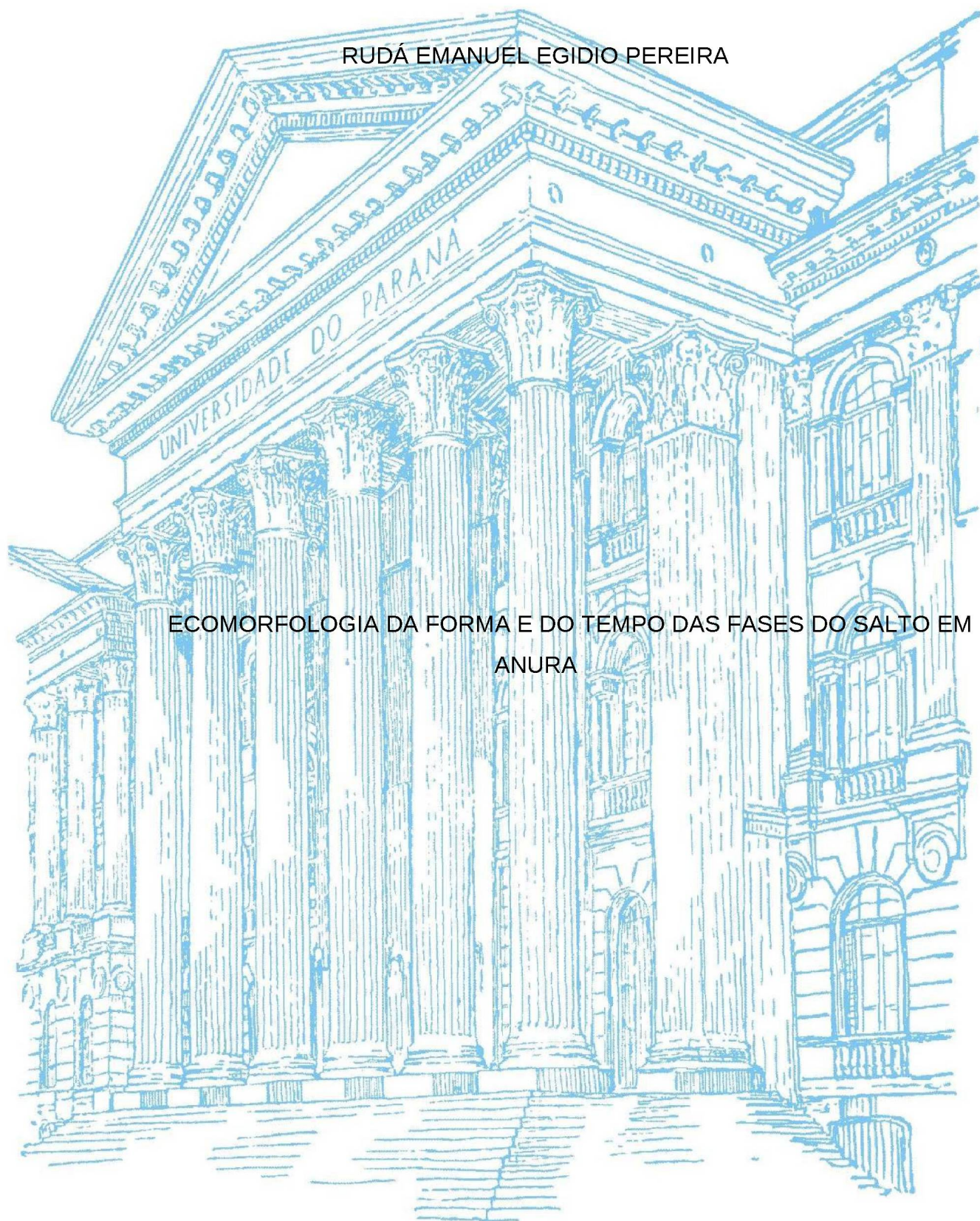


UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

RUDÁ EMANUEL EGIDIO PEREIRA



ECOMORFOLOGIA DA FORMA E DO TEMPO DAS FASES DO SALTO EM ANURA

CURITIBA

2017

RUDÁ EMANUEL EGIDIO PEREIRA

**ECOMORFOLOGIA DA FORMA E DO TEMPO DAS FASES DO SALTO EM
ANURA**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Conservação, no Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Mauricio Osvaldo Moura

CURITIBA

2017

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas
(Giana Mara Seniski Silva – CRB/9 1406)

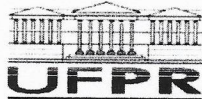
Pereira, Rudá Emanuel Egídio
Ecomorfologia da forma e do tempo das fases do salto em anura. /
Rudá Emanuel Egídio Pereira. – Curitiba, 2017.
50 p.: il.

Orientador: Mauricio Osvaldo Moura

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação.

1. Anfíbios 2. Anuros - Locomoção 3. Morfologia (Animais) 4.
Locomoção animal I. Título II. Moura, Mauricio Osvaldo, 1969- III.
Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa
de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (22. ed.) 567.8

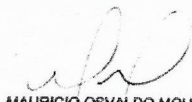


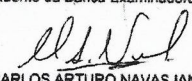
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
Setor CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
Programa de Pós-Graduação ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

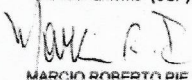
TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da Dissertação de Mestrado de RUDÁ EMANUEL EGÍDIO PEREIRA intitulada: Ecomorfologia da forma e do tempo das fases do salto em Anura., após terem inquirido o aluno e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO.

Curitiba, 28 de Março de 2017.


MAURICIO OSVALDO MOURA
Presidente da Banca Examinadora (UFPR)


CARLOS ARTURO NAVAS IANNINI
Avaliador Externo (USP)


MARCIO ROBERTO PIE
Avaliador Interno (UFPR)



AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Mauricio Moura, o Free, pela orientação, pelo carinho, por ser um salvador da pátria em situações acadêmicas e de campo.

A todo mundo que me ajudou nas coletas, Peterson, Lucas, Elivane, Anamaria, Luiz, Caio, Luana, Michelle, Elvira, vocês foram essenciais.

À minha mãe, por ter me criado, me amado e por ter incentivado em mim a curiosidade e o interesse pela investigação.

Ao Túlio, por todo o suporte que sempre deu ao longo da minha vida.

Ao meu pai, por ter me apresentado à Floresta.

Ao Israel, por ser um amigo de nobreza incomparável, além de ter sido o generoso doador de um equipamento fundamental para o trabalho.

Ao pessoal do MouraLab, ao Tritão e ao Peterson pelas contribuições ao texto, à Luana por ter confortado os anuros durante a estadia deles pelo lab, ao Lucas por ter trazido bichos lá de Goiás, à Michelle, pelas parcerias de campo, a todo esse pessoal de volta e mais ao Renattho, Júlia, Sá e todos os habitantes, pelas conversas, churrascos e risadas.

À Elivane, pelas ajudas em várias coletas, e também por fazer uma lentilha com calabresa fenomenal.

Ao Hudson Garcia, pelas fotos excepcionais que ilustram uma das figuras deste trabalho.

Ao pessoal das turmas das “Pósis” pelas confraternizações tão necessárias para revigorar as energias.

Ao Toni e ao Xicaun, amigos de tão longa data, por que três pontos formam um plano e isso é inabalável.

Aos professores do PPGECO, André Guaraldo, André Padial, Zão, Isabela, James, por tudo o que me ensinaram.

Ao Dr. Carlos Navas e ao Dr. Márcio Pie por aceitarem compor a banca.

À CAPES, pela bolsa concedida.

"Science is just imagination in a straitjacket."

Richard Feynman

RESUMO

Ecomorfologia é o estudo da influência mútua entre morfologia e ecologia, com o tamanho do corpo sendo uma característica fundamental. Em Anura, existem duas morfologias de salto descritas: os grupos mais apicais saltam através de uma rápida extensão dos membros posteriores durante a fase de propulsão seguida por uma rotação dos membros anteriores e flexão dos membros posteriores durante o vôo para pousar sobre os membros anteriores. Por outro lado, os indivíduos do grupo basal, Leiopelmatidae, apresentam um modo de salto no qual pousam sobre o ventre, com os membros posteriores estendidos, e somente após a fase de pouso é feita uma preparação para um novo salto. Este trabalho tem como objetivo descrever o comportamento de salto em vários gêneros de anuros e testar a existência e descrever a intensidade dos efeitos da morfologia, ecologia e filogenia sobre a mecânica de salto. Espera-se que os animais menores saltem de forma semelhante a Leiopelmatidae, devido ao escape da pressão seletiva relacionada ao impacto do pouso. Para coletar e analisar os dados, diferentes espécies, com vários tamanhos de corpo e ecologias, foram filmadas em câmeras de alta velocidade durante o salto. Dos 23 gêneros testados, 20 apresentaram o início da recuperação no vôo médio. Em geral, existem três padrões de salto. No primeiro padrão, a recuperação ocorre no meio do vôo e o indivíduo está rapidamente pronto para um novo salto após o pouso. O segundo padrão de pouso ocorre com os membros posteriores estendidos. No terceiro padrão de pouso os membros posteriores são ligeiramente flexionados, enquanto as coxas sofreram ligeira adução e os membros anteriores também se espalharam. A duração das fases de Launch, Flight e Landing foram explicadas por dois dos 34 modelos testados. A variável Recovery Delay não mostrou sinal filogenético ($K = 0,68$, $p = 0,5$). Os modelos GLMM candidatos para a explicação de Midflight Recovery (versão binária do Recovery Delay) foram todos semelhantes. Em geral, as espécies terrestres fossoriais, semi-aquáticas e arbóreas de copa baixa e alta têm pouca variação de atraso de recuperação, ou seja, a resposta qualitativa varia pouco de acordo com o tamanho do corpo. Por outro lado, espécies terrestres não-fossoriais e espécies arbóreas de copas abertas variam o Recovery Delay de acordo com o tamanho do corpo. Se a variação de Recovery Delay não segue a filogenia, então pela teoria da evolução tem que ser adaptação. Se é uma adaptação, é uma adaptação ao ambiente, uma faceta física ou uma interação biológica. Uma vez que o habitat não é a explicação comum para a variação, mas sim o tamanho do corpo, pode-se argumentar que os ambientes são diferentes quando experimentados por indivíduos de diferentes tamanhos. Em outras palavras, duas espécies de diferentes tamanhos localizados no mesmo habitat "potencial" estariam em diferentes habitats "realizados", devido aos efeitos do tamanho na resposta às condições físicas e às interações biológicas.

Palavras-chave: Tamanho do corpo. *Brachycephalus*. Leiopelmatidae. Aterrissagem.

ABSTRACT

Ecomorphology is the study of the mutual influence between morphology and ecology, with body size as a key feature. There are two described jumping morphologies: the most derived groups jump through a rapid extension of the hind limbs during a propulsion phase followed by a rotation of the forelimbs and flexion of the hind limbs during the flight to land on the forelimbs. On the other hand, individuals of the basal group, Leiopelmatidae, have a jump mode where they land on the belly, with the anterior limbs extended, preparing for a new jump only after the landing phase. This work aims to describe the jump behavior in several genera of anurans and to test the existence and to describe the intensity of effects of morphology, ecology and phylogeny on the jumping mechanics. The smaller animals are expected to leap in a manner similar to Leiopelmatidae, due to relaxed selective pressure related to the impact of the landing. To collect and analyze the data, different species, with various body sizes and ecologies, were filmed on high-speed cameras during the jump. Of the 23 genera tested, 20 presented the recovery onset in midflight. In general, there are three jump patterns. In the first pattern, recovery occurs in mid-flight and the subject is quickly ready for a new jump after landing. The second landing pattern occurs with the hind limbs extended. The third hind limb pattern was slightly flexed while the thighs underwent slight adduction and the hind limbs also spread. Two models out of 34 tested explained the duration of the Launch, Flight and Landing phases. The variable recovery delay showed no phylogenetic signal ($K = 0.68$, $p = 0.5$). The GLMM candidate models for midflight recovery (binary version of recovery delay) were all similar. In general, fossorial terrestrial species, semi-aquatic and low and high canopy arboreals have little variation of recovery delay, that is, a qualitative response varies little according to the size of the body. On the other hand non-fossorial terrestrial species and open canopy arboreal species vary the recovery delay according to body size. If it is not phylogenetic (it has no phylogenetic signal) then by the theory of evolution it has to be adaptation. If it is an adaptation, it is an adaptation to the environment, a physical facet or a biological interaction. Since environment is not the common explanation for variation, but rather SVL, it can be argued that environments are different when experienced by individuals of different sizes. In other words, two species of different sizes located in the same "potential" habitat would be in different "realized" habitats, due to the effects of size on response to physical conditions and biological interactions.

Key-words: Body Size. *Brachycephalus*. Leiopelmatidae. Landing.

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Esquema representando a arena de filmagens..... | 22 |
| Figura 2. Fases do salto..... | 24 |
| Figura 3. Exemplos de aterrissagens..... | 26 |
| Figura 4. Formas de salto..... | 29 |
| Figura 5. Efeito do tipo de contato com o solo na duração das fases do salto..... | 32 |
| Figura 6. Distribuição filogenética e reconstrução da variável recovery delay..... | 34 |
| Figura 7. Duração média de cada fase do salto para cada gênero analisado..... | 35 |
| Figura 8. Recovery Delay em relação ao comprimento rostro-cloacal..... | 36 |
| Figura 9. Probabilidade do início do recolhimento ocorrer durante a fase de voo em relação ao comprimento rostro-cloacal..... | 37 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|--|----|
| Tabela 1. Médias \pm desvio padrão das variáveis mensuradas..... | 27 |
| Tabela 2. Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) testando o efeito das variáveis contato, cycle, alcance e tamanho do corpo (CRC) no tempo de duração das fases..... | 30 |
| Tabela 3. Resultados da Análise de deviance..... | 31 |
| Tabela 4. Modelos Lineares Mistos (LMMs) testando o efeito das variáveis hábitat, tamanho do corpo (CRC) e a interação entre elas no Midflight Recovery..... | 33 |

SUMÁRIO

| | |
|--|-----------|
| INTRODUÇÃO GERAL..... | 10 |
| OBJETIVOS..... | 14 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 15 |
| ARTIGO: "Duração das fases do salto e modo de aterrissagem em 23 gêneros de anuros neotropicais"..... | 18 |
| INTRODUÇÃO..... | 19 |
| MATERIAL E MÉTODOS..... | 21 |
| RESULTADOS..... | 26 |
| DISCUSSÃO..... | 38 |
| CONCLUSÃO..... | 40 |
| AGRADECIMENTOS..... | 41 |
| REFERÊNCIAS..... | 42 |
| CONCLUSÃO GERAL..... | 45 |
| REFERÊNCIAS..... | 48 |

INTRODUÇÃO GERAL

O ambiente em que vive um organismo exerce pressões seletivas diversas. Essas pressões resultam a longo prazo em modificações, inclusive morfológicas, nas populações. Algumas variações morfológicas produzem efeitos nas funções realizadas pelas estruturas (GOMES; MONTEIRO, 2008; GOODMAN et al., 2009; HERNÁNDEZ et al., 2011; MARQUES; NOMURA, 2015). Isso faz com que a interação dos organismos com o ambiente, que se dá pelas funções exercidas pelas estruturas morfológicas, seja conseqüentemente alterada. Nesse contexto, a ecomorfologia é o estudo das relações entre o papel ecológico de um indivíduo e suas adaptações morfológicas (RICKLEFS, 1990).

Certas relações na biologia, contudo, são triviais, como no caso de organismos aquáticos que possuem nadadeiras e organismos voadores que possuem asas. A ecomorfologia trata das relações mais sutis entre morfologia, ecologia e comportamento, como as classes ecomorfológicas dos lagartos do gênero *Anolis* (LOSOS, 1990) ou os peixes da família Labridae, com diferentes musculaturas bucais e dietas (WAINWRIGHT, 1991). Os Labridae, por exemplo, mostram mais correlação entre a forma das estruturas relacionadas com a dieta e o comportamento de alimentação. Essas correlações permitem a observação de relações óbvias, como um aumento da mandíbula relacionado a um maior tamanho de presa, mas também à tendências menos óbvias, como por exemplo de que não existe uma relação direta entre o tamanho da presa e o tamanho de corpo do predador (WAINWRIGHT, 1996).

A morfologia funcional é um passo na compreensão da ecomorfologia. Através de análises das estruturas morfológicas dos organismos é possível estabelecer conseqüências biomecânicas nas suas performances. A partir dessas conseqüências podemos estabelecer previsões sobre o comportamento dos organismos, no contexto ecológico pertinente. A completude de um estudo ecomorfológico se daria então em um próximo passo, em que as previsões feitas no estudo de morfologia funcional seriam testadas em campo.

O tamanho do corpo, uma das características mais influentes na morfologia de um organismo (LABARBERA, 1989), é conseqüentemente um fator subjacente para a relação entre outras estruturas morfológicas e comportamentos, o que por sua vez leva à relação entre esses comportamentos e características ecológicas (PYRON; BURBRINK, 2009). A forma mais simples de se pensar na relação entre tamanho do corpo e estruturas morfológicas é a isometria. Quando duas formas estão em isometria, suas partes se relacionam de acordo com uma mesma constante de proporcionalidade, corrigida para a dimensão (SCHMIDT-NIELSEN, 1984). Na natureza, no entanto, o mais comum de se observar são relações alométricas (SCHMIDT-NIELSEN, 1984; WEST et al., 1997), que são interpretadas como o crescimento desproporcional de estruturas em relação ao tamanho do corpo. Ou seja, a taxa de crescimento de uma dada estrutura é maior ou menor do que a taxa de crescimento do tamanho do corpo. Leva-se em consideração a dimensão das medidas, então uma medida de área é comparada com o quadrado de uma medida linear, por exemplo. Estas taxas descompassadas também geram conseqüências para a fisiologia e o comportamento (DAMUTH, 2001). Por exemplo, o trato intestinal de mamíferos herbívoros, em que a relação entre metabolismo e volume do trato intestinal é diferente da esperada por isometria (DEMMENT; SOEST, 1985; DAMUTH, 2001).

Nem toda a influência do tamanho do corpo se dá através de alometria. O tamanho do corpo é uma característica que muitas vezes atua como um eixo central, direcionando e limitando as variações ecomorfológicas conforme o tamanho das espécies aumenta ou diminui (PYRON; BURBRINK, 2009). Dentre os processos de variação do tamanho do corpo em diferentes níveis organizacionais, um dos mais notáveis é a miniaturização, que consiste na seleção para um tamanho de corpo extremamente reduzido, dentro de uma linhagem (em relação a um ancestral de tamanho de corpo maior). Além disso, são levados em conta os efeitos dessa redução corporal em outras características do organismo, como por exemplo na perda de dígitos em *Brachycephalus* (YEH, 2002). Pode-se argumentar que a miniaturização começa quando a redução do tamanho do corpo exige outras adaptações devido a essa redução (HANKEN; WAKE, 1993).

A evolução do salto vinha sendo considerada como bastante basal em anura porque, o anuro mais basal conhecido, o extinto *Prosalirus bitis* (SHUBIN; JENKINS, 1995, Prosaliridae), já tinha as características comumente consideradas como adaptações ao salto, diminuição do número de vértebras pré-sacrais, alongamento dos membros posteriores, ílio alongado e uma cauda curta formada por vértebras fusionadas, chamada urostilo (REILLY; JORGENSEN, 2011). No entanto, existem evidências de que as características morfológicas que *P. bitis* compartilha com os anuros modernos são anteriores ao surgimento de um salto potente (JENKINS; SHUBIN, 1998). Assim, a relação que essas características têm com o salto implicariam em um processo de exadaptação (GOULD; VRBA, 1982). É importante destacar que parte dessas estruturas já estavam presentes em Salientia mais basais, como *Triadobatrachus masinoti* e *Czatkobatrachus* sp. (HERREL et al., 2016).

Existem duas hipóteses para a origem do salto em anura. Uma delas considera que o salto teria surgido em um contexto ripário, como modo de fuga da terra para a água (GANS; PARSONS, 1966; ESSNER et al., 2010). A outra hipótese é a da origem aquática, que diz que o salto seria uma exadaptação do comportamento de natação (LIRES et al., 2016). Ambas as hipóteses podem ser sustentadas pelas evidências morfológicas presentes em anuros basais. A primeira hipótese é sustentada quando a interpretação das características morfológicas de *P. bitis* é de que elas indicam um saltador eficiente. Já a hipótese aquática é sustentada quando consideramos as características morfológicas de *T. massinoti* como originalmente utilizadas em outros movimentos, tais como os de natação, e posteriormente exadaptadas para o salto.

O salto pode ser dividido em quatro fases (Figura 2): propulsão (Launch), voo (Flight), recuperação (Recovery) e aterrissagem (Landing). Na fase de propulsão (Fig 2.1) os membros posteriores são esticados de maneira a produzir o impulso necessário (também há contribuição dos membros anteriores); na fase de voo (Fig 2.2) o animal está em pleno ar; na fase de recuperação (Fig 2.3) os membros posteriores são recolhidos em preparação para a aterrissagem e para um novo salto; e na fase de aterrissagem (Fig 2.4)

os membros anteriores são rotacionados, de maneira a propiciar o contato inicial com o solo através das mãos. Em uma família basal de anuros, Leiopelmatidae (sensu FROST 2006, incluindo o gênero *Ascaphus*), a fase de recolhimento ocorre somente após o contato com o solo. Já na fase de aterrissagem há um grau variado de rotações dos membros anteriores de acordo com a espécie, nunca, porém, chegando a uma rotação suficiente para absorver todo ou a maior parte do impacto. Em sua origem evolutiva, assim como na atual família Leiopelmatidae, o salto possivelmente consistia apenas da fase de propulsão, sem um componente de preparação para aterrissagem, como ocorre nas famílias mais derivadas (p. ex. Bombinatoridae e Ranidae). Isso ocorreu provavelmente devido ao impacto da água ser menor do que o do solo (ESSNER et al., 2010) ou à origem da fase de propulsão ter se dado como forma de natação em ambiente aquático (SOLIZ et al., 2017) fazendo com que ambas as origens aquática e ripária sejam condizentes com a falta de amortecimento da aterrissagem observada em algumas espécies.

Considerando a importância do tamanho do corpo na ecomorfologia dos organismos (e em especial a miniaturização), o gênero *Brachycephalus* é um candidato a apresentar um comportamento de salto distinto daquele caracterizado como o padrão (com Leiopelmatidae sendo atualmente a única exceção). Brachycephalidae é uma família de anuros definida exclusivamente por caracteres moleculares (HEDGES et al., 2008). A família é formada por dois gêneros, *Brachycephalus* e *Ischnocnema*, totalizando 64 espécies ("AmphibiaWeb"). Uma das características mais marcantes do grupo é a intensa miniaturização, com o comprimento rostro-cloacal (CRC) médio de cada espécie variando entre 10 mm e 50 mm (HEDGES et al., 2008), com registro de perda de dígitos nas mãos e nós pés e de hiperossificação do crânio como resultado da miniaturização (YEH, 2002; CLEMENTE-CARVALHO et al., 2009). Além disso, muitas espécies são endêmicas de topos de montanhas. Existem registros de espécies distintas ocorrendo em montanhas adjacentes, que possivelmente nunca entram em contato uma com a outra (HEDGES et al., 2008; PIE et al., 2013). Em relação ao micro-habitat, exploram o folhiço. Isso é, em parte, condizente como a hipótese de que os anuros miniaturizados formariam uma guilda ecológica de exploradores do folhiço. Embora essa hipótese tenha sido formulada com base em anuros de regiões

baixas e úmidas de uma floresta tropical (RITTMEYER et al., 2012) certas características de Brachycephalidae, como o desenvolvimento direto e o consumo de ácaros e copépodes (ALMEIDA-SANTOS et al., 2011), sugerem que o folhiço possa ter o mesmo papel, mesmo em topos de montanhas.

Existem estudos anteriores que consideraram a duração das fases do salto (NAUWELAERTS; AERTS, 2006; ESSNER et al., 2010). Porém, esses trabalhos contaram com amostragens reduzidas de espécies. Dada essa limitação de abordagem dos trabalhos anteriores, este estudo tem por objetivo ampliar o número de gêneros analisados. Um dos gêneros sendo *Brachycephalus*, pois as características apresentadas anteriormente, em particular a miniaturização, sugerem um comportamento peculiar de salto.

Objetivos

Tendo em vista a necessidade de uma amostragem mais ampla para determinar a forma da evolução do salto em Anura, esse trabalho tem como objetivos:

1) Descrever o comportamento de salto em vários gêneros de anuros, considerando a duração das fases do salto e o modo de aterrissagem.

2) Testar a existência e descrever a intensidade de efeitos da morfologia, ecologia e filogenia sobre a mecânica do salto.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA-SANTOS, M.; SIQUEIRA, C. C.; SLUYS, M. VAN; ROCHA, C. F. D. Ecology of the Brazilian Flea Frog *Brachycephalus didactylus* (Terrarana: Brachycephalidae). **Journal of Herpetology**, v. 45, n. 2, p. 251–255, 2011.

AmphibiaWeb. Disponível em: <amphibiaweb.org>. Acesso em: 19/3/2017.

CLEMENTE-CARVALHO, R. B. G.; ANTONIAZZI, M. M.; JARED, C.; et al. Hyperossification in miniaturized Toadlets of the genus *Brachycephalus* (Amphibia: Anura: Brachycephalidae): Microscopic structure and macroscopic patterns of variation. **Journal of Morphology**, v. 270, n. 11, p. 1285–1295, 2009.

DAMUTH, J. Scaling of growth: plants and animals are not so different. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, n. 5, p. 2113–2114, 2001.

DEMMENT, M. W.; SOEST, P. J. VAN. A Nutritional Explanation for Body-Size Patterns of Ruminant and Nonruminant Herbivores. **The American Naturalist**, v. 125, n. 5, p. 641, 1985.

ESSNER, R. L.; SUFFIAN, D. J.; BISHOP, P. J.; REILLY, S. M. Landing in basal frogs: Evidence of saltational patterns in the evolution of anuran locomotion. **Naturwissenschaften**, v. 97, n. 10, p. 935–939, 2010.

GANS, C.; PARSONS, T. On the origin of the jumping mechanism in frogs. **Evolution**, v. 20, n. 1, p. 92–99, 1966. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/10.2307/2406151>>.

GOMES, J. L.; MONTEIRO, L. R. Morphological divergence patterns among populations of *Poecilia vivipara* (Teleostei Poeciliidae): Test of an ecomorphological paradigm. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 93, n. 4, p. 799–812, 2008.

GOODMAN, B. A.; HUDSON, S. C.; ISAAC, J. L.; SCHWARZKOPF, L. The evolution of body shape in response to habitat: Is reproductive output reduced in flat lizards. **Evolution**, v. 63, n. 5, p. 1279–1291, 2009.

GOULD, S. J.; VRBA, E. S. Missing Term in the Science of Form. , v. 8, n. 1, p. 4–15, 1982.

HANKEN, J.; WAKE, D. B. Miniaturization of Body Size: Organismal Consequences and Evolutionary Significance. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, n. 1, p. 501–519, 1993.

HEDGES, S. B.; DUELLMAN, W. E.; HEINICKE, M. P. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. **Zootaxa**, v. 1737, p. 1–182, 2008.

HERNÁNDEZ, M. I. M.; MONTEIRO, L. R.; FAVILA, M. E. The role of body size and shape in understanding competitive interactions within a community of

Neotropical dung beetles. **Journal of insect science (Online)**, v. 11, p. 13, 2011.

HERREL, A.; MOUREAUX, C.; MICHEL, L.; et al. Frog origins: inferences based on ancestral reconstructions of locomotor performance and anatomy. **Fossil imprint**, v. 72, n. 1, p. 108–116, 2016.

JENKINS, F. A.; SHUBIN, N. H. *Prosalirus bitis* and the Anuran Caudopelvic Mechanism. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, n. 3, p. 495–510, 1998.

LABARBERA, M. Analyzing Body Size as a Factor in Ecology and Evolution. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 20, n. 1, p. 97–117, 1989.

LIRES, A. I.; SOTO, I. M.; GÓMEZ, R. O. Walk before you jump: new insights on early frog locomotion from the oldest known salientian. **Paleobiology**, v. 42, n. 4, p. 1–12, 2016. Disponível em: <http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0094837316000117>. .

LOSOS, J. B. Ecomorphology , Performance Capability , and Scaling of West Indian Anolis Lizards : An Evolutionary Analysis. **Ecological Monographs**, v. 60, n. 3, p. 369–388, 1990.

MARQUES, N. S.; NOMURA, F. Where to Live? How Morphology and Evolutionary History Predict Microhabitat Choice by Tropical Tadpoles. **Biotropica**, v. 0, n. 0, p. 1–9, 2015.

NAUWELAERTS, S.; AERTS, P. Take-off and landing forces in jumping frogs. **The Journal of experimental biology**, v. 209, n. Pt 1, p. 66–77, 2006.

PIE, M. R.; MEYER, A. L. S.; FIRKOWSKI, C. R.; RIBEIRO, L. F.; BORNSCHEIN, M. R. Understanding the mechanisms underlying the distribution of microendemic montane frogs (*Brachycephalus* spp., Terrarana: Brachycephalidae) in the Brazilian Atlantic Rainforest. **Ecological Modelling**, v. 250, p. 165–176, 2013. Elsevier B.V. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.10.019>>. .

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T. Body size as a primary determinant of ecomorphological diversification and the evolution of mimicry in the lampropeltine snakes (Serpentes: Colubridae). **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n. 10, p. 2057–2067, 2009.

REILLY, S. M.; JORGENSEN, M. E. The evolution of jumping in frogs: Morphological evidence for the basal anuran locomotor condition and the radiation of locomotor systems in crown group anurans. **Journal of Morphology**, v. 272, n. 2, p. 149–168, 2011.

RICKLEFS, R. E. **Ecology**. New York: W.H. Freeman and Company, 1990.

RITTMAYER, E. N.; ALLISON, A.; GRÜNDLER, M. C.; THOMPSON, D. K.; AUSTIN, C. C. Ecological guild evolution and the discovery of the world's smallest vertebrate. **PLoS ONE**, v. 7, n. 1, p. 1–11, 2012.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Scaling: Why is Animal Size So Important?** Cambridge University Press, 1984.

SOLIZ, M.; TULLI, M. J.; ABDALA, V. Osteological postcranial traits in hyloid anurans indicate a morphological continuum between swimming and jumping locomotor modes. **Journal of Morphology**, , n. December, p. 1–15, 2017. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1002/jmor.20651>>. .

WAINWRIGHT, P. C. Ecomorphology: Experimental functional anatomy for ecological problems. **Integrative and Comparative Biology**, v. 31, n. 4, p. 680–693, 1991.

WAINWRIGHT, P. C. Ecological Explanation through Functional Morphology: The Feeding Biology of Sunfishes. **Ecology**, v. 77, n. 5, p. 1336–1343, 1996.

WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology. **Science**, v. 276, n. 5309, p. 122–126, 1997. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.276.5309.122>>. .

YEH, J. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. **Evolution; international journal of organic evolution**, v. 56, n. 3, p. 628–641, 2002.

ARTIGO: Duração das fases do salto e modo de aterrissagem em 23 gêneros de anuros neotropicais

Introdução

Anura é o grupo mais diverso entre os anfíbios (mais de 4000 spp, Pyron e Burbrink, 2009, Herrel et al., 2016) e embora apresente uma grande diversidade de formas, relacionadas a ocupação dos mais diversos habitats, o salto é o modo de locomoção mais comum (Wells, 2007). Isso fica evidente na morfologia do grupo, porque as sinapomorfias morfológicas mais importantes são relacionadas ao comportamento de salto, como, por exemplo, a diminuição do número de vértebras pré-sacrais, alongamento dos membros posteriores, ílio alongado e uma cauda curta formada por vértebras fusionadas, chamada urostilo (Reilly and Jorgensen, 2011). É provável que um dos anuros mais antigos conhecidos, *Prosalirus bitis* (Shubin & Jenkins, 1995, Prosaliridae), já apresentasse a capacidade de realizar pequenos saltos, devido às suas características anatômicas, sugerindo a posição basal do comportamento de salto dentro de Anura (Shubin and Jenkins Jr., 1995).

Embora muitos estudos a respeito da performance do salto em Anura tenham sido realizados desde os trabalhos pioneiros de Zug (1978) e Emerson (1978 e 1979), a descrição qualitativa do salto era a mesma para todas as espécies: através de uma rápida extensão dos membros posteriores durante a fase de decolagem e rotacionando os membros anteriores para frente durante o voo para utilizá-los como amortecimento na aterrissagem (Essner et al., 2010). No entanto, uma espécie do clado existente mais basal, *Ascaphus montanus* (Mittleman and Myers, 1949) realiza aterrissagens sobre o ventre e realiza a flexão dos membros posteriores somente após o término da aterrissagem. Além disso, os membros anteriores permanecem estendidos em sentido cranio-caudal durante todo o voo (Essner, 2010, Reilly et al., 2015). Duas espécies do gênero irmão de *Ascaphus*, *Leiopelma hochstteteri* (Fitzinger 1861) e *Leiopelma pakeka* (Bell, Daugherty & Hay 1998), também foram analisadas e apresentaram um atraso na flexão dos membros posteriores, apesar de terem protraído os membros anteriores mais do que *Ascaphus*. No entanto, os Leiopelmatidae (*Ascaphus* e *Leiopelma*, sensu Frost et al., 2006) foram comparados a apenas outras duas espécies mais derivadas, *Bombina orientalis* (Boulenger, 1890) e *Lithobates pipiens* (Schreber, 1782) (Essner, 2010). Sendo assim, e considerando a grande diversidade de Anura, o

presente trabalho visa expandir a análise da forma do salto para mais grupos.

Uma das características mais influentes nas relações ecomorfológicas é o tamanho do corpo (LaBarbera, 1989; Hanken and Wake, 1993; Pyron and Burbrink, 2009) e uma das transformações de tamanho do corpo com maiores repercussões morfológicas, fisiológicas e ecológicas é a miniaturização (Hanken and Wake, 1993; Yeh, 2002; Pyron and Burbrink, 2009).

Considerando que uma das características de Leiopelmatidae é o tamanho corporal reduzido, incluir espécies miniaturizadas na análise parece promissor, pois um tamanho menor implica que as forças inerciais e gravitacionais envolvidas são exponencialmente menores, levando a um escape de uma possível pressão seletiva relacionada ao impacto. Isto geraria saltos sem recolhimento durante a fase de voo. *Brachycephalus* é um gênero neotropical de anuros miniaturizados que possuem tamanhos corporais médios tão pequenos quanto 10 mm (Hedges, Duellman and Heinicke, 2008). Este também é um gênero notável por apresentar microendemismo em diversas espécies, com populações ocupando apenas um ou alguns topos de montanhas (Pie et al., 2013). Devido a estas peculiaridades, *Brachycephalus* e a relação do tamanho corporal com a forma do salto é um outro foco do nosso trabalho. Outra fonte de grande variedade de formas e de comportamentos ao longo de toda a árvore da vida é a estrutura física do habitat em conjunto com as respostas dos organismos que são selecionadas para essas condições. Em anuros uma classificação de habitats que já apresentou poder explicativo em estudos de locomoção é a proposta por Gomes et al.(2009). Nessa classificação, os diferentes modos de locomoção dos anuros podem ser previstos pelo hábitat quando dividido em 6 categorias: terrestre fossorial, terrestre não fossorial, semi-aquático, arborícola arbustivo, arborícola de copa baixa e arborícola de copas altas. Assim, vamos incluir nas análises gêneros representantes de cada uma dessas classes.

De maneira geral, o nosso objetivo é estudar a forma do salto em Anura sob o viés da duração das fases e do modo de contato dos saltos.

Relacionaremos essas formas à morfologia (tamanho do corpo) e à ecologia (habitats), levando em consideração as relações evolutivas entre os táxons.

Material e Métodos

1-Coletas

Os animais foram coletados de setembro de 2015 a abril de 2016 e de setembro de 2016 a janeiro de 2017 em diversos locais (uma localidade em Goiás e 6 localidades no Paraná: 1) Reserva do Cachoeira – Antonina; 2) Reserva Natural do Salto Morato – Guaraqueçaba; 3) Parque Estadual da Serra da Baitaca - Quatro Barras; 4) Campina Grande do Sul; 5) Piraquara e 6) Vila Velha). As técnicas utilizadas foram a busca ativa e a busca auditiva (Heyer et al., 2014). Na busca ativa os indivíduos eram detectados visualmente enquanto os pesquisadores percorriam a área de coleta. E durante a busca auditiva os indivíduos eram detectados através da escuta de seus cantos e então rastreados. Em ambas as técnicas, ao serem avistados, a aproximação era feita e em seguida a captura manual.

1.1-Manutenção dos animais

Para o transporte, os indivíduos foram acondicionados em sacos plásticos com um pouco de água e/ou folhiço do local, atendendo as preferências de cada espécie. Posteriormente, foram acondicionados em caixas plásticas de 10L em laboratório, contendo os itens de preferência de cada espécie como substrato (terra e/ou pedras e/ou folhas e/ou galhos). Após as filmagens, os espécimes foram devolvidos à natureza no mesmo local onde foram coletados.

2-Filmagens

Para determinar os parâmetros dos saltos, os indivíduos foram filmados em uma arena, utilizando uma câmera canon sx50 capaz de realizar filmagens a 240 fps.

2.1-Arena

As filmagens ocorreram em uma arena montada no laboratório (Figura 1). Em uma das laterais da arena havia um espelho colocado a 45°, em cima de uma plataforma de isopor de 20cm X 80cm. Quando os *Brachycephalus* foram filmados, porém, o espelho foi colocado sobre uma plataforma plástica de 40cm X 30cm, pois as saliências e reentrâncias do isopor aparentemente

faziam com que esses indivíduos não conseguissem descolar do chão durante o salto. A uma distância de 20 cm ficava a parede de isopor, medindo 20cmX80cm. atrás da parede vinha o tripé da câmera. A câmera foi montada sobre o tripé, com a lente voltada para a plataforma de isopor (chão) de maneira a filmar simultaneamente o dorso e a lateral (refletida no espelho) dos animais (Fig 1). Os animais eram colocados por uma das aberturas da arena e recolhidos após o salto. Havia também uma régua para ser usada como escala posteriormente e uma lâmpada para iluminação. Os saltos foram filmados a 240 fps, em uma resolução de 512 pixels.

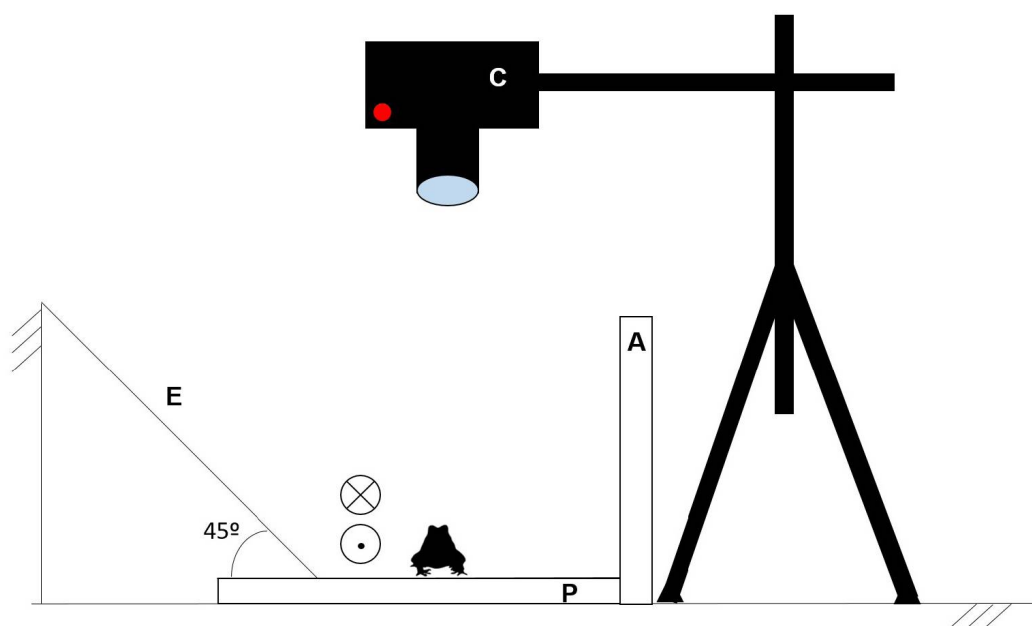


Figura 1. Esquema representando a arena de filmagens. A) anteparo; C) câmera; E) espelho; P) plataforma. A silhueta de anuro mostra onde os animais eram posicionados e os círculos mostram as direções possíveis do salto, ambas perpendiculares ao plano da figura.

2.2-Seleção das cenas

As cenas contendo saltos completos, ou seja, que mostrassem todo o movimento do animal, foram selecionadas. Em seguida, foram analisadas as distâncias percorridas em cada salto no programa Tracker (Brown, 2009). Os

cinco maiores saltos em distância (ou o máximo de saltos possível) de cada indivíduo foram selecionados para marcação dos tempos de duração de cada fase do salto e do modo de contato durante a fase de aterrissagem.

3-Cronometragem

Os vídeos foram abertos no programa Kinovea, para que fosse medido o tempo de duração de cada fase do salto. Primeiramente, cinco cronômetros eram colocados em tela, um para cada fase do salto (Launch, Flight, Recovery e Landing, Figura 2) e um para o salto total (Cycle). O vídeo era então reproduzido até o momento em que se iniciava a fase de Launch (primeiros movimentos em preparação para saltar), de Flight (a partir do momento em que os pés deixam o solo), de Recovery (quando inicia a flexão dos membros posteriores) ou de Landing (a partir do momento em que alguma parte do corpo do indivíduo faz contato com o solo, após o voo). Então era ativado o cronômetro correspondente (a reprodução era feita quadro a quadro manualmente). No momento de início da fase de aterrissagem era marcado o modo de contato com o chão (barriga, membros anteriores ou membros posteriores). Os dados eram salvos em uma planilha identificando indivíduo, espécie, gênero, massa, comprimento rostro-cloacal o número do salto e a parte do corpo utilizada para fazer contato na aterrissagem, o hábitat e uma variável binária representando se houve recolhimento durante o voo ou não (material suplementar).

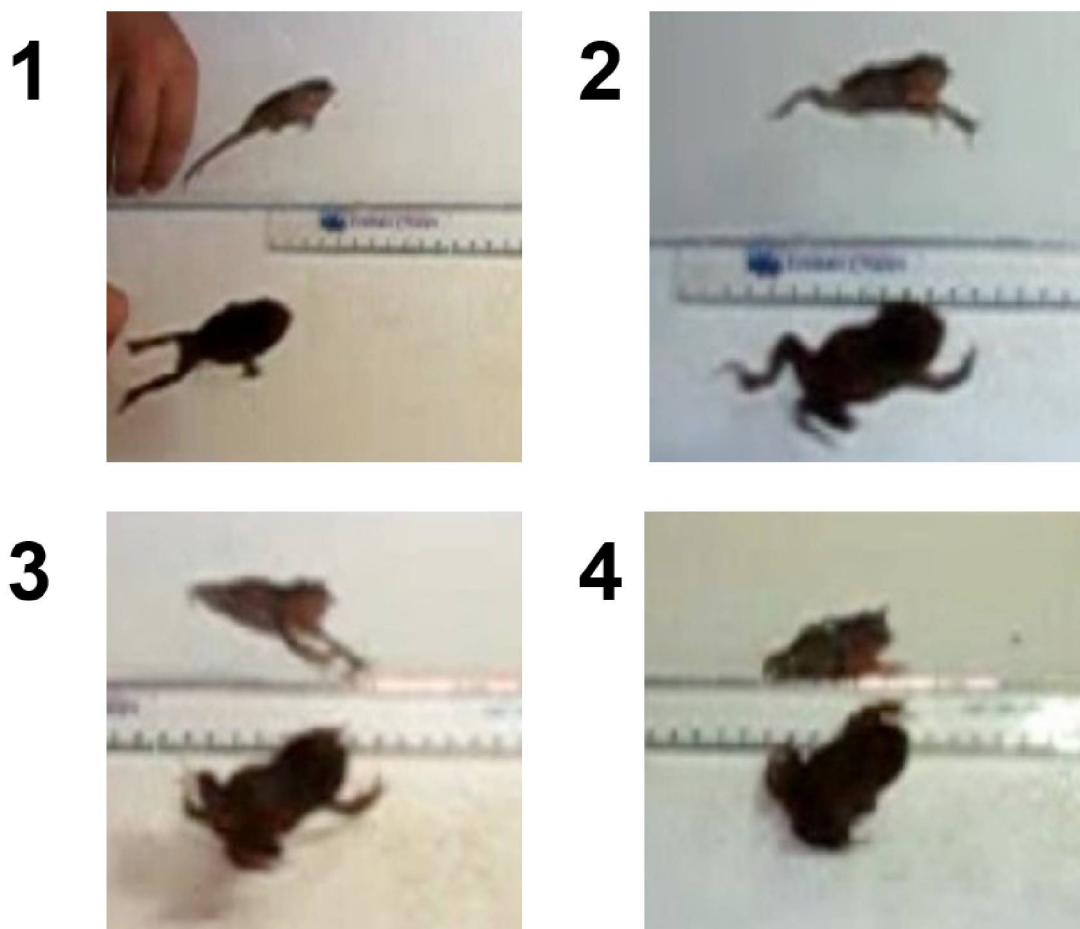


Figura 2. Fases do salto, exemplificadas pelo salto de um espécime de *Proceratophrys boiei*. 1) final do launching / início do flight 2) recovery durante o voo 3) início da aterrissagem 4) final do ciclo.

4-análise dos dados

4.1-sinal filogenético

Foi testado se havia sinal filogenético da variável Recovery Delay. Essa variável foi escolhida porque permite tratar de maneira contínua se o recolhimento aconteceu em pleno ar (valores negativos) ou somente após terminada a aterrissagem (valores nulos ou positivos). O Recovery Delay é criado subtraindo o tempo em que ocorre o início do recolhimento (Onset) do tempo em que ocorre o final da aterrissagem. Para obter o Onset foi subtraído o tempo de duração do recolhimento (Recovery) do tempo de duração do salto completo (Cycle). Para obter o tempo em que ocorre o final da aterrissagem somou-se os tempos de duração de Launch, Flight e Landing. A partir dos

dados de cada indivíduo por espécie foi feita a média do valor dessa variável para cada gênero. A filogenia de Pyron e Wiens (2013) foi podada utilizando a lista de espécies. Como as análises foram baseadas em gênero, foi escolhida arbitrariamente uma espécie representante de cada gênero (ver material suplementar). O sinal filogenético foi então calculado usando a função `phylosig`, disponível no pacote `phytools`. O método usado foi o K de Blomberg (Blomberg, Garland & Ives, 2003).

4.2-GLMM

Como não foi encontrado sinal filogenético (veja resultados), as diferenças no `recovery delay` entre os diferentes habitats e tamanhos de corpo foram analisadas sem levar em consideração a filogenia. Para isso, foi usado como proxy da variável `recovery delay` uma variável binária em que 0 representava saltos em que não houve recolhimento em pleno ar, enquanto 1 representava aqueles saltos em que houve o recolhimento em pleno ar (durante a fase de voo). Essa variável proxy permitiu a utilização de um modelo linear misto com distribuição binomial (função link = "logit"). Foi testado o efeito do CRC, tipo de habitat e à interação entre CRC e habitat no `midflight`. O gênero foi usado como fator aleatório nos modelos. O critério de informação de Akaike (Akaike, 1973, Johnson & Omland, 2004) foi comparado entre os modelos, calculando-se também a razão das evidências de cada modelo ser verdadeiro, com o pacote `AICcmodavg` (Mazerolle, 2013). Também foi realizado uma seleção de modelos lineares mistos para explicar as fases `Launch`, `Flight` e `Landing` do salto, de maneira conjunta. O gênero foi considerado como fator aleatório. As combinações das variáveis contato (se o indivíduo aterrissou sobre os membros anteriores, posteriores ou sobre a barriga), `Cycle`, alcance (alcance absoluto do salto, em milímetros), habitat e CRC e suas interações com significado biológico foram usadas como preditoras. Todas as variáveis de duração foram logaritimizadas antes da análise. O pacote utilizado para construir os modelos mistos foi o `lme4` (Bates et al., 2013).

Resultados

Dos 23 gêneros testados, 20 apresentaram a fase de recolhimento durante o voo (Tabela I). Os três gêneros que não apresentaram esse recolhimento durante o voo foram *Adenomera*, *Brachycephalus* e *Scythrophrys* (Figura 3). *Adenomera* apresentou o início do recolhimento durante a fase de aterrissagem (recovery delay = -19.6 ms). Já *Brachycephalus* e *Scythrophrys* iniciaram o recolhimento somente após a aterrissagem ter sido concluída (recovery delay = 67.06 e 23.08, respectivamente).

1



2

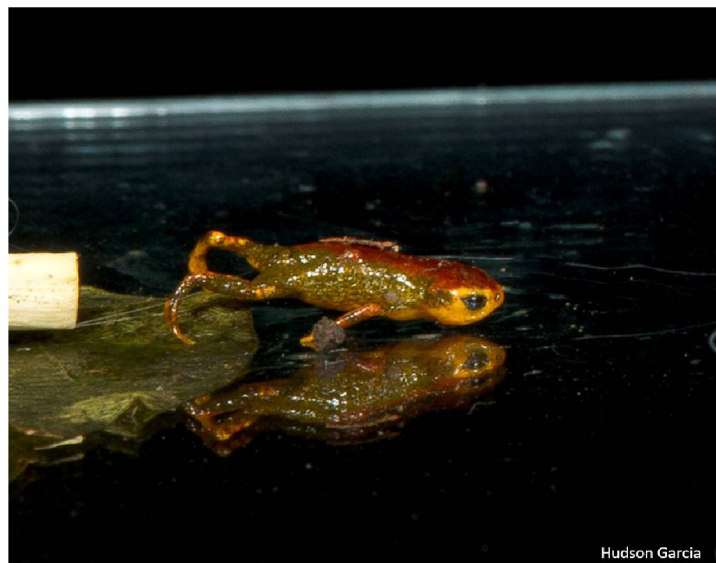


Figura 3. 1) Aterrissagem sobre os membros anteriores. Indivíduo do gênero *Physalaemus* 2) Aterrissagem sobre o ventre. Indivíduo do gênero *Brachycephalus*.

Tabela 1. Médias \pm desvio padrão das variáveis mensuradas para cada gênero de Anura analisado. Valores em parênteses após o nome do Gênero indicam o número de indivíduos analisados.

| Gênero(n) | CRC | Massa | Alcance | Alcance Relativo | Launch | Flight | Landing | Recovery Delay | Cycle |
|---------------------|--------------|--------------|----------------|------------------|---------------|---------------|--------------|----------------|----------------|
| Rhinella(3) | 73.37(23.68) | 60.99(63.55) | 218.03(34.32) | 3.28(1.24) | 143.73(40.11) | 70.67(45.45) | 138.8(29.95) | -198.2(42.16) | 376.33(58.49) |
| Adenomera(1) | 13.7 | 0.18 | 81.98(22.13) | 5.98(1.62) | 40.2(5.22) | 92(32.96) | 38.8(18.13) | -19.6(28.27) | 387(38.68) |
| Dendropsophus(12) | 21.62(4.39) | 0.68(0.59) | 331.18(135.12) | 15.4(6.43) | 66.86(35.53) | 167.65(61.09) | 32.86(39.32) | -64.86(81.09) | 412.18(95.42) |
| Brachycephalus(16) | 11.76(1.18) | 0.26(0.28) | 60.74(26.36) | 5.25(2.6) | 41.46(11.35) | 71.51(27.41) | 35.56(31.43) | 67.06(109.54) | 793.11(318.08) |
| Physalaemus(12) | 28.77(4.15) | 1.96(1.38) | 207.83(58.17) | 7.24(1.77) | 53.57(11.32) | 149.92(34.34) | 69.24(53.17) | -189.69(54.31) | 363.06(78.18) |
| Hypsiboas(3) | 50.56(1.13) | 5.59(1.05) | 499.51(66.93) | 9.89(1.39) | 104(15.94) | 193(40.58) | 50.75(19.55) | -86.25(37.62) | 558.67(59.81) |
| Dendrophryniscus(2) | 19.82(1.43) | 0.49(0.16) | 210.98(55.29) | 10.87(3.55) | 61(19.97) | 155.7(29.56) | 36.4(28.86) | -72(59.43) | 333.5(52.51) |
| Sphaenorhynchus(2) | 28.51(1.78) | 1.46(0.19) | 406.49(93.51) | 14.4(3.64) | 45(6.11) | 240.29(60.35) | 21.86(16.5) | -184.14(33.88) | 409.71(53.38) |
| Scinax(7) | 24.64(14.05) | 2.08(3.35) | 408.17(179.41) | 18.14(7.15) | 60.93(31.6) | 216.14(60.77) | 38.57(26.03) | -89.46(97.89) | 455.89(109.59) |
| Hylodes(5) | 37.52(3.75) | 4.78(1.34) | 283.56(109.12) | 7.54(2.64) | 82.75(24.86) | 153.04(67.06) | 47.42(28.79) | -53.5(68.73) | 422.42(96.4) |
| Aplastodiscus(1) | 38.37 | 4.18 | 468.34(18.01) | 12.21(0.47) | 127.2(31.96) | 235.4(31.67) | 63.8(42.58) | -244.6(61.57) | 546.4(122.38) |
| Barycholos(1) | 25.27 | 1.32 | 230.28(37.28) | 9.11(1.48) | 59.6(3.58) | 142.8(16.93) | 64.8(24.73) | -95.6(71.34) | 390.4(20.89) |
| Chiasmocleis(1) | 28.18 | 1.42 | 185.6(26.87) | 6.59(0.95) | 52.2(7.63) | 106.2(9.91) | 46.4(34.18) | -130.4(44.76) | 205.4(36.12) |
| Crossodactylus(1) | 27.97 | 1.4 | 153.82(81.68) | 5.5(2.92) | 47.8(8.29) | 85.4(39.02) | 54.6(36.32) | -84(75.45) | 293.6(37.31) |
| Phyllomedusa(3) | 57.84(1.69) | 9.93(1.72) | 223.33(25.53) | 3.86(0.41) | 182.67(31.84) | 86.27(33.84) | 84.33(27.62) | -103.33(39.2) | 666.07(110.49) |
| Elachistocleis(3) | 28.37(0.92) | 2.3(0.28) | 171.6(30.21) | 6.05(1.08) | 62.93(11.16) | 105.47(31.2) | 37.47(9.41) | -88.33(40.41) | 258.53(31.91) |
| Leptodactylus(1) | 37.54 | 4.02 | 166.03(40.88) | 4.42(1.09) | 103.67(16.5) | 73(24.58) | 66.33(8.5) | -109.33(30.27) | 426.33(36.12) |
| Ischnocnema(4) | 36.73(2.81) | 4.11(1.6) | 306.27(105.35) | 8.28(2.62) | 78(15.83) | 157.89(55.14) | 48.17(49.57) | -136.22(70.25) | 423.83(70.9) |
| Odontophrynus(1) | 62.89 | 28.27 | 179.74(24.82) | 2.86(0.39) | 129.6(16.13) | 73.8(30.65) | 135.4(26.88) | -204.8(21.11) | 339.6(20.11) |
| Proceratophrys(5) | 53.76(5.33) | 13.6(5.76) | 251.84(37.84) | 4.71(0.69) | 97.32(24.42) | 135.92(23.14) | 98.08(30.47) | -225.68(40.61) | 389.2(65.73) |
| Pseudopaludicola(1) | 17.4 | 0.48 | 160.2(9.69) | 9.21(0.56) | 47(8.34) | 112.8(23.57) | 34.6(4.56) | -98.8(24.36) | 310.2(43.62) |
| Scythrophrys(3) | 18.38(1.3) | 0.64(0.13) | 225.53(33.8) | 12.25(1.42) | 60.08(12.74) | 179.75(27.89) | 23.42(16.37) | 23.08(23.43) | 400.5(54.11) |
| Melanophryniscus(4) | 12.96(0.36) | 0.21(0.02) | 36.2(2.47) | 2.79(0.16) | 58.4(11.39) | 47.4(9.1) | 36.15(18.83) | -64.4(21.41) | 221.15(23.54) |

De uma maneira geral, houveram três padrões de salto (Figura 4), embora haja variação considerável dentro de cada um deles. No primeiro padrão, o recolhimento ocorre em pleno voo e rapidamente o indivíduo está pronto para um novo salto após a aterrissagem. O segundo padrão foi o encontrado em *Brachycephalus* de maneira mais evidente e em menor grau em *Scythrophrys* e *Adenomera*. Neste padrão a aterrissagem ocorre com os membros posteriores estendidos (o começo da aterrissagem, no caso de *Adenomera*). O terceiro padrão foi encontrado em alguns gêneros arborícolas (como *Hypsiboas*, *Scinax* e *Sphaenorhynchus*) em que os membros posteriores eram levemente flexionados enquanto as coxas sofriam adução leve e os membros posteriores também se espalhavam, dando a impressão de que queriam maximizar a capacidade de agarrar. Além disso, a coluna vertebral era hiperstendida durante a fase de voo, formando um arco.

A duração das fases de Launch, Flight e Landing foi explicada de maneira mais satisfatória por dois modelos dentre os 34 testados (Tabela II). Nesses dois modelos as variáveis preditoras incluem a forma de contato com o solo, a duração total do salto (Cycle) e o alcance (absoluto). O modelo com maior peso, melhor modelo, é totalmente aditivo e também inclui como variável o tamanho do corpo (Tabela II). Nesse modelo todas as variáveis são significativas (Tabela III). Com relação ao contato (Fig 05), as espécies com aterrissagem de barriga possuem os menores valores de tempo para as fases, diferindo de membros anteriores (teste de hipóteses lineares, estimativa = 0.57 ± 0.12 , $z = 4.43$, $p < 0.001$) e membros posteriores (teste de hipóteses lineares, estimativa = 0.75 ± 0.11 , $z = 6.52$, $p < 0.001$) (Fig. 5). Todos os preditores quantitativos (cycle, reach e svl) são positivamente relacionados com a duração das fases.

Já, o segundo melhor modelo (Tabela II) inclui a interação do Cycle com o alcance, bem como a interação entre habitat e CRC e, embora tenha um grau de explicação semelhante, tem peso de evidência menor (1.8 vezes menor) e maior número de parâmetros ($K=12$ contra $k=9$ do melhor modelo).



Figura 4. Três formas de salto distintas. A: *Rhinella sp* realizando salto em que o controle da aterrissagem é máximo, com os membros anteriores absorvendo todo o impacto. B: *Scythrophrys sawayae* (Cochran, 1953) realizando a adução dos membros posteriores. Nota-se a aterrissagem com os membros posteriores ainda estendidos. C: *Brachycephalus sp* realizando salto com os membros posteriores totalmente estendidos durante toda a duração das fases de Flight e Landing.

Tabela 2. Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) melhor ranqueados baseado no critério de Akaike corrigido (AICc) testando o efeito das variáveis contato, cycle, alcance e tamanho do corpo (CRC) no tempo de duração das fases em Anura. O gênero foi considerado como efeito aleatório. Todos os modelos candidatos testados estão no material suplementar.

| Modelo | K | AICc | Delta_A ICc | AICcWt | Cum.Wt |
|--|----------|--------------|------------------------|---------------|---------------|
| ~contato+Cycle+alcance+ CRC | 9 | 902.896 5 | 0 | 0.536804 | 0.536804 |
| ~contato+Cycle*alcance+h abitat*CRC | 12 | 904.045 3 | 1.14881 1 | 0.302242 | 0.839045 |
| ~contato+Cycle+alcance | 8 | 905.842 6 | 2.94609 7 | 0.123049 | 0.962094 |

A variável recovery delay não apresentou sinal filogenético ($K = 0.68$, $p = 0.5$, Fig. 06). Os modelos GLMM candidatos para determinar quais preditores afetam o midflight recovery (versão binária de recovery delay) foram todos semelhantes, com exceção do modelo que considera apenas o intercepto, apresentando diferenças de AICc menores do que 4 (Tabela IV, Fig. 7). O modelo com mais peso implica que o tamanho do corpo é a única variável que afeta o midflight recovery. A inclusão do habitat como variável explicativa tem o mesmo poder de explicação do que o modelo 1 mas diminui a força da evidência (em relação ao modelo 1) em aproximadamente 2,5 vezes. Isso ocorre porque a variável preditora habitat não tem um efeito significativo no modelo (análise de deviance, $X^2=0.17$, 1 GL, $p = 0.67$). Esse mesmo padrão ocorre no modelo 3. Assim, o efeito desses modelos é devido ao efeito individual do tamanho do corpo. No geral, espécies terrestres fossoriais, semi-aquáticas, arbóreas de áreas abertas e arbóreas de arbustos possuem pouca variação no recovery delay, isto é, a resposta qualitativa varia pouco em função do tamanho do corpo (Fig. 08). Já, as espécies terrestre não fossoriais e arbóreas variam o recovery delay de acordo com o tamanho do corpo (Fig 08).

Tabela 3. Resultados da Análise de deviance do melhor modelo selecionado (ver métodos) testando o efeito das variáveis contato, Cycle, alcance e tamanho do corpo (CRC) no tempo de duração das fases em Anura (A) e das variáveis contato, Cycle, alcance, hábitat, tamanho do corpo (CRC), interação entre Cycle e alcance e interação entre hábitat e tamanho do corpo (CRC) na probabilidade de recolher os membros durante o voo (B).

| A) Duração das fases | | | |
|-----------------------|--------------|----|---------------|
| | Chi-quadrado | Df | Probabilidade |
| Contato | 43.096 | 3 | > 0.001 |
| Cycle | 54.562 | 1 | > 0.001 |
| Alcance | 30.306 | 1 | > 0.001 |
| CRC | 19.182 | 1 | > 0.001 |
| B) Midflight Recovery | | | |
| | Chi-quadrado | Df | Probabilidade |
| Contato | 44.97 | 3 | < 0.001 |
| Cycle | 59.20 | 1 | < 0.001 |
| Alcance | 13.86 | 1 | < 0.001 |
| Habitat | 0.23 | 1 | 0.62 |
| CRC | 11.73 | 1 | < 0.001 |
| Cycle:Alcance | 5.82 | 1 | < 0.01 |
| Habitat:CRC | 27.98 | 1 | < 0.001 |

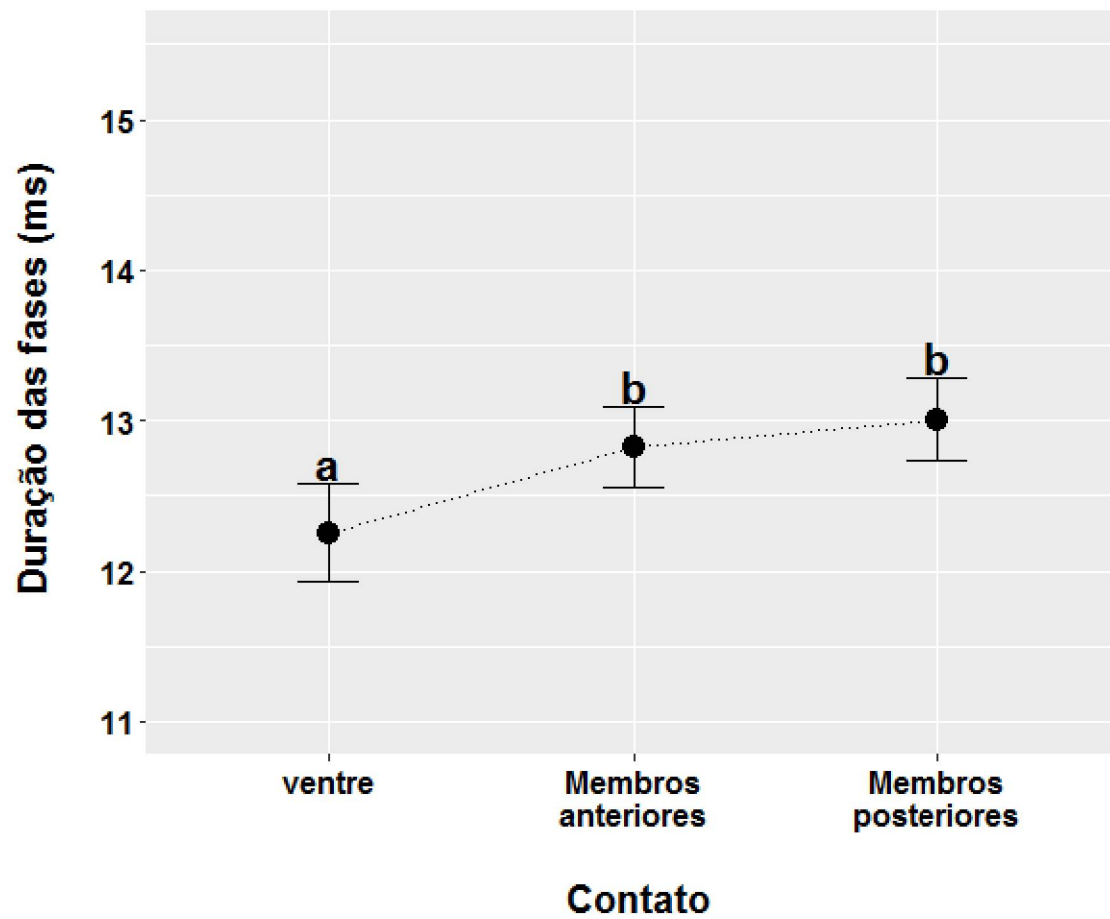


Figura 5. Efeito do tipo de contato com o solo (média \pm intervalo de confiança) na duração das fases em Anura. Diferenças entre médias com a mesma letra não são estatisticamente significativas.

Tabela 4. Modelos Lineares Mistos (LMMs) melhor ranqueados baseado no critério de Akaike corrigido (AICc) testando o efeito das variáveis hábitat, tamanho do corpo (CRC) e a interação entre elas na ocorrência de recolhimento durante a fase de voo (Midflight Recovery). O gênero foi considerado como efeito aleatório.

| Modelo | K | AICc | Delta_AICc | AICcWt | Cum.Wt |
|---------------------------------------|----------|-------------|-------------------|---------------|---------------|
| ~ CRC | 3 | 298.05 | 0.00 | 0.64 | 0.64 |
| ~ habitat + CRC | 4 | 299.93 | 1.87 | 0.25 | 0.89 |
| ~ habitat + CRC + habitat :CRC | 5 | 301.49 | 3.43 | 0.11 | 1.00 |
| ~ 1 | 2 | 323.59 | 25.53 | 0.00 | 1.00 |

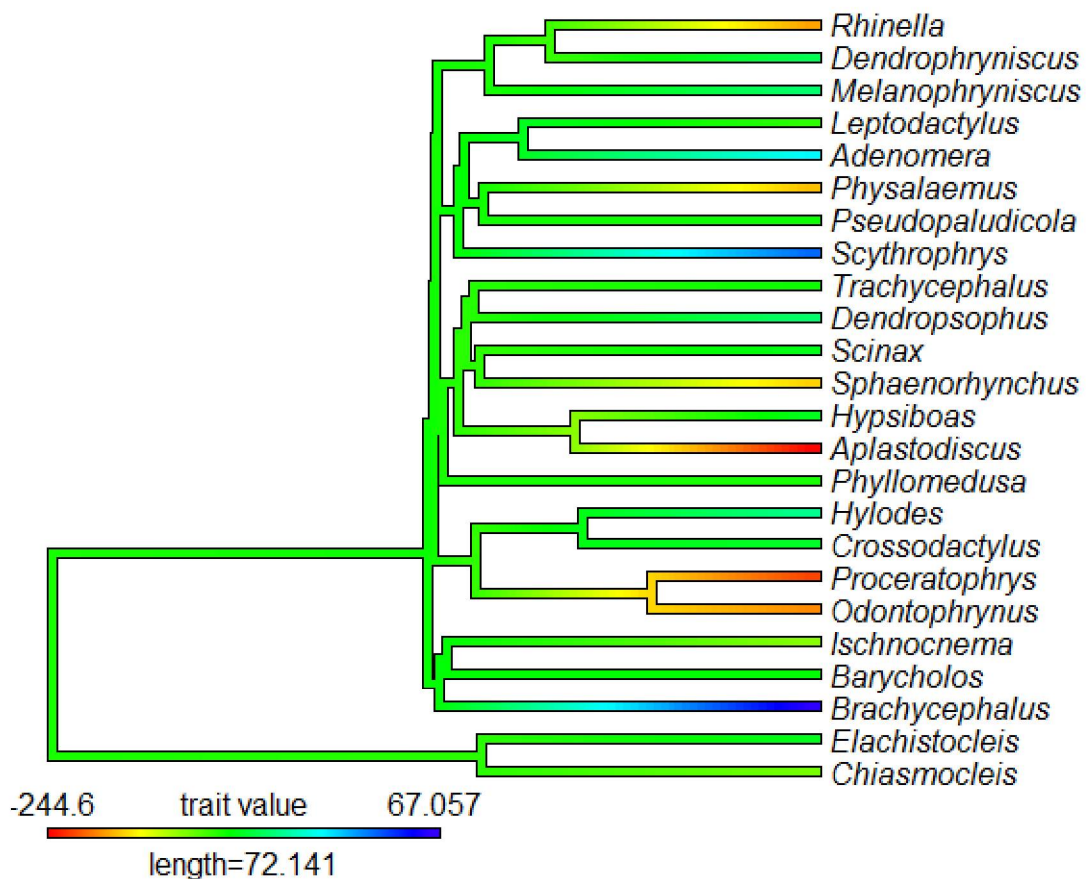


Figura 6. Distribuição filogenética e reconstrução da variável recovery delay. As cores mais quentes representam delays menores e as cores frias delays maiores. Os delays negativos acontecem quando o recovery se dá antes do término da aterrissagem. A hipótese filogenética utilizada foi a proposta por Pyron & Wiens, 2011.

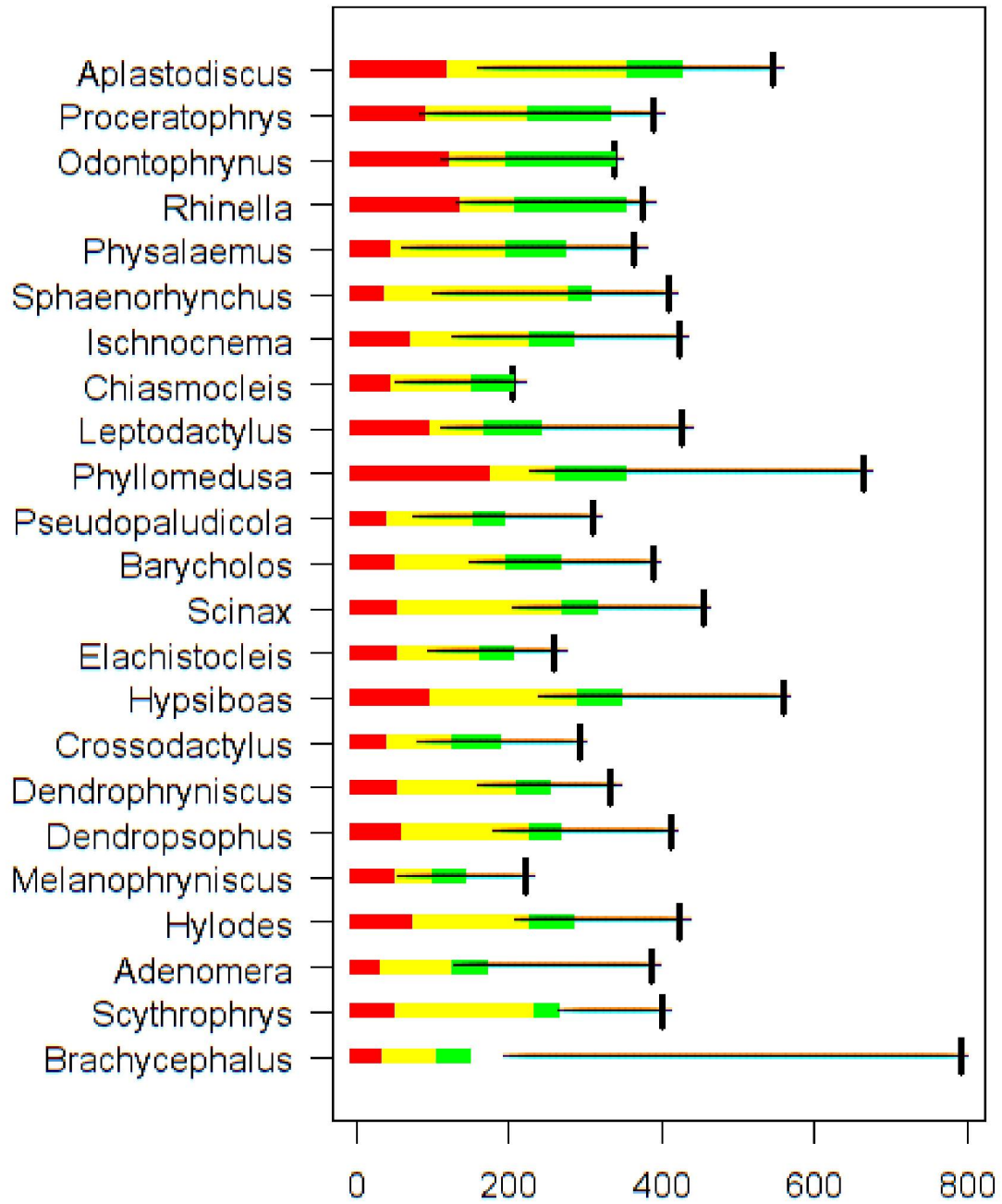


Figura 7. Tempo médio, em milisegundos, de duração de cada fase do salto para cada gênero de Anura analisado. As cores indicam as fase de launch (Vermelho), flight (amarelo), landing (verde) e recovery (preto). As linhas verticais representam o final do salto. Os gêneros estão plotados em ordem crescente de recovery delay de cima para baixo. Recovery delay positivo indica que o início do recolhimento se deu após o término da aterrissagem (onde há separação entre as barras coloridas e a barra preta).

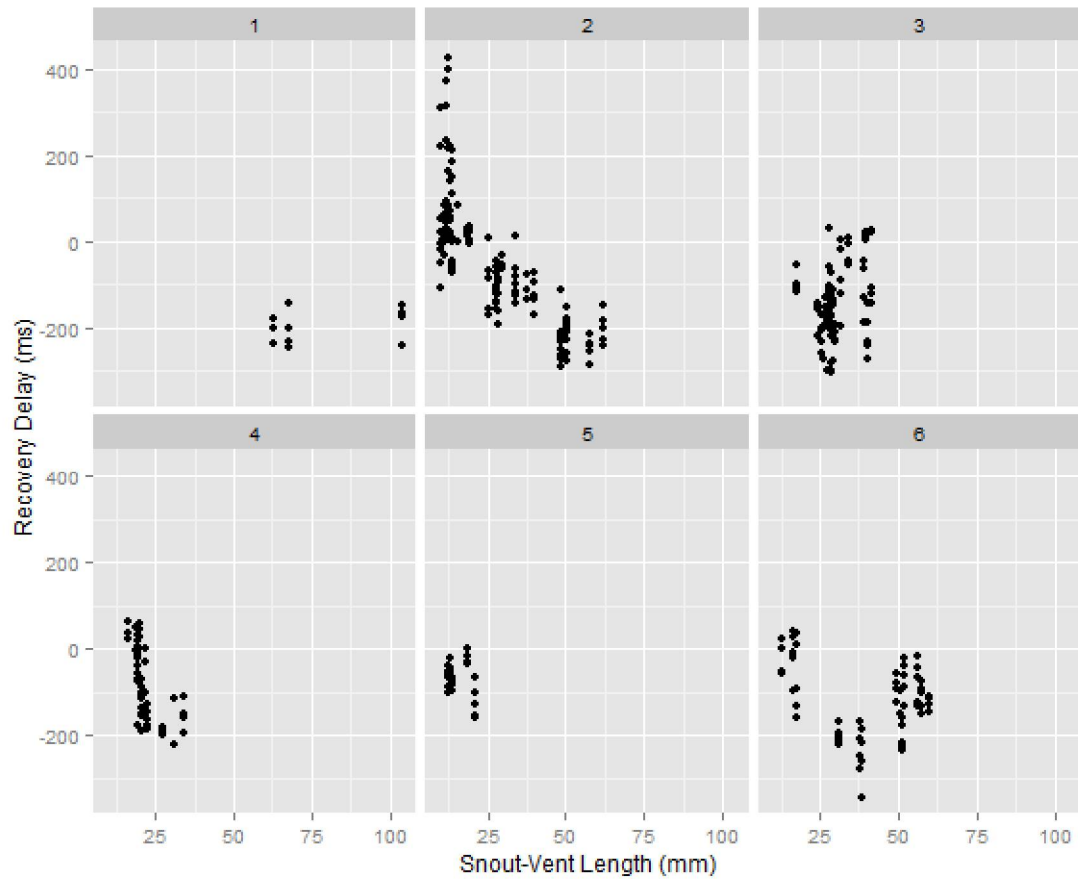


Figura 8. Recovery Delay em relação ao comprimento rostro-cloacal. As cores representam os diferentes habitats/resposta: 1) terrestre fossorial 2) terrestre não fossorial 3) semi-aquático 4) arboreal open canopy 5) arboreal bushes 6) arboreal high canopy. Segundo Gomes et al. (2009).

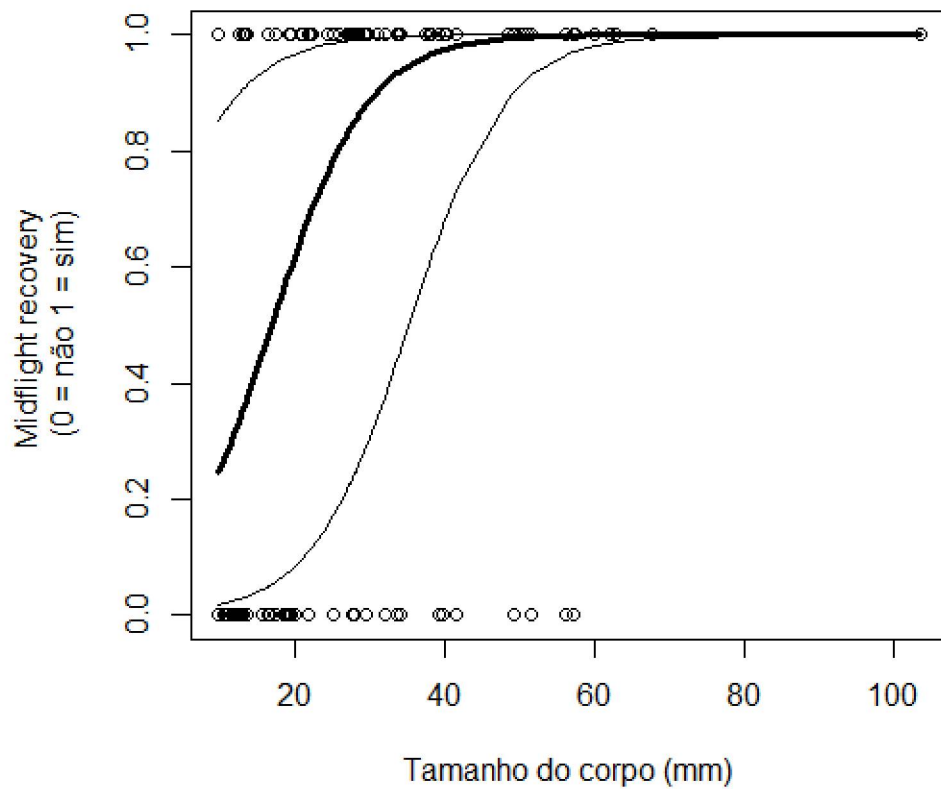


Figura 9. Probabilidade do início do recolhimento ocorrer durante a fase de voo em relação ao comprimento rostro-cloacal. A linha central representa a média enquanto as linhas laterais representam os limites inferior e superior do intervalo de confiança (95%). O fator aleatório foi o gênero.

Discussão

A falta de sinal filogenético para a variável Recovery Delay indica que o recolhimento em pleno voo (ou a falta de) não é uma característica que é simplesmente herdada da base da árvore por inercia evolutiva. Pode ser que adaptações ao ambiente estejam em jogo, ou então fatores subjacentes como o tamanho do corpo sejam atrelados a essa variável, controlando sua expressão. Os modelos para explicar o Recovery Delay são semelhantes, tamanho do corpo e hábitat explicam a ocorrência do recolhimento durante a fase de voo, havendo interação entre as duas variáveis preditoras. No entanto, ao considerarmos somente o tamanho do corpo, obtemos o dobro de chance de esse ser o modelo mais verossímil. A interação entre hábitat e tamanho do corpo pode ser visualizada na forma clara de “J” para o hábitat terrestre não-fossorial no diagrama de dispersão do recovery delay pelo CRC (figura 6.2). Isso é condizente com as mudanças da influência das forças inerciais e gravitacionais relacionadas ao tamanho menor (Biewener, 2005). É possível que tenha havido um escape da pressão de seleção para o amortecimento da queda, levando os animais menores a mudarem o comportamento por deriva genética. Contudo, a observação de uma ocasião em que um indivíduo do gênero *Brachycephalus* realizou o recolhimento dos membros posteriores durante o voo sugere que as vias neurais necessárias para o comportamento basal se mantenham.

Além disso, o recolhimento durante o voo em espécies que realizam saltos sequenciais promove vantagens energéticas (Schnyer et al., 2014; Reilly et al., 2015). Assim, é de se esperar que espécies que apresentam delay positivo não tenham necessidade de realizar novos saltos após o primeiro. A falta de saltos sequenciais também é condizente com a falta de protração dos membros anteriores, pois não há necessidade de alinhamento do centro de massa com o vetor da força de reação do solo (Azizi et al., 2014). Algumas hipóteses para explicar a manutenção dessa mecânica de salto podem ser levantadas. Uma é de que, por serem espécies de folhiço e apresentarem tamanhos condizentes com as aberturas entre as folhas, o salto pode consistir em um mergulho para dentro da proteção do interior do folhiço. Outra explicação seria a camuflagem conferida pela imobilidade, em que o indivíduo

se confundiria com o ambiente ao redor após o primeiro salto. Uma terceira possibilidade seria a de que o salto serviria ao propósito de cobrir distâncias maiores durante o forrageio (Stephen et al., 2015), o que condiz com a menor pressão de predadores enfrentadas por *Brachycephalus* (Toledo, Ribeiro & Haddad, 2007). No entanto, os *Brachycephalus* parecem cobrir distâncias maiores andando pela duração equivalente de um salto (Pereira, dados não publicados), resultado que não é favorável a esta terceira hipótese.

Os organismos arborícolas apresentaram modos de aterrissar bem variados, sendo que o mais diferente em relação aos outros grupos foi a grande frequência de saltos em que as pernas eram levemente flexionadas enquanto as coxas sofriam adução leve e os membros posteriores também se espalhavam, dando a impressão de que queriam maximizar a capacidade de agarrar. Esse tipo de salto faz sentido, levando em consideração que grande parte do comportamento dessas espécies é pular de galho em galho ou de folha em folha. Além disso, a curvatura da coluna vertebral durante o voo que pode ter relação com a maior resistência do ar, que as levaria a planar antes de aterrissarem, o que de novo auxiliaria na chegada a outros suportes na vegetação. Contudo, para testar essa hipótese seria necessário usar galhos com uma boa elevação em relação um ao outro, pois é de se imaginar que o efeito de planar seja tanto maior quanto for a altura da queda, assim como é apresentado de modo extremo em indivíduos das espécies conhecidas como pererecas voadoras (Emerson e Koehl, 1990, Emerson, Travis e Koehl, 1990).

Quanto à explicação das fases Launch, Flight e Landing, o tamanho do corpo aparece como a variável preditora mais importante. Ao considerarmos o modelo de maior peso, o tamanho do corpo (CRC) aparece como única variável que não é compartilhada pelo segundo modelo. Como o peso do primeiro modelo contribui com mais da metade do peso total, podemos argumentar que o CRC explica a duração das três fases, desde que se leve também em consideração qual foi a forma de contato com o substrato, a duração total do ciclo e o alcance do salto. A importância desse resultado é ressaltar mais uma vez a influência preponderante do tamanho do corpo sobre as durações das fases do salto, em concordância com o observado em estudos anteriores que trataram dessas durações (Essner, 2010), mas em contraste

com os estudos que levaram em consideração apenas o alcance dos saltos (Emerson 1978; Zug, 1978,.) nos quais relações morfométricas dos membros posteriores são mais bem sucedidas do que o tamanho do corpo em explicar as diferenças encontradas.

As variações encontradas poderiam ser decorrentes do desenho experimental, onde a temperatura e o horário dos testes variaram. De maneira geral os horários dos testes, assim como a temperatura, teriam efeito na performance em termos de alcance dos saltos (Hirano & Rome, 1984). Como os saltos menores eram descartados, esse problema foi minimizado. Além disso, em vários indivíduos os maiores saltos não puderam ser usados, pois ultrapassavam a arena de filmagens. Sendo assim, os resultados não devem ser alterados se o horário e a temperatura em que os saltos foram filmados fosse padronizado.

Conclusão

As variedades de tamanhos e de habitats realmente escondiam uma variedade de formas de salto. Se não é a história evolutiva (não tem sinal filogenético) então pela teoria da evolução tem que ser adaptação. se é uma adaptação, é uma adaptação ao ambiente, seja uma faceta física ou de interação biótica. Como os testes não acusam o ambiente como explicação para a variação, mas sim o tamanho corporal, pode-se argumentar que ambientes iguais são diferentes quando experimentados por indivíduos de tamanhos diferentes. Em outras palavras, duas espécies de tamanhos diferentes localizadas no mesmo habitat "potencial" estariam em diferentes habitats "realizados", devido aos efeitos do tamanho sobre a resposta às forças físicas e às interações bióticas. Como as classes de habitat explicam muito bem os modos de locomoção, e como estão todas representadas no presente trabalho, é de se esperar que as mesmas análises utilizando mais espécies não mudem os resultados qualitativos, mas sim aumentem a clareza das evidências encontradas até aqui. Ao desvendar a variabilidade de formas de salto escondida em uma ampla gama de espécies da filogenia, este trabalho mostrou que estudos futuros tão ou mais amplos que incluam os ângulos dos membros, as forças geradas e os modos de natação têm o potencial de tornar evidentes padrões ainda desconhecidos ou reforçar os aqui encontrados. Para

esclarecer os debates ainda existentes sobre o contexto do surgimento do salto, bem como de qual seria a forma basal, seria conveniente estudar a fisiologia e a genética das espécies de cada padrão de salto.

Agradecimentos

À equipe do Laboratório de Dinâmicas Ecológicas, ao Msc. Caio Marinho Mello e ao Dr. Luiz Fernando Ribeiro, pelo trabalho realizado em campo e pelas discussões que culminaram neste trabalho. Ao Msc. Israel Schneiberg pelo apoio com equipamento. À CAPES pela bolsa concedida. Este trabalho teve a aprovação do CEUA – UFPR.

Referências

- Akaike, H. (1973), "Information Theory And An Extension Of The Maximum Likelihood Principle", In Petrov, B.N.; Csáki, F., 2nd International Symposium On Information Theory, Tsahkadsor, Armenia, USSR, September 2-8, 1971, Budapest: Akadémiai Kiadó, Pp. 267–281.
- Azizi, E., Larson, N. P., Abbott, E. M. And Danos, N. (2014) 'Reduce Torques And Stick The Landing: Limb Posture During Landing In Toads', *Journal Of Experimental Biology*, 217(20), Pp. 3742–3747. Doi: 10.1242/Jeb.108506.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2013). *lme4: Linear Mixed-Effects Models Using Eigen And S4*. R Package Version 1.0-5.
- Biewener, A. A. (2005) 'Biomechanical Consequences Of Scaling.', *The Journal Of Experimental Biology*, 208(Pt 9), Pp. 1665–1676. Doi: 10.1242/Jeb.01520.
- Brown, D. (2009). *Tracker Video Analysis And Modeling Tool (Version 4.94)* [Computer Software]. Retrieved February 5, 2017, From [Http://Physlets.Org/Tracker/](http://Physlets.Org/Tracker/)
- Emerson, S. B. (1978) 'Allometry And Jumping In Frogs : Helping The Twain To Meet Author (S): Sharon B . Emerson Published By : Society For The Study Of Evolution Stable URL : [Http://Www.Jstor.Org/Stable/2407721](http://Www.Jstor.Org/Stable/2407721) .', *Evolution*, 32(3), Pp. 551–564.
- Emerson, S. B. (1979) 'The Ilio-Sacral Articulation In Frogs: Form And Function', *Biological Journal Of The Linnean Society*, 11(March), Pp. 153–168. Doi: 10.1111/J.1095-8312.1979.Tb00032.X.
- Emerson, Sharon B.; KOEHL, M. A. R. The Interaction Of Behavioral And Morphological Change In The Evolution Of A Novel Locomotor Type:" Flying" Frogs. *Evolution*, P. 1931-1946, 1990.
- Emerson, Sharon B.; TRAVIS, Joseph; KOEHL, M. A. R. Functional Complexes And Additivity In Performance: A Test Case With" Flying" Frogs. *Evolution*, V. 44, N. 8, P. 2153-2157, 1990.
- Essner, R. L., Suffian, D. J., Bishop, P. J. And Reilly, S. M. (2010) 'Landing In Basal Frogs: Evidence Of Saltational Patterns In The Evolution Of Anuran Locomotion', *Naturwissenschaften*, 97(10), Pp. 935–939. Doi: 10.1007/S00114-010-0697-4.
- Frost, D. R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R. H., Haas, A., Haddad, C. F. B., De Sá, R. O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S. C., Raxworthy, C. J., Campbell, J. A., Blotto, B. L., Moler, P., Drewes, R. C., Nussbaum, R. A., Lynch, J. D., Green, D. M. And Wheeler, W. C. (2006) 'The Amphibian Tree Of Life', *Bulletin Of The American Museum Of Natural History*, 297(297), Pp. 1–291. Doi: 10.1206/0003-0090(2006)297[0001:TATOL]2.0.CO;2.
- Gomes, F. R., Rezende, E. L., Grizante, M. B. And Navas, C. A. (2009) 'The Evolution Of Jumping Performance In Anurans: Morphological Correlates And Ecological Implications', *Journal Of Evolutionary Biology*, 22(5), Pp. 1088–1097. Doi: 10.1111/J.1420-9101.2009.01718.X.

- Hanken, J. And Wake, D. B. (1993) 'Miniaturization Of Body Size: Organismal Consequences And Evolutionary Significance', *Annual Review Of Ecology And Systematics*, 24(1), Pp. 501–519. Doi: 10.1146/Annurev.Es.24.110193.002441.
- Hedges, S. B., Duellman, W. E. And Heinicke, M. P. (2008) 'New World Direct-Developing Frogs (Anura: Terrarana): Molecular Phylogeny, Classification, Biogeography, And Conservation', *Zootaxa*, 1737, Pp. 1–182.
- Heyer, R., Donnelly, M. A., Foster, M., & McDiarmid, R. (Eds.). (2014). *Measuring And Monitoring Biological Diversity: Standard Methods For Amphibians*. Smithsonian Institution.
- Hirano, M. And Rome, L. C. (1984) 'Jumping Performance Of Frogs (*Rana pipiens*) As A Function Of Muscle Temperature', *Journal Of Experimental Biology*, 108, Pp. 429–439. Available At: <http://Jeb.Biologists.Org/Content/108/1/429.Short>.
- Johnson, Jerald B.; OMLAND, Kristian S. Model Selection In Ecology And Evolution. *Trends In Ecology & Evolution*, V. 19, N. 2, P. 101-108, 2004.
- Labarbera, M. (1989) 'Analyzing Body Size As A Factor In Ecology And Evolution', *Annual Review Of Ecology And Systematics*, 20(1), Pp. 97–117. Doi: 10.1146/Annurev.Es.20.110189.000525.
- Mazerolle, M. J. Aiccmodavg: Model Selection And Multimodel Inference Based On (Q) AIC (C)(Version 1.28). Available At <http://Cran.R-Project.Org/Package=Aiccmodavg>, 2013.
- Pie, M. R., Meyer, A. L. S., Firkowski, C. R., Ribeiro, L. F. And Bornschein, M. R. (2013) 'Understanding The Mechanisms Underlying The Distribution Of Microendemic Montane Frogs (*Brachycephalus* Spp., Terrarana: Brachycephalidae) In The Brazilian Atlantic Rainforest', *Ecological Modelling*. Elsevier B.V., 250, Pp. 165–176. Doi: 10.1016/J.Ecolmodel.2012.10.019.
- Pyron, R. A. And Burbrink, F. T. (2009) 'Body Size As A Primary Determinant Of Ecomorphological Diversification And The Evolution Of Mimicry In The Lampropeltine Snakes (Serpentes: Colubridae)', *Journal Of Evolutionary Biology*, 22(10), Pp. 2057–2067. Doi: 10.1111/J.1420-9101.2009.01820.X.
- Reilly, S. M. And Jorgensen, M. E. (2011) 'The Evolution Of Jumping In Frogs: Morphological Evidence For The Basal Anuran Locomotor Condition And The Radiation Of Locomotor Systems In Crown Group Anurans', *Journal Of Morphology*, 272(2), Pp. 149–168. Doi: 10.1002/Jmor.10902.
- Reilly, S. M., Montuelle, S. J., Schmidt, A., Naylor, E., Jorgensen, M. E., Halsey, L. G. And Essner, R. L. (2015) 'Conquering The World In Leaps And Bounds: Hopping Locomotion In Toads Is Actually Bounding', *Functional Ecology*, (Wells 2007), P. N/A-N/A. Doi: 10.1111/1365-2435.12414.
- Schnyer, A., Gallardo, M., Cox, S. And Gillis, G. (2014) 'Indirect Evidence For Elastic Energy Playing A Role In Limb Recovery During Toad Hopping.', *Biology Letters*, 10(7), Pp. 1–6. Doi: 10.1098/Rsbl.2014.0418.

Schoch, R. R. (2013) 'How Body Size And Development Biased The Direction Of Evolution In Early Amphibians', *Historical Biology*, 25(2), Pp. 155–165. Doi: 10.1080/08912963.2012.724796.

Shubin, N. H. And Jenkins Jr., F. A. (1995) 'An Early Jurassic Jumping Frog', *Nature*, 377(7), Pp. 49–52.

Stephen, A., Richard, R., Jr, E., Wren, S. And Bishop, E. P. J. (2015) 'Movement Patterns In Leiopelmatid Frogs: Insights Into The Locomotor Repertoire Of Basal Anurans', Elsevier B.V. Elsevier B.V. Doi: 10.1016/J.Beproc.2015.10.001.

Toledo, L. F., Ribeiro, R. S. And Haddad, C. F. B. (2007) 'Anurans As Prey: An Exploratory Analysis And Size Relationships Between Predators And Their Prey', *Journal Of Zoology*, 271(2), Pp. 170–177. Doi: 10.1111/J.1469-7998.2006.00195.X.

Yeh, J. (2002) 'The Effect Of Miniaturized Body Size On Skeletal Morphology In Frogs.', *Evolution; International Journal Of Organic Evolution*, 56(3), Pp. 628–641. Doi: 10.1111/J.0014-3820.2002.Tb01372.X.

Zug, G. R. (1978) 'Anuran Locomotion – Structure And Function, 2: Jumping Performance Of Semiaquatic, Terrestrial, And Arboreal Frogs', *Smithsonian Contributions To Zoology*, 276(276), Pp. 1–31.

CONCLUSÃO GERAL

Os anuros apresentaram diversos tipos de saltos em uma análise qualitativa, sendo que a mais notável foi a maneira com que *Brachycephalus* saltou. Os indivíduos desse gênero realizaram um pulo em que os membros posteriores não foram recolhidos durante o salto, eles aterrissavam de cabeça ou sobre o ventre, ou até mesmo sobre os membros posteriores, realizavam giros no ar, tudo com os membros posteriores bem estendidos e acabavam por colidir bruscamente com o chão, sem nenhum amortecimento da queda. Isso nos leva a pensar que as forças de impacto não são importantes para um organismo desse porte, ainda mais quando levamos em consideração que outros organismos pequenos também apresentaram saltos similares, apesar de não terem sido com os membros posteriores tão conspicuamente estendidos, e tampouco sem preparação para aterrissar, pois muitos deles realizavam a rotação dos membros anteriores. Essner (2010) já atentou para a rotação dos membros anteriores em duas espécies de *Leiopelma*, argumentando que elas realizam essa protração para diminuir a quantidade de deslizamento após a aterrissagem. Os resultados dos saltos das espécies arborícolas são mais complicados. Embora muitas vezes tenha tido delays bastante negativos, a preparação para a aterrissagem difere muito de todos os outros saltos já descritos. Possivelmente, trata-se de uma preparação voltada para maximizar a área de contato. Isso é útil para animais que saltam de folha em folha ou de galho em galho, pois assim minimizam a chance de uma queda, que embora possa não ter muitas consequências em termos de impacto, representa provavelmente um maior risco à predação. Outra possível consequência do modo de voo dessas espécies seria o aumento da distância planada durante um salto devido ao aumento das forças de sustentação (lift aerodinâmico). Isso poderia ser um estado intermediário que foi posteriormente desenvolvido nos anuros planadores. Nesse sentido a curvatura observada na coluna vertebral dos indivíduos desempenharia um papel fundamental. De modo geral valeu a pena ter realizado esse estudo com uma diversidade maior de anuros. Essa maior diversidade não foi apenas na quantidade em relação aos estudos que haviam avaliado a duração das fases do salto, mas também em relação à

variedade de habitats, que é um fator altamente influente na locomoção do grupo. Seria muito interessante realizar estudos futuros envolvendo medidas de ângulos das articulações das espécies usadas, bem como analisar anatomicamente a musculatura de cada espécie e também a forma com elas nadam, pois o nado parece ter uma relação com ao menos uma parte do salto. Contudo, é mais provável que não seja relacionado com todo o salto, já que os organismos que nadam alternadamente conseguem realizar um pulo com extensão simultânea, o que ocorre é que depois eles não realizam a flexão simultânea a tempo de estarem preparados para a aterrissagem. É importante lembrar que embora várias espécies, principalmente de organismos semi-aquáticos, embora tenham mostrado bom recolhimento durante o voo, muitas vezes acabavam por encostar o peito no chão. A absorção integral do impacto nos membros anteriores só foi observada nas espécies terrestre fossoriais, *Rhinella*, conhecidas por executarem grandes sequências de pequenos saltos, onde o controle da aterrissagem é crucial para a otimização da energia despendida. Para esclarecer os debates ainda existentes sobre o contexto do surgimento do salto, bem como de qual seria a forma basal, seria conveniente estudar a fisiologia e a genética das espécies de cada padrão de salto.

REFERÊNCIAS

ALMEIDA-SANTOS, M.; SIQUEIRA, C. C.; SLUYS, M. VAN; ROCHA, C. F. D. Ecology of the Brazilian Flea Frog *Brachycephalus didactylus* (Terrarana: Brachycephalidae). **Journal of Herpetology**, v. 45, n. 2, p. 251–255, 2011.

AmphibiaWeb. Disponível em: <amphibiaweb.org>. Acesso em: 19/3/2017.

CLEMENTE-CARVALHO, R. B. G.; ANTONIAZZI, M. M.; JARED, C.; et al. Hyperossification in miniaturized Toadlets of the genus *Brachycephalus* (Amphibia: Anura: Brachycephalidae): Microscopic structure and macroscopic patterns of variation. **Journal of Morphology**, v. 270, n. 11, p. 1285–1295, 2009.

DAMUTH, J. Scaling of growth: plants and animals are not so different. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, n. 5, p. 2113–2114, 2001.

DEMMENT, M. W.; SOEST, P. J. VAN. A Nutritional Explanation for Body-Size Patterns of Ruminant and Nonruminant Herbivores. **The American Naturalist**, v. 125, n. 5, p. 641, 1985.

ESSNER, R. L.; SUFFIAN, D. J.; BISHOP, P. J.; REILLY, S. M. Landing in basal frogs: Evidence of saltational patterns in the evolution of anuran locomotion. **Naturwissenschaften**, v. 97, n. 10, p. 935–939, 2010.

GANS, C.; PARSONS, T. On the origin of the jumping mechanism in frogs. **Evolution**, v. 20, n. 1, p. 92–99, 1966. Disponível em: <<http://www.jstor.org/stable/10.2307/2406151>>. .

GOMES, J. L.; MONTEIRO, L. R. Morphological divergence patterns among populations of *Poecilia vivipara* (Teleostei Poeciliidae): Test of an ecomorphological paradigm. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 93, n. 4, p. 799–812, 2008.

GOODMAN, B. A.; HUDSON, S. C.; ISAAC, J. L.; SCHWARZKOPF, L. The evolution of body shape in response to habitat: Is reproductive output reduced in flat lizards. **Evolution**, v. 63, n. 5, p. 1279–1291, 2009.

GOULD, S. J.; VRBA, E. S. Missing Term in the Science of Form. , v. 8, n. 1, p. 4–15, 1982.

HANKEN, J.; WAKE, D. B. Miniaturization of Body Size: Organismal Consequences and Evolutionary Significance. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 24, n. 1, p. 501–519, 1993.

HEDGES, S. B.; DUELLMAN, W. E.; HEINICKE, M. P. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. **Zootaxa**, v. 1737, p. 1–182, 2008.

HERNÁNDEZ, M. I. M.; MONTEIRO, L. R.; FAVILA, M. E. The role of body size and shape in understanding competitive interactions within a community of Neotropical dung beetles. **Journal of insect science (Online)**, v. 11, p. 13, 2011.

HERREL, A.; MOUREAUX, C.; MICHEL, L.; et al. Frog origins: inferences based on ancestral reconstructions of locomotor performance and anatomy. **Fossil imprint**, v. 72, n. 1, p. 108–116, 2016.

JENKINS, F. A.; SHUBIN, N. H. *Prosalirus bitis* and the Anuran Caudopelvic Mechanism. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, n. 3, p. 495–510, 1998.

LABARBERA, M. Analyzing Body Size as a Factor in Ecology and Evolution. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 20, n. 1, p. 97–117, 1989.

LIRES, A. I.; SOTO, I. M.; GÓMEZ, R. O. Walk before you jump: new insights on early frog locomotion from the oldest known salientian. **Paleobiology**, v. 42, n. 4, p. 1–12, 2016. Disponível em: <http://www.journals.cambridge.org/abstract_S0094837316000117>. .

LOSOS, J. B. Ecomorphology , Performance Capability , and Scaling of West Indian Anolis Lizards: An Evolutionary Analysis. **Ecological Monographs**, v. 60, n. 3, p. 369–388, 1990.

MARQUES, N. S.; NOMURA, F. Where to Live? How Morphology and Evolutionary History Predict Microhabitat Choice by Tropical Tadpoles. **Biotropica**, v. 0, n. 0, p. 1–9, 2015.

NAUWELAERTS, S.; AERTS, P. Take-off and landing forces in jumping frogs. **The Journal of experimental biology**, v. 209, n. Pt 1, p. 66–77, 2006.

PIE, M. R.; MEYER, A. L. S.; FIRKOWSKI, C. R.; RIBEIRO, L. F.; BORNSCHEIN, M. R. Understanding the mechanisms underlying the distribution of microendemic montane frogs (*Brachycephalus* spp., Terrarana: Brachycephalidae) in the Brazilian Atlantic Rainforest. **Ecological Modelling**, v. 250, p. 165–176, 2013. Elsevier B.V. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.10.019>>. .

PYRON, R. A.; BURBRINK, F. T. Body size as a primary determinant of ecomorphological diversification and the evolution of mimicry in the lampropeltinine snakes (Serpentes: Colubridae). **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n. 10, p. 2057–2067, 2009.

REILLY, S. M.; JORGENSEN, M. E. The evolution of jumping in frogs: Morphological evidence for the basal anuran locomotor condition and the radiation of locomotor systems in crown group anurans. **Journal of Morphology**, v. 272, n. 2, p. 149–168, 2011.

RICKLEFS, R. E. **Ecology**. New York: W.H. Freeman and Company, 1990.

RITTMAYER, E. N.; ALLISON, A.; GRÜNDLER, M. C.; THOMPSON, D. K.;

AUSTIN, C. C. Ecological guild evolution and the discovery of the world's smallest vertebrate. **PLoS ONE**, v. 7, n. 1, p. 1–11, 2012.

SCHMIDT-NIELSEN, K. **Scaling: Why is Animal Size So Important?** Cambridge University Press, 1984.

SOLIZ, M.; TULLI, M. J.; ABDALA, V. Osteological postcranial traits in hylid anurans indicate a morphological continuum between swimming and jumping locomotor modes. **Journal of Morphology**, , n. December, p. 1–15, 2017. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1002/jmor.20651>>. .

WAINWRIGHT, P. C. Ecomorphology: Experimental functional anatomy for ecological problems. **Integrative and Comparative Biology**, v. 31, n. 4, p. 680–693, 1991.

WAINWRIGHT, P. C. Ecological Explanation through Functional Morphology: The Feeding Biology of Sunfishes. **Ecology**, v. 77, n. 5, p. 1336–1343, 1996.

WEST, G. B.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. J. A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology. **Science**, v. 276, n. 5309, p. 122–126, 1997. Disponível em: <<http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.276.5309.122>>. .

YEH, J. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. **Evolution; international journal of organic evolution**, v. 56, n. 3, p. 628–641, 2002.