



Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Variação intraespecífica do fenótipo e da dieta no morcego

Noctilio albiventris

Thiago Mateus Rocha dos Santos



Campo Grande

Setembro 2015

Variação intraespecífica do fenótipo e da dieta no morcego *Noctilio albiventris*

Thiago Mateus Rocha dos Santos

Dissertação apresentada como requisito para a obtenção do título de **Mestre em Ecologia**, pelo Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Gustavo Graciolli

Co-orientador: Marcelo Oscar Bordinon

Banca avaliadora

Dr. Nilton Carlos Cáceres
Universidade Federal de Santa Maria

Dr. Erich Arnold Fischer
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Dr. Luiz Eduardo Roland Tavares
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Dr. Marcelo Rodrigues Nogueira
Universidade Estadual do Norte Fluminense

Dr^a. Carolina Ferreira Santos
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Ao Grande Mestre, Otávio Froehlich (*In Memoriam*), com toda a minha admiração e carinho.

Agradecimentos

Inicialmente, agradeço por além dos motivos óbvios, meus orientadores, Gustavo e Marcelo pelas boas conversas, sobre trabalho ou não, pela disposição em me escutar (até mesmo as loucuras) e discorrer sobre isso (ou não). Especificamente ao Gustavo por ter entrado na minha orientação “ao acaso” e ter se mantido como um grande orientador e especificamente ao Marcelo pelos bons seis anos de parceria, confiança e ensinamento. Muito obrigado!

Ao prof. Márcio Araújo, por ter me recebido várias vezes no seu laboratório, ter me escutado e dado sugestões e opiniões em várias etapas da dissertação e por ter me emprestado seu equipamento fotográfico, utilizado em uma parte desse trabalho.

Ao Raul Costa Pereira, ou somente “Grande Raul”, pela ajuda com o delineamento do projeto, análise dos dados e revisão, tudo isso associado ao seu grande conhecimento e prazer em compartilhá-lo.

A Livia Medeiros Cordeiro, pela imensa ajuda com a parte de morfometria geométrica, desde a metodologia até a discussão de resultados e sugestões.

Aos professores Rafael Guariento pelas sugestões e ajuda estatística, Pâmela Antunes, Luiz Gustavo Oliveira Santos e Diego Santana pelas sugestões e dicas em várias partes do texto e projeções futuras.

A Carolina Santos ou somente e carinhosamente “Carol dos morcegos”, Aleny Lopes Francisco e Maurício Silveira, pelas muitas agradáveis e solucionadoras conversas sobre ecologia e biologia dos morcegos, além de sugestões em todas as etapas do trabalho.

A Emília Delarmelina, pelas boas conversas, sobre trabalho ou não, ensinamentos sobre um lado obscuro da biologia (genética molecular) e ajuda em campo;

A Bianca Becker, Larissa Colonhezi, Matheus Hammarstron, Murilo Wtkosk, Ana Carolina Brito, Alexandre Ferraro, Danielle Ajala, Drielle Karen e Mariana Pires Veiga pela ajuda em campo e pela amizade dentro e fora dele.

Aos amigos Francielle Peres, Renan Olivier, Alexandre Ferraro, Ana Carolina Brito, Giovane Lima, Bianca Becker pelo apoio em todos os momentos, especialmente os mais difíceis.

A turma do mestrado e doutorado em ecologia de 2013, e especialmente a do mestrado, por sofrermos juntos.

A Julie Shapiro e Bruno Becker pelas conversas científicas e pessoais, além da grande amizade sempre presente, mesmo com a distância.

Aos pais, Cleoni e Joraci e uma tia muito especial, Ana Luiza, por todo apoio extra-academia e por muitas vezes terem sido praticamente uma agência de fomento particular.

A Patrícia Shibuya por sempre me escutar e de certa forma, suportar, até mesmo nos momentos mais complicados. Pelas ajudas estatísticas, discussões de ideias, dados etc. E principalmente pelo companheirismo na vida, por que nem tudo é feito somente de trabalho. Obrigado!

E por fim, aos grandes astros deste trabalho e que há seis anos me fazem aprender sempre um pouco mais sobre a vida: os morcegos!

Índice

Resumo Geral.....	8
General Abstract.....	9
Introdução.....	10
Métodos.....	16
Resultados.....	24
Discussão.....	32
Literatura Citada.....	37

Resumo geral

A equivalência ecológica entre os indivíduos de uma espécie muitas vezes foi recorrente na literatura e serviu de base para várias teorias. Entretanto, diversos trabalhos mostraram o papel da variação individual como um importante fator ecológico e evolutivo de modo que possam existir indivíduos especializados em diferentes recursos em uma população. A competição intraespecífica e a existência de diferentes trocas ecológicas (“trade-offs”) podem ser importantes fatores que promovem a especialização individual. *Noctilio albiventris* é um morcego que apresenta grande variação interindividual do fenótipo e baseando-se nesta característica este trabalho objetivou verificar o nível de especialização individual em uma população de *N. albiventris* e se ele está ligado à variação fenotípica. Foi realizada uma análise de conteúdo estomacal e com esses dados foi verificado o nível de especialização individual da população. Características morfológicas de tamanho e de forma foram mensuradas através de técnicas morfométricas. Os morcegos comeram apenas ordens de insetos e a população apresentou baixo nível de especialização individual e baixa correlação entre a forma e dieta. Houve variação de tamanho entre machos e fêmeas, porém alta sobreposição de nicho entre esses grupos. A variação sexual, onde machos são maiores que fêmeas pode ser explicada pela necessidade de machos defenderem sua permanência nas colônias. A sobreposição de nicho entre os sexos indica que embora possuam tamanhos diferentes, os sexos não variam a dieta. O baixo nível de especialização individual da população e a baixa diversidade de itens alimentares podem ser explicados pela época da coleta, final da estação seca, onde a disponibilidade de recursos pode estar reduzida, forçando os indivíduos a comerem o que está disponível e não aquilo para que estão adaptados ou especializados.

Palavras-chave: Dimorfismo Sexual, Especialização Individual, Pantanal Brasileiro

General abstract

The ecological similarity between individuals of a single species is a recurring theme in ecological literature and is the basis to several theories. However, several studies have shown the importance of individual variation as an ecological and evolutionary factor and suggest that there may be specialized individuals within a population that are specializing in using different resources. Intraspecific competition and the existence of different trade-offs may be important factors that promote individual specialization. *Noctilio albiventris* is a bat that has a large variation between individuals in phenotype. Based on this characteristic, this study aimed to verify sexual dimorphism and its relationship with sexual niches and the level of individual specialization in a population of *N. albiventris* and if it is connected with phenotypic variation. Stomach content analysis was carried out and with this data, population niche metrics were verified. Morphological characteristics of size and shape were measured using morphometrics techniques. Bats ate only insect orders and the population showed low levels of individual specialization and low correlation between shape and diet. There was a large difference in size between males and females, but high niche overlap between these groups. Sexual niche overlap shows that even though they have different sizes, diet of this species does not vary by sex. The low level of individual specialization of the population and low diversity of food items could be partially explained by the period of collection, at the end of dry season, when the resource availability may have been reduced, forcing the individuals to eat what was available and making the individual niche similar to the population niche.

Keywords: Sexual dimorphism, Individual Specialization, Brazilian Pantanal

Introdução

Comumente a ecologia de populações e comunidades tem como premissa a equivalência ecológica entre indivíduos de uma espécie. Teorias clássicas, como a teoria de nicho (Hutchinson 1957) e a Teoria de Forrageio Ótimo (Stephens & Krebs 1986), tem a espécie como unidade ecológica de interesse e consequentemente a maioria dos estudos com essas abordagens negligenciaram a variação intraespecífica (Pianka 1973, Rokotoarivelo et al. 2007). Entretanto, evidências empíricas e teóricas mostram a existência de variação intrapopulacional de nicho e elas podem ter diversas implicações para as populações e espécies (Araújo et al. 2011). Em estudo pioneiro sobre o papel da competição intraespecífica, Van Valen (1965) avaliou o papel dos indivíduos na composição do nicho populacional. Ele encontrou que as populações de aves em ilhas possuíam nichos mais amplos que as populações continentais e que isso poderia estar relacionado ao aumento de variação interindividual nas populações insulares, nas quais a competição interespecífica era menor ou ausente. Posteriormente um modelo matemático para avaliar a evolução de uma população com fenótipos ecologicamente especializados foi proposto por Roughgarden (1972). O modelo mostra que uma população composta por um número ótimo de indivíduos de cada fenótipo especializado para um dado conjunto de recursos tende a possuir aptidões iguais para cada fenótipo e um maior tamanho da população total. Contribuições empíricas também incluíram e em alguns casos, mostraram o papel da variação interindividual na exploração de recursos em diferentes táxons (Bryan & Lark 1972, Fry et al. 1978, Tabashnik et al. 1981, Rausher & Papaj 1983, Hoezel et al. 1989).

Em uma primeira escala de variação categórica de nicho, os indivíduos de uma espécie podem ser separados em grupos populacionais discretos. A variação sexual ou dimorfismo sexual é um tipo de variação muitas vezes esperada para diversos táxons.

Normalmente é caracterizada pelas diferenças morfológicas entre machos e fêmeas, seja de tamanho ou de formas (Shine 1991, Thiemann et al. 2011, Meik et al. 2012). Variações fisiológicas, comportamentais e de demanda energética associada à determinada condição específica de um dos sexos (ex. gravidez, produção de ovos, manutenção da área de vida) também podem estar associadas a variações sexuais de nicho (Panzica et al. 1991, Wiklund et al. 1991, Grinevitch et al. 1995, Bortolotti et al. 1996, Nussey et al. 2009, Elarabany 2015). Outra escala de variação intraespecífica discreta é a ontogenética, relacionada aos estágios de desenvolvimento do indivíduo. Este tipo de variação pode estar associado à mudança morfológica durante a vida de um indivíduo, especialmente de tamanho corpóreo (Werner & Gilliam 1984), forma e processos fisiológicos (Savage 1952).

Existem variações intrapopulacionais de nicho não relacionadas ao sexo ou ontogenia como os polimorfismos de recurso. Espécies polimórficas podem possuir variações discretas de nicho associadas à morfologia, coloração e comportamento (Smith & Skulason 1996). Essas diferenças podem representar um importante passo nos processos de divergência genética e especiação (Bush 1994, Harris 2015). A ideia de indivíduos especializados em uma população generalista é chamada de Especialização Individual (Bolnick et al 2003). A especialização individual pode ser explicada por diversos mecanismos e de uma maneira geral, a Teoria do Forrageio Ótimo (Stephens & Krebs 1985) foi proposta para modelar o uso de recursos por indivíduos. É esperado que os indivíduos escolham seus itens alimentares de acordo com o ganho líquido obtido pelo consumo e essa escolha está sujeita a fatores como tempo de busca e manipulação do item alimentar. A competição e a predação são potenciais mecanismos para determinar como um indivíduo escolhe seus recursos e podem promover ou reduzir a variação entre os indivíduos (Araujo et al. 2011). A competição interespecífica é

considerada um importante fator para separação das espécies, forçando-as a mudarem de nicho e diversificarem (Vandermeer 1972) e se o mesmo princípio for aplicado à competição intraespecífica, seria esperado que o incremento deste tipo de competição levasse a um maior aumento de nichos individuais (Svanback & Bolnick 2005, 2007). De fato, contribuições empíricas vêm mostrando que o aumento da competição intraespecífica leva ao aumento do nível de especialização individual (Araujo et al. 2011).

Outro mecanismo conhecido e que possui base nos princípios da Teoria do Forrageio Ótimo que pode explicar a variação interindividual de nicho é a existência de trocas ecológicas (“trade-offs”) associadas ao forrageio (Bolnick et al. 2003). Se o uso de recursos for correlacionado a morfologia, diferentes fenótipos de uma população podem acessar e/ou aproveitar alguns recursos de modo mais eficiente em relação a outros, uma vez que cada fenótipo teria seu recurso “ótimo” a ser explorado de acordo com sua característica morfológica. Acessar esse recurso confere vantagem ao indivíduo e a especialização mediada por troca ecológica é positivamente selecionada.

Diferentes tipos de trocas ecológicas podem ser responsáveis pela variação interindividual nas espécies. Características fisiológicas diferenciadas em indivíduos da mesma população e/ou espécie podem permitir o acesso e um melhor aproveitamento energético ou exibir diferentes níveis de tolerância a recursos distintos (ex. resistência à toxicidade em herbívoros). Trocas ecológicas cognitivas também são relativamente comuns e importantes para a decisão de qual recurso utilizar. Estes podem estar associados ao aprendizado por via parental, por exemplo, quando a mãe ensina o filhote a buscar e manipular determinados itens alimentares e isso fica gravado por toda a vida (Estes et al. 2003) ou por aprendizado próprio, especialmente em espécies com maior capacidade cognitiva, onde cada indivíduo ou grupo de indivíduos aprende e memoriza

os melhores lugares para buscar comida e quais itens são “melhores” de acordo com as vantagens individuais (Masello et al. 2013). Um último e importante “trade-off” é o morfológico. A existência de polimorfismos em uma população, entre populações ou entre espécies pode limitar ou otimizar de forma significativa o acesso e aproveitamento de determinados itens alimentares, especialmente quando estes polimorfismos estão relacionados aos hábitos de forrageio (Svanbäck & Eklöv 2002). Pressões seletivas de habitats ou micro habitats distintos podem selecionar caracteres ótimos para a exploração de cada ambiente, promovendo variação de morfologia e uma consequente variação de nichos em subpopulações e indivíduos (Webster et al. 2011, Snowberg et al. 2015). Indivíduos em total simpatria também podem exibir polimorfismos associados aos recursos, e nesse caso, a disponibilidade de “recursos ideais” para ambos os morfotipos facilitam a manutenção da coocorrência (Price 1987). Essa ideia de morfologia associada à função possui importantes implicações ecológicas e em uma escala maior, evolutivas.

O morcego *Noctilio albiventris*, família Noctilionidae (Figura 1) possui dieta bastante diversificada, consumindo artrópodes, peixes, frutos e pólen (Hood & Pitocchelli 1983, Gonçalves et al. 2007, Araguren et al. 2011). Uma marcante característica comumente observada em populações dessa espécie é a variação intraespecífica de coloração do pelo, que pode possuir tons de cinza, laranja e vermelho. Outra interessante variação fenotípica claramente observada em amostragens dessa espécie é a variação fenotípica no tamanho e forma de estruturas cranianas entre os sexos e entre os indivíduos do mesmo sexo (Davis 1976, Hood & Pitocchelli 1983). Desse modo, as variações fenotípicas observadas em *N. albiventris* podem ter de algum modo, implicações para sua dieta. Por exemplo, variações na estrutura craniana podem otimizar determinado item alimentar em detrimento de outro. As variações

intraespecíficas marcantes de morfologia tornam a espécie particularmente interessante para estudos de variação intraespecífica e especialização individual.



Figura 1. Indivíduo de *Noctilio albiventris* macho. Foto: Cynthia Doutel Ribas.

Assim, baseando-se na fundamentação teórica e as características de *N. albiventris*, este trabalho busca responder as seguintes questões: Há dimorfismo sexual na forma e tamanho do crânio, tamanho corporal e coloração na população de *N. albiventris*? qual a dieta da população de *N. albiventris* durante o período de estudo? Existe variação sexual do nicho? Existe correlação entre morfologia e dieta na população? Qual o nível de especialização individual da população?

Métodos

Local de estudo

O estudo foi realizado no Pantanal Sul, sub-região Miranda, município de Corumbá, na Comunidade Passo do Lontra (19°34'39,96"S; 57°02'14,50"O) (Figura 2). O Pantanal é uma grande bacia sedimentar, sujeito a um ciclo de inundação anual e unimodal (Harris et al. 2005). Essa característica é um dos principais determinantes de padrões e processos do domínio (Oliveira & Calheiros 2000) e por consequência, influi consideravelmente na disponibilidade e dinâmica de recursos. O nível da cheia pode ser extremamente variável e imprevisível ao longo dos anos (ver Rabellato & Cunha 2005).

Coleta de dados

Os morcegos foram coletados em setembro de 2014, época de transição da estação seca para estação chuvosa. A captura foi realizada com rede de neblina disposta na frente de um abrigo, cerca de uma hora após a primeira saída para forrageio. Esta tática foi adotada para garantir que eles seriam capturados com os estômagos cheios, possibilitando as análises estomacais. Todos os animais foram capturados em dois dias consecutivos, pois para análises de especialização individual, coletas curtas são

importantes a fim para diminuir o efeito da variação temporal da disponibilidade de recursos (Bolnick et al. 2002). Os indivíduos capturados foram mortos por meio de deslocamento cervical e, logo após, congelados. Em laboratório foram medidos, pesados e sexados. A classe etária foi confirmada pela ossificação das falanges, apenas adultos compuseram a amostra. Os estômagos foram retirados para análise do conteúdo estomacal, que foi lavado com água destilada por um minuto. Esse material foi triado com auxílio de estereomicroscópio e os itens alimentares contados e categorizados. Para determinar uma abundância mais próxima possível da abundância real, os fragmentos de insetos considerados foram cabeças, pares das primeiras patas raptorais para alguns hemípteros, pares de antenas, aparelho bucal de lepidópteros, pares de asas para dípteros e coleópteros (excluindo o élitro normalmente muito fragmentado) ou conjunto de quatro asas para os demais insetos. Sua identificação foi feita com base em literatura (Whitaker et al. 2009) e auxílio de especialista.

Para a análise da variação morfológica do crânio, estes foram retirados, limpos e fotografados em vista lateral com câmera Canon EOS REBEL T3i® e lente macro de 60 mm. Todos foram igualmente posicionados em um molde de massa de modelar com escala. As imagens foram obtidas em um ângulo de 90° com o arco zigomático de cada crânio, alinhado com as marcas de referência da lente. A câmera foi ligada a um estativa fotográfica com altura constante e iluminação artificial padronizada. As coordenadas de 11 marcos anatômicos (“landmarks”; justaposição de tecido ou pontos de máxima curvatura ou outros processos morfogenéticos locais; ver definições em Monteiro & Reis 1999) e oito semi marcos anatômicos (“semilandmarks”; análise de contorno) foram obtidas do crânio e coordenadas de oito marcos anatômicos e oito semi marcos anatômicos foram obtidas da mandíbula através do programa tpsDIG 2.10 (Figura 3;

Rohlf 2008). Todas as imagens foram alinhadas através da sobreposição de Procrustes no programa MorphoJ (Klingenberg 2011).

Dez medidas cranianas lineares foram tomadas para análises associadas ao tamanho e indiretamente, a forma. Estas medidas foram escolhidas como um preditor indireto da mastigação e, portanto, uma das principais formas de exploração do nicho alimentar em mamíferos. Foram elas: Ct, comprimento total do crânio; Lz, largura zigomática; Cz, comprimento zigomático; Ccs, comprimento da crista sagital; Lcs, largura da crista sagital; Lm, largura entre os molares; Li, largura interorbital; Cms, comprimento da série de dentes superior; Cmi, comprimento da série de dentes inferiores e Cm, comprimento da mandíbula.

Para transformar os dados de coloração individual, usualmente tratados como uma variável categórica, em dados contínuos para utilização em testes estatístico, foi adotado um procedimento adaptado de Pydipati et al. (2006). Antes da fixação, todos os morcegos foram fotografados em vista dorsal, região que apresenta grande variação da coloração entre os indivíduos por uma câmera Sony Cybershot® modelo w110 com lente Carl Zeiss Vario Tessar. A câmera foi ligada a uma estativa com altura e iluminação constantes e todos os morcegos foram igualmente posicionados. As fotos foram abertas no programa de edição de imagens PhotoFiltre Studio X que permite a visualização do valor RGB de cada pixel da imagem. Como a coloração dorsal não é homogênea, foram capturados 10 pontos/pixel aleatoriamente no dorso e foi feita a média dos valores de R, G e B, resultando em um valor médio RGB para cada animal, que foi usado nas análises estatísticas.

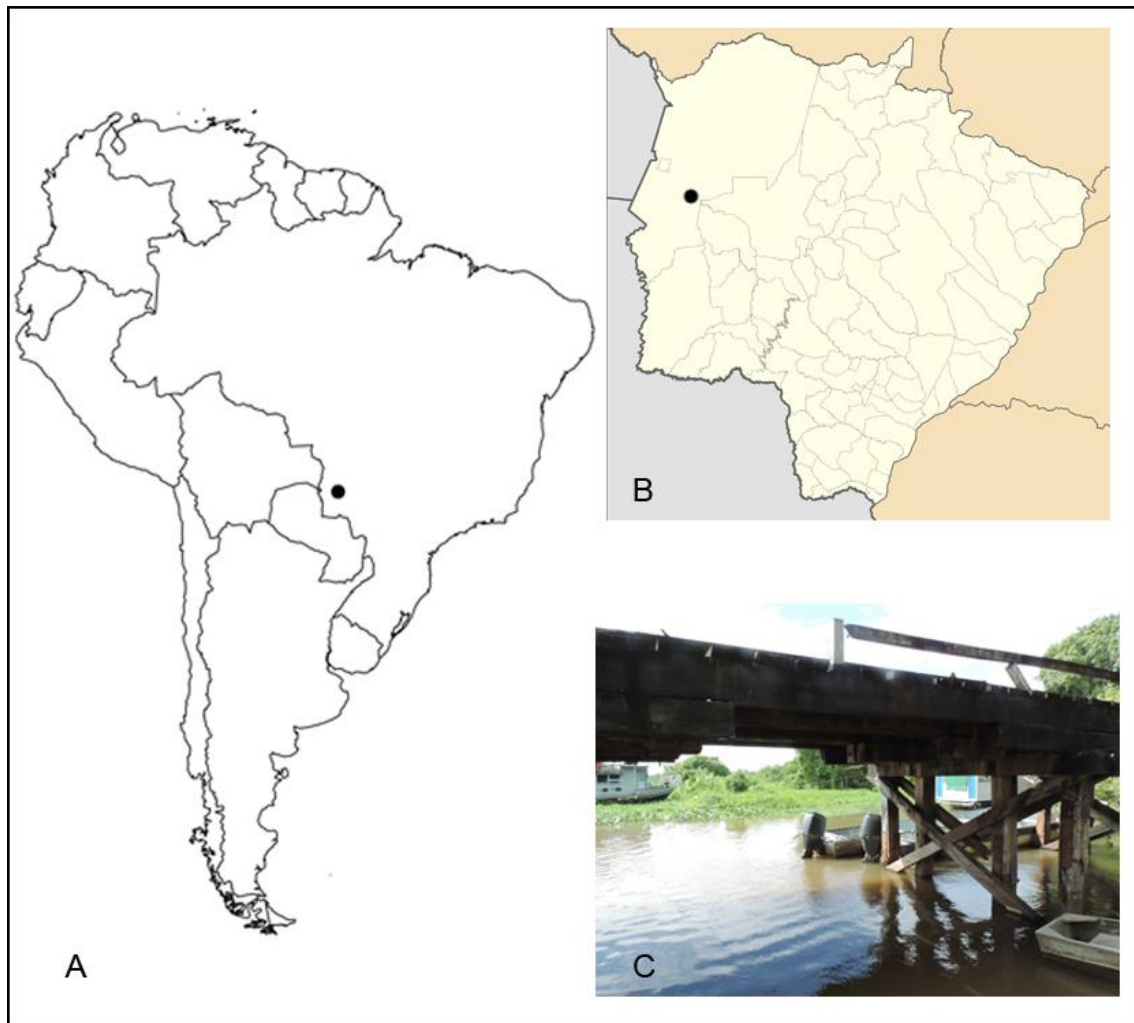


Figura 2. Área de estudo. A) Localização da área de coleta na América do Sul; B) Localização da área de coleta no estado de Mato Grosso do Sul; C) Ponte desativada do Rio Miranda próxima à comunidade Passo do Lontra, abrigo de *Noctilio albiventris*. Foto “C”: Mariana Pires Veiga Martins.

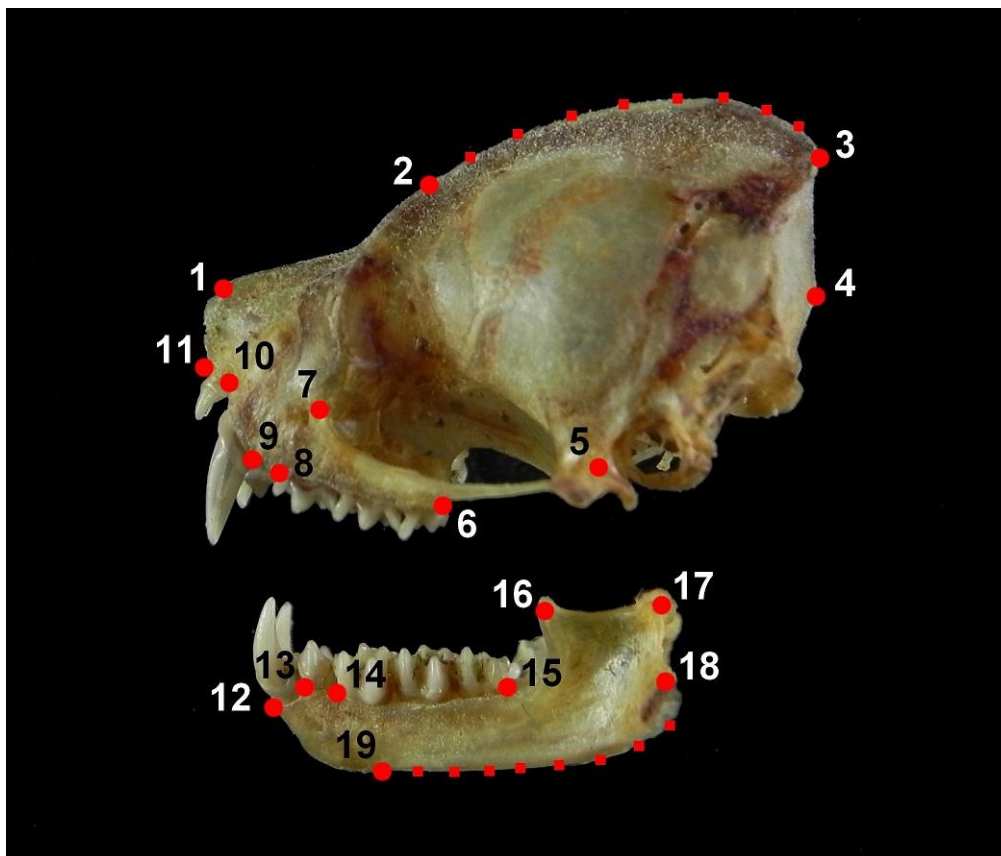


Figura 3. Posição dos marcos (círculos) e semi marcos (quadrados) anatômicos no crânio e na mandíbula de *Noctilio albiventris*.

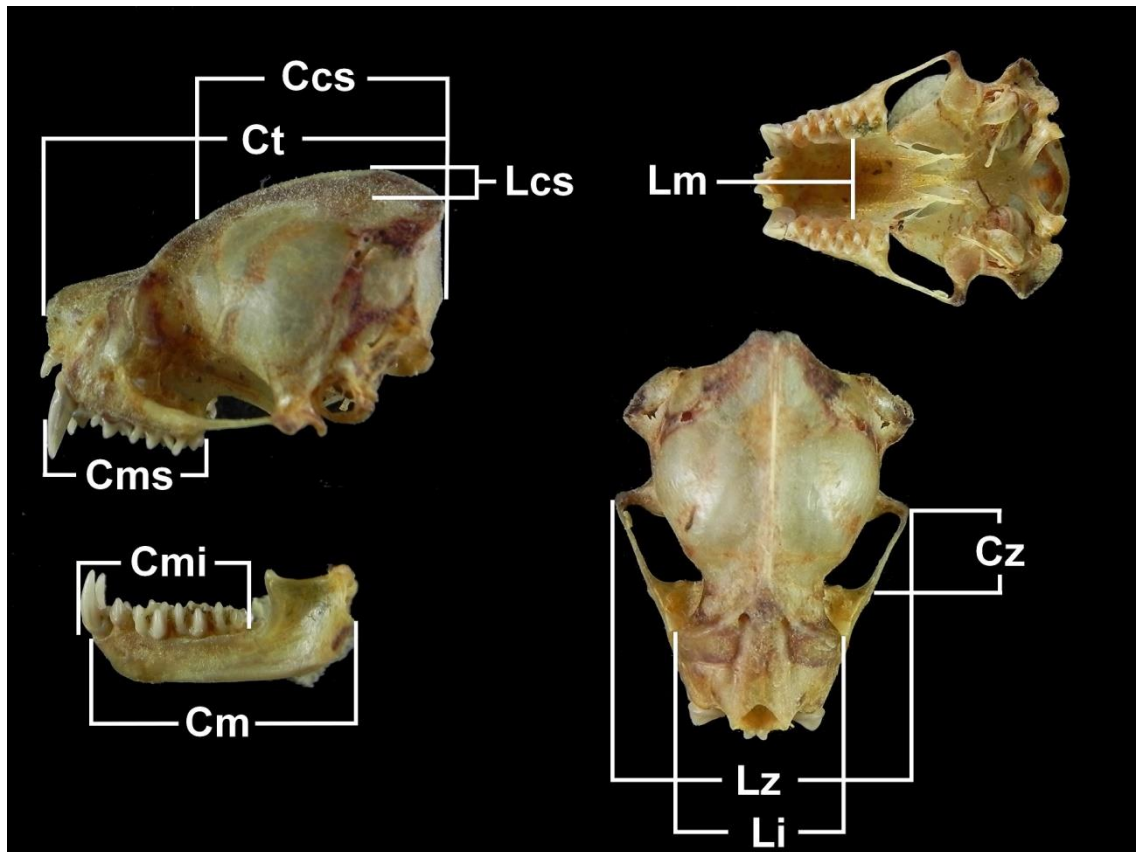


Figura 4. Medidas lineares tomadas dos crânios de *Noctilio albiventris*. Ct, comprimento total do crânio; Lz, largura zigomática; Cz, comprimento zigomático; Ccs, comprimento da crista sagital; Lcs, largura da crista sagital; Lm, largura entre os molares; Li, largura interorbital; Cms, comprimento da série de dentes superior; Cmi, comprimento da série de dentes inferiores e Cm, comprimento da mandíbula.

Análise dos dados

Para testar o dimorfismo sexual de tamanho entre machos e fêmeas as medidas lineares de comprimento corporal e massa corporal foram comparadas com um teste t . Para verificar diferenças nas medidas lineares cranianas, estas foram logaritimizadas e submetidas a uma Análise de Componentes Principais (PCA). Os escores dos quatro primeiros eixos (que explicam mais de 90% da variação dos dados) de machos e fêmeas foram comparados com uma MANOVA. Para avaliar a variação da forma dos sexos independente do tamanho foram utilizadas técnicas de morfometria geométrica baseada nos marcos anatômicos (Zelditch et al. 2004). Foi gerada uma matriz de covariância a partir da distância procrustes das coordenadas dos marcos e semi marcos anatômicos, e a partir dela foi feita uma PCA. Adicionalmente foi feita uma análise discriminante baseada na distância de Mahalanobis entre machos e fêmeas (Mahalanobis 1936) e no teste T quadrado de Hotelling, que compara a diferença entre as médias dos grupos. Análises e testes foram realizados no programa MorphoJ. Para testar a significância da variação da coloração entre os sexos, as médias dos valores de RGB de cada indivíduo foram submetidas a um teste t .

A variação sexual do nicho foi verificada a partir do índice de similaridade proporcional de Schoener (PS , Schoener 1968). Esse índice varia de zero a um, sendo que 1 indica ausência de sobreposição de nicho entre os grupos e 0, total sobreposição. O valor de PS foi comparado com um modelo nulo de distribuição gerado com 999 reamostragens de Monte Carlo para cálculo do nível de significância. O índice e a nulidade foram calculados no ambiente R (R Development 2011).

Para quantificar o nível de especialização individual da população foi utilizado o índice IS (Bolnick et al. 2002). Esse índice é baseado no índice PS , adaptado para a escala individual. O índice IS varia de zero a um, sendo que quanto mais próximo o

valor for de zero, maior o nível de especialização individual na população e mais próximo de um, menor o nível de especialização individual. Para obter dados de variação interindividual de nicho também foi calculada a amplitude total de nicho (Total Niche Width – *TNW*) baseada nas métricas de Roughgarden (1979). Essa abordagem permite a partição do *TNW*, baseado no índice de diversidade Shannon, no componente de variação intra-individual (Within Individual Component - *WIC*) e entre indivíduos (Between Individual Component - *BIC*). *WIC* é a diversidade média da dieta dos indivíduos, ou seja, a amplitude média de nicho individual e *BIC* é a variação do nicho médio entre os indivíduos. Assim a soma desses dois componentes é igual a amplitude total de nicho da população (*TNW*). A razão *WIC/TNW* representa quanto da amplitude do nicho populacional é atribuído à amplitude dos nichos individuais e seu valor é utilizado para medir o grau de variação interindividual no nicho variando de um a zero. Um indica que os nichos individuais correspondem ao nicho populacional (*TNW* = *WIC*) e zero indica que a amplitude do nicho populacional é atribuída totalmente à variação entre os nichos individuais (*WIC* = 0 e *TNW* = *BIC*). Para os cálculos desses índices foram utilizados os dados de conteúdo estomacal, categorizados e contados. Eles foram calculados no ambiente R a partir do pacote RInSp (Zaccarelli et al. 2013). Para testar a significância dos dados foi utilizado um procedimento de reamostragem Monte Carlo que gerou modelos nulos da dieta e comparou com a dieta real. Foram utilizadas 999 simulações.

Para verificar um possível correlação entre morfologia e dieta, a matriz de similaridade de dieta foi correlacionada com a matriz de distância euclidiana da morfologia dos dados lineares de modo que se morfologias similares possuem dietas similares, haverá alta correlação entre matrizes, pois indivíduos com dieta mais similar devem apresentar morfologia mais similar. Para isso foi utilizado um teste de Mantel e

999 permutações. Estes testes foram realizados no programa computacional PAST 3 (Ryan et al. 1995).

Resultados

Foram capturados 40 morcegos, 27 machos e 13 fêmeas. Em relação aos dados de forma, machos e fêmeas não apresentaram variação significativa no formato do crânio (Mahalanobis = 8,58; $T^2 = 645,97$; $p = 0,1547$; Figura 5; 6), porém o formato da mandíbula apresentou variação significativa entre os dois grupos (Mahalanobis = 7,6811; $T^2 = 517,7174$; $p = 0,0028$; Figura 7; 8). Em relação às medidas lineares, o comprimento do corpo apresentou variação significativa entre os sexos e a comparação das medidas cranianas mostrou grande diferença entre machos e fêmeas, respectivamente (Teste t; $t=7,17$; $p < 0,001$) e (MANOVA; Wilk's $\Lambda = 0,1816$; $p < 0,0001$; Figura 9) sendo os machos maiores para ambos os conjuntos de medidas. A massa média dos gêneros também apresentou variação (Teste t; $t = 3,45$ e $p = 0,004$) e novamente machos são em média, mais pesados. A média da coloração não diferiu entre machos e fêmeas (Teste t; $t = -0,4$; $p = 0,69$). A dieta dos animais no período do estudo baseou-se exclusivamente de insetos distribuídos em seis ordens (Tabela 1). Elas ocorreram em diferentes frequências na população total e também entre os indivíduos. Houve alto nível de sobreposição de nicho entre machos e fêmeas ($PS = 0,18$; $p = 0,001$; Figura 10) e o nível de Especialização Individual da população foi baixo ($IS = 0,79$, $p = 0,001$). O nicho total da população (TNW) foi de 1,05 e a maior parte desse valor foi atribuído à variação intraindividual ($WIC = 0,87$), sendo que o nicho entre indivíduos (BIC) foi de 0,17. O índice WIC/TNW foi de 0,83. A morfologia baseada em medidas lineares não foi relacionada com a dieta (Mantel; $R = -0,08$; $p = 0,84$).

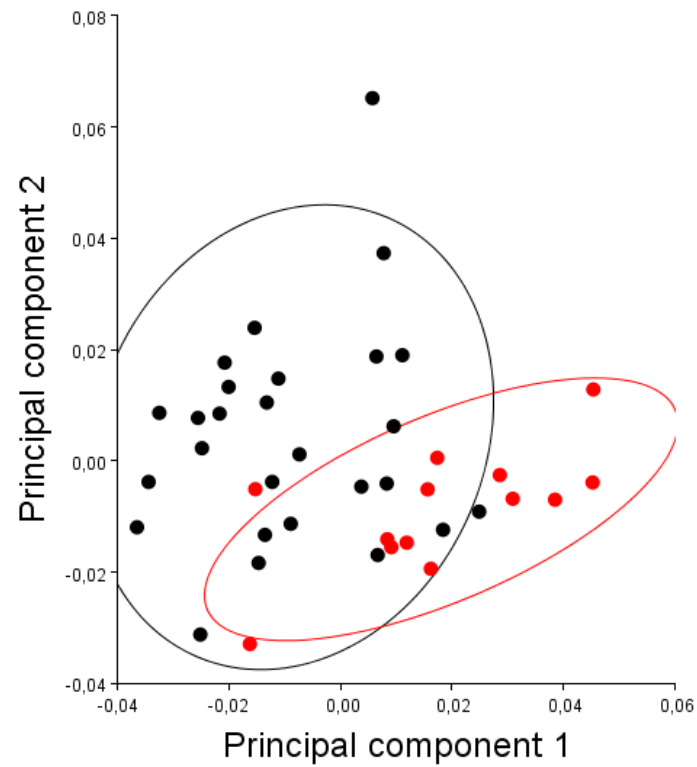


Figura 5. Análise de componentes principais (PCA) da variação da forma do crânio de *Noctilio albiventris* a partir da matriz de covariação das coordenadas alinhadas obtidas a partir dos marcos anatômicos. Fêmeas estão representadas pela cor vermelha e machos pela cor preta.

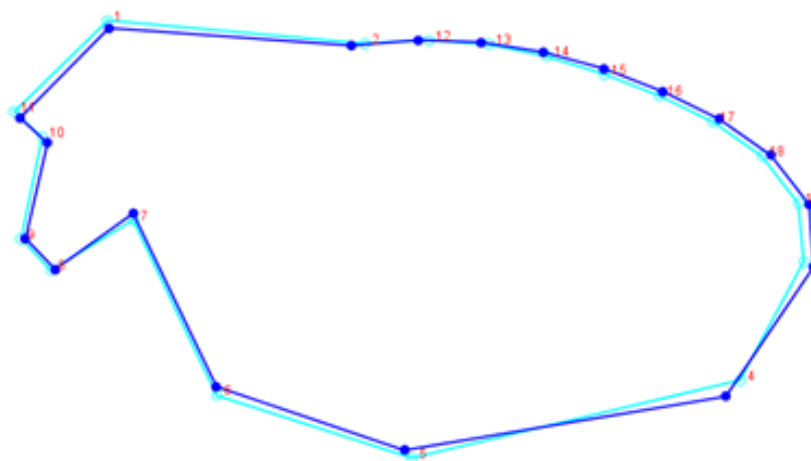


Figura 6. Diferença da forma média do crânio de machos e fêmeas baseada na posição dos marcos e semi marcos anatômicos. A forma média das fêmeas está representada em azul claro e dos machos em azul escuro.

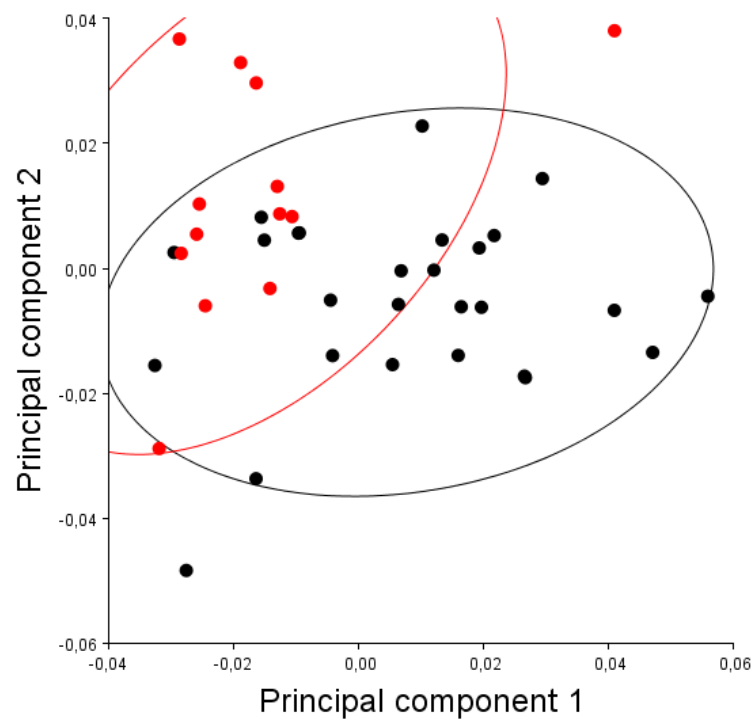


Figura 7. Análise de componentes principais (PCA) da variação da forma da mandíbula de *Noctilio albiventris* a partir da matriz de covariação das coordenadas alinhadas obtidas a partir dos marcos anatômicos. Fêmeas estão representadas pela cor vermelha e machos pela cor preta.

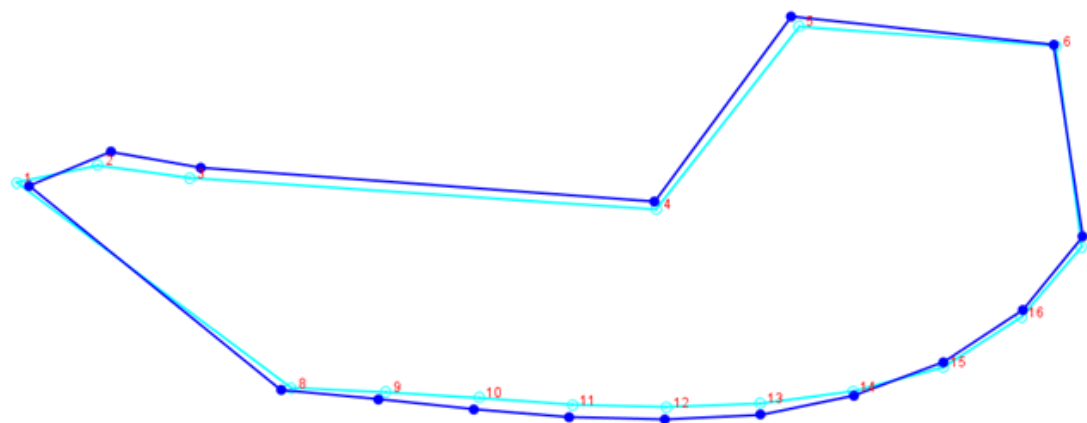


Figura 8. Diferença da forma média da mandíbula de machos e fêmeas baseada na posição dos marcos e semi marcos anatômicos. A forma média das fêmeas está representada em azul claro e dos machos em azul escuro.

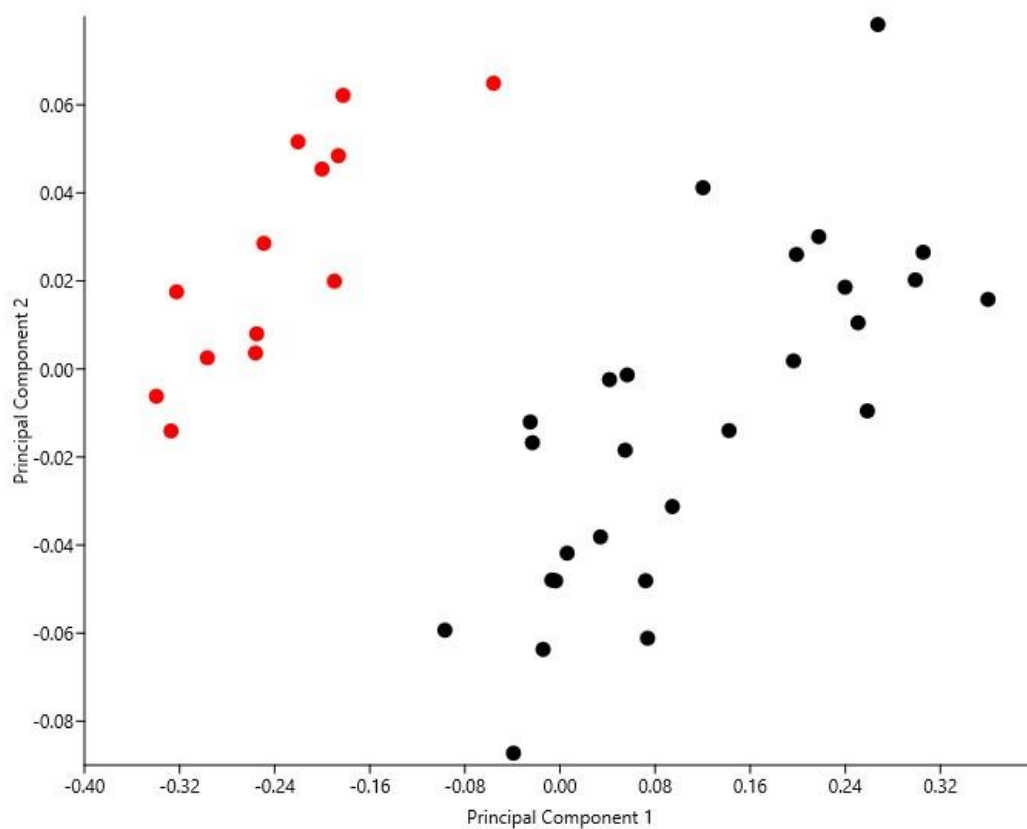


Figura 9. Análise de componentes principais (PCA) dos indivíduos de *Noctilio albiventris* baseada em dados de medidas lineares. Fêmeas estão representadas pela cor vermelha e machos pela cor preta.

Tabela 1. Itens alimentares consumidos por morcegos *Noctilio albiventris*. Frequência de ocorrência “A” refere-se à porcentagem de morcegos que comeram determinado item (n = 40). Frequência de ocorrência “B” refere-se a porcentagem de cada item consumido pela população em relação a abundância total de presas (última coluna).

Item alimentar	Frequência de ocorrência A %	Frequência de ocorrência B %	Abundância
Hymenoptera	100	33,63	588
Coleoptera	100	44,7	781
Diptera	65	6,4	112
Lepidoptera	36	2,68	47
Hemiptera	5	8,52	149
Neuroptera	27,5	4,06	71

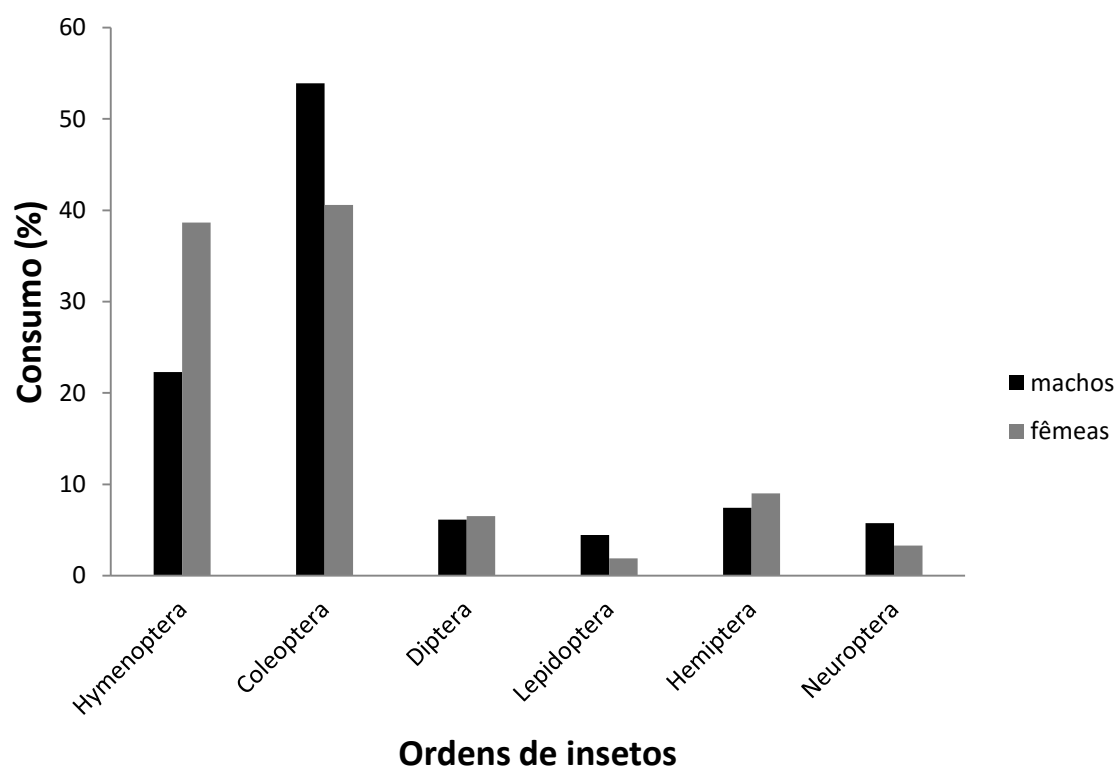


Figura 10. Proporção de ordens de insetos consumidas consumida por machos e fêmeas de *Noctilio albiventris*.

Discussão

Variações morfológicas relacionadas ao sexo são relativamente comuns em diversos táxons, e sua manutenção possui diversos motivos e implicações, como seleção sexual, diferenças relacionadas à reprodução, como maior tamanho para comportar a produção de ovos ou aspectos relacionados à territorialidade (Thornhill 1976, Shine 1988, Quinn & Foote 1994, Fleming 1996, Galeotti et al. 2003). Em mamíferos a variação morfológica mais comum é de tamanho, e normalmente, machos são maiores que fêmeas, embora exista uma grande quantidade de casos onde ocorre o inverso, incluindo outras espécies de morcegos (Ralls 1976, Bornholdt et al. 2008). Duas explicações mais recorrentes estão relacionadas à seleção desse padrão: a territorialidade e a competição sexual. Quanto à competição por território, machos maiores provavelmente irão dispor de áreas maiores e possuirão acesso a uma maior e melhor quantidade de recursos, atraindo, portanto, uma maior quantidade de fêmeas, o que resulta em maior e melhor aptidão. Em relação à competição sexual, muitas vezes atrelada ao território, machos maiores possuem mais vantagens em embates físicos pelo direito de cópula. Baseando-se em dados de comportamento do cogenérico *Noctilio leporinus* (Brooke 1997) e em observações pessoais do comportamento e das colônias de *N. albiventris*, provavelmente essa espécie forma grupos com organização do tipo harém, onde há normalmente um ou poucos machos, divididos em residentes e visitantes associados a várias fêmeas residentes. O tempo dos machos nas colônias é instável e dependente de fatores como competição sexual, o que pode explicar um porte maior e mais robusto destes em relação às fêmeas, uma vez que eles podem entrar em confrontos físicos pelo direito de permanência e cópula.

A forma das estruturas ósseas, a inserção dos músculos e a sua massa podem variar entre os sexos implicando em desempenhos diferenciados, como por exemplo,

força da mordida (Herrel et al. 2007). A forma da mandíbula diferiu entre machos e fêmeas de *N. albiventris* apresentou diferença e atributos relacionados à mordida pode ser uma explicação possível para essa variação. As funções sociais desempenhadas por cada sexo pode ser uma explicação para o tamanho mais robusto dos machos e pode ser usada também para explicar uma mordedura mais forte, utilizada em embates competitivos. A mastigação também está associada à musculatura facial, especialmente o músculo masseter, indicando uma possível ideia de que animais com uma inserção diferencial de musculatura exibem uma força de mordida também diferencial e assim explorarem recursos distintos.

Ao contrário da mandíbula a forma do crânio não difere entre machos e fêmeas, embora o tamanho de algumas estruturas pode variar entre os sexos, como por exemplo a crista sagital. Sabe-se que esta estrutura varia muito em tamanho entre os dois sexos, sendo a dos machos maiores que a das fêmeas (Hood & Pitocchelli 1983). A crista sagital é uma crista óssea vertical, correndo ao longo da linha média dorsal da caixa craniana e fornece área de superfície adicional para a inserção do músculo temporal, e o seu desenvolvimento é diretamente relacionado ao desenvolvimento deste músculo (Washburn 1947). Assim, cristas sagitais maiores implicam em uma mordida frontal mais forte, comum em mamíferos predadores e ocasionalmente em machos territorialistas.

A grande variação de coloração é conhecida em *N. albiventris* e alguns autores sugeriram que há padrões de coloração entre os sexos. Basicamente a divisão de coloração descrita na literatura coloca os machos como mais avermelhados e fêmeas como mais escuras ou acastanhadas (Reis et al. 2007). A cor normalmente é avaliada como um dado categórico, e neste trabalho foi utilizada uma adaptação onde as cores foram transformadas em dados contínuos, e com esses dados, não foi encontrada

diferença significativa entre os dois grupos sexuais. O baixo número de fêmeas, entretanto, limita uma conclusão objetiva sobre esse resultado. Bordignon & França (2004) analisaram a variação de coloração em *N. leporinus* e concluíram que animais menores, mais novos, possuíam coloração mais clara que os maiores, mais velhos. Tanto machos quanto fêmeas podiam possuir a mesma coloração, mas a variação entre os machos era maior.

A dieta de *N. albiventris* neste estudo foi composta de menos itens do que reportado na literatura (Hood & Pitocchelli 1983, Gonçalves et al. 2007, Araguren et al. 2011). Em relação às seis ordens encontradas, quatro delas (Hymenoptera, Coleoptera, Diptera e Lepidoptera) são ordens megadiversas e, portanto, esperadas em estudos com insetívoros, assim como Coleoptera, a ordem mais consumida, é também a que possui a maior diversidade dentre todos os animais. Gonçalves et al. (2007) reportaram Hemiptera como a ordem mais consumida em outras duas regiões do Pantanal, além de consumo de frutos e pólen de *Bauhinia unguolata*. A herbivoria não é o hábito alimentar primário da espécie e aparentemente sua representação é ocasional.

Embora alguns aspectos da morfologia de machos e fêmeas tenham diferido significativamente, como as medidas lineares do crânio, houve grande sobreposição dos nichos de ambos. Machos e fêmeas consumiram todos os itens encontrados na dieta da população com apenas algumas variações de proporções, de modo que aparentemente “trade-offs” biomecânicos associados ao dimorfismo sexual não explicam a variação sexual do nicho. Entretanto, uma observação importante sobre esse resultado é que categorização apenas por ordens exclui o efeito do tamanho da presa. Uma vez que existem insetos de diversas ordens de diversos tamanhos, a preferência de um grupo populacional ou indivíduo pode ser pelo tamanho da presa e não pelo grupo taxonômico. Morcegos insetívoros fazem uma intensa mastigação da comida, o que

atrapalha a identificação mais precisa dos itens, incluindo tamanho e grupos taxonômicos mais refinados, como por exemplo, família dos insetos. Para ambos os casos, dados de longo prazo e técnicas que recuperam alguma informação de tamanho das presas podem esclarecer melhor as relações de nicho entre os dois grupos populacionais e entre os indivíduos de maneira contínua.

Os dados apontaram baixo nível de especialização individual da dieta e a partição do nicho total da população (TNW) mostrou que o componente de variação intraindividual (WIC) foi o que mais influenciou nesse resultado. O aumento de especialização individual pode ocorrer devido ao aumento de variação de nicho entre indivíduos (BIC) ou a diminuição do componente intraindividual (Bolnick et al. 2003), o que não ocorreu neste estudo. A morfologia também não foi correlacionada com a dieta, de modo que ao menos em dados de curto prazo, a morfologia não é bom “trade-off” biomecânico para explicar a dieta da população.

O ambiente onde *N. albiventris* foi coletado, o Pantanal, é um ambiente sazonal bastante imprevisível e essas características influem consideravelmente na dinâmica de recursos disponíveis, provocando oscilações de disponibilidade e uma consequente resposta nos itens consumidos pelas populações (Fretwell 1972). Nesses ambientes os tipos de recursos disponíveis também podem variar muito durante um ciclo de inundação. Insetos são um bom exemplo de “recurso variável”, cuja riqueza e abundância é dependente das condições climáticas, especialmente em ambientes sazonais (Mackay & Kalff 1969, Wolda & Flowers 1985, Wolda 1988). Os dados deste trabalho foram coletados em um período de transição entre a estação seca para a chuvosa, e mesmo sem ter sido avaliado, é esperado e corroborado pela literatura que em períodos mais secos a diversidade da maioria das ordens de insetos diminua (Pinheiro et al. 2002). Segundo Schoener (1968) em épocas de abundância de recursos

os nichos individuais ficam mais estreitos e durante a escassez, há um aumento desse nicho, havendo maior sobreposição com o nicho populacional. A escassez de recursos, por sua vez, também é associada ao aumento do *WIC*, onde em um cenário de diminuição ou ausência dos recursos ótimos, os indivíduos têm que buscar itens alternativos, expandindo seus nichos (Araújo et al. 2011). A competição intraespecífica baseada na diminuição dos recursos também é utilizada como explicação para aumento do nível de especialização individual, uma vez que com o consumo há a redução dos itens alimentares de modo que alguns se tornam indisponíveis para os demais indivíduos, forçando-os a buscarem outros recursos. Esse mecanismo aumentaria a variação entre indivíduos (*BIC*) promovendo a variação interindividual (Araújo et al. 2011).

Conclusões

Noctilio Albiventris possui um pronunciado dimorfismo sexual especialmente no tamanho, no formato da mandíbula e crista sagital. Essas diferenças não foram associadas diretamente à dieta e possivelmente são relacionadas à competição sexual dos machos. Em uma escala populacional contínua, sem separação por grupos, a dieta também não foi correlacionada com a morfologia e também não foi encontrado um nível de especialização individual pronunciado, de modo que a variação intraindividual foi mais expressiva no nicho populacional que a variação interindividual. Esse resultado pode ser um reflexo do período da coleta, onde uma possível diminuição ou mudança na assembleia de recursos tenha forçado os indivíduos a comerem itens semelhantes, de modo que o nicho individual ficou muito próximo do nicho populacional. Métodos longitudinais ou que apresentem consistência temporal (e.g. isótopos estáveis) de inferência de dieta podem trazer mais informações acerca da variação individual em uma escala temporal maior.

Literatura Citada

- Araguren CI, González-Carcacia JA, Matínez H & Nassar JM. 2011. *Noctilio albiventris* (Noctilionidae), a potential seed disperser in disturbed tropical dry forest habitats. *Acta Chiropterologica*, 13: 189-194.
- Araújo MS, Bolnick DI & Layman CA. 2011. The ecological causes of individual specialization. *Ecology Letters*, 14: 948–958.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist*, 161: 1-28.
- Bolnick DL, Yang LH, Fordyce JA, Davis JM & Svänback R. 2002. Measuring individual-level resource specialization. *Ecology*, 83: 2936-2941.
- Bordignon MO & França AO. 2004. Variações na coloração da pelagem do morcego-pescador *Noctilio leporinus* (L., 1758) (Mammalia, Chiroptera). *Revista Brasileira de Zoociências*, 6(2): 181-189.
- Bornholdt R, Oliveira LR & Fabián ME. 2008. Size and shape variability in the skull of *Myotis nigricans* (Schinz, 1821) (Chiroptera: Vespertilionidae) from two geographic areas in Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68(03): 623-631.
- Bortolotti GR, Negro JJ, Tella JL, Marchant TA & Bird DM. 1996. Sexual dichromatism in birds independent of diet, parasites and androgens. *Proceedings: Biological Sciences*, 263: 1171-1176.
- Brooke AP. 1994. Social Organization and Foraging Behaviour of the Fishing Bat, *Noctilio leporinus* (Chiroptera:Noctilionidae). *Ethology*, 103(5): 421-436.

- Bush GR. 1994. Sympatric speciation in animals: new wine in old bottles. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(8): 285-288.
- Bryan JE & Lark PA. 1972. Food Specialization by individual trout. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 29(11): 1615-1624.
- Davis WB. 1976. Geographic Variation in the Lesser *Noctilio*, *Noctilio albiventris* (Chiroptera). *Journal of Mammalogy*, 57(4): 687-707.
- Elarabany NF. 2015. Sex-Related variation in metabolic profile of two wagtail species. *Journal of experimental Zoology*, 323: 202-209.
- Estes JA, Riedman ML, Staedler MM, Tinker MT & Lyon BE. 2003. Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, 72: 144-155.
- Fleming IA. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: Ecology and evolution. *Reviews in fish biology and fisheries*, 6(4): 379-416.
- Fretwell SD. 1972. *Populations in a seasonal environments*. Princeton University Press, Princeton, 224 pp.
- Fry B, Joern A & Parker PL. 1978. Grasshopper food web analysis: use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecology*, 59(3): 498-506.
- Galeotti P, Rubolini D, Dunn PO & Fasola M. 2003. Colour polymorphism in birds: Causes and functions. *Journal of Evolutionary Biology*, 16(4): 635-646.

- Gonçalves F, Munin R, Costa P & Fischer E. 2007. Feeding habits of *Noctilio albiventris* (Noctilionidae) bats in the Pantanal, Brazil. *Acta Chiropterologica*, 9: 535–546.
- Grinevitch L, Holroyd SL & Barclay RMR. 1995. Sex differences in the use of daily torpor and foraging time by big brown bats (*Eptesicus fuscus*) during the reproductive season. *Journal of Zoology*, 235(2): 301-309.
- Harris LN, Chavarie L, Bajno R, Howland KL, Wiley SH, Tonn WM & Taylor EB. 2015. Evolution and origin of sympatric shallow-water morphotypes of Lake Trout, *Salvelinus namaycush*, in Canada's Great Bear Lake. *Heredity*, 114(1): 94-106.
- Harris MB, Tomas W, Mourão G, Da Silva CJ, Guimarães E, Sonoda F & Fachim E. 2005. Safeguarding the Pantanal wetlands: threats and conservation initiatives. *Conservation Biology*, 19: 714-720.
- Hendrik AV, Temeles EJ. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, 4(5): 136-138.
- Herrel A, McBrayer LD & Larson PM. 2007. Functional basis for intersexual differences in bite force in the lizard *Anolis carolinensis*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 91: 111–119.
- Hoezel AR, Dorsey EM & Stern J. 1989. The foraging specializations of individual minke whales. *Animal Behaviour*, 38: 786-794.
- Hood CS & Pitocchelli J. 1983. *Noctilio albiventris*. *Mammalian Species* 197: 1-5.
- Hutchinson GE. 1957. Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quantitative Biology*, 22: 415-427.

- Klingenberg CP. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11(2): 353–357.
- Mahalanobis PC. 1936. On the generalized distance in statistics. *Proceedings of the National Institute of Sciences of India*, 2:49–55.
- Mackay RJ & Kalff J. 1969. Seasonal variation in standing crop and species diversity of insect communities in a small Quebec stream. *Ecology*, 50: 101-109.
- Masello JF, Wikelski M, Voigt CC & Quillfeldt P. 2013. Distribution patterns predict individual specialization in the diet of Dolphin Gulls. *PLOS ONE*, 8(7): e67714.
- Meik JM, Setser K, Mociño-Deloyola E & Lawing AM. 2012. Sexual differences in head form and diet in a population of Mexican lance-headed rattlesnakes, *Crotalus polystictus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106: 633–640.
- Monteiro RL & Reis SF. 1999. *Princípios de morfometria geométrica*. Editora Holos, Ribeirão Preto, 188 pp.
- Nussey DH, Kruuk LEB, Morris A, Clements MN, Pemberton JM & Clutton-Brock TH. 2009. Inter- and intrasexual variation in aging patterns across reproductive traits in a wild red deer population. *The American Naturalist*, 174(3): 342-357.
- Oliveira MD & Calheiros DF. 2000. Flood pulse influence on phytoplankton communities of the south Pantanal floodplain, Brazil. *Hydrobiologia*, 427: 101–112.
- Panzica P, Viglietti-Panzica C, Sanchez F, Santes P, Balthazart J. 1991. Effects of testosterone on a selected neuronal population within the preoptic sexually dimorphic nucleus of the Japanese quail. *The Journal of Comparative Neurology*, 303(3): 443-456.

- Pianka ER. 1973. The Structure of Lizard Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D & Bandeira MPS. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian Cerrado. *Austral Ecology*, 27:132–136.
- Price T. 1987. Diet Variation in a Population of Darwin's Finches. *Ecology*, 68(4): 1015-1028.
- Pydipati R, Burks TF & Lee WS. 2006. Identification of citrus disease using color texture features and discriminant analysis. *Computers and electronics in agriculture*, 52: 49-59.
- Quinn TP & Foote CJ. 1994. The effects of body-size and sexual dimorphism on the reproductive-behavior of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Animal Behaviour*, 48(4): 751-761.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Rabellato L & Cunha CN. 2005. Efeito do “fluxo sazonal mínimo da inundação” sobre a composição e estrutura de um campo inundável no Pantanal de Poconé, MT, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 19: 789-799.
- Ralls K. 1976. Mammals in which females are larger than males. *The Quarterly Review of Biology*, 51(2): 245-276.
- Rakotoarivelo AA, Ranaivoson R, Ramilijaona OR, Kofoky AF, Racey PA & Jenkins RKB. 2007. Seasonal food habits of five sympatric forest microchiropterans in western Madagascar. *Journal of Mammalogy*, 88: 959-966.

- Rausher MD & Papaj DR. 1983. Host plant selection by *Battus philenor* butterflies: Evidence for individual differences in foraging behaviour. *Animal Behaviour*, 31: 341-47.
- Reis NR, Veuatatto PMM & Bordignon MO. 2007. Família Noctilionidae. In: Morcegos do Brasil (Eds. NR Reis, AL Peracchi, WA Pedro & IP Lima), pp. 133-136. Londrina.
- Rohlf FJ. 2008. TpsDig: Thin plate spline, Version 2. Stony Brook, NY: State University of New York at Stony Brook.
- Roughgarden J. 1972. Evolution of niche width. *American Naturalist*, 106: 683-718.
- Roughgarden J. 1979. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. Macmillan.
- Ryan PD, Harper DAT & Walley JS. 1995. *PALSTAT, statistics for paleontologists*. London: Chapman & Hall.
- Savage RM. 1952. Ecological, physiological and anatomical observations on some species of anuran tadpoles. *Journal of Zoology*, 122(2): 467–514.
- Schoener TW. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49: 704-726.
- Schoener, TW. 1971. Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2: 369-404.
- Shine R. 1988. The Evolution of Large Body Size in Females: A Critique of Darwin's "Fecundity Advantage" Model. *The American Naturalist*, 131: 124-131.

- Shine R. 1991. Intersexual dietary divergence and the evolution of sexual dimorphism in snakes. *The American Naturalist*, 138: 103-122.
- Smith TB & Skúlason S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 111-133.
- Snowberg LK, Hendrix KM & Bolnick DI. 2015. Covarying variances: more morphologically variable populations also exhibit more diet variation. *Oecologia*, DOI 10.1007/s00442-014-3200-7.
- Stephens DW & Krebs JR. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press.
- Svanbäck R & Eklöv P. 2002. Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. *Oecologia*, 131: 61-70.
- Svanbäck & Bolnick DI. 2005. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research*, 7: 993-1012.
- Svanbäck & Bolnick DI. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceedings of the Royal Society*, 274: 839-844.
- Tabashnik BE, Whelock H, Rainbolt JD & Watt WB. 1981. Individual variation in oviposition preference in the butterfly, *Colias eurytheme*. *Oecologia*, 50: 225-230.
- Thiemann GW, Iverson SJ, Stirling I & Obbard ME. 2011. Individual patterns of prey selection and dietary specialization in an Arctic marine carnivore. *Oikos*, 120: 1469–1478.

- Thornhill R. 1976. Sexual selection and paternal investment in insects. *The American Naturalist*, 110(971): 153-163.
- Vandermeer JH. 1972. The niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3: 107-132.
- Van Valen L. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*, 99: 377–389.
- Zaccarelli N, Mancinelli G & Bolnick DI. 2013. RInSp: an R package for the analysis of individual specialisation in resource use. *Methods in Ecology and Evolution*, doi: 10.1111/2041-210X.1207.
- Zelditch ML, Swiderski D, Sheets DH & Fink W. 2004. Geometric morphometrics for biologists: A primer. Academic Press, Elsevier, 443pp.
- Washburn SL. 1947. The relation of the temporal muscle to the form of the skull. *The Anatomical Record*, 99: 239-248.
- Webster MM, Atton N, Hart PJB & Ward AJW. 2011. Habitat-specific morphological variation among threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) within a drainage basin. *PLOS ONE*, 6(6): e21060.
- Werner EE & Gilliam JF. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured population. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 393-425.
- Whitaker JO, Gary JR, Mccracken F & Siemers BM. 2009. Food habits analysis of insectivorous bats. In: *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (Eds. Th Kunz & S Parsons), pp. 171-189. Smithsonian Institution Press.

Wiklund C, Nylin S & Forsberg J. 1991. Sex-related variation in growth rate as a result of selection for large size and protandry in a bivoltine butterfly, *Pieris napi*. *Oikos*, 60(2): 241-250.

Wolda H. 1988. Insect Seasonality: Why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 1-18.

Wolda H & Flowers RW. 1985. Seasonality and diversity of Mayfly adults (Ephemeroptera) in a "Nonseasonal" tropical environment. *Biotropica*, 17: 330-335.