*** (col. Expedição do Departamento de Zoologia, 1963).
161. *São Paulo*, Sítio Progresso, Mirassol (20°47'S, 49°32'W): ***villosum villosum*** (col. V.A. Taddei, M.E.S. Caballero, J.M. Diniz, 1971).
162. *São Paulo*, Ypanema (= Floresta Nacional de Ipanema, Varnhagen) (23°25'S, 47°36'W): ***doriae doriae*** (col. A. Robert, sem data).
163. *Sergipe*, Estação Ecológica de Itabaiana (= Parque Nacional da Serra de Itabaiana) (10°40'S, 37°25'W): ***doriae doriae*** e ***villosum villosum*** (col. J.S. Mikalauskas, 2004).
164. *Sergipe*, Floresta Nacional do Ibura, Nossa Senhora do Socorro (10°50'S, 37°08'W): ***doriae doriae*** (col. S. Bomfim, 2014).
165. *Sergipe*, Parque Nacional da Serra de Itabaiana, Areia Branca (10°45'S, 37°19'W): ***doriae doriae*** (col. A. Bocchiglieri, 2011).
166. *Sergipe*, Refúgio de Vida Silvestre Mata do Junco, Capela (10°46'S, 37°01'W): ***doriae doriae*** e ***villosum villosum*** (col. A. Bocchiglieri, 2012).
167. *Tocantins*, U.H.E. São Salvador (12°48'S, 48°14'W): ***villosum villosum*** (coletor não identificado, 2008, 2009).

#### COLÔMBIA

168. *Amazonas*, Puerto Nariño, aprox. 50 km N Leticia, 80 m (3°46'S, 70°22'W): ***trinitatum*** e ***villosum villosum*** (col. A. Arata, M. Thomas, 1967).
169. *Antioquia*, La Tirana, 25 km S + 25 km W Zaragoza, 520 m (7°18'N, 75°05'W): ***gorgasi*** e ***villosum jesupi*** (col. N. Peterson, 1970, 1971, 1972).
170. *Antioquia*, Vereda La Pola, Rio León en el caño de Los Mangos, Parque Nacional Natural Los Katios, Turbo (8°05'N, 76°43'W): ***villosum jesupi*** (col. I.V. Rodriguez, 1974).
171. *Chocó*, Corregimiento Gilgal, Unguía (aprox. 8°32'N, 77°14'W): ***gorgasi*** e ***villosum jesupi*** (col. I.V. Rodriguez, 1977). Ao contrário da informação nas etiquetas dos espécimes (e.g. IAVH-M 4932) e publicações que mencionam a localidades (e.g. Velazco et al. 2010), que alocam o Corregimiento Gilgal no município de Acandí, esse corregimento está no município de Unguía.
172. *Chocó*, Reserva Florestal Especial Las Teresitas (= La Teresita), Riosucio (não localizado, estimado em 7°25'N 77°07'W): ***villosum jesupi*** (col. L. Gualdron, 1979).

173. Chocó, Vereda El Tilupo, Parque Nacional Natural Los Katios (aprox. 7°43'N, 77°12'W): **villosum jesupi** (col. I.V. Rodriguez, 1977).
174. Chocó, Vereda O. Arenas, Finca El Recurso, Ungía (8°01'N, 77°04'W): **gorgasi** (coletor não identificado, 1980).
175. Magdalena, Cagualito, Santa Marta (11°18'N, 74°00'W): **villosum jesupi** (col. H.H. Smith, 1898).
176. Magdalena, Parque Nacional Natural Tayrona, El Cedro (11°17'N, 74°11'W): **villosum jesupi** (col. A. Cuervo, 1983).
177. Magdalena, Vereda El Congo, Quebrada El Congo, Ciénaga, 686 m (10°59'17,19"N, 74°04'3,9"W): **villosum jesupi** (col. J. Valencia, S. Jimenez, 2015).
178. Putumayo, Caño Cauca, finca Señor Miguel Velasquez, Puerto Leguizamo (0°11'S, 74°46'W): **villosum villosum** (col. H. Chiriví, J. Mora, 1973).
179. Quindío, Vereda El Dorado, Bosque San Isidro, Génova, 1500 m (4°14'53"N, 75°48'W): **salvini** (col. Proyecto Quindio, 2011).
180. Quindío, Vereda San Juan d'Carolina, Finca La Irlanda, Bosque San Pedro, Armenia, 1400 m (aprox. 4°32'N, 75°40'W): **salvini** (col. Proyecto Quindio, 1999).
181. Sucre, Estación Primates, Colosó, 386 m (9°32'10,2"N, 75°21'0,6"W): **villosum jesupi** (col. C. Fernández, S. Jiménez, 2014).
182. Sucre, Quebrada El Sereno, Estación Primates, Colosó, 270 m (9°32'29,29"N, 75°20'30,3"W): **villosum jesupi** (col. C. Fernández, S. Jiménez, 2014).
183. Valle del Cauca, Pance (2 km S of), approx. 20 km SW Cali, 1670 m (3°20'N, 76°38'W): **salvini** (col. A. Arata, M. Thomas, 1967).
184. Valle del Cauca, Rio Zabaletas, 22 km E Buenaventura (3°44'N, 76°57'W): **gorgasi**, **salvini** e **villosum jesupi** (col. A. Arata, M. Thomas, 1967).
185. Vaupés, Caño Arara (= Bocas del Arara), Carurú (aprox. 1°00'N, 71°18'W): **villosum villosum** (col. J. Morales, S.-C. Cruz, A. Samper, P. Jaimes P.-, 1975).
186. Vichada, Territorio Faunistico Tuparro, 4km SE Centro Administrativo (5°17'N, 68°04'W): **trinitatum** (col. T.O. Lemke, 1999):

## COSTA RICA

187. *Cartago*, Angostura (aprox. 9°53'N, 83°39'W): **salvini** (col. J. Cooper, 1876).
188. *Guanacaste*, Rincón de la Vieja National Park, 500 m from Administration, 1040 m (10°49'N, 85°19'W): **salvini** (col. F. Reid, 1989).
189. *Heredia*, Parque Nacional Braulio Carrillo, San Miguel, 1 km S 11.5 km E, 900 m (10°09'N, 83°58'W): **salvini** (col. D.E. Wilson, 1986).
190. *Puntarenas*, Cañas Gordas (8°45'N, 82°55'W – ver Rodríguez-Herrera et al. (2005): **salvini** (col. C.F. Underwood, 1943).
191. *Puntarenas*, Corcovado National Park, Quebrada Camaronal, Sirena Station (8°33'N, 83°35'W): **villosum jesupi** (col. F. Reid, 1989).
192. *\*Puntarenas*, Las Cruces Tropical Botanical Garden, 3,4 km S, 1,8 km E de San Vito (8°47'N, 82°57'W): **salvini** (col. I.F. Greenbaum, 1977).

## EQUADOR

193. *\*Esmeraldas*, Finca San José, San Lorenzo, 144 m (1°00'36"N, 78°37'20"W – ver Carrera et al. 2010): **gorgasi** (col. R.J. Baker et al., 2004).
194. *\*Esmeraldas*, San Lorenzo, Banana Plantation, 53 m (1°15'31"N, 78°46'51"W – ver Carrera et al. 2010): **gorgasi** (col. R.J. Baker et al., 2001).
195. *Los Ríos*, Beata Elvira, 3 km N Pueblo Viejo (1°30'S, 79°26'W): **villosum jesupi** (col. R.G. McLean, 1974).
196. *Los Ríos*, El Papayo (near San Juan), 7 km SW Pueblo Viejo (1°35'S, 79°28'W): **villosum jesupi** (col. R.G. McLean, 1974).
197. *Los Ríos*, Hacienda Santa Teresita, (Abra de Mantequilla), aprox. 12 km NE Vinces (aprox. 1°28'S, 79°35'W): **villosum jesupi** (col. R.G. McLean, 1974).
198. *Los Ríos*, Lima Pareja (prox. San Juan), 4 km SW Pueblo Viejo (1°33'S, 79°28'W): **villosum jesupi** (col. R.G. McLean, 1974).
199. *Los Ríos*, Rio Nuevo, N Vinces (aprox. 1°32'S 79°44'W): **villosum jesupi** (col. R.G. McLean, 1976).
200. *Los Ríos*, Vinces, próximo a Puerto Nuevo e Vinces (aprox. 1°32'S, 79°45'W): **villosum jesupi** (col. R.G. McLean, 1976).
201. *\*Napo*, Parque Nacional Yasuní (aprox. 0°49'S, 76°19'W): **trinitatum** e **villosum villosum** (col. M.D. Engstrom, F.A. Reid, F. Sornoza, 1995, 1996).

202. *Pastaza*, Lorocachi (1°32'S, 75°57'W): ***villosum villosum*** (col. R.H. Rageot, 1983).
203. *Pastaza*, Santiago (não localizado): ***villosum villosum*** (col. R.H. Rageot, 1983).
204. *Pastaza*, Tiguino, 130 km S Coca (1°07'S, 76°57'W): ***villosum villosum*** (col. J.F. Jacobs, 1990).
205. *Pastaza*, Yosa (não localizado): ***villosum villosum*** (col. R.H. Rageot, 1982).
206. *Pichincha*, Rio Palenque Science Center, 47 km S (por estrada) Santo Domingo (0°33'S, 79°22'W): ***villosum jesupi*** (col. D.E. Wilson, 1979).

#### EL SALVADOR

207. *\*Ahuachapán*, El Imposible, San Francisco Menéndez (13°51'N 90°00'W): ***villosum jesupi*** (col. M.D. Engstrom, F.A. Reid, B.K. Lim, 1993).
208. *La Libertad*, Deininger Park (13°29'N, 89°16'W): ***villosum jesupi*** (col. J.G. Owen, 1993).
209. *La Paz*, Hacienda Escuintla, Zacatecoluca (13°30'N, 88°52'W): ***villosum jesupi*** (col. J.G. Owen, 1993).
210. *La Unión*, El Tamarindo, 2km W Airstrip (13°10'N, 87°55'W): ***villosum jesupi*** (col. J.G. Owen, 1993).
211. *Santa Ana*, Los Planes, Parque Nacional Montecristo, aprox. 1500 m (14°26'N, 89°19'W): ***salvini*** (col. J.G. Owen, 1990).

#### GUIANA FRANCESA

212. *Sinnamary*, Paracou, prox. Sinnamary (5°17'N, 52°55'W): ***trinitatum*** e ***villosum villosum*** (col. N.B. Simmons, 1992).

#### GUADALUPE

213. *Basse-Terre*, 2 km S, 2 km E Baie-Mahault (aprox. 16°16'N, 61°35'W): ***improvisum*** (col. R.J. Baker, H.H. Genoways, 1974).

#### GUATEMALA

214. *El Progreso*, Rio Uyús, 5 km E San Cristóbal Acasaguastlán, 240 m (14°57'N, 89°50'W): ***salvini*** (col. M. Engstrom, F. Reid, B.K. Lim, 1992).

215. *Jutiapa*, Colonia Montufar, ca. 19 km South Pedro Alvarado (13°51'N, 90°06'W): ***villosum jesupi*** (col. R.W. Dickerman, 1969).
216. *Santa Rosa*, La Avellana (13°55'N, 90°28'W): ***villosum jesupi*** (col. R.W. Dickerman, 1971).

#### GUIANA

217. *Barima-Waini*, North West, Santa Cruz (7°39'N, 59°14'W): ***villosum villosum*** (col. B.K. Lim, S. Woodward, 1991).
218. *Cuyuni-Mazaruni*, Forest Reserve 24 km along Potaro Road from Bartica (6°00'N, 58°40'W): ***villosum villosum*** (col. J.N. Davies, 1963).
219. *Cuyuni-Mazaruni*, Karowrieng River, Upper Mazaruni District (aprox. 5°40'N, 60°16'W): ***trinitatum*** (col. N.S. Weller, 1979).
220. *Cuyuni-Mazaruni*, Maz 3, Karowrieng River, within 12 miles of Maipuri Falls, Upper Mazaruni (aprox. 5°40'N, 60°15'W): ***trinitatum*** (col. N.S. Weller, 1979).
221. *Cuyuni-Mazaruni*, Namai Creek, 5 km W Parnima, 800 m (5°48'N, 61°06'W): ***villosum villosum*** (col. B.K. Lim, W. Scully, 1997).
222. *Potaro-Siparuni*, Iwokrama Reserve, 10 km NW Kurupakari (4°44'N, 58°43'W): ***trinitatum*** (B.K. Lim et al., 1997).
223. *Upper Demerara-Berbice*, 3,2 km W Kurupukari (4°40'N, 58°40'W): ***trinitatum*** (col. P. Smith, S. Kerry, 1992).
224. *Upper Demerara-Berbice*, Dubulay Ranch, 60 m (5°40'N, 57°51'52"W): ***villosum villosum*** (col. J. Arroyo-Cabrales, 1999).
225. *Upper Demerara-Berbice*, Tropenbos, 20 km SSE Mabura Hill (5°09'N, 58°42'W): ***trinitatum*** (col. M.D. Engstrom, B.K. Lim, R. Dowler, A. Boyd, 1994).
226. *Upper Takutu-Upper Essequibo*, Chodikar River, 55 km SW Gunnis Strip (1°22'N, 58°46'W): ***villosum villosum*** (col. B.K. Lim, O'Toole, Robertson, 1996).

#### HONDURAS

227. *Francisco Morazán*, 16 km de estrada N Tegucigalpa, aprox. 900 m (14°06'N, 87°13'W): ***salvini*** (col. V.R. McDaniel, 1971).
228. *Francisco Morazán*, La Flor, Archaga (14°15'N, 87°13'W): ***salvini*** (col. C.F. Underwood, 1936).



229. *Francisco Morazán* San Marcos, distrito de Guaimaca (aprox. 14°32'N, 86°49'W, ver Goodwin 1942): **salvini** (col. C.F. Underwood, 1934).
230. *Olancho*, 50,4 km de estrada NNE Juticalpa (aprox. 14°39'N, 86°13'W): **salvini** (col. R.J. Baker et al., 1971).
231. \**Valle*, 13,7 km SSW de San Lorenzo (aprox. 13°21'N, 87°33'W): **villosum jesupi** (col. R.D. Bradley, 1991).

## MÉXICO

232. \**Campeche*, 15 km S de X-Canhá (18°55'12"N, 89°19'48"W): **villosum jesupi** (col. M.D. Engstrom, R.C. Dowler, 1989).
233. *Colima*, La Sidra, prox. Agua Zarca, Landa de Matamoros (19°13'N, 103°56'W): **scopaeum** (col. A.L. Gardner, 1963).
234. *Colima*, Pueblo Juaréz (19°10'N, 103°55'W): **scopaeum** (col. A.L. Gardner, 1960). Localidade-tipo de *Chiroderma salvini scopaeum* Handley.
235. *Jalisco*, 20 km SW (de estrada) Talpa de Allende, 1280 m (20°23'N, 104°49'W): **scopaeum** (col. R.C. Dowler, 1979).
236. *Jalisco*, 9,3 km W Chapala, 1524 m (20°18'N, 103°11'W): **scopaeum** (col. C.J. Philips, 1972).
237. *Jalisco*, 6,4 km NW Autlán de Navarro (19°46'N, 104°22'W): **scopaeum** (col. P.A. Larsen, 2008).
238. *Jalisco*, La Cumbre, Puerto Los Mazos, 14,5 km SSW Autlán (19°52'S, 105°20'W): **scopaeum** (col. W.J. Schaldach, 1966).
239. *Morelos*, Oaxtepec (18°54'N, 98°58'W): **scopaeum** (col. R.A. Medellín, 1984).
240. *Nayarit*, 13 km NE San Blas, 174 m (21°32'N, 105°17'W): **scopaeum** (col. P.A. Larsen, 2008).
241. *Nayarit*, 5 km E, El Venado, Ruiz (21°56'N, 104°59'W): **scopaeum** (col. D.E. Wilson, 1986).
242. *Nayarit*, 12,9 km E San Blas (21°32'N, 105°17'W): **scopaeum** (col. A.L. Gardner, 1960).
243. *Nayarit*, 12,9 km NE San Miguel del Zapote, 51,5 km W Mesa del Nayar (21°59'N, 104°46'W): **scopaeum** (col. D.E. Wilson, 1984).
244. *Nayarit*, Arroyo La Taberna, ca. 3,2 km NW Mesa del Nayar, 1490 m (22°12'N, 104°39'W): **scopaeum** (col. C.B. Robbins, 1975).

245. *Nayarit*, Coapan, 2,9 km NW pela estrada, Jala, 1420 m (21°08'N, 104°28'N): ***scopaeum*** (col. C.B. Robbins, 1975).
246. *Nayarit*, El Tacote, 2,2 km N (22°37'N, 105°26'W): ***scopaeum*** (col. R.D. Fisher, 1975).
247. *Nayarit*, Jalcocotán, 3,2 km E, San Blas (21°46'N, 104°88'W): ***scopaeum*** (col. B.A. Harvey, 1977).
248. *Nayarit*, Mesa del Nayar, 1370 m (22°12'N, 104°39'W): ***scopaeum*** (col. R.O. Fisher, 1975).
249. *Nayarit*, Playa Novillero (22°22'N, 105°40'W): ***scopaeum*** (col. D.E. Wilson, 1981).
250. *Oaxaca*, 30 km NW Sala de Veja (= Sola de Vega) (16°30'N, 96°58'W): ***scopaeum*** (col. M.D. Tuttle, 1962).
251. \**Oaxaca*, Santa Catarina Juquila (16°12'11.02"N, 97°21'18"W): ***scopaeum*** (coletor e data não informados).
252. \**Oaxaca*, Santa María Chimalapa (17°04'36.98"N, 94°35'57.01"W): ***villosum jesupi*** (coletor e data não informados).
253. *Veracruz*, 0,8 km NE Las Minas (19°41'N, 97°08'W): ***salvini*** (col. A.D. Stock, 1963).
254. *Veracruz*, Jalapa (= Xalapa) (19°32'N, 96°55'W): ***villosum jesupi*** (col. F.D. Godman, sem data).
255. *Veracruz*, Ojo de Agua del Rio Atoyac (18°56'N, 96°54'W): ***scopaeum*** (col. B.L. Davis, J.R. Emily, T. Clark, V.R. McDaniel, 1970).
256. \**Veracruz*, Palma de Abajo (19°35'21"N, 96°26'05"W): ***villosum jesupi*** (col. não informado, 1992)

#### MONSERRATE

257. *Saint Anthony Parish*, 0,8 km acima da foz do Rio Belham (16°44'N, 62°13'W): ***improvisum*** (col. J. Knox-Jones Jr. & R.J. Baker, 1978).

#### NICARÁGUA

258. *Región autónoma de la Costa Caribe Sur*, 4,5 km NW Rama (= El Rama) (12°20'N, 84°40'W): ***villosum jesupi*** (col. W.J. Bleier, 1971).

#### PANAMÁ

259. *Bocas del Toro*, Almirante (9°18'N, 82°24'W): ***villosum jesupi*** (col. C.O. Handley Jr., D. Rhymer, 1960).
260. *Bocas del Toro*, Isla Popa, 1km SE Deer Island Channel (9°09'N, 82°07'W): ***villosum jesupi*** (col. C.O. Handley Jr., 1987).
261. *Bocas del Toro*, Rio Changena Camp, 731-792 m (9°02'N, 82°41'W): ***salvini*** (col. C.M. Keenan, R. Hinos, 1961).
262. *Bocas del Toro*, Sibube (9°36'N, 82°47'W): ***villosum jesupi*** (col. C.O. Handley Jr., F. Greenwell, 1963).
263. *Bocas del Toro*, Upper Rio Changena, Rancho Mojica, aprox. 20 mi SSW Changuinola (09°06'N, 82°34'W): ***salvini*** (col. V.J. Tipton, 1961).
264. *Chiriquí*, 1,6 km E Cuesta de Piedra, 853 m, Cuesta de Piedra, 914 m (8°41'N, 82°38'W): ***salvini*** (col. E. Tyson, 1961, 1962).
265. *Colón*, Península Bohio, 5,5 km NWW Frijoles (9°12'N, 79°50'W): ***villosum jesupi*** (col. R.H. Pine, 1972).
266. *Darién*, aprox. 6 km NW Cana, face E Cerro Pirre, 1200 m (7°51'N, 77°44'W): ***salvini*** (col. L.J. Barkley, 1983).
267. *Darién*, Cana (= Santa Cruz de Cana) (7°47'N, 77°42'W): ***villosum jesupi*** (col. E.A. Goldman, 1912).
268. *Darién*, Cerro Malí, 1430 m (8°07'N, 77°14'W): ***salvini*** (col. C.O. Handley Jr., 1964).
269. *Darién*, Cerro Tacarcuna, 1250 m (8°10'N, 77°18'W): ***salvini*** (col. C.O. Handley Jr., 1964).
270. *Darién*, El Real (= Real de Santa Maria) (8°23'N, 77°49'W): ***villosum jesupi*** (col. C.O. Handley Jr., 1964).
271. *Darién*, Jaqué, confluência dos Rios Jaqué e Imamado (7°31'N, 78°10'W): ***salvini*** e ***villosum jesupi*** (col. F.M. Greenwell, T.H. Fleming, 1966).
272. *\*Darién*, Meteti, Filo del Tallo (8°28'31.77"N, 77°58'55.06"W): ***villosum jesupi*** (col. J.L. Dunnum, 2015).
273. *Darién*, Parque Nacional Darién (8°00'N, 77°43'W): ***gorgasi*** e ***villosum jesupi*** (col. B.K. Lim, E. O'Toole, 1995).
274. *Darién*, Punta Piña, prox. Jaqué (7°34'N, 78°12'W): ***villosum jesupi*** (col. C.M. Keenan, 1960).
275. *Darién*, Tacarcuna Village Camp, 975 m (8°05'N, 77°17'W): ***gorgasi***, ***salvini*** e ***villosum jesupi*** (col. C.O. Handley Jr., B.R. Feinstein, 1959).

276. *Los Santos*, Cerro Hoya (7°18'N, 80°42'W): ***villosum jesupi*** (col. C.O. Handley Jr., F. Greenwell, 1962).
277. *Los Santos*, Guánico Arriba (= Las Palmitas) (7°20'N, 80°30'W): ***villosum jesupi*** (col. C.O. Handley Jr., F. Greenwell, 1962).
278. *Panamá*, Barro Colorado Island (9°09'N, 79°51'W): ***villosum jesupi*** (col. Carl B. Koford, 1956; E. Tyson, 1962; C.O. Handley Jr., 1981; J. Tripp, 1985).
279. *Panamá*, Cabima (aprox. 9°08'N, 79°34'W): ***villosum jesupi*** (col. A. Busck, 1911).
280. *Panamá*, Cerro Azul (= La Zumbadora – ver Fairchild e Handley 1966) (9°14'N, 79°21'W): ***salvini* e *villosum jesupi*** (col. C.O. Handley Jr., 1957; C.O. Handley Jr., F.M. Greenwell, 1962).
281. *Panamá*, Culebra (9°03'N, 79°40'W): ***villosum jesupi*** (col. E.A. Goldman, 1911).
282. *Panamá*, Gamboa, 9,6 km N (9°06'N, 79°42'W): ***villosum jesupi*** (col. E. Tyson, F. Chapman, 1964).
283. *Panamá*, Isla San José, Islas Perlas (8°15'N, 79°08'W): ***villosum jesupi*** (col. F.M. Greenwell, 1986).
284. *Panamá*, Punta de Cocos (= Punta Coco), Isla Del Rey (8°13'N, 78°54'W): ***villosum jesupi*** (col. C.M. Keenan, 1960).
285. *Panamá*, Rio Mandinga (9°05'N, 79°42'W): ***villosum jesupi*** (col. C.O. Handley Jr., 1957).
286. *San Blas (atualmente Guna Yala)*, Armila, Quebrada Venado (8°40'N, 77°27'W): ***gorgasi* e *villosum jesupi*** (col. C.O. Handley Jr., F. Greenwell, 1963).
287. *Veraguas*, Isla Cébaco (7°31'N, 81°11'W): ***villosum jesupi*** (col. E. Tyson, 1965).

#### PARAGUAI

288. *Cordillera*, Estancia Sombrero, 110 m (25°04'20"S, 56°36'13"W): ***doriae doriae*** (col. López-González et al., 1995; S.J. Presley et al., 1997).
289. *San Pedro*, Yaguarete Forests, 0.5 km W sede (23°48'S, 56°07'W): ***doriae doriae*** (col. R.D. Stevens, 1997).

#### PERU

290. Amazonas, Cordillera del Condor, Valle Rio Comaina, Puesto Vigilancia 3, Alfonso Ugarte (3°54'S, 78°25'W): **trinitatum** (col. L.H. Emmons, V. Pacheco, 1994).
291. Cajamarca, San Ignacio, Chirinos, Nuevo Chalaquito, "El Chaupe" (5°12'16"S 79°01'40"W): **salvini** (col. A. Tovar, 1992).
292. Cusco, Consuelo, 15,9 km SE Pilcopata, 1000 m (13°01'24.96"S, 71°29'30.66"W): **salvini** e **trinitatum** (col. B.D. Patterson, S. Solari, U. Paredes, 2001).
293. Cusco, La Convención, Comunidade Nativa Tangoshiari, 1014 m (11°46'47"S, 73°20'26.5"W): **salvini** (col. L. Luna W., 1998).
294. Cusco, La Convención, Camisea, 465 m (11°53'S, 72°39'): **villosum villosum** (S. Solari, 1998).
295. Cusco, La Convención, Camisea, Segakiato (11°46'S, 73°00'W): cf. **salvini** (col. E. Vivar, 1997).
296. Cusco, La Convención, Ridge Camp, 980 m (11°46'47"S, 73°20'26"W): **salvini** e **villosum villosum** (col. M. Romo-R., 1998).
297. Cusco, La Convención, Camisea, Armihuari, 560 m (11°51'51"S, 72°46'46"W): **trinitatum** e **villosum villosum** (col. J.J. Rodriguez, S. Solari, D.E. Wilson, 1997; V. Pacheco, E. Vivar, 1998).
298. Cusco, La Convención, Camisea, Konkariari, 450 m (11°48'S, 72°52'W): **villosum villosum** (col. J.L. Mena, 1997).
299. Cusco, La Convención, Camisea, Pagoreni, 465 m (11°42'22"S, 72°54'9"W): **trinitatum** e **villosum villosum** (col. J.J. Rodriguez, S. Solari, P. Velazco, 1998).
300. Cusco, La Convención, Camisea, San Martin, 475 m (11°47'S, 72°42'W): **trinitatum** e **villosum villosum** (col. J.J. Rodriguez, P. Velazco, 1998).
301. \*Huánuco, 9 km S, 2 km E Tingo Maria (aprox. 9°17'S, 75°59'W): **salvini** e **trinitatum** (col. R.D. Owen, 1983).
302. Huánuco, Puerto Inca, Estación Biológica Panguana, 247 m (9°37'S, 74°56'W): **trinitatum** (col. S. Velazco, 2011).
303. Junín, Satipo, Santa Bibiana, 1053 m (11°21'22.97"S, 74°43'53.18"W): **trinitatum** (col. S. Refulio, 2011).
304. Loreto, Maynas, 13,6 km NW Albarenga (aprox. 3°11'59"S, 74°42'28"W): **villosum villosum** (col. E. Arias, 2008).

305. Loreto, Maynas, distrito de San Juan, Km 22.7 da estrada Iquitos-Nauta (3°56.371'S, 73°23.710'W): **trinitatum** (col. M.M. Díaz, 2003, 2004).
306. Loreto, Maynas, Estación Biologica Allpahuayo (3°58'S, 73°25'W): **villosum villosum** (col. C.L.H., sem data).
307. Loreto, Maynas, Ninarumi. 7,4 km a W e 500 m a SE do Km 6 da estrada Iquitos-Nauta (3°50.635'S, 73°22.899'W): **villosum villosum** (col. M.M.P., 2004).
308. Loreto, Maynas, Paujil, W km 37.45 de la carretera Iquitos-Nauta (4°03'31.61"S, 73°26'32.1"W): **villosum villosum** (col. M.M. Díaz, 2004).
309. Loreto, Maynas, Peña Negra, 600 m a W do Km 10 da estrada Iquitos-Nauta (3°51'19.33"S, 73°20'42.54"W): **trinitatum** (col. M.M. Díaz, 2003).
310. Loreto, Maynas, Quistococha (3°50'S, 73°16'W – ver Stephens e Traylor 1983): **villosum villosum** (col. C.M. Prentice, 1963).
311. Loreto, Maynas, Río Lagartococha, Campamento Catalino (0°31'42"S, 75°15'35"W): **trinitatum** e **villosum villosum** (col. J. Loja-Aleman, R.A. Van der Busche, 1994).
312. Loreto, Maynas, Zungarococha, 5,2 km W do Km 6 da estrada Iquitos-Nauta (ca. 3°50.635'S, 73°22.899'W): **villosum villosum** (col. M.M.P., 2003).
313. Loreto, Puesto de Vigilancia Castaña, Río Aguarico (0°48'22"S, 75°14'40"W): **trinitatum** (col. C. Ascorra, 1993).
314. Loreto, Requena, Centro de Investigaciones Jenaro Herrera (4°54'S, 73°40'W): **villosum villosum** (col. R. Araña, 1989).
315. Loreto, Requena, Jenaro Herrera, 130 m (4°55'S, 73°45'W): **trinitatum** e **villosum villosum** (col. R. Araña, 1989; C. Ascorra, 1990, 1991).
316. Loreto, Río Samiria (4°42'S, 74°13'W – ver Stephens e Traylor 1983): **villosum villosum** (col. V. Pacheco, 1980).
317. Loreto, Río Samiria, Flor de Yarina (4°43'S, 74°21'W): **villosum villosum** (col. V. Pacheco, 1980).
318. Loreto, Río Samiria, Tacshacocha, 112 m (4°52'45.5"S, 74°21'25.3"W): **villosum villosum** (col. V. Pacheco, 1980).
319. Loreto, San Lorenzo, Rio Marañon (4°49'S, 76°36'W): **villosum villosum** (col. L. Rutter, 1923 – ver Thomas 1924).
320. Loreto, Sucusari, Quebrada Grande (3°15'S, 72°54'W): **trinitatum** (col. C. Ascorra, 1993).

321. Loreto, Ucayali, Alto Rio Pauya, Campamento Vertiente (7°33'40"S, 75°54'58"W): **villosum villosum** (col. V. Pacheco, 2000).
322. Loreto, Ucayali, Río Pisqui, Campamento Llanura (8°24'22.7"S, 75°42'06.2"W): **villosum villosum** (col. V. Pacheco, 2000).
323. Madre de Dios, Albergue Maskoitania, 13, 5 km N Atalaya, 470 m (12°46'18.12"S, 71°23'7.8"W): **trinitatum** e **villosum villosum** (col. S. Solari, 2001).
324. Madre de Dios, Estación Biológica Cocha Cashu, 380 m (11°51'S, 71°19'W): **villosum villosum** (col. M. Romo, 1989).
325. Madre de Dios, Alto Río Madre de Dios, Hacienda Amazonia, Ridge Above, 825 m (12°52'38.28"S, 71°23'11.4"W): **salvini** e **villosum villosum** (col. R. Izor, 1985).
326. Madre de Dios, Manu, CICRA (Centro de Investigación y Capacitación Río Los Amigos), Aerodromo, 217 m (12°33'36.38"S, 70°06'17.36"): **villosum villosum** (col. S. Velazco, 2005).
327. Madre de Dios, Manu, Cocha Salvador (11°59'34.8"S, 71°13'37.2"W): **villosum villosum** (col. C. Ascorra, 1988).
328. Madre de Dios, Manu, Quebrada Aguas Calientes, 2,75 km E Shintuya, 400m (12°40'5.88"S, 71°16'8.4"W): **salvini**, **trinitatum** e **villosum villosum** (col. B.D. Patterson, P. Velazco, 1999).
329. Madre de Dios, Manu, Pakitza, 350m (11°56'47.04"S, 71°16'59.88"W): **trinitatum** e **villosum villosum** (col. D.E. Wilson, 1988; C. Ascorra, S. Solari, 1990).
330. Madre de Dios, Tambopata, Explorer's Inn Lodge (12°50'S, 69°17'W): **villosum villosum** (col. M. Romo, 1986).
331. Madre de Dios, Tambopata. Pampas del Heath. Refugio Juliaca (12°57.4'S, 68°52.9'W): **trinitatum** (col. L. Luna W., 1996).
332. Madre de Dios, Tambopata, Reserva Cuzco Amazónico, 15 km NE Puerto Maldonado, 200 m (12°33'S, 69°03'W): **villosum villosum** (col. R. Araña C., V. Pacheco, 1990).
333. Madre de Dios, Tambopata, Santuario Nacional Pampas del Heath (13°00'S, 69°00'W): **villosum villosum** (col. C. Ascorra, 1992).

334. *Pasco*, Oxapampa, Cerro Chontiya, 5 km W Shiringamazu, estrada para Iscosazin, 930 m (10°18'33"S, 75°09'46"W): ***trinitatum*** e ***villosum villosum*** (col. E. Vivar, V. Pacheco, 1992).
335. *Pasco*, Oxapampa, Cerro Jonatán. 5 km E Lontananza (10°21'57"S, 75°11'23"W): ***trinitatum*** (col. S. Solari, 1992).
336. *Pasco*, Oxapampa, Palcazu, Campamento Río Lobo, Parque Nacional Yanachaga-Chemillen, 390 m (10°21'30"S, 75°14'46"W): ***trinitatum*** e ***villosum villosum*** (col. S. Solari, 1993).
337. *Pasco*, Oxapampa, Pozuzo, Palmira, aprox. 5 km NE Pozuzo 830 m (10°04'S, 74°32'W): ***salvini*** (col. J. Amanzo A., 1996).
338. *Pasco*, Oxapampa, Pozuzo, Yanahuanca. 900 m (aprox. 10°02'S, 75°35'W): ***trinitatum*** (col. J. Amanzo A., 1996).
339. *Pasco*, Oxapampa, San Juan, 274 m (10°30'S, 74°53'W – ver Gardner 2008): ***villosum villosum*** (col. A.L. Tuttle, 1964).
340. *Pasco*, Oxapampa, San Pablo (10°27'S ,74°52'W): ***trinitatum*** (col. A.L. Tuttle, 1964).
341. *Pasco*, Oxapampa, Villa America, Río Maiz, 300 m (10°10'00"S, 75°13'50"W): ***villosum villosum*** (col. P. Hocking, 1983).
342. *Puno*, Sandia, Putinapunco, Curva Alegre, 950 m (14°2'30.12"S, 68°57'41.04"W): ***trinitatum*** (col. E.S.P., 2009).
343. *Puno*, Sandia, San Fermín, 850 m (13°56'36.96"S, 68°58'33.96"W): ***trinitatum*** (col. E.S.P., 2009).
344. *Puno*, Sandia, Yanacocha, 1985 m (14°11'06"S, 69°15'04"W): ***salvini*** (col. O. Centty, 2010).
345. *San Martín*, Juanjuí (7°11'S, 76°45'W): ***villosum villosum*** (col. J.O.P., 1948).
346. *San Martín*, Bellavista, Bajo Biavo. Concesion de Conservación Valle del Biavo (aprox. 7°13'S 76°28'W): ***villosum villosum*** (col. D. Ruelas, 2015).
347. *San Martín*, Saposoá (6°56'S, 76°48'W): ***villosum villosum*** (col. J.O.P., 1948).
348. *San Martín*, Yurac Yacu (5°57'S, 77°11'W): ***villosum villosum*** (col. Hendee, sem data).
349. *Tumbes*, Matapalo, Río Zarumilla, Parque Nacional Cerros de Amotape. 173 m (aprox. 3°50'S 80°11'W): ***villosum jesupi*** (col. R. Cadenillas, 2006).



350. *Tumbes*, Matapalo, Río Zarumilla, Carrizalillo (3°43'56.71"S, 80°11'10.42"W): ***villosum jesupi*** (col. F. Cornejo, 2006).
351. *Tumbes*, Quebrada La Pavas (3°49'12"S, 80°15'36"W): ***villosum jesupi*** (col. L. Huamaní, 2007).
352. *Tumbes*, Quebrada Naranjos, 560 m (3°50'24"S, 80°12'0"W): ***salvini*** (col. R. Cadenillas, 2004).
353. *Ucayali*, 59 km W Pucallpa (8°35'S, 74°52'W): ***villosum villosum*** (col. H. Hinsch, 1971).
354. *Ucayali*, Purús, Concesión de Conservación Río La Novia (9°55'46"S, 70°42'9"W): ***trinitatum*** e ***villosum villosum*** (col. D. Ruelas, O. Ruelas P., V. Pacheco, 2015).

#### SÃO CRISTÓVÃO E NEVIS

355. *Saint Thomas Parish*, Barnes Ghaut, 183 m (17°09'48.67"N, 62°36'22.79"W): ***improvisum*** (col. B.K. Lim, L. Loureiro, 2016).

#### SURINAME

356. *Brokopondo*, Brownsberg Nature Park, Irene Falls (4°55'N, 55°10'W): ***trinitatum*** e ***villosum villosum*** (col. M.D. Engstrom, B.K. Lim, Peters, 2002).
357. *Sipaliwini*, Kushere Landing, Sipaliwini River (1°56'N, 56°03'W): ***trinitatum*** e ***villosum villosum*** (col. B.K. Lim, M.D. Engstrom, Arcila, 2009).

#### TRINDADE E TOBAGO

358. *Tobago*, St. John Parish, Charlotteville (11°19'N, 60°33'W): ***villosum villosum*** (col. F.A. Harrington, 1981).
359. *Trinidad*, Caroni, Waterloo (10°28'N, 61°28'W): ***villosum villosum*** (col. Rendall, sem data).
360. *Trinidad*, St. Andrew County, Cumaca, 305 m (10°42'N, 61°09'W): ***trinitatum*** (col. L. Venus, B. Smith, 1956).
361. *Trinidad*, St. Andrew County, Guaico Tamana (10°28'N, 61°08'W): ***villosum villosum*** (col. Palack, 1960).
362. *Trinidad*, St. David County, Grande Riviere (10°50'N, 61°03'W): ***villosum villosum*** (col. E. Ache, 1962).

363. *Trinidad*, St. George County, Arima (10°44'N, 61°17'W): ***trinitatum*** (col. A.M. Greenhall, 1963).
364. *Trinidad*, St. George County, Diego Martin (10°43'N, 61°34'W): ***villosum villosum*** (col. A.M. Greenhall, 1959).
365. *Trinidad*, St. George County, La Fillette (10°48'N, 61°21'W): ***trinitatum*** (col. A.M. Greenhall, 1963).
366. *Trinidad*, St. George County, Las Cuevas (10°47'N, 61°23'W): ***trinitatum*** (col. Warren Morris King Expedition to Trinidad and Guyana, 1969).
367. *Trinidad*, St. George County, Maracas Valley (10°41'N, 61°24'W): ***villosum villosum*** (col. A.M. Greenhall, 1954).

#### VENEZUELA

368. *Amazonas*, 9 km SE Puerto Ayacucho (5°35'N, 67°30'W): ***villosum villosum*** (col. M.D. Tuttle, 1967).
369. *Amazonas*, Boca Mavaca, 69 km SE Esmeralda, Belén (2°30'N, 65°13'W): ***trinitatum*** (col. M.D. Tuttle, F.L. Harder, 1967).
370. *Amazonas*, Capibara, Canal Cassiquiare, 130 m (2°38'N, 66°19'W): ***trinitatum*** (col. M.D. Tuttle, F.L. Harder, 1967).
371. *Amazonas*, Cerro Neblina base camp, 140 m (0°49'50"N, 66°09'40"W): ***trinitatum*** (col. A.L. Gardner, 1985).
372. *Amazonas*, Cerro Neblina base camp, Río Mawarinuma, 140 m (0°50'N, 66°10'W): ***villosum villosum*** (col. A.L. Gardner, 1984, 1985).
373. *Amazonas*, Guayabal, 28 km SSE Puerto Ayacucho (5°27'N, 67°37'W): ***trinitatum*** (col. M.D. Tuttle, 1967).
374. *Amazonas*, Río Cunucunuma, Belén, 150 m (3°39'N, 65°46'W): ***trinitatum* e *villosum villosum*** (col. M.D. Tuttle, F.L. Harder, 1967).
375. *Amazonas*, Río Manapiare, San Juan, 155 m (5°18'N, 66°13'W): ***trinitatum* e *villosum villosum*** (col. M.D. Tuttle, F.L. Harder, 1967).
376. *Amazonas*, Río Mavaca, 108 km SE Esmeralda (2°15'N, 65°17'W): ***villosum villosum*** (col. M.D. Tuttle, F.L. Harder, 1967).
377. *Amazonas*, San Carlos de Río Negro (1°55'N, 67°04'W): ***villosum villosum*** (col. A.L. Gardner, 1984).
378. *Amazonas*, Tamatama, Río Orinoco (3°10'N, 65°49'W): ***villosum villosum*** (col. M.D. Tuttle, F.L. Harder, 1967; O.S. Brewington, 1967).

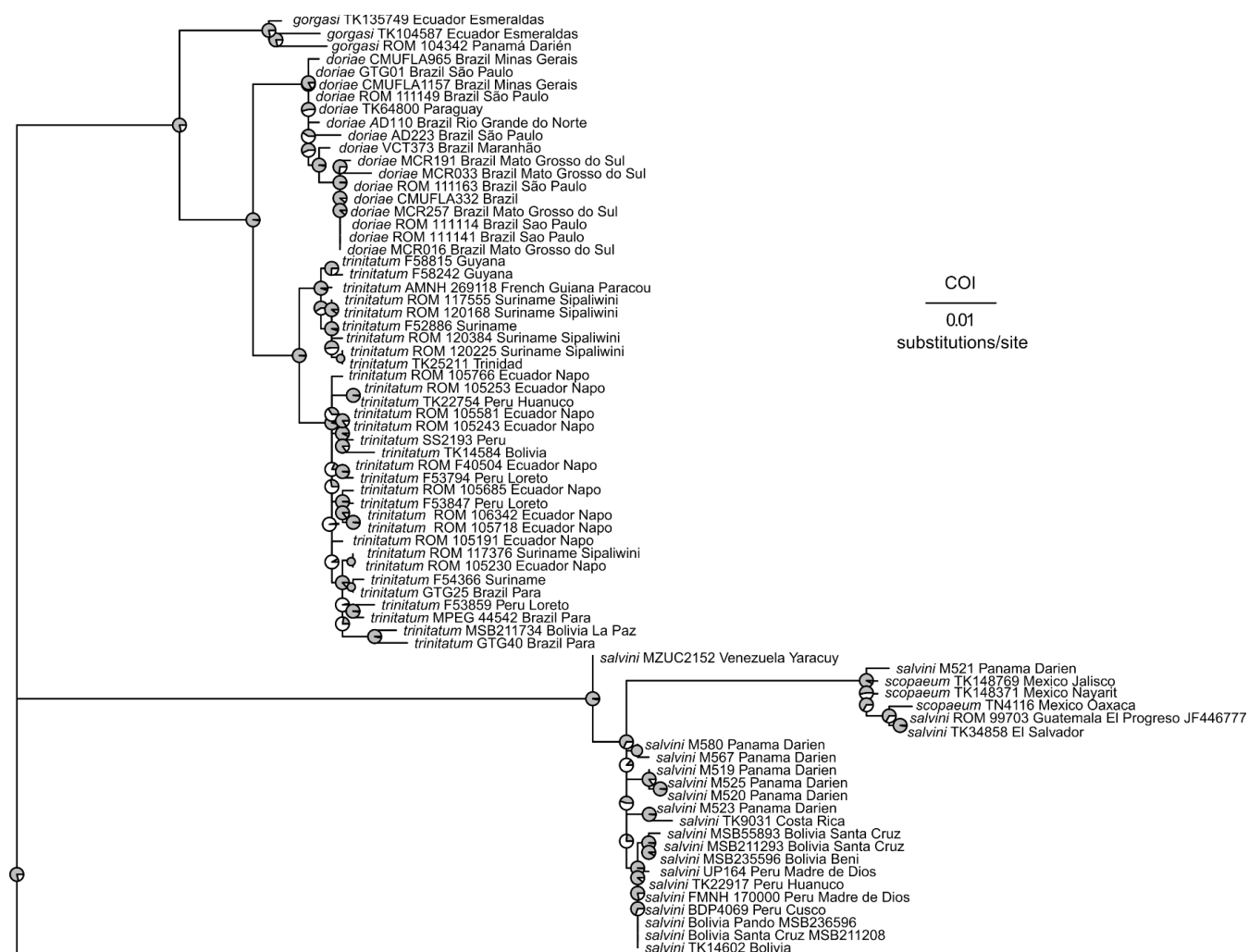
379. *Apure*, 4 km N Nula, La Blanquita (7°12'N, 71°45'W): ***trinitatum*** (col. M.D. Tuttle, 1968).
380. *Barinas*, Altamira, 700 m (8°50'N, 70°30'W): ***trinitatum*** (col. M.D. Tuttle, 1968).
381. *Barinas*, La Vega del Rio Santo Domingo, 2 km SE of Altamira (8°48'N, 70°29'W): ***salvini*** (col. M.D. Tuttle, 1968).
382. *Bolívar*, 85 km SSE El Dorado, km 125 (6°02'N, 61°22'W): ***trinitatum*** (col. M.D. Tuttle, 1966).
383. *Bolívar*, El Manaco, 59 km SE of El Dorado, km 74 (6°21'N, 61°17'W): ***trinitatum* e *villosum villosum*** (col. M.D. Tuttle, 1966).
384. *Bolívar*, Hato La Florida, 14 km S e 45 km E Caicara (7°19'N, 65°52'W): ***villosum villosum*** (col. M.D. Tuttle, 1967).
385. *Bolívar*, Hato San José, 146 km S e 7 km E Ciudad Bolívar, 300 m (6°49'N, 63°31'W): ***villosum villosum*** (col. M.D. Tuttle, 1967).
386. *Bolívar*, Río Supamo, 56 km SE of El Manteco, 350 m (7°00'N, 62°15'W): ***villosum villosum*** (col. M.D. Tuttle, 1966).
387. *Carabobo*, La Copa, 4 km NW of Montalbán, 1810 m (10°14'N, 68°12'W): ***salvini*** (col. M.D. Tuttle, 1967).
388. *Distrito Federal*, Hotel Humboldt, 9,4 km N Caracas, 2118 m (10°33'N, 66°52'W): ***salvini*** (col. M.D. Tuttle, 1965).
389. *Distrito Federal*, Los Venados, 8 km N Caracas, 1559 m (10°32'N, 66°54'W): ***salvini*** (col. Smithsonian Venezuelan Project, 1965).
390. *Miranda*, Guatopo Natural Park, 48 km S e 34 km E Caracas, 630 m (10°11'N, 66°31'W): ***salvini*** (col. Smithsonian Venezuelan Project, 1966).
391. *Monagas*, Hacienda San Fernando, 1 km N e 3 KM W de Caripe, 1165 m (10°12'N, 63°33'W): ***salvini*** (col. Smithsonian Venezuelan Project, 1967).
392. *Monagas*, San Agustín, 3 km N e 4 km W Caripe, 1180 m (10°15'N, 63°29'W): ***salvini*** (col. Smithsonian Venezuelan Project, 1967).
393. *Sucre*, Manacal, 5 Km S, 25 Km E of Carupano, 300 m (10°17'N, 63°03'W): ***villosum villosum*** (col. Smithsonian Venezuelan Project, 1967).
394. *Yaracuy*, 19 km NW of Urama, km 40 (10°33'N, 68°24'W): ***villosum villosum*** (col. M.D. Tuttle, 1965).
395. *Yaracuy*, Minas de Aroa, 8 km N & 18 km W of San Felipe, 400 m (10°25'N, 68°54'W): ***trinitatum*** (col. Smithsonian Venezuelan Project, 1967).

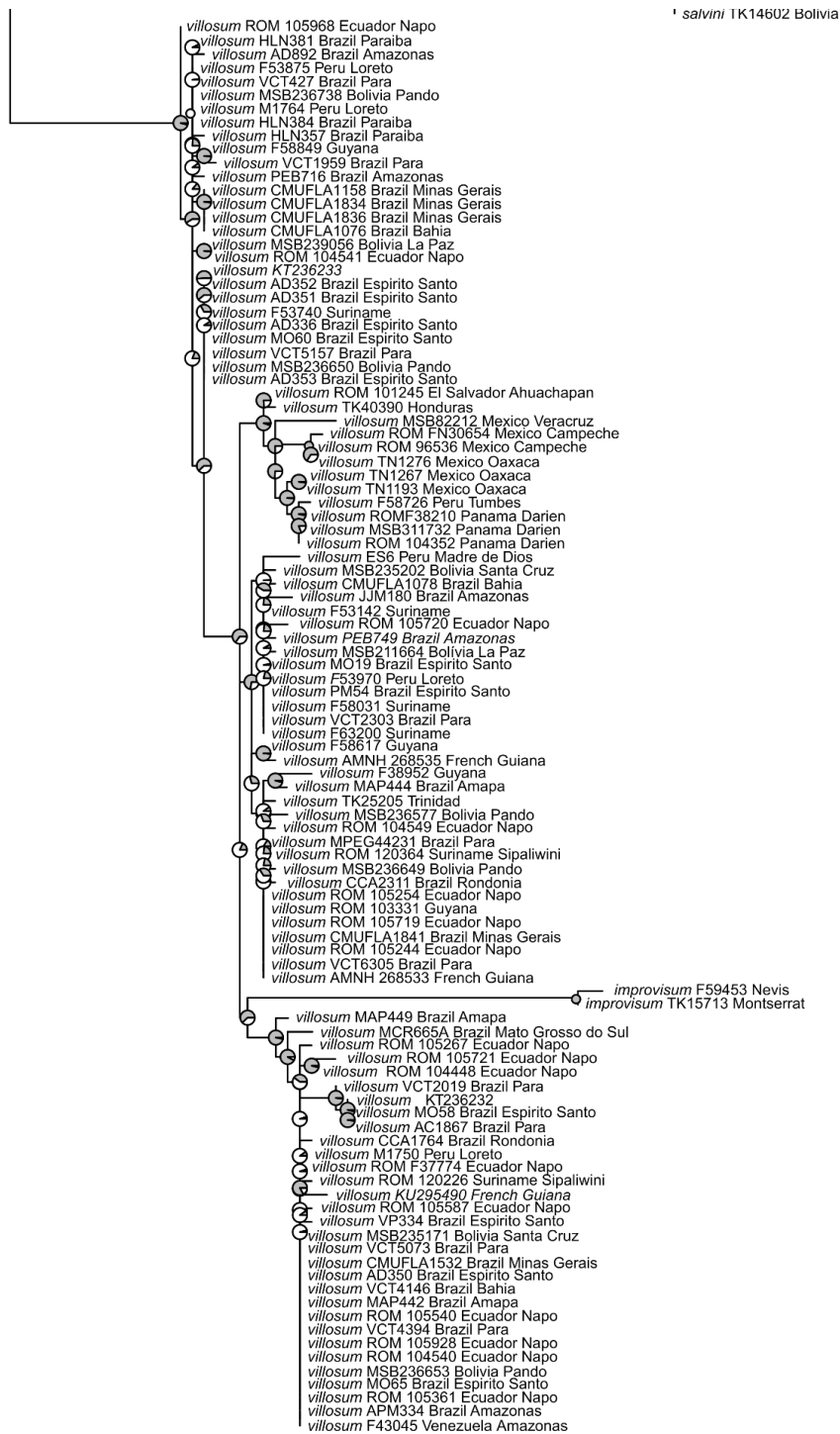
396.       \**Yaracuy*, Sector El Silencio, Parque Nacional Yurubí, Sierra de Aroa, 1939 m (10°24'11"N, 68°48'01"W): ***salvini*** (col. F. García, 2015).

## Apêndice 2

### Filogenia de máxima verossimilhança do citocromo c oxidase subunidade I

A seguir é apresentada a árvore obtida pela análise filogenética de máxima verossimilhança utilizando sequências parciais do gene mitocondrial citocromo c oxidase subunidade I (COI). Os gráficos de pizza indicam os valores de suporte dos ramos (UltraFast Bootstrap), onde o círculo totalmente cinza equivale a um valor de 100%.

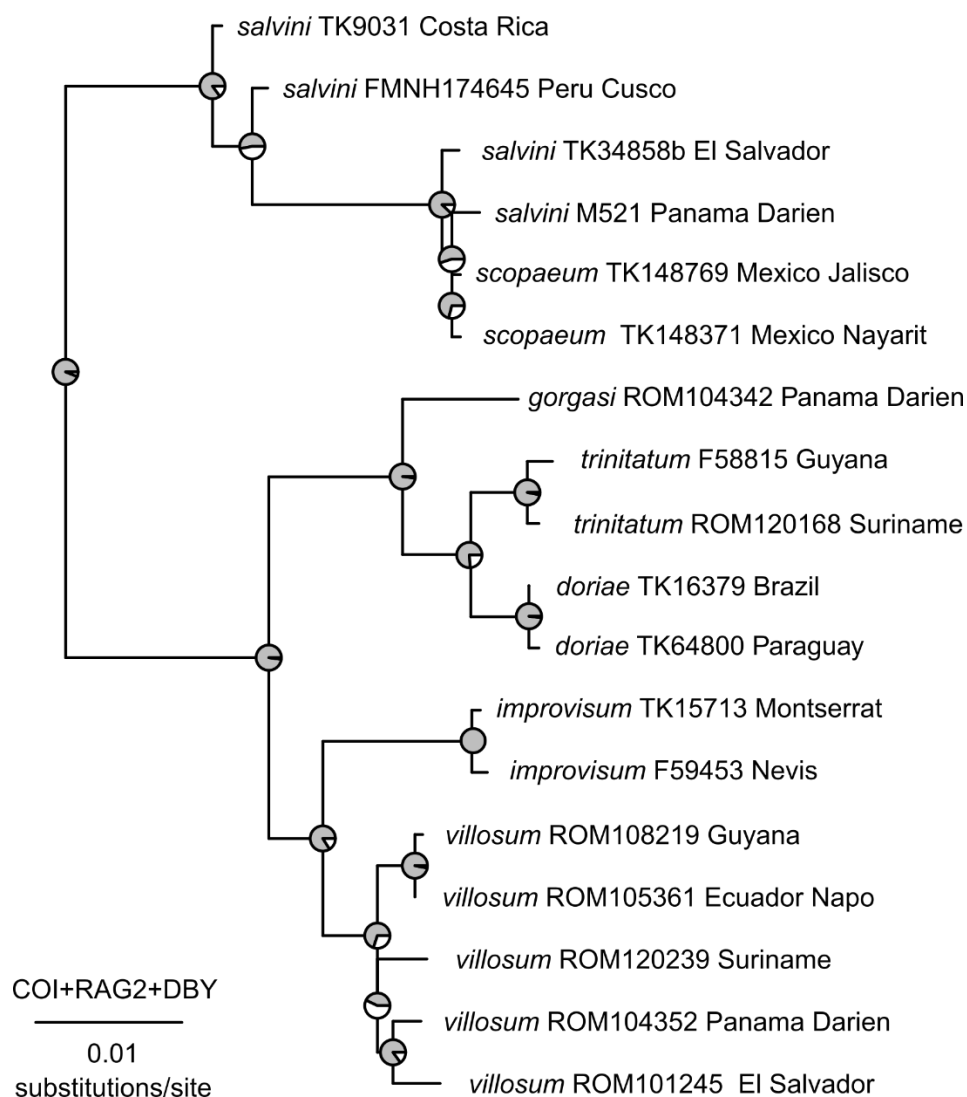




### Apêndice 3

#### Filogenia de máxima verossimilhança concatenada

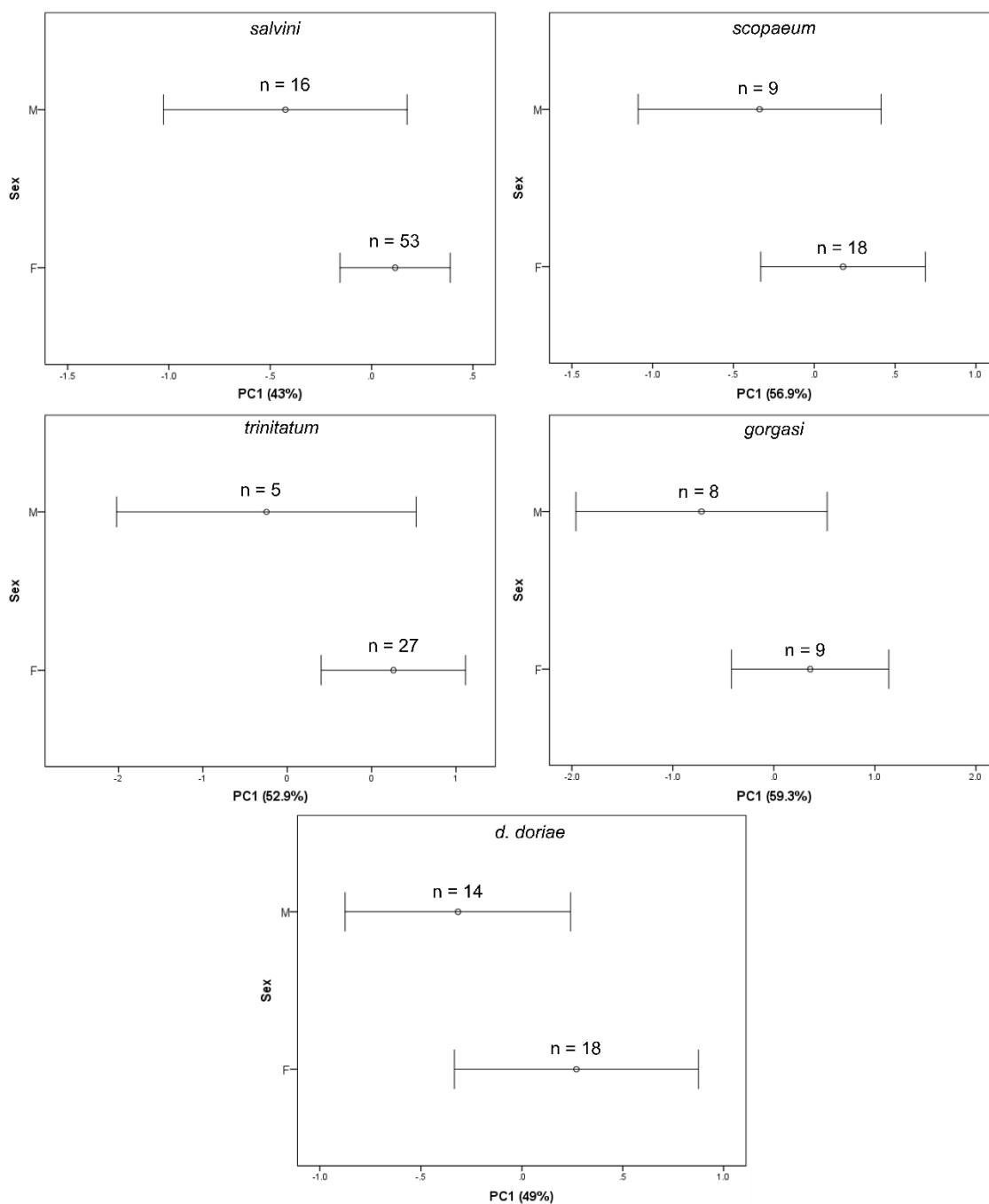
A seguir é apresentada a árvore obtida pela análise filogenética de máxima verossimilhança utilizando 3 marcadores concatenados. COI = citocromo c oxidase subunidade I, RAG2 = gene ativador da recombinação 2, DBY = DEAD box RNA helicase Y. Os gráficos de pizza indicam os valores de suporte dos ramos (UltraFast Bootstrap), onde o círculo totalmente cinza equivale a um valor de 100%.



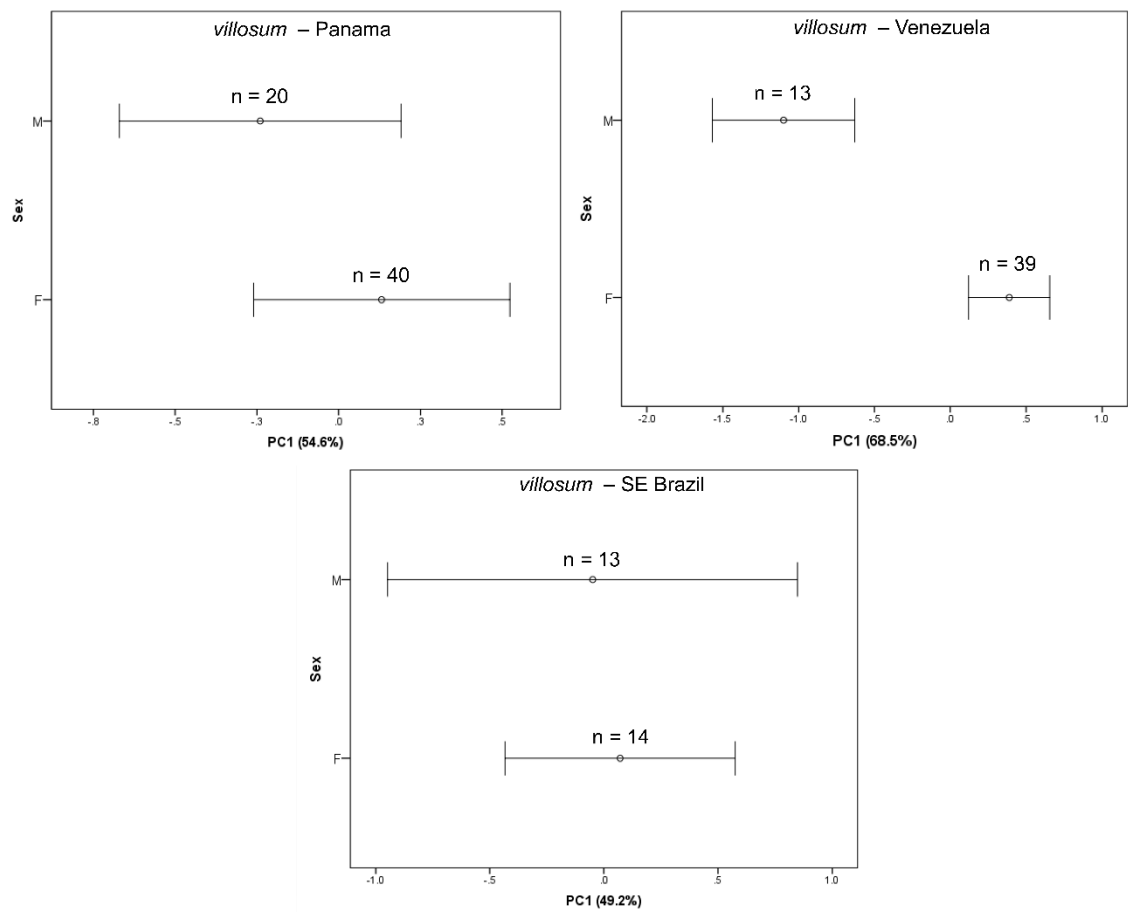
## Apêndice 4

### Resultado das análises de dimorfismo sexual em *Chiroderma*

A seguir são apresentados sete diagramas de Dice-Leeras, mostrando 95% do intervalo de confiança do PC1 extraído de análise multivariada de espécimes de *Chiroderma* de ambos os sexos coletados em localidades próximas. M = macho; F = fêmea.







## Apêndice 5

### Correlações entre variáveis climáticas e tamanho em *Chiroderma doriae*

A tabela apresenta os valores da correlação de Pearson comparando os pares de variáveis climáticas e o primeiro componente (PC1) extraído de uma análise de componentes principais de 13 variáveis morfométricas. As variáveis climáticas foram extraídas do banco de dados Worldclim (<https://www.worldclim.org/bioclim>). Os valores em negrito indicam casos onde a correlação foi significativa para  $p < 0,01$ .

|                 | PC1           | Latitude      | BIO1          | BIO2          | BIO3          | BIO4          | BIO5          | BIO6          | BIO7          | BIO8         | BIO9         | BIO10        | BIO11  | BIO12        | BIO13 | BIO14 | BIO15 | BIO16 | BIO17 | BIO18 | BIO19 |
|-----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|--------------|--------------|--------------|--------|--------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| <b>PC1</b>      |               |               |               |               |               |               |               |               |               |              |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>Latitude</b> | <b>0.815</b>  |               |               |               |               |               |               |               |               |              |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO1</b>     | <b>-0.529</b> | <b>-0.645</b> |               |               |               |               |               |               |               |              |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO2</b>     | 0.123         | <b>0.286</b>  | <b>-0.341</b> |               |               |               |               |               |               |              |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO3</b>     | <b>-0.594</b> | <b>-0.736</b> | <b>0.490</b>  | <b>0.249</b>  |               |               |               |               |               |              |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO4</b>     | <b>0.770</b>  | <b>0.947</b>  | <b>-0.626</b> | <b>0.361</b>  | <b>-0.762</b> |               |               |               |               |              |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO5</b>     | <b>-0.429</b> | <b>-0.397</b> | <b>0.816</b>  | 0.103         | <b>0.334</b>  | <b>-0.270</b> |               |               |               |              |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO6</b>     | <b>-0.571</b> | <b>-0.696</b> | <b>0.874</b>  | <b>-0.704</b> | <b>0.307</b>  | <b>-0.709</b> | <b>0.540</b>  |               |               |              |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO7</b>     | <b>0.436</b>  | <b>0.665</b>  | <b>-0.591</b> | <b>0.866</b>  | <b>-0.269</b> | <b>0.751</b>  | -0.069        | <b>-0.857</b> |               |              |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO8</b>     | -0.099        | -0.146        | <b>0.768</b>  | <b>-0.230</b> | 0.004         | -0.114        | <b>0.789</b>  | <b>0.582</b>  | <b>-0.229</b> |              |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO9</b>     | <b>-0.659</b> | <b>-0.801</b> | <b>0.931</b>  | <b>-0.446</b> | <b>0.605</b>  | <b>-0.811</b> | <b>0.624</b>  | <b>0.920</b>  | <b>-0.755</b> | <b>0.508</b> |              |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO10</b>    | <b>-0.372</b> | <b>-0.431</b> | <b>0.926</b>  | <b>-0.402</b> | 0.158         | <b>-0.365</b> | <b>0.847</b>  | <b>0.816</b>  | <b>-0.480</b> | <b>0.899</b> | <b>0.769</b> |              |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO11</b>    | <b>-0.649</b> | <b>-0.768</b> | <b>0.964</b>  | <b>-0.417</b> | <b>0.576</b>  | <b>-0.783</b> | <b>0.699</b>  | <b>0.925</b>  | <b>-0.711</b> | <b>0.621</b> | <b>0.983</b> | <b>0.829</b> |        |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO12</b>    | <b>0.307</b>  | 0.060         | -0.117        | <b>-0.459</b> | <b>-0.425</b> | 0.037         | <b>-0.254</b> | 0.052         | <b>-0.240</b> | 0.082        | -0.145       | 0.019        | -0.131 |              |       |       |       |       |       |       |       |
| <b>BIO13</b>    | -0.218*       | <b>-0.398</b> | 0.019         | 0.022         | <b>0.313</b>  | <b>-0.397</b> | -0.059        | 0.003         | -0.144        | -0.170       | 0.119        | -0.117       | 0.084  | <b>0.507</b> |       |       |       |       |       |       |       |

|       | PC1          | Latitude     | BIO1         | BIO2         | BIO3         | BIO4         | BIO5   | BIO6         | BIO7         | BIO8         | BIO9         | BIO10        | BIO11        | BIO12        | BIO13        | BIO14        | BIO15       | BIO16  | BIO17        | BIO18  | BIO19 |
|-------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|--------|--------------|--------|-------|
| BIO14 | <b>0.445</b> | <b>0.502</b> | -0.194*      | -0.555       | -0.799       | <b>0.495</b> | -0.296 | 0.043        | -0.141       | 0.152        | -0.276       | 0.076        | -0.268       | <b>0.455</b> | -0.414       |              |             |        |              |        |       |
| BIO15 | -0.402       | -0.483       | 0.136        | <b>0.486</b> | <b>0.771</b> | -0.457       | 0.169  | -0.075       | 0.084        | -0.235       | <b>0.254</b> | -0.142       | 0.205*       | -0.333       | <b>0.61</b>  | -0.891       |             |        |              |        |       |
| BIO16 | -0.127       | -0.348       | -0.024       | 0.003        | <b>0.240</b> | -0.346       | -0.104 | -0.037       | -0.124       | -0.160       | 0.058        | -0.130       | 0.029        | <b>0.612</b> | <b>0.978</b> | -0.345       | <b>0.53</b> |        |              |        |       |
| BIO17 | <b>0.500</b> | <b>0.530</b> | -0.185*      | -0.508       | -0.787       | <b>0.518</b> | -0.278 | 0.006        | -0.100       | 0.191*       | -0.292       | 0.085        | -0.279       | <b>0.491</b> | -0.396       | <b>0.982</b> | -0.887      | -0.311 |              |        |       |
| BIO18 | <b>0.861</b> | <b>0.940</b> | -0.620       | <b>0.316</b> | -0.643       | <b>0.896</b> | -0.410 | -0.707       | <b>0.646</b> | -0.146       | -0.772       | -0.445       | -0.749       | 0.198*       | -0.223*      | <b>0.454</b> | -0.373      | -.154  | <b>0.501</b> |        |       |
| BIO19 | -0.474       | -0.643       | <b>0.539</b> | -0.765       | 0.123        | -0.589       | 0.177* | <b>0.774</b> | -0.825       | <b>0.286</b> | <b>0.641</b> | <b>0.533</b> | <b>0.597</b> | <b>0.325</b> | 0.117        | <b>0.289</b> | -.204*      | .123   | <b>0.271</b> | -0.627 |       |

\*, Correlação significativa para  $p < 0.05$ .

## CAPITULO 2

### **A revised phylogeny of the fruit bats of subtribe Vampyressina (Phyllostomidae, Stenodermatinae) illuminates their biogeography, ecomorphology, and taxonomy**

#### **Abstract**

Fruit bats of subtribe Vampyressina are small to medium sized Neotropical bats that have a highly modified cranial and dental morphology variable among the seven recognized genera. To date there has been no combined phylogeny focusing in the biogeography and evolution of the morphological patterns observed in Vampyressina bats. We conducted phylogenetic analyses of subtribe Vampyressina using sequence data of one mitochondrial and four nuclear loci (totaling 3118 bp), and 81 morphological characters, including 35 of the 42 currently recognized species. On a dated phylogeny, we made biogeographical inferences and explored scenarios of phenotypic evolution. Monophyly of Vampyressina was strongly supported, as well as its position as sister group of a clade containing subtribes Artibeina, Ectophyllina, Enchisthenina, and Stenodermatina. Phylogenetic analysis based on Bayesian inference recovered the following topology, at the genus level: (*Uroderma* ((*Platyrrhinus* + *Vampyrodes*) ((*Chiroderma* + *Vampyriscus*) (*Mesophylla* + *Vampyressa*))))). The biogeographical patterns retrieved suggest that founder events were key to the radiation and range expansion of the clade, followed by anagenetic dispersal and speciation within the same large area. The most recent common ancestor of Vampyressina was most likely distributed in cis-Andean South America, and most of the genera originated within this same large area. Body size evolution, as well as several qualitative morphological characters supporting the three main lineages of Vampyressina, suggest an early segregation in size coupled with dramatic changes in the cranial and dental morphology. Both morphological and biogeographical results are consistent with ecological differentiation related to resource partitioning. Based on the morphological and biogeographical information, we also update the genus-level taxonomy of Vampyressina recognizing two subgenera in *Vampyriscus* (*Vampyriscus* and *Metavampyressa*) and three subgenera in *Vampyressa*, two of which are described here.

ADDITIONAL KEYWORDS: Chiroptera – Stenodermatini – Subgenus – Systematics – *Vampyressa* – *Vampyriscus*

## INTRODUCTION

New World leaf-nosed bats of subtribe Vampyressina are frugivorous, and occasionally granivorous bats that feed regularly on figs (*Ficus* spp.) and use foliage as day roosts (Bonaccorso, 1979; Kalko, Herre, & Handley Jr., 1996; Kunz & Lumsden, 2003; Nogueira & Peracchi, 2003; Garbino & Tavares, 2018a). Vampyressina bats have a mostly continental distribution along the subtropical and tropical Americas ranging from western Mexico to northern Argentina and southern Brazil, with the single species *Chiroderma improvisum* distributed in the Lesser Antilles (Hall, 1981; Gardner, 2008). Most species of Vampyressina bats occur in lowland forests, shrublands, savannas, and wetlands, but some taxa are restricted to highlands, occurring in montane forests between 1,000 and ca. 2,600 m (Velazco, 2005; Tavares *et al.*, 2014).

The name Vampyressina was first used in a molecular phylogeny by Baker *et al.* (2003) for a clade composed of seven genera: *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyriscus*, and *Vampyrodes*. This monophyletic group was consistently recovered in most subsequent molecular phylogenies (Porter & Baker, 2004; Hoofer *et al.*, 2008; Dávalos *et al.*, 2012; Dumont *et al.*, 2014; Garbino & Tavares, 2018a; Tavares *et al.*, 2018). However, the name Vampyressina was deemed unavailable due to the lack of a formal diagnosis and type genus selection (Wetterer, Rockman, & Simmons, 2000; Arroyo-Cabrales, 2008a), until Baker *et al.* (2016) formally described the subtribe.

Although the monophyly of subtribe Vampyressina has been corroborated by several studies, the internal relationships are still unresolved (Hoofer & Baker, 2006; Dávalos *et al.*, 2012; Rojas, Warsi, & Dávalos, 2016; Garbino & Tavares, 2018a). To date, there has been no attempt to produce a taxonomically dense species-level phylogeny of Vampyressina bats using molecular and morphological characters. This limitation precludes studies about phenotypic evolution in this morphologically-diverse group. Likewise, the biogeographical history of this widespread clade has not been thoroughly studied, with the exception of the analysis on *Platyrrhinus* (Velazco & Patterson, 2008) and of a few studies either with broader scope (Koopman, 1982; Rojas *et al.*, 2016) or focused in other clades of fruit bats (genus *Sturnira* Velazco & Patterson, 2013; subtribe Stenodermatina, Tavares *et al.*, 2018).

Our study implements a comprehensive molecular and morphological species-level phylogeny of Vampyressina, and provides novel insights on morphological evolution and

biogeography of this diverse group of fruit bats. Based on these results, we propose an updated generic and sub-generic classification of the subtribe.

## MATERIAL AND METHODS

### TAXONOMIC SAMPLING AND VOUCHER SPECIMENS

Subfamily, tribe, and subtribe taxonomy used throughout this paper follows Baker et al. (2016). Species-level taxonomy follows Solari *et al.* (2019), with the following exceptions: *Vampyressa sinchi* is considered a junior synonym of *V. melissa*, following V.C. Tavares (in prep.), *Chiroderma vizottoi* is not considered a valid species, and *C. gorgasi* and *C. scopaeum* are treated as full species following the taxonomy proposed in Chapter 1 of this thesis. All valid taxa considered, we sampled 100% of the 7 genera and 83% of the 42 species of Vampyressina (Table 1).

**Table 1.** Species of Vampyressina and outgroups, and GenBank accession number of each loci analyzed. Taxa in bold were also coded for morphological characters.

| Taxon                               | <i>cyt-b</i> | <i>bdnf</i> | <i>pclb4</i> | <i>rag2</i> | <i>tshb-i2</i> |
|-------------------------------------|--------------|-------------|--------------|-------------|----------------|
| <i>Chiroderma doriae</i>            | yes          | KM361977    | KM362010     | yes         | —              |
| <i>Chiroderma gorgasi</i>           | yes          | —           | —            | yes         | EU371974       |
| <i>Chiroderma improvisum</i>        | L28938       | —           | KM362011     | yes         | —              |
| <i>Chiroderma salvini</i>           | yes          | KM361979    | KM362012     | yes         | —              |
| <i>Chiroderma scopaeum</i>          | yes          | —           | —            | yes         | —              |
| <i>Chiroderma trinitatum</i>        | DQ312413     | —           | KF569316     | yes         | —              |
| <i>Chiroderma villosum</i>          | yes          | —           | —            | yes         | EU371975       |
| <i>Mesophylla macconnelli</i>       | AY157035     | —           | —            | AF316462    | EU371976       |
| <i>Platyrrhinus albericoi</i>       | FJ154123     | KM361987    | KM362030     | FJ154321    | —              |
| <b><i>Platyrrhinus aurarius</i></b> | FJ154125     | KM361988    | KM362031     | FJ154323    | —              |
| <i>Platyrrhinus brachycephalus</i>  | FJ154131     | KF569477    | KF569327     | FJ154329    | —              |
| <i>Platyrrhinus dorsalis</i>        | FJ154135     | KM361989    | KM362032     | FJ154333    | —              |
| <i>Platyrrhinus fusciventris</i>    | GQ184740     | —           | —            | GQ184767    | —              |
| <i>Platyrrhinus guianensis</i>      | KJ576928     | —           | —            | KJ576955    | —              |
| <i>Platyrrhinus helleri</i>         | KJ576924     | —           | —            | KJ576951    | —              |
| <b><i>Platyrrhinus incarum</i></b>  | FJ154146     | KM381957    | KM362033     | FJ154344    | EU371971       |

| <b>Taxon</b>                         | <b>cyt-b</b> | <b>bdnf</b> | <b>pclb4</b> | <b>rag2</b> | <b>tshb-i2</b> |
|--------------------------------------|--------------|-------------|--------------|-------------|----------------|
| <b><i>Platyrrhinus infuscus</i></b>  | FJ154151     | —           | KF569326     | FJ154349    | —              |
| <i>Platyrrhinus ismaeli</i>          | FJ154154     | —           | —            | FJ154352    | —              |
| <b><i>Platyrrhinus lineatus</i></b>  | FJ154160     | KF569478    | KF569328     | FJ154358    | —              |
| <i>Platyrrhinus masu</i>             | FJ154161     | —           | —            | FJ154359    | —              |
| <i>Platyrrhinus matapalensis</i>     | FJ154165     | —           | —            | FJ154363    | —              |
| <i>Platyrrhinus recifinus</i>        | FJ154174     | KM361992    | KM362036     | FJ154372    | —              |
| <i>Platyrrhinus vittatus</i>         | FJ154178     | —           | KM362037     | FJ154376    | —              |
| <b><i>Uroderma bilobatum</i></b>     | AY169907     | KC783001    | KC783109     | —           | —              |
| <b><i>Uroderma convexum</i></b>      | AY169955     | —           | —            | AF316491    | EU371973       |
| <b><i>Uroderma magnirostrum</i></b>  | FJ154180     | KF569481    | KF569335     | FJ154378    | EU371972       |
| <b><i>Vampyressa elisabethae</i></b> | yes          | —           | —            | —           | —              |
| <b><i>Vampyressa melissa</i></b>     | FJ154185     | —           | —            | FJ154383    | EU371980       |
| <b><i>Vampyressa pusilla</i></b>     | AY157046     | —           | —            | —           | EU371990       |
| <b><i>Vampyressa thyone</i></b>      | AY157050     | KF569483    | KF569337     | AF316493.1  | EU371985       |
| <b><i>Vampyriscus bidens</i></b>     | AY157045     | KM361999    | KM362046     | AF316492    | EU371988       |
| <b><i>Vampyriscus brocki</i></b>     | AY157043     | —           | KM362047     | KM362070    | —              |
| <b><i>Vampyriscus nymphaea</i></b>   | DQ312418     | KF569482    | KF569336     | KF569357    | EU371982       |
| <b><i>Vampyrodes caraccioli</i></b>  | AY157034     | KC783002    | KC783110     | AF316494    | EU371991       |
| <i>Vampyrodes major</i>              | HQ637422     | —           | —            | —           | —              |
| <b><i>Ametrida centurio</i></b>      | AY604446     | —           | KF569308     | AF316430    | —              |
| <b><i>Artibeus glaucus</i></b>       | FJ179241     | KF569463    | KF569310     | KF569339    | —              |
| <b><i>Artibeus lituratus</i></b>     | HQ702535     | KC782955    | KC783061     | DQ985532    | EU371964       |
| <b><i>Carollia perspicillata</i></b> | HG003309     | KC782959    | KC783065     | HG380329    | —              |
| <i>Chrotopterus auritus</i>          | FJ155481     | KC782961    | KC783067     | AF316442    | —              |
| <i>Desmodus rotundus</i>             | DQ077398     | KC782962    | KC783068     | AF316444    | —              |
| <b><i>Ectophylla alba</i></b>        | AY157033     | KF569469    | —            | AF316448    | EU371966       |
| <b><i>Enchisthenes hartii</i></b>    | U66517       | KC782964    | KC783070     | AF316449    | EU371962       |
| <i>Gardnerycteris crenulatum</i>     | FJ155478     | KF569475    | KC783091     | AF316472    | —              |
| <i>Glossophaga soricina</i>          | AF382831     | KF569472    | KC783072     | AF316452    | —              |
| <i>Hsunycteris thomasi</i>           | KF815302     | KC782969    | KC783076     | AF316456    | —              |
| <i>Lamproncycteris brachyotis</i>    | AY380748     | KC782967    | KC783074     | AF316463    | —              |
| <i>Lophostoma silvicolum</i>         | FJ155492     | KC782975    | KF569323     | AF442083    | —              |
| <i>Macrotus californicus</i>         | AY380744     | —           | KF471662     | AF316459    | —              |
| <i>Micronycteris megalotis</i>       | AY380761     | KC782980    | KC783086     | AF316467    | —              |

| <b>Taxon</b>                  | <b><i>cyt-b</i></b> | <b><i>bdnf</i></b> | <b><i>pclb4</i></b> | <b><i>rag2</i></b> | <b><i>tshb-i2</i></b> |
|-------------------------------|---------------------|--------------------|---------------------|--------------------|-----------------------|
| <i>Mormoops megalophylla</i>  | AF338687            | —                  | KM362027            | AF338702           | —                     |
| <i>Phyllostomus hastatus</i>  | FJ155479            | —                  | KC783099            | AF316479           | —                     |
| <i>Pteronotus rubiginosus</i> | AF330807            | —                  | —                   | AF330817           | —                     |
| <i>Pygoderma bilabiatum</i>   | AY604438            | KC782994           | KC783103            | AF316483           | —                     |
| <i>Rhinophylla pumilio</i>    | AF187029            | KC782995           | KC783104            | AF316484           | EU371960              |
| <i>Stenoderma rufum</i>       | DQ312400            | —                  | —                   | AF316487           | EU371963              |
| <i>Sturnira lilium</i>        | KC753845            | KC782996           | —                   | KC754307           | EU371961              |
| <i>Tonatia saurophila</i>     | FJ155488            | KC782998           | KC783105            | AF442084           | —                     |
| <i>Vampyrum spectrum</i>      | FJ155482            | KC783003           | KC783111            | AF316495           | —                     |

Voucher material for the Vampyressina, including DNA samples and morphological specimens analyzed in this study are deposited in the following collections: American Museum of Natural History, New York (AMNH); Natural History Museum, London (BMNH); Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH); Instituto Alexander von Humboldt (IAvH-M), Villa de Leyva; Museum of Zoology, Louisiana State University (LSUMZ), Baton Rouge; Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima (MUSM); Museum of Vertebrate Zoology, University of California at Berkeley, Berkeley (MVZ); Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo (MZUSP); Royal Ontario Museum (ROM), Toronto; Museum of Texas Tech University, Lubbock (TTU); Universidade Federal de Mato Grosso do Sul (ZUFMS), Campo Grande; Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte (UFMG); National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM), Washington D.C.

#### MORPHOLOGICAL DATA

The morphological matrix generated for this study contained 46 species of 17 genera. We compiled 81 discrete characters: 14 of pelage and integument, 60 craniodental, one postcranial, three of the urogenital system, one of the gastrointestinal system, and two karyological. Additionally, we measured the forearm length of museum specimens, using a digital caliper, and used this log-transformed measure as a proxy for size evolution in the group. We inferred the evolution of forearm length using Maximum Likelihood under an Ornstein–Uhlenbeck model, and plotted this continuous character in the dated tree of Vampyressina using the contMap function of the R package Phytools (Revell, 2012). We calculated the phylogenetic



signal of the forearm length with the *phylosig* function of Phytools, using Blomberg's *K* (Blomberg, Garland, & Ives, 2003). An online version of the morphological matrix is available in MorphoBank and character descriptions, including schematic drawings, are available in Supporting Information File S1.

#### MOLECULAR DATA

We downloaded GenBank sequences from four nuclear loci: exons of the brain-derived neurotrophic factor (*bdnf*) and recombination-activating protein 2 (*rag2*), intron of the thyroid stimulating hormone gene, beta subunit (*tshb-i2*), and the 3'-untranslated region of phospholipase C beta 4 (*plcb4*) (Hoofer *et al.*, 2008; Dávalos *et al.*, 2014). We also downloaded sequences from the mitochondrial gene cytochrome b (*cyt-b*). We included as outgroups three members of subtribe Stenodermatina (*Ametrida centurio*, *Pygoderma bilabiatum*, and *Stenoderma rufum*), two species of Artibeina (*Artibeus glaucus* and *A. lituratus*), and *Ectophylla alba* and *Enchisthenes hartii*, the only species of subtribes Ectophyllina and Enchisthenina, respectively. We also included members of the phyllostomid tribes and subfamilies Sturnirini, Rhinophyllinae, Caroliinae, Glossophaginae, Lonchophyllinae, Phyllostominae (Phyllostomini and Vampyrini), Desmodontinae, Micronycterinae, and Macrochinae. Two species of Mormoopidae, *Mormoops megalophylla* and *Pteronotus rubiginosus*, representing the sister group of Phyllostomidae, were also included in the analysis. In total, we obtained 201 sequences of 59 taxa (Table 1).

After carefully checking the GenBank sequences, we found that the *tshb-i2* sequence attributed to *Chiroderma villosum* belongs to *C. gorgasi* and that the specimen FMNH 174911 identified as *Vampyressa pusilla* is actually a *Vampyressa thyone*, and the sequences attributed to it, KM362172, KM362110, KM362048, KM362000, KM361968, should therefore be referred to as *thyone*.

#### PHYLOGENETIC ANALYSES

To align the sequences, we used MUSCLE (Edgar, 2004), run with the default settings. After alignment, the concatenated dataset consisted of 3118 base pairs. We used PartitionFinder2 v.2.1.1 (Lanfear *et al.*, 2016) to select for the best partitioning scheme and nucleotide substitution models. The analysis implemented the *greedy* algorithm, and the best models were

selected using the Bayesian Information Criterion (BIC). The resulting partitioning schemes and substitution models suggested by PartitionFinder2 are presented in the Table 2, and were used in the Maximum Likelihood and Bayesian inference phylogenetic analyses.

**Table 2.** Models of sequence evolution and partitioning scheme used in the analyses, as suggested by PartitionFinder2.

| Partition # | Best Model | Partition                    |
|-------------|------------|------------------------------|
| 1           | GTR+I+G    | cyt-b cp1                    |
| 2           | HKY+I+G    | cyt-b cp2                    |
| 3           | GTR+I+G    | cyt-b cp3                    |
| 4           | K80+G      | rag2 cp1, tshb-i2            |
| 5           | K80+G      | plcb4, bdnf cp3, rag2 cp2    |
| 6           | K80+I      | bdnf cp1, bdnf cp2, rag2 cp3 |

The phylogenetic inference using maximum likelihood (ML) was conducted in IQ-TREE, as implemented in the online platform W-IQ-TREE, using the partitioning scheme given in Table 2 (Nguyen *et al.*, 2014; Chernomor, Haeseler, & Minh, 2016; Trifinopoulos *et al.*, 2016). To measure branch support, we used the ultrafast bootstrap, implemented in IQ-TREE (Hoang *et al.*, 2017).

Two Bayesian inference (BI) analyses were carried out in MrBayes v.3.2.6 (Ronquist *et al.*, 2012). To the first analysis we included sequence data (3118 bp) from the five analyzed loci for all the 59 terminals (see Table 1). For the second analysis we combined the 81 morphological characters to the molecular matrix, totaling 3199 characters. We set a Markov k (Mk) model to the morphological data partition (Lewis, 2001). Characters were not ordered and, since there were no constant characters, we used the “coding = variable” parameter. For both analyses, two independent Markov Chain Monte Carlo (MCMC) analyses were run for 20,000,000 generations each, with a sample frequency of 2000. We used four independent chains and a 25% burn-in. The output parameters were verified in Tracer v.1.6 (Rambaut *et al.*, 2014) and used as priors in the BEAST2 analysis. To check for congruence between distinct phylogenetic-estimation algorithms and to map morphological synapomorphies, we ran a Maximum Parsimony (MP) analysis in TNT v.1.5 (Goloboff, Farris, & Nixon, 2008; Goloboff & Catalano, 2016), using the matrix with 46 terminals, including only species for which we had coded morphological characters, and 3199 morphological and molecular characters. Starting

with randomly-constructed Wagner trees, we implemented a heuristic search using the tree bisection reconnection algorithm saving 10 trees per replication. As in the Bayesian inference analysis, the morphological characters were unordered.

To obtain a time-scaled phylogeny, we conducted Bayesian searches using a lognormal relaxed molecular clock model with fossil calibrations, implemented in the BEAST2 software, v.2.5.2 (Drummond & Rambaut, 2007; Bouckaert *et al.*, 2014). To calibrate the phylogeny, we used four independent fossil calibrations: (1) the stem mormoopid *Koopmanycteris palaeomormoops* from the Oligocene (Whitneyan) of Florida, dated 30–32 Mya (Czaplewski & Morgan, 2012; Morgan, Czaplewski, & Simmons, 2019) was used to constrain the node containing *Mormoops megalophylla* and *Pteronotus rubiginosus* (lognormal prior, mean = 2.5, standard deviation = 0.6, offset = 30.8); (2) the Vampyrini genus *Notonycteris* (with two species, *N. magdalenensis* and *N. sucharadeus*), from the Miocene (Laventan) of Colombia, dated 11–13.8 Mya (Czaplewski, 1997; Czaplewski *et al.*, 2003), was used to calibrate the split between *Chrotopterus auritus* and *Vampyrum spectrum* (lognormal prior, mean = 3.5, standard deviation = 0.5, offset = 11.8); (3) the Phyllostomini fossil attributed either to *Lophostoma* or *Tonatia* (see Czaplewski *et al.*, 2003), also from the Laventan fauna, was used to constrain the clade containing *Gardnerycteris crenulatum*, *Lophostoma silvicolum*, *Phyllostomus hastatus*, and *Tonatia saurophila* (lognormal prior, mean = 7, standard deviation = 0.2, offset = 11.8); (4) the Quaternary remains of *Chiroderma villosum* dated c. 0.02 Mya (Czaplewski & Cartelle, 1998; Arroyo-Cabrales & Polaco, 2008; Garbino & Tavares, 2018b) were used to calibrate the split between *C. villosum* and *C. improvisum* (lognormal prior, mean = 0.5, standard deviation = 1, offset = 0.02). We set the birth–death model as the tree diversification prior, drawing the birth and death rates both from a lognormal distribution. We ran two independent MCMC analyses for 40,000,000 generations each, sampling at every 4000 generations. The tree files obtained in the two runs were combined in Logcombiner v. 1.8.3.

In the BEAST2 and MrBayes analyses, the values of the estimated sample sizes (> 200) were verified using Tracer v.1.6 (Rambaut *et al.*, 2014), to check for convergence of the chains. The BEAST2, MrBayes, and PartitionFinder2 analyses were run in the online platform CIPRES (Miller, Pfeiffer, & Schwartz, 2010).

## BIOGEOGRAPHICAL INFERENCES

To keep only the *Vampyressina* taxa, the combined maximum clade credibility (MCC) tree was pruned using the “drop.tip” function of the R package Ape (Paradis, Claude, & Strimmer, 2004). Data on the geographical distribution of the species was obtained from published literature (Velazco, 2005; Arroyo-Cabrales, 2008a,b,c; Velazco & Patterson, 2008; Velazco, Gardner, & Patterson, 2010; Velazco & Simmons, 2011; Mantilla-Meluk, 2014; Tavares *et al.*, 2014, chapter 1 of this thesis). Based on the known distribution of the species, and on the areas recognized in previous biogeographic studies (Koopman, 1982; Velazco & Patterson, 2008), we defined five biogeographical regions: lowland Amazonia and Guianas Shield (A); Brazilian shield (E); Mexico, Central America, and NW South America (or trans-Andean tropical America sensu Haffer, 1967) (C); montane forests at both slopes of the Andes (H); Lesser Antilles (I). We considered the Amazonia and Guianas Shield (area A) as the only biogeographical region adjacent to the Lesser Antilles (I). We considered as non-adjacent every combination that included the Brazilian shield (E) and either the Andes (H), or trans-Andean tropical America (C) but did not include the Amazonia and Guianas Shield (A). We constrained the maximum number of areas to three, as there is no species of *Vampyressina* known to occur in four or five of the delimited areas.

To model the evolution of the geographic range across the *Vampyressina* phylogeny, we used BioGeoBEARS v.1.1.1 (Matzke, 2018). This R package implements several likelihood-based models of range evolution, and compares how well these models fit the data by using likelihood-based estimators such as the Akaike Information Criterion (AIC) (Matzke, 2013). Models implemented by BioGeoBEARS include a likelihood version of the parsimony-based DIVA (Ronquist, 1997); the Lagrange DEC model (Ree & Smith, 2008), and a likelihood version of BayArea (Landis *et al.*, 2013). All three models have two free parameters, extinction ( $e$ ) and dispersal ( $d$ ), but differ in other parameters. The BayArea-like model, for example, does not allow for vicariant (parameter  $v$ ) events during cladogenesis. In addition to these parameters related to range expansion/reduction, dispersal, sympatric speciation and vicariance, the package implements the founder-event speciation (parameter  $j$ ), which models the likelihood of a daughter lineage jumping to a new range.

We fit a total of six models to the MCC tree, i.e. DEC, DIVALIKE, BAYEAREA, DEC+J, DIVALIKE+J, BAYEAREA+J, and compared the AIC and Akaike weights to verify which model best fit the data. We ran a Biogeographical Stochastic Mapping on the best-fit

biogeographic model, using 200 replicates, to estimate the number of events in the MCC tree (Dupin *et al.*, 2016).

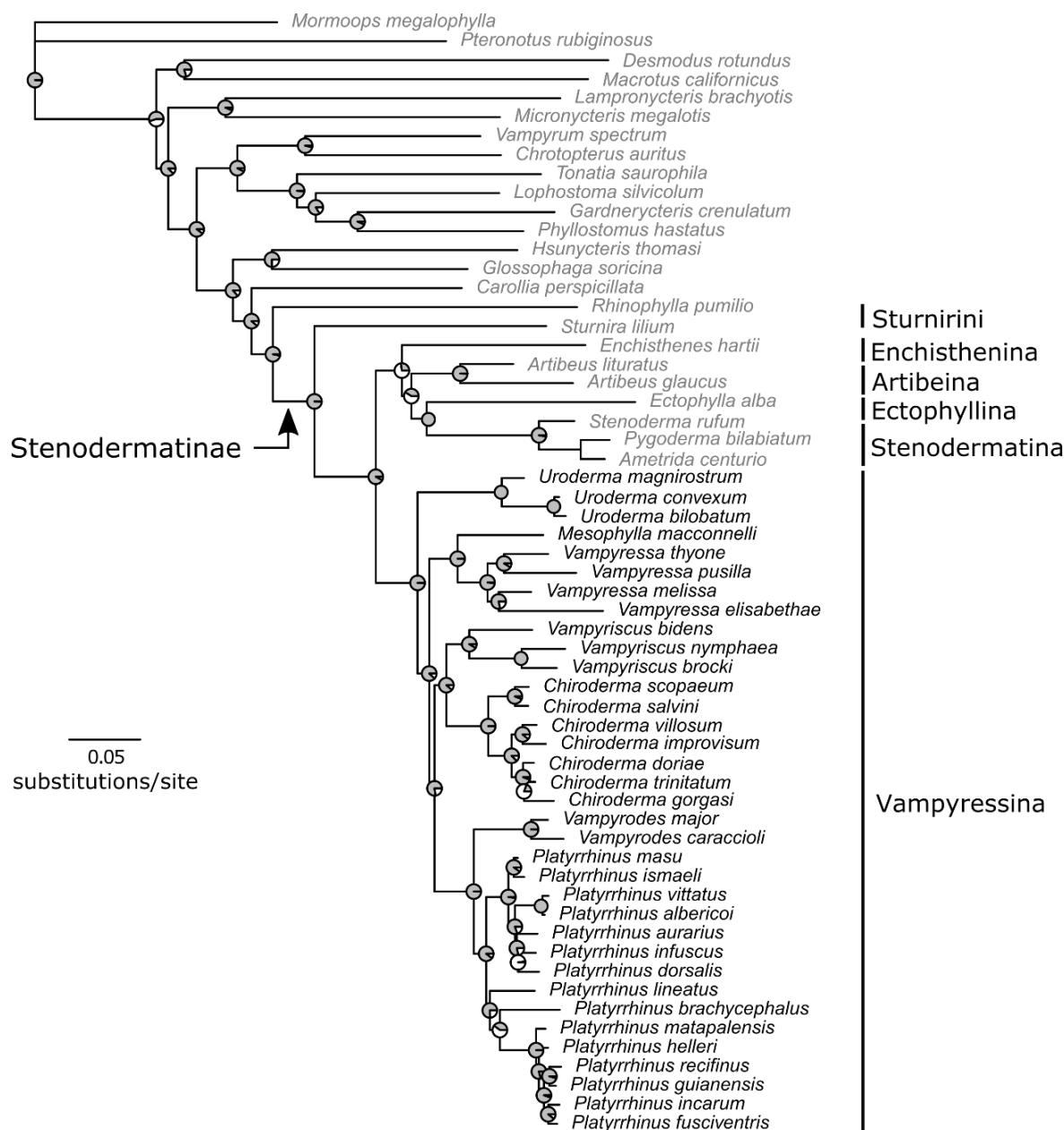
## RESULTS

### PHYLOGENETIC ANALYSES

The BI and the MP phylogenetic analyses yielded an identical topology at the genus level, and most of the species-level relationships were also the same. However, the ML phylogeny recovered a slightly distinct topology with the (*Mesophylla* + *Vampyressa*) clade as sister to a clade containing genera *Chiroderma*, *Platyrrhinus*, *Vampyriscus*, and *Vampyrodes* (Figs. 1, 2, Supporting Information Figure S1). Every genera and inter-generic relationships within Vampyressina were supported by morphological characters. Both ML and BI analyses provided strong support for the monophyly of Vampyressina (ultrafast bootstrap support or UFBoot = 99.7%, posterior probability or PP = 1) as well as for the traditionally recognized genera of the subtribe (UFBoot  $\geq$  99%, PP  $\geq$  0.97), except for *Platyrrhinus* and *Vampyriscus*, which had a low UFBoot support (UFBoot = 89.5% and 91.5%, respectively) (Figs. 1, 2, Supporting Information Figure S1). Corroborating previous studies (Baker *et al.*, 2003; Tavares, 2008; Dávalos *et al.*, 2012; Dumont *et al.*, 2014; Garbino & Tavares, 2018a; Tavares *et al.*, 2018), Vampyressina is recovered as the sister group to a clade containing the other four subtribes of Stenodermatini: Artibeina, Stenodermatina, Enchisthenina, and Ectophyllina.

Within Vampyressina, genus *Uroderma* was the sister group of a clade represented by the remaining genera as recovered in some previous studies (Hoofer *et al.*, 2008; Rojas *et al.*, 2016), contrarily to other analyses where it was placed either as sister group of a *Platyrrhinus* + *Vampyrodes* clade (Wetterer *et al.*, 2000; Tavares, 2008; Dávalos *et al.*, 2012; Tavares *et al.*, 2018), or as sister to a clade containing *Chiroderma*, *Platyrrhinus*, *Vampyriscus*, and *Vampyrodes* (Baker *et al.*, 2003) (Figure 1). Three pairs of sister taxa were consistently recovered in all analyses and robustly supported by morphological characters: *Platyrrhinus* + *Vampyrodes* (UFBoot = 99.9%, PP = 1.0), *Mesophylla* + *Vampyressa* (UFBoot = 99.1%, PP = 1.0), and *Chiroderma* + *Vampyriscus* (UFBoot = 89%, PP = 1.0) (Figs. 1, 2). The BI analysis recovered the *Platyrrhinus* + *Vampyrodes* clade as sister group of the branch containing *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus*. In the ML phylogenetic analysis, the *Mesophylla* + *Vampyressa* clade was recovered as sister to the lineage containing *Chiroderma*, *Platyrrhinus*, *Vampyriscus*, and *Vampyrodes*, but this former clade had low support (UFBoot = 77.2%), (Fig. 1). On the other hand, the BI analysis recovered *Mesophylla* + *Vampyressa* as

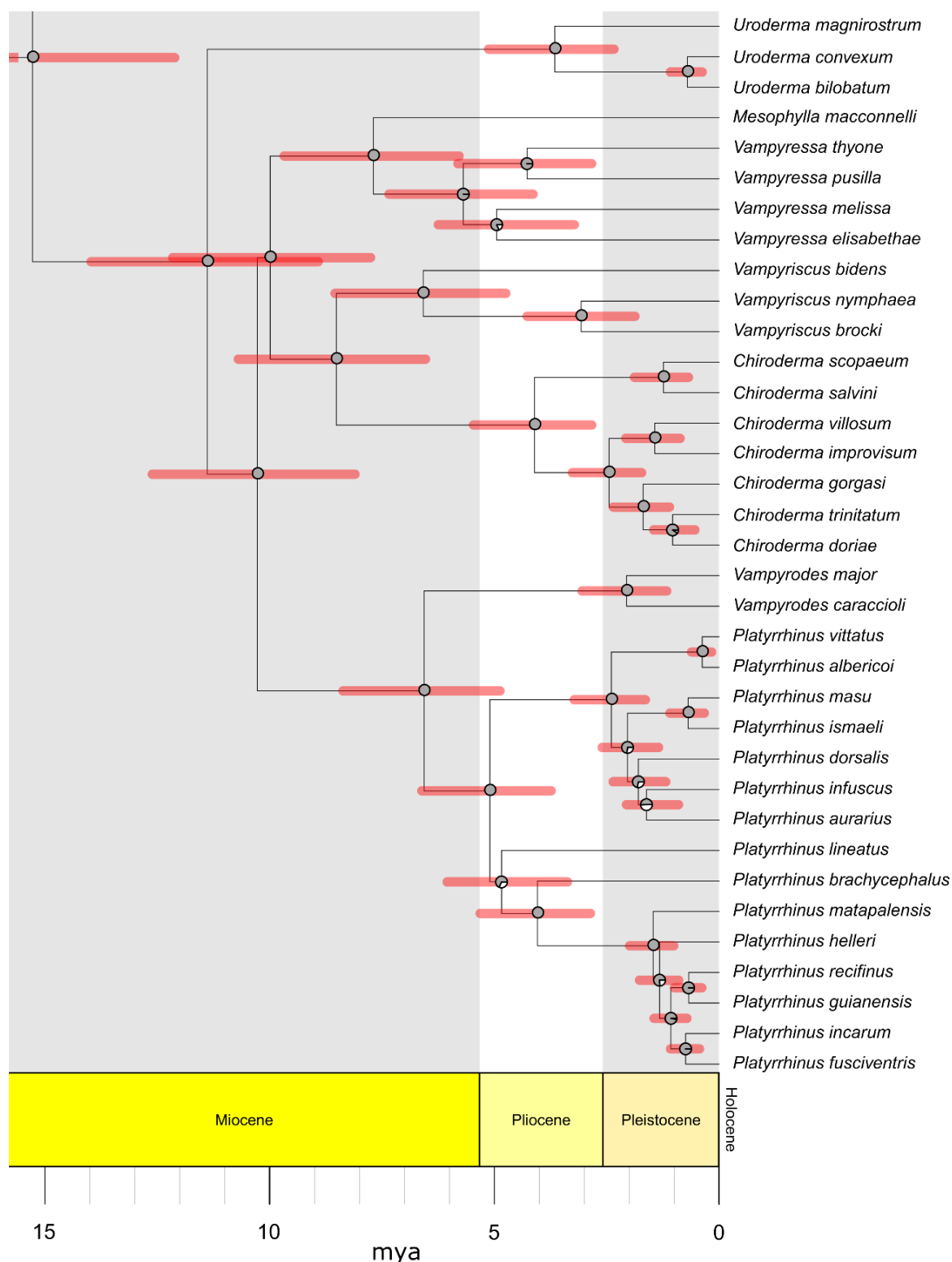
sister to *Chiroderma* + *Vampyriscus* with high support (PP = 1.0), and this arrangement is corroborated by morphology and previous molecular phylogenies (Porter & Baker, 2004; Tavares, 2008; Dávalos *et al.*, 2012; Rojas *et al.*, 2016; Tavares *et al.*, 2018).



**Figure 1.** Maximum-likelihood phylogeny of subtribe Vampyressina and outgroups (log-likelihood = -24,723). Outgroup taxa are shown in gray font. Pie charts at the nodes represent proportions of the ultrafast bootstrap (UFBoot) approximation (full gray = 100%).

Recovered divergence times were within the intervals reported by previous authors (Teeling *et al.*, 2013; Dumont *et al.*, 2014; Rojas *et al.*, 2016; Amador *et al.*, 2018; Tavares *et al.*, 2018). The most recent common ancestor of Vampyressina was dated to the middle/late

Miocene (12.4 Ma, 95% highest probability density interval, or HPD 8.9–14 Ma) (Fig. 2). Diversification among extant members of Vampyressina genera ranged between 2.0 Ma (HPD 1.2–3.0) in *Vampyrodes* and 6.6 Ma (HPD 4.7–8.5) in *Vampyriscus* (Table 3). Between pairs of sister species, the oldest divergence time was recovered for *Vampyressa elisabethae* + *V. melissa* (4.9 Ma, HPD 3.2–6.2 Ma), and the youngest clade was *Platyrrhinus albericoi* + *P. vittatus* (0.38 Ma, HPD 0.2–0.6 Ma).



**Figure 2.** Time-calibrated Bayesian phylogeny of subtribe Vampyressina. Maximum Clade Credibility (MCC) tree summarizing 15,002 molecular phylogenies (log-likelihood = -24,778 ± 9.07). Pie charts at the nodes represent the posterior probability (PP). Bars at the nodes represent the 95% highest probability density (HPD) of node ages. Geologic Epochs are colored according to the International Chronostratigraphic Chart. mya: million years ago.

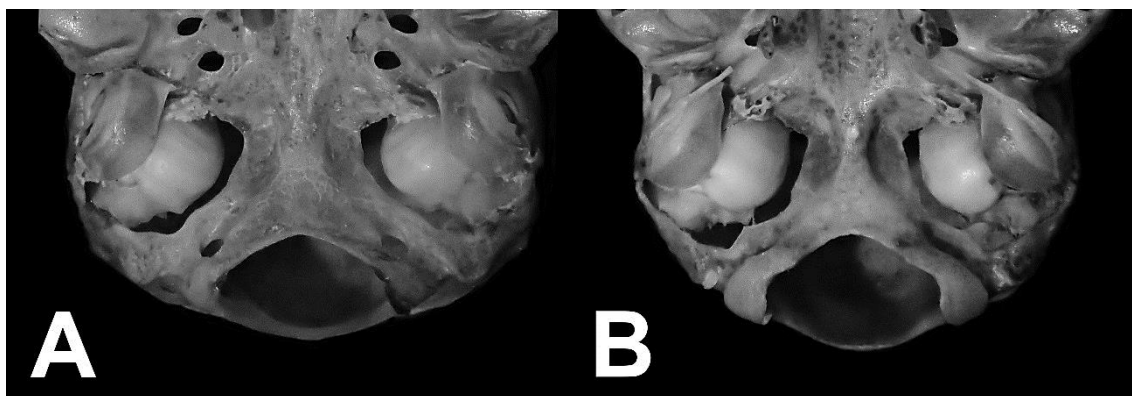


**Table 3.** Divergence times (Mya) of the main clades of Vampyressina. HPD: highest probability density interval.

| Node                                                                           | Mean | 95% HPD    |
|--------------------------------------------------------------------------------|------|------------|
| crown Vampyressina                                                             | 11.4 | [8.9–14.0] |
| Vampyressina (except <i>Uroderma</i> )                                         | 10.3 | [8.1–12.6] |
| <i>Chiroderma</i> + <i>Mesophylla</i> + <i>Vampyressa</i> + <i>Vampyriscus</i> | 10.0 | [7.7–12.1] |
| <i>Chiroderma</i> + <i>Vampyriscus</i>                                         | 8.5  | [6.5–10.7] |
| <i>Mesophylla</i> + <i>Vampyressa</i>                                          | 7.7  | [5.8–9.7]  |
| <i>Platyrrhinus</i> + <i>Vampyrodes</i>                                        | 6.6  | [4.9–8.4]  |
| <i>Vampyriscus</i>                                                             | 6.6  | [4.7–8.5]  |
| <i>Vampyressa</i>                                                              | 5.7  | [4.1–7.3]  |
| <i>Platyrrhinus</i>                                                            | 5.1  | [3.7–6.6]  |
| <i>Chiroderma</i>                                                              | 4.1  | [2.8–5.5]  |
| <i>Uroderma</i>                                                                | 3.6  | [2.3–5.1]  |
| <i>Vampyrodes</i>                                                              | 2.0  | [1.2–3.0]  |

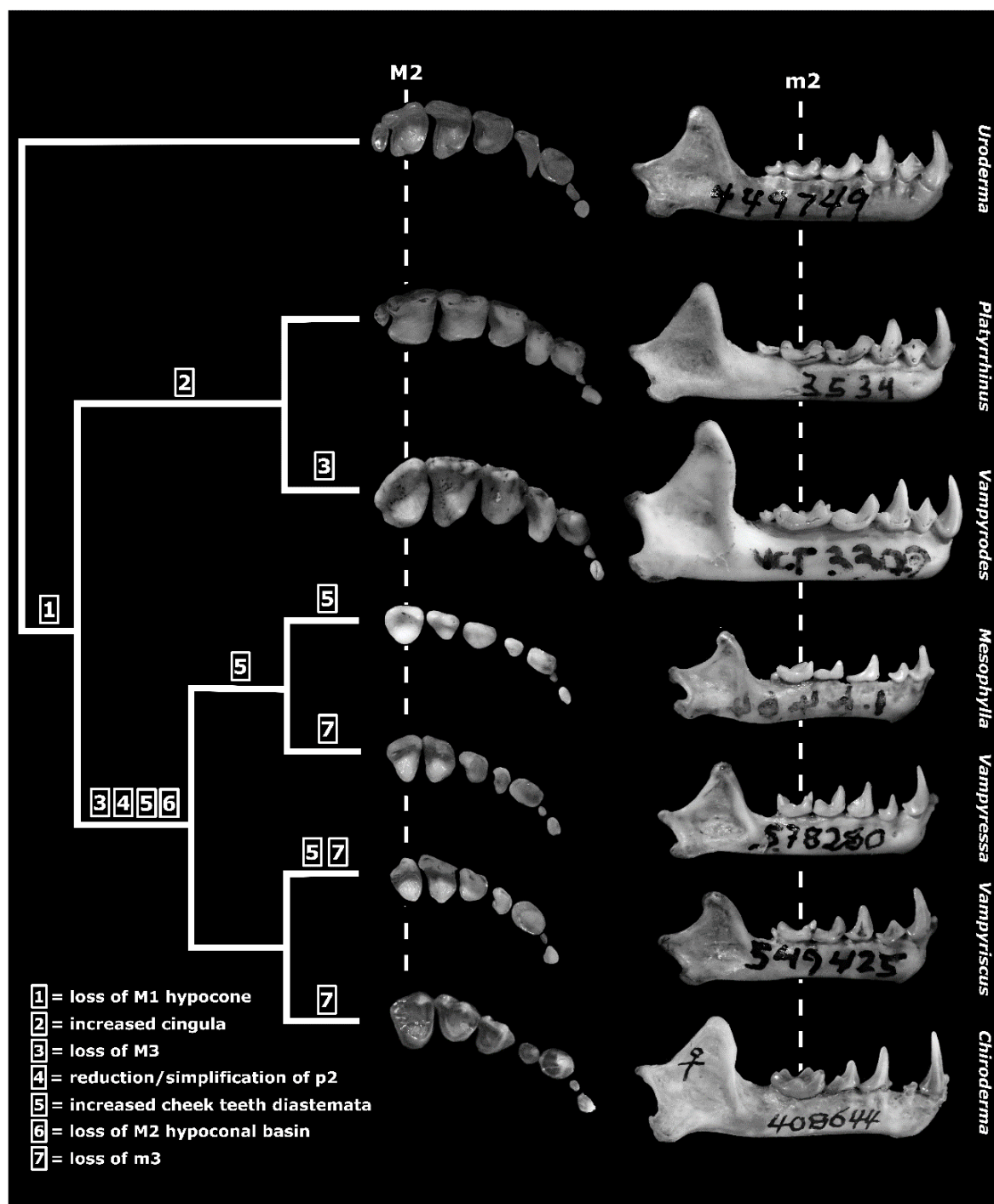
#### MORPHOLOGICAL EVOLUTION

Subtribe Vampyressina is supported in this study by six unambiguous morphological synapomorphies: the presence of a dorsal stripe (character 5) (absent in *Mesophylla* + *Vampyressa* clade); shallow basisphenoid pits (23) (deep in *Mesophylla* + *Vampyressa* clade) (Fig. 3); a first upper premolar (P3) transversally aligned in relation to tooth axis (36) (except in *Mesophylla* and some *Chiroderma*) (Fig. 4); presence of a diastema between P3 and second upper premolar (P4) (38) (absent in *Vampyrodes* and some *Platyrrhinus*) (Fig. 4); absence of metaconid in first lower molar (m1) (65); enlarged fundic caecum (bag-like of tube-like) (79). Additionally, two ambiguous characters support the clade: presence of a bicolored noseleaf (9), and first upper molar (M1) with roughly the same occlusal area of second upper molar (M2) (46) (Fig. 4). This study is the first to propose that shallow basisphenoid pits, transversally aligned P3, M1 subequal in size to M2, and an enlarged fundic caecum are synapomorphic characters of Vampyressina. The other derived characters in Vampyressina were already reported by previous authors (Wetterer *et al.*, 2000; Dávalos *et al.*, 2012; Cirranello *et al.*, 2016).



**Figure 3.** Depth of the basisphenoid pits in (A) *Chiroderma trinitatum* (ROM 109026); (B) *Vampyressa thyone* (USNM 578280).

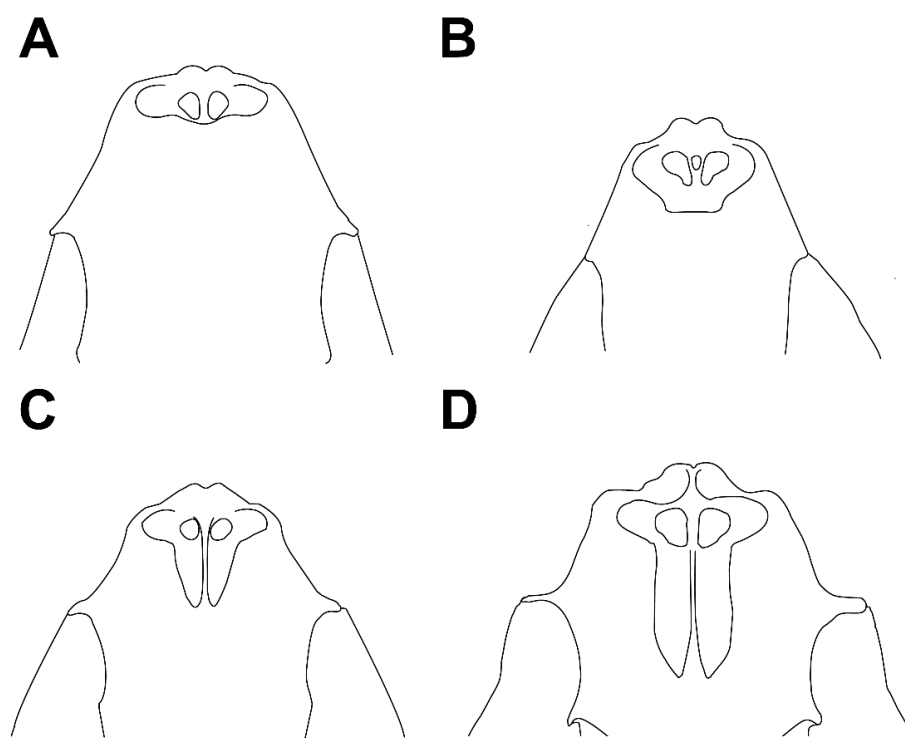
We could not confirm if the cochlear, postcranial, muscular, and gastrointestinal characters reported by Dávalos et al. (2012) and Cirranello et al. (2016) as diagnostic for the subtribe were valid. The free labial edge of horseshoe, considered a synapomorphy by Cirranello et al. (2016), was not treated as such in this study. Although every analyzed species of Vampyressina have a free, flaplike, inferior border of the horseshoe, the same state was observed for *Ectophylla* (subtribe Ectophyllina) both species of *Artibeus* analyzed (Artibeina), and for *Ametrida* and *Stenoderma* (Stenodermatina). Likewise, presence of interramal vibrissae, considered absent in Vampyressina by Cirranello et al. (2016), is known to occur in some species of the subtribe, e.g. *Chiroderma villosum*, *Platyrrhinus lineatus*, *Vampyrodes caraccioli* (Wetterer et al., 2000; Velazco, 2005; Tavares, 2008).



**Figure 4.** Main changes in upper and lower dentition during the evolution of Vampyressina. The right upper teeth and lower mandible are shown. Molars are symbolized by  $Mn$  and  $mn$ , referring to the  $n$ th tooth of the upper and lower tooth row, respectively. Represented teeth and mandible belong to the following species (top to bottom): *Uroderma convexum* (USNM 449749), *Platyrrhinus aurarius* (UFMG 3534), *Vampyrodes caraccioli* (UFMG[VCT] 3300), *Mesophylla macconnelli* (BMNH 1.6.4.64), *Vampyressa thyone* (USNM 578280), *Vampyriscus brocki* (USNM 549425), *Chiroderma villosum* (USNM 408644).

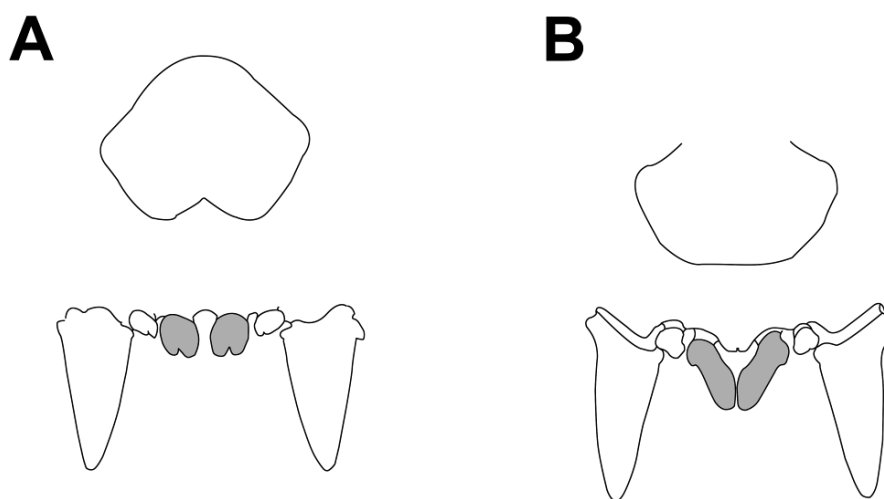
Tavares (2008: 310) listed two morphological characters supporting the monophyly of Vampyressina: a quadrate first lower molar with narrowed anterior portion and I1s touching each other from roughly the midpoint to the tips. The former character could not be confirmed in our study, and the latter could be a synapomorphy for the Vampyressina clade containing every genus except *Uroderma*, and not a synapomorphy of the subtribe.

Four synapomorphies support the clade containing the remaining genera of Vampyressina, to the exclusion of *Uroderma*: the presence of a nasal notch (character 16) (Fig. 5); the orientation of the cusps of the left and right upper inner incisors (I1) converging medially (32) (Fig. 6); the presence of a labial cingulum in P4 (39); and the absence of an hypocone in M1 (42) (Fig. 4). The nasal notch is correlated to a tendency to the shortening of the nasal bone in the clade (Tavares, 2008, character 112), and may be incipient, moderately or well-pronounced, reaching its maximum posterior extension in *Chiroderma* species, which have an extremely shortened nasal bone (Fig. 5). Every analyzed species of the clade has the cusps of I1 converging medially, and in some taxa the teeth do not touch (e.g. *Mesophylla*, *Vampyressa*).



**Figure 5.** Relative length of nasals and nasal notch, in (A) *Uroderma magnirostrum* (USNM 549420); (B) *Vampyressa thyone* (USNM 560603); (C) *Chiroderma trinitatum* (AMNH 210810); (D) *Chiroderma villosum* (AMNH 235314).

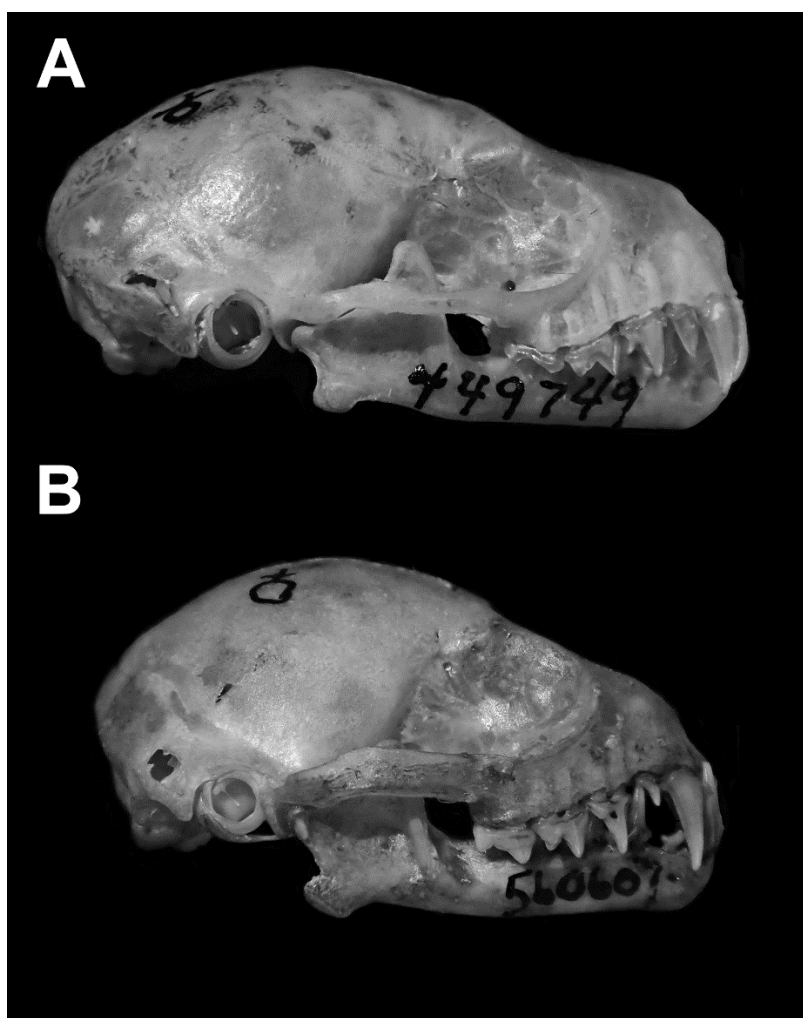
Within Vampyressina, the clade containing *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa* and *Vampyriscus* was supported by 10 craniodental characters: presence of a medial accessory foramen, visible between the incisive foramina (lost in some species of *Chiroderma* and *Vampyriscus*) (character 22); presence of a lateral gap between occluded teeth (27) (Fig. 7); absence of a hypocone basin in M2 (48) (Fig. 4); loss of the third upper molar (M3) (49) (Fig. 4); first lower premolar (p2) mesiodistally longer than higher (53) (Fig. 4); diastema between p2 and second lower premolar (p4) (58) (Fig. 4); protoconid of p2 mesially displaced (59) (Fig. 4); m1 subequal to p4 in mesiodistal length (63); loss of m1 entoconid (66). When analyzed together, the characters supporting this clade suggest a tendency of reduction of the postcanine dentition, reduction and simplification of m1, and increased diastemata. To these anatomical features present in different degrees in the genera *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa* and *Vampyriscus*, we give the name “Vampyressina Anatomical Complex”. Besides these morphological traits, every species of the clade has low diploid numbers, which ranges from  $2n = 26$  in *Chiroderma*, *Vampyriscus bidens*, and *V. nymphaea* to  $2n = 14$  in *Vampyressa melissa*.



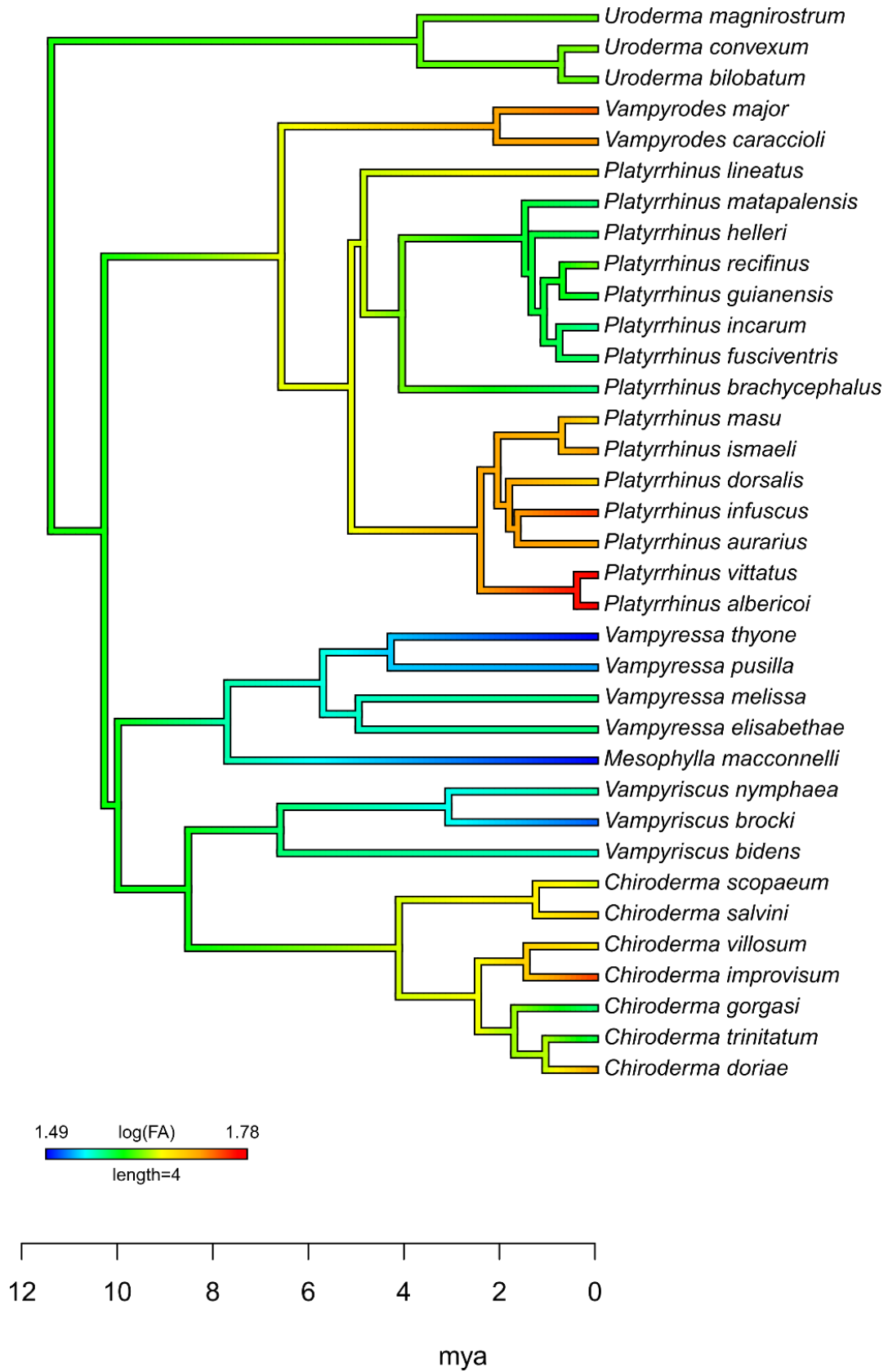
**Figure 6.** Orientation of the cusps of the inner upper incisors (light gray) in (A) *Uroderma magnirostrum* (USNM 549420); (B) *Chiroderma salvini* (USNM 565812).

Forearm length had a strong phylogenetic signal (Blomberg’s  $K = 0.88$ ,  $P = 0.001$ ), and according to the analysis the estimated ancestral forearm length of the most recent common ancestor of Vampyressina was approximately 41 mm. Considering the forearm length as proxy for the overall size of the animal, there are three evident phylogenetic patterns in Vampyressina size evolution (Figure 8): (1) the maintenance of the ancestral size in the *Uroderma* lineage and

in the most recent common ancestor of the (*Chiroderma* + *Mesophylla* + *Platyrrhinus* + *Vampyressa* + *Vampyriscus* + *Vampyrodes*) clade; (2) a marked size increase in the (*Platyrrhinus* + *Vampyrodes*) lineage, reaching maximum size in the Andean clade of *Platyrrhinus*, with subsequent reduction in size in the *Platyrrhinus* clade defined by the most recent common ancestor of *Platyrrhinus brachycephalus* and *P. incarum*; (3) a size-reduction tendency in the (*Chiroderma* + *Mesophylla* + *Vampyressa* + *Vampyriscus*) clade, with several independent size-reduction events. In genus *Chiroderma*, however, there is a subsequent increase in size, reaching its maximum in the insular species *Chiroderma improvisum*, and two events of marked size-reduction, in *C. gorgasi* and *C. trinitatum* (Fig. 8).



**Figure 7.** Lateral view of skull and mandible in occlusion in (A) *Uroderma convexum* (USNM 449749); (B) *Chiroderma villosum* (USNM 560607).



**Figure 8.** Maximum-likelihood-based reconstruction of the forearm length in Vampyressina bats. log(FA): log-transformed forearm length; mya: million years ago.

## BIOGEOGRAPHICAL INFERENCES

The BAYAREALIKE+J was selected as the best-fit biogeographical model among the six tested (Table 4). This model assumes that no vicariance occurs during cladogenesis, so an ancestral species occurring in area AB cannot have the daughter lineages occurring in areas A and B, respectively (Fig. 9). From 200 stochastic maps, the most frequent process involved in range inheritance in Vampyressina phylogeny was the founder-event dispersal, i.e. dispersal with cladogenesis, which accounted for 49.4% of the events (Fig. 9). Anagenetic range-expansion dispersals, i.e. dispersal without cladogenesis, were responsible for 25% of the events, and cladogenetic range-copying within the same large area accounted for 25.5% of the events. We use the term “range copying in the same area” instead of “speciation in sympatry” because the defined biogeographic areas are very large, impeding to state confidently that cladogenesis occurred in sympatry. Anagenetic dispersal was more frequent from Central America to the Amazonia and the Guianas Shield while cladogenetic dispersal (founder event) was most common from the Amazonia and Guianas Shield to Central America.

Table 4. Biogeographical models fitted in the Vampyressina phylogeny (best-fit model in bold). DEC: Dispersal–Extinction–Cladogenesis analysis; DIVALIKE: likelihood-based Dispersal–Vicariance analysis, BAYAREA: likelihood-based BayArea model, that considers that no range evolution occurs at cladogenesis; “+ J”: parameter that allows for cladogenetic dispersal; Ln L: log-likelihood; AIC: Akaike Information Criterion; *d*: rate of range expansion (anagenetic); *e*: rate of range loss; *j*: relative per-event weight jump-dispersal (cladogenetic).

| Model                | Ln L          | AIC           | Akaike weight            | <i>d</i>     | <i>e</i>                     | <i>j</i>     |
|----------------------|---------------|---------------|--------------------------|--------------|------------------------------|--------------|
| DEC                  | -107.82       | 219.63        | 0.621 x 10 <sup>-9</sup> | 0.061        | 0.014                        | 0            |
| DEC+J                | -93.89        | 193.78        | 0.225                    | 0.037        | 0.1 x 10 <sup>-11</sup>      | 0.286        |
| DIVALIKE             | -106.59       | 217.18        | 0.211 x 10 <sup>-8</sup> | 0.067        | 0.1 x 10 <sup>-11</sup>      | 0            |
| DIVALIKE+J           | -96.59        | 199.18        | 0.017                    | 0.043        | 0.1 x 10 <sup>-11</sup>      | 0.182        |
| BAYAREALIKE          | -116.50       | 237.00        | 0.1 x 10 <sup>-11</sup>  | 0.080        | 0.23                         | 0            |
| <b>BAYAREALIKE+J</b> | <b>-92.84</b> | <b>191.69</b> | <b>0.727</b>             | <b>0.019</b> | <b>0.1 x 10<sup>-6</sup></b> | <b>0.212</b> |

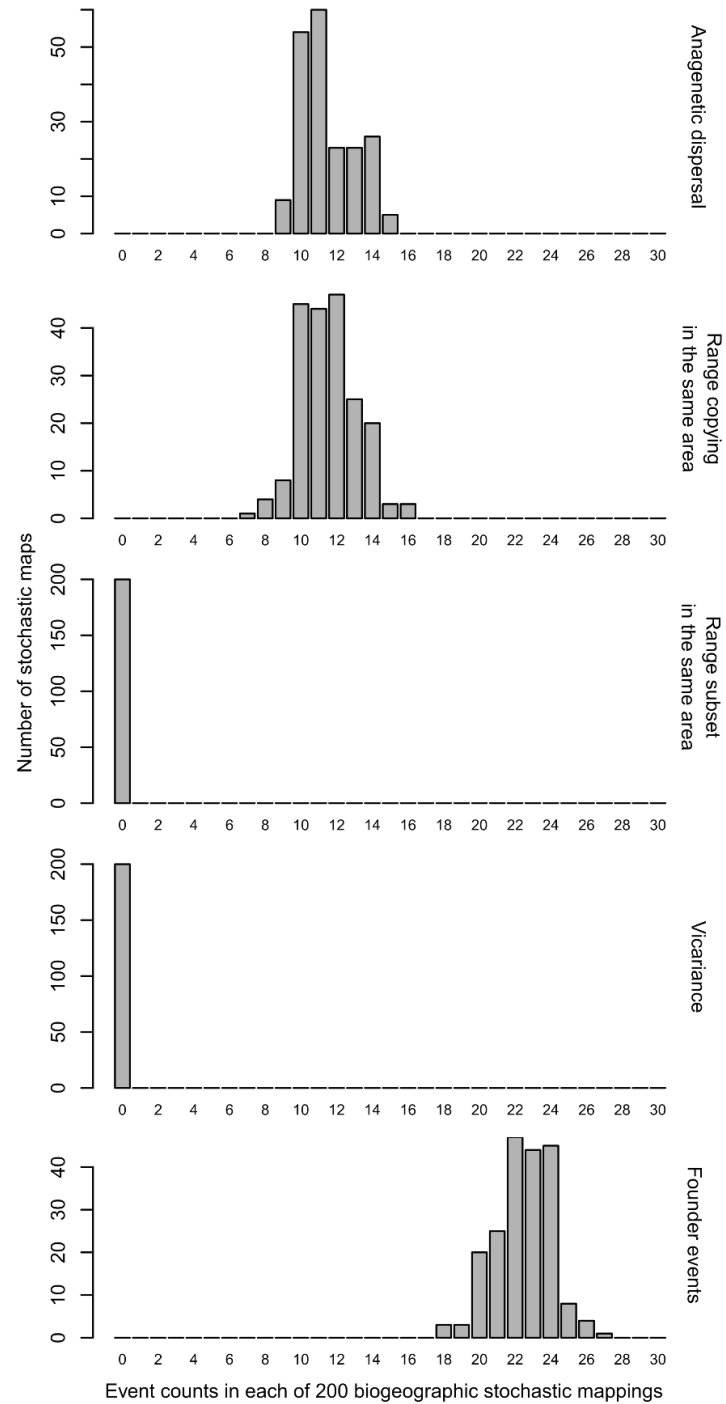


The ancestral area of Vampyressina, as inferred by the BAYAREALIKE+J model, is in the cis-Andean portion of South America (Fig. 10), corroborating the previous analysis of Rojas et al. (2016) but disagreeing with Tavares et al. (2018), who suggested Mesoamerica (Mexico + Central America) as the original area of Vampyressina. The origins of genera *Uroderma* and *Vampyrodes*, of the *Platyrrhinus* + *Vampyrodes* clade, and of the clade containing every Vampyressina genus except *Uroderma*, were also in cis-Andean South America, in a large area encompassing the Amazon basin, the Guianas shield, and the Brazilian shield (Fig. 10).

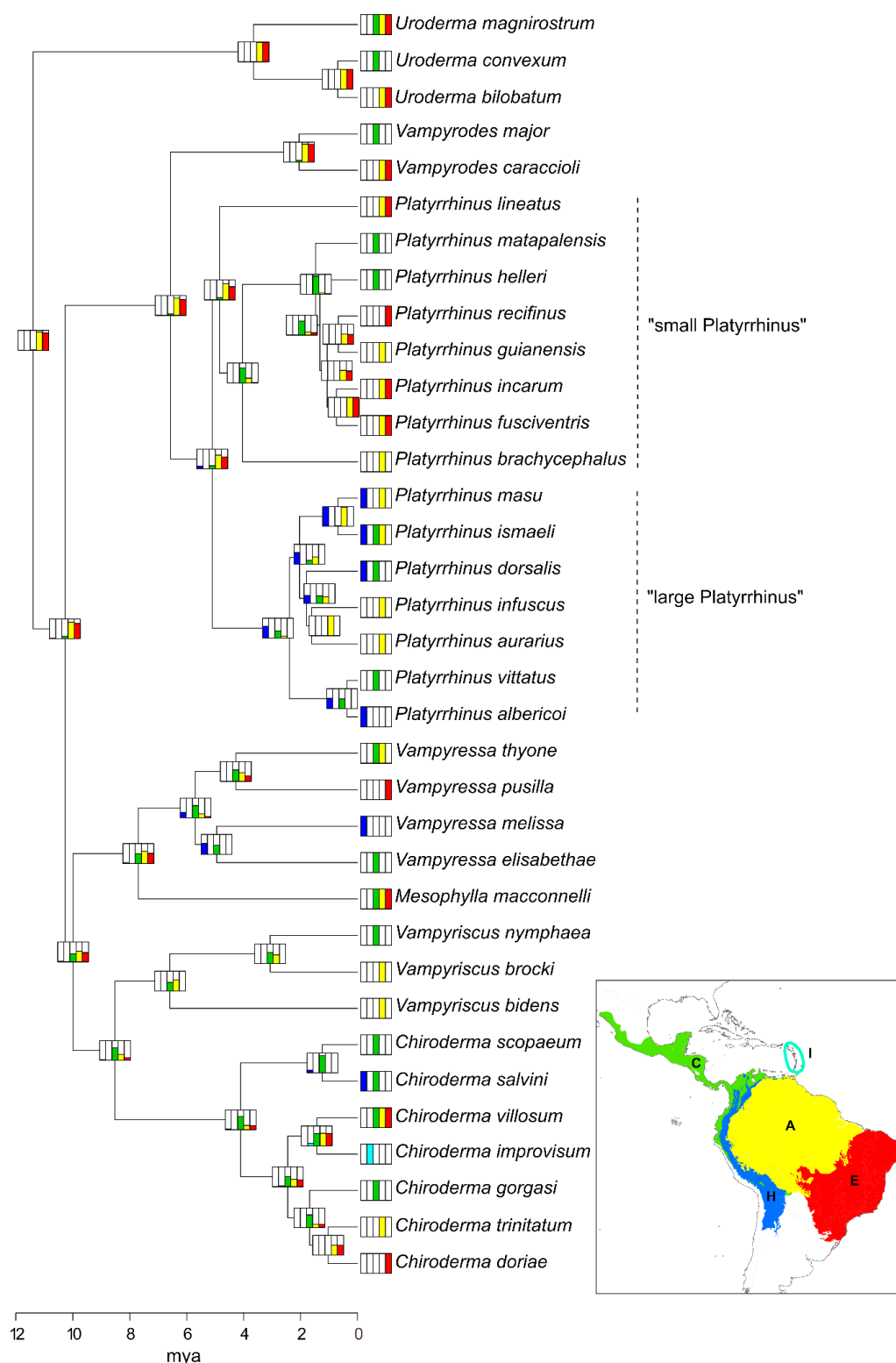
Our recovered ancestral area for *Platyrrhinus* does not disagree with Velazco and Patterson (2008), who suggested that the genus originated in the Brazilian shield with subsequent dispersal to the Amazonia and Andes. Within *Platyrrhinus*, the small-species clade, i.e. the one containing the most recent common ancestor of *P. brachycephalus* and *P. incarum*, originated in trans-Andean tropical America and the cis-Andean species arrived there via dispersal events (Fig. 10). Corroborating Velazco and Patterson (2008), the large-species clade of *Platyrrhinus* originated in the Andean region and some lineages dispersed to Central America and to the Amazonia and the Guianas shield.

An ambiguous ancestral area was recovered for the clade containing *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus*. The most recent common ancestor of the *Chiroderma* + *Vampyriscus* clade is assumed to have originated in trans-Andean tropical America. The Amazonia and Guianas shield of South America is the probable place of origin of genera *Mesophylla* and *Vampyriscus* and Central America is recovered as the ancestral area of both *Chiroderma* and *Vampyressa*.

A probable case of colonization of the Andes from Central America by the *Chiroderma salvini* + *C. scopaeum* lineage was recovered, as the clade had the putative ancestral area in Central America and the current distribution of *C. salvini* encompasses Central American highlands and both slopes of the Andes cordillera in South America. An inverse pattern, with Andean origin and subsequent colonization of Central America, is evidenced in the *Vampyressa elisabethae* + *V. melissa* clade. The suggested biogeographical history is that the clade originated in the Andes, and while *V. melissa* remains a species confined to the montane forests of the Andes, *V. elisabethae* is only known from mountainous areas in Panamá.



**Figure 9.** Frequency of events in each of the 200 biogeographic stochastic mappings in the *Vampyressina* phylogeny, under a BAYAREALIKE+J biogeographic model. Due to the large extension of the areas considered, we use the term “range copying in the same area” instead of “speciation in sympatry”, following Rojas et al. (2016). The vicariance and range-subset sympatric speciation are not free parameters in the BAYAREALIKE models.



**Figure 10.** Biogeographic range evolution in Vampyressina. Bars at the nodes represent the marginal Maximum-Likelihood probabilities for estimated ancestral areas based on the selected biogeographic model, BAYAREALIKE+J. Inset map shows the biogeographic areas defined in this study. C: Mexico, Central America, and trans-Andean South America, H: Andean highlands, A: Amazonia and Guianas Shield, E: Brazilian shield, I: Lesser Antilles, mya; milion years ago.

## DISCUSSION

### BIOGEOGRAPHICAL PATTERNS AND MORPHOLOGICAL EVOLUTION

Geographical range evolution in Vampyressina indicates that the three main clades, i.e. the *Uroderma* clade, the (*Platyrrhinus* + *Vampyrodes*) clade, and the (*Chiroderma* + *Mesophylla* + *Vampyressa* + *Vampyriscus*) clade, diverged from each other in a relatively short space of time and within the same large area, the cis-Andean South America. Although the large dimension of the delimited areas precludes to state confidently that the ancestors of these clades occurred in sympatry, the current distribution of the seven genera suggests that this distributional pattern is plausible. Compared to the subtribe Stenodermatina, a clade where most extant genera are allopatric, in Vampyressina sympatry is the commonest pattern (Gardner, 2008). Moreover, the origin of every genera, except *Chiroderma* and *Vampyressa*, was also estimated to be in cis-Andean South America, in an area encompassing the Amazonian basin, the Guianas shield, and the Brazilian shield. Under the assumption that the basal members of the three main lineages of Vampyressina were ecologically similar, due to shared traits from a recent common ancestor, competition could have driven the ecomorphological differentiation observed among the extant taxa (Cooper, Rodríguez, & Purvis, 2008; Losos, 2008).

When the three lineages are compared morphologically, three distinct patterns arise, supporting the hypothesis of an early ecomorphological differentiation. The *Uroderma* lineage has retained several primitive characters for the craniodental traits analyzed, such as the presence of a more round dental arcade, parallel and bilobed I1, absence of a nasal notch, presence of a well-developed hypocone on M1, persistence of M3 and m3, and a body size similar to the most recent common ancestor of Vampyressina (Fig. 4). The (*Platyrrhinus* + *Vampyrodes*) lineage is characterized by an early increase in size (and subsequent reduction in the “small *Platyrrhinus*” clade), by possessing a more robust dentition, and also by the presence of derived traits that are shared with its sister-group, such as the presence of a nasal notch, a medially-convergent I1, and the loss of the hypocone in M1 (Figs. 4, 8).

The most derived clade, for the morphological characters examined here, is (*Chiroderma* + *Mesophylla* + *Vampyressa* + *Vampyriscus*). Based on the estimated divergence times, it may be assumed that the acquisition of a “Vampyressina Anatomical Complex” present in different degrees in the clade, occurred in a relatively short space of time. Compared to the other two lineages, this clade went through several instances of size-reduction, and its species are, on average, smaller than the species of *Platyrrhinus*, *Uroderma* and *Vampyrodes*. There is

a tendency of reduction in the number of teeth within this lineage, and every species lack a M3 and only three taxa, *Mesophylla macconnelli*, *Vampyressa melissa*, and *Vampyriscus bidens*, retained a small, peg-like, m3 (Fig. 4). Moreover, *V. bidens*, with a single pair of lower incisors, is a rare case of reduction in the number of incisors in Stenodermatinae. Besides reduction in the number of teeth, diastemata between cheek teeth is also an evident characteristic of this group. Every species has a diastema between p2 and p4 in the mandible, and P3 and P4 in the maxilla. Species of *Vampyressa* and *Vampyriscus* have the P4 separated from P3 and M1, and *Mesophylla macconnelli* has small diastemata between every upper and lower cheek tooth, except between m2 and the peg-like m3 (Fig. 4) (Tavares, 2008). Another exclusive feature of this lineage is the presence of a lateral gap when skull and mandible are in occlusion (Fig. 7).

Although studies have described the morphological traits associated with frugivory in Stenodermatinae bats (Freeman, 1988; Dumont, 1999, 2003) and the characteristics related to granivory in *Chiroderma* (Nogueira *et al.*, 2005), to date no ecomorphological analysis attempted to explain the craniodontal differences among the other Vampyressina genera. The increased number of spaces between the premolars and molars of *Mesophylla macconnelli*, for example, may be an indicative that this species consumes soft foods or even nectar/pollen, as has already been suggested (Freeman, 1988; Simmons & Voss, 1998). Likewise, the stout dentition of the canopy-foraging *Vampyrodes* may indicate that species of this genus consume harder fruits than the smaller Vampyressina.

#### FIGS, FOLIAGE, AND BODY SIZE

Our inferences on body size evolution in Vampyressina shows phylogenetic clustering, which may indicate that this early divergence in size in the group, allied to the changes in craniodontal morphology, is related to resource partitioning. Some studies have suggested the existence of fruit size-related resource partitioning among Neotropical fig-eating bats, with large bats eating large-fruited figs and small bats eating small-fruited figs preferentially (Bonaccorso, 1979; Kalko *et al.*, 1996; Wendeln, Runkle, & Kalko, 2000). The *Chiroderma* lineage has an apparently aberrant pattern in the clade containing the smallest Vampyressina species, as this genus is characterized by increased body size (Fig. 8). Secondary evolution of a large size in *Chiroderma* may be explained by the fact that this lineage evolved a granivorous diet, specializing in consuming the seeds of figs (Nogueira & Peracchi, 2003). Studies report that *Chiroderma villosum* consumes significant amounts of both small and large figs, focusing on

species that have more seeds per fruit, and on the ones that have seeds surrounded by a gelatinous coating, regardless of the fruit size (Wendeln *et al.*, 2000; Wagner *et al.*, 2015). Another event that would have enabled the *Chiroderma* lineage to increase in size is the early colonization of trans-Andean America by the ancestral of the genus (Fig. 10).

Besides size, another physical characteristic of figs that may influence resource partitioning among Vampyressina bats is fruit hardness. Although fruits of *Ficus* are considered to be generally harder than fruits of *Piper* or *Solanum*, there is a wide variation of hardness in figs, and canopy figs can be several times harder than understory species (Dumont, 1999, 2003; Aguirre *et al.*, 2003). Craniodental traits associated with durophagy, such as a conspicuous masseteric fossa, thick zygomatic arches, prominent angular process, and robust premolars and molars, are present in two genera, the granivorous *Chiroderma* and the frugivorous *Vampyrodes*, both of which are known to forage more frequently on the canopy (Bonaccorso, 1979; Charles-Dominique & Cockle, 2001; Kalko & Handley Jr., 2001).

Availability of diurnal roosts may also be an important resource for which Vampyressina bats compete intra and interspecifically (Kunz & McCracken, 1996; Chaverri & Kunz, 2010). The type of shelter used by the species seem to be loosely correlated with both the individual size and the size of the roosting group, which reinforces the hypothesis of size-related resource partitioning in the clade (Chaverri & Kunz, 2010; Garbino & Tavares, 2018a). Most species of Vampyressina roost in foliage, and the predominant habit of cavity-roosting has secondarily evolved just twice in the clade, in the large-species of *Platyrrhinus* and at least in one species of *Chiroderma*, *C. villosum* (Handley, 1976; Garbino & Tavares, 2018a). Although some small *Platyrrhinus*, such as *P. lineatus*, may occasionally use cavities as roost, the number of records of the species using foliage roosts indicate that this is the favored type (Garbino & Tavares, 2018). Among foliage-roosting species, medium-sized bats of genus *Uroderma* commonly use tents made on large leaves of palms, and group size varies significantly, from 1 to 56 bats (Barbour, 1932; Timm, 1987; Timm & Lewis, 1991; Garbino, Rezende, & Tavares, 2018). The smaller species of genera *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus* also roost in tents or unmodified foliage. Although usually sheltering under relatively small leaves of aroids or young palms, the leaves used as shelter by these three genera may be as large as the ones used by *Uroderma*, but group size never exceeds 8 individuals (Koepcke, 1984; Simmons & Voss, 1998; Zortéa & Brito, 2000; Rodríguez-Herrera & Tschapka, 2005). The large bats of genus *Vampyrodes* roost exclusively in unmodified foliage but do not use palm leaves, generally roosting in small groups (1–4 bats) on canopies (Husson,

1954; Goodwin & Greenhall, 1961; Morrison, 1980). These patterns suggest the existence of phylogenetic and ecological constraints on group size among the genera of Vampyressina.

One way to further investigate whether competition has structured the extant communities of Vampyressina would be to verify if the species in a community show phylogenetic overdispersal, that is, if the species composing the assemblage are more distantly related to each other than expected by chance (Webb *et al.*, 2002; Cooper *et al.*, 2008). Another, less precise, way is to use taxonomy as a proxy for phylogeny. Using this logic, if Vampyressina communities are overdispersed phylogenetically, fewer species per genus are expected to be found in an assemblage. As future directions, either of these two approaches, a phylogenetic or taxonomic one, would shed light on the evolution of this group.

## TAXONOMIC IMPLICATIONS

Based on the biogeographical, ecological, and morphological data presented, we propose a genus-level classification of Vampyressina that divides *Vampyriscus* in two subgenera and *Vampyressa* in three subgenera, two of which are described here. Even though some taxa, such as *Vampyressa elisabethae* and *Vampyriscus bidens*, are very morphologically distinct from its closest relatives, we chose not to recognize new genera in order to maintain stability, avoiding unnecessary changes in the species binomials (Voss *et al.*, 2014; Garbino, 2015; Teta, 2018).

### FAMILY PHYLLOSTOMIDAE GRAY, 1825

### SUBFAMILY STENODERMATINAE GERVAIS, 1856

### TRIBE STENODERMATINI GERVAIS, 1856

### SUBTRIBE VAMPYRESSINA BAKER ET AL., 2016

*Type genus: Vampyressa* Thomas, 1900.

*Contents:* Seven genera and five subgenera. Comparisons among the genera provided in Table 5.

*Diagnosis:* Small to large bats (forearm length 29.5–63 mm, weight 5–56 g) with two pairs of facial stripes (may be faint or lacking in *Chiroderma villosum* and *Mesophylla macconnelli*), and a dorsal stripe (lost in species of *Mesophylla* and *Vampyressa*). Labial edge of horseshoe is

free from the lower lip. Basisphenoid pits are shallow in most taxa, with the exceptions of *Mesophylla* and *Vampyressa*. The dental formula is  $I \ 2/1-2 \ C \ 1/1 \ P \ 2/2 \ M \ 2-3/2-3 \ (x2) = 26-32$ . The first upper premolar (P3) is transversally aligned in relation to the main axis of upper toothrow. There is a diastema between P3 and the second upper premolar (P4) (except in *Vampyrodes*). The metaconid of the first lower molar (m1) is absent. The first upper molar (M1) has roughly the same occlusal area of the second upper molar (M2) (e.g., *Platyrrhinus*, *Vampyrodes*) or M1 with smaller occlusal area than M2 (e.g., *Chiroderma*, *Mesophylla*). Presence of a frontal or a lateral gap when skull and mandible are in occlusion (Table 5). Enlarged fundic caecum in stomach.

*Remarks:* Owen (1987) in his “Linnean Classification” section, classified the genera of Vampyressina as we recognize here as pertaining to the subtribes Artibeini (*Uroderma*), Chirodermini (*Chiroderma*, *Platyrrhinus* and *Vampyrodes*), Mesophyllatini (*Mesophylla* and *Vampyriscus nymphaea*), Vampyressatini (*Vampyressa pusilla*, *Vampyriscus brocki*, and *V. bidens*), and the species *Vampyressa melissa* would belong to an unnamed subtribe and genus. Ferrarezi and Gimenez, (1996) used the name Vampyressini, but did not specify the contents of the group. The first study to use the name Vampyressina with the content as defined here was the molecular phylogeny of Baker et al. (2003). However, as stated by other authors (Wetterer et al., 2000; Arroyo-Cabrales, 2008b,a; Baker et al., 2016) none of these previously proposed names are available because there was no formal diagnosis and type genus selection accompanying the new name proposition.

As noted by Baker et al. (2016), Vampyressina is characterized by possessing several taxa with highly rearranged karyotypes. In the subtribe, the diploid number ranges from  $2n = 44$ , in *Uroderma davisii*, to  $2n = 14$ , in *Vampyressa melissa* (Baker & Lopez, 1970; Gardner, 1977; Baker, 1979; Varella-Garcia, M.; Morielle-Versute, E. & Taddei, 1989; Gomes et al., 2016). The sex chromosomes vary between the neo-XY system, found in *Chiroderma*, *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyrodes*, and *Vampyriscus*, and the  $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2Y$  system of *Mesophylla* and *Vampyressa*, where the Y chromosome is translocated to the autosomes (Gomes et al., 2016).



Table 5. Qualitative comparisons among the seven Vampyressina genera.

|                     | <b>Dorsal stripe</b> | <b>Uropatagium<sup>a</sup></b> | <b>Skull profile</b> | <b>Frontal gap<sup>b</sup></b> | <b>Lateral gap<sup>c</sup></b> | <b>M3 presence</b> | <b>m3 presence</b> |
|---------------------|----------------------|--------------------------------|----------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------|--------------------|
| <i>Chiroderma</i>   | present              | long                           | straight             | variable                       | present                        | absent             | absent             |
| <i>Vampyriscus</i>  | present              | long                           | concave              | absent                         | present                        | absent             | variable           |
| <i>Vampyressa</i>   | absent               | short                          | convex/straight      | variable                       | present                        | absent             | variable           |
| <i>Mesophylla</i>   | absent               | short                          | straight             | absent                         | present                        | absent             | present            |
| <i>Platyrrhinus</i> | present              | short                          | straight             | present                        | absent                         | present            | present            |
| <i>Vampyrodes</i>   | present              | short                          | straight             | present                        | absent                         | absent             | present            |
| <i>Uroderma</i>     | present              | long                           | convex/straight      | present                        | absent                         | present            | present            |

<sup>a</sup> short = medial portion of uropatagium ends at level of knees; long = medial portion of uropatagium extends posterior to knees.

<sup>b</sup> frontal gap formed when skull and mandible are occluded (I1,2 and i1,2 tips do not touch).

<sup>c</sup> lateral gap, delimited by C, P3, p2 and p4, formed when skull and mandible are occluded.

Table 6. Qualitative comparisons among the subgenera of *Vampyressa* and *Vampyriscus* recognized here.

|                          | <b>Dorsal stripe</b> | <b>Frontonasal profile</b> | <b>Medial accessory foramen <sup>a</sup></b> | <b>Hard palate <sup>b</sup></b> | <b>Coronoid process <sup>c</sup></b> | <b>I1, tips</b> | <b>i2 presence</b> | <b>m3 presence</b> |
|--------------------------|----------------------|----------------------------|----------------------------------------------|---------------------------------|--------------------------------------|-----------------|--------------------|--------------------|
| Genus <i>Vampyressa</i>  |                      |                            |                                              |                                 |                                      |                 |                    |                    |
| <i>Vampyressa</i>        | absent               | straight                   | present                                      | short                           | low                                  | bilobed         | present            | absent             |
| New subgenus 1           | absent               | straight                   | present                                      | long                            | tall                                 | bilobed         | present            | present            |
| New subgenus 2           | absent               | convex                     | small/absent                                 | long                            | low                                  | bilobed         | present            | absent             |
| Genus <i>Vampyriscus</i> |                      |                            |                                              |                                 |                                      |                 |                    |                    |
| <i>Vampyriscus</i>       | present, bright      | concave                    | present                                      | long                            | low                                  | blunt           | absent             | absent/present     |
| <i>Metavampyressa</i>    | present, faint       | concave                    | absent                                       | short                           | low                                  | blunt           | present            | absent             |

<sup>a</sup> a small foramen perforating the septum between the two incisive foramina (see Tavares et al. 2014)

<sup>b</sup> short = closer to last molar than to glenoid fossa, or approximately midway; long = closer to glenoid fossa than to last molar

<sup>c</sup> low = level with canine; tall = clearly above canine

GENUS *CHIRODERMA* PETERS, 1860

*Type species: Chiroderma villosum* Peters, 1860, by monotypy.

*Contents: doriae* Thomas, 1891, *gorgasi* Handley 1960, *trinitatum* Goodwin, 1958, *salvini* Dobson, 1878, *scopaeum* Handley, 1966, *improvisum* Baker & Genoways, 1976, *villosum* Peters, 1860.

*Diagnosis:* Small to medium bats (forearm length 36.7–58.4 mm, weight 11–45 g) with two pairs of bright facial stripes (may be faint in *Chiroderma improvisum* and faint or absent in *C. villosum*), and a dorsal stripe that begins in the interscapular region and extends to the posterior extremity of the animal (may be absent in *C. villosum*). The dorsal hairs are distinctly tricolored. Uropatagium is hairy and well developed, extending posteriorly to the middle of tibia. The frontonasal region of the skull is straight when viewed in lateral profile, and there is a conspicuous notch in the region of nasals, which are greatly reduced. Orbital region is enlarged with postorbital processes well-developed. Mandible has prominent angular and coronoid processes. Hard palate is long and extends posteriorly to a point that is nearer to glenoid fossa than it is to the second upper molar (M2). The posterior margin of the hard palate is straight (not U or V-shaped), and has a posterior palatal spine in *C. villosum*. The dental formula is  $I \frac{2}{2} C \frac{1}{1} P \frac{2}{2} M \frac{2}{2} (x2) = 28$ . The upper dental arcade is triangular in occlusal view. The first upper incisors (I1) are convergent medially (with the exception of the more straight oriented I1 in *C. villosum*, which do not converge medially). The M2 is triangular in occlusal view, with three well-defined cusps. The has M2 a larger, or slightly larger, occlusal area than the first upper molar (M1). The first lower premolar (p2) is smaller than the second lower premolar (p4), reaching from 20% to 60% of its height. The second lower molar (m2) is massive, and it is clearly longer mesiodistally than m1, with five well-defined cusps. When skull and mandible are occluded, a lateral gap, delimited by the upper canine, first upper premolar (C and P3, respectively), and first and second lower premolars (p2 and p4, respectively) is formed. Chromosomal complement has  $2n = 26$ ,  $FN = 48$ .

GENUS *VAMPIRISCUS* THOMAS, 1900

*Type species:* See under subgenera.

*Contents: bidens* Dobson, 1878, *brocki* Peterson, 1968, *nymphaea* Thomas, 1909, classified in two subgenera. Comparisons among the subgenera provided in Table 6.

*Diagnosis:* Small bats (forearm length 30–38 mm, weight 5–13 g) with two pairs of bright facial stripes, and a dorsal stripe that is faint in subgenus *Metavampyressa* and conspicuous in subgenus *Vampyriscus*. The dorsal pelage dark brown and each individual hair is tricolored. The frontonasal region of the skull is concave when viewed in lateral profile. Rostrum is relatively short. Basisphenoid pits are shallow. Mandible with small angular process; mandibular condyle below level of tooth row. The dental formula is  $I\ 2/1-2\ C\ 1/1\ P\ 2/2\ M\ 2/2-3\ (x2) = 26-28$ . The upper dental arcade is triangular in occlusal view. The I1 are convergent medially and have blunt tips. The P4 and M1 are separated by a diastema. The M2 is triangular in occlusal view and has three well-defined cusps. The p2 is longer than it is higher; the metaconid and protoconid of m2 are well developed. When present, the third lower molar (m3) is peg-like. When skull and mandible are occluded, the upper and lower incisors touch and a lateral gap, delimited by C and P3, and p2 and p4, is formed.

#### SUBGENUS *VAMPYRISCUS* THOMAS, 1900

*Type species:* *Chiroderma bidens* Dobson, 1878, by original designation.

*Contents:* *bidens* Dobson, 1878.

*Diagnosis:* Small bats (forearm length 35–37 mm, weight 11.7–13 g) with two pairs of facial stripes and a conspicuous dorsal stripe extending anteriorly to the top of the head. A medial accessory foramen, between the two incisive foramina, is present. Hard palate is relatively long, ending nearer to glenoid fossa than to M2. A posterior palatal spine is sometimes present. The dental formula is  $I\ 2/1\ C\ 1/1\ P\ 2/2\ M\ 2/2-3\ (x2) = 26-28$ . Third lower molar (m3) sometimes present. Chromosomal complement has  $2n = 26$ ,  $FN = 48$ .

#### SUBGENUS *METAVAMPYRESSA* PETERSON, 1968

*Type species:* *Vampyressa nymphaea* Thomas, 1909, by original designation.

*Contents:* *brocki* Peterson, 1968, *nymphaea* Thomas, 1909.

*Diagnosis:* Small bats (forearm length 30.5–38 mm, weight 5–13 g) with two pairs of facial stripes and a faint dorsal stripe, extending anteriorly up to the interscapular region. A medial accessory foramen in the anterior palate, present in the subgenus *Vampyriscus*, is consistently absent in the subgenus *Metavampyressa*. Hard palate is relatively short, ending nearer to M2

than to glenoid fossa. The dental formula is  $I \ 2/2 \ C \ 1/1 \ P \ 2/2 \ M \ 2/2 \ (x2) = 28$ . There is no m3. Chromosomal complement of *V. nymphaea* has  $2n = 26$ ,  $FN = 48$ , and of *V. brocki* has  $2n = 24$ ,  $FN = 44$ .

*Remarks:* Some authors suggested that *Metavampyressa* is a *nomen nudum* because Peterson did not include a “... statement that purports to give characters differentiating the taxon...” as required by the 1964 edition of the International Code of Zoological Nomenclature (Pine, Miller, & Schamberger, 1979; Ruelas & Pacheco, 2015). However, we agree with Arroyo-Cabrales (2008a) in that the name was made available in the original description, since Peterson mentioned which characters he used to differentiate it from the other subgenera of *Vampyressa*, especially in his figure 6 and on the text of page 11 (Peterson, 1968). Authors have recognized *Metavampyressa* as a full genus (Tavares, 2008; Dávalos *et al.*, 2012), as a valid subgenus (Peterson, 1968; Koopman, 1994), or as a junior synonym of *Vampyriscus* (Arroyo-Cabrales, 2008a; Cirranello *et al.*, 2016).

#### GENUS VAMPYRESSA THOMAS, 1900

*Type species:* See under subgenera.

*Contents:* *elisabethae* Tavares *et al.*, 2014, *melissa* Thomas, 1926, *pusilla* Wagner, 1843, *thyone* Thomas, 1909, classified in three subgenera. Comparisons among the subgenera provided in Table 6.

*Diagnosis:* Small bats (forearm length 29–41.5 mm, weight 6–16 g) with two pairs of facial stripes, and absence of a dorsal stripe. The dorsal pelage is light brown to yellowish, and each individual hair is tricolored. Noseleaf is bicolored, darker medially and paler laterally, and there is a small leaflet posterior to the spear. Uropatagium is short, extending to the level of the knees. The frontonasal region of the skull is straight when viewed in profile, or slightly convex in *V. elisabethae*. There is a small notch at dorsal margin of the narial opening, which is a result of having slightly shortened nasal bones. The posterior border of hard palate U-shaped. Basisphenoid pits are deep. Mandibular condyle is below tooth row or slightly level with, in *V. melissa*. The dental formula is  $I \ 2/2 \ C \ 1/1 \ P \ 2/2 \ M \ 2/2-3 \ (x2) = 28-30$ . The I1 are convergent medially and with bifid tips, the I1 never touch each other and there is a vertical gap between them. A diastema separates the P4 and the M1. Upper and lower canines are small, with lower canine (c) clearly below level of coronoid process. The p2 is higher than longer, does not touch

the p4 and c. The m2 has a taller metaconid compared to the protoconid. The m3 is peg-like when present. A lateral gap is formed when skull and mandible are occluded.

#### SUBGENUS *VAMPYRESSA* THOMAS, 1900

*Type species: Phyllostoma pusillum* Wagner, 1843, by original designation.

*Contents: pusilla* Wagner, 1843, *thyone* Thomas, 1909.

*Diagnosis:* Small bats (forearm length 29–37 mm, weight 6–15 g). The frontonasal region of the skull is straight, when viewed in profile. Hard palate is relatively short and ends closer to M2 than to glenoid fossa, and it is broad. A medial accessory foramen, located between the two incisive foramina, is present. Mandibular condyle is low, below level of tooth row. The dental formula is  $I\ 2/2\ C\ 1/1\ P\ 2/2\ M\ 2/2\ (x2) = 28$ . The upper dental arcade is triangular in occlusal view. When the skull and mandible are occluded, the upper and lower incisors tips touch each other. The chromosomal complement of *V. pusilla* has  $2n = 20$ ,  $FN = 36$ , and of *V. thyone* varies, and four complements are known:  $2n = 18$ ,  $FN = 20$ ;  $2n = 23/24$ ,  $FN = 22$ ;  $2n = 23/24$ ,  $FN = 20$ ;  $2n = 22/23$ ,  $FN = 22$ .

#### NEW SUBGENUS 1

*Type species: Vampyressa melissa* Thomas, 1926.

*Contents: melissa* Thomas, 1926.

*Diagnosis:* Small bats (forearm length 34–41.5 mm, weight 14–16 g), but significantly larger than subgenus *Vampyressa*. Uroptagium is densely furred, with a conspicuous fringe along the distal border. The frontonasal region of the skull is straight when viewed in profile but the anterior maxilla forms a slope that can be observed lateral view. Hard palate is longer than in subgenus *Vampyressa*, ending closer to the glenoid fossa than to M2. A medial accessory foramen, located between the two incisive foramina, is present. The mandibular condyle is higher than in subgenera *Vampyressa* and *New subgenus 2*, level with the tooth row plane, and the coronoid process is well-developed. The dental formula is  $I\ 2/2\ C\ 1/1\ P\ 2/2\ M\ 2/3\ (x2) = 30$ . The upper dental arcade is triangular in occlusal view. When skull and mandible are occluded, the tips of the upper and lower incisors do not touch. Chromosomal complement has  $2n = 14$ ,  $FN = 24$ .

*Remarks:* Besides the diagnostic morphological characters, this new subgenus is characterized by being restricted to montane forests along both slopes of the Andes cordillera. The divergence time between *V. melissa* and *V. elisabethae* is the oldest recorded between a pair of sister species in *Vampyressina* (Fig. 2).

## NEW SUBGENUS 2

*Type species:* *Vampyressa elisabethae* Tavares *et al.*, 2014.

*Contents:* *elisabethae* Tavares *et al.*, 2014.

*Diagnosis:* Small bats (forearm length 36–37.8 mm, weight unknown), larger than subgenus *Vampyressa* and similar in size to *New subgenus 1*. The distal border of the uroptagium lacks a fringe. The frontonasal region of the skull is slightly convex when viewed in frontonasal profile, and anterior premaxilla is vertically oriented in lateral view. Basisphenoid pits are moderately excavated, and they are not as deep as in subgenera *Vampyressa* and *New subgenus 1*. Hard palate is long, ending closer to the glenoid fossa than to M2. A medial accessory foramen is absent. Mandibular condyle is low, placed below the tooth row plane. The dental formula is  $I\ 2/2\ C\ 1/1\ P\ 2/2\ M\ 2/2\ (x2) = 28$ . The upper dental arcade is approximately parallel in occlusal view. When skull and mandible are occluded, the upper and lower incisors tips do not touch.

*Remarks:* The single species included in this subgenus, *Vampyressa elisabethae*, was described based on only five specimens, all from Bocas del Toro, Panamá (Tavares *et al.*, 2014). Because the most recent specimen collected is from 1975, there are no fresh tissue samples of the species, and the only available information about its phylogenetic placement is based on a complete *cyt-b* sequence from the holotype (USNM 319283) and on the morphological characters it shares with the other *Vampyressa* species. The only known *cyt-b* sequence of *V. elisabethae* is highly divergent from other *Vampyressa* (Fig. 2), and it possible that data from other loci may change the position of the species in the *Vampyressa* tree.

## GENUS *MESOPHYLLA* THOMAS, 1901

*Type species:* *Mesophylla macconnelli* Thomas, 1901, by original designation.

*Contents:* *macconnelli* Thomas, 1901.

*Diagnosis:* Small bats (forearm length 29.5–34 mm, weight 6–8 g), lacking facial stripes or with a very faint suggestion of the character. A dorsal stripe is lacking. Dorsal pelage light grayish to yellowish, and each individual hair is tricolored. Noseleaf yellow, with small leaflet posterior to spear. The frontonasal region of the skull is straight when viewed in profile, and a small notch is present at the region of the nasals. Postorbital processes are poorly developed. Basisphenoid pits are deep. A medial accessory foramen, located between the two incisive foramina, is often present. The infraorbital foramen is located level with posterior border of P4. Hard palate is relatively short, ending nearer to M2 than to glenoid fossa. The posterior border of the palate is U-shaped. The mandible has a large angular process, and the mandibular condyle is level with the tooth row plane. The dental formula is  $I\ 2/2\ C\ 1/1\ P\ 2/2\ M\ 2/3\ (x2) = 30$ . The upper dental arcade is triangular in occlusal view. The I1 have blunt tips. Diastemata are present between every tooth of the upper toothrow. The M2 is clearly larger than the first upper molar M1. In the lower teeth, diastemata are present between the first lower premolar p2 and the second lower premolar p4, p4 and the first lower molar m1, and m1 and the second lower molar m2. Upper and lower incisors touch each other when skull and mandible are occluded and a lateral gap, delimited by C and P3, and p2 and p4, is formed. Chromosomal complement has  $2n = 21/22$ ,  $FN = 18$ .

#### GENUS *PLATYRRHINUS* SAUSSURE, 1860

*Type species:* Thomas (1900) designated *Phyllostoma lineatum* É. Geoffroy Saint-Hilaire, 1810 as the type of *Vampyrops* Peters, 1865, a generic name which Gardner and Ferrell (1990) considered to be a replacement name for *Platyrrhinus* Saussure, 1860. Therefore, *Phyllostoma lineatum* É. Geoffroy Saint-Hilaire is considered the type species.

*Contents:* *albericoi* Velazco, 2005, *angustirostris* Velazco, Gardner & Patterson, 2010, *aquilus* Handley & Ferris, 1972, *aurarius* Handley & Ferris, 1972, *brachycephalus* Rouk & Carter, 1972, *chocoensis* Alberico & Velasco, 1991, *dorsalis* Thomas, 1900, *fusciventris* Velazco, Gardner & Patterson, 2010, *guianensis* Velazco & Lim, 2014, *helleri* Peters, 1866, *incarum* Thomas, 1912, *infuscus* Peters, 1880, *ismaeli* Velazco, 2005, *lineatus* É. Geoffroy, 1810, *masu* Velazco, 2005, *matapalensis* Velazco, 2005, *nitelinea* Velazco & Gardner, 2009, *recifinus* Thomas, 1901, *umbratus* Lyon, 1902, *vittatus* Peters, 1860.

*Diagnosis:* Small to large bats (forearm length 33–63 mm, weight 10–55 g) with a pair of bright facial stripes, which may be faint in some large species, and a bright dorsal stripe that extends



anteriorly to the top of the head. The individual hairs of the dorsal fur are tricolored or tetracolored. Urotagium is narrow with a fringe of white hairs along posterior border. The frontonasal region of the skull is relatively straight when viewed in profile. There is a small notch on nasal region. Hard palate is moderately long, extending posteriorly approximately midway between M3 and glenoid fossa. The posterior border of the palate is V-shaped. Mandibular condyle is level with the toothrow plane or slightly below. The dental formula is  $I \frac{2}{2} C \frac{1}{1} P \frac{2}{2} M \frac{3}{3} (x2) = 32$ . A small gap between P3 and P4 may be present. The M1 and M2 have roughly the same occlusal area. A small M3 is present. There is no diastema between mandibular teeth. Small cingula are present on c, p2, p4, m1, and m2. The p2 is approximately as long as high, and touches c and p4. When skull and mandible are in occlusion, the tips of the upper and lower incisors do not touch, forming a small frontal gap. Chromosomal complement has  $2n = 30$ ,  $FN = 56$ .

#### GENUS *VAMPYRODES* THOMAS, 1900

*Type species: Vampyrops caraccioli* Thomas, 1889, by original designation.

*Contents: caraccioli* Thomas, 1889, *major* Allen, 1908.

*Diagnosis:* Medium to large bats (forearm length 47.3–58.6 mm, weight 29–58.5 g) with a pair of bright facial stripes and a bright dorsal stripe that extends anteriorly to the top of the head. Noseleaf is bicolored, brownish medially and whitish laterally. Dorsal fur dark brown, individual hairs bicolored. Urotagium is narrow, with medio-distal edge extending to level of knees, and with a fringe of white hairs along its posterior margin. The frontonasal region of the skull is slightly concave when viewed in profile, and the notch on nasal region is small or absent. Sagittal crest is conspicuous. Basisphenoid pits are shallow, and a medial accessory foramen is absent. Hard palate is relatively long, ending nearer to the glenoid fossa than to M2. The posterior border of the palate is V-shaped. Mandibular condyle is positioned well above the toothrow plane, and the coronoid process is well developed. The dental formula is  $I \frac{2}{2} C \frac{1}{1} P \frac{2}{2} M \frac{2}{3} (x2) = 30$ . The upper dental arcade is round in occlusal view. There is no diastema between P3 and P4, the labial cingulum of P4 is well-developed, and there is a posterior accessory cusp on P4. The M1 is subequal to M2 in occlusal area. There is a labial cingulum on p2, p4, m1, and m2. The m2 is longer than m1, in lateral view. There is a small m3. When skull and mandible are in occlusion, the tips of the upper and lower incisors do not touch, forming a small frontal gap. Chromosomal complement has  $2n = 30$ ,  $FN = 56$ .

GENUS *URODERMA* PETERS, 1866

*Type species: Phyllostoma personatum* Peters, 1866a (= *Uroderma bilobatum* Peters, 1866b) not *Phyllostoma personatum* Wagner, 1843, by subsequent designation (Rehn, 1901).

*Contents: bakeri* Mantilla-Meluk, 2014, *bilobatum* Peters, 1866, *convexum* Lyon, 1902, *davisi* Baker & McDaniel, 1972, *magnirostrum* Davis, 1968.

*Diagnosis:* Medium bats (forearm length 36–47 mm, weight 12–22 g) with two pairs of bright facial stripes (faint in *U. magnirostrum*) and a bright dorsal stripe that extends anteriorly to the interscapular region. Urotagium is relatively wide, with medio-distal edge extending to level of tibia. The posterior border of the urotagium is naked, without a fringe of hairs along the margin. The frontonasal region of the skull is straight or convex when viewed in profile, and there is no notch on nasal region. Postorbital processes are prominent. Basisphenoid pits are shallow. A medial accessory foramen is absent. Hard palate is relatively long, ending nearer to the glenoid fossa than to M2. The posterior border of the palate is U-shaped. Mandibular condyle is located at the same level as or slightly above the toothrow plane. The dental formula is  $I\ 2/2\ C\ 1/1\ P\ 2/2\ M\ 3/3\ (x2) = 32$ . The I1 are bifid and parallel to each other. There is a small diastema between the two upper premolars, P3 and P4. An hypocone is present on the M1, which is subequal to M2 in occlusal area. The M3 is small but with a conspicuous protocone and paracone. The p2 is longer mesiodistally than high, touching both the c and p4. The m3 has a distinct metaconid and protoconid. When skull and mandible are in occlusion, the tips of the upper and lower incisors do not touch, forming a small frontal gap. There are four chromosomal complements:  $2n = 42$ ,  $FN = 50$  in *Uroderma bilobatum*;  $2n = 38$ ,  $FN = 44$  in *Uroderma convexum*;  $2n = 44$ ,  $FN = 48$  in *Uroderma davisi*;  $2n = 42$ ,  $FN = 50$  in *Uroderma magnirostrum*.

## SPECIMENS EXAMINED

*Chiroderma doriae* (5): MZUSP 31852, 34012, TTU 99569, UFMG 3383, 4953.

*Chiroderma gorgasi* (5): IAvH 3260, ROM 104342, USNM 309903, 309904, 335294.

*Chiroderma improvisum* (2): ROM 126002, TTU 31403.

*Chiroderma salvini* (5): AMNH 262537, LSUM 25470, 25649, USNM 565812, ROM 99703.

*Chiroderma scopaeum* (5): TTU 110649, 109703, USNM 338711, 511378, 511379.

*Chiroderma trinitatum* (5): AMNH 210810, ROM 109026, USNM 361723, 393709, 581934, 584492.

*Chiroderma villosum* (5): AMNH 235314, MZUSP 13335, USNM 335314, 520557, 560607.

*Mesophylla macconnelli* (6): BMNH 1.6.4.64, MZUSP 22552, 22890, USNM 361726, 393715, 549426.

*Vampyriscus bidens* (5): USNM 415230, 415231, 440370, MZUSP 4373, UFMG 4985.

*Vampyriscus brocki* (5): MZUSP 22683, UFMG[VCT] 2246, 4847, 5007, USNM 549425.

*Vampyriscus nymphaea* (7): IAvH 6941, 7109; USNM 483690, 483692, 483695, 483696, 483697.

*Vampyressa pusilla* (6): MZUSP 27729, 28132, 29438, UFMG 3438, UFMG[QUE] 100, USNM 395703.

*Vampyressa thyone* (6): MZUSP[CCA] 1822, UFMG[PEB] 1080, USNM 548233, 560603, 578280, 579078.

*Vampyressa melissa* (4): BMNH 26.5.3.4, IAvH 2282, 6761; USNM 548310.

*Vampyressa elisabethae* (4): USNM 319282, 319285, 319286, 520851.

*Platyrrhinus aurarius* (1): UFMG 3534.

*Platyrrhinus lineatus* (6): UFMG 3414, 3427, 3428, 3431, 3432, 4998.

*Platyrrhinus incarum* (3): UFMG[VCT] 1099, 1429, 1522.

*Platyrrhinus infuscus* (1): IAvH 1998.

*Uroderma magnirostrum* (5): USNM 393018, 539810, 549418, 549420, UFMG 4689.

*Uroderma bilobatum* (4): UFMG 3280, 3296, 3298, 4602.

*Uroderma convexum* (6): USNM 449748, 449749, 449750, 449753, 449754, 449759

*Vampyrodes caraccioli* (1): UFMG[VCT] 3300.

*Ametrida centurio* (2): UFMG[VCT] 6189, 6218.

*Pygoderma bilabiatum* (1): UFMG[VCT] 6048.

*Artibeus lituratus* (1): UFMG[VCT] 6328.

*Artibeus glaucus* (1): UFMG[VCT] 1250

*Ectophylla alba* (4): USNM 315563, 319426, 335318, 335320.

*Enchisthenes hartii* (1): IAvH 9507.

*Sturnira lilium* (1): UFMG[VCT] 1118.

*Rhinophylla pumilio* (1): UFMG 3275

*Carollia perspicillata* (2): UFMG[VCT] 1294, 2849.

*Phyllostomus hastatus* (1): UFMG[VCT] 1192

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to the curators and staff of the visited collections: Sara Ketelsen and Robert Voss (American Museum of Natural History), Fernando Perini (coleção de mamíferos da UFMG), Andrés Cuervo and María del Socorro Sierra (Instituto Alexander von Humboldt), Juliana Gualda, Mario de Vivo and Luis Fabio Silveira (Museu de Zoologia da USP), Roberto Portela (Natural History Museum); Al Gardner, Suzy Peurach and Darrin Lunde (National Museum of Natural History, Smithsonian). Also thank you to Gustavo Graciolli and Thomaz Sinani (coleção de mamíferos da UFMS), Jake Esselstyn and Donna Dittman (Museum of Natural Sciences of the Louisiana State University), Heath Garner (Museum of the Texas Tech University, Lubbock), and Burton Lim (Royal Ontario Museum) for the specimen loans. To Daniel Casali for the assistance in BEAST.

#### REFERENCES

- Aguirre LF, Herrel A, Van Damme R & Matthysen E. 2003.** The implications of food hardness for diet in bats. *Functional Ecology* **17**: 201–212.
- Amador LI, Moyers Arévalo RL, Almeida FC, Catalano SA & Giannini NP. 2018.** Bat systematics in the light of unconstrained analyses of a comprehensive molecular supermatrix. *Journal of Mammalian Evolution* **25**: 37–70.
- Arroyo-Cabrales J. 2008a.** Genus *Vampyriscus* O. Thomas, 1900. In: Gardner AL, ed.

*Mammals of South America, Volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago, IL: The University of Chicago Press, 350–355.

**Arroyo-Cabrales J. 2008b.** Genus *Vampyressa* O. Thomas, 1900. In: Gardner AL, ed. *Mammals of South America, Volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago, IL: The University of Chicago Press, 346–350.

**Arroyo-Cabrales J. 2008c.** Genus *Mesophylla* O. Thomas, 1901. In: Gardner AL, ed. *Mammals of South America, Volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago, IL: The University of Chicago Press, 327–329.

**Arroyo-Cabrales J & Polaco OJ. 2008.** Fossil bats from Mesoamerica. *Arquivos do Museu Nacional Rio de Janeiro* **66**: 155–160.

**Baker RJ. 1979.** Karyology. In: Baker RJ, Knox Jones J, Carter DC, eds. *Biology of the bats of the New World Family Phyllostomatidae. Part III*. Lubbock, TX: Texas Tech Press, 107–156.

**Baker RJ, Hoofer SR, Porter CA & Van den Bussche RA. 2003.** Diversification among New World leaf-nosed bats: An evolutionary hypothesis and classification inferred from digenomic congruence of DNA sequence. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* **230**: 1–32.

**Baker RJ, Solari S, Cirranello A & Simmons NB. 2016.** Higher Level Classification of Phyllostomid Bats with a Summary of DNA Synapomorphies. *Acta Chiropterologica* **18**: 1–38.

**Baker RJ & Hsu TC. 1970.** Further studies on the sex-chromosome systems of the American leaf-nosed bats (Chiroptera, Phyllostomatidae). *Cytogenetics* **9**: 131–138.

**Baker RJ & Lopez G. 1970.** Chromosomal variation in bats of the genus *Uroderma* (Phyllostomatidae). *Journal of Mammalogy* **51**: 786–789.

**Barbour T. 1932.** A Peculiar Roosting Habit of Bats. *The Quaterly Review of Biology* **7**: 307–312.

**Blomberg SP, Garland T & Ives AR. 2003.** Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* **57**: 717–745.

**Bonaccorso FJ. 1979.** Foraging and reproductive ecology in a Panamanian bat community.

*Bulletin of the Florida State Museum Biological Sciences* **24**: 359–408.

**Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, Vaughan T, Wu C hsi, Xie D, Suchard MA, Rambaut A & Drummond AJ. 2014.** BEAST 2 : A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology* **10**: 1–6.

**Charles-Dominique P & Cockle A. 2001.** Frugivory and seed dispersal by bats. In: Bongers F, Charles-Dominique P, Forget PM, Théry M, eds. *Nouragues: Dynamics and Plant-Animal Interactions in a Neotropical Rainforest*. Springer Netherlands, 207–215.

**Chaverri G & Kunz TH. 2010.** Ecological determinants of social systems: Perspectives on the functional role of roosting ecology in the social behavior of tent-roosting bats. In: Macedo R, ed. *Advances in the Study of Behavior*. Elsevier Inc, 275–318.

**Chernomor O, Haeseler A Von & Minh BQ. 2016.** Terrace Aware Data Structure for Phylogenomic Inference from Supermatrices. *Systematic Biology* **65**: 997–1008.

**Cirranello A, Simmons NB, Solari S & Baker RJ. 2016.** Morphological diagnoses of higher-level phyllostomid taxa (Chiroptera: Phyllostomidae). *Acta Chiropterologica* **18**: 39–71.

**Cooper N, Rodríguez J & Purvis A. 2008.** A common tendency for phylogenetic overdispersion in mammalian assemblages. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **275**: 2031–2037.

**Czaplewski NJ. 1997.** Chiroptera. In: Kay RF, Madden RH, Cifelli RL, Flynn JJ, eds. *Vertebrate paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 410–431.

**Czaplewski NJ, Takai M, Naeher TM, Shigehara N & Setoguchi T. 2003.** Additional bats from the middle Miocene La Venta fauna of Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* **27**: 263–282.

**Czaplewski NJ & Cartelle C. 1998.** Pleistocene Bats from Cave Deposits in Bahia, Brazil. *Journal of Mammalogy* **79**: 784–803.

**Czaplewski NJ & Morgan GS. 2012.** New basal noctilionoid bats ( Mammalia: Chiroptera ) from the Oligocene of subtropical North America. In: Gunnell GF, Simmons NB, eds. *Evolutionary history of bats: fossils, molecules and morphology*. Cambridge: Cambridge University Press, 162–209.

- Dávalos LM, Cirranello AL, Geisler JH & Simmons NB. 2012.** Understanding phylogenetic incongruence: Lessons from phyllostomid bats. *Biological Reviews* **87**: 991–1024.
- Dávalos LM, Velazco PM, Warsi OM, Smits PD & Simmons NB. 2014.** Integrating incomplete fossils by isolating conflicting signal in saturated and non-independent morphological characters. *Systematic Biology* **63**: 582–600.
- Drummond AJ & Rambaut A. 2007.** BEAST : Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* **7**: 1–8.
- Dumont ER. 1999.** The effect of food hardness on feeding behavior in frugivorous bats (Phyllostomidae): An experimental study. *Journal of Zoology* **248**: 219–229.
- Dumont ER. 2003.** Bats and fruit: an ecomorphological approach. In: Kunz TH, Fenton MB, eds. *Bat ecology*. Chicago, IL: The University of Chicago Press, 398–429.
- Dumont ER, Samadevam K, Grosse I, Warsi OM, Baird B & Dávalos LM. 2014.** Selection for mechanical advantage underlies multiple cranial optima in new world leaf-nosed bats. *Evolution* **68**: 1436–1449.
- Dupin J, Matzke NJ, Tiina S, Knapp S, Olmstead RG, Bohs L & Smith SD. 2016.** Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae. *Journal of Biogeography* **44**: 887–889.
- Edgar RC. 2004.** MUSCLE : multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* **32**: 1792–1797.
- Fenton MB. 1992.** Pelage patterns and crypsis in roosting bats: *Taphozous mauritanus* and *Epomophorus* species. *Koedoe* **35**: 49–55.
- Ferrarezi H & Gimenez E do A. 1996.** Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *Journal of Comparative Biology* **1**: 75–94.
- Freeman PW. 1988.** Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera): dental and cranial adaptations. *Biological Journal of the Linnean Society* **33**: 249–272.
- Garbino GST. 2015.** Defining Genera of New World Monkeys: The Need for a Critical View in a Necessarily Arbitrary Task. *International Journal of Primatology* **36**: 1049–1064.
- Garbino GST, Rezende GC & Tavares V da C. 2018.** Tent use by *Artibeus* and *Uroderma* (Chiroptera, Phyllostomidae) in Northern Colombia. *Mastozoologia Neotropical* **25**: 467–472.

- Garbino GST & Tavares V da C. 2018a.** Roosting ecology of Stenodermatinae bats (Phyllostomidae): Evolution of foliage roosting and correlated phenotypes. *Mammal Review* **48**: 75–89.
- Garbino GST & Tavares V da C. 2018b.** A Quaternary record of the big-eyed bat *Chiroderma villosum* (Chiroptera: Phyllostomidae) with a revised lower molar terminology. *Mammalia* **82**: 393–399.
- Gardner AL. 1977.** Chromosomal variation in *Vampyressa* and a review of chromosomal evolution in the Phyllostomidae (Chiroptera). *Systematic Biology* **26**: 300–318.
- Gardner AL (Ed.). 2008.** *Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats*. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Gardner AL & Ferrell CS. 1990.** Comments on the nomenclature of some Neotropical bats (Mammalia: Chiroptera). *Proceedings of the Biological Society of Washington* **103**: 501–508.
- Gervais P. 1856.** Documents zoologiques pour servir à la Monographie des Chéiroptères Sud-Américains. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences*: 1–11.
- Goloboff PA & Catalano SA. 2016.** TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* **32**: 221–238.
- Goloboff PA, Farris JS & Nixon KC. 2008.** TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* **24**: 1–13.
- Gomes AJB, Nagamachi CY, Rodrigues LRR, Benathar TCM, Ribas TFA, O'Brien PCM, Yang F, Ferguson-Smith MA & Pieczarka JC. 2016.** Chromosomal phylogeny of Vampyressine bats (Chiroptera, Phyllostomidae) with description of two new sex chromosome systems. *BMC Evolutionary Biology* **16**: 1–11.
- Goodwin GG & Greenhall AM. 1961.** A review of the bats of Trinidad and Tobago. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **122**: 187–301.
- Haffer J. 1967.** Speciation in Colombias forest birds West of the Andes. *American Museum Novitates* **2294**: 1–56.
- Hall ER. 1981.** *The mammals of North America*. New York: John Wiley & Sons.
- Handley CO. 1976.** Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* **20**: 1–89.



- Hoang DT, Chernomor O, Haeseler A Von, Minh BQ & Vinh LS. 2017.** UFBoot2 : Improving the Ultrafast Bootstrap Approximation. *Molecular Biology and Evolution* **35**: 518–522.
- Honeycutt RL, Williams S & Genoways HH. 1980.** Results of the Alcoa foundation-Suriname expeditions. III. Chromosomal data for bats (Mammalia: Chiroptera) from Suriname. *Annals of the Carnegie Museum* **49**: 237–250.
- Hood CS & Smith JD. 1982.** Cladistical Analysis of Female Reproductive Histomorphology in Phyllostomatoid Bats. *Systematic Zoology* **31**: 241–251.
- Hood CS & Smith JD. 1983.** Histomorphology of the female reproductive tract in phyllostomoid bats. *Occasional Papers of the Museum of Texas Tech University* **86**: 1–38.
- Hoofer SR, Flanary WE, Bull RJ & Baker RJ. 2008.** Phylogenetic relationships of vampyressine bats and allies (Phyllostomidae: Stenodermatinae) based on DNA sequences of a nuclear intron (TSHB-I2). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **47**: 870–876.
- Hoofer SR & Baker RJ. 2006.** Molecular systematics of Vampyressine bats (Phyllostomidae: Stenodermatinae) with comparison of direct and indirect surveys of mitochondrial DNA variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **39**: 424–438.
- Husson AM. 1954.** On *Vampyrodes caracciola* (Thomas) and some other bats from the Island of Tobago (British West Indies). *Zoologische Mededelingen* **33**: 63–67.
- Kalko EK V & Handley Jr. CO. 2001.** Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure and implications for conservation. *Plant Ecology* **153**: 319–333.
- Kalko EKV, Herre EA & Handley Jr. CO. 1996.** Relation of fig fruit characteristics to fruit-eating bats in the New and Old World tropics. *Journal of Biogeography* **23**: 565–576.
- Koepcke J. 1984.** ‘Blattzelte’ als schlafplatze der Fledermaus *Ectophylla macconnelli* (Thomas, 1901)(Phyllostomidae) im tropischen regenwald von Peru. *Saugetierkundliche Mitteilungen* **31**: 123–126.
- Koopman KF. 1982.** Biogeography of the bats of South America. In: Mares MA, Genoways HH, eds. *The Pymatuning Symposia in Ecology, Special Publication Series*.
- Koopman KF. 1994.** Chiropteran systematics. Volume 8, Part 60. In: Niethammer J, Schliemann H, Starck D, eds. *Handbuch der Zoologie*. Berlin: Walter de Gruyter, 217.

- Kunz TH & Lumsden LF. 2003.** Ecology of cavity and foliage roosting bats. In: Kunz TH, Fenton MB, eds. *Bat ecology*. Chicago, IL: University of Chicago Press, 3–89.
- Kunz TH & McCracken GF. 1996.** Tents and harems: apparent defence of foliage roosts by tent-making bats. *Journal of Tropical Ecology* **12**: 121–137.
- Landis MJ, Matzke NJ, Moore BR & Huelsenbeck JP. 2013.** Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic Biology* **62**: 789–804.
- Lanfear R, Frandsen PB, Wright AM, Senfeld T & Calcott B. 2016.** PartitionFinder 2 : New Methods for Selecting Partitioned Models of Evolution for Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses. *Molecular Biology and Evolution* **34**: 772–773.
- Lewis PO. 2001.** A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete character data. *Systematic Biology* **50**: 913–925.
- Losos JB. 2008.** Phylogenetic niche conservatism , phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters* **11**: 995–1003.
- Mantilla-Meluk H. 2014.** Defining species and species boundaries in *Uroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae) with a description of a new species. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* **325**: 1–25.
- Matzke NJ. 2013.** Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation , imperfect detection , and fossils allow improved accuracy and model-testing. *Frontiers of Biogeography* **5**: 242–248.
- Matzke NJ. 2018.** BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and likelihood) Evolutionary Analysis with R Scripts. *GitHub*.
- Miller MA, Pfeiffer W & Schwartz T. 2010.** Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. In: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*. New Orleans, LA, 1–8.
- Morgan GS, Czaplewski NJ & Simmons NB. 2019.** A new mormoopid bat from the Oligocene (Whitneyan and Early Arikareean) of Florida, and phylogenetic relationships of the major clades of Mormoopidae (Mammalia: Chiroptera). *Bulletin American Museum of Natural History* **434**: 1–141.

- Morrison DW. 1980.** Foraging and day-roosting dynamics of canopy fruit bats in Panama. *Journal of Mammalogy* **61**: 20–29.
- Nguyen LT, Schmidt HA, Haeseler A Von & Minh BQ. 2014.** IQ-TREE : A Fast and Effective Stochastic Algorithm for Estimating Maximum-Likelihood Phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* **32**: 268–274.
- Nogueira MR, Monteiro LR, Peracchi AL & de Araújo AFB. 2005.** Ecomorphological analysis of the masticatory apparatus in the seed-eating bats, genus *Chiroderma* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Zoology* **266**: 355–364.
- Nogueira MR & Peracchi AL. 2003.** Fig-seed predation by 2 species of *Chiroderma*: discovery of a new feeding strategy in bats. *Journal of Mammalogy* **84**: 225–233.
- Owen RD. 1987.** Phylogenetic Analyses of the Bat Subfamily Stenodermatinae (Mammalia: Chiroptera). *Special Publications of the Museum, Texas Tech University*: 1–65.
- Paradis E, Claude J & Strimmer K. 2004.** APE : Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinform* **20**: 289–290.
- Peters W. 1860.** Eine neue Gattung von Flederthieren, *Chiroderma villosum*, aus Brasilien vor. *Monatsberichte der Königlichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*: 747–755.
- Peters W. 1866a.** Über die brasilianischen, von Spix beschriebenen Flederthiere. *Monatsberichte der Königlichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin* **1866**: 568–588.
- Peters W. 1866b.** Mittheilung über neue oder ungenügend bekannte Flederthiere (*Vampyrops*, *Uroderma*, *Chiroderma*, *Ametrida*, *Tylostoma*, *Vespertilio*, *Vesperugo*) und Nager (*Tylomys*, *Lasiomys*). *Monatsberichte der Königlichen Preussische Akademie des Wissenschaften zu Berlin*: 392–411.
- Peterson RL. 1968.** A new bat of the genus *Vampyressa* from Guyana, South America with a brief systematic review of the genus. *Life Sciences Contributions, Royal Ontario Museum* **1** **73**: 1–17.
- Pine RH, Miller SD & Schamberger ML. 1979.** Contributions to the mammalogy of Chile. *Mammalia* **43**: 339–376.

- Porter CA & Baker RJ. 2004.** Systematics of *Vampyressa* and related genera of phyllostomid bats as determined by cytochrome-b sequences. *Journal of Mammalogy* **85**: 126–132.
- Rambaut A, Suchard M, Xie D & Drummond A. 2014.** Tracer v1. 6. *Tracer* (Online 2015, May 29).
- Ree RH & Smith SA. 2008.** Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction , and cladogenesis. *Systematic Biology* **57**: 4–14.
- Rehn JAG. 1901.** Notes on Chiroptera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **52**: 755–759.
- Revell LJ. 2012.** phytools : an R package for phylogenetic comparative biology ( and other things ). *Methods in Ecology and Evolution* **3**: 217–223.
- Rodríguez-Herrera B & Tschapka M. 2005.** Tent use by *Vampyressa nymphaea* (Chiroptera: Phyllostomidae) in *Cecropia insignis* (Moraceae) in Costa Rica. *Acta Chiropterologica* **7**: 171–174.
- Rojas D, Warsi OM & Dávalos LM. 2016.** Bats (Chiroptera: Noctilionoidea) challenge a recent origin of extant neotropical diversity. *Systematic Biology* **65**: 432–448.
- Ronquist F. 1997.** Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* **46**: 195–203.
- Ronquist F, Teslenko M, Mark P Van Der, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA & Huelsenbeck JP. 2012.** MrBayes 3 . 2 : Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. *Systematic Biology* **61**: 539–542.
- Ruelas D & Pacheco V. 2015.** Taxonomía y distribución de *Vampyriscus brocki* Peterson, 1968 (Phyllostomidae: Chiroptera) en Perú y primer registro para Ucayali. *Therya* **6**: 625–642.
- Santana SE, Dial TO, Eiting TP & Alfaro ME. 2011.** Roosting ecology and the evolution of pelage markings in bats. *PLoS ONE* **6**: e25845.
- Silva AM, Marques-Aguiar SA, Barros RM de S, Nagamachi CY & Pieczarka JC. 2005.** Comparative cytogenetic analysis in the species *Uroderma magnirostrum* and *U. bilobatum* (cytotype 2n = 42) (Phyllostomidae, Stenodermatinae) in the Brazilian Amazon. *Caryologia* **28**: 248–253.
- Simmons NB & Voss RS. 1998.** The Mammals of Paracou, French Guiana: a neotropical

lowland rainforest fauna Part 1. Bats. *Bulletin of the American Museum of Natural History*: 1–219.

**Solari S, Medellín R, Rodríguez-Herrera B, Tavares V da C, Garbino G, Camacho MA, Tirira D, Lim B, Arroyo-Cabrales J, Rodríguez-Durán A, Dumont E, Burneo S, Aguirre LF, Tschapka M & Espinosa D. 2019.** Family Phyllostomidae (New World Leaf-nosed Bats). In: Wilson DE, Mittermeier RA, eds. *Handbook of the Mammals of the World, Bats, Vol. 9*. Barcelona: Lynx Edicions, in press.

**Tavares VC. 2008.** Revisionary systematics and phylogeny of *Vampyressa* and Stenodermatinae (Chiroptera: Phyllostomidae).

**Tavares VC, Gardner AL, Ramírez-Chaves HE & Velazco PM. 2014.** Systematics of *Vampyressa melissa* Thomas, 1926 (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species of *Vampyressa*. *American Museum Novitates*: 1–26.

**Tavares V da C, Warsi OM, Balseiro F, Mancina CA & Dávalos LM. 2018.** Out of the Antilles : Fossil phylogenies support reverse colonization of bats to South America. *Journal of Biogeography* **45**: 859–873.

**Teeling EC, Springer MS, Madsen O, Bates P, O'Brien SJ & Murphy WJ. 2013.** A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* **307**: 580–584.

**Teta P. 2018.** The usage of subgenera in mammalian taxonomy. *Mammalia* **83**: 209–211.

**Thomas O. 1900.** Descriptions of new Neotropical Mammals. *Annals and Magazine of Natural History* **5**: 269–274.

**Thomas O. 1901.** On a collection of mammals from the Kanuku Mountains, British Guiana. *The Annals and magazine of natural history ; zoology , botany , and geology*. **8**: 139–154.

**Timm RM. 1987.** Tent construction by bats of the genera *Artibeus* and *Uroderma*. *Fieldiana Zoology, New Series*: 187–212.

**Timm RM & Lewis SE. 1991.** Tent Construction and Use by *Uroderma bilobatum* in Coconut Palms (*Cocos nucifera*) in Costa Rica. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **206**: 251–260.

**Trifinopoulos J, Nguyen L tung, Haeseler A Von & Minh BQ. 2016.** W-IQ-TREE : a fast

online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research* **44**: 232–235.

**Varella-Garcia, M.; Morielle-Versute, E. & Taddei VA. 1989.** A survey of cytogenetic data on brazilian bats. *Revista Brasileira de Genetica*.

**Varella-Garcia M & Taddei VA. 1985.** Análise cariotípica de *Chiroderma doriae* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Ciencia e cultura* **37**: 790.

**Velazco PM. 2005.** Morphological phylogeny of the bat genus *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) with the description of four new species. *Fieldiana Zoology, New Series* **105**: 1–54.

**Velazco PM, Gardner AL & Patterson BD. 2010.** Systematics of the *Platyrrhinus helleri* species complex (Chiroptera: Phyllostomidae), with descriptions of two new species. *Zoological Journal of the Linnean Society* **159**: 785–812.

**Velazco PM & Patterson BD. 2008.** Phylogenetics and biogeography of the broad-nosed bats, genus *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **49**: 749–759.

**Velazco PM & Patterson BD. 2013.** Diversification of the Yellow-shouldered bats, Genus *Sturnira* (Chiroptera, Phyllostomidae), in the New World tropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **68**: 683–698.

**Velazco PM & Simmons NB. 2011.** Systematics and Taxonomy of Great Striped-Faced Bats of the Genus *Vampyrodes* Thomas, 1900 (Chiroptera: Phyllostomidae). *American Museum Novitates* **3710**: 1–36.

**Voss RS, Gutiérrez EE, Solari S, Rossi R V & Jansa SA. 2014.** Phylogenetic relationships of Mouse Opossums (Didelphidae, Marmosa ) with a revised subgeneric classification and notes on sympatric diversity. *American Museum Novitates* **3817**: 1–27.

**Wagner I, Ganzhorn JU, Kalko EK V. & Tschapka M. 2015.** Cheating on the mutualistic contract: nutritional gain through seed predation in the frugivorous bat *Chiroderma villosum* (Phyllostomidae). *Journal of Experimental Biology* **218**: 1016–1021.

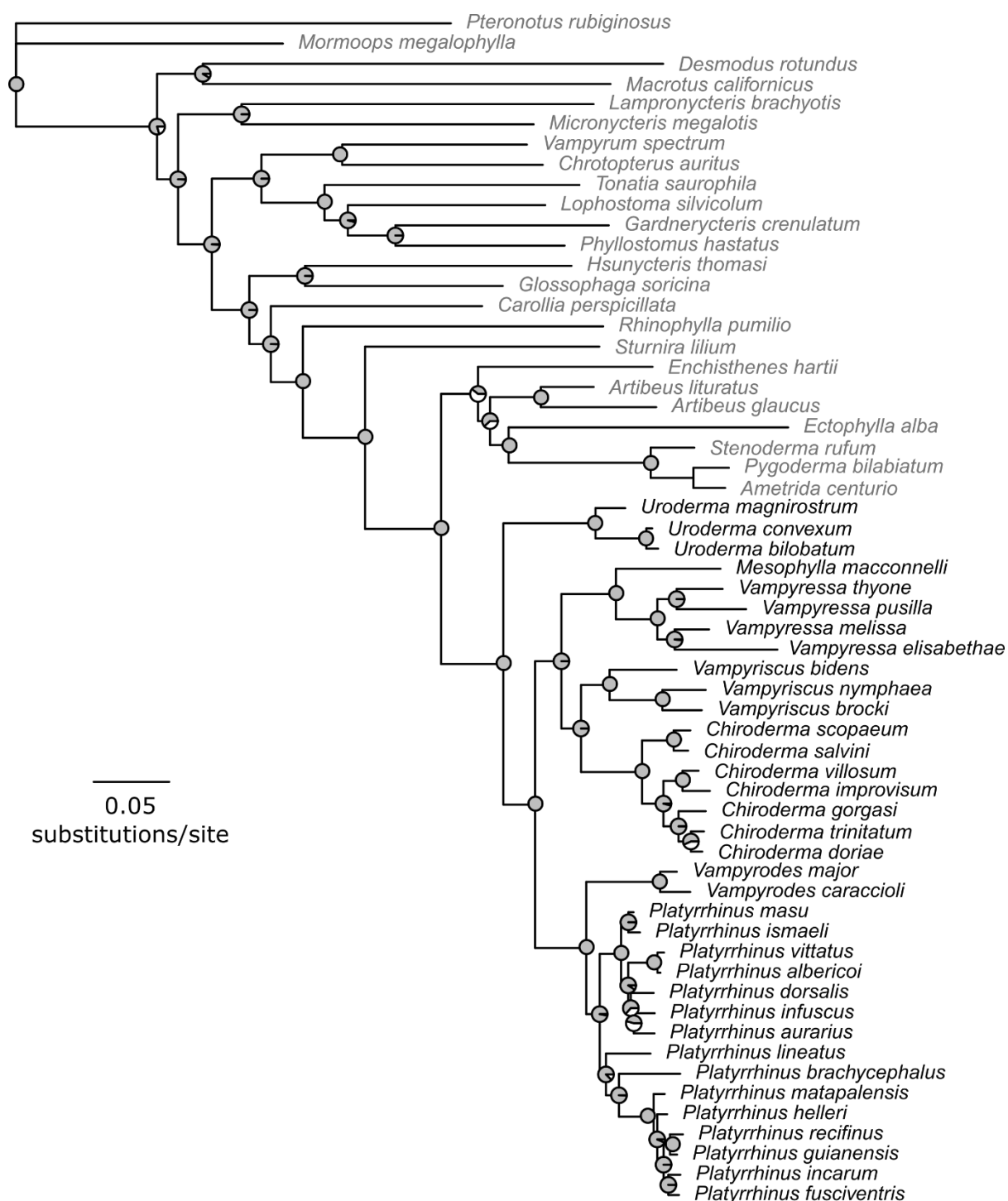
**Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA & Donoghue MJ. 2002.** Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **33**: 475–505.

**Wendeln MC, Runkle JR & Kalko EK V. 2000.** Nutritional values of 14 fig species and bat feeding preferences in Panama. *Biotropica* **32**: 489–501.

**Wetterer AL, Rockman M V. & Simmons NB. 2000.** Phylogeny of phyllostomid bats (Mammalia: Chiroptera): data from diverse morphological systems, sex chromosomes, and restriction sites. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **248**: 1–200.

**Zortéa M & Brito BFA De. 2000.** Tents used by *Vampyressa pusilla* (Chiroptera: Phyllostomidae) in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* **16**: 475–480.

## SUPPORTING INFORMATION



**Figure S1.** Bayesian phylogeny of subtribe Vampyressina and outgroups (log-likelihood = -25,793  $\pm$  9.2) based on 3118 molecular (four nuclear and one mitochondrial loci) and 81 morphological characters. Maximum Clade Credibility (MCC) tree summarizing 22,502 uncorrelated Bayesian phylogenies. Pie charts at nodes represent the posterior probability (PP) values (full gray = 1.0 PP). Outgroup taxa are in gray font.



## Supporting information File S1

### CHARACTER DESCRIPTIONS

#### Pelage and integument

The characters based on the pelage coloration pattern presented here, i.e., 1, 3, 4, 5, and 7, were treated as a single character by Owen (1987, p. 58 - character 4 *Pelage pattern*). However, assuming independence among the different chromatogenetic fields, as there are, for example, species that have a dorsal stripe but lack facial stripes, I have subdivided Owen's character 4 into several characters.

*Character 1. Face, facial stripes:* absent (0), or present (1)

State 1 denotes the presence of two pairs of facial stripes, an interocular and a genal. A pair of facial stripes is present in outgroup taxa *Artibeus lituratus*, *Artibeus glaucus*, and *Enchisthenes hartii*, as well as in every species of Vampyressina. Lim (1993) and Tavares (2008) noted the presence of weak facial stripes in live individuals of *Mesophylla macconnelli*, which we could confirm through photographs, and considered the stripes present in the species. This character is part of character 4 of Owen (1987) and was used in the phylogenies by Wetterer et al. (2000), Velazco (2005), Tavares (2008), and Dávalos et al. (2012).

*Character 2. Face, conspicuousness of facial stripes:* evident (0), or weak (1)

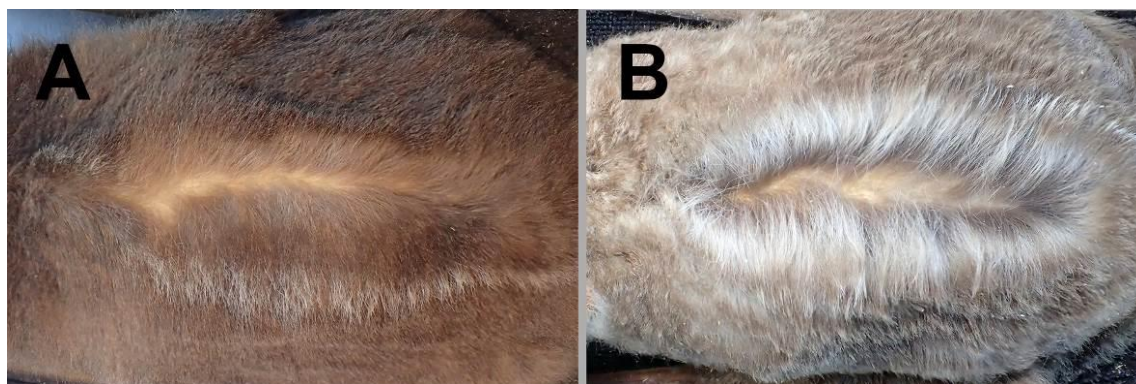
Weakly-defined facial stripes are present in *Chiroderma improvisum*, *Platyrrhinus infuscus* and *Mesophylla macconnelli*. *Chiroderma villosum* was scored as polymorphic for the character. Species without facial stripes were coded “–” for this character. Authors suggest that the presence of conspicuous facial stripes is related to the foliage-roosting habit (Fenton, 1992; Santana *et al.*, 2011; Garbino & Tavares, 2018a). According to these authors, the presence of weakly-defined facial stripes in some taxa, e.g. in *Chiroderma villosum* and *Platyrrhinus infuscus* is related to the secondarily-evolved habit of cavity roosting. Besides stripes, a homogeneously whitish coloration evolved in other foliage-roosting species such as *Mesophylla macconnelli*. A similar character was used by Velazco (2005) and Tavares (2008), in which the authors used the term “brightness” instead of “conspicuousness”.

**Character 3. Shoulders, coloration:** uniform (0), or presence of white patches (1)

In all Stenodermatina used here as outgroups, *i.e.* *Ametrida centurio*, *Stenoderma rufum*, *Pygoderma bilabiatum*, there is a pair of white patches of pure white hair on the shoulders. The orangish shoulder spots present in *Sturnira*, formed as a result of glandular activity, was not considered a distinct chromatogenetic field of the pelage (contra Tavares 2008). This character was part of character 4 of Owen (1987), and was also used by Lim (1993), Wetterer et al. (2000), Tavares (2008), and Dávalos et al. (2012).

**Character 4. Dorsum, banding of individual hairs:** unicolor (0), bicolor (1), or tricolor (2)

A unicolored dorsal fur was observed only in the outgroup taxon *Phyllostomus hastatus*. Most non-Vampyressina taxa analyzed have a bicolored dorsal fur, *e.g.* *Enchisthenes hartii*, *Ectophylla alba*, as well as the Vampyressina genera *Uroderma* and *Vampyrodes* (Figure S2). This character varies in species of *Platyrrhinus* (see Velazco 2005). The outgroup Stenodermatina taxa, *Ametrida centurio*, *Stenoderma rufum*, and *Pygoderma bilabiatum*, have distinctly tricolored dorsal hairs, as well as the Vampyressina *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus*. Dorsal pelage banding pattern was used in Stenodermatinae phylogenies by Owen (1987), Velazco (2005), Tavares (2008), Wetterer et al. (2000), and Dávalos et al. (2012).



**Figure S2.** Dorsal hair banding pattern in (A) *Uroderma convexum* (USNM 449749); (B) *Chiroderma villosum* (USNM 335314).

**Character 5. Dorsum, general color pattern:** uniform (0), or dorsal stripe present (1)

In most species of *Vampyressa* there is a white sagittal dorsal stripe, i.e., *Chiroderma*, *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyriscus* and *Vampyrodes*. The stripe is absent in *Vampyressina* genus *Vampyressa* and in every species used as outgroup. This character is part of character 4 of Owen (1987) and was also used in phylogenies by Wetterer et al. (2000), Velazco (2005), Tavares (2008), and Dávalos et al. (2012).

**Character 6. Dorsum, conspicuousness of dorsal stripe:** evident (0), or weak (1)

The dorsal stripe is conspicuous in every analyzed species of *Uroderma* and *Vampyrodes*. In genera *Chiroderma*, *Platyrrhinus* and *Vampyriscus* the conspicuousness of the dorsal stripes varies among and within the species. This character was used by Velazco (2005) and Tavares (2008). Taxa lacking a dorsal stripe were coded as “–”.

**Character 7. Dorsum, anterior extension of dorsal stripe:** reaches interscapular region (0), reaches nape and posterior border of facial stripes (1)

The dorsal stripe extends anteriorly to the nape and crown in *Platyrrhinus*, *Vampyrodes* and *Vampyriscus bidens* (Figure S3). In *Vampyriscus brocki* and *V. nymphaea*, species of *Chiroderma* and *Uroderma*, the maximum anterior extension of the dorsal stripe is in the interscapular region. This character is part of character 4 of Owen (1987) and was also employed by Tavares (2008). Taxa lacking a dorsal stripe were coded as “–”.



**Figure S3.** Dorsal stripe in (A) *Chiroderma trinitatum* (USNM 393709); (B) *Vampyriscus bidens* (USNM 415231).

**Character 8. Pelage, fringe of white hairs trailing posterior border of uropatagium:**  
absent (0), or present (1)

Species of *Platyrrhinus* and *Vampyrodes* have a white fringe of hairs on the distal edge of the uropatagium. This character is based on character 13 of Lim (1993), 10 of Wetterer et al. (2000), 17 of Velazco (2005), 27 of Tavares (2008), and 13 of Dávalos et al. (2012). However, we did not consider the densely haired uropatagium such as what is present in *Stenodermatina* as belonging to the state (1).

**Character 9. Noseleaf, color:** unicolored (0), or bicolored (1)

*Mesophylla*, *Vampyressa*, *Vampyriscus*, and *Vampyrodes* have a bicolored noseleaf, with yellow or whitish lateral margin, or entire base, of horseshoe and/or spear contrasting with brown medial portion. This character varies interspecifically in *Chiroderma*, *Platyrrhinus*, and *Uroderma*. Contrary to Wetterer et al. (2000) and Dávalos et al. (2012), we consider that the noseleaf of *Mesophylla macconnelli* is bicolored, as the lateral portion of the spear and the base of the horseshoe are whitish, while the central rib is brownish. Tavares (2008) divided this character in three (her characters 65, 66, and 67), but here we use a single character.

**Character 10. Noseleaf, labial edge of horseshoe:** free labial edge (0), or labial edge fused with lip (1)

This character was used by Wetterer et al. (2000) and Dávalos et al. (2012).

**Character 11. Noseleaf, central rib:** restricted to proximal region of spear (0), extends to distal margin of spear.

This character was also used by Wetterer et al. (2000) and Dávalos et al. (2012).

**Character 12. Noseleaf, tip of spear:** unnotched (0), notched (1)

In *Chiroderma improvisum* and *C. villosum*, the tip of the noseleaf spear has an antero-posterior notch, giving a bifid aspect to it (Figure S4). Handley (1966) mentions this character for *Chiroderma villosum*. Wetterer et al (2000) used a similar character in their phylogeny of Phyllostomidae, but in their study, the “notch” considered was medio-lateral (such as in Desmodontinae) and not antero-posterior. This is the first used of this character in a phylogenetic analysis.



**Figure S4.** Lateral view of the head and noseleaf in (A) *Vampyriscus bidens*; (B) *Chiroderma villosum*. The animals were captured in Puerto Maldonado, Peru.

**Character 13. Noseleaf, dermal outgrowth posterior of spear:** absent (0), or present (1)

An outgrowth posterior to the spear is present in *Mesophylla macconnelli* and in species of *Vampyressa*. This character was first described for *Mesophylla macconnelli* by Thomas (1901). The presence of this “leaflet” was used in phylogenetic analyses by Wetterer et al. (2000), Tavares (2008), and Dávalos et al. (2012).

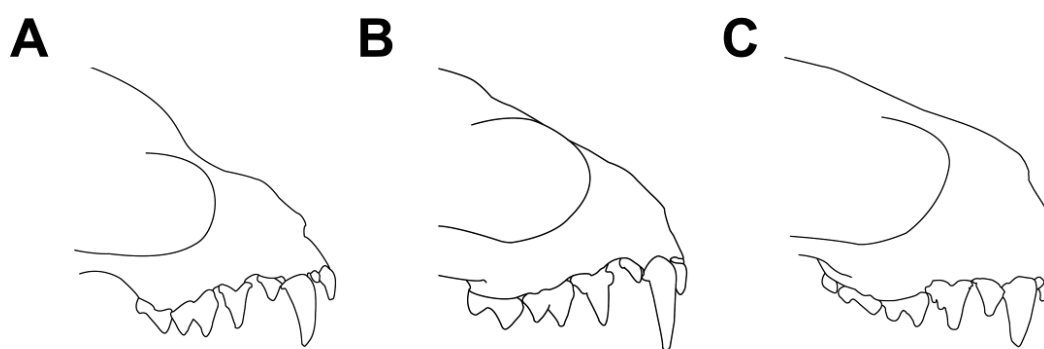
**Character 14. Uropatagium, extension:** long, encompassing half or more the distance between the sacrum and base of calcar (0), shorter, encompassing less than half the distance between sacrum and base of calcar (1), or uropatagium connected to the base of sacrum (2)

In most of the outgroup taxa, *e.g.*, *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, the uropatagium is long, about half the distance between sacrum and base of calcar. In Vampyressina genera *Mesophylla*, *Platyrrhinus*, *Vampyressa*, and *Vampyrodes*, the uropatagium is shorter, with less than a half the length between sacrum and base of calcar. In genera *Chiroderma*, *Uroderma*, and *Vampyriscus*, the uropatagium is long, as in the outgroup taxa. *Sturnira lilium* was the only terminal scored as (2). Based on Owen (1987, character 5). This character was coded with the specimen legs stretched and considering the median line of the uropatagium.

## Skull

**Character 15. Frontonasal profile:** concave (0), straight (1), or convex (2)

The approximate shape of the frontonasal region, viewed laterally, was straight in all species of *Chiroderma*, *Platyrrhinus*, *Mesophylla* and *Vampyressa* (Figure S5). In *Vampyriscus* and *Vampyrodes*, the profile was coded as concave, and in *Uroderma* it varied between straight (*U. bilobatum*, *U. convexum*) and convex (*U. magnirostrum*). This character differs from character 7 of Lim (1993) and character 47 of Wetterer et al. (2000), which describes the “rostrum sloping” and not the frontonasal region. However, Dávalos et al. (2012) used a similar character (character 46 – shape of nasal bones), but the authors coded every Phyllostomidae as having a nasal bone “flat or convex in lateral view”. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.



**Figure S5.** Frontonasal profile of (A) *Vampyriscus bidens* (USNM 415230); (B) *Chiroderma villosum* (MZUSP 13335); (C) *Uroderma magnirostrum* (USNM 393018).

**Character 16. Nasal, notch:** absent (0), or present (1)

In most genera of Vampyressina (*Chiroderma*, *Mesophylla*, *Platyrrhinus*, *Vampyressa*, *Vampyriscus*, and *Vampyrodes*) there is a deep emargination between the right and left maxillae, at the region of the nasal bones, when the skull is viewed from dorsal view. In *Uroderma* and all outgroup taxa, except *Sturnira lilium*, the nasals extend anteriorly approximately to the same level of the anterior tips of the maxillae. The coding here is somewhat different from character 112 of Tavares (2008), who considered the reduced nasal of some Stenodermatina such as *Ametrida centurio*, in the same character state of *Chiroderma*. In Stenodermatina, the shortened nasals are evidently related to the allometric shortening of the whole rostrum, while in the Vampyressina taxa discussed here only the nasal bone is relatively shorter than the remaining rostral bones.

**Character 17. Nasal, extension of notch:** mesethmoid plate not exposed (0), anterior region of mesethmoid plate exposed (1), or notch reaches interorbital region (2)

In *Chiroderma doriae*, *C. improvisum*, *C. salvini*, and *C. scopaeum*, the nasal notch reaches the interorbital region. In *C. gorgasi* and *C. trinitatum*, the notch reaches the anterior tip of the interorbital region and part of the mesethmoid plate is exposed. In species of *Platyrrhinus*, *Vampyressa*, *Vampyriscus*, *Vampyrodes*, and in *Mesophylla macconnelli*, the notch does not

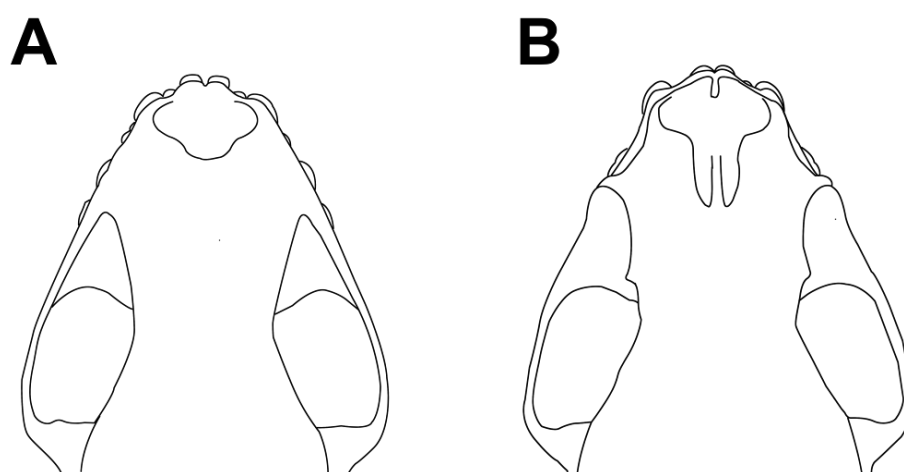
reach the interorbital region. Taxa lacking a nasal notch were coded as “–”. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 18. Nasal and maxillae, shape of nasal aperture:** trapezoidal (0), or losangular (1), or triangular (2)

In *Uroderma* and in the outgroup taxon *Phyllostomus hastatus* the nasal aperture is losangular when viewed frontally. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 19. Postorbital processes, conspicuousness:** conspicuous (0), or poorly developed (1)

In *Mesophylla macconnelli* and species of *Vampyressa*, the postorbital process is poorly developed (Figure S6). Among outgroup taxa, the postorbital process was also poorly developed in *Ectophylla alba*, *Artibeus glaucus*, and *Phyllostomus hastatus*. This character was used in the *Platyrrhinus* phylogeny of Velazco (2005) (character 19) and in the phylogeny of Stenodermatinae of Tavares (2008) (character 117).



**Figure S6.** Development of the postorbital processes in (A) *Vampyressa melissa* (USNM 548310); (B) *Chiroderma scopaeum* (USNM 511378).

**Character 20. Maxilla, infraorbital foramen, number:** simple (0), or double (1)



The only Vampyressina with a simple infraorbital foramen is *Mesophylla macconnelli*. A single foramen is present also in *Carollia perspicillata*, *Ectophylla alba*, *Rhinophylla pumilio*, and *Phyllostomus hastatus*. This character was used in the phylogeny of Stenodermatinae by Tavares (2008).

**Character 21. Maxilla, infraorbital foramen, position:** level with M1 (0), or level with P4 (1)

In most taxa, the infraorbital foramen is at the same level of P4. In *Ametrida centurio*, *Carollia perspicillata*, *Ectophylla alba*, and *Phyllostomus hastatus* the foramen is level with M1. This character is defined by tracing a vertical line between the infraorbital foramen and the maxillary tooththrow with the skull in lateral view. This character was used by Dávalos et al. (2012) (character 51).

**Character 22. Maxilla, medial accessory foramen, presence:** absent (0), or present (1)

In some species of *Chiroderma*, *Vampyriscus bidens*, *Mesophylla macconnelli* and species of *Vampyressa* there is a small foramen visible between the incisive foramen. We follow Tavares et al. (2014) for using the name “medial accessory foramen” for the structure. Owen (1987, p. 58) named the structure as “nasal septal foramen”. Tavares et al. (2014) consider this character to be diagnostic for species of *Vampyressa*.

**Character 23. Basisphenoid pits, depth:** absent or shallow (0), or deep (1)

Most Vampyressina have shallow basisphenoid pits. A deep basisphenoid pit is present in Vampyressina genera *Mesophylla* and *Vampyressa*. Owen (1987), Tavares (2008) and Dávalos et al. (2012) used characters based on the depth and position of the basisphenoid pits in their phylogenies.

**Character 24. Hard palate, posterior length:** ends nearer to last molar than to glenoid fossa (0), ends at approximately the same distance between the last molar and glenoid fossa (1), or ends closer to glenoid fossa (2)

In the Stenodermatina species analyzed here, *i.e.*, *Ametrida centurio*, *Pygoderma bilabiatum*, and *Stenoderma rufum*, the palate is short, ending nearer to the last molar than to the glenoid fossa (Figure S7). In most species used in this study the palate is moderately long, ending at approximately half the distance between the glenoid fossa and the last molar. In *Chiroderma* and *Uroderma*, the palate is long, ending close to the glenoid fossa. Posterior extension of the hard palate was used in the Stenodermatinae phylogeny of Lim (1993) (character 4), Tavares (2008) (character 133) and the Phyllostomidae phylogenies of Wetterer et al. (2000) (character 44) and Dávalos et al. (2012) (character 55).

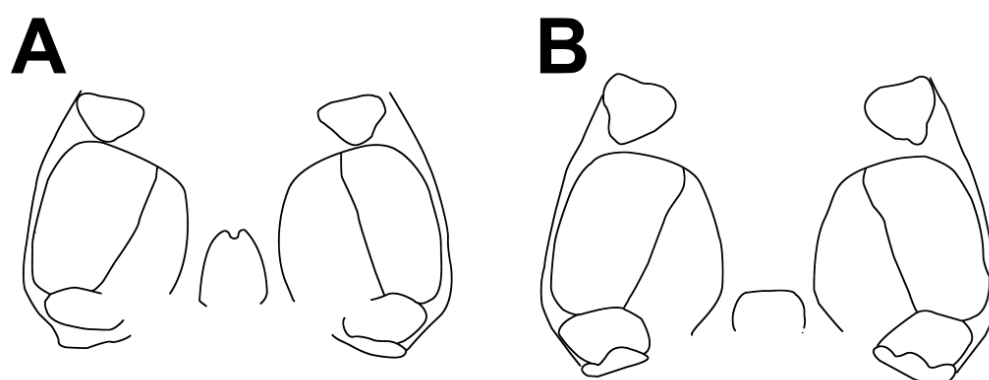


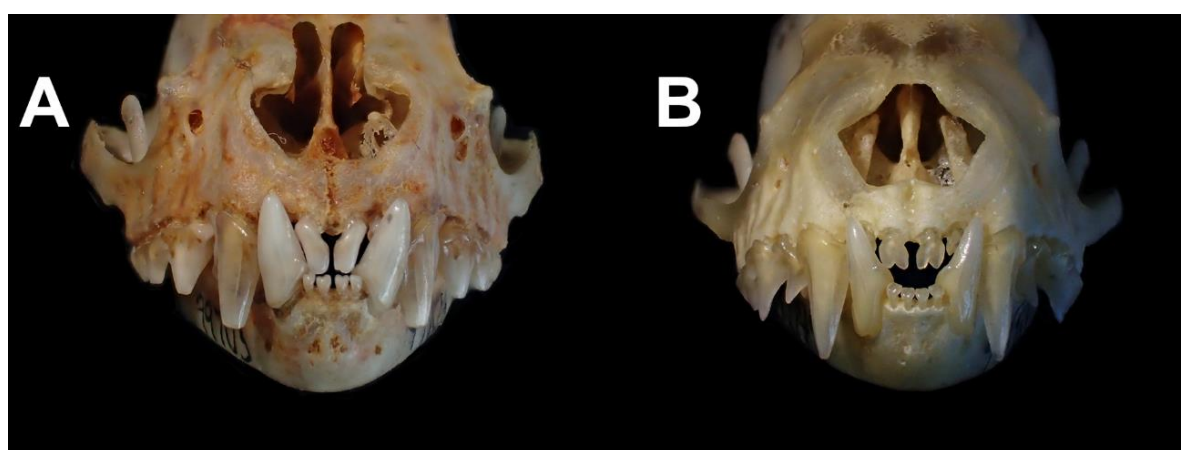
Figure S7. Hard palate posterior extension and shape of posterior border in (A) *Vampyressa thylene* (USNM 560603); (B) *Chiroderma trinitatum* (USNM 584492).

**Character 25. Hard palate, shape of posterior border:** U- or V-shaped (0), or straight (1)

In most of the species analyzed, the posterior border of the hard palate is either U- or V-shaped. In some species of *Chiroderma* and in species of *Vampyriscus* the hard palate end is straight. This character is coded differently from character 10 of Owen (1987), character 45 of Wetterer et al. (2000), and character 137 of Tavares (2008). I consider U-shaped and V-shaped palatae in the same character state, as it may be very subjective to distinguish between the two morphologies in some taxa, and there may be individual variation (see for example Wetterer et al. 2000). The “W-shaped” posterior hard palate mentioned by Tavares (2008) refers to the presence of a posterior palatal spine, such as is present in *Chiroderma villosum*.

**Character 26. Occlusion, frontal gap between occluded teeth:** absent (0), or present (1)

In most Vampyressina genera, *i.e.*, *Mesophylla*, *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyressa*, and *Vampyrodes* there is a frontal gap delimited by I1-2, c, and i1-2, formed when mandible and skull are in occlusion (Figure S8). In most species of *Chiroderma* and species of *Vampyriscus*, there is no frontal gap. Freeman (1988) suggests that this frontal gap was used to expel the juice produced by chewing fibrous fruit material. This character, named “incisor occlusion” was used by Wetterer et al. (2000) (character 55), Tavares (2008) (character 260), and Dávalos et al. (2012) (character 74).



**Figure S8.** Frontal view of skull and mandible in occlusion in (A) *Chiroderma salvini* (ROM 99703); (B) *Uroderma convexum* (USNM 449749).

**Character 27. Occlusion, lateral gap between occluded teeth:** absent (0), or present (1)

In the Vampyressina genera *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus*, there is a lateral gap formed when the paracone of P3 do not cover the protoconid of p3 when skull and mandible are occluded (

Figure 7). The outgroups taxon *Ectophylla alba* also has a lateral gap. This character was used for the first time in a phylogenetic study by Tavares (2008), in her character 261.

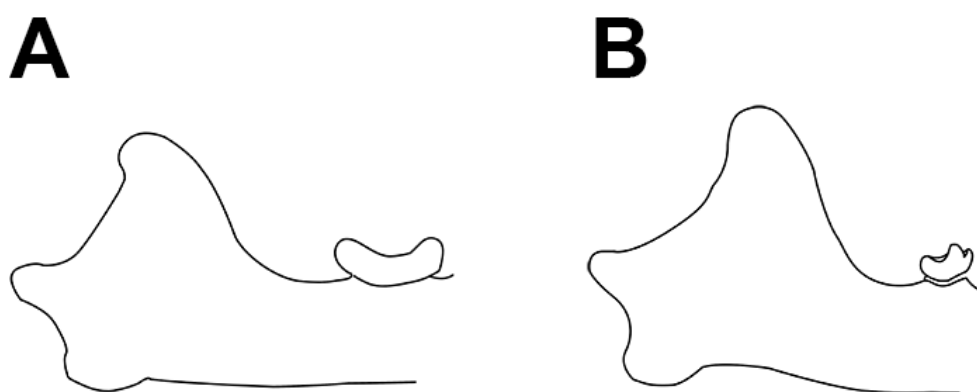
**Character 28. Mandible, mandibular rami in dorsal view:** parallel (0), or divergent (1)

In the three species of Stenodermatina analyzed here, *Ametrida centurio*, *Pygoderma bilabiatum*, and *Stenoderma rufum*, the posterior borders of the mandibular rami are divergent

in dorsal view. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 29. Mandible, height of mandibular condyle:** level with or above toothrow (0), or below toothrow (1)

In Vampyressina genera *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Uroderma*, *Vampyriscus*, *Vampyrodes*, and some species of *Platyrrhinus*, the mandibular condyle is at the same level of above the toothrow plane (Figure S9). In some species of *Platyrrhinus* and in species of *Vampyressa* and *Vampyriscus*, the mandibular condyle is clearly below the level of the toothrow. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.



**Figure S9.** Height of mandibular condyle relative to toothrow in (A) *Vampyriscus nymphea* (USNM 483690); (B) *Uroderma convexum* (USNM 449749).

## Dentition

**Character 30. I1, extension of lingual fossa:** extended (0), or reduced (1)

In *Carollia perspicillata*, *Phyllostomus hastatus*, *Rhinophylla pumilio*, and *Sturnira lilium*, the lingual fossa is extended distally. In most Stenodermatinae, the fossa is reduced. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 31. I1, tip contact:** do not touch (0), or touch (1)

In the Vampyressina genera *Vampyriscus* and *Vampyrodes*, the tips of the upper inner incisors touch each other. In *Mesophylla*, *Uroderma*, and *Vampyressa*, the tips do not touch. The character is variable in *Chiroderma* and *Platyrrhinus*. This character was used in the phylogenetic analysis of *Platyrrhinus* by Velazco (2005) (character 24).

**Character 32. I1, cusp orientation:** parallel (0), or converging medially (1)

All Vampyressina, except *Uroderma*, have the cusps of I1 converging medially. Orientation of the cusps is coded with the skull in frontal view. This character was used in the phylogenetic analysis of Stenodermatinae by Tavares (2008) (character 167).

**Character 33. I1, tip:** simple (0), or bilobed (1)

In *Artibeus lituratus*, *A. glaucus*, and species of *Uroderma* and *Vampyressa*, the tips of I1 are bilobed (**Figure 1**Figure 6). This character was used in the Stenodermatinae phylogeny of Lim (1993) and Tavares (2008), and in the Phyllostomidae phylogeny of Wetterer et al. (2000) and Dávalos et al. (2012).

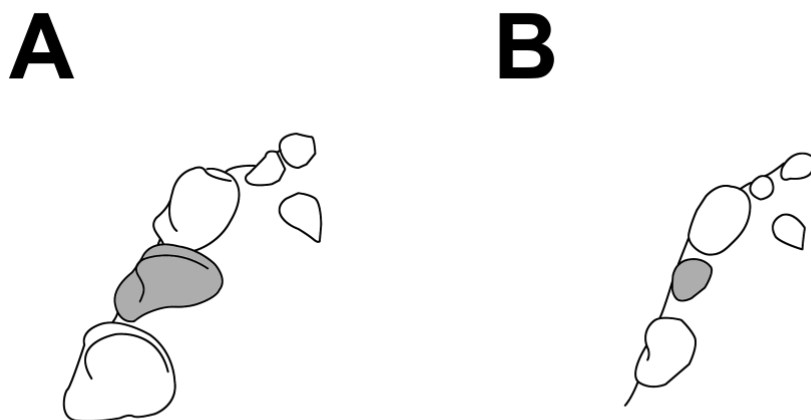
**Character 34. I1, cusp height relative to I2:** I2 with 1/2 or more the height of I1 (0), or I2 with 1/3 or less the height I1 (1)

In the Vampyressina genera *Chiroderma*, *Platyrrhinus*, *Vampyriscus*, *Vampyrodes*, and *Vampyressa pusilla* and *V. thylene*, the I2 is small, with 1/3 or less the height of I1. In *Mesophylla*, *Uroderma*, *Vampyressa elisabethae*, and *V. melissa*, the I2 is relatively larger, with 1/2 or more the length of I1. This character was used in the Phyllostomidae phylogeny by Dávalos et al. (2012) (character 68).

**Character 35. P3, shape in occlusal view:** longer buccolingually than mesiodistally (0), oval (1), or longer mesiodistally than buccolingually (2)

In some taxa, i.e. *Chiroderma salvini*, *C. scopaeum*, *C. villosum*, *Ectophylla alba*, *Mesophylla macconnelli*, and *Rhinophylla pumilio*, the P3 is roughly oval in occlusal view (Figure S10). In

the remaining taxa, the P3 is longer mesiodistally than buccolingually (Figure S10). A single taxon, *Phyllostomus hastatus*, has the P3 longer buccolingually than mesiodistally. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.



**Figure S10.** Shape of the first upper premolar (light gray), in occlusal view, in (A) *Uroderma convexum* (USNM 449759); (B) *Mesophylla macconnelli* (USNM 361726).

**Character 36. P3, alignment in toothrow:** P3 aligned along axis of toothrow (0), or P3 transversally aligned to toothrow axis (1)

In *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyriscus*, *Vampyrodes*, and some species of *Chiroderma*, the P3 is aligned transversally relative to the main axis of the toothrow, when the skull is in occlusal view. In some species of *Chiroderma* and in *Mesophylla macconnelli*, the P3 is aligned along the axis of toothrow. This character was used by Velazco (2005) (character 26) and Tavares (2008) (character 201).

**Character 37. P2–C, diastema:** absent, P3 in contact with C (0), or diastema present between P3 and C (1)

In genera *Mesophylla* and *Vampyressa*, as well as in *Ectophylla*, the P3 does not touch C. This character was used in the phylogenetic analysis of Stenodermatine of Lim (1993) (character 11) and Tavares (2008) (character 249).

**Character 38. P3–P4, diastema:** absent, P3 in contact with P4 (0), or diastema present between P3 and P4 (1)

In most Vampyressina, the P3 does not touch P4 (Figure 4). However, in genus *Vampyrodes* and in some large *Platyrrhinus*, the P3 touches P4. This character was used in the phylogenetic analysis of Stenodermatinae by Tavares (2008) (character 250) and of Phyllostomidae by Wetterer et al. (2000) (character 71) and Dávalos et al. (2012) (character 78).

**Character 39. P4, labial cingulum:** absent (0), present, interrupted at the middle (1), or present, continuous along the labial edge of paracone (2)

The Vampyressina genera *Platyrrhinus*, *Vampyressa*, *Vampyriscus*, and *Vampyrodes* have a continuous labial cingulum in P4 (state 2). In *Chiroderma* this cingulum is interrupted at the midpoint (state 1). *Mesophylla macconnelli* does not have a labial cingulum in P4. This character was used in the phylogenetic analysis of Stenodermatinae by Tavares (2008) (character 203).

**Character 40. P4, distal accessory cusp on paracone:** absent (0), or present (1)

In *Platyrrhinus*, *Uroderma*, and *Vampyrodes*, there is a small cusp on the distal surface of the paracone of P4. This character is different from the stylar cusp of P4 character of Velazco (2005) (character 28) and Tavares (2008) (character 204) because we refer only to the accessory cusp in the paracone and not the ones on the stylar shelf. Lim (1993) (character 6) mentions accessory cusps in P4, but does not differentiate between stylar cusps and accessory cusps of the teeth's cusps.

**Character 41. M1, labial cingulum:** absent (0), or present (1)

The Vampyressina genera *Platyrrhinus*, *Vampyressa*, *Vampyrodes*, and *Vampyriscus* have a labial cingulum in M1.

**Character 42. M1, hypocone, presence:** absent (0), present, level with centrocrista (1), or present, level with paracone (2)

Most of the genera of Vampyressina lack a hypocone on M1. Species of *Uroderma* have a distinct hypocone, which is level with paracone. This character was used in the Stenodermatinae phylogeny of Owen (1987) (character 14) and Tavares (2008) (character 219). Wetterer et al. (2000) (character 61) and Dávalos et al. (2012) (character 85) used the presence of hypocone basin and the hypocone in the same character.

**Character 43. M1, hypocone basin, presence:** absent (0), or present (1)

Although species of *Chiroderma*, *Platyrrhinus*, and *Vampyrodes* lack a hypocone on M1, these taxa still retain a hypocone basin. Species of *Uroderma* were also scored as having a hypocone basin. Vampyressina genera *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus* lack a hypocone basin on M1. Our usage of this character is similar to Tavares (2008) (character 218), who considered this a separate character from the absence/presence of the hypocone cusp.

**Character 44. M1, metacone, presence:** absent (0), or present (1)

The only species clearly lacking a metacone was *Mesophylla macconnelli*. Tavares (2008) (character 220) also used this character but considered it as individually variable in *M. macconnelli*, with some individuals presenting a small metacone.

**Character 45. M1, metacone, morphology:** simple cusp (0), or accessory cusp present (1)

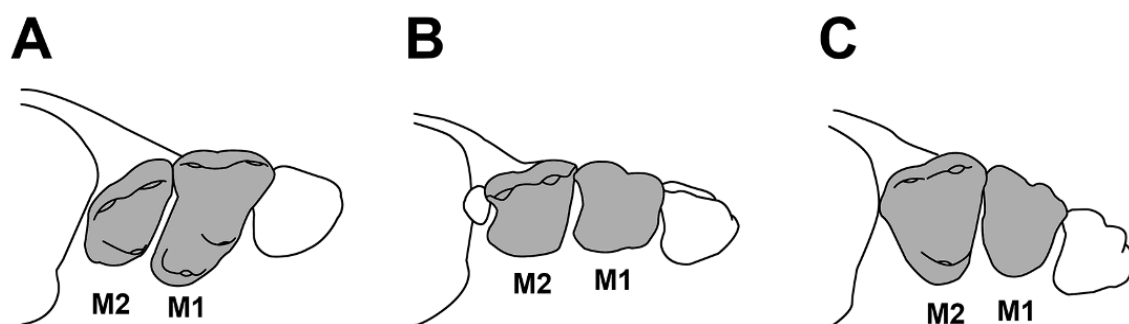
In *Chiroderma*, the tip of the metacone is notched, giving the appearance of a double tip. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 46. M1, size relative to M2:** M1 larger than M2 (0), M1 subequal to M2 (1), or M2 larger than M1

In most of the outgroup taxa, *e.g.*, *Artibeus lituratus*, *Carollia perspicillata*, *Stenoderma rufum*, the M1 is larger than M2 (Figure S11). In most Vampyressina, the M1 is roughly of the same size as M2, *i.e.*, *Chiroderma improvisum*, *C. salvini*, *C. scopaeum*, *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyressa*, *Vampyrodes* (Figure S11). In *Chiroderma doriae*, *C. gorgasi*, *C. trinitatum*, *C. villosum*, *Ectophylla alba*, *Mesophylla macconnelli*, and *Ametrida centurio* the M2 is clearly



larger than M1 (Figure S11). This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.



**Figure S11.** Relative molar size in (A) *Artibeus lituratus* (UFMG[VCT] 6328.); (B) *Platyrrhinus aurarius* (UFMG 3534); (C) *Chiroderma doriae* (ZUFMS 1060). M1 = first upper molar, M2 = second upper molar.

**Character 47. M2, metastyle, presence:** absent (0), or present (1)

Among Vampyressina, this character is present in species of *Platyrrhinus*, in *Chiroderma doriae*, *C. gorgasi* and *C. trinitatum*. It was used in a phylogeny of Stenodermatinae taxa by Velazco (2005) (character 43)

**Character 48. M2, hypocone basin, presence:** absent (0), or present (1)

The genera *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus*, lack a hypocone basin in the M2. The remaining Vampyressina genera, *Platyrrhinus*, *Uroderma*, and *Vampyrodes* have a distinct hypocone basin. This character was used in the Stenodermatinae phylogeny of Tavares (2008) (character 223).

**Character 49. M3, presence:** absent (0), or present (1)

The Vampyressina genera *Platyrrhinus* and *Uroderma* have a M3. This tooth is lacking in *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, *Vampiriscus*, and *Vampyrodes*. The presence of M3 was used in Stenodermatinae or Phyllostomidae phylogenies by Owen (1987) (character 15),

Wetterer et al. (2000) (character 63), Tavares (2008) (character 228), and Dávalos et al. (2012) (character 88).

**Character 50. M3, protocone and paracone:** indistinct (0), or distinct (1)

The third upper molar of *Platyrrhinus* does not have distinct protocone and paracone cusps. In contrast, these cusps are distinct in the M3 of *Uroderma*. The “development of the third upper molar” (character 229) used by Tavares (2008) differs from the character used here in that we consider the M3 more developed in some species of Stenodermatinae than in others. Taxa lacking a M3 were coded as “–”.

**Character 51. c, height relative to coronoid:** below level of coronoid (0), or as high as or above coronoid (1)

In the Vampyressina species *Chiroderma doriae*, *C. improvisum*, *C. scopaeum*, *C. trinitatum*, *Vampyressa melissa*, *V. elisabethae*, species of *Uroderma*, and species of *Vampyrodes*, the c is relatively low, below the level of coronoid. In the other Vampyressina taxa, i.e., *Chiroderma salvini*, *C. villosum*, *Mesophylla macconnelli*, *Platyrrhinus*, and *Vampyriscus*, the lower canine is as high as or higher than the coronoid process. Tavares (2008) (character 194) used the relative height of the lower canine but compared it to the height of the second lower premolar.

**Character 52. p2, labial cingulum:** absent (0), or present (1)

A labial cingulum in p2 is present in species of *Platyrrhinus* and *Vampyrodes*, as well as in the analyzed Stenodermatina, i.e., *Ametrida centurio*, *Pygoderma bilabiatum*, and *Stenoderma rufum*. Velazco (2005) used the labial and lingual cingulum of p4 in his phylogeny of *Platyrrhinus* (character 49).

**Character 53. p2, proportions:** approximately as long as tall (0), mesiodistal length greater than crown height (1), or crown height greater than mesiodistal length (1)

A p2 approximately as long mesiodistally as tall is present in several Vampyressina taxa, such as *Chiroderma doriae*, *C. trinitatum*, *Uroderma bilobatum*, *U. convexum*, and species of

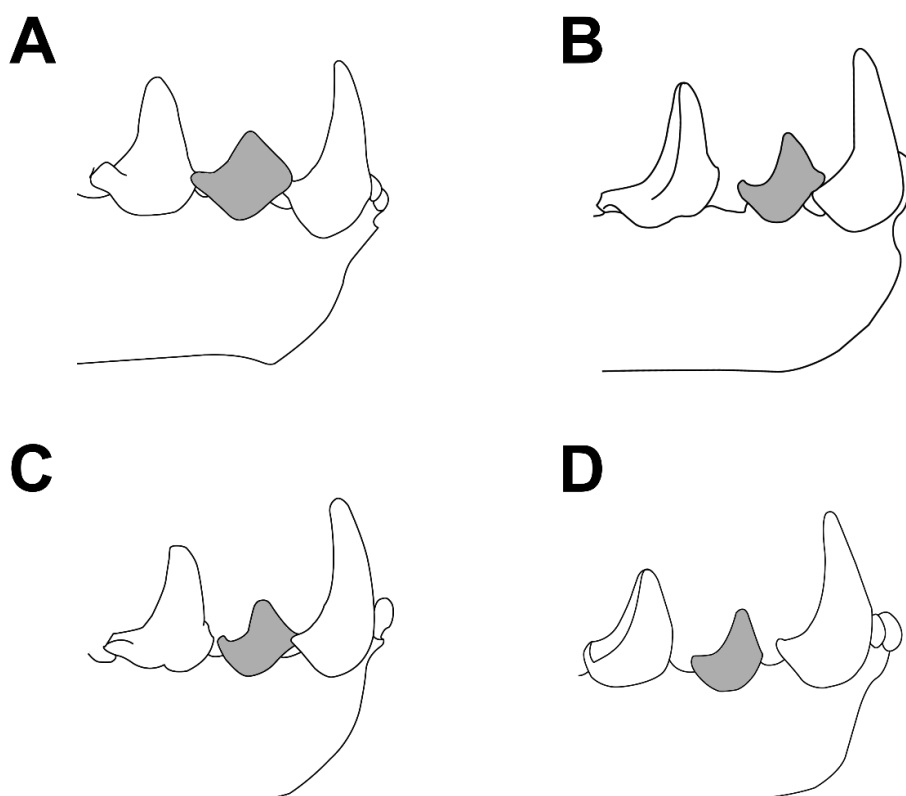
*Platyrrhinus* and *Vampyroides* (Figure S12). The other Vampyressina have a p2 that is longer mesiodistally than tall: *C. gorgasi*, *C. improvisum*, *C. salvini*, *C. scopaeum*, *Mesophylla*, *Uroderma magnirostrum*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus*. Tavares (2008) (character 208) used the same character but divided it only in two states instead of three.

**Character 54. p2, mesiodistal length relative to p4:** subequal or larger (0), or shorter (1)

Vampyressina genera *Chiroderma*, *Mesophylla*, and *Vampyressa*, have a p2 that is clearly shorter than p4 in length (Figure S12). This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 55. p2, crown height relative to p4:** approximately same height as crown of p4 (0), or lower than p4 crown (1)

Every analyzed species of Vampyressina have a p2 crown clearly smaller than the crown of p4, whereas most of the outgroup taxa have a p2 crown approximately of the same size as that of p4. Tavares (2008) (character 209) used the relative crown height of p2 but compared it simultaneously with the size of c and p4.



**Figure S12.** First lower premolar (light gray) in (A) *Uroderma magnirostrum* (USNM 393018); (B) *Chiroderma doriae* (TTU 99569); (C) *Vampyriscus nymphaea* (USNM 483696); (D) *Vampyressa thyone* (USNM 579078).

**Character 56. p2, position relative to p4 and c:** p2 placed at relatively the same distance from p4 and c (0), or p2 closer to c than to p4 (1)

A p2 placed closer to c than to p4 was observed only in some species of *Chiroderma*, *Mesophylla macconnelli*, and *Ectophylla alba* (Figure S12). This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 57. p2–c, diastema:** absent, p2 contacts c (0), or p2 does not contact c (1)

Species of *Vampyressa* and *Ectophylla alba* have a diastema between p2 and c (Figure S12). Tavares (2008) (character 255) used this character in her phylogeny of Stenodermatinae.

**Character 58. p2–p4, diastema:** absent, p2 contacts p4 (0), or p2 does not contact p4 (1)

A diastema between p2 and p4 is present in *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus* (Figure S12). The other Vampyressina genera, i.e., *Platyrrhinus*, *Uroderma*, and *Vampyrodes*, lack a diastema (Figure S12). Lim (1993) (character 11) and Tavares (2008) (character 256) used this character in their phylogenies of Stenodermatinae.

**Character 59. p2, position of main cusp (protoconid), in lateral view:** protoconid aligned with main tooth axis (0), protoconid mesially displaced in relation to main axis (1)

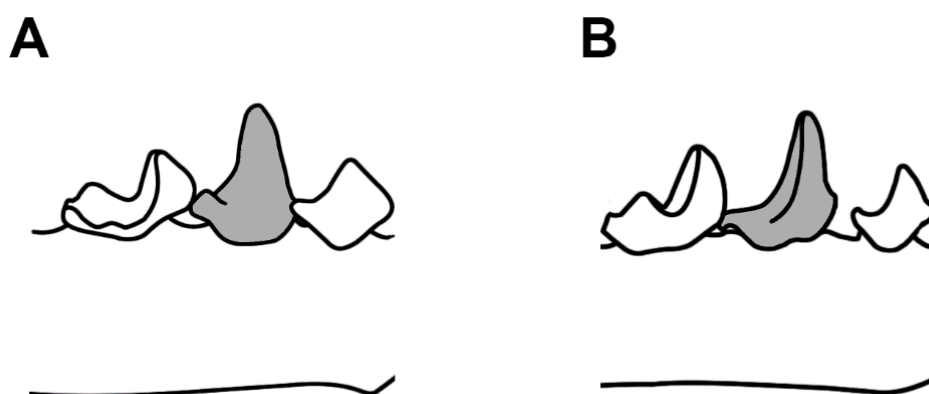
In *Chiroderma*, *Ectophylla*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus*, the protoconid of p2 is mesially displaced in relation to the main axis of the tooth (Figure S12), whereas this cusp is aligned with the tooth axis in *Platyrrhinus*, *Uroderma*, *Vampyrodes*, and in the outgroup taxa (Figure S12). This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 60. p4, position of main cusp (protoconid), in lateral view:** protoconid aligned with main tooth axis (0), protoconid mesially displaced in relation to main axis (1)

In most Stenodermatinae taxa analyzed here, the protoconid of p4 is mesially displaced, in lateral view, in relation to the tooth axis. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 61. p4, hypoconid, presence:** absent (0), or present (1)

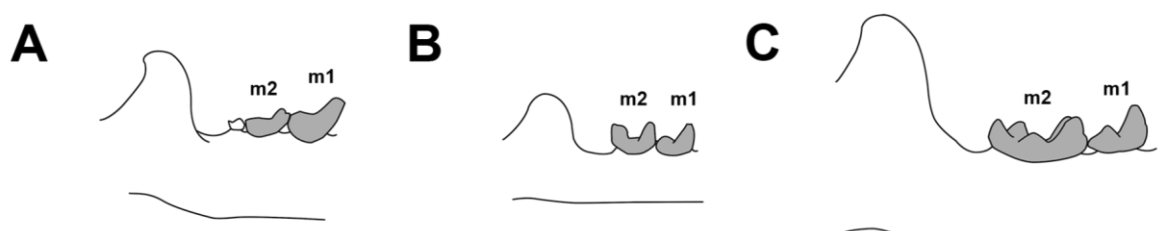
A small hypoconid is present on the distal margin of the p4 of *Platyrrhinus*, *Uroderma*, and *Vampyrodes*, whereas this structure is absent in *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus* (Figure S13). This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.



**Figure S13.** Presence of the hypoconid in the last lower premolar (light gray) in (A) *Uroderma magnirostrum* (USNM 393018); (B) *Chiroderma doriae* (TTU 99569).

**Character 62. m1, mesiodistal length relative to m2:** larger (0), subequal (1), or smaller (2)

In most species analyzed, the m1 is either larger, *e.g.*, *Ametrida centurio*, *Sturnira lilium*, or subequal to m2, *e.g.*, *Uroderma bilobatum*, *Vampyressa pusilla* (Figure S14). In species *Chiroderma* and *Vampyrodes*, and *Mesophylla macconnelli*, this tooth is smaller than m2. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.



**Figure S14.** Relative mesiodistal lengths of first and second lower molars in (A) *Ametrida centurio* (UFMG[VCT] 6278); (B) *Vampyressa pusilla* (UFMG 3438); (C) *Chiroderma doriae* (UFMG 3383). m1 = first lower molar; m2 = second lower molar.

**Character 63. m1, mesiodistal length relative to p4:** larger (0), or subequal (1)

In genera *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus*, the m1 has approximately the same length of p4. In the other Vampyressina and in the outgroup, the m1 is clearly larger than p4. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 64. m1, crown height relative to p4:** subequal (0), or much lower (1)

A crown of m1 with approximately the same size as the crown of p4 is present in species of *Vampyressa* as well as some outgroup taxa such as *Ectophylla alba* and *Phyllostomus hastatus*. By contrast, the crown of m1 is much lower than the crown of p4 in most species of Vampyressina and of the outgroup. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 65. m1, metaconid, presence:** absent (0), or present (1)

A metaconid is present on the m1 of some Stenodermatine used as outgroup taxa, such as *Artibeus lituratus*, *Artibeus glaucus*, and *Sturnira lilium*. The structure is absent in the analyzed Vampyressina taxa. This character was used in phylogenetic analyses of the Stenodermatinae by Lim (1993) (character 9), Wetterer et al. (2000) (character 69), Velazco (2005) (character 55), Tavares (2008) (character 235), and Dávalos et al. (2012) (character 92).

**Character 66. m1, entoconid, presence:** absent (0), or present (1)

Species of *Chiroderma*, *Mesophylla*, *Vampyressa*, and *Vampyriscus*, as well as the outgroup taxon *Ectophylla alba*, lack an entoconid on m1. This character was used in previous phylogenies of stenodermatine bats by Lim (1993) (character 9), Wetterer et al. (2000) (character 70), Tavares (2008) (character 236), Dávalos et al. (2012) (character 93).

**Character 67. m2, metaconid, height relative to protoconid:** subequal (0), metaconid higher than protoconid (1), or protoconid higher than metaconid (2)

In most taxa, the metaconid has approximately the same height of the protoconid. Species of *Vampyressa* have a metaconid that is much higher than the metaconid, and *Mesophylla macconnelli* has a protoconid that is clearly higher than the metaconid. Tavares (2008) (character 237) used this character in her phylogeny of Stenodermatinae.

**Character 68. m2, hypoconulid, presence:** absent (0), or present (1)

Species of *Chiroderma* have a hypoconulid on the last lower molar. We follow Tavares (2008) and Garbino and Tavares (2017) in interpreting the cusp between the hypoconid and entoconid in the m2 of *Chiroderma* as the hypoconulid. Tavares (2008) (character 242) used this character in her phylogeny of Stenodermatinae.

**Character 69. m2, hypoconid, presence:** absent (0), or present (1)

A distinct hypoconid is present on the second lower molar of *Chiroderma* and in the outgroup taxa *Artibeus lituratus* and *Phyllostomus hastatus*. Differing from Velazco (2005) (character 56) and Tavares (2008) (character 239), I considered the hypoconid absent in *Carollia perspicillata*.

**Character 70. m2, paraconid, presence:** absent (0), or present (1)

Among Vampyressina, a paraconid on the m2 is present only in species of *Uroderma*. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 71. m3, presence:** absent (0), or present (1)

The third lower molar is consistently absent in *Chiroderma*, *Vampyressa elisabethae*, *V. pusilla*, *V. thyone*, *Vampyriscus brocki*, and *V. nymphaea*. In *Vampyriscus bidens*, the teeth may be absent as individual variation, and for this reason the species was coded as (0/1). Tavares (2008) (character 243) used this character, but instead of coding the individually variable species as polymorphic, added an additional state of “third molar sometimes present”. Other phylogenetic studies including Stenodermatinae taxa that used this character are the ones of Owen (1987) (character 22), Wetterer et al. (2000) (character 66), and Dávalos et al. (2012) (character 96).

**Character 72. m3, mesiodistal length relative to m2:**  $\frac{1}{2}$  or more the length of m2 (0), or  $\frac{1}{4}$  or less the length of m2 (1)

Every Stenodermatinae taxa coded for this character have a small m3. In contrast, the outgroup taxa *Carollia perspicillata*, *Phyllostomus hastatus*, and *Rhinophylla pumilio* have a relatively



larger m3. A similar character was used in the phylogenetic study of Stenodermatinae by Tavares (2008) (character 244). Taxa lacking a m3 were coded as “–”.

**Character 73. m3, protoconid, presence:** absent (0), or present (1)

A small protoconid is present in the third lower molar of *Platyrrhinus* and *Uroderma*, whereas this cusp is not evident in the peg-like molars of *Vampyressa melissa* and *Vampyriscus bidens*. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

**Character 74. m3, metaconid, presence:** absent (0), or present (1)

Species *Platyrrhinus* and *Uroderma*, have a small metaconid on the third lower molar. This is the first use of this character in a phylogenetic analysis of Stenodermatinae.

## Postcranial skeleton

**Character 75. Tail, presence:** absent (0), or present (1)

A tail is present only in two of the outgroup taxa, *Carollia perspicillata* and *Phyllostomus hastatus*. The lack of tails as a defining trait of Stenodermatinae was first noted by Gervais, (1856). This character was used in the phylogenetic analysis of Phyllostomidae of Wetterer et al. (2000) (character 89), Dávalos et al. (2012) (character 182) and in the Stenodermatinae phylogeny of Tavares (2008) (character 276).

## Urogenital system

The three characters based on uterine morphology used here are based on Hood and Smith (1982, 1983).

**Character 76. Uterus, ovarian ligament, position:** between ovary and external entry of oviduct (0), or between ovary and lateral wall of uterus (1)

*Character 77. Uterus, external entry of oviduct:* oviduct enters the fundic of lateral border of the uterine body (0), or oviduct enters the fundic border of the uterine body near the mid-sagittal line (1)

*Character 78. Uterus, intramural uterine cornua:* absent (0), or present (1)

### Digestive system

The single character of the digestive system used here is based on Forman et al. (1979).

*Character 79. Stomach, fundic caecum:* absent or small (0), or conspicuous, forming a baglike or tubelike structure (1)

### Karyology

The characters used here are based in published accounts (Baker & Hsu, 1970; Baker & Lopez, 1970; Gardner, 1977; Baker, 1979; Honeycutt, Williams, & Genoways, 1980; Varella-Garcia & Taddei, 1985; Varella-Garcia, M.; Morielle-Versute, E. & Taddei, 1989; Silva *et al.*, 2005; Gomes *et al.*, 2016).

*Character 80. Diploid number (2n):*  $2n = 30/FN = 56$  (0),  $2n = 26/FN = 48$  (1),  $2n = 32/FN = 58$  (2),  $2n = 20/21/FN = 36$  (3),  $2n = 21/22/FN = 18$  (4),  $2n = 24/FN = 44$  (5),  $2n = 23/24/FN = 20$  (6),  $2n = 42/FN = 50$  (7),  $2n = 36/FN = 62$  (8),  $2n = 30/31/FN = 56$  (9),  $2n = 14/FN = 2$  (A)

The ancestral chromosomal complement in Vampyressina is assumed to be  $2n = 30/FN = 56$ , which is present only in *Platyrrhinus* and *Vampyrodes* (Baker, 1979; Gomes *et al.*, 2016).

*Character 81. Sex determining system:* XX/XY system (0),  $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2Y$  system (1), or XX/ $XY_1Y_2$  system sometimes or always (2)

*Mesophylla macconnelli* and *Vampyressa thyone* have a  $X_1X_1X_2X_2/X_1X_2Y$  system, with the Y chromosome translocated to the autosomes (Gomes et al. 2016). This character was based on Wetterer et al. (2000) (character 137) and Dávalos et al. (2012) (character 220), but we corrected the states of *Mesophylla macconnelli* and *Vampyressa thyone* (not *Vampyressa pusilla* as mentioned by Wetterer et al. 2000 and Dávalos et al. 2012), following the karyological study of Gomes et al. (2016).

## APÊNDICE A – PUBLICAÇÕES RESULTANTES

A seguir são listadas as publicações resultantes deste doutorado, até o momento.

**Garbino GST, Rezende GC, Tavares V da C.** 2018. Tent use by *Artibeus* and *Uroderma* (Chiroptera, Phyllostomidae) in Northern Colombia. *Mastozoologia Neotropical* 25: 467–472. DOI: 10.31687/saremMN.18.25.2.0.08

**Garbino GST, Tavares V da C.** 2018. A Quaternary record of the big-eyed bat *Chiroderma villosum* (Chiroptera: Phyllostomidae) with a revised lower molar terminology. *Mammalia* 82: 393–399. DOI: 10.1515/mammalia-2017-0037

**Garbino GST, Tavares V da C.** 2018. Roosting ecology of Stenodermatinae bats (Phyllostomidae): Evolution of foliage roosting and correlated phenotypes. *Mammal Review* 48: 75–89. DOI: 10.1111/mam.12114

Solari S, Medellín R, Rodríguez-Herrera B, **Tavares V da C, Garbino G**, Camacho MA, Tirira D, Lim B, Arroyo-Cabrales J, Rodríguez-Durán A, Dumont E, Burneo S, Aguirre LF, Tschapka M, Espinosa D. 2019. Family Phyllostomidae (New World Leaf-nosed Bats). In: Wilson DE, Mittermeier RA, eds. *Handbook of the Mammals of the World, Bats, Vol. 9*. Barcelona: Lynx Edicions, no prelo. [escrevi os seguintes species accounts: *Micronycteris sanborni*, *Choeroniscus godmani*, *C. minor*, *C. periosus*, *Dryadonycteris capixaba*, *Lonchophylla bokermanni*, *Trinycteris nicefori*, *Rhinophylla alethina*, *R. fischerae*, *R. pumilio*, *Chiroderma improvisum*, *C. trinitatum*, *C. salvini*, *C. villosum*, *C. doriae*, *C. vizottoi*, *Uroderma bilobatum*, *Vampyrodes major* e *Artibeus fimbriatus*]