

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

ISABELLE DARU BISONI

EVOLUÇÃO DO CANTO DE ANÚNCIO EM *PHYLLOMEDUSINAE*

Günther, 1858 (ANURA, HYLIDAE) DO BRASIL

CURITIBA

2023

ISABELLE DARU BISONI

EVOLUÇÃO DO CANTO DE ANÚNCIO EM *PHYLLOMEDUSINAE*

Günther, 1858 (ANURA, HYLIDAE) DO BRASIL

Monografia apresentada ao curso de Graduação em Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Maurício Osvaldo Moura

CURITIBA

2023

Dedico essa monografia à minha família, que sempre me mostraram que eu era capaz de tudo e me amaram antes que eu aprendesse a fazê-lo por mim.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha mãe, que me deu a vida, esteve comigo vibrando desde a conquista do banho de lama, me ouviu e apoiou mesmo quando não me entendia direito, especialmente quando eu tagarelava tudo sobre o que aprendia. Te amo, mãe.

À minha irmã, Grasi, que sempre me achou a mais inteligente do mundo, se impôs e defendeu meus estudos várias vezes, e me ensinou que eu era capaz de tudo se me dedicasse de verdade ao que eu amo.

Aos meus filhos, Caetano e Hórus, por me mostrarem minha versão mais forte e repetirem a mim, mesmo em tenra idade, que eu era capaz e conseguia, toda vez que eu chorei querendo desistir.

À minha esposa Leona, por ser meu colo, meu amor e minha maior apoiadora. Aguentou todas as crises e bateu muito papo comigo sobre evolução. Você é tudo pra mim, *Ruby*.

À Ana Beatriz, minha psicóloga, que me deu todo o suporte necessário para sobreviver a universidade, e me ajudou em tudo que tive dificuldade para produção dessa monografia.

Ao meu orientador Maurício, *a.k.a. Free*, que me deu a honra de dividir esse projeto e toda a paciência do mundo para que eu conseguisse fazê-lo. Professor, sei que repeti isso várias vezes durante o desenvolvimento dessa monografia, mas novamente obrigada, por tudo mesmo, toda a ajuda e acolhimento.

Por fim, agradeço à Fonoteca Nacional Jacques Vielliard e ao pesquisador Lucas Batista Crivellari por cederem os áudios para realização desse trabalho. E, novamente ao Lucas e também ao professor Fabricius pela disponibilidade de tempo para contribuírem como minha banca avaliadora.



Copyright © 2000 Mauricio de Souza Produções Ltda. Todos os direitos reservados.

7525

"Ecologia sem luta de classes é jardinagem".

Chico Mendes

RESUMO

A comunicação bioacústica em anuros é amplamente desenvolvida, sendo relevante na estruturação social e de territórios, além da escolha de parceiros. Considerado espécie-específico, os cantos de anúncio possuem influência direta no isolamento reprodutivo pré-zigótico, tornando necessária a investigação desse atributo fenotípico para compreensão da evolução do grupo, bem como mecanismos de especiação. Desse modo, o presente trabalho se propõe a descrever a variação dos parâmetros acústicos, testando a presença de sinal filogenético e adequação de modelo evolutivo através da filogenia do clado formado pelos gêneros *Phyllomedusa* e *Pithecopus* (Phyllomedusinae). Para tal, foram analisados 7 parâmetros acústicos, 1 morfológico (tamanho de corpo) e 1 ambiental de 15 espécies, testando a presença de sinal filogenético, ajuste de modelo evolutivo e correlação do canto com o tamanho de corpo e estrutura ambiental. Foi observada uma evidente relação entre o tamanho de corpo e os parâmetros do canto, com agrupamentos de dados por gênero. O ambiente não demonstrou influência nos caracteres analisados. No geral, os dados indicam que as características do canto em *Phyllomedusa* e *Pithecopus* evoluem de acordo com o movimento browniano em direta relação com a evolução do tamanho do corpo.

Palavras-chave: Evolução do canto. Sinal Filogenético. Modelo evolutivo. Bioacústica. Phyllomedusinae.

ABSTRACT

Bioacoustic communication in anurans is widely developed, being relevant in the social and territory structuring, as well as in the choice of partners. Considered species-specific, advertisement calls have a direct influence on pre-zygotic reproductive isolation, making it necessary to investigate this phenotypic trait to understand the evolution of the group, as well as speciation mechanisms. Thus, the present work proposes to describe the variation of acoustic parameters, testing the presence of a phylogenetic signal and adequacy of an evolutionary model through the phylogeny of the clade formed by the genera *Phyllomedusa* and *Pithecopus* (Phyllomedusinae). For this purpose, 7 acoustic, 1 morphological (body size) and 1 environmental parameters of 15 species were analyzed, testing the presence of a phylogenetic signal, evolutionary model adjustment and correlation of song with body size and environmental structure. A clear relationship was observed between body size and song parameters, with data groupings by gender. The environment showed no influence on the analyzed characters. Overall, the data indicate that song characteristics in *Phyllomedusa* and *Pithecopus* evolve according to Brownian motion in direct relation with the evolution of body size.

Keywords: Call evolution. Phylogenetic signal. Evolutive model. Bioacoustics. Phyllomedusinae.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - VALORES DE MÉDIA GERAL POR PARÂMETRO	XIII
FIGURA 2 - ÁRVORE FILOGENÉTICA COM AS ESPÉCIES ANALISADAS DE <i>Pithecopus</i> E <i>Phyllomedusa</i>	XIII
FIGURA 3 - COMPONENTES PRINCIPAIS DOS DADOS, PC1 E PC2	XIII
FIGURA 4 - REPRESENTAÇÃO GRÁFICA DO MODELO BROKEN STICK.....	XIII
FIGURA 5 - GRÁFICO REPRESENTANDO VISUALMENTE O SINAL FILOGENÉTICO POR PARÂMETRO, POR ESPÉCIE	XVI

LISTA DE QUADROS

QUADRO 1 - NÚMERO DE INDIVÍDUOS QUE FORAM ANALISADOS PARA DETERMINAR A ESTRUTURA DO CANTO DE ANÚNCIO NOS GÊNEROS <i>Phyllomedusa</i> E <i>Pithecopus</i> E FONTE DOS DADOS.....	XVIII
QUADRO 2 - DESCRIÇÃO DAS PREMISSAS DE CADA MODELO DE EVOLUÇÃO UTILIZADOS NA ANÁLISE.....	XX

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - MÉDIAS DOS PARÂMETROS ACÚSTICOS POR ESPÉCIE	XIII
TABELA 2 - RESULTADO DA ANÁLISE DE COVARIÂNCIA MULTIVARIADA (MANCOVA) TESTANDO O EFEITO DO TAMANHO DO CORPO (CRC) E DO HABITAT OCUPADO PELAS ESPÉCIES NA MATRIZ DE CARACTERÍSTICAS ACÚSTICAS DE <i>Phyllomedusa spp</i> E <i>Pithecopus spp.</i>	XIV
TABELA 3 - VALORES DE SINAL FILOGENÉTICO ESTIMADO DAS CARACTERÍSTICAS ACÚSTICAS PARA AS ESPÉCIES DE <i>Phyllomedusa</i> E <i>Pithecopus</i>	XV
TABELA 4 - AJUSTE DOS MODELOS DE EVOLUÇÃO AS CARACTERÍSTICAS ACÚSTICAS DE <i>Phyllomedusa spp</i> E <i>Pithecopus spp.</i> OS MODELOS AJUSTADOS FORAM O MOVIMENTO BROWNIANO (BM), ORNSTEIN-UHLEMBECK (OU), EARLY BURST (EB) E UM MODELO SEM COVARIÂNCIA INTERESPECÍFICA (WHITE)	XVII

LISTA DE SIGLAS

CRC – Comprimento rostro-cloacal

DP - Duração do pulso

FD - Frequência dominante

FF - Frequência fundamental

IP – Intervalo entre pulsos

LB – Largura de banda

PP – Pico do pulso

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	XII
1.1 OBJETIVOS	XVI
1.1.1 Objetivo Geral	XVI
1.1.2 Objetivos específicos.....	XVI
2. MATERIAL E MÉTODOS	XVII
2.1 COLETA DE DADOS.....	XVII
2.2 ANÁLISE DA VARIAÇÃO ACÚSTICA, PRESENÇA DE SINAL FILOGENÉTICO E MODELO EVOLUTIVO	XVIII
2.2.1 Análise multivariada – PCA e MANCOVA.....	XVIII
2.2.2 Presença de sinal filogenético	XIX
2.2.3 Adequação ao modelo evolutivo.....	XIX
3 RESULTADOS.....	XX
3.1 ESTRUTURA DO CANTO DE ANÚNCIO E PARÂMETROS ACÚSTICOS	XX
3.2 DEFINIÇÃO DOS COMPONENTES PRINCIPAIS	XIII
3.3 INFLUÊNCIA DO TAMANHO DE CORPO E ESTRUTURA AMBIENTAL COM OS PARÂMETROS ACÚSTICOS	XIV
3.4 SINAL FILOGENÉTICO POR PARÂMETRO	XIV
3.5 ADEQUAÇÃO AO MODELO EVOLUTIVO.....	XVI
4 DISCUSSÃO	XVII
REFERÊNCIAS.....	XIX

1 INTRODUÇÃO

A comunicação animal ocorre quando a emissão de um sinal por um indivíduo influencia no comportamento de outro, instantaneamente ou no futuro (HÖDL E AMEZQUITA, 2001; BRADBURY & VEHRENCAMP, 2011). Dentro da própria espécie, a comunicação é comumente utilizada em várias situações sociais, como delimitar territórios, reconhecimento de juvenis, escolha de parceiros e formação e manutenção de grupos sociais (GILLAM, 2011). Além disso, a comunicação pode ser interespecífica, como quando um predador identifica cantos de anúncio da presa (RYAN et al. 1982), ou até emite sons em alta frequência para localização espacial destas (GILLAM, 2011).

Em anuros, esses sinais podem ser visuais, como cores aposemáticas ou comportamentos de exibição (HARTMANN, 2005; TOLEDO & HADDAD, 2008), químicos (como em *Leiopelma hamiltoni*; WALDMAN & BISHOP, 2004), táteis (como em *Hylodes japi*; DE SÁ, 2016), acústicos ou ainda multimodais, nos quais a sinalização é complexa, usando mais de uma modalidade sensorial (DE SÁ, 2016). Entretanto, considerado um grupo “eminentemente acústico”, a comunicação acústica é amplamente desenvolvida e com relevância singular para o grupo, com funções na organização social, disputas territoriais e escolha de parceiros (BRUINJÉ, 2014). Os cantos são responsáveis pelo reconhecimento espécie-específico, possuindo papel primordial na descrição de espécies e na detecção de espécies crípticas (KÖHLER, 2017; ANDRADE, 2020). Além disso, as características do canto são estruturadas nas filogenias, refletindo em as relações evolutivas entre os táxons (GERHARDT, 1994; GUERRA, 2018; SULBARÁN et al, 2018). Ainda, técnicas de monitoramento acústico têm sido utilizadas para estimar melhor a diversidade herpetológica (MELO et al 2021).

Como o canto é espécie-específico, os cantos de anúncio possuem influência direta no isolamento reprodutivo pré-zigótico, o que os torna uma característica fenotípica necessária para a compreensão de sinais evolutivos e mecanismos de especiação (KÖHLER, 2017). Um exemplo é a formação de zonas de “mosaico”, com redução de fluxo gênico por seleção natural reforçada que conduz a uma especiação alopátrica entre linhagens irmãs. Para isso, é necessário que a seleção atue contrária a hibridização, com fêmeas demonstrando percepção

da diferença na comunicação e priorização de linhagens próximas, e por fim, que essa característica seja hereditária e não tenha sido fruto de variações ecológicas (HOSKIN et al., 2005), como a competição por espaço de canto, por exemplo.

Fatores como temperatura e umidade são características ambientais que influenciam diretamente na ecologia dos seres vivos (BEGON, 2006). De maneira geral, a diversidade dos anfíbios da região neotropical reflete uma história evolutiva vinculada intrinsecamente a características ambientais e da geografia (JETZ & PYRON, 2018), que produziu uma diversidade de linhagens endêmicas.

Anfíbios são ectotérmicos, com, majoritariamente, um ciclo de vida bifásico, vinculado diretamente a corpos de água (DUELMAN & TRUEB, 1986; LIEDTKE et al, 2022). Esses animais reduzem suas atividades metabólicas em baixas temperaturas e ficam incapacitados em temperaturas muito elevadas, sendo muito suscetíveis a dessecação, que está diretamente relacionada ao uso do ambiente, bem como têm influência nos comportamentos (WELLS, 2007). Ainda, a temperatura corporal, altamente influenciada pela temperatura ambiental, afeta alguns parâmetros temporais na vocalização dos anuros (GOUTTE, 2018).

A sazonalidade ambiental também possui influência nas atividades reprodutivas dos anuros, sendo que comumente são animais mais ativos à noite, e que possuem fase reprodutiva associada a estações quentes, com reprodução constante em locais tropicais sem sazonalidade. Ainda, são altamente atrelados a umidade relativa do ar, sendo que a chuva influencia diretamente na diversidade filogenética do grupo e também na variabilidade de modos de reprodução, com renovação de sítios e surgimento de sítios efêmeros (MAFFEI, 2014, LIEDTKE et al, 2022).

O ambiente possui grande influência na determinação da comunicação entre anuros, sendo a comunicação visual (p. ex.) mais presente em espécies diurnas, com habitat em ambientes torrenciais (HADDAD, 1999). Para as emissões sonoras, o ambiente atua como agente de seleção, pois tem papel fundamental na otimização ou na degradação do sinal, e pode ser um limitador para a propagação do som, impedindo o estabelecimento da comunicação (ERDTMANN; LIMA, 2013, GERHARDT, 1994).

Também é sabida a influência da estrutura ambiental na emissão bioacústica, sendo que em ambientes com alta densidade vegetal a absorção de ondas sonoras é otimizada, enquanto em ambientes abertos a propagação sonora

se torna variável de acordo com as condições do ar. Além disso, o “efeito solo” é a forma com a qual a porosidade do solo influencia na propagação do sinal, sendo que sons abaixo de 0,5 kHz são diminuídos, enquanto frequências maiores são favorecidas (MORTON, 1975). Ou seja, sons que se propagam em ambientes florestais teriam estruturas diferentes de sons que se propagam ambientes abertos (FENG, 2006, GOUTTE, 2018).

Individualmente o canto ainda pode variar de acordo com o tamanho do corpo e características micro ambientais, sendo que quando a frequência do canto é sobreposta ao ruído do ambiente, a comunicação pode ser mascarada, parcial ou completamente, e o receptor não receber o conteúdo da mensagem (GOUTTE, 2018). A comunicação pode variar de forma muito rápida, seja por recombinação genética, aprendizado cultural ou adaptação local, além de estratégias de vocalização individuais do emissor (LEE, 2016). Já foi observado que alguns machos observam os cantos de seus potenciais competidores intraespecíficos, a fim de direcionar ofensivas físicas para chamar atenção de fêmeas (SCHOU, 2021).

A escolha dos machos para a reprodução através da sinalização acústica comumente está atrelada a uma percepção de que os cantos mais custosos energeticamente são “melhores”, representando melhor saúde e um valor de *fitness mais alto*. Porém, de que forma as características acústicas são qualificadas pelas fêmeas varia grandemente entre as espécies (SCHOU, 2021). Ou seja, a comunicação pode ser modificada antes, durante ou após a emissão, sendo, ainda, dependente da percepção do receptor (LEE et al., 2016).

A hipótese da adaptação acústica (HAA) estabelece que a comunicação por sons é otimizada pelas condições locais que o emissor se encontra (RYAN, COCROFT & WILCZYNKI, 1990), de modo que os sinais acústicos seriam selecionados em cada ambiente de acordo com a distância da propagação e integridade do conteúdo (GOUTTE, 2018). Ainda, a HAA elucida que a comunicação animal atinge seu ótimo quando o indivíduo está em seu próprio habitat (VELASQUEZ, 2018), com o ambiente “moldando” os sinais acústicos através da seleção natural (GOUTTE, 2018).

A HAA tem resultados bastante disputados em Anura (EY & FISHER, 2009), com a maioria dos resultados indicando ausência dessa otimização ambiental (BOSCH & LA RIVA, 2004). Entretanto, ranídeos podem apresentar cantos de anúncio mais curtos e agudos se estiverem em ambientes com alto ruído (GOUTTE,

2018). Contrariamente, em escala populacional, a deriva genética parece ter uma maior influência na divergência acústica em relação as interações dos indivíduos com seu ambiente (LEE, 2016). Atualmente, não há consenso sobre a HAA em Anura, visto que a maioria dos estudos propõe comparações interespecíficas, que possuem influência do tamanho corporal das espécies, bem como suas relações filogenéticas, podendo confundir os resultados (VELASQUEZ, 2018). Ainda, várias dessas análises possuíam uma estrutura analítica em que efeitos históricos (filogenia) e medidas dicotômicas do ambiente podem ter contribuído para que os resultados sejam ambíguos. Assim, levar em consideração a história evolutiva e medidas mais contínuas de ambiente podem ser estratégias de teste mais efetivo para a hipótese (CASTELLANO et. al., 2003).

Ademais, o aquecimento global é uma realidade que tende a se agravar significativamente ainda dentro do século atual, com alguns estudos apontando cerca de 35% da diversidade de anfíbios comprometida por influência disto (HOFFMAN et al. 2010), sendo o grupo de vertebrados mais fortemente impactado. Uma evidência disso é que as populações vêm declinando há cerca de 2 décadas, especialmente na região Neotropical (MAFFEI, 2014). A perda de espécies, unida a fragmentação ambiental e ao baixo conhecimento da diversidade taxonômica geram uma falta de aprofundamento sobre as funções ecológicas desempenhadas pela comunicação acústica, como as diferenças intra e interespecíficas, bem como a interação dela com o ecossistema de forma geral (GUERRA, 2018).

Sob essa perspectiva, a subfamília Phyllomedusinae Günther, 1858 (Hylidae) é um táxon ideal para testar essa hipótese. No Brasil ocorrem 42 espécies, em sete gêneros, sendo que o presente projeto atua com ênfase em dois destes gêneros: *Phyllomedusa* Wagler, 1830 e *Pithecopus* Cope, 1866. Ambos são distribuídos entre vários biomas e possuem ampla variação de tamanho (FROST, 2023), que, como supracitado, são características já tidas como de grande influência na comunicação bioacústica (RÖHR et. al., 2020). Para o canto de soltura (que possui menor pressão de seleção do que o canto de anúncio), por exemplo, já foram evidenciadas diferenças marcantes entre os gêneros *Pithecopus* e *Phyllomedusa*, sugerindo a presença de sinal filogenético, ou seja, que o sinal está estruturado ao longo da evolução do grupo (MÂNGIA et. al., 2019). Ainda, quando analisados os cantos de anúncio em diferentes escalas para os gêneros, foi verificado que a maior parte da variabilidade entre estes pode ser explicada por diferenças interespecíficas,

sendo que todos os parâmetros acústicos testados apresentaram sinal filogenético significativo (RÖHR et. al., 2020).

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo Geral

Descrever de que forma a comunicação de anúncio evoluiu em Phyllomedusinae (Anura, Hylidae), precisamente nos gêneros *Phyllomedusa* e *Pithecopus*.

1.1.2 Objetivos específicos

- Quantificar parâmetros acústicos e temporais médios dos cantos de anúncios amostrados;
- Testar a presença de sinal filogenético e ajustar modelos de evolução às características dos cantos de anúncio;
- Avaliar a influência do tamanho de corpo médio e estrutura de habitat por espécie.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 COLETA DE DADOS

Dentre as espécies analisadas (TABELA 1), alguns arquivos de áudio foram cedidos pelo pesquisador Lucas Batista Crivellari (UFPR), enquanto outros foram disponibilizados pela Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard (UNICAMP). Cada um dos arquivos, representando os cantos de um indivíduo, foram analisados no software *SoundRuler*®. De cada indivíduo foram selecionados aleatoriamente um máximo de 5 cantos para análise. Os parâmetros acústicos analisados foram: total de pulsos, frequência dominante do pulso, frequência fundamental do pulso, pico do pulso e a largura de banda. Para amostragem de parâmetros temporais, foram utilizados tempo entre picos de pulsos e duração do pulso. Em seguida, os valores médios por indivíduo foram utilizados para obter uma média por espécie, como em Bruinjé (2014).

Para obtenção da média de tamanho de corpo por espécie, foram utilizadas as informações de comprimento rostro-cloacal de Womack & Bell (2020), enquanto a árvore filogenética de referência comparativa foi obtida de Jetz & Pyron (2018). Por fim, as informações sobre habitat foram retiradas da IUCN (2023). Das categorias de habitat disponibilizadas (*Habitat Classification Scheme v.3.1.*, - IUCN, 2023) *Forest* foi considerado como ambiente fechado, enquanto *Savanna* ou *Shrubland* (arbustivo) foram considerados ambientes abertos. No caso de espécies que ocorrem em mais de um habitat, esta foi considerada de ambiente misto. O habitat do tipo *Wetland* (inland) foi considerado como parte das definições descritas anteriormente quando em associação com uma dessas categorias.

QUADRO 1 - NÚMERO DE INDIVÍDUOS QUE FORAM ANALISADOS PARA DETERMINAR A ESTRUTURA DO CANTO DE ANÚNCIO NOS GÊNEROS *Phyllomedusa* E *Pithecopus* E FONTE DOS DADOS

<i>Phyllomedusa</i>		
Espécies	Número de indivíduos	Origem dos áudios
<i>P. bicolor</i>	1	FNJV
<i>P. boliviensis</i>	1	FNJV
<i>P. burmeisteri</i>	5	FNJV
<i>P. distincta</i>	8	Dois do pesquisador, seis da FNJV
<i>P. iheringii</i>	1	FNJV
<i>P. sauvagii</i>	1	FNJV
<i>P. tarsius</i>	2	FNJV
<i>P. tetraploidea</i>	8	Pesquisador
<i>P. vaillantii</i>	2	FNJV
<i>Pithecopus</i>		
Espécies	Número de indivíduos	Origem dos áudios
<i>P. azureus</i>	3	Pesquisador
<i>P. rusticus</i>	7	Três do pesquisador, quatro da FNJV
<i>P. megacephalus</i>	1	FNJV
<i>P. nordestinus</i>	2	FNJV
<i>P. palliatus</i>	2	FNJV
<i>P. rohdei</i>	6	FNJV

Fonte: FNJV e pesquisador

2.2 ANÁLISE DA VARIAÇÃO ACÚSTICA, PRESENÇA DE SINAL FILOGENÉTICO E MODELO EVOLUTIVO

As análises filogenéticas comparativas foram todas realizadas no ambiente R (*R-Development-Core-Team* 2023), utilizando os pacotes *ape* (PARADIS, 2019), *geiger* (et al, 2014), *phylosignal* (KECK, RIMET & FRANC, 2016) e *phytools* (REVELL, 2012). Também, em todas as análises, o valor utilizado do grau de significância para se rejeitar a hipótese nula (valor-p) foi de 0,05.

2.2.1 Análise multivariada – PCA e MANCOVA

Para observar os possíveis padrões na estrutura da variância/covariância dos dados, foi utilizada uma Análise de Componentes Principais (PCA). O PCA é uma técnica estatística multivariada que reduz o conjunto original de variáveis a uma matriz associativa, que gera eixos que representam os principais eixos de variação

(componentes principais). A PCA é indicada para a menor perda possível de informações de uma massa de dados, sendo que a variação observada é redistribuída nos eixos originais, gerando vetores ortogonais com os parâmetros acústicos, através dos quais as espécies (pontos) são distribuídas.

Para correlacionar as características de habitat e tamanho de corpo às variáveis acústicas, foi utilizada a Análise Multivariada de Covariância (MANCOVA) que testa o efeito de uma variável preditora à múltiplas variáveis resposta simultaneamente (matriz de variáveis resposta).

2.2.2 Presença de sinal filogenético

Todos os parâmetros utilizados foram testados de forma individual para o sinal filogenético, através da estatística λ (lambda) de Pagel (PAGEL, 1999). Esta, já amplamente utilizada na inferência de padrões evolutivos para caracteres biológicos (BRUINJÉ, 2014), varia entre 0 e 1, sendo que, quanto mais próximo de 1, maior a indicação de presença de sinal filogenético.

Considerando que as análises de sinal filogenético são globais, elas têm como premissa considerar a variação da característica como homogênea ao longo da árvore filogenética. Para testar a variação de sinal filogenético em escala local foi usado uma medida de sinal que considera variação local, o I de Moran local (ANSELIN, 1995) que detecta regiões de autocorrelação maior ou menor de acordo com o padrão geral na árvore. Assim, é possível determinar pares de espécies que diferem, entre si, mais (ou menos) do padrão geral da árvore.

2.2.3 Adequação ao modelo evolutivo

Os parâmetros estruturados na filogenia (sinal filogenético significativo) foram ajustados a quatro modelos evolutivos dentre *Early Burst*, *White-Noise*, Movimento Browniano e *Ornstein-Uhlenbeck* (quadro 2), para determinar o modo de evolução de cada caráter individualmente. Para determinação do melhor modelo, foi utilizado o Critério de Akaike corrigido (AICc), sendo que o modelo com menor AICc possui melhor ajuste, pois mantém a maior parte da informação contida nos dados (BRUINJÉ, 2014).

QUADRO 2 - DESCRIÇÃO DAS PREMISSAS DE CADA MODELO DE EVOLUÇÃO UTILIZADOS NA ANÁLISE

Modelos evolutivos	
<i>Early Burst</i> (EB)	Representa uma radiação adaptativa onde ocorre um aumento rápido das taxas de especiação e de evolução dos caracteres, seguido por uma redução na diversificação
<i>White-noise</i> (WHITE)	Uma relação não-filogenética, com distribuição normal e ausência de covariância interespecífica.
<i>Brownian Movement</i> (BM)	Evolução neutra, apenas em função do tempo (PARADIS, 2012).
<i>Ornstein-Uhlenbeck</i> (OU)	Forças de seleção atuantes, gerando uma zona adaptativa (BUTLER et al, 2004).

3 RESULTADOS

3.1 ESTRUTURA DO CANTO DE ANÚNCIO E PARÂMETROS ACÚSTICOS

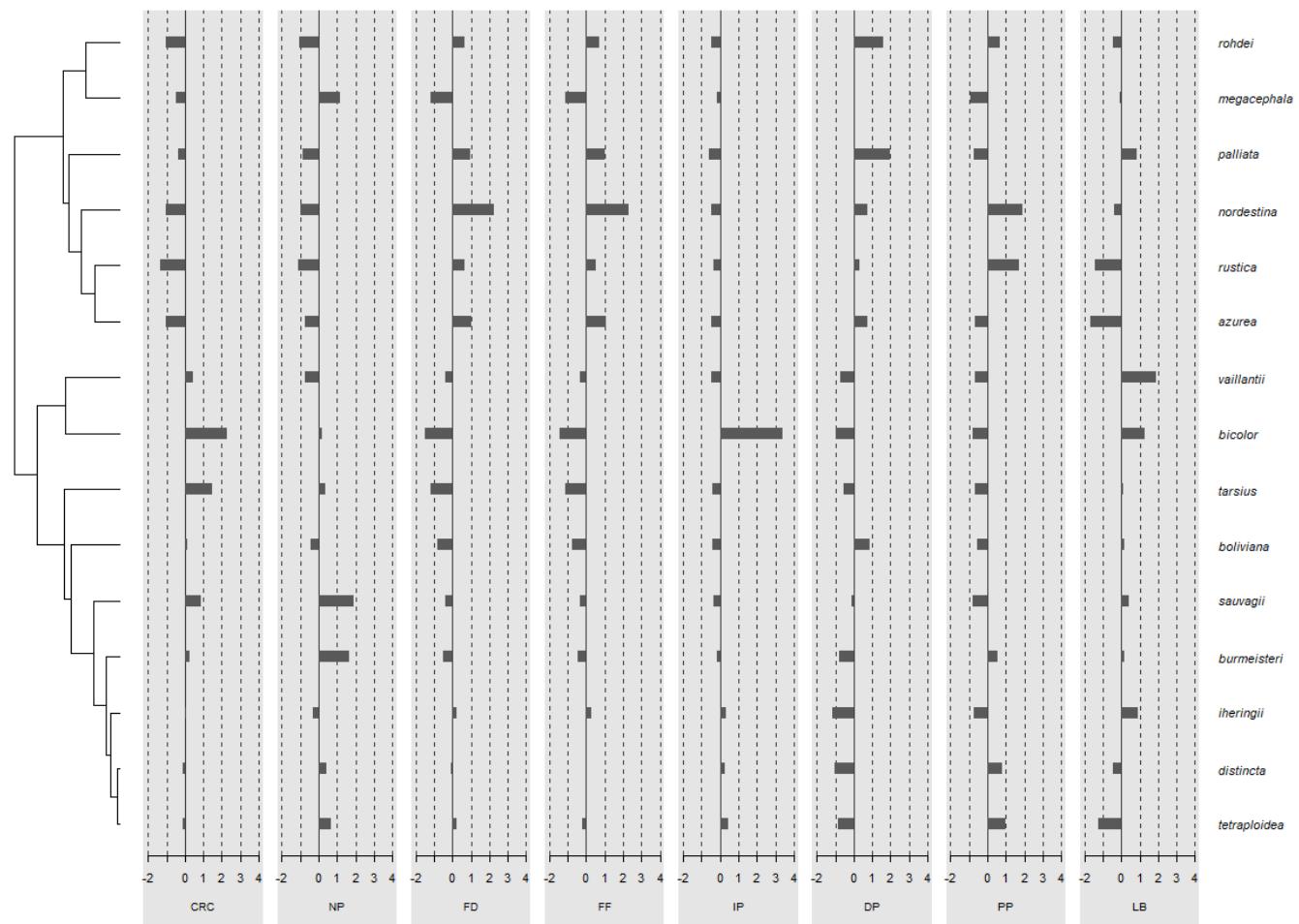
Dois terços das espécies analisadas ocorrem em habitats de ambientes fechados. Além disso, entre as espécies analisadas, a distribuição das características normalizadas (TABELA 1, FIGURA 1) CRC, FF, FD e NP variam de acordo com os dois gêneros na filogenia, indicando uma relação histórica e alométrica. Já as características IP, DP, PP e LB são mais variadas entre as espécies, como demonstrado na FIGURA 2, na qual é possível observar cada uma das variáveis na filogenia, demonstrando visualmente as proporções das diferenças no valor dos parâmetros para cada espécie.

TABELA 1 - MÉDIAS DOS PARÂMETROS ACÚSTICOS POR ESPÉCIE

Espécies	Habitat	CRC (mm)	NP	FD (Hz)	FF (Hz)	IP (s)	DP (s)	PP (Hz)	LB
<i>Pithecopus azureus</i>	aberto	44.40	4.47	1925.354	962.677	8.781	0.803	0.059	518.980
<i>Pithecopus rusticus</i>	misto	35.46	2.81	1764.336	847.819	12.161	0.662	0.483	553.086
<i>Pithecopus nordestinus</i>	aberto	43.70	3.23	2476.563	1238.281	7.579	0.807	0.515	713.289
<i>Pithecopus palliatus</i>	fechado	62.30	3.86	1898.438	949.219	3.644	1.237	0.050	901.251
<i>Pithecopus rohdei</i>	misto	44.40	3.00	1779.595	889.797	8.522	1.113	0.293	708.726
<i>Pithecopus megacephalus</i>	NA	60.20	13.22	951.389	475.694	19.351	0.545	0.010	767.037
<i>Phyllomedusa tetraploidea</i>	fechado	69.73	10.87	1582.516	679.297	40.174	0.243	0.347	584.822
<i>Phyllomedusa boliviana</i>	fechado	76.40	5.83	1118.534	559.267	10.552	0.846	0.080	804.021
<i>Phyllomedusa iheringii</i>	aberto	75.00	6.42	1590.726	795.363	36.066	0.130	0.042	908.643
<i>Phyllomedusa sauvagii</i>	misto	96.60	16.823	1307.753	653.877	12.901	0.509	0.031	841.568
<i>Phyllomedusa bicolor</i>	fechado	135.00	8.63	808.594	404.297	145.717	0.197	0.037	966.719
<i>Phyllomedusa tarsius</i>	fechado	112.00	9.56	965.558	482.779	11.428	0.350	0.056	787.993
<i>Phyllomedusa vaillantii</i>	fechado	84.00	4.56	1312.500	656.250	7.692	0.280	0.057	1063.251
<i>Phyllomedusa burmeisteri</i>	fechado	79.00	15.42	1266.493	633.247	18.874	0.276	0.268	799.654
<i>Phyllomedusa distincta</i>	fechado	70.00	9.97	1449.135	724.567	34.259	0.179	0.316	702.689

LEGENDA: CRC – Comprimento rostro-cloacal; FD - frequência dominante; FF - frequência fundamental; IP – intervalo entre pulsos; DP - duração do pulso, PP – pico do pulso; LB – largura de banda.

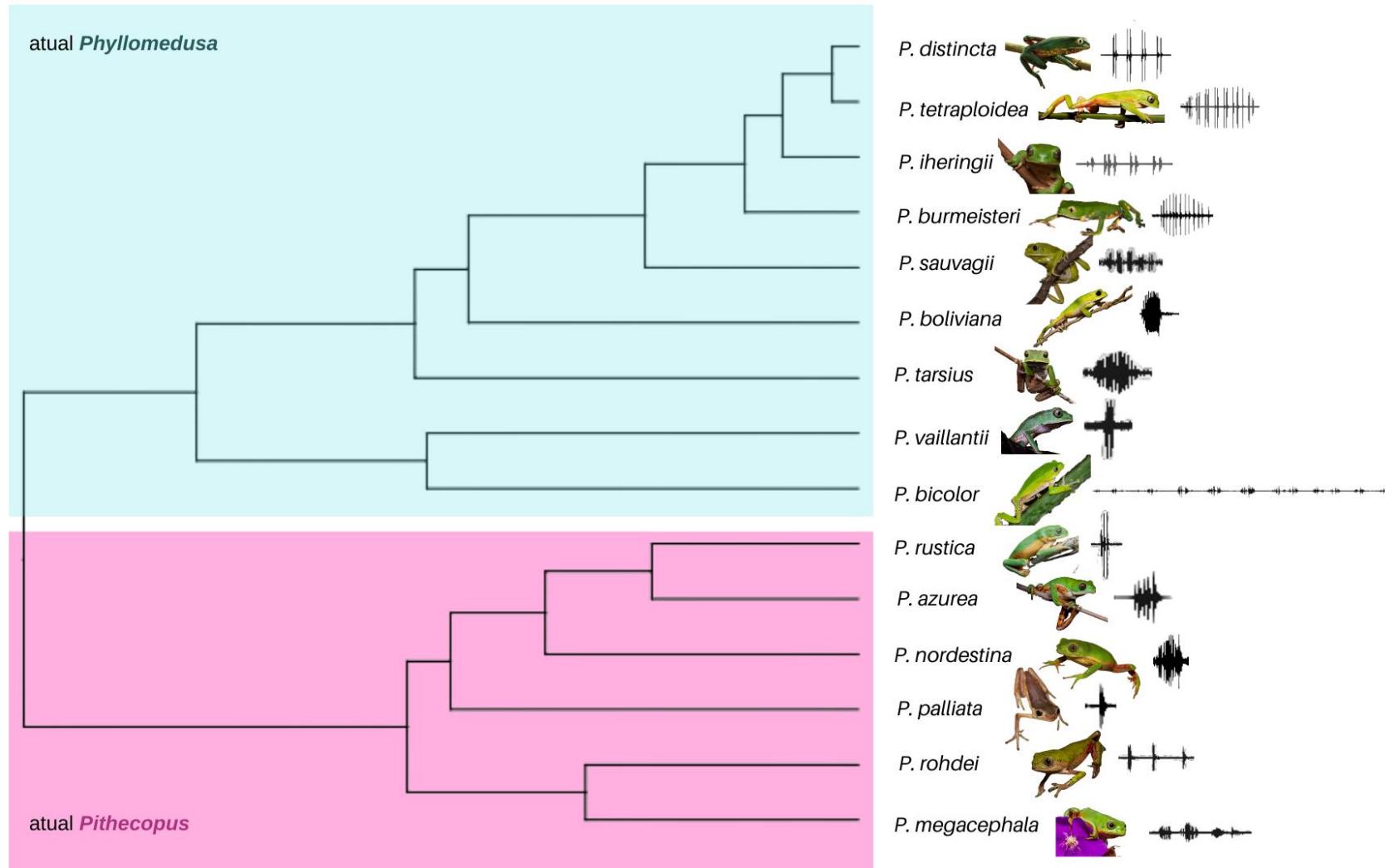
FIGURA 1 - VALORES DE MÉDIA GERAL POR PARÂMETRO



FONTE: A autora (2023).

LEGENDA: Valores normalizados em função da média geral das variáveis acústicas analisadas em *Phyllomedusa spp* e *Pithecopus spp*.

FIGURA 2 - ÁRVORE FILOGENÉTICA COM AS ESPÉCIES ANALISADAS DE *Pithecopus* E *Phyllomedusa*



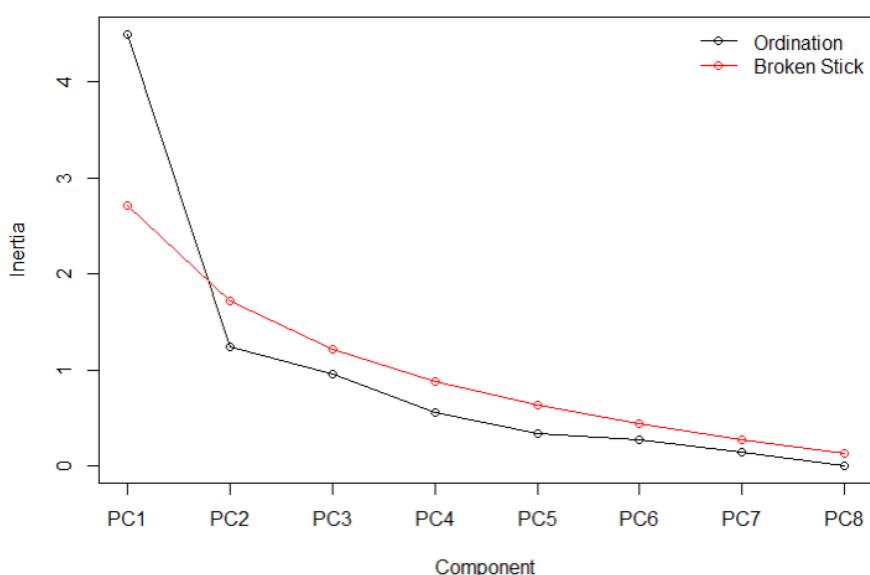
FONTE: A autora (2023), adaptado de Jetz & Pyron (2018).

LEGENDA: Filogenia das espécies amostradas, com imagens do animal e também um modelo do oscilograma analisado para a espécie. Os epítetos específicos, de acordo com Jetz & Pyron (2018), referem-se ao gênero *Phyllomedusa* spp, destacado em turquesa. Atualmente, parte do gênero foi formalmente renomeado para *Pithecopus* spp, destacado em rosa.

3.2 DEFINIÇÃO DOS COMPONENTES PRINCIPAIS

Os componentes principais 1 e 2 explicaram 71% da variação/covariação dos dados. Com a aplicação do método de *Broken Stick* (FIGURA 3), que seleciona quais eixos possuem variação não aleatória associada, apenas o primeiro eixo (PC1), que responde por 56% da variação nos dados foi retido (FIGURA 4). Neste, há uma evidente divisão das espécies por tamanho de corpo, sendo que o vetor que representa o comprimento rostro-cloacal (CRC) é inversamente posicionado em relação aos dados de frequência dominante e fundamental (FD e FF). Assim, é possível perceber que espécies de maior tamanho possuem um maior número de pulsos (NP) e intervalo entre pulsos (IP), bem como maior largura de banda. Já as espécies de menor tamanho possuem maiores frequências, maior duração do pulso (DP) e Pico de pulso (PP). No geral, o primeiro componente separa as espécies dos gêneros *Phyllomedusa* (quadrante positivo) e *Pithecopus* (quadrante negativo). Já o PC2, que explica 15% da variação, demonstra basicamente a diferença entre pulsos, sendo que espécies com maiores duração do pulso e largura de banda estão dispostas no quadrante positivo, enquanto no quadrante negativo estão as espécies com maior pico de pulsos, intervalo entre pulsos e número de pulsos.

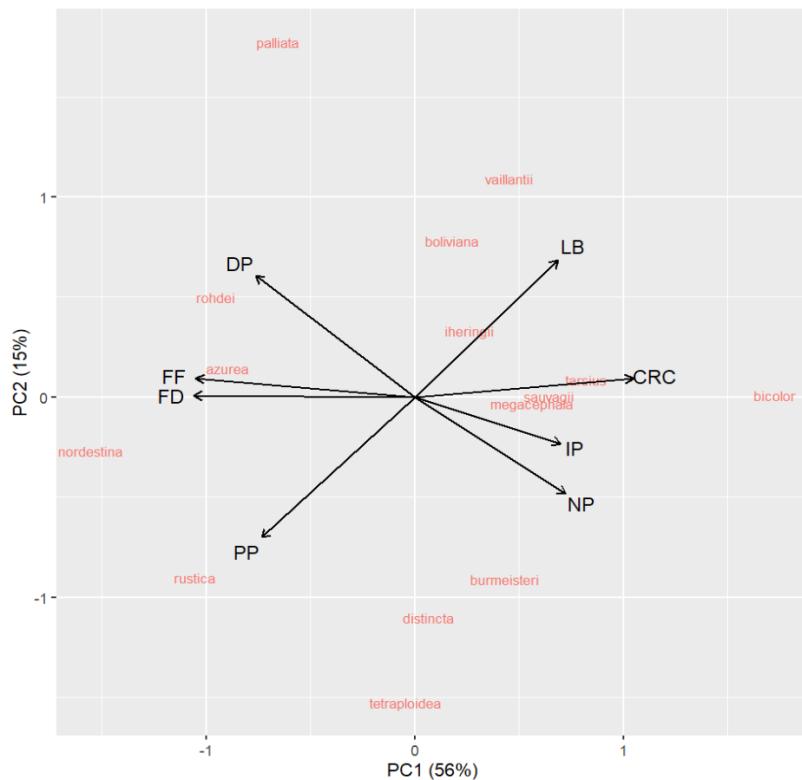
FIGURA 3 - REPRESENTAÇÃO GRÁFICA DO MODELO BROKEN STICK



FONTE: A autora (2023).

LEGENDA: Partição da variação na análise de componentes principais pelo modelo de *Broken stick* (linha vermelha) e a produzida pela ordenação (linha escura).

FIGURA 4 - COMPONENTES PRINCIPAIS DOS DADOS, PC1 E PC2



FONTE: A autora (2023).

LEGENDA: representação no espaço acústico dos dois primeiros componentes principais das espécies (escores) e das variáveis (vetores).

3.3 INFLUÊNCIA DO TAMANHO DE CORPO E ESTRUTURA AMBIENTAL COM OS PARÂMETROS ACÚSTICOS

A análise de variância multivariada indicou que o tamanho do corpo ($p<0,01$) influencia os parâmetros acústicos (TABELA 2), enquanto a estrutura ambiental (TABELA 2, $p>0,05$) não influenciou as características do canto de anúncio.

TABELA 2 - RESULTADO DA ANÁLISE DE COVARIÂNCIA MULTIVARIADA (MANCOVA) TESTANDO O EFEITO DO TAMANHO DO CORPO (CRC) E DO HABITAT OCUPADO PELAS ESPÉCIES NA MATRIZ DE CARACTERÍSTICAS ACÚSTICAS DE *Phylomedusa spp* E *Pithecopus spp*.

	Pillai	Probabilidade
CRC	0.967	0.008
Estrutura ambiental	1.750	0.351

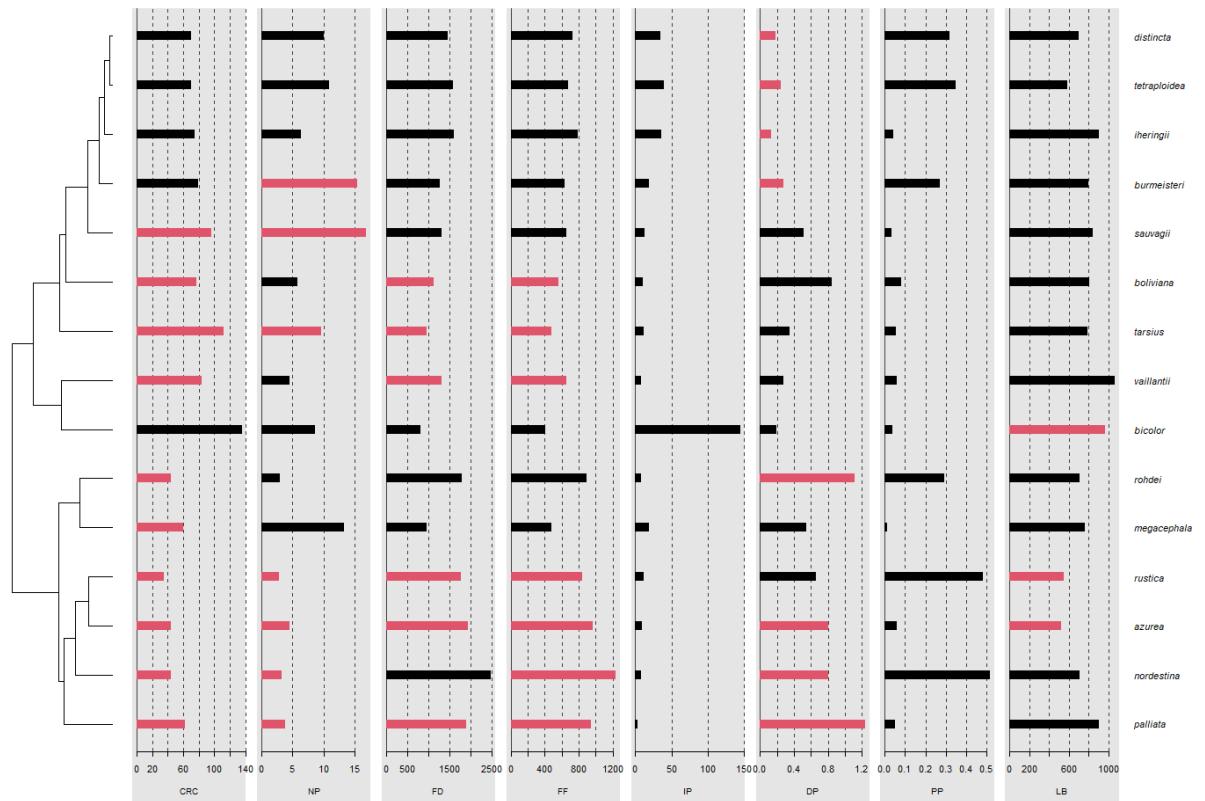
3.4 SINAL FILOGENÉTICO POR PARÂMETRO

A análise do lambda de Pagel indicou cinco dentre oito variáveis com presença de padrão na filogenia (TABELA 3). São estas: frequência dominante ($\lambda=1$, $p<0,03$), frequência fundamental ($\lambda=1$, $p<0,02$), intervalo entre pulsos ($\lambda=1$, $p<0,02$), duração do pulso ($\lambda=1$, $p<0,01$) e comprimento rostro-cloacal ($\lambda=1$, $p<0,01$). Na FIGURA 3, é possível visualizar o sinal filogenético por parâmetro acústico, com os valores significativos indicados em vermelho, indicando regiões de autocorrelação em relação ao padrão geral da filogenia.

TABELA 3 - VALORES DE SINAL FILOGENÉTICO ESTIMADO DAS CARACTERÍSTICAS ACÚSTICAS PARA AS ESPÉCIES DE *Phylomedusa* E *Pithecopus*

	Lambda	Probabilidade
CRC	1.03	0.001
DP	1.02	0.002
IP	1.02	0.019
FF	1.02	0.019
FD	1.00	0.022
NP	0.34	0.224
LB	0.58	0.268
PP	0.00	1.000

FIGURA 3 - GRÁFICO REPRESENTANDO VISUALMENTE O SINAL FILOGENÉTICO POR PARÂMETRO, POR ESPÉCIE



FONTE: A autora (2023).

LEGENDA: Variação de sinal filogenético em escala local (I de Moran local) em *Phyllomedusa spp* e *Pithecopus spp* demostrando as espécies que variam do padrão global.

3.5 ADEQUAÇÃO AO MODELO EVOLUTIVO

Das 5 variáveis que estavam estruturadas na filogenia, apenas o intervalo entre pulsos e o tamanho da banda tiveram melhor ajuste no modelo White-noise, indicando que a distribuição dos dados é normal e não há covariância interespecífica. As demais evoluem de acordo com o modelo movimento browniano, conforme tabela 4.

TABELA 4 - AJUSTE DOS MODELOS DE EVOLUÇÃO AS CARACTERÍSTICAS ACÚSTICAS DE *Phyllomedusa spp* E *Pithecopus spp*. OS MODELOS AJUSTADOS FORAM O MOVIMENTO BROWNIANO (BM), ORNSTEIN-UHLEMBECK (OU), EARLY BURST (EB) E UM MODELO SEM COVARIÂNCIA INTERESPECÍFICA (WHITE)

	BM	OU	EB	WHITE
CRC	132.645	135.827	134.400	145.536
	0.61	0.12	0.25	0
IP	94.209	93.444	97.391	92.422
	0.19	0.29	0.04	0.48
FD	224.345	227.389	227.527	229.569
	0.67	0.15	0.14	0,05
FF	203.254	206.318	206.436	208.580
	0.67	0.14	0.14	0.05
DP	5.639	8.816	8.821	15.272
	0.706	0.144	0.144	0.006

4 DISCUSSÃO

O chamado ‘chack call’ é definido como um canto de anúncio com pulsos maiores (>DP) e menor intervalo entre eles (<IP), tido como comum para espécies como *P. bicolor*, *P. boliviana* e *P. tarsius* (KOHLER, 2000). Curiosamente, nos dados analisados, *P. bicolor* divergiu significativamente da média de intervalo de pulsos, com os maiores intervalos dentre as espécies analisadas. De modo oposto, espécies como *P. distincta*, *P. iheringii* e *P. tetraploidea* comumente possuem cantos com menores pulsos, organizados em conjuntos com maiores intervalos (FORTI, 2019), padrão que coincide com o encontrado no presente estudo para as espécies. De forma geral, é proposto que os cantos em *Phyllomedusa* evoluíram não apenas em adição de pulsos(>NP) mas também no aumento do intervalo entre pulsos (>IP; DE MELLO BEZERRA, 2021), de acordo com os dados coletados.

As análises demonstraram que o tamanho do corpo influencia as características acústicas, especialmente a frequência fundamental e dominante, o que está de acordo com a maior parte dos estudos similares (RÖHR et al., 2020; TONINI, 2020, DE MELLO BEZERRA, 2021). Comumente isso é associado a ideia

de que corpos maiores possuem maiores estruturas vocais, o que gera maiores larguras de banda (LB; MARTIN 1972, DE MELLO BEZERRA, 2021), porém há exceções já relatadas em Anuros, as quais podem estar relacionadas a pequenos aparelhos vocais em corpos grandes (TONINI, 2020). Além disso, a relação inversamente proporcional entre tamanho de corpo e frequência dominante é amplamente relatada para anuros (KOHLER, 2017), de modo que espécies maiores possuem menores frequências e vice-versa, indicando que o tamanho e o uso de diferentes canais de comunicação podem estar associados com o processo de especiação, pois evoluíram conjuntamente (GINGRAS et al, 2013). Aliás, as análises multivariadas demonstraram uma evidente alometria, na qual o tamanho (CRC) é um componente relevante para a diferença observada nos cantos entre as espécies, apresentando o padrão de *Pithecopus* com menores CRC e maiores FD, enquanto *Phyllomedusa* com maiores CRC e menores FD, uma significante correlação inversa (BEZERRA, 2021)

Para o ambiente, a hipótese nula de variações aleatórias entre os parâmetros acústicos entre os ambientes foi aceita, reiterando o baixo suporte da Hipótese da Adaptação Acústica (HAA) para anuros, especialmente em análises intraespecíficas (RÖHR, 2020; DE MELLO BEZERRA, 2021). Anuros possuem, de forma geral, menor mobilidade que aves, para as quais foi descrita a HAA (MORTON, 1975), o que pode explicar o fato do suporte à hipótese para anuros somente quando em pequenas escalas (VELASQUEZ, 2018; SULBARAN, 2019), em detrimento a maiores escalas que, devido a medidas de ambiente imprecisas, não consideram os habitats locais (presente estudo; GOUTTE, 2018; EY & FISCHER, 2009). Além disso, variáveis ambientais não se resumem a cobertura vegetal, já sabida a influência da temperatura (KOHLER, 2017), umidade relativa (SILVERIO, 2021) e barulho de fundo (RÖHR, 2016) na vocalização de anuros, o que demonstra a complexidade multifatorial na análise da influência ambiental na comunicação acústica.

Dos cinco parâmetros acústicos com sinal filogenético significativo, foram verificadas evidências similares na literatura (ROHR, 2020; GINGRAS, 2013; GOICOECHEA, 2010). Adicionalmente, quando ajustados ao modelo evolutivo, um dos caracteres apresentou distribuição normal e não-filogenética (intervalo entre pulsos - IP), enquanto os demais ficaram todos ajustados ao Movimento Browniano. Isso pode ter se dado porque Röhr (2020) e Gingras (2013) utilizam da estatística K

de Bloomberg (2003), e as métricas utilizadas divergem uma da outra, podendo apresentar resultados diferentes mesmo na análise de um único banco de dados (MÜNKEMÜLLER et. al., 2012). Além disso, como o sinal filogenético compara a variabilidade das características em relação a variabilidade residual considerando a história evolutiva, ao analisarmos menos espécies do que Röhr (2020), a diferença na variabilidade pode ser associada com um maior número de espécies, sendo puramente uma questão de amostragem de táxon. O movimento browniano é o modelo mais comum de evolução para características quantitativas (Felsenstein, 1985). No caso das características acústicas isso implica que a variação entre as espécies foi sendo acumulada proporcionalmente ao tempo de divergência, com incrementos aleatórios. As características que não se ajustaram a nenhum modelo de evolução (*White-Noise*) tinham parâmetros no limite da distribuição, ou seja, essa ausência de ajuste pode ser um efeito da nossa amostragem de táxon ou mesmo das medidas tomadas e não propriamente represente uma característica sem relação com a história evolutiva do grupo.

No geral, os dados indicam que as características do canto em *Phyllomedusa* e *Pithecopus* evoluem de acordo com o movimento browniano em direta relação com a evolução do tamanho do corpo.

REFERÊNCIAS

- ANDRADE, F. S., Haga, I. A., Sousa, J. F., Recco-Pimentel, S. M., Toledo, L. F. & Bruschi, D. P. 2020. A new cryptic species of *Pithecopus* (Anura, Phyllomedusidae) in north-eastern Brazil. European Journal of Taxonomy.
- ANSELIN, L. 1995. Local indicators of spatial association—LISA. *Geograph. Analysis* 27:93–115.
- BEZERRA, A. M., MENDOZA-ROLDAN, J. S., & HEPP, F. (2021). On the vocal repertoire of the monkey frog *Phyllomedusa venusta*: distress call and the presumed non-existing advertisement call. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. <https://doi.org/10.1080/01650521.2021.1984795>.
- BLOMBERG, S.P., GARLAND, T., AND IVES, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution* 57(4): 717–745. doi:10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x.

BOSCH, J. & LA RIVA, D. I. Are frog calls modulated by the environment? An analysis with anuran species from Bolivia. *Can. J. Zool.* 82, 880–888 (2004).

BRADBURY, J.W. & VEHRENCAMP, S.L. (2011) Principles of animal communication. Vol. 2. Sinauer Associates, Sunderland, 697 pp.

BRUINJÉ, André Carreira. EVOLUÇÃO DO CANTO DE ANÚNCIO EM HYPSIBOAS (HYLIDAE). 2014. 49 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2014.

BUTLER, M. A., KING, A. A., 2004. Phylogenetic comparative analysis: a modeling approach for adaptive evolution, *The Am.Nat.* 164:6.

CASTELLANO, S., GIACOMA, C. & RYAN, M. J. Call degradation in diploid and tetraploid green toads. *Biol. J. Linn. Soc.* 78, 11–26 (2003).

DE MELLO BEZERRA, A., POTSCHE DE CARVALHO-E-SILVA, S., & PEDREIRA GONZAGA, L. (2021). Evolution of acoustic signals in Neotropical leaf frogs. *Animal Behaviour*, 181, 41–49. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.08.014>.

DE SÁ FP, ZINA J, HADDAD CFB (2016). Sophisticated Communication in the Brazilian Torrent Frog *Hylodes japi*. *PLoS ONE* 11(1): e0145444.doi:10.1371/journal.pone.0145444.

ERDTMANN, L.K.; LIMA, A.P. Environmental effects on anuran call design: what we know and what we need to know. *Ethology Ecology & Evolution*, [S.L.], v. 25, n. 1, p. 1-11, jan. 2013. Informa UK Limited.
<http://dx.doi.org/10.1080/03949370.2012.744356>.

EY, E. & FISCHER, J. The ‘acoustic adaptation hypothesis’ - a review of the evidence from birds, anurans and mammals. *Bioacoustics* 19,21–48 (2009).

FENG, A. S. et al. Ultrasonic communication in frogs. *Nature* 440, 333–336 (2006).

Forti LR, Haddad CFB, Leite F, Drummond LO, Assis C, Crivellari LB, Mello CM, Garcia PCA, Zornosa-Torres C, and Toledo LF. 2019. Notes on vocalizations of

Brazilian amphibians IV: advertisement calls of 20 Atlantic Forest frog species. PeerJ (7): 1–39

FROST, DARREL R. 2021. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1 (Date of access). Electronic Database accessible at <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA. doi.org/10.5531/db.vz.0001.

GILLAM, E. (2011) An Introduction to Animal Communication. Nature Education Knowledge 3(10):70.

Gingras, B., Boeckle, M., Herbst, C.T. and Fitch, W.T. (2013), Call acoustics reflect size across four anuran clades. J Zool, 289: 143-150. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2012.00973.x>

HADDAD, CÉLIO F. B.; GIARETTA, ARIOMALDO A. Visual and Acoustic Communication in the Brazilian Torrent Frog, *Hylodes asper* (Anura:Leptodactylidae). *Herpetologica*, São Paulo, v. 55, n. 3, p. 324-333, set. 1999.

HARTMANN, MARÍLIA T.; GIASSON, LUIS O. M.; HARTMANN, PAULO A.; HADDAD, CÉLIO F. B.. Visual communication in Brazilian species of anurans from the Atlantic forest. *Journal Of Natural History*, [S.L.], v. 39, n. 19, p. 1675-1685, set. 2005. Informa UK Limited. <http://dx.doi.org/10.1080/00222930400008744>.

HÖDL, W. AND AMEZQUITA, A. (2001). Visual signaling in anuran amphibians. In: *Anuran communication*, (M.J. Ryan, ed.). Smithsonian Inst. Press, Washington. Pp. 121-141.

HOFFMANN, M., HILTON-TAYLOR, C., ANGULO, A. et al. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 330, 1503–1509.

IUCN 2023. Habitat Classification Scheme. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/resources/habitat-classification-scheme>. Acesso em: 20 abr. 2023.

IUCN 2023. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2023-1. Disponível em: <https://www.iucnredlist.org>. Acesso em 20/06/2023.

JETZ, W., & PYRON, R. A. (2018). The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. *Nature Ecology and Evolution*, 2(5), 850–858. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0515-5>.

Keck F., Rimet F., Bouchéz A., and Franc A. (2016). phylosignal: an R package to measure, test, and explore the phylogenetic signal. *Ecology and Evolution*, 6(9), 2774–2780. doi:10.1002/ece3.2051

KÖHLER J. 2000. Amphibian diversity in Bolivia: a study with special reference to montane forest regions. *Bonner zool-ogische Monographien*. 48:1–243.

KÖHLER, JÖRN; JANSEN, MARTIN; RODRÍGUEZ, ARIEL; KOK, PHILIPPE J. R.; TOLEDO, LUÍS FELIPE; EMMRICH, MIKE; GLAW, FRANK; HADDAD, CÉLIO F. B.; RÖDEL, MARK-OLIVER; VENCES, MIGUEL. The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. *Zootaxa*, [S.L.], v. 4251, n. 1, p. 1, 11 abr. 2017. Magnolia Press. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.4251.1.1>.

MAFFEI, Fábio. RELAÇÕES ENTRE VARIÁVEIS AMBIENTAIS E ANFÍBIOS ANUROS EM ÁREAS DE CERRADO E FLORESTA ESTACIONAL SEMIDEcidUAL. 2014. 104 f. Tese (Doutorado) - Curso de Ciências Biológicas, Zoologia, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, 2014. Disponível em: <https://repositorio.unesp.br/bitstream/handle/11449/114051/000799156.pdf?sequence=1&isAllowed=y>. Acesso em: 7 maio 2022.

MÂNGIA, S., CAMURUGI, F., PEREIRA, E. A., CARVALHO, P., RÖHR, D. L., FOLLY, H., & SANTANA, D. J. (2019). Release calls of four species of Phyllomedusidae (Amphibia, Anura). *Herpetozoa*, 32, 77–81. <https://doi.org/10.3897/herpetozoa.32.e35729>.

MORTON, E. S. (1975). Ecological sources of selection on avian sounds. *Am. Nat.*, 109, 17-34.

MÜNDEMÜLLER, T., LAVERGNE, S., BZEZNIK, B., DRAY, S., JOMBART, T., SCHIFFERS, K., & THUILLER, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 743–756. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>

NOEMÍ GOICOECHEA; IGNACIO DE LA RIVA; JOSÉ M. PADIAL (2010). *Recovering phylogenetic signal from frog mating calls.*, 39(2), 141–154.
doi:10.1111/j.1463-6409.2009.00413.

PAGEL, M., 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution, *Nature* 401: 877-884.

PARADIS, E., 2012. Analysis of Phylogenetics and Evolution with R, Springer204–205.

Paradis E, Schliep K (2019). “ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R.” *Bioinformatics*, *35*, 526-528.
doi:10.1093/bioinformatics/bty633<<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>>.

Pennell, M. W., J. M. Eastman, G. J. Slater, J. W. Brown, J. C. Uyeda, R. G. FitzJohn, M. E. Alfaro, and L. J. Harmon {2014} geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics*, 30, 2216-2218.

R Core Team (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.

Revell L (2012). “phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things).” *Methods in Ecology and Evolution*, *3*, 217-223.
doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x <<https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>>.

RÖHR, D. L., CAMURUGI, F., MARTINEZ, P. A., SOUSA-LIMA, R. S., JUNCÁ, F. A., & GARDA, A. A. (2020). Habitat-dependent advertisement call variation in the monkey frog *Phyllomedusa nordestina*. *Ethology*, 126(6), 651–659.
<https://doi.org/10.1111/eth.13017>

RÖHR, D. L., F. CAMURUGI, G. B. PATERNO, M. C. GEHARA, F. A. JUNCÁ, G. F. R. ÁLVARES, R. A. BRANDÃO, AND A. A. GARDA. (2020). Variability in anuran advertisement call: a multi-level study with 15 species of monkey tree frogs (Anura, Phyllomedusidae). *Canadian Journal of Zoology* 98: 495–504
(dx.doi.org/10.1139/cjz-2020-0018).

Röhr, D. L., Paterno, G. B., Camurugi, F., Juncá, F. A., & Garda, A. A. (2016). Background noise as a selective pressure: stream-breeding anurans call at higher frequencies. *Organisms Diversity and Evolution*, 16(1), 269–273.
<https://doi.org/10.1007/s13127-015-0256-0>.

RYAN, M., COCROFT, R. & Wilczynski, W. The role of environmental selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog. *Acris crepitans*. *Evolution* 44, 1869–1872 (1990).

RYAN M.J., TUTTLE M.D., & RAND A.S. Sexual advertisement and bat predation in a neotropical frog. *American Naturalist* 119, 136–139 (1982).

SILVERIO, M. R. PADRÕES NA COMUNICAÇÃO ACÚSTICA EM HYLODES HEYERI HADDAD; POMBAL; BASTOS. 2021. 50 f. TCC (Graduação) - Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2021. Disponível em: <https://acervodigital.ufpr.br/bitstream/handle/1884/75501/MATHEUS%20RODRIGO%20SILVERIO.pdf?sequence=1&isAllowed=y>. Acesso em: 20 jun. 2023.

TOLEDO, LUÍS FELIPE; HADDAD, CÉLIO F. B. Colors and Some Morphological Traits as Defensive Mechanisms in Anurans. *International Journal Of Zoology*, [S.L.], v. 2009, p. 1-12, 2009. Hindawi Limited.
<http://dx.doi.org/10.1155/2009/910892>.

TONINI, J. F. R., PROVETE, D. B., MACIEL, N. M., MORAIS, A. R., GOUTTE, S., TOLEDO, L. F., et al. (2020). Allometric escape from acoustic constraints is rare for frog calls. *Ecology_and Evolution*, 10(8), 3686e3695. <https://doi.org/10.1002/ece3.6155>

WALDMAN, B. Chemical communication in an archaic anuran amphibian. *Behavioral Ecology*, [S.L.], v. 15, n. 1, p. 88-93, 1 jan. 2004. Oxford University Press (OUP).

WELLS, K. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago, London. 1400p.

Womack, M. C., & Bell, R. C. (2020). Two-hundred million years of anuran body-size evolution in relation to geography, ecology and life history. *Journal of Evolutionary Biology*, 33(10), 1417–1432. <https://doi.org/10.1111/jeb.13679>.

