



UnB

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Zoologia
Programa de Pós-Graduação em Zoologia

Padrões biogeográficos da quiropterofauna brasileira.

Renato Oliveira Lopes da Rosa

Brasília - DF

2015

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Zoologia
Programa de Pós-Graduação em Zoologia

Renato Oliveira Lopes da Rosa

Padrões biogeográficos da quiropterofauna brasileira.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade de Brasília como parte dos requisitos necessários para a obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientadora: Dra. Ludmilla M. S. Aguiar

Brasília - DF

2015

Dedico este trabalho aos meus pais **Francisca Izildene Esmeraldo de Oliveira** e **João Carlos Lopes da Rosa** (*in memoriam*) por me mostrarem que com estudo e esforço sou capaz de realizar sonhos. Mas que até para serem realizados, os sonhos precisam ser sonhados.

AGRADECIMENTOS

Passam tantas coisas pela cabeça na hora de se escrever um agradecimento. E o que mais me dá gratidão é o simples fato de eu ter tido a oportunidade de viver esta experiência. E aí eu acabo me lembrando de todas as dificuldades e obstáculos, de todas as pessoas que estiveram presente (e aquelas que infelizmente não puderam estar), tudo de bom que aconteceu. Lembro-me dos amigos, dos momentos de descontração, dos momentos no campo e de cada encontro com uma espécie nova. Bate aquela saudade. Bate aquele alívio! Dá de novo aquele frio na barriga de quem esta livre pra enfrentar novos desafios.

As principais pessoas envolvidas nessa conquista são minha mãe, que sempre me deu todo apoio e foi a melhor companheira que eu poderia querer em qualquer situação, e meus irmãos Ric e Digo, que sempre me incentivaram e admiraram meu trabalho. Sem vocês nada disso teria acontecido. Eu amo vocês!

Agradeço pela Orientação da Ludmilla, que sempre foi amiga nas horas certas e me ensinou muito sobre ciência, ética e trabalho. Obrigado pela confiança que você, junto ao Pacheco e Vivian, depositou em mim quando me sugeriram este projeto. Vocês sempre esperaram o melhor de mim, e isso me fez acreditar também. Obrigado em especial à Vivi, que me ajudou em todas as etapas do trabalho e foi uma excelente companheira durante o natal e ano novo. Agradeço também ao professor Fernando Pacheco e ao colega Leonardo Machado pela confiança e oportunidade de participar das campanhas de campo em tantos lugares incríveis. Saibam que foi a melhor parte do mestrado, e é tudo culpa de vocês.

Essa jornada também só foi possível graças aos professores e funcionários dos departamentos de Zoologia e Ecologia, que me acompanharam desde a graduação e me mostraram os encantos das ciências biológicas. Em especial aos professores Jader Marinho-Filho e Guarino Colli, pelas vivências em campo e em sala de aula, e por serem exemplo e inspiração profissional.

Aos companheiros de laboratório Thiago, Thales, “Aspira”, Daniel, Elba e Lucas. Sem vocês nada disso estaria aqui. Obrigado por me aguentarem e por terem estado comigo em tantas “roubadas”, passando frio, tomando chuva, carregando peso, desatolando carros, tomando sustos durante a noite nas matas e cerrados da vida. Obrigado pela diversão da companhia, por compartilhar o céu estrelado, e por serem bons amigos. Agradeço em especial

à Débora, que foi minha maior companheira durante esse tempo do mestrado. Obrigado por todo amor e carinho, e por ter me ensinado tanto sobre a vida e sobre os mistérios do universo.

Aos amigos da vida, que me acompanham desde a infância, e não importa o quão diferentes sejam nossos caminhos estamos sempre conectados. Em especial aos companheiros Felipe Lenti e “Minu Grilo”. Desde o começo da minha carreira, nossas conversas contribuíram muito para minha formação, e continuam sendo importantes até hoje. Desejo tudo de bom pra nós três nesses novos caminhos que a vida nos deu. Lembro aqui também dos grandes amigos e companheiros de tantas aventuras Vitinho, Lipe e Cadu, que teriam sido ótimos colegas biólogos, e que sempre me incentivaram muito neste caminho.

Obrigado à professora Maria Julia, pela bolsa no começo do mestrado. Sua ajuda foi fundamental para a minha permanência no programa. Obrigado também a CAPES, que forneceu a bolsa durante o último ano do mestrado.

Enfim, tudo isso só valeu a pena por causa dos bons momentos vividos. Eu faço isso pelo encontro com um bicho na floresta, pelo banho de cachoeira depois de um dia de campo, pela prosa com os amigos e com os nativos pelos interiores do Brasil. E por isso, os personagens mais importantes de toda essa caminhada são na verdade os ecossistemas, as paisagens, as espécies e os momentos bons que eu pude desfrutar durante esse período.

Um agradecimento especial aos morcegos, por me deixarem invadir sua privacidade. Vocês são simplesmente fascinantes!

SUMÁRIO

RESUMO	2
ABSTRACT.....	3
INTRODUÇÃO	4
MATERIAL E MÉTODOS:.....	6
<i>Dados de Ocorrência</i>	6
<i>Variáveis Ambientais:</i>	7
<i>Modelagem da Distribuição das Espécies</i>	7
<i>Análise de Endemicidade</i>	8
RESULTADOS	10
DISCUSSÃO	14
CONCLUSÃO.....	23
REFERÊNCIAS	24

LISTA DE TABELAS E FIGURAS

<u>Tabela 1:</u> Variáveis bioclimáticas utilizadas nos SDM	7
<u>Tabela 2:</u> Resultados da AE nas diferentes escalas estudadas.....	10
<u>Figura 1:</u> Áreas consenso de alta endemicidade de morcegos obtidas pelo programa NDM/VNDM utilizando a grade de 4°.....	12
<u>Figura 2:</u> Áreas consenso de alta endemicidade de morcegos obtidas pelo programa NDM/VNDM utilizando a grade de 5°.....	14

RESUMO

A regionalização biogeográfica tornou-se um importante produto da biogeografia, possibilitando o entendimento de alguns padrões espaciais da biodiversidade e a formulação de hipóteses biogeográficas sobre a formação da biota, podendo também ser aplicada para determinação de áreas prioritárias e outras estratégias de conservação. Tendo em vista a falta de informações sobre os padrões de distribuição dos morcegos brasileiros, este trabalho visa identificar os padrões de congruência na distribuição dos morcegos brasileiros reconhecendo as áreas de maior endemidade. Para isto, foi conduzida uma Análise de Endemidade utilizando o programa NDM, onde a distribuição das espécies foi representada pelos pontos de ocorrência conhecidos e por modelos de distribuição de espécies (SDM) feitos pelo programa MaxEnt utilizando variáveis de precipitação, temperatura, topografia e vegetação. Foram identificados cinco padrões de distribuição para os morcegos brasileiros, sendo eles: "Região Norte", "Centro-Nordeste", "Centro-Leste", "Centro-Sudeste" e "Domínios Florestais". Os padrões de distribuição dos morcegos se mostraram associados a processos relacionados com a dinâmica de formações vegetais brasileiras, sendo identificados padrões distintos associados às formações abertas e formações florestais. As principais áreas de endemismo identificadas foram denominadas "Região Norte", associada à Amazônia brasileira e o Escudo das Guianas, e "Centro-Nordeste" associada à Caatinga e sua transição com o Cerrado. Também foram identificadas áreas de endemismo associadas ao Cerrado e Serra do Mar. A recente descrição de novas espécies se mostrou fundamental para a identificação dos padrões identificados, e sugiro que essas regiões de alta endemidade possam ainda esconder grande diversidade críptica de morcegos.

Palavras Chave: endemismo, morcegos, NDM, Caatinga, Serra do Mar, Escudo das Guianas.

ABSTRACT

Biogeographic regionalization has become an important product of biogeography, enabling the understanding of some spatial patterns of biodiversity and the development of biogeographical hypotheses on the biota formation, and can also be applied to determine priority areas and other conservation strategies. Given the lack of information on the distribution patterns of Brazilian bats, this paper aims to identify the matching patterns in the distribution of Brazilian bats, recognizing the areas of highest endemism. For this, I conducted an endemism analysis using the NDM software, where the distribution of species was represented by the known occurrence points and species distribution models (SDM) made on MaxEnt using variables of precipitation, climate, topography, and vegetation. Five distribution patterns were identified for Brazilian bats, as follows: "Northern Region", "Central-Northeast", "Central-Southeast", "Central-East", and "Forest Domains". Bats distribution patterns were associated with processes related to the dynamics of Brazilian vegetation, in which distinct patterns were associated with open formations and forest formations. The main areas of endemism identified were named "Northern Region", linked to the Brazilian Amazon and the Guyana Shield, and "Central Northeast" associated with the Caatinga and its transition to the Cerrado. I also identified areas of endemism associated with the Brazilian Shield and Cerrado. The recent description of new species proved critical information to the identification of patterns of endemism, and suggest that these regions of high endemism still can hide great cryptic diversity of bats.

Keywords: endemism, bats, NDM, Caatinga, Brazilian Shield, Guyana Shield.

INTRODUÇÃO

Partindo do princípio de que as espécies estão distribuídas no globo de forma não aleatória (Sclater 1858) e que fatores históricos e ecológicos moldam a distribuição de cada organismo segundo suas características (Crisci et al. 2006, Lomolino et al. 2006), a biogeografia é uma área multidisciplinar que tem como objetivo identificar os padrões e processos formadores da distribuição dos organismos (Nelson 1978), a fim de compreender melhor como e porque a biota de diferentes lugares do mundo possui características únicas.

A regionalização biogeográfica tornou-se um importante produto da biogeografia (Casagrande e Grosso 2013), possibilitando o entendimento de alguns padrões espaciais da biodiversidade e a formulação de hipóteses biogeográficas sobre a formação da biota, podendo também ser aplicada para determinação de áreas prioritárias e outras estratégias de conservação (Escalante 2009, Escalante et al. 2013). A regionalização biogeográfica consiste na delimitação de zonas biogeográficas, que são esquemas hierárquicos baseados no padrão de agrupamento de áreas de endemismo (Escalante 2009).

Áreas de endemismo são as unidades básicas em biogeografia (Hausdorf 2002, Casagrande e Grosso 2013), representadas pela congruência na distribuição geográfica de dois ou mais táxons (Platnick 1991, Morrone 1994). A delimitação de áreas de endemismo é o primeiro passo para a formulação de hipóteses sobre a história da biota e dos fatores de formação das zonas biogeográficas (Casagrande e Grosso 2013), já que por apresentarem esse padrão congruente, a distribuição dos táxons deve ter sido afetada pelos mesmos processos históricos ou atuais (Hausdorf 2002, Casagrande e Grosso 2013). Atualmente existem diversos métodos de identificação de áreas de endemismo (Morrone 1994, Linder 2001, Szumik et al. 2002, Szumik e Goloboff 2004) sendo que alguns trabalhos (Escalante et al. 2013, Szumik e Goloboff 2004, Carine et al. 2009) sugerem que a Análise de Endemicidade (*Endemicity Analysis* (EA)) (Szumik et al. 2002) seja uma aproximação mais robusta. A análise de endemicidade calcula um índice de endemicidade das áreas explicitamente observando o grau de congruência na distribuição das espécies (Szumik et al. 2002)

Os dados necessários para a identificação das áreas de endemismo são as distribuições geográficas das espécies, que são tradicionalmente representadas pelos locais de ocorrência conhecida. Porém, devido à falta de informações sobre a ocorrência das espécies (déficit

Wallaceano) (Whittaker et al. 2005, Lomolino et al. 2006), essa abordagem pode subestimar a distribuição geográfica real, principalmente em locais e grupos de espécies com amostragem insuficiente (Bernard et al. 2011). No entanto, novas abordagens baseadas em tecnologias de satélites e sistemas de informação geográfica (SIG) têm possibilitado a produção de mapas de distribuição geográfica mais acurados, por meio de Modelos de Distribuição de Espécies (*Species Distribution Models* (SDM)) (Escalante 2009, Elith et al. 2011).

Os modelos de distribuição de espécies são baseados nas condições bioclimáticas dos pontos de ocorrência observados. A partir deles são calculadas as condições favoráveis à ocorrência da espécie e é possível projetar em um mapa a probabilidade de ocorrência da espécie em determinada área de estudo (Phillips et al. 2006). SDMs são largamente utilizados em estudos de ecologia, evolução e conservação, sendo o MaxEnt (Phillips et al. 2006) um algoritmo amplamente utilizado (Elith et al. 2011).

Na região Neotropical, a ordem Chiroptera influencia fortemente a diversidade da mastofauna, representando cerca de 40 a 50% da riqueza local de espécies de mamíferos (Fleming 1988, Kalko 1998). No Brasil já foram documentadas pelo menos 178 espécies de morcegos distribuídas em nove Famílias (Nogueira et al. 2014). Dentre as quais, dez espécies e dois gêneros (*Dryadonycteris* e *Xeronycteris*) são endêmicos ao país. Além da expressiva representatividade na diversidade local, os morcegos desempenham também importante papel ecológico, por apresentarem uma grande diversidade de hábitos alimentares e interações ecológicas, fornecendo valiosos serviços ecossistêmicos (Kunz et al. 2011). Na região tropical, centenas de espécies de plantas dependem dos morcegos como vetores de pólen e dispersão de sementes (Fleming 1982, Charles-Dominique & Cockle 2001), algumas delas dependendo exclusivamente de morcegos para sua reprodução (Sazima et al. 2003).

Apesar do pensamento comum de que, graças à grande capacidade de dispersão, os morcegos são amplamente distribuídos entre as regiões fitogeográficas, não havendo espécies características de cada região (Willig & Mares 1989, Barquez et al. 1999), já foi demonstrada uma situação distinta. Os morcegos podem ser usados na determinação de zonas zoogeográficas congruentes com as divisões fitogeográficas, tanto globalmente, (Proches 2005) quanto numa escala regional, como o caso da região dos Yungas, no noroeste da Argentina (Sandoval et al. 2010), e Chaco (Sandoval e Barquez 2013). Porém, os trabalhos

que existem sobre os padrões de distribuição das espécies de morcegos no Brasil estão focados em uma espécie ou grupo de espécies (Hoffmann e Baker 2001, 2003, Martins et al. 2007, Larsen et al. 2007, Aguiar et al. 2015), ou limitam-se a regionalizar a distribuição das espécies baseado na ocorrência das mesmas nos grandes biomas brasileiros, as vezes sem mesmo apontar coordenadas geográficas (Marinho-Filho 1996a, 1996b, Marinho-Filho e Sazima 1998, Bernard et al. 2011b, Astúa e Guerra 2008, Fabián 2008). As relações de endemismo em geral são também associadas aos biomas, e nenhum trabalho foi feito baseado explicitamente na congruência das distribuições das espécies. Essas divisões simplistas podem mascarar padrões de distribuição, principalmente em relação a um grupo de organismos com grande capacidade de explorar as feições da paisagem em ambientes tão heterogêneos.

Sendo assim, o objetivo deste trabalho foi identificar os padrões de congruência na distribuição das espécies de morcegos brasileiros. Para isso foi utilizada a técnica de modelagem de distribuição das espécies para minimizar as lacunas de conhecimento na distribuição das espécies, e a Análise de Endemicidade feita em diversas escalas para minimizar as chances de algum padrão não ser identificado. Portanto, este trabalho apresenta as primeiras sugestões para a divisão dos padrões de congruência na distribuição dos morcegos brasileiros baseadas em critérios de endemidade.

MATERIAL E MÉTODOS:

Dados de Ocorrência

Foi utilizado o banco de dados do Laboratório de Biologia e Conservação de Morcegos da Universidade de Brasília (LBCM-UnB), que consiste nos registros feitos em campo pela equipe do laboratório, e também na compilação das ocorrências de morcegos registradas na literatura científica (ver Bernard et al. 2011). Para complementar os dados com as ocorrências mais recentes, o banco de dados foi atualizado a partir de um levantamento dos artigos disponíveis na internet pelo site www.schoolar.google.com desde 2003 até 2014, utilizando a palavra chave “chiroptera”. Foram também utilizados os pontos de ocorrência disponíveis no portal do *Global Biodiversity International Facility* (GBIF 2012). Foram utilizadas nas análises

todas as 178 espécies com registro confirmado no Brasil segundo a mais recente lista de espécies de morcegos do país (Nogueira et al. 2014).

Variáveis Ambientais:

As variáveis ambientais referentes à temperatura, precipitação e altitude foram obtidas a partir da base de dados do portal WorldClim (www.worldclim.org) (Hijmans et al. 2005), para o período presente, na resolução de 2,5 arc minutos (aproximadamente 5km) e cortadas nos limites 32 e -55° de latitude e -117 e -34,7° de longitude, englobando a distribuição das espécies estudadas. A seleção das variáveis utilizadas foi feita a partir de uma matriz de correlação em que foram selecionadas as variáveis menos correlacionadas ($r < 0,8$).

Adicionalmente, foi utilizada uma variável que representa a cobertura arbórea da vegetação em 2010 (MODIS Vegetation Continuous Field), disponível no site da *Land Processes Distributed Active Archive Center – LP DAAC* (<http://lpdaac.usgs.gov>), cobrindo a mesma extensão das outras variáveis.

Por fim, foram selecionadas oito variáveis para serem utilizadas nas modelagens, sendo três referentes à precipitação, três à temperatura, uma à topografia e uma à vegetação (Tabela1).

Tabela 1: Variáveis bioclimáticas utilizadas para a modelagem da distribuição das espécies.

Tipo	Variável	Descrição	Fonte
Temperatura	BIO2	Média da variação diária de temperatura	WorldClim
	BIO4	Sazonalidade da Temperatura	WorldClim
	BIO10	Temperatura média do trimestre mais quente	WorldClim
Precipitação	BIO12	Precipitação Anual	WorldClim
	BIO15	Sazonalidade da Precipitação	WorldClim
	BIO17	Precipitação no trimestre mais seco	WorldClim
Topografia	ALT	Altitude	WorldClim
Vegetação	MODIS-VCF	Porcentagem da Cobertura Arbórea	LP DAAC

Modelagem da Distribuição das Espécies

Para modelagem da distribuição de espécies foi utilizado o algoritmo de máxima entropia Maxent 3.3.3 (Phillips et al. 2004, 2006), que além de ser um algoritmo amplamente utilizado

para Modelos de Distribuição de Espécies (SDM), apresentou desempenho melhor do que métodos similares para a modelagem de distribuição utilizando apenas dados de presença (Phillips et al. 2006; Elith & Graham, 2009) ou com pequenos conjuntos de dados (Pearson et al. 2007).

A acurácia dos modelos de distribuição de espécies foi avaliada pela análise de ROC parcial (Peterson et al. 2008) que, em comparações com o tradicional AUC (Lobo et al. 2008), se mostrou mais eficiente por analisar apenas a faixa importante em que atua o modelo, definindo-se o parâmetro E (Peterson et al. 2008) que representa a taxa de erro de omissão tolerável, uma vez que erros de omissão são mais graves do que erros de comissão (Anderson et al. 2003). A análise de ROC parcial foi implementada pelo programa New ROC 1.0 (Barve 2008), com o parâmetro E=0,10 e 1000 repetições. Para isso, foram previamente separados para o teste dos modelos 30% dos pontos de ocorrência de cada espécie aleatoriamente, por meio da ferramenta *Hawth's Analyses Tools* (Beyer 2004) do programa ArcGis v.10 (ESRI 2010).

O modelo final para cada espécie representa a média de 10 repetições tipo “*bootstrap*” feitas utilizando os 70% dos pontos previamente separados para o treino do modelo. Os modelos de distribuição das espécies foram convertidos para mapas binários (presença e ausência) utilizando como limiar de presença o valor de adequabilidade em que inclui 10% dos pontos de treino (*tenth percentile training presence threshold*) (Liu et al. 2005, Vale et al. 2014). Para quarenta espécies que tinham menos de 10 pontos de ocorrência não foi feito o modelo, pois não haveria pontos suficientes para testar sua eficiência. Nesses casos, as análises de padrões de congruência na distribuição foram feitas utilizando apenas os pontos de ocorrência como sendo a distribuição dessas espécies.

Identificação dos Padrões de Congruência na Distribuição das Espécies (Análise de Endemicidade)

As áreas de maior endemicidade foram identificadas com o programa NDM/VNDM (Goloboff 2012), que implementa o método da Análise de Endemicidade (EA) descrito por Szumik et al. (2002) e com modificações propostas por Szumik e Goloboff (2004). Este método divide a área de estudo em uma grade de quadrículas que é sobreposta aos mapas de

distribuição das espécies, e identifica os conjuntos de quadrículas de maior valor de endemidade explicitamente analisando o grau de congruência nas distribuições.

O índice de endemidade (IE) é basicamente a razão da distribuição da espécie em relação a um conjunto de quadrículas e sua presença fora deste conjunto de quadrículas. O índice de cada espécie pode variar de 0 a 1, onde o valor máximo significa total congruência entre a distribuição da espécie e a área de endemismo (conjunto de quadrículas), ou seja, a espécie está presente em todas as quadrículas da área e não está presente em nenhuma quadrícula fora da área. O índice de endemidade para cada conjunto de quadrículas (Área de Endemismo) é dado pela soma dos IE de cada uma das espécies. Portanto, o programa calcula o **IE** da área **A** pela formula:

$$IE = \sum IE_j$$

Onde **IE_j** é o índice de endemidade da espécie **j**, e:

$$IE_j = \frac{p + (iF_i) + (aF_a)}{S + n/F_n} + \left(1 - \frac{o/F_o + d/F_d}{G} \right)$$

Onde **p** é o numero de quadriculas em **A** onde a espécie **j** está presente; **i** é o número de quadrículas em **A** onde a espécie **j** teve a presença inferida; **a** é o número de quadrículas em **A** onde a espécie **j** é assumida como presente (pelo SDM); **S** é o número total de quadrículas em **A**; **n** é o número de quadrículas fora de **A** (não adjacentes) onde a espécie **j** é assumida como presente (pelo SDM); **o** é o numero de quadriculas adjacentes a **A** em que a espécies **j** está presente; **d** é o numero de quadriculas adjacentes a **A** em que a espécies **j** é assumida como presente (pelo SDM); **G** numero de quadriculas na borda de **A**; e os parâmetros **F** são fornecidos pelo usuário, e representam o peso da influencia dos termos da formula. Os parâmetros padrões do programa são: **F_i**=0,5, **F_a**=0,75, **F_n**=0,5, **F_o**=0,5 e **F_d**=2.

A grade de análise foi feita utilizando os pontos de ocorrência de todas as espécies e os modelos binários de distribuição das espécies cujos SDM foram considerados aceitáveis pela análise de ROC parcial, formando assim uma matriz em que 0 representa ausência, 1 a presença assumida pelo SDM e 2 presença observada. Foram utilizados os parâmetros padrões do programa, selecionando áreas com duas ou mais espécies restritas (IE ≥ 2,0) e contabilizando as bordas das áreas utilizando a opção *edge proportion*. Para diminuir o número de áreas finais com o mesmo padrão foram analisadas as Áreas Consenso obtidas pelo

consenso flexível (*against any*), agrupando as áreas que apresentam mais de 40% de similaridade na composição das espécies.

Para minimizar as chances de não se identificar padrões de distribuição em função da escala estudada (Linder 2001), foram utilizados cinco diferentes grades com quadrículas nos tamanhos 1°x1°, 2°x2°, 3°x3°, 4°x4° e 5°x5°. Em cada uma das escalas a matriz foi analisada utilizando 100 réplicas.

As matrizes utilizadas no programa NDM foram feitas pelo programa R (R Development Core Team 2011), utilizando o script disponível no site do Laboratório de Planejamento para Conservação da Biodiversidade da Universidade de Brasília (<http://conservacao.bio.br/index.php/files/category/10-script-r>). Para minimizar a ocorrência de padrões de distribuição que incluam apenas parte da distribuição das espécies, as grades de análise foram feitas nas mesmas dimensões das variáveis utilizadas nos SDMs, englobando toda a distribuição das espécies. Porém, os padrões discutidos serão apenas os ocorridos no território brasileiro, uma vez que apenas as espécies brasileiras foram estudadas.

RESULTADOS

No total foram obtidos 26.737 registros únicos de ocorrências das 178 espécies de morcegos brasileiros. Foram feitos SDM para as 139 espécies que possuem pelo menos dez pontos de ocorrência, e a análise de ROC parcial considerou 132 desses modelos como aceitáveis.

Foram identificadas pelo NDM (Goloboff 2012) 28 áreas consenso nas diversas grades estudadas (Tabela 2). Nas grades de 1°x1° e 2°x2° não foram identificadas nenhuma área de alta endemicidade ($IE \geq 2,0$). Nas grades de 3°x3°, 4°x4° e 5°x5° foram identificadas 3, 14 e 11 áreas consenso, respectivamente. Dezesesseis áreas grandes são quase equivalentes à região Neotropical, e abrangendo todo o Brasil, e recebem pontuações altas por apresentarem grande riqueza.

Tabela 2: Resultados da Análise de Endemicidade nas diferentes escalas estudadas.

Grade	nº de sets	nº de áreas consenso	IE (min-max)
1°x1°	0	0	-
2°x2°	0	0	-
3°x3°	52	3	2,00 - 4,70

4°x4°	281	14	2,00 - 8,87
5°x5°	219	11	2,03 - 15,42

Quarenta e quatro espécies caracterizam as outras 12 áreas consenso, que foram identificadas apenas nas grades de 4°x4° e 5°x5°, e foram agrupadas em cinco padrões denominados: Região Norte, Domínios Florestais, Centro-Leste, Centro-Nordeste e Centro-Sudeste (Figuras 1 e 2).

Região Norte:

Compreende os estados da Região Norte do Brasil e chegando até outros países da América do Sul e Central. Cinco áreas consenso apresentaram este padrão (Figura 1 a, b. Figura 2 a, b, c), com índices de endemidade variando de 2,08 a 5,36. Este padrão é caracterizado pela distribuição de vinte espécies, sendo elas apresentadas com seus respectivos índices de endemidade entre parênteses: *Artibeus bogotensis* (0 – 0,625), *Lophostoma schulzi* (0,471 – 0,65), *Phyllostomus latifolius* (0 – 0,643), *Diclidurus isabella* (0 – 0,857), *Platyrrhinus aurarius* (0 – 0,704), *Vampyriscus bidens* (0 – 0,426), *Vampyriscus brocki* (0 – 0,813), *Scleronycteris ega* (0,557 – 0,688), *Platyrrhinus fusciventris* (0 – 0,722), *Sphaeronycteris toxophyllum* (0 – 0,02), *Peropteryx trinitatis* (0 – 0,065), *Eumops trumbulli* (0 – 0,185), *Saccopteryx gymnura* (0 – 0,682), *Lonchorrhina inusitata* (0 – 0,643), *Diclidurus ingens* (0 – 0,524), *Ametrida centurio* (0 – 0,272), *Vampyressa thylene* (0 – 0,549), *Thyroptera discifera* (0 – 0,340), *Eptesicus andinus* (0 – 0,750) e *Cormura brevirostris* (0 – 0,696).

Domínios Florestais:

Corresponde aos domínios florestais do Brasil, com a ligação entre o corpo florestal do norte com o do leste através do Mato Grosso do Sul e Paraguai (Figura 1 c). Compreende também outros domínios florestais do norte da América do Sul. Uma área consenso apresentou este padrão, com valores de endemidade variando de 2,33 a 2,58. Este padrão é caracterizado pela distribuição de cinco espécies, sendo elas apresentadas com seus respectivos índices de endemidade entre parênteses: *Uroderma bilobatum* (0,287), *Saccopteryx bilineata* (0,423), *Macrophyllum macrophyllum* (0,533), *Mimon crenulatum* (0,366) e *Glyphonycteris sylvestris* (0,730).

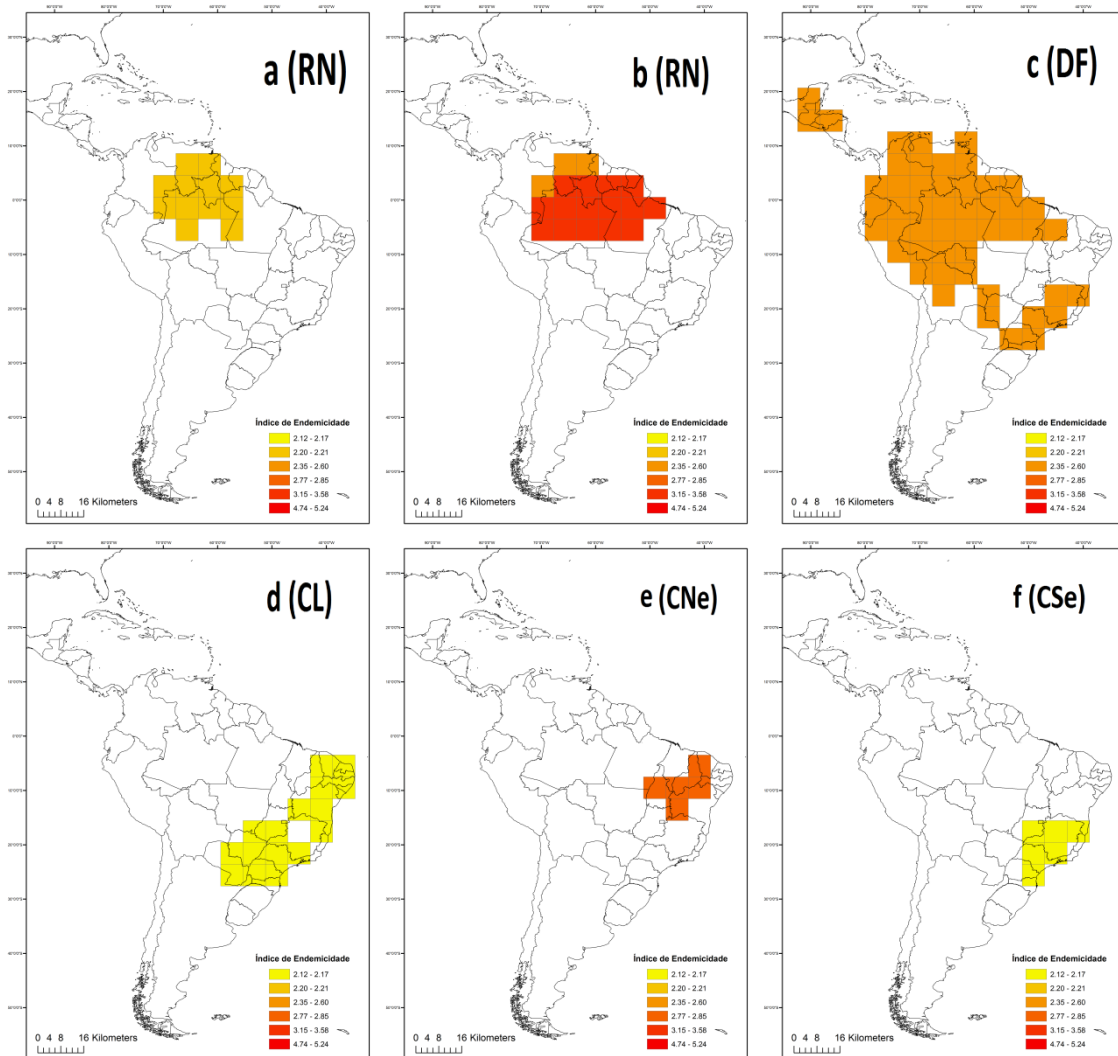


Figura 1: Áreas consenso de alta endemicidade de morcegos obtidas pelo programa NDM/VNDM utilizando a grade de 4° e seus respectivos padrões de distribuição: Região Norte, RN; Domínios Florestais, DF; Centro-Leste, CL; Centro-Nordeste, CNe; Centro-Sudeste, CSe.

Centro-Leste:

Compreende as regiões Sul, Sudeste, Centro-Oeste e Nordeste do Brasil, e mais o leste da Bolívia e o Paraguai (Figura 1 d. Figura 2 d). Corresponde à parte brasileira da Sub-região biogeográfica Chaquenha (Morrone 2014). Duas áreas consenso apresentaram este padrão, com índices de endemicidade variando de 2,04 a 2,98. Este padrão é caracterizado pela distribuição de nove espécies, sendo elas apresentadas com seus respectivos índices de endemicidade entre parênteses: *Artibeus fimbriatus* (0,164 – 0,781), *Chiroderma doriae* (0 – 0,875), *Glyphonycteris behni* (0 – 0,75), *Histiotus velatus* (0 – 0,75), *Lonchophylla dekeyseri* (0

– 0,446), *Micronycteris sanborni* (0 – 0,446), *Natalus macrourus* (0 – 0,438), *Platyrrhinus recifinus* (0 – 0,792) e *Rogheessa hussoni* (0 – 0,464).

Centro-Nordeste:

Corresponde à região Nordeste do Brasil e mais os estados do Tocantins, Goiás, Minas Gerais e o Distrito Federal (Figura 1 e. Figura 2 e). Duas áreas consenso apresentaram este padrão, sendo uma em cada escala, e com índices de endemividade variando de 2,65 a 3,70. Este padrão é caracterizado pela distribuição de seis espécies, sendo elas apresentadas com seus respectivos índices de endemividade entre parênteses: *Chirodema vizottoi* (0,667 – 0,7), *Dryadonycteris capixaba* (0 – 0,5), *Myotis lavalii* (0,75 – 0,9), *Platyrrhinus recifinus* (0 – 0,208), *Thyroptera devivoi* (0,667 – 0,7) e *Xeronycteris vierai* (0,35 – 0,667).

Centro-Sudeste:

Compreende o leste dos estados do Paraná e Santa Catarina, toda a região Sudeste do Brasil e mais os estados do Tocantins, Bahia, Goiás e o Distrito Federal (Figura 1 f. Figura 2 f). Duas áreas consenso apresentaram este padrão, com valores de endemividade variando de 2,00 a 2,91. Este padrão é caracterizado pela distribuição de sete espécies, sendo elas apresentadas com seus respectivos índices de endemividade entre parênteses: *Eptesicus taddeii* (0 – 0,506), *Dryadonycteris capixaba* (0 – 0,5), *Lonchophylla bokermanni* (0,75 – 1), *Lonchophylla peracchii* (0 – 0,833), *Myotis izecksohni* (0 – 0,7), *Platyrrhinus recifinus* (0 – 0,208) e *Thyroptera wyneeeae* (0 – 0,0,833).

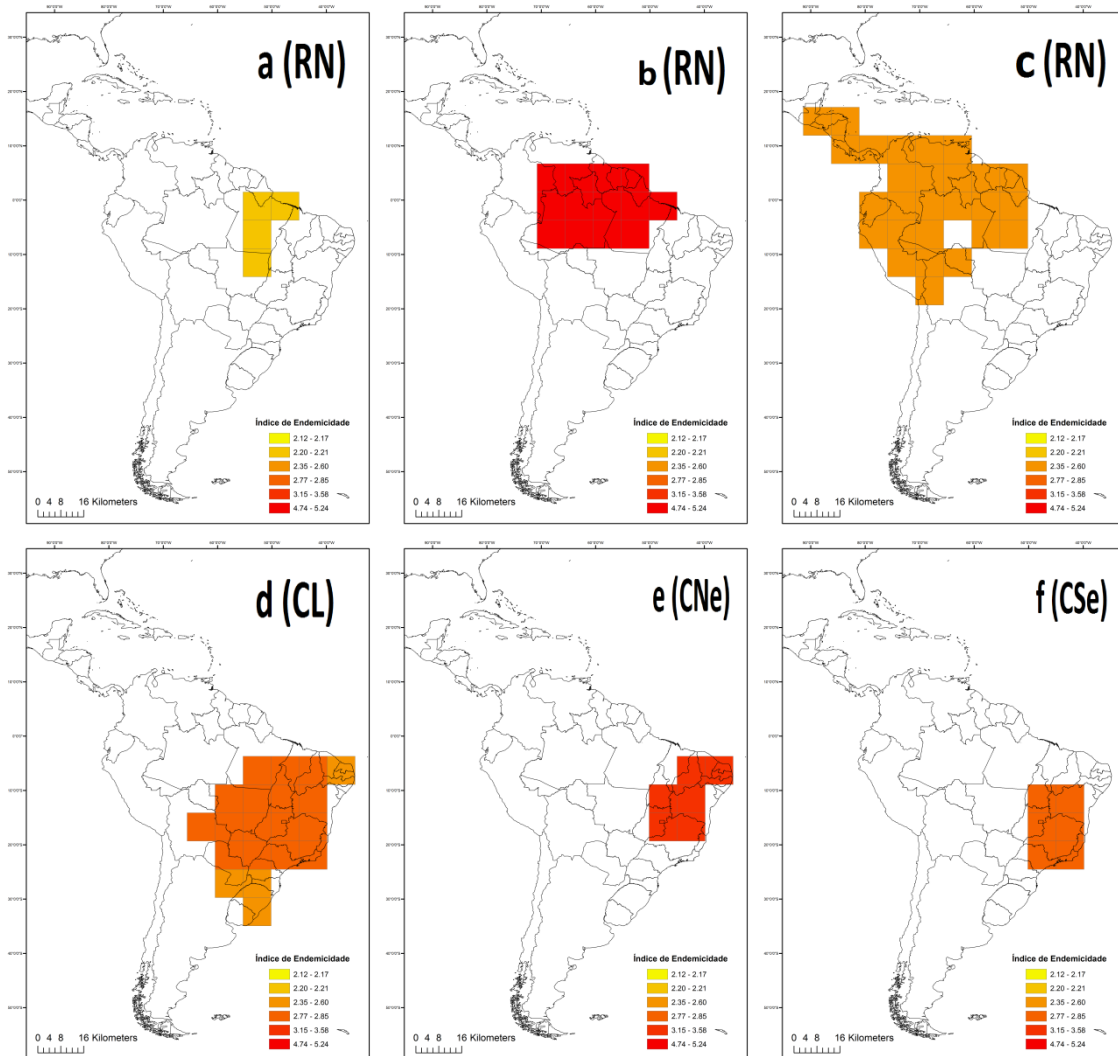


Figura 2: Áreas consenso de alta endemicidade de morcegos obtidas pelo programa NDM/VNDM utilizando a grade de 5° e seus respectivos padrões de distribuição: Região Norte, RN; Centro-Leste, CL; Centro-Nordeste, CNe; Centro-Sudeste, CSe.

DISCUSSÃO

Os padrões de congruência na distribuição dos morcegos respondem a processos em escalas amplas, como já demonstrado em estudo similar feito em escala menor (Sandoval e Barquez 2013). Nesse estudo ficou demonstrado que apenas as maiores grades foram capazes de identificar áreas de alta endemicidade. Quase todos os táxons utilizados nas análises, exceto *Lasiurus cinereus* e *L. blossevillii* que se distribuem até a América do Norte, são endêmicos da região Neotropical (Gardner 2008, Nogueira et al. 2014). Provavelmente, essa condição seja o motivo que levou à identificação desta região biogeográfica em todas as

grades (com exceção das de 1° e 2°, que não identificaram nenhuma área). As outras áreas consenso identificadas se enquadraram em cinco padrões distintos (Figuras 1 e 2)

Das cinco áreas consenso que caracterizam o padrão “Região Norte”, as quatro áreas com os maiores valores de endemidade (2,09 – 5,36) apresentam uma distribuição mais restrita (Figura 1 a, b. Figura 2 a, b), com espécies que se distribuem na porção central e leste da Amazônia, englobando a já reconhecida área de endemismo do Escudo das Guianas (Tate 1939, Lim e Tavares 2012, Lim 2012) e ocupando no Brasil os estados do Pará, Amazona, Amapá e Roraima. Essas quatro áreas do padrão Região Norte são caracterizadas pela distribuição de dezesseis espécies endêmicas da região norte da América do Sul (Gardner 2008), entre elas algumas endêmicas do Escudo das Guianas (*L. schulzi* e *P. aurarius*) (Lim e Tavares 2012, Lim 2012). e no Brasil, todas são restritas ao bioma amazônico (Paglia et al. 2012). O padrão de distribuição associado ao Escudo das Guianas foi sistematicamente reconhecido em estudos com mamíferos terrestres (Tate 1939, Lim 2012, Prado et al. 2015) e morcegos (Lim e Tavares 2012). A região do Escudo das Guianas ocupa uma área bastante heterogênea em termos de paisagem principalmente composta por formações florestais e com algumas manchas e incrustações de savana, e com relevo formado desde terras baixas nos vales de grandes rios até platôs de montanhas de até 3000m de altitude (Huber 2006).

Estudos genéticos evidenciaram a importância do Escudo das Guianas para a diversificação dos morcegos da tribo *Diclidurini* (Emballonuridae do Novo Mundo) (Lim 2007, Lim 2008, Lim 2012). Esses estudos suportam a hipótese de que a área foi o centro de diversificação do grupo durante o Mioceno. Os processos envolvidos na diversificação foram principalmente mudanças na geografia da região como resultado do soerguimento da porção norte dos Andes e as mudanças climáticas da época (Lim 2008), conferindo à região, desde então, uma relativa estabilidade climática e heterogeneidade de habitats. Quatro espécies dessa tribo caracterizaram o padrão distribuição Região Norte (*D. isabella*, *D. ingens*, *P. trinitatis* e *S. gymnura*).

Outro estudo de revisão feito com o gênero *Platyrrhinus* sugere que o centro de diversificação de *Platyrrhinus* está associado ao Escudo Brasileiro (Serra do Mar), a partir de onde o grupo se dispersou para áreas ao norte da América do Sul e Andes, e depois para o Escudo das Guianas (Velazco e Patterson 2008). Foi no Escudo das Guianas que o grupo

atingiu grande diversidade, inclusive com espécies endêmicas dessa região (Lim e Tavares 2012, Velazco e Lim 2014). Duas espécies desse gênero caracterizaram o padrão de distribuição Região Norte (*P. aurarius* e *P. fusciventris*).

Essas quatro áreas associadas ao Escudo das Guianas (Figura 1 a, b. Figura 2 a, b), estão relacionadas principalmente a esta região estável e heterogênea, que serviu tanto como centro de diversificação como região de dispersão de espécies que habitavam os ambientes próximos dos Andes e Bacia Amazônica (Lim 2012). A Região Norte representa a área de maior endemidade de morcegos no Brasil (IE=5,36). Já foi ressaltado que a falta de informações sobre a riqueza e distribuição de espécies principalmente na parte brasileira da região do Escudo das Guianas, provavelmente esconde a real diversidade de morcegos associada a este padrão de distribuição (Lim e Tavares 2012). A identificação do padrão Região Norte ocupando uma área significativa no Brasil e extremamente pouco estudada (Bernard et al. 2011a) sugere um potencial de identificação de novas espécies, assim como têm ocorrido nos países dessa região vizinhos ao Brasil (Velazco e Lim 2014, Lim et al. 2008).

A outra área consenso que caracteriza o padrão Região Norte (Figura 2 c) tem uma pontuação mais baixa (IE=2,58) em relação às outras quatro áreas, é mais ampla e caracterizada pela distribuição de quatro espécies que habitam tipicamente formações florestais da porção norte da América do Sul até a América Central (*V. thyone*, *T. discifera*, *E. andinus* e *C. brevirostris*). Pelo fato de ser congruente com a Sub-região Brasileira descrita por Morrone (2014), parece ser fruto de processos diferentes dos associados ao Escudo das Guianas. O limite sul desta área se encontra no norte do Brasil, e apenas essas quatro espécies citadas acima caracterizam efetivamente o padrão observado. No entanto, se espécies de outros países da América do Sul e Central tivessem sido consideradas nas análises poderia nos dar melhores informações sobre este padrão de distribuição. O baixo valor de endemidade desta área associada à Sub-região Brasileira pode estar ligado à sua representatividade no Brasil, uma vez que a área engloba outros países igualmente mega-diversos quanto à quiropterofauna e essas outras espécies, que não ocorrem no Brasil, possivelmente podem também caracterizar este padrão.

Tanto as áreas congruentes com o Escudo das Guianas quanto a área congruente com a Sub-região Brasileira ocupam uma área semelhante no território nacional, o que nos reforça a

importância da Região Norte do país para a conservação da diversidade de morcegos. A região amazônica já é historicamente reconhecida como sendo a que apresenta maior endemismo em morcegos no Brasil (Marinho-Filho e Sazima 1999, Paglia et al. 2012, Reis et al. 2007, Bernard et al. 2011b), o que foi reafirmado pelo maior índice de endemidade atingido nessa área. Mesmo assim, só existem registros formais de morcegos em apenas 23,9% da área do bioma (Bernard et al. 2011a). A área do Escudo das Guianas é uma região faunística reconhecida em vários grupos (Tate 1939, Hoogmoed 1979, Prado et al. 2015, Naka 2011, Fouquet et al. 2012, Lim e Tavares 2012, Lim 2012), principalmente por ter servido como refúgio florestal, em meio a uma paisagem heterogênea, e localizado estrategicamente sob influência da região dos Andes e da Bacia Amazônica (Naka 2011, Lim 2012). Estudos com diferentes grupos apontam diferentes subdivisões (Hoogmoed 1979, Naka 2011, Fouquet et al. 2012), e mesmo assim, devido à falta de amostragem em grande parte da área, suas fronteiras continuam indefinidas (Naka 2011, Lim 2012). O reconhecimento desta área pela análise de endemidade de morcegos ressalta a importância do Escudo das Guianas na diversificação dos vertebrados da América do Sul (Hoogmoed 1979, Naka 2011, Lim 2012) e, portanto, é necessário um melhor entendimento sobre a diversidade e distribuição de espécies, principalmente na porção brasileira do padrão (Lim e Tavares 2012), para que se possam traçar as melhores estratégias para sua conservação.

Outro padrão identificado foi denominado “Domínios Florestais”, e é formado por espécies tipicamente florestais que se distribuem congruentemente com os domínios florestais brasileiros, havendo uma ligação entre os grandes corpos florestais do norte e do leste. É composto por uma única área consenso com valor relativamente baixo de endemidade ($IE=2,58$) e caracterizada por cinco espécies amplamente distribuídas no Brasil, e todas ocorrendo principalmente em formações florestais (Gardner 2008). O baixo índice de endemidade da área, e das espécies individualmente, mostra que o padrão identificado não é tão simples e a distribuição das espécies não é perfeitamente congruente com a área apontada, sugerindo que a distribuição das espécies, apesar de seguir o padrão geral dos domínios florestais brasileiros, também se estende por projeções de floresta e matas de galeria nos domínios adjacentes, como é o caso de algumas espécies que ocorrem também nos biomas abertos, Cerrado e Caatinga (Gardner 2007, Reis et al. 2007, Paglia et al. 2012). Esse

padrão complexo se dá pela característica dos domínios de formações abertas no Brasil, que apresentam projeções e incrustações de matas (Ab'Saber 2000) que fornecem as condições para essas espécies florestais se estabelecerem (Johnson et al. 1999).

O padrão “Centro-Leste” foi representado por duas áreas consenso, identificadas em diferentes escalas. Na escala menor (4°), foi identificada uma área mais associada ao Escudo Brasileiro (Serra do Mar) e às formações florestais da Mata Atlântica e seus ecótonos com o Cerrado e a Caatinga, caracterizada pela distribuição das três espécies: *A. fimbriatus*, *C. doriae* e *P. recifinus* que são essencialmente florestais. Essas espécies ocupam a Mata Atlântica, mas avançam nas projeções florestais presentes no Cerrado e na Caatinga. Por exemplo, *P. recifinus* que tem esse nome por ter sido descrita em Recife, é endêmica ao Brasil e ocorre na Mata Atlântica e no Cerrado (Gardner 2008, Paglia et al. 2012) e também caracterizou os padrões Centro-Nordeste e Centro-Sudeste. No entanto, atingiu maior valor de endemidade na área Centro-Leste (IE=0,792) o que mostra que sua distribuição é mais congruente com esse padrão. Na escala mais ampla (5°), o padrão Centro-Leste inclui toda a área do Cerrado e sua transição com Amazônia. Além das espécies florestais já identificadas na outra escala, essa área foi caracterizada também por espécies que habitam formações abertas como, por exemplo: *H. velatus*, *R. hussoni*, *M. sanborni*, *L. dekeyseri* e *G. behnii*. O padrão Centro-Leste se caracteriza por ser uma área muito heterogênea, uma vez que inclui formações vegetais abertas, como cerrados e campos, e florestais como as matas ripárias e formações de mata atlântica (Ab'Saber 2000, Ribeiro e Walter 1998). As espécies que caracterizam o padrão Centro-Leste são também as endêmicas ao Cerrado, como *M. sanborni*, *L. dekeyseri* e *G. behnii* (Aguiar e Zórtea 2008, Marinho-Filho 1996). Assim como as que ocupam principalmente a Mata Atlântica e incrustações florestais no Cerrado e Caatinga, como *P. recifinus*, *C. doriae*, e *A. fimbriatus* (Taddei e Lim 2010, Paglia et al. 2012, Gardner 2008), e espécies que ocorrem em vários biomas e conseguem ocupar as mais diferentes formações vegetais como *N. Macrourus* e *H. velatus* (Gardner 2008, Rocha et al. 2013). Acredito, portanto, que esse padrão é resultante de processos associados ao Escudo Brasileiro e projeções florestais no Cerrado e Caatinga (espécies florestais) e às formações abertas do Cerrado e Caatinga (espécies de áreas abertas), formando uma única área que corresponde à porção brasileira da Sub-região Chaquenha (Morrone 2014).

O padrão Centro-Leste apresenta dois tipos de espécies endêmicas encontradas em mamíferos de áreas da Sub-região Chaquenha (Carmignotto et al. 2012), espécies de áreas abertas pertencentes a gêneros que se diversificaram em formações florestais como por exemplo *L. dekeyseri*, *M. sanborni*, *G. behnii*, e espécies de áreas florestais que utilizam a diversidade da paisagem para habitar tanto os domínios florestais quanto as incrustações e projeções de formações florestais nos domínios abertos brasileiros, como por exemplo *A. fimbriatus*, *C. doriae*, *P. recifinus*).

Grupos de espécies que se diversificaram primariamente em formações florestais encontraram nas formações abertas diferentes condições ambientais (Aguiar et al. 2015), o que acaba dando origem a espécies mais adaptadas às condições das formações abertas (Carmignotto et al. 2012). Esse é um padrão recorrente nos mamíferos da América do Sul e nos mostra o importante papel dos biomas Caatinga, Cerrado e Chaco, que compõem a diagonal de formações abertas e são historicamente relacionados (Werneck 2011), no processo de diversificação de morcegos e outros mamíferos (Carmignotto et al. 2012) além de outros grupos de vertebrados (Silva e Bates, 2002; Colli et al. 2002). Devido a pouca amostragem (Bernard et al. 2011a), muito da biodiversidade dessas regiões ainda é subestimada, e como sugerido por Aguiar et al. (2015), estudos sobre a genética de populações de espécies tradicionalmente consideradas florestais, mas encontradas em áreas de Cerrado ou outras formações abertas, podem levar a conhecer melhor diversidade críptica de morcegos na América do Sul.

Mais uma vez, a identificação de um padrão congruente com uma divisão biogeográfica já reconhecida para outros grupos e numa escala hierárquica ampla como o caso da Sub-região Chaquenha (Morrone 2014), nos mostra a importância de utilizar uma abordagem com várias escalas na busca por padrões de distribuição, sugerindo também que os processos que moldam os padrões de distribuição dos morcegos acontecem em escalas espaciais grandes, incluindo uma gama de formações vegetais..

O padrão “Centro-Nordeste” também foi representado por uma área em cada escala. Na área identificada na escala de 4°x4° apenas as espécies dos ambientes xéricos (Caatinga e Cerrado) pontuaram, evidenciando um padrão de distribuição derivado das condições ambientais das formações de áreas abertas. Na área de 5°x5°, foram incluídas duas espécies

de Mata Atlântica que ocorrem na região Sudeste/Nordeste (*D. capixaba* e *P. recifinus*), sendo que essas duas espécies também pontuaram no padrão Centro-Sudeste, e no caso de *P. recifinus* também no padrão Centro-Leste, atingindo maior índice de endemidade neste último (IE=0,792), mostrando que tem maior congruência com este padrão. Já *D. capixaba* recebeu o mesmo índice de endemidade (IE=0,5) nas duas áreas em que caracterizou, e se distribui ao sul do padrão Centro-Nordeste e ao norte do padrão Centro-Sudeste. Essa espécie foi descrita recentemente e é considerada uma espécie rara nas poucas localidades onde foi registrada (Nogueira et al. 2012). A falta de dados dificulta o melhor entendimento sobre qual padrão de distribuição a espécie está associada. Porém, como é uma espécie que ocupa formações florestais da região Sudeste (Nogueira et al. 2012), considere que ela está mais relacionada com o padrão Centro-Sudeste.

Por fazer parte da diagonal de formações abertas da América do Sul e compartilhar condições semelhantes quanto à heterogeneidade da paisagem e condições climáticas, que são processos que favorecem a diversificação em ambientes abertos (Carmignotto et al. 2012), o padrão Centro-Nordeste também apresenta espécies endêmicas de formações abertas que surgiram a partir de linhagens que se diversificaram em formações florestais como: *C. vizottoi*, *M. lavalii* e *T. devivoi*. Além disso, apresenta outro tipo de espécie endêmica, recorrente nas formações abertas da América do Sul (Carmignotto et al. 2012), que pertence a uma linhagem que se diversificou em formações abertas como o caso de *X. vieirai* (Gregorin e Ditchfield 2005, Parlos et al. 2014). Assim, essa área é de relevante expressão para a diversidade de morcegos no Brasil.

Ambientes xéricos, abertos e heterogêneos como a Caatinga e o Cerrado, e inseridos num contexto de formações florestais ao seu redor e com enclaves florestais no seu interior, favorecem a diversificação da biota dessa região, que se especializa nessas condições (Carmignotto 2012). Devido a essas condições serem acentuadas na Caatinga e região nordeste do Cerrado, o padrão Centro-Nordeste se apresentou como a área com o segundo maior índice de endemidade (IE=3,70). A área é o segundo maior centro de endemismo de morcegos no Brasil, inclusive em nível genérico (*Xeronycteris*).

Das seis espécies que caracterizam o padrão Centro-Nordeste, cinco foram descritas nos últimos dez anos (Gregorin e Ditchfield 2005, Gregorin et al. 2006, Taddei e Lim 2010,

Moratelli et al. 2011, Nogueira et al. 2012). Apenas *P. recifinus* já era conhecido da ciência a mais tempo (Thomas 1901), e como já citado essa espécie se enquadra melhor no padrão Centro-Leste. O fato das espécies endêmicas dessa região terem sido descritas nos últimos dez anos evidencia o quanto ainda desconhecemos a diversidade de morcegos no Brasil (Bernard et al. 2011). Principalmente na Caatinga, o único bioma endêmico do país. Devido à importância dos processos envolvidos nessa área, sugiro que novos levantamentos devem ser conduzidos em áreas sub amostradas da Caatinga e Cerrado. Provavelmente, estudos genéticos dessas populações levem a descrições de novas espécies.

O padrão “Centro-Sudeste” representa uma região faunística já reconhecida para outros grupos (Prado et al. 2014, Silva et al. 2004, Costa e Leite 2012). Essa região parece estar associada fortemente à Serra do Mar e à Mata Atlântica, e sua transição com o Cerrado. É composta basicamente de espécies endêmicas da Mata Atlântica, que habitam preferencialmente formações florestais (Gardner 2008, Marinho-Filho 1996b, Gardner 2008, Paglia et al. 2012), com exceção de *L. bokermanni*, que atualmente é considerada endêmica do Cerrado (Dias et al. 2013).

As duas espécies do gênero *Lonchophylla* que caracterizam o padrão eram consideradas uma única espécie (*L. bokermanni*) que ocorria na Mata Atlântica e no Cerrado (Gardner 2008). Recentemente as populações do Cerrado foram distinguidas das da Mata Atlântica, que correspondem agora à *L. peracchi*. Sendo assim, hoje essas duas espécies são consideradas endêmicas, uma do Cerrado e outra da Mata Atlântica (Dias et al. 2013), o que reforça que as condições diferentes nesses ambientes favorecem a diferenciação de espécies (Carmignotto et al. 2012). Nesse trabalho fica evidente que os processos associados às áreas florestais são diferentes dos processos das formações abertas. O conhecimento da real distribuição das populações de *L. bokermanni* no Cerrado vai permitir melhores conclusões sobre o padrão de distribuição dessa espécie, assim como das relações filogeográficas do gênero *Lonchophylla*. Infelizmente, as espécies brasileiras não foram incluídas nas revisões recentes (Davalos e Jansa 2004, Carstens et al. 2002, Parlos et al. 2014), que poderiam esclarecer melhor os processos evolutivos associados às formações abertas e florestais brasileiras.

Cinco das sete espécies que caracterizaram o padrão Centro-Sudeste foram descritas nos últimos nove anos, e quatro delas nos últimos cinco anos. Mais uma vez esse fato pode apontar para uma biodiversidade ainda desconhecida, pois apesar de ser uma das regiões mais amostradas no Brasil, apenas 27% de sua área foi minimamente bem amostrada com relação aos morcegos (Bernard et al. 2011a). Além da falta de conhecimento, essa biodiversidade que ainda não é conhecida pode já estar ameaçada, como foi constatado no caso de *E. taddeii* (Bernard et al. 2013) e possivelmente *D. capixaba*, que também apresenta os poucos registros que tem em regiões fragmentadas e em alto risco (Nogueira et al. 2012), o que reforça a necessidade de preservação das áreas referentes à esse padrão.

D. capixaba e *P. recifinus* também caracterizaram outro dois padrões (Centro-Leste e Centro-Nordeste), e apesar de considerar *P. recifinus* mais associado ao padrão Centro-Leste devido ao seu maior IE nesse padrão, e *D. capixaba* mais relacionado ao padrão Centro-Sudeste devido a sua distribuição e preferencia por habitats (Nogueira et al. 2012), a distribuição dessas duas espécies sugere uma íntima relação entre os padrões Centro-Leste, Centro-Nordeste e Centro-Sudeste, já esperada por fazerem parte da mesma Sub-região biogeográfica (Morrone 2014), mas principalmente por estarem associados a processos relacionadas à Serra do Mar e Mata Atlântica, e aos biomas abertos adjacentes, em uma área que se mostra de fundamental importância nos processos que moldam os padrões de distribuição dos morcegos no Brasil.

As estratégias para conservação de espécies acabam por ser prejudicadas pela falta de conhecimento sobre a quiróptero-fauna brasileira, o que se reflete nas listas de fauna ameaçada de extinção, onde a maioria das espécies endêmicas identificadas no estudo é classificada como deficiente de dados (IUCN 2015, Machado et al. 2008). Ainda assim, as espécies *E. taddeii*, *G. behnii*, *N. macrourus* e *X. vieirai* são consideradas ameaçadas e *L. bokermanni* é considerada quase ameaçada (Machado et al. 2008). Possivelmente muita diversidade ainda desconhecida está sob a ameaça da perda de habitat, e a identificação dos padrões de endemismo podem servir de base para a definição de prioridades para a manutenção dos processos evolutivos da quiroptero-fauna brasileira.

CONCLUSÃO

A utilização de várias escalas nas grades de busca por padrões de congruência na distribuição dos morcegos se mostrou fundamental, uma vez que morcegos respondem apenas às grades de maiores tamanhos. Provavelmente, características como a alta capacidade de dispersão e ampla distribuição, influenciem os padrões de congruência na distribuição observada das espécies de morcegos brasileiros. Como esperado, foram identificados padrões distintos associados às formações abertas e formações florestais brasileiras. Os padrões de formações abertas incluem espécies de formações florestais, que utilizam as áreas de transição ou as manchas de formações florestais dentro dos domínios Cerrado e Caatinga, como as espécies dos padrões Centro-Leste e Centro-Nordeste. A área de endemismo de maior pontuação foi associada à Bacia Amazônica e o Escudo das Guianas, seguida da Caatinga e sua transição com o Cerrado. Os processos associados às formações florestais e abertas do Brasil parecem desempenhar importante papel na formação dos padrões de distribuição dos morcegos. Espécies aparentadas caracterizam diferentes padrões de endemismo, evidenciando o caráter único das espécies e dos processos locais, por isso um melhor entendimento sobre a distribuição e relações filogenéticas das espécies dos gêneros *Lonchophylla* e *Chiroderma* podem levar a formulação de hipóteses mais robustas sobre os processos formadores dos padrões observados nos domínios florestais e abertos brasileiros. A recente descrição de novas espécies se mostrou fundamental para a identificação dos padrões de endemismo apresentados no estudo. É urgente a necessidade de revisões taxonômicas nas áreas de alta endemidade, pois os processos envolvidos podem esconder ainda grande diversidade críptica.

REFERÊNCIAS

- Ab'Sáber A.N. (2000) The Natural Organization of Brazilian Inter- and Subtropical Landscapes. *Revista do Instituto Geológico*, 21, 57–70.
- Aguiar e Zórtea 2008 Aguiar L.M.S. & Zortéa M. (2008) A Diversidade de Morcegos conhecida para o Cerrado. II Simposio Internacional Savanas Tropicais, EMBRAPA, Brasília DF.
- Aguiar, L. M. D. S., Rosa, R. O. L., Jones, G., & Machado, R. B. (2015). Effect of chronological addition of records to species distribution maps: The case of *Tonatia saurophila maresi* (Chiroptera, Phyllostomidae) in South America. *Austral Ecology*. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/aec.12261/abstract>
- Anderson, R. P., Lew, D., & Peterson, A. T. (2003). Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models. *Ecological modelling*, 162(3), 211-232.
- Astúa, D. & Guerra, D.Q. (2008). Caatinga bats from Mammal Collection of the Universidade Federal de Pernambuco. *Chiroptera Neotropical* 14, 326-338.
- Barquez R.M., M.A. Mares & J.K. Braun (1999). The bats of Argentina. Special Publications, the Museum, Texas Tech University (United States of America) 42, 1-275.
- Barve, N. (2008). Tool for Partial-ROC (Biodiversity Institute, Lawrence, KS). ver 1.0.
- Bernard E., Aguiar L.M.S., & Machado R.B. (2011a) Discovering the Brazilian bat fauna: a task for two centuries? *Mammal Review*, 41, 23–39.
- Bernard, E., Tavares, V. D. C., & Sampaio, E. (2011b). Compilação atualizada das espécies de morcegos (Chiroptera) para a Amazônia Brasileira. *Biota neotropica*, 11(1), 1-12.
- Bernard, E., Nascimento, J. L. D., & Aguiar, L. M. D. S. (2013). Flagging a species as threatened: the case of *Eptesicus taddeii*, an endemic bat from the Brazilian Atlantic Forest. *Biota Neotropica*, 13(2), 314-318.
- Beyer, H.L. (2004) Hawth's Analysis Tools for ArcGIS. Available at <http://www.spataleecology.com/htools>.
- Carine M.A., Humphries C.J., Guma I.R., Reyes-Betancort J.A., & Santos Guerra A. (2009) Areas and algorithms: evaluating numerical approaches for the delimitation of areas of endemism in the Canary Islands archipelago. *Journal of Biogeography*, 36, 593–611.
- Carmignotto, A. P., de Vivo, M., & Langguth, A. (2012). Mammals of the Cerrado and Caatinga: distribution patterns of the tropical open biomes of Central South America. In: Bones,

- clones and biomes. The history and geography of recent Neotropical mammals (BD Patterson and LP Costa, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 307-350.
- Carstens, B. C., Lundrigan, B. L., & Myers, P. (2002). A phylogeny of the neotropical nectar-feeding bats (Chiroptera: Phyllostomidae) based on morphological and molecular data. *Journal of Mammalian Evolution*, 9(1-2), 23-53.
- Casagrande D. & Grosso M. de (2013) Areas of Endemism: Methodological and Applied Biogeographic Contributions from South America. *Current Progress in Biological Research* (ed. by M. Silva-Opps), pp. 3–18.
- Charles-Dominique, P. & Cockle, A. (2001). Frugivory and dispersal by bats. In F.Bongers, P.Charles-Dominique, P.-M.Forget, andM.Théry (Eds.). *Nouragues: Dynamics and plant-animal interactions in a Neotropical rainforest*, pp. 207–216. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht , The Netherlands
- Colli G., Bastos R., & Araujo A. (2002) The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (ed. by P.S. Oliveira and R.J. Marquis), pp. 232. Columbia University Press., New York.
- Costa, L. P., & Leite, Y. L. (2012). Historical Fragmentation Shaping Vertebrate Diversification in the Atlantic Forest Biodiversity Hotspot. *Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals*, 283.
- Crisci, J.V., Sala, O.E., Katinas, L. & Posadas, P. (2006). Bridging historical and ecological approaches in biogeography. *Australian Systematic Botany*, 19, 1-10.
- Dávalos, L. M., & Jansa, S. A. (2004). Phylogeny of the Lonchophyllini (Chiroptera: Phyllostomidae). *Journal of Mammalogy*, 85(3), 404-413.
- Dias, D., Esbérard, C.E.L. & Moratelli, R.M. 2013. A new species of Lonchophylla (Chiroptera, Phyllostomidae) from the Atlantic Forest of southeastern Brazil, with comments on *L. bokermanni*. *Zootaxa* 3722,347–360.
- Elith, J., & Graham, C. H. (2009). Do they? How do they? Why do they differ? On finding reasons for differing performances of species distribution models. *Ecography*, 32(1), 66-77.

- Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., & Yates C.J. (2011) A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 17, 43–57.
- Escalante T. (2009) Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista mexicana de biodiversidad*, 80, 551–560.
- Escalante T., Morrone J.J., & Rodríguez-Tapia G. (2013) Biogeographic regions of North American mammals based on endemism. *Biological Journal of the Linnean Society*.
- ESRI (2010). ArcGIS 10.0 - Geographical Information System. Environment System Research Institute, Inc., Redlands, CA.
- Fabián, M. (2008). Quirópteros do bioma caatinga, no Ceará, Brasil, depositados no museu de ciências naturais da fundação zoobotânica do Rio Grande do Sul. *Chiroptera Neotropical*, 14(1), 354-359.
- Fleming, T. H. (1982). Foraging strategies of plant-visiting bats. In: Kunz TH (ed) *Ecology of bats*. Plenum Press, New York. pp 287–325
- Fleming, T.H. (1988). *The Short-tailed Fruit Bat*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Fouquet, A., Noonan, B. P., Rodrigues, M. T., Pech, N., Gilles, A., & Gemmell, N. J. (2012). Multiple quaternary refugia in the eastern Guiana Shield revealed by comparative phylogeography of 12 frog species. *Systematic Biology*, 61, 129–140.
- Gardner, A. L. (Ed.). (2008). *Mammals of South America, volume 1: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats (Vol. 1)*. University of Chicago Press.
- GBIF (2012). Recommended practices for citation of the data published through the GBIF Network. Version 1.0 (Authored by Vishwas Chavan), Copenhagen: Global Biodiversity Information Facility. Pp.12, ISBN: 87-92020-36-4. Accessible at http://links.gbif.org/gbif_best_practice_data_citation_en_v1
- Goloboff, P.A. (2012). NDM/VNDM. Programs for identification of areas of endemism. Program and documentation available at: <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/endemism/>
- Gregorin, R., & Ditchfield, A. D. (2005). New genus and species of nectar-feeding bat in the tribe Lonchophyllini (Phyllostomidae: Glossophaginae) from northeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 86(2), 403-414.

- Gregorin, R., Gonçalves, E., Lim, B. K., & Engstrom, M. D. (2006). New species of disk-winged bat *Thyroptera* and range extension for *T. discifera*. *Journal of Mammalogy*, 87(2), 238-246.
- Hausdorf B. (2002) Units in biogeography. *Systematic biology*, 51, 648–52.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*, 25, 1965-1978.
- Hoffmann, F. G., & Baker, R. J. (2001). Systematics of bats of the genus *Glossophaga* (Chiroptera: Phyllostomidae) and phylogeography in *G. soricina* based on the cytochrome-b gene. *Journal of Mammalogy*, 82(4), 1092-1101.
- Hoffmann, F. G., & Baker, R. J. (2003). Comparative phylogeography of short-tailed bats (Carollia: Phyllostomidae). *Molecular Ecology*, 12(12), 3403-3414.
- Hoogmoed, M. S. (1979). The herpetofauna of the Guianan region. In: *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, And Dispersal*. (Duellman, W. E. Ed.) Museum of Natural History and Department of Systematics and Ecology The University of Kansas
- Huber, O. (2006). Herbaceous ecosystems on the Guayana Shield, a regional overview. *Journal of Biogeography*, 33(3), 464-475.
- IUCN (2015) The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>.
- Johnson, M. A., Saraiva, P. M., & Coelho, D. (1999). The role of gallery forests in the distribution of Cerrado mammals. *Revista Brasileira de Biologia*, 59(3), 421-427.
- Kalko, E. K. V. (1998) Organisation and diversity of tropical bat communities through space and time. *Zoology* 101(4), 281-297.
- Kunz, T. H., E. B. de Torre, D. Bauer, T. Lobo, & T. H. Fleming (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of The New York Academy Of Sciences*. 1223(2011), 1–38
- Larsen, P. A., Hooper, S. R., Bozeman, M. C., Pedersen, S. C., Genoways, H. H., Phillips, C. J., ... & Baker, R. J. (2007). Phylogenetics and phylogeography of the *Artibeus jamaicensis* complex based on cytochrome-b DNA sequences. *Journal of Mammalogy*, 88(3), 712-727.

- Lim, B. K. (2007). Divergence times and origin of neotropical sheath-tailed bats (Tribe Diclidurini) in South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45(3), 777-791.
- Lim, B. K. (2008). Historical biogeography of New World emballonurid bats (tribe Diclidurini): taxon pulse diversification. *Journal of Biogeography*, 35(8), 1385-1401.
- Lim, B. K. (2012). Biogeography of mammals from the Guianas of South America. In: Bones, clones and biomes. The history and geography of recent Neotropical mammals (BD Patterson and LP Costa, eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 230-258.
- Lim, B. K., & Tavares, V. D. C. (2012). Review of species richness and biogeography of bats (Chiroptera) from the Guiana subregion of South America with comments on conservation. *Ecotropica*, 18, 105-118.
- Lim, B. K., Engstrom, M. D., Patton, J. C., & Bickham, J. W. (2008). Systematic review of small fruit-eating bats (*Artibeus*) from the Guianas, and a re-evaluation of *A. glaucus bogotensis*. *Acta Chiropterologica*, 10(2), 243-256.
- Linder H.P. (2001) On areas of endemism, with an example from the African Restionaceae. *Systematic biology*, 50, 892–912.
- Liu, C., White, M., & Newell, G. (2013) Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography*, 40(4), 778-789.
- Lobo, J.M., Jiménez-Valverde, A. & Real, R. (2008). AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 145-151.
- Lomolino, M. V., Riddle, B. R., & Brown, J. H. (2006). *Biogeography*. 3rded. Sinauer Associates, Inc. Publisher Sunderland, Massachusetts.
- Machado, A.B., Drummond, G.M. & Paglia, A.P. (Org.). (2008) Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, DF, v.2. 1420p.
- Marinho-Filho, J. (1996a). The Brazilian Cerrado bat fauna and its Conservation. *Chiroptera Neotropical*, 2(1), 37-39.
- Marinho-Filho, J. (1996b). Distribution of bat diversity in the southern and southeastern Brazilian Atlantic Forest. *Chiroptera neotropical*, 2(2), 51-54.

- Marinho Filho, J. ; Sazima, I. (1999). Brazilian Bats And Conservation Biology: a first survey. In: Kunz, T.H. & Racey, P.A. (Eds). (Org.). Bat Biology and Conservation. Washington: Smithsonian Institution Press, p. 282-294.
- Martins, F. M., Ditchfield, A. D., Meyer, D., & Morgante, J. S. (2007). Mitochondrial DNA phylogeography reveals marked population structure in the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Phyllostomidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 45(4), 372-378.
- Moratelli, R., Peracchi, A. L., Dias, D., & de Oliveira, J. A. (2011). Geographic variation in South American populations of *Myotis nigricans* (Chiroptera, Vespertilionidae), with the description of two new species. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 76(5), 592-607.
- Morrone J. (1994) On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438–441.
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1), 1-110.
- Naka, L. N. (2011). Avian distribution patterns in the Guiana Shield: implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. *Journal of biogeography*, 38(4), 681-696.
- Nelson, G. (1978). From Candolle to Croizat: comments on the history of Biogeography. *Journal of the History Biology*, 11, 269-305.
- Nogueira, M. R., Lima, I. P., Peracchi, A. L., & Simmons, N. B. (2012). New genus and species of nectar-feeding bat from the Atlantic forest of southeastern Brazil (Chiroptera: Phyllostomidae: Glossophaginae). *American Museum Novitates*, (3747), 1-30.
- Nogueira MR, IP de Lima, R Moratelli, VC Tavares, R Gregorin, AL Peracchi. (2014). Checklist of Brazilian bats, with comments on original records. *Check List* 10, 808–821.
- Paglia A.P., Rylands A.B., Herrmann G., Aguiar L.M.S., Chiarello A.G., Leite Y.L.R., Costa L.P., & Siciliano S. (2012) Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil 2ª Edição. *Occasional Pappers in Conservation Biology*, 6.
- Parlos, J. A., Timm, R. M., Swier, V. J., Zeballos, H., & Baker, R. J. (2014). Evaluation of the paraphyletic assemblages within Lonchophyllinae, with description of a new tribe and genus.

- Pearson, R.G., Raxworthy, C.J., Nakamura, M. & Peterson, A.T. (2007) Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography*, 34, 102–117.
- Peterson, A. T., Papeş, M., & Soberón, J. 2008. Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological modelling*, 213(1), 63-72.
- Phillips, S. J., Dudík, M., & Schapire, R. E. (2004, July). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In *Proceedings of the twenty-first international conference on Machine learning* (p. 83). ACM.
- Phillips S.J., Anderson R.P., & Schapire R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190, 231–259.
- Platnick N.I. (1991) On areas of endemism. *Australian Systematic Botany*, 4, 11–12.
- Prado, J. R., Brennand, P. G., Godoy, L. P., Libardi, G. S., Abreu-Júnior, E. F., Roth, P. R., ... & Percequillo, A. R. (2015). Species richness and areas of endemism of oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) in South America: an ndm/vndm approach. *Journal of Biogeography*, 42(3), 540-551.
- Proches S. (2005) The world's biogeographical regions: cluster analyses based on bat distributions. *Journal of Biogeography*, 32, 607–614.
- R Development Core Team (2011), *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria : the R Foundation for Statistical Computing. ISBN: 3-900051-07-0. Available online at <http://www.R-project.org/>.
- Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A., & Lima, I. P. (2007). Morcegos do Brasil. In *Morcegos do Brasil*. Universidade Estadual de Londrina.
- Ribeiro J. F. & Walter B. M.T. (1998) Fitofisionomias do biomaCerrado. In: *Cerrado: Ambiente e Flora* (eds S. M. Sano & S.P. Almeida) pp. 89–166. Embrapa Cerrados, Brasília, DF.
- Rocha, P. A., Mikalauskas, J. S., Bocchiglieri, A., & Anderson, J. (2013). An update on the distribution of the Brazilian funnel-eared bat, *Natalus macrourus*(Gervais, 1856)(Mammalia, Chiroptera), with new records from the Brazilian Northeastern. *Check List*, 9(3), 675-679.

- Sandoval M.L. & Barquez R.M. (2013) The Chacoan bat fauna identity: Patterns of distributional congruence and conservation implications. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86, 75–94.
- Sandoval M.L., Szumik C. a, & Barquez R.M. (2010) Bats and marsupials as indicators of endemism in the Yungas forest of Argentina. *Zoological research*, 31, 633–44.
- Sazima, M., Buzato, S. & Sazima I. 2003. *Dyssochroma viridiflorum* (Solanaceae): A reproductively bat-dependent, epiphyte from the Atlantic Rainforest in Brazil. *Annals of Botany* 92(5), 725-730
- Slater, P. L. (1858). On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology*, 2(7), 130–136.
- Silva J.M.C. & Bates J.M. (2002) Biogeographic patterns and conservation in the South American cerrado: a tropical savanna hotspot. *BioScience*, 52, 225–233.
- Silva, J.M.C., Souza, M.C. & Castelletti, C.H.M. (2004). Areas of Endemism for passerine birds in the Atlantic Forest, South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13, 85-92.
- Szumik C. & Goloboff P. (2004) Areas of endemism: an improved optimality criterion. *Systematic biology*, 53, 968–77.
- Szumik C.A., Cuezco F., Goloboff P.A., & Chalup A.E. (2002) An optimality criterion to determine areas of endemism. *Systematic Biology*, 51, 806–16.
- Taddei, V. A., & Lim, B. K. (2010). A new species of *Chiroderma* (Chiroptera, Phyllostomidae) from northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 70(2), 381-386.
- Tate, G. H. H. (1939). The mammals of the Guiana Region. *Bulletin of the AMNH*; v. 76, article 5.
- Thomas, O., 1901. On mammals obtained by Mr. Alphonse Robert on the Rio Jordao, S.W. Minas Gerais. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 1: 526-536.
- Vale, C. G., Tarroso, P., & Brito, J. C. (2014). Predicting species distribution at range margins: testing the effects of study area extent, resolution and threshold selection in the Sahara–Sahel transition zone. *Diversity and Distributions*, 20(1), 20-33.
- Velazco, P. M., & Lim, B. K. (2014). A new species of broad-nosed bat *Platyrrhinus* Saussure, 1860 (Chiroptera: Phyllostomidae) from the Guianan Shield. *Zootaxa*, 3796(1), 175-193.

- Velazco, P. M., & Patterson, B. D. (2008). Phylogenetics and biogeography of the broad-nosed bats, genus *Platyrrhinus* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(3), 749-759.
- Werneck, F. P. (2011). The diversification of eastern South American open vegetation biomes: historical biogeography and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 30(13), 1630-1648.
- Whittaker, R. J., Araújo, M. B, Jepson, P. Ladle, R. J., Watson, J. E. M., & Willis, K. J. (2005) Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11, 3–23
- Willig M.R. & Mares M.A. (1989) A comparison of bat assemblages from phytogeographic zones of Venezuela. *Patterns in the structure of Mammalian Communities* (ed. by D.W. Morris, Z. Abramsky, B.J. Fox, and W.M. R.), pp. 266.