

CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

LETÍCIA AURORA COELHO DA SILVA

**EVOLUÇÃO DE CARACTERES
ASSOCIADOS À BIOLOGIA REPRODUTIVA
DE COPHOMANTINI (ANURA; HYLIDAE).**



Rio Claro
2016

LETÍCIA AURORA COELHO DA SILVA

EVOLUÇÃO DE CARACTERES ASSOCIADOS À BIOLOGIA
REPRODUTIVA DE COPHOMANTINI (ANURA; HYLIDAE)

Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad

Co-orientador: Bianca Von Müller Berneck

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado
ao Instituto de Biociências da Universidade
Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” -
Câmpus de Rio Claro, para obtenção do grau
de Bacharela em Ciências Biológicas.

Rio Claro
2016

591.38 Aurora, Leticia Coelho da Silva
A931e Evolução de caracteres associados à biologia reprodutiva
de Cophomantini (Anura; Hylidae) / Leticia Coelho da Silva
Aurora. - Rio Claro, 2016
44 f. : il., figs.

Trabalho de conclusão de curso (bacharelado - Ciências
biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências de Rio Claro

Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad
Coorientadora: Bianca Von Müller Berneck

1. Filogenia. 2. Cophomantini. 3. Biologia reprodutiva. I.
Título.

AGRADECIMENTOS

Preciso registrar que sem o apoio, a imensa dedicação e o imenso amor dos meus pais e de minha irmã eu não teria terminado tão bem essa etapa. Todo o sucesso que eu possuo e irei alcançar é graças a essa base forte que vocês constantemente me dão.

Preciso registrar também, todo o amor e o apoio que meus avós, tias, tios e primo me dão, que foi e é extremamente necessário para minha formação, com vocês eu aprendi o que é ser um.

E a importância do amor, da felicidade e do apoio que a Andréa tanto me propicia, viver essa troca é coisa de outro mundo. Fico extremamente feliz em poder terminar essa fase com você, e de poder seguir em tantas outras que nos espera.

Gostaria de agradecer a minha Co-orientadora Bianca, que sempre foi preocupada e dedicada com meu projeto, mesmo durante uma fase importantíssima de sua vida e com quem eu aprendi muito.

Gostaria de agradecer ao meu Orientador Célio e ao Laboratório de Herpetologia por todo o apoio, suporte e aprendizagem que tive.

RESUMO

O dimorfismo sexual, especialmente o dimorfismo sexual em tamanho (também abreviado DST), é bastante difundido em animais. Em anuros, 90% das fêmeas têm maior tamanho que os machos da própria espécie. Varias hipóteses foram propostas para explicar a evolução do dimorfismo sexual em anuros, mas são sempre muito discutidas e revisadas. Os trabalhos que incluíram anuros da tribo Cophomantini, são escassos e incompletos. Apesar da hipótese mais aceita ser que fêmeas maiores são selecionadas para melhor fecundidade e machos maiores são selecionados para territorialidade, ainda não existe na literatura explicação para a ausência de DST em alguns grupos, como *Aplastodiscus* e *Bokermannohyla*. No presente estudo buscamos em literatura e descrevemos os caracteres associados à biologia reprodutiva em Cophomantini, como, por exemplo, o DST e investigamos a distribuição taxonômica dos caracteres comportamentais e morfológicos sob um contexto filogenético, estudando a evolução dos diferentes caracteres associados à biologia reprodutiva. Para isso, incluímos ao menos uma ou duas espécies para cada grupo de espécies dos gêneros de Cophomantini. A partir dos trabalhos disponíveis para Cophomantini, obtemos sequências de DNA no GenBank e buscamos por árvores filogenéticas realizando uma análise de evidência total. Na busca pela polaridade evolutiva dos caracteres, encontramos que a elaboração de local de oviposição evoluiu do caráter de não elaboração, onde os ovos eram depositados em ambiente aberto e exposto, para um ambiente mais controlado e protegido; o caráter escolha do local de oviposição evoluiu paralelamente com o caráter de elaboração, sugerindo assim que o caráter primitivo seria de a fêmea escolher o local de oviposição, uma vez que os ninhos não eram elaborados. Entretanto, com as atuais informações para Cophomantini não foi possível inferir a polaridade evolutiva da pigmentação de ovos. As fêmeas possuem maior tamanho do que os machos foi o caráter predominante e basal; os casos em que os machos apresentaram maior tamanho em relação às fêmeas foram eventos evolutivos isolados.

Palavras-chave: Cophomantini. Biologia reprodutiva. Filogenia.

SUMÁRIO

<u>1</u>	<u>INTRODUÇÃO.....</u>	<u>6</u>
<u>2</u>	<u>OBJETIVOS</u>	<u>8</u>
<u>3</u>	<u>METODOLOGIA.....</u>	<u>9</u>
3.1	Obtenção dos dados sobre biologia reprodutiva.....	9
3.1.1	Espécies estudadas.....	9
3.1.1.1	<i>Caracteres estudados.....</i>	9
3.2	Análises filogenéticas	10
<u>4</u>	<u>RESULTADOS</u>	<u>11</u>
4.1	Dados coletados sobre biologia reprodutiva.....	11
4.1.1	Caracteres comportamentais.....	11
4.1.1.1	<i>Elaboração de local de oviposição.....</i>	<i>11</i>
4.1.1.2	<i>Escolha do local de oviposição</i>	<i>12</i>
4.1.1.3	<i>Pigmentação dos ovos</i>	<i>14</i>
4.1.2	Caráter morfológico.....	15
4.1.2.1	<i>Dimorfismo sexual em tamanho</i>	<i>15</i>
4.1.3	Caracteres genéticos	16
4.2	Análise filogenética	16
4.2.1	Caráter elaboração do local de oviposição	17
4.2.2	Caráter escolha do local de oviposição.....	18
4.2.3	Caráter pigmentação dos ovos	19
4.2.4	Evolução do dimorfismo sexual em tamanho.....	20
<u>5</u>	<u>DISCUSSÃO</u>	<u>22</u>
5.1	Caráter elaboração do local de oviposição	22
5.2	Caráter escolha do local de oviposição	23

5.3	Caráter pigmentação dos ovos.....	23
<u>6</u>	<u>CONCLUSÃO</u>	<u>25</u>
<u>7</u>	<u>REFERÊNCIAS.....</u>	<u>26</u>
<u>8</u>	<u>APÊNDICE A – Espécies incluídas e não incluídas na análise.</u>	<u>34</u>
<u>9</u>	<u>APÊNDICE B - Referências da tabela de caracteres</u>	<u>35</u>
<u>10</u>	<u>APÊNDICE C - Tabela de caracteres</u>	<u>41</u>

1 INTRODUÇÃO

O dimorfismo sexual, especialmente o dimorfismo sexual em tamanho (abreviado como DST) é bastante difundido em animais (SHINE, 1979, 1989; TRIVERS, 1972; WOOLBRIGHT, 1983). Em anuros, 90% das fêmeas têm tamanho corporal maior que o dos machos da própria espécie (SHINE, 1979). Várias hipóteses foram propostas para explicar a evolução do dimorfismo sexual em anuros, mas são sempre muito discutidas e revisadas (CRUMP; KAPLAN, 1979; DARWIN, 1874; HADDAD; PRADO, 2005; HALLIDAY; VERRELL, 1986; LIAO; ZENG; YANG, 2013; SHINE; 1979; SULLIVAN, 1984; TRIVERS, 1972; WOOLBRIGHT, 1983, entre outros).

Estudos recentes demonstraram que o dimorfismo sexual em tamanho em anuros é um assunto controverso. Nali et al. (2014) quantificam os padrões da evolução do DST em anfíbios anuros em 718 espécies de 38 famílias, testando quatro hipóteses principais: (1) mudanças evolutivas no tamanho do macho associadas com territorialidade predizem variações no DST de espécies e este efeito será mais acentuado em espécies maiores; (2) mudanças evolucionárias no tamanho das fêmeas associadas com fecundidade predizem variação de DST nas espécies e este efeito será mais acentuado em espécies menores; (3) fêmeas que realizam reprodução explosiva mostram uma forte vantagem baseada no tamanho para a fecundidade por conta de oportunidades limitadas de reprodução; (4) machos que realizam reprodução prolongada mostram uma pressão seletiva mais forte para territorialidade por conta da vantagem física desse comportamento e pela seleção da fêmea por machos, potencialmente aumentando a seleção por machos de tamanhos maiores.

A tribo Cophomantini está inserida na família Hylidae e inclui os gêneros *Hyloscirtus*, *Miersiohyala*, *Hypsiboas*, *Aplastodiscus* e *Bokermannohyla* (D'HEURSEL; HADDAD, 2007; FAIVOVICH et al., 2005), totalizando 177 espécies, distribuídas na América Central (Nicarágua) até o sul da América do Sul (FROST, 2015).

O gênero *Bokermannohyla* inclui espécies onde os machos apresentam características sexuais secundárias, como: prepolex desenvolvido e antebraço hiperatrofiado (ETEROVICK et al., 2010). Mesmo o grupo possuindo machos extremamente territoriais e fêmeas que apresentam investimento reprodutivo alto, como *B. ibitiguara* (CARDOSO, 1983), Prado; Nali (2012) não encontraram DST nesta espécie como já havia sido observado para outras espécies do grupo *B. pseudopseudis*.

Espécies de *Aplastodiscus* (LUTZ, 1950) apresentam comportamento de corte complexo que envolve estimulação através do tato e deposição de ovos em um ninho

subterrâneo construído pelo macho que guia a fêmea até o local (HADDAD; SAWAYA, 2000). Os machos desse gênero aparentemente não engajam em combates físicos com outros machos (HADDAD; SAWAYA, 2000).

O gênero *Hypsiboas* inclui espécies onde os machos possuem maior tamanho que as fêmeas, por exemplo em *H. atlanticus* (CARAMASCHI; VELOSA, 1996), *H. punctatus* (SCHNEIDER, 1799) e *H. cinerascens* (SPIXI, 1882, anteriormente *H. granosus*) (CAMURUGI; JUNCÁ, 2013; LUTZ, 1973), que pertencem ao grupo *H. punctatus* (sensu FAIVOVICH et al., 2005). Porém, essa característica não é observada em todo o grupo, sendo que em *H. ornatissimus* (NOBLE, 1923), *H. sibleszi* (RIVERO, 1971) e *H. hobissi* (COCHRAN; GOIN, 1970) as fêmeas são maiores do que os machos (HOOGMOED, 1979). Os machos de *H. atlanticus*, além de apresentarem maior tamanho em relação às fêmeas, também apresentam comportamento de combate físico com outros machos (CAMURUGI; JUNCÁ, 2013). O gênero *Hyloscirtus* (PETERS, 1882) inclui 32 espécies (FROST, 2015), possuindo espécies onde as fêmeas apresentam maior tamanho em relação aos machos, como *H. palmeri* (BOULENGER, 1908) (DUELLMAN, 2001) e *H. antioquia* (RIVERA-CORREA; FAIVOVICH, 2013).

O gênero *Miersiohyla* inclui seis espécies (FROST, 2014) e os machos são menores do que as fêmeas (FAIVOVICH et al., 2013).

O trabalho de Nali et al. (2014) teve um enfoque geral e, portanto, foi incompleto para Cophomantini. Das 177 espécies da tribo 54 foram amostradas. O gênero *Miersiohyla*, que ocupa um posicionamento basal na tribo não foi amostrado por Nali et al. (2014), tornando impossível a discussão de polaridades evolutivas quanto ao dimorfismo sexual e outros caracteres associados à biologia reprodutiva. Apesar da conclusão que fêmeas maiores são selecionadas para melhor fecundidade e machos maiores são selecionados para territorialidade, ainda não existe na literatura explicação para a ausência de DST em alguns grupos, como *Aplastodiscus* e *Bokermannohyla*.

2 **OBJETIVOS**

- Identificar e descrever caracteres associados à biologia reprodutiva em Cophomantini.
- Investigar a distribuição taxonômica do dimorfismo sexual em tamanho em Cophomantini.
- Estudar a evolução dos diferentes caracteres associados à biologia reprodutiva, sob um contexto filogenético.

3 METODOLOGIA

3.1 **Obtenção dos dados sobre biologia reprodutiva**

Com base na literatura buscamos o maior número possível de informações associadas à biologia reprodutiva e elaboramos caracteres para o estudo filogenético (homologias primárias).

Os dados de biologia reprodutiva como, por exemplo, dimorfismo sexual em tamanho, pigmentação dos ovos e escolha do local de oviposição, foram levantados em literatura, utilizando como palavra-chave: “sexual size dimorphism”, “reproductive biology”, “parental care”, “caracter + nome do caráter em questão”, “nome da espécie em questão”, “Cophomantini” e “Hylidae” nas interfaces Web of Science, Scopus e BioOne. Além destas interfaces, buscamos por informações nas descrições originais de algumas espécies.

Para o estudo do dimorfismo sexual em tamanho (DST), procuramos em descrições originais ou revisões, o comprimento rostro-cloacal (também conhecido como CRC) de 10 exemplares de cada espécie, quando possível, e então foi aplicado o índice SSDi (LOVICH; GIBBONS, 1992, revisado por Smith, 1999) usado por Nali et al. (2014) para conferir a existência de dimorfismo sexual em tamanho nas espécies, que consiste em duas medidas, que são: M é o CRC do macho e F é o CRC da fêmea. Passo 1: para espécies em que a medida CRC for $M \geq F$, usa-se a formula: $SSDi = M/F$. Passo 2: para espécies em que a medida CRC for $F > M$, usa-se a formula: $SSDi = 2 - (F/M)$. SSDi é simétrica em torno de 1, onde $SSD > 1$, machos são o maior sexo, e quando $SSDi < 1$, fêmeas são o maior sexo. Logo o dimorfismo sexual em tamanho diminui enquanto o SSDi aumenta, porque em anuros as fêmeas geralmente possuem maior tamanho.

3.1.1 Espécies estudadas

Incluimos ao menos uma ou duas espécies para cada grupo de espécies dos gêneros de Cophomantini. (APÊNDICE A).

3.1.1.1 *Caracteres estudados*

No caso das espécies para as quais temos pouca ou nenhuma disponibilidade na coleção de anfíbios Célio F. B. Haddad (CFBH), Departamento de Zoologia, I.B., UNESP,

Rio Claro, SP (como os gêneros andinos *Miersiohyla* e *Hyloscirtus*), incluímos medidas de CRC das descrições originais e revisões.

3.2 Análises filogenéticas

A partir dos trabalhos disponíveis para Cophomantini (BERNECK et al., 2016; FAIVOVICH et al., 2005; FAIVOVICH et al., 2013; PYRON; WIENS, 2011; WIENS et al., 2010) foram obtidas árvores filogenéticas pelo uso de sequências do GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/) e foi feita uma análise de evidência total através do programa TNT (GOLOBOFF; FARRIS; NIXON, 2008). O critério de optimalidade utilizado para a busca de árvores filogenéticas foi a máxima parcimônia (FARRIS, 1983). As sequências baixadas do GenBank foram editadas e alinhadas usando o programa MEGA 6.0 (TAMURA et al., 2013).

4 RESULTADOS

4.1 **Dados coletados sobre biologia reprodutiva**

No total foram encontrados 69 artigos com informações sobre biologia reprodutiva das espécies de Cophomantini (as referências aparecem em APÊNDICE B e na divisão Referências), dos quais os de maior importância em prover dados foram: Crump (1974); Duellman (1972); Duellman (1997); Duellman; Dennis (2001); Faivovich (2013); Giasson (2008); Haddad (1991); Haddad et al. (2013); Lutz (1973); Rivera-Correa; Faivovich (2013).

Foram obtidos, no total, quatro caracteres sobre a biologia reprodutiva de Cophomantini.

4.1.1 Caracteres comportamentais

4.1.1.1 *Elaboração de local de oviposição*

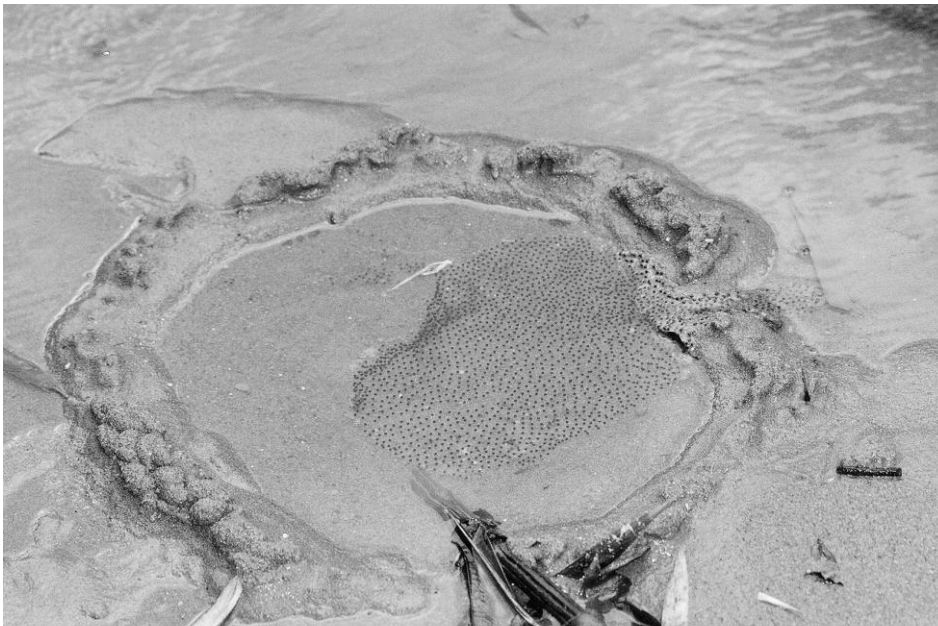
Haddad; Prado (2005) reconhecem 29 modos reprodutivos para anuros, sendo a maior diversidade entre os tetrápodes (DUELLMAN; TRUEB, 1986).

Haddad; Prado (2005) fizeram uma revisão sobre os modos reprodutivos dos anuros e os separaram em categorias exemplificadas a seguir. Oviposição em água: ovos em ninhos de bolhas, ovos em ninhos de espuma (Fig. 1), ovos depositados nas costas de uma fêmea aquática; oviposição terrestre: oviposição no chão, em pedras ou em tocas, ovos em árvores, ninhos de espuma terrestres ou arbóreos, ovos carregados por adultos e ovos retidos em ovidutos.

A história de vida dos anfíbios é fortemente influenciada pela distribuição e abundância de água, sendo que poucos vertebrados dependem tanto da umidade do ambiente como os anfíbios (MCDIARMID, 1994).

A evolução de modos reprodutivos especializados pode ter surgido pela pressão exercida por predadores de ovos ou indivíduos juvenis (CRUMP, 1974; PRADO *et al.*, 2002).

Figura 1- Fotografia de uma piscina construída por um macho de *Hypsiboas boans* com ovos.



Fonte: Burger; Arizabal; Gochfeld (2002), página 643.

Elaboração de local de oviposição:

0. Não construído; o local onde a oviposição ocorre é o ambiente não alterado pelo casal.
1. Construído pelo macho, ou seja, o local onde a oviposição ocorreu foi elaborado.
2. Macho pode ou não apresentar o comportamento de elaboração.

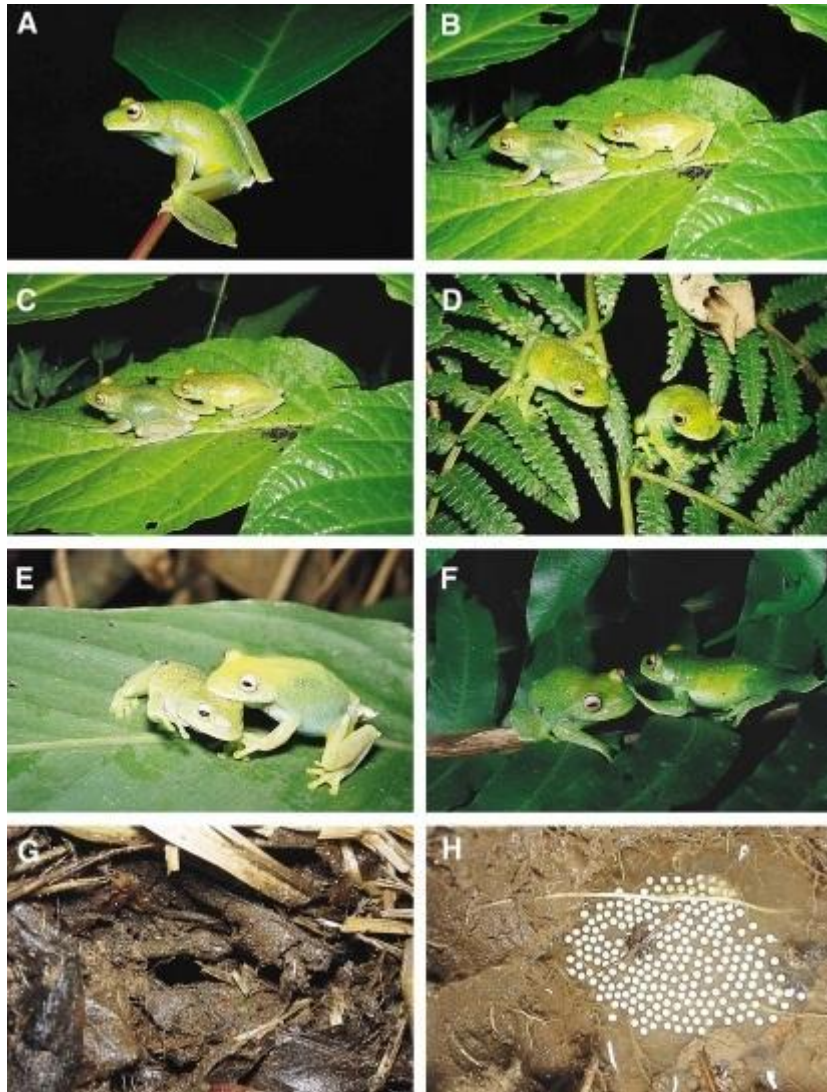
4.1.1.2 Escolha do local de oviposição

Em anuros quando a oviposição ocorre longe do território protegido pelo macho, e esses só contribuem para o sucesso reprodutivo com esperma, esse sistema de reprodução é chamado de lek (BASTOS; HADDAD, 1996). A seleção de parceiros geralmente é feita pelas fêmeas nesse sistema. Após a escolha do parceiro, a fêmea carrega o macho em suas costas e escolhe o melhor lugar para a oviposição, o que ocorre, por exemplo, em *Hypsiboas punctatus* (HADDAD; SAWAYA, 2000).

Para outros grupos, em que os machos possuem o comportamento de construção prévia de ninho, os machos guiam as fêmeas até o local de oviposição, o que geralmente acontece para o gênero *Aplastodiscus* (Fig. 2) e algumas espécies de *Hypsiboas* e

Bokermannohyla (HADDAD; SAWAYA, 2000; LIMA; GONTIJO; ETEROVICK, 2014; MARTINS, 1993; entre outros).

Figura 2 – Comportamento de corte de *Aplastodiscus leucopygius*.



Fonte: Haddad; Sawaya (2000), página 865.

Descrição do comportamento: A) Macho de *Aplastodiscus leucopygius*, cantando empoleirado na vegetação; (B) fêmea de *Aplastodiscus leucopygius* atraída pelo canto do macho (fêmea atrás do macho); (C) fêmea usando a mão para tocar a perna do macho; (D) macho para de vocalizar e começar a seguir para o chão, guiando a fêmea a caminho de seu ninho construído; (E) macho tocando sua região gular na cabeça da fêmea; (F) fêmea tocando o focinho do macho com a mão; (G) abertura do ninho subterrâneo construído pelo macho; (H) ovos não pigmentados depositados como uma camada flutuante dentro do ninho subterrâneo (o teto do nino foi retirado para a foto).

Escolha do local de oviposição:

0. A fêmea escolhe o local onde a oviposição acontecerá.
1. O macho escolhe o local onde a oviposição acontecerá.

4.1.1.3 Pigmentação dos ovos

A plasticidade no comportamento de oviposição pode ter favorecido a evolução de novos traços fisiológicos e morfológicos em ovos de anfíbios. Os ovos são imóveis e não podem responder às pressões seletivas no ambiente. A estratégia de oviposição de cada espécie determina quando, onde e como os ovos serão postos (TORRES-CAMPOS et al., 2016). Uma forte pressão seletiva é a radiação ultravioleta B (UVB), que possui energia suficiente para romper o DNA em células e organismos, dados para anfíbios podem ser encontrados em revisões de Jagger (1985) e Licht; Grant (1997). Licht (2003) cita fatores abióticos e bióticos que podem proteger os ovos e os embriões da radiação UVB, como a cor da água, sua profundidade e altos níveis de carbono orgânico dissolvido, que ajudam a atenuar a transmissão da radiação UVB. A melanina presente nos ovos é eficaz na proteção contra a radiação UVB e, além disso, os ovos de anfíbios aquáticos são cobertos por capsulas gelatinosas que absorvem raios UVB, além de oferecer uma proteção física aos ovos.

Os ovos que são colocados protegidos do sol, sobre detritos, entre folhas ou em ninhos de espuma, costumam ter uma aparência clara, comparados àqueles outros que estão expostos à luz solar, os quais tendem a ter uma coloração mais escura (Fig. 3), que os protege devido a grande quantidade do pigmento melanina (LICHT, 2003).

Figura 3 - Ovos pigmentados de *Hypsiboas faber*.



Fonte: Haddad; Prado (2005), página 212.

Pigmentação dos ovos:

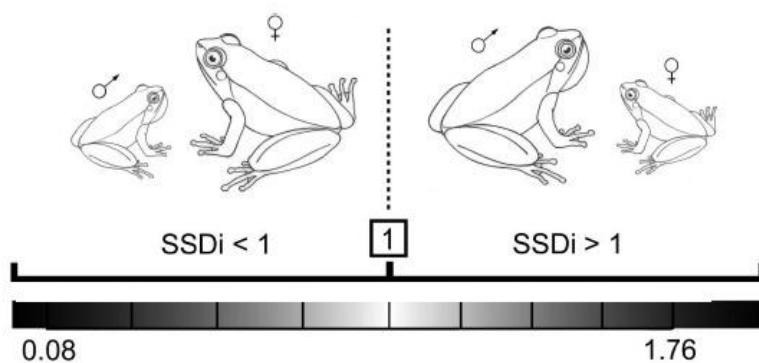
0. Sem melanina.
1. Com melanina.

4.1.2 Caráter morfológico

4.1.2.1 Dimorfismo sexual em tamanho

A diferença em tamanho entre machos e fêmeas (medida pelo DST) pode ser o caráter mais perceptível entre os sexos (Fig. 4). É relacionada com o comportamento, a história de vida e a ecologia da espécie (NALI et al., 2014). Em anuros, 90% das fêmeas têm tamanho maior que os machos da própria espécie, (SHINE, 1979). Existem hipóteses do porque o DST difere entre as espécies. Wells (1977a) e Katsikaros; Shine (1997) pontuam que machos com maior tamanho são favorecidos em combates intra-sexuais; porém características como possuir antebraços robustos para lutas, alta resistência em se manter no sitio de reprodução, alta capacidade em sustentar o gasto de energia usada para o canto e a maturidade sexual precoce também podem ser vantajosos para a reprodução (HOWARD; WHITEMAN; SCHUELLER, 1994; HOWARD; KLUGE, 1985; ZHANG; LU, 2013).

Figura 4 - Imagem do dimorfismo sexual em tamanho, exemplificando o índice SSDi.



Fonte: Nali et al. (2014), página 3.

Na escala a cor branca indica as espécies que não apresentam dimorfismo sexual em tamanho e em preto as que apresentam dimorfismo sexual em tamanho acentuado.

Dimorfismo sexual em tamanho:

0. Ausente; as espécies possuem um índice SSDi igual a zero.
1. Macho maior; essas espécies possuem um índice SSDi > 1 .
2. Fêmea maior; essas espécies possuem um índice SSDi < 1 .

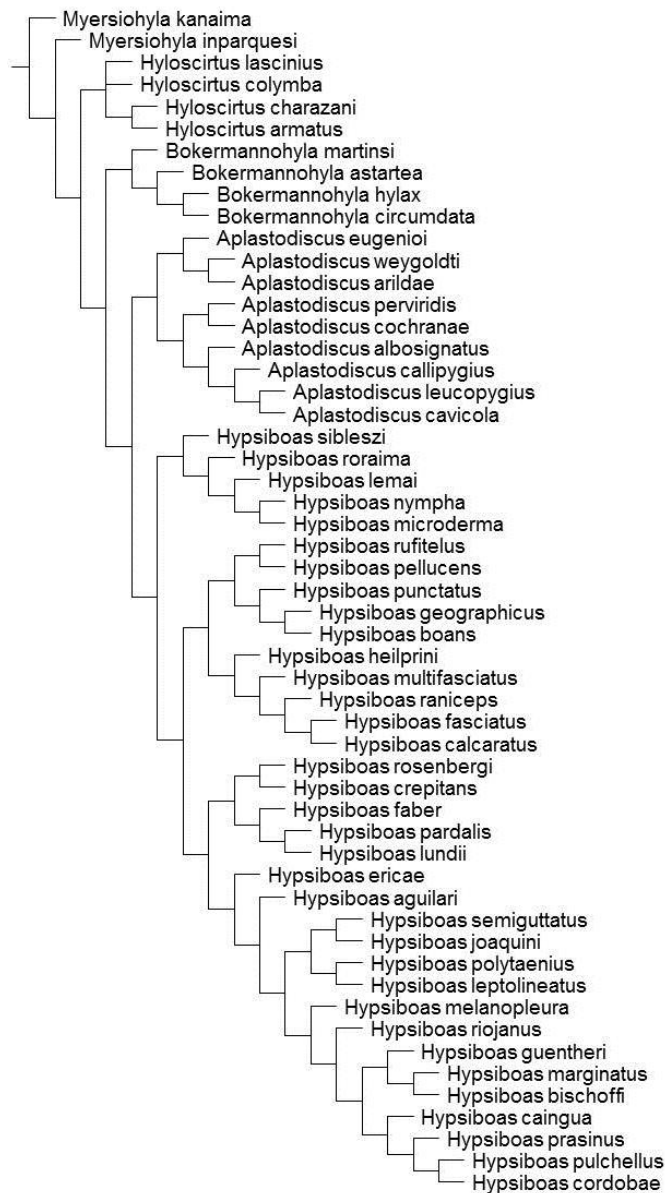
4.1.3 Caracteres genéticos

Incluimos nas análises os genes mitocondriais: 12S, tRNA valina, tRNA Leucina (ND1) e 16S e também os genes nucleares: Rhodopsina, Tyrosinase e SIA. A lista com os números de acesso do GenBank encontra-se no APÊNDICE C.

4.2 Análise filogenética

A busca por árvores resultou em cinco árvores mais parcimoniosas de 14.863 passos, que resultaram em uma árvore consenso (Fig. 5).

Figura 5 - Árvore consenso da análise filogenética.



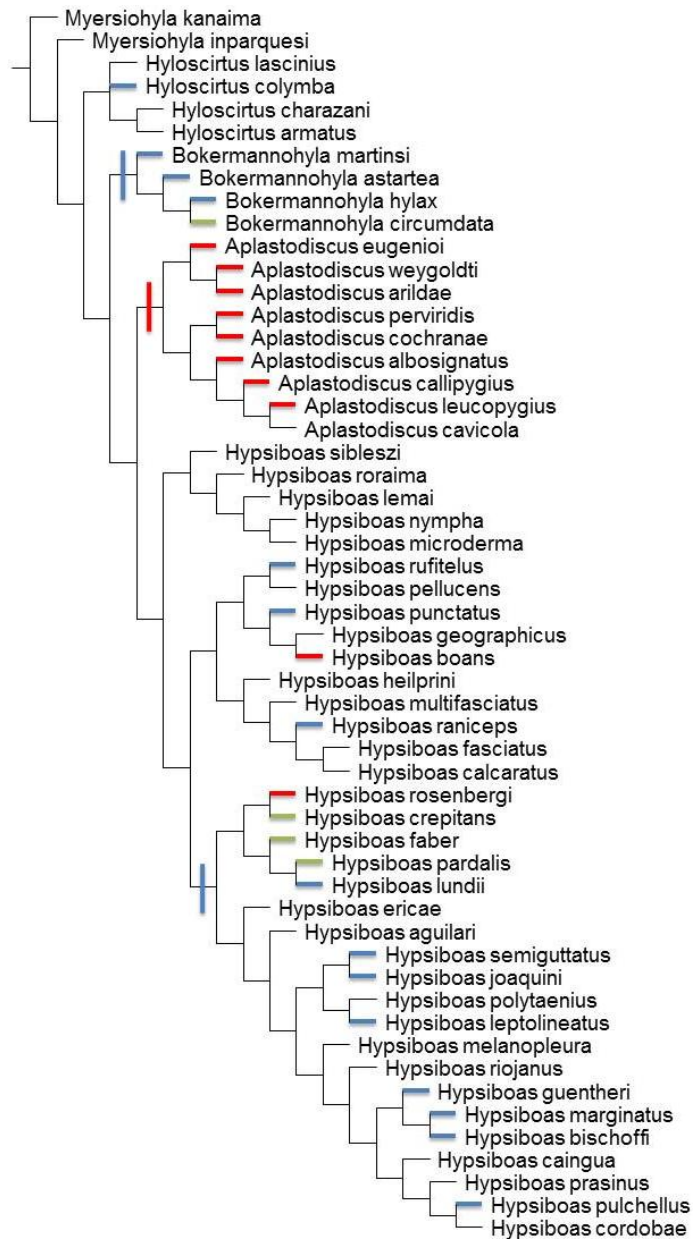
Fonte: Elaborado pela autora, dados da pesquisa.

4.2.1 Caráter elaboração do local de oviposição

O caráter de elaboração do local de oviposição surgiu para o gênero *Aplastodiscus*, apresentando o comportamento de elaboração de tocas subterrâneas para a deposição dos ovos.

Para *Bokermannohyla* e *Hypsiboas* a elaboração do local de oviposição não é o caráter mais comum, somente aparece para *B. circumdata*, *H. boans*, *H. crepitans*, *H. faber*, *H. pardalis* e *H. rosenbergi*, que constroem piscinas para a oviposição (Fig. 6).

Figura 6 - Consenso estrito de cinco árvores mais parcimoniosas, obtido pelo programa TNT, mostrando a evolução do caráter “elaboração do local de oviposição”.



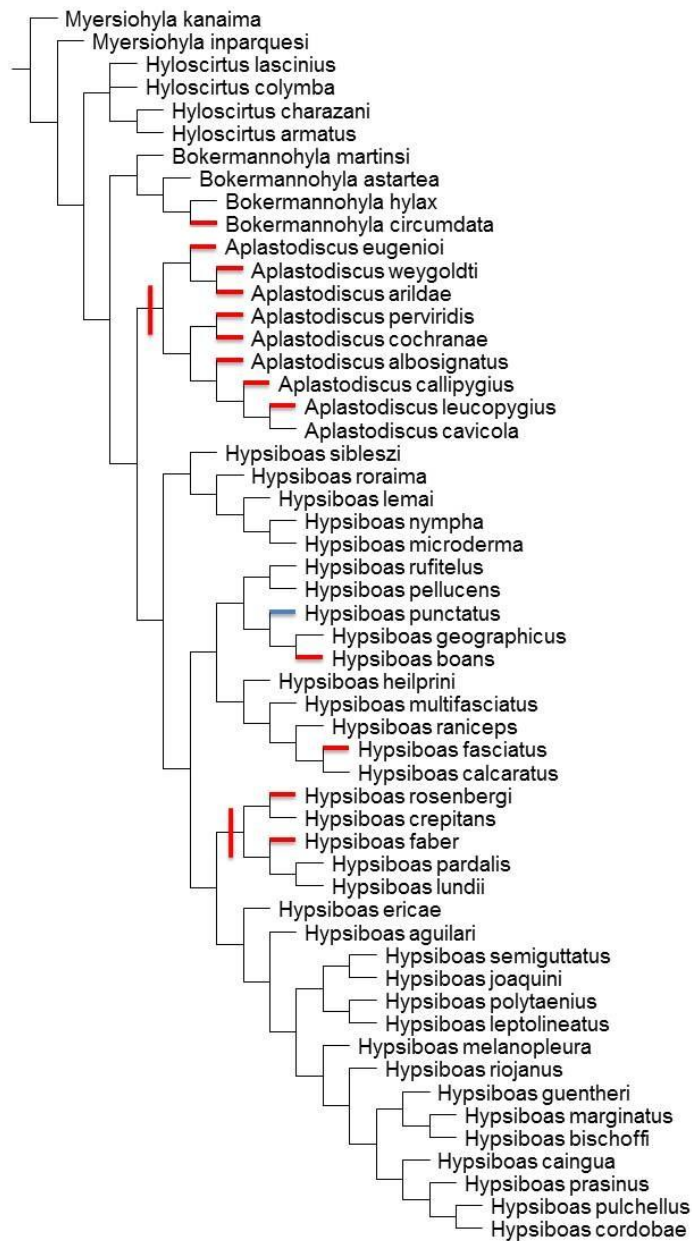
Fonte: Elaborado pela autora, dados da pesquisa.

Em cor vermelha as espécies que constroem ninho, em azul as espécies que não constroem e em verde as espécies que podem ou não construir.

4.2.2 Caráter escolha do local de oviposição

A sinapomorfia em que os machos escolhem o local para a oviposição surgiu três vezes em Cophomantini, para *Aplastodiscus*, *Bokermannohyla* e *Hypsiboas*. Para outros grupos há pouca informação na literatura (Fig. 7).

Figura 7. Consenso estrito de cinco árvores mais parcimoniosas, obtido pelo programa TNT, mostrando a evolução do caráter “escolha do local de oviposição”.



Fonte: Elaborado pela autora, dados da pesquisa.

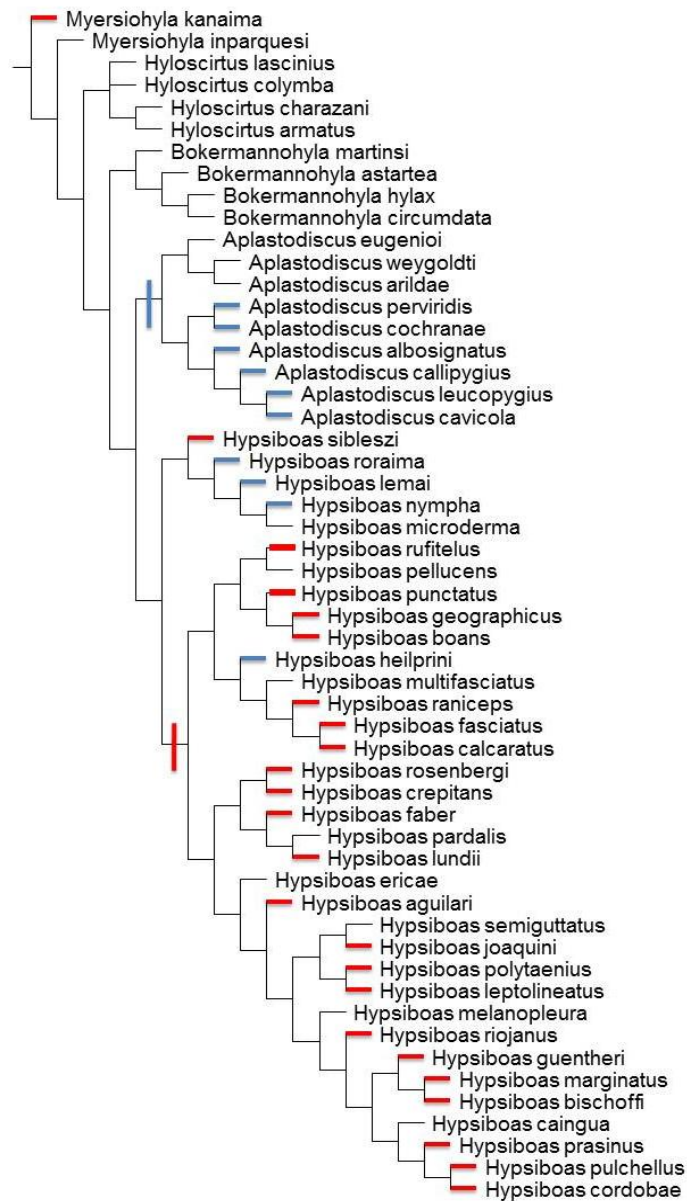
Em cor vermelha às espécies em que o macho escolhe o local onde ocorrerá a oviposição e em azul, as espécies em que a fêmea escolhe.

4.2.3 Caráter pigmentação dos ovos

Em *Aplastodiscus* o caráter predominante é ovos despigmentados. A pigmentação dos ovos surgiu para o gênero *Hypsiboas*. Duas das quatro espécies de *Hyloscirtus* não

apresentam pigmentação em seus ovos. A ocorrência de ovos pigmentados em *Myersiohyla* indica que os ovos pigmentados são uma condição ancestral na tribo (Fig. 8).

Figura 8 - Consenso estrito de cinco árvores mais parcimoniosas, obtido pelo programa TNT, mostrando a evolução do caráter “pigmentação dos ovos”.



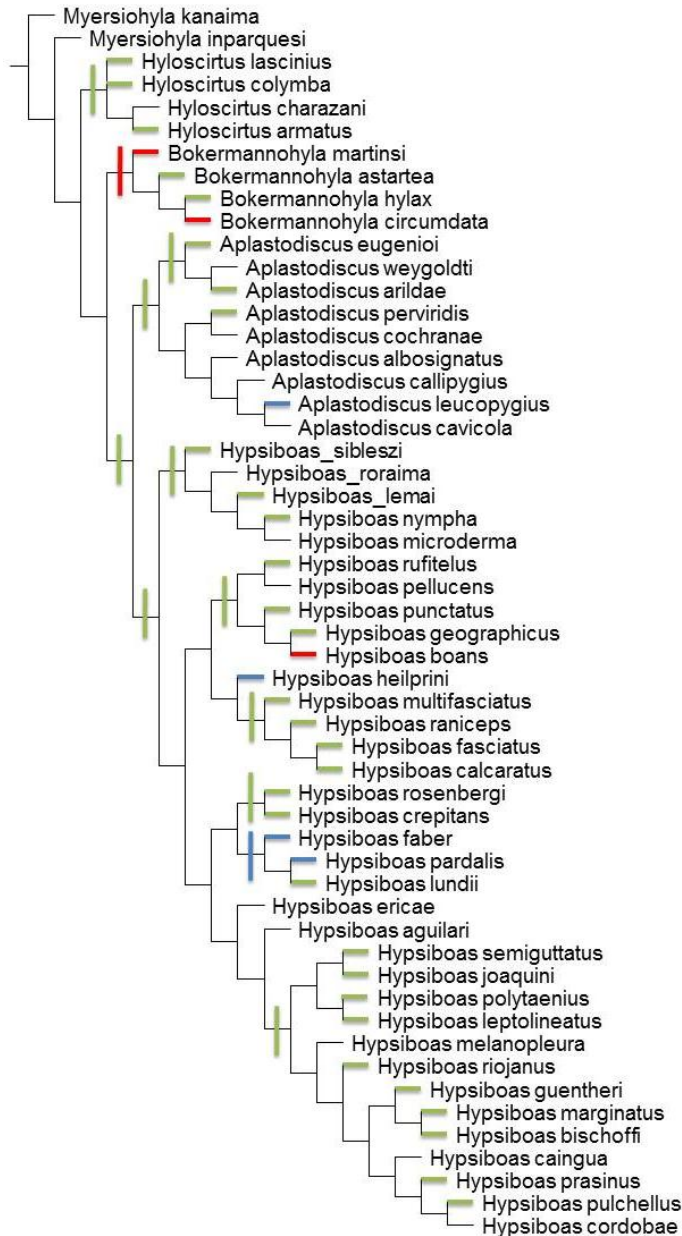
Fonte: Elaborado pela autora, dados da pesquisa.

Em cor vermelha as espécies que possuem ovos com pigmentação e em azul as espécies com ovos despigmentados.

4.2.4 Evolução do dimorfismo sexual em tamanho

O dimorfismo sexual em tamanho, onde a fêmea é maior que o macho de sua espécie, surgiu uma única vez para *Hypsiboas* e *Aplastodiscus*. A sinapomorfia em que os machos são o sexo de maior tamanho surgiu para o gênero *Bokermannohyla* (Fig. 9).

Figura 9. Consenso estrito de cinco árvores mais parcimoniosas, obtido pelo programa TNT, mostrando a evolução do caráter “dimorfismo sexual em tamanho”.



Fonte: Elaborado pela autora, dados da pesquisa.

Na imagem, a cor verde aparece nas espécies em que a fêmea é o sexo de maior tamanho, a vermelha nas espécies em que o macho é o sexo de maior tamanho e a cor azul nas espécies que não apresentam dimorfismo sexual em tamanho.

5 DISCUSSÃO

5.1 **Caráter elaboração do local de oviposição**

Em anuros, 29 modos reprodutivos são reconhecidos (HADDAD; PRADO, 2005), sendo este grupo o que exibe a maior diversidade reprodutiva entre os tetrápodes (DUELLMAN; TRUEB, 1986).

A evolução de modos reprodutivos especializados pode ter surgido pela pressão exercida por predadores de ovos ou indivíduos juvenis (CRUMP, 1974; PRADO et al., 2003).

O gênero *Aplastodiscus* é o único, dentre os Cophomantini, a apresentar a sinapomorfia de elaboração de ninho em todas as espécies. Os ninhos são em forma de tocas escondidas, que protegem os indivíduos machos, adultos em atividade reprodutiva, ovos e embriões de predadores aquáticos, como também de predadores terrestres orientados pela visão (HADDAD et al., 2005; HADDAD; SAWAYA, 2000; HARTMANN et al., 2004).

Magnusson; Hero (1991) propuseram que a predação de ovos e juvenis em água era a razão principal para a manutenção e provavelmente para a evolução de muitos modos reprodutivos semi-terrestres, sugerindo que modos reprodutivos terrestres seriam derivados de modos reprodutivos aquáticos. Porém Haddad; Prado (2005) questionaram a pressão seletiva que predadores exercem. A falta de informação sobre o comportamento de oviposição em *Myersiohyala*, como gênero basal, nos impede uma compreensão sobre a evolução dos modos reprodutivos em Cophomantini.

O caráter de construção de ninho aparece isolado em alguns taxa de *Hypsiboas* (*H. boans*, *H. rosenbergi*, *H. crepitans*, *H. faber* e *H. pardalis*) e em *Bokermannohyla*, (somente em *B. circumdata*). O comportamento de construção de piscinas, por machos de *H. faber*, pode ter evoluído a partir de duas pressões diferentes. A predação de ovos e embriões favoreceu a deposição de ovos em ninhos de barro, construídos pelo macho, que os isolavam de predadores aquáticos (MARTINS, 1993). Por sua vez, a competição intra-sexual de machos por locais adequados para se construir ninho, pode ter feito com que os machos protegessem suas desovas de machos competidores (MARTINS; POMBAL; HADDAD, 1998).

Macculloch; Lathrop (2005) encontraram girinos de *Myersiohyala kanaima* em águas correntes; porém, não há na literatura informação sobre local exato de oviposição.

Para outras espécies de *Myersiohyala* as informações em literatura são escassas. Faivovich et al. (2013) encontraram girinos de *Myersiohyala chamaleo* em correntes de águas

turvas e poças adjacentes com até 1 m de profundidade. Sabe-se que girinos de *Myersiophyla* (*M. aromatica*, *M. chamaeleo*, *M. inparquesi*, *M. kanaima* e *M. neblinaria*) são exotróficos e vivem em águas correntes (FAIVOVICH et al., 2013).

5.2 Caráter escolha do local de oviposição

Em todo o gênero *Aplastodiscus* o comportamento conhecido é de os machos guiarem as fêmeas até o local de oviposição, comportamento que também se observa em algumas espécies de *Bokermannohyla* (*B. nanuzae*, LIMA; GONTIJO; ETEROVICK, 2014), sendo típico nas espécies em que os machos constroem ninhos para os ovos (*Aplastodiscus eugenioi*, CARVALHO-E-SILVA; CARVALHO-E-SILVA, 2005; *A. leucopygius*, HADDAD; SAWAYA, 2000; *Hypsiboas boans*, MAGNUSSON et al., 1999; *H. faber*, MARTINS, 1993; *H. rosenbergi*, KLUGE, 1981; entre outros, ver Fig. 7 e APÊNDICE C). Porém, mesmo nos casos de construção de ninhos, a escolha do parceiro é feita pela fêmea, como também a decisão se o ninho construído é adequado para a oviposição (*A. leucopygius*, HADDAD; SAWAYA, 2000; *H. faber*, MARTINS 1993).

Para o gênero basal *Myersiophyla* não há informação na literatura sobre o modo de reprodução.

5.3 Caráter pigmentação dos ovos

O gênero *Aplastodiscus* possui um modo reprodutivo semelhante ao das espécies de *Hypsiboas* que constroem piscinas de barro (DUELLMAN; TREUB, 1986). Encontramos nessas espécies ovos pigmentados, depositados como uma camada flutuante em piscinas construídas (MARTINS; HADDAD, 1988). Em *Aplastodiscus*, a piscina é coberta (formando uma toca) e os ovos não são pigmentados, como resultado da cobertura, que os protege dos raios UVB (HADDAD; SAWAYA, 2000). Em *Aplastodiscus* o caráter universal é ovos sem pigmentação, o que também ocorre para *Hyloscirtus*. A sinapomorfia de pigmentação nos ovos aparece na maioria dos taxa em *Hypsiboas* e em *Myersiophyla kanaima*. Porém, o gênero basal *Myersiophyla* também apresenta ovos despigmentados em *M. chamaeleo* e *M. neblinaria*.

Caráter dimorfismo sexual em tamanho

Para algumas espécies, o índice SSD foi maior que 0,96 (*Aplastodiscus leucopygius* e *Hypsiboas colymba*) e para muitas outras acima de 0,9 (*Aplastodiscus eugenioi*, *A. leucopygius*, *Bokermannohyla astartea*, *B. hylax*, *Hiloscirtus armatus*, *Hypsiboas colymba*, *H. joaquini*, *H. leptolineatus*, *H. lundii*, *H. marginatus*, *H. pardalis*, *H. pulchellus*, *H. raniceps*, *H. riojanus*, *H. rosenbergi*, *H. semiguttatus* *H. sibleszi*). Este resultado implicou em considerar estas espécies como tendo a “fêmea maior que o macho”, o que influenciou muito no estudo da evolução do dimorfismo sexual em Cophomantini.

Consideramos que esta foi uma limitação do uso do índice, pois, no caso das espécies do gênero *Aplastodiscus*, por exemplo, a literatura reporta as espécies como não apresentando dimorfismo sexual em tamanho (ZINA; HADDAD, 2006). Neste último caso, a ausência de dimorfismo sexual em tamanho poderia ser considerada uma sinapomorfia para o gênero *Aplastodiscus*. Entretanto estudos que incluam grande amostragem de exemplares em coleções precisam ser conduzidos para determinar se há ou não dimorfismo sexual em tamanho em *Aplastodiscus*.

O gênero *Bokermannohyla* apresentou uma sinapomorfia inédita para a tribo, onde os machos são maiores que as fêmeas de suas espécies (BERNECK, pers obs.). Apesar de as espécies possuírem machos maiores que suas fêmeas e com caracteres sexuais secundários (prepollex desenvolvido e com espinho, hipertrofia do antebraço), a hipótese de que o caráter maior tamanho em machos tenha sido favorecido durante a evolução pelos maiores sucessos em combates macho-macho (SHINE, 1979; WELLS, 1977b), tem sido contestada (HADDAD; PRADO, 2005; LIAO; ZENG; YANG, 2013; NALI et al., 2014).

Para definir a ordem de evolução desse caráter, o conhecimento do estado para *Myersiohyla* é importante. O índice SSDi para *Myersiohyla chamaeleo* foi de 0,91 e para *M. neblinaria* foi de 0,84, ou seja, indicando que neste gênero a fêmea é maior que o macho, o que torna os casos de ausência de dimorfismo e casos de machos maiores que as fêmeas eventos evolutivos isolados em Cophomantini.

6 CONCLUSÃO

Portanto, a elaboração do local de oviposição provavelmente evoluiu do caráter de não elaboração, onde os ovos eram depositados em ambiente aberto e pelo conjunto de pressões exercidas por predadores aquáticos de ovos, predadores de adultos orientados pela visão, dessecação dos ovos e embriões. Os machos que construíam ninhos ofereciam uma maior proteção para seus descendentes e parceiras, aumentando assim sua aptidão.

Nossos resultados sugerem que a evolução do caráter “escolha do local de oviposição” evoluiu conjuntamente com o caráter de elaboração. As mesmas espécies que possuem machos com o caráter de elaborar o ninho, são aquelas nas quais os machos guiam as fêmeas para o local de oviposição, sugerindo assim que o caráter ancestral seria de a fêmea escolher o local de oviposição, uma vez que o local de oviposição não era elaborado.

Sendo o gênero basal, *Myersiohyla* apresenta duas espécies com ovos despigmentados (*M. chamaeleo* e *M. neblinaria*) e duas espécie com ovos pigmentados (*M. kanaima* e *M. aromatica*). Como o gênero apresenta seis espécies descritas, não é possível saber qual caráter é dominante; contudo é possível inferir que a despigmentação dos ovos surgiu com a proteção que estes passaram a ter contra o sol.

Em Cophomantini, a fêmea possuir maior tamanho é o caráter predominante. Os casos em que os machos possuem um maior tamanho são eventos evolutivos isolados.

7 REFERÊNCIAS

- ANTUNES, A. P.; FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B. A new species of *Hypsiboas* from the Atlantic forest of Southeastern Brazil (Amphibia: Anura: Hylidae). **Copeia**, v. 2008, n. 1, p. 179-190, 2008.
- AYARZAGÜENA, J.; SEÑARIS, J. C. Dos nuevas especies de *Hyla* (Anura; Hylidae) para las cumbres tepuyananas del Estado Amazonas, Venezuela. **Memoria de la sociedad de Ciencias Naturales la Salle**, v. 139, p. 127-146, 1994.
- BARRIO, A. Los Hylidae de Punta Lara, Provincia de Buenos Aires. **Physis**, v. 23, n. 65, p. 129-142, 1962.
- BASTOS, R. P.; HADDAD, C. F. B. Breeding activity of the neotropical treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). **Journal of Herpetology**, p. 355-360, 1996.
- BRANDÃO, R. A. et al. A new species of *Bokermannohyla* (Anura: Hylidae) from highlands of Central Brazil. **Zootaxa**, v. 3527, p. 28-42, 2012.
- BRUNETTI, A. E.; TABOADA, C.; FAIVOVICH, J. The reproductive biology of *Hypsiboas punctatus* (Anura: Hylidae): male territoriality and the possible role of different signals during female choice. **Salamandra**, v. 50, n. 4, p. 215-224, 2014.
- BURGER, J.; ARIZABAL, W.; GOCHFELD, M. Nesting behavior of a gladiator frog *Hyla boans* in Peru. **Journal of Herpetology**, p. 640-648, 2002.
- CAMURUGI, F.; JUNCÁ, F. Reproductive biology of *Hypsiboas atlanticus* (Anura: Hylidae). **Herpetology Notes**, v. 6, p. 489-495, 2013.
- CARAMASCHI, U.; DE NIEMEYER, H. New species of the *Hyla Albopunctata* group from central Brazil:(Amphibia, Anura, Hylidae Boletim do Museu Nacional, Nova Serie, **Zoologia** 504:1-8, 2003.
- CARDANA, B. R. 1995. **Considerações taxonômicas sobre as espécies de *Hyla* do grupo *albopunctata* (Amphibia, Anura, Hylidae)**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil. 1995.
- CARDOSO, A. J. Descrição e biologia de uma nova espécie de *Hyla* Laurenti, 1768 (Amphibia, Anura, Hylidae). **Iheringia, Zoologia**, v. 62, p. 37-45, 1983.
- CARUSO, M. A. Sobre el ciclo sexual anual de algunos “Hylidae” del norte Argentino (“*Phyllomedusa sauvagii*” e “*Hyla raddiana*”). **Acta Zoologica Lilloana**, v. 8, p. 83-103, 1949.
- CARVALHO, T. R.; GIARETTA, A. A.; FACURE, K. G. A new species of *Hypsiboas* Wagler (Anura: Hylidae) closely related to *H. multifasciatus* Günther from southeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 2521, p. 37-52, 2010.
- CARVALHO-E-SILVA, A. M. P. T.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. New species of the *Hyla albofrenata* group, from the States of Rio de Janeiro and São Paulo, Brazil (Anura, Hylidae). **Journal of herpetology**, v. 39, n. 1, p. 73-81, 2005.

CRUMP, M. L. Reproductive Strategies in a Tropical Anuran Community. **Misc. Publ. Mus. Nat. Hist.** Univ. Kansas, 61:1-68, 1974.

CRUMP, M. L.; KAPLAN, R. H. Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (Hylidae). **Copeia**, p. 626-635, 1979.

CRUZ, C. A. G.; PIMENTA, B. V. S.; SILVANO, D. L.. Duas novas espécies pertencentes ao complexo de *Hyla Albosignata* Lutz & Lutz, 1938, do Leste do Brasil:(Amphibia, Anura, Hylidae). Boletim do Museu Nacional, Nova Série, **Zoologia** 503: 1–13, 2003.

DARWIN, C. R. The descent of man, and selection in relation to sex, 2nd edn **Appleton**. New York, 1874.

D'HEURSEL, A.; HADDAD, C. F. B. Anatomy of the oral cavity of hylid larvae from the genera *Aplastodiscus*, *Bokermannohyla*, and *Hypsiboas* (Amphibia, Anura): description and systematic implications. **Journal of Herpetology**, v. 41, n. 3, p. 458-468, 2007.

DUELLMAN, W. E. Amphibians of La Escalera Region, Southeastern Venezuela: Taxonomy, ecology, and biogeography. **Scientific Papers**, Natural History Museum, University of Kansas 2:1-52, 1997.

DUELLMAN, W. E. A review of the Neotropical frogs of the *Hyla bogotensis* group. **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, University of Kansas 11: 1–31, 1972.

DUELLMAN, W. E. New species of Hylid frogs the Andes of Columbia and Venezuela. **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, The University of Kansas 131: 1–12, 1989.

DUELLMAN, W. E. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. **Misc. Publ. Mus. Nat. Hist.** Univ. Kansas, 65:1-352, 1978.

DUELLMAN, W. E. **The hylid frogs of Middle America**. 1970. 753, v. 1. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas, Kansas, 1970.

DUELLMAN, W. E.; DE LA RIVA, I.; WILD, E. R. Frogs of the *Hyla armata* and *Hyla pulchella* groups in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of *Hyla*. **Natural History Museum**, The University of Kansas, 1997.

DUELLMAN, W. E.; DENNIS, D. M. **The hylid frogs of Middle America**. Contributions to Herpetology, no. 18. Ithaca, NY: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 2001. 2nd ed. 2 vol.

DUELLMAN, W. E.; THOMAS, R. Anuran amphibians from a seasonally dry forest in southeastern Peru and comparisons of the anurans among sites in the upper Amazon Basin. **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, The University of Kansas, 1996.

DUELLMAN, W.E.; TRUEB, L. Biology of Amphibians. New York: **New York: Mcgraw-hill, Inc**, 1986.

ETEROVICK, P. C. **Estruturação espacial e temporal de uma comunidade de anuros (Amphibia) na Serra do Cipó, Minas Gerais**. 1998. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil 1998.

ETEROVICK, P. C. et al. Lack of phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in southeastern Brazil. **Evolutionary Ecology**, v. 24, n. 1, p. 1-24, 2010.

ETEROVICK, P. C.; SOUZA, I. B.; SAZIMA, I. Tadpoles of two species in the *Hyla polytaenia* species group and comparison with other tadpoles of *Hyla polytaenia* and *Hyla pulchella* groups (Anura, Hylidae). **Journal of Herpetology**, v. 36, n. 3, p. 512-515, 2002.

FAIVOVICH, J. et al. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, 294:1-240, 2005.

FAIVOVICH, J. et al. A new species of the *Bokermannohyla martinsi* group from central Bahia, Brazil with comments on *Bokermannohyla* (Anura: Hylidae). **Herpetologica**, v. 65, n. 3, p. 303-310, 2009.

FAIVOVICH, J. et al. A new species of the *Hypsiboas benitezi* group from the western Amazon Basin (Amphibia: Anura: Hylidae). **Herpetologica**, v. 62, n. 1, p. 96-108, 2006.

FAIVOVICH, J.; MCDIARMID, R. W.; MYERS, C. W. Two new species of *Myersiohyla* (Anura: Hylidae) from Cerro de la Neblina, Venezuela, with comments on other species of the genus. **American Museum Novitates**, n. 3792, p. 1-63, 2013.

FARRIS, J. S. The logical basis of phylogenetic analysis. *Advances in Cladistics*, Vol. 2. **Columbia University Press**, New York, pp. 7-36, 1983.

FERNÁNDEZ, K. Sobre la biología y reproducción de batracios argentinos. Segunda parte. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba**, v. 29, p. 271-328, 1927.

FROST, D. R. **Amphibian Species of the World: an Online Reference**. Version 6.0. American Museum of Natural History, New York, USA. Disponível em: <research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. Acesso em: 01/ jan/2016.

GARCIA, P. C. A.; CARAMASCHI, U.; KWET, A. The taxonomic status of the *Hyla cochranae* Mertens and recharacterization of *Aplastodiscus* A. Lutz (Anura, Hylidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 18, n. 4, p. 1197-1218, 2001.

GARCIA, P. C. A.; FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B. Redescription of *Hypsiboas semiguttatus*, with the description of a new species of the *Hypsiboas pulchellus* group. **Copeia**, v. 2007, n. 4, p. 933-949, 2007.

GARCIA, P. C. A.; PEIXOTO, O. L.; HADDAD, C. F. B. A new species of *Hypsiboas* (Anura: Hylidae) from the Atlantic Forest of Santa Catarina, Southern Brazil, with comments on its conservation status. **South American Journal of Herpetology**, v. 3, n. 1, p. 27-35, 2008.

- GIASSON, L.O.M. **Atividade sazonal e uso do ambiente por anfíbios da Mata Atlântica no alto da Serra do Mar**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Paulista, Rio Claro, 2008.
- GIASSON, L. O. M.; HADDAD, C. F. B. Mate choice and reproductive biology of *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) in the Atlantic forest, southeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 2, n. 3, p. 157-164, 2007.
- GIBBONS, J. W. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. **Growth, Development & Aging**, v. 56, p. 269-281, 1992.
- GOLOBOFF, P.; FARRIS, S.; NIXON, K. TNT (Tree analysis using New Technology). 2000. Disponível em: < <http://www.lillo.org.ar/phylogeny/tnt/> > Acessado em: 01/abril/2016, 2000.
- GUAYASAMIN, J. M. et al. Molecular phylogeny of stream treefrogs (Hylidae: *Hyloscirtus bogotensis* Group), with a new species from the Andes of Ecuador. **Neotropical Biodiversity**, v. 1, n. 1, p. 2-21, 2015.
- HADDAD, C. F. B. 1991. **Ecologia reprodutiva de uma comunidade de anfíbios anuros na Serra do Japi, Sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil. 1991.
- HADDAD, C. F. B et al. **Guia dos Anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia**. Editora Anolis Books, São Paulo, 2013.
- HADDAD, C. F. B; FAIVOVICH, J.; GARCIA, P. C. A. The specialized reproductive mode of the treefrog *Aplastodiscus perviridis* (Anura: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 26, n. 1, p. 87-92, 2005.
- HADDAD, C. F. B; PRADO, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, v. 55, n. 3, p. 207-217, 2005.
- HADDAD, C. F. B; SAWAYA, R. J. Reproductive modes of Atlantic Forest hylid frogs: a general overview and the description of a new mode 1. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 862-871, 2000.
- HALLIDAY, T. R.; VERRELL, P. A. Sexual selection and body size in amphibians. **Herpetological Journal**, v. 1, n. 3, p. 86-92, 1986.
- HARTMANN, M. T.; HARTMANN, P. A.; HADDAD, C. F. B. Visual signaling and reproductive biology in a nocturnal treefrog, genus *Hyla* (Anura: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 25, n. 4, p. 395-406, 2004.
- HOOGMOED, M. S. **Resurrection of *Hyla ornatissima* Noble (Amphibia, Hylidae) and remarks on related species of green tree frogs from the Guiana area: notes on the herpetofauna of Surinam VI**. **Zoologische Verhandelingen**, Leiden, 172, 1-46, 1979.

- HOOGMOED, M. S. Resurrection of *Hyla wavrini* Parker (Amphibia: Anura: Hylidae), a gladiator frog from northern South America. **Zoologische Mededeelingen**, v. 64, p. 71-93, 1990.
- HOOGMOED, M. S.; GORZULA, S. J. Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and the description of a new species of treefrog (Hylidae, Anura). **Zoologische Mededeelingen**, v. 54, n. 13, p. 183-216, 1979.
- HOWARD, R. D.; KLUGE, A. G. Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs. **Evolution**, p. 260-277, 1985.
- HOWARD, R. D.; WHITEMAN, H. H.; SCHUELLER, T. I. Sexual selection in American toads: a test of a good-genes hypothesis. **Evolution**, p. 1286-1300, 1994.
- JAGGER, J. Solar-UV actions on living cells. **Praeger**, 1985.
- KATSIKAROS, K.; SHINE, R.. Sexual dimorphism in the tusked frog, *Adelotus brevis* (Anura: Myobatrachidae): the roles of natural and sexual selection. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 60, n. 1, p. 39-51, 1997.
- KENNY, J. S. The amphibia of Trinidad. **Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean islands**, v. 29, n. 1, p. 1-78, 1969.
- KLUGE, A. G. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. **Misc. Publ. Mus. Nat. Hist.** Univ. Michigan 160: 1-170, 1981.
- KWET, A.; LINGNAU, R.; DI-BERNARDO, M. Pró-Mata: Anfíbios da Serra Gaúcha, sul do Brasil—Amphibien der Serra Gaúcha, Südbrasilien—Amphibians of the Serra Gaúcha, South of Brazil. **Brasilien-Zentrum, University of Tübingen, Germany**, p. 1-148, 2010.
- LA MARCA, E. Systematics and ecological observations on the Neotropical frogs *Hyla jahni* and *Hyla platydactyla*. **Journal of Herpetology**, p. 227-237, 1985.
- LEHR, E.; FAIVOVICH, J.; JUNGFER, K. A new Andean species of the *Hypsiboas pulchellus* group: Adults, calls, and phylogenetic relationships. **Herpetologica**, v. 66, n. 3, p. 296-307, 2010.
- LIAO, W. B.; ZENG, Y.; YANG, J. D.. Sexual size dimorphism in anurans: roles of mating system and habitat types. **Frontiers in zoology**, v. 10, n. 1, p. 1, 2013.
- LICHT, L. E. Shedding light on ultraviolet radiation and amphibian embryos. **BioScience**, v. 53, n. 6, p. 551-561, 2003.
- LICHT, L. E.; GRANT, K. P. The effects of ultraviolet radiation on the biology of amphibians. **American Zoologist**, v. 37, n. 2, p. 137-145, 1997.
- LIMA, N. G. S.; GONTIJO, A. S. B.; ETEROVICK, P. C. Breeding behaviour of *Bokermannohyla nanuzae* (Anura: Hylidae) at an Atlantic Forest site in southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, v. 48, n. 23-24, p. 1439-1452, 2014.

- LUGLI, L. 2003. **História natural de duas novas espécies de *Hyla* (Anura, Hylidae) que habitam a Serra do Espinhaço no estado da Bahia, Nordeste do Brasil**. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil, 2003.
- LUTZ, B. Brazilian species of *Hyla*. **University of Texas press**, Austin, 265p, 1973.
- MACCULLOCH, R. D.; LATHROP, A. Hylid frogs from Mount Ayanganna, Guyana: new species, redescription, and distributional records. *Phyllomedusa: Journal of Herpetology*, v. 4, n. 1, p. 17-37, 2005.
- MAGNUSSON, W. E. et al. The rise and fall of a population of *Hyla boans*: reproduction in a neotropical gladiator frog. **Journal of Herpetology**, p. 647-656, 1999.
- MAGNUSSON, W. E.; HERO, J. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. **Oecologia**, v. 86, n. 3, p. 310-318, 1991.
- MARTINS, M. Observations on the reproductive behaviour of the smith frog, *Hyla faber*. **Herpetological Journal**, v. 3, n. 1, p. 31-34, 1993.
- MARTINS, M.; HADDAD, C. F. B. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 9, n. 1, p. 49-60, 1988.
- MARTINS, M.; MOREIRA, G. The nest and the tadpole of *Hyla wavrini*, Parker (Amphibia, Anura). **Memorias do Instituto Butantan**, v. 53, p. 197-204, 1991.
- MARTINS, M.; POMBAL, J. P.; HADDAD, C. F. B. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. **Amphibia-Reptilia**, v. 19, n. 1, p. 65-73, 1998.
- MCDIARMID, R.W. Amphibian diversity and natural history: an overview (W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.A.C. Hayek & M.S. Foster, eds.). Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians. **Smithsonian Institution Press**, Washington, p.5-15, 1994.
- MENIN, M.; SILVA, R. A.; GIARETTA, A. Reproductive biology of *Hyla goiana* (Anura, Hylidae). *Iheringia. Série Zoologia*, v. 94, n. 1, p. 49-52, 2004.
- MUNIZ, K. P. R et al. Autoecology of *Hypsiboas albopunctatus* (Anura, Hylidae) in an area of Cerrado in southeast of Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, v. 98, n. 2, p. 254-259, 2008.
- NALI, R. C. et al. Size-dependent selective mechanisms on males and females and the evolution of sexual size dimorphism in frogs. **The American Naturalist**, v. 184, n. 6, p. 727-740, 2014.
- NALI, R. C.; FAIVOVICH, J.; PRADO, C. P. A. The occurrence of unpigmented mature oocytes in *Hypsiboas* (Anura: Hylidae). **Salamandra**, v. 50, n. 1, p. 53-56, 2014.
- NALI, R. C.; PRADO, C. P. A. Habitat use, reproductive traits and social interactions in a stream-dweller treefrog endemic to the Brazilian Cerrado. **Amphibia-Reptilia**, v. 33, n. 3-4, p. 337-347, 2012.

NAPOLI, M. F. Taxonomia, variação morfológica e distribuição geográfica das espécies do grupo de *Hyla circumdata* (Cope, 1870) (Amphibia, Anura, Hylidae). Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, 2000.

NAPOLI, M. F.; PIMENTA, B. V. S. A new species of the *Bokermannohyla circumdata* group (Anura: Hylidae) from the coastal forests of Bahia, Northeastern Brazil. **Copeia**, v. 2009, n. 4, p. 674-683, 2009.

NAPOLI, M. F.; PIMENTA, B. V. S. Nova espécie do grupo de *Hyla circumdata* (Cope, 1870) do sul da Bahia, Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). **Arquivos do Museu Nacional**, v. 61, n. 3, p. 189-194, 2003.

ORRICO, V. G. D.; MONGIN, M. M.; CARVALHO-SILVA, A. M. P. T. The tadpole of *Hypsiboas latistriatus* (Caramaschi and Cruz, 2004), a species of the *Hypsiboas polytaenius* (Cope, 1870) clade (Amphibia, Anura, Hylidae). **Zootaxa**, v. 1531, p. 25-37, 2007.

PAPP, M. G. **Reprodução de anuros (Amphibia) em duas lagoas de altitude na Serra da Mantiqueira**. 1997. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil, 1997.

PRADO, C. P. A. **Estratégias reprodutivas em uma comunidade de anuros no Pantanal, Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil**. 2003. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil, 2003.

PYBURN, W. F.; HALL, D. H. A new stream-inhabiting treefrog (Anura: Hylidae) from southeastern Colombia. **Herpetologica**, p. 366-372, 1984.

PYRON, R. A.; WIENS, J. J. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 61, n. 2, p. 543-583, 2011.

RIVERA-CORREA, M.; FAIVOVICH, J. A new species of *Hyloscirtus* (Anura: Hylidae) from Colombia, with a rediagnosis of *Hyloscirtus larinopygion* (Duellman, 1973). **Herpetologica**, v. 69, n. 3, p. 298-313, 2013.

RIVERO, J. A. Salientia of Venezuela. **Museum of Comparative Zoology**, 1961.

RIVERO, J. Notas sobre los anfibios de Venezuela I. Sobre los hilidos de la guayana venezolana. **Caribbean Journal of Science** 11: 181-193, 1971.

SAVAGE, J. M. The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas. **University of Chicago press**, 2002.

SHINE, R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. **Quarterly Review of Biology**, p. 419-461, 1989.

SHINE, R. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. **Copeia**, p. 297-306, 1979.

SMITH, R. J. Statistics of sexual size dimorphism. **Journal of Human Evolution**, v. 36, n. 4, p. 423-458, 1999.

STEBBINS, R. C.; HENDRICKSON, J. R. Field studies of amphibians in Colombia, South America. **University of California Press**, 1959.

SULLIVAN, B. K. Size dimorphism in anurans: a comment. **The American Naturalist**, v. 123, n. 5, p. 721-724, 1984.

TAMURA et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. **Molecular biology and evolution**, v. 30, n. 12, p. 2725-2729, 2013.

TORRES-CAMPOS et al. A scenario for the evolution of selective egg coloration: the roles of enemy-free space, camouflage, thermoregulation and pigment limitation. **Royal Society open science**, v. 3, n. 4, p. 150711, 2016.

TRIVERS, R. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man* (Ed. by B. Campbell), pp. 136-179. London: **Heinemann**, 1972.

TRUEB, L. Systematic relationship of Neotropical horned frogs, genus *Hemiphractus* (Anura: Hylidae). **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, The University of Kansas, p. 31-35, 1974.

UETANABARO, M. et al. Guia de Campo dos Anuros do Pantanal e Planalto de Entorno: Field Guide to the Anurans of the Pantanal and Surrounding. Editora **UFMS e UFMT**, Campo Grande, 2008.

WELLS, K. D. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). **Ecology**, v. 58, n. 4, p. 750-762, 1977b.

WELLS, K. D. The social behaviour of anuran amphibians. **Animal Behaviour**, v. 25, p. 666-693, 1977a.

WIENS, J. J. et al. An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 55, n. 3, p. 871-882, 2010.

WOOLBRIGHT, L. L. Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. **American Naturalist**, p. 110-119, 1983.

ZHANG, L.; LU, X. Sexual size dimorphism in anurans: ontogenetic determination revealed by an across-species comparison. **Evolutionary Biology**, v. 40, n. 1, p. 84-91, 2013.

ZINA, J.; HADDAD, C. F. B. Courtship behavior of two treefrog species, *Aplastodiscus arildae* and *A. leucopygius* (Anura: Hylidae), from the Atlantic rainforest, southeastern Brazil. **Herpetological Review**, p. 282-285, 2007.

ZINA, J.; HADDAD, C. F. B. Ecology and reproductive biology of two species of *Aplastodiscus* (Anura: Hylidae) in the Atlantic forest, Brazil. **Journal of Natural History**, v. 40, n. 29-31, p. 1831-1840, 2006.

8 APÊNDICE A – Espécies incluídas e não incluídas na análise.

As espécies representantes de Cophomantini incluídas na análise filogenética foram: *Aplastodiscus albosignatus*, *A. arildae*, *A. callipygius*, *A. cavicola*, *A. cochranae*, *A. leucopygius*, *A. perviridis*, *A. weygoldti*, *Bokermannohyla circumdata*, *B. hylax*, *B. martinsi*, *Hyloscirtus armatus*, *H. charazani*, *H. colymba*, *H. lascinius*, *Hypsiboas aguilari*, *H. bischoffi*, *H. boans*, *H. caingua*, *H. calcaratus*, *H. cordobae*, *H. crepitans*, *H. ericae*, *H. faber*, *H. fasciatus*, *H. geographicus*, *H. guentheri*, *H. heilprini*, *H. joaquina*, *H. lemai*, *H. leptolineatus*, *H. lundii*, *H. marginatus*, *H. melanopleura*, *H. microderma*, *H. multifasciatus*, *H. nympa*, *H. pardalis*, *H. pellucens*, *H. polytaenius*, *H. prasinus*, *H. pulchellus*, *H. punctatus*, *H. raniceps*, *H. riojanus*, *H. roraima*, *H. rosenbergi*, *H. semiguttatus*, *H. sibleszi*, *H. rufitelus*, *Myersiohyla inparquesi* e *M. kanaima*.

As demais espécies de Cophomantini não foram incluídas na análise, mas para as quais buscou-se dados na literatura foram: *Aplastodiscus albofrenatus*, *A. ehrardti*, *A. eugenioi*, *A. flumineus*, *A. ibirapitanga*, *A. musicus*, *A. sibilatus*, *Bokermannohyla ahenea*, *B. alvarengai*, *B. astartea*, *B. capra*, *B. caramaschii*, *B. carvalhoi*, *B. claresignata*, *B. clepsydra*, *B. diamantina*, *B. flavopicta*, *B. gouveai*, *B. ibitiguara*, *B. ibitipoca*, *B. itapoty*, *B. izecksohni*, *B. juiju*, *B. langei*, *B. lucianae*, *B. luctuosa*, *B. nanuzae*, *B. napolii*, *B. oxente*, *B. pseudopseudis*, *B. ravida*, *B. sagarana*, *B. sapiranga*, *B. saxicola*, *B. sazimai*, *B. vulcaniae*, *Hyloscirtus albopunctulatus*, *H. alytolylax*, *H. antioquia*, *H. bogotensis*, *H. callipeza*, *H. caucanus*, *H. chlorosteus*, *H. condor*, *H. críptico*, *H. denticulentus*, *H. estevesi*, *H. jahni*, *H. larinopygion*, *H. lindae*, *H. lynchi*, *H. mashpi*, *H. pacha*, *H. palmeri*, *H. phyllognathus*, *H. platydactylus*, *H. princecharlesi*, *H. psarolaimus*, *H. ptychodactylus*, *H. sarampiona*, *H. simmonsii*, *H. staufferorum*, *H. tapichalaca*, *H. tigrinus*, *H. torrenticola*, *Hypsiboas albomarginatus*, *H. alboniger*, *H. albopunctatus*, *H. alemani*, *H. alfaroi*, *H. almendarizae*, *H. atlanticus*, *H. balzani*, *H. bandeirantes*, *H. beckeri*, *H. benitezi*, *H. botumirim*, *H. buriti*, *H. caipora*, *H. callipleura*, *H. cinerascens*, *H. cipoensis*, *H. curupi*, *H. cymbalum*, *H. dentei*, *H. exastis*, *H. freicanecae*, *H. fuentei*, *H. gladiator*, *H. goianus*, *H. hobbsi*, *H. hutchinsi*, *H. jaguariaivensis*, *H. jimenezi*, *H. lanciformis*, *H. latistriatus*, *H. leucocheilus*, *H. liliae*, *H. maculateralis*, *H. marianitae*, *H. ornatissimus*, *H. palaestes*, *H. paranaiba*, *H. phaeopleura*, *H. picturatus*, *H. poaju*, *H. pombali*, *H. pugnax*, *H. pulidoi*, *H. rhythmicus*, *H. rubracylus*, *H. sanborni*, *H. secedens*, *H. semilineatus*, *H. steinbachi*, *H. stellae*, *H. stenocephalus*, *H. tepuianus*, *H. tetete*, *H. varelae*, *H. wavrini*, *Myersiohyla aromatica*, *M. chamaeleo*, *M. loveridgei* e *M. neblinaria*.

9 APÊNDICE B - Referências da tabela de caracteres

- ANTUNES, A. P.; FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B. A new species of *Hypsiboas* from the Atlantic forest of Southeastern Brazil (Amphibia: Anura: Hylidae). **Copeia**, v. 2008, n. 1, p. 179-190, 2008.
- AYARZAGÜENA, J.; SEÑARIS, J. C. Dos nuevas especies de *Hyla* (Anura; Hylidae) para las cumbres tepuyananas del Estado Amazonas, Venezuela. **Memoria de la sociedad de Ciencias Naturales la Salle**, v. 139, p. 127-146, 1994.
- BARRIO, A. Los Hylidae de Punta Lara, Provincia de Buenos Aires. **Physis**, v. 23, n. 65, p. 129-142, 1962.
- BRANDÃO, R. A. et al. A new species of *Bokermannohyla* (Anura: Hylidae) from highlands of Central Brazil. **Zootaxa**, v. 3527, p. 28-42, 2012.
- BRUNETTI, A. E.; TABOADA, C.; FAIVOVICH, J. The reproductive biology of *Hypsiboas punctatus* (Anura: Hylidae): male territoriality and the possible role of different signals during female choice. **Salamandra**, v. 50, n. 4, p. 215-224, 2014.
- CAMURUGI, F.; JUNCÁ, F. Reproductive biology of *Hypsiboas atlanticus* (Anura: Hylidae). **Herpetology Notes**, v. 6, p. 489-495, 2013.
- CARAMASCHI, U.; DE NIEMEYER, H. New species of the *Hyla Albopunctata* group from central Brazil:(Amphibia, Anura, Hylidae Boletim do Museu Nacional, Nova Serie, **Zoologia** 504:1–8, 2003.
- CARDANA, B. R. 1995. **Considerações taxonômicas sobre as espécies de *Hyla* do grupo *albopunctata* (Amphibia, Anura, Hylidae)**. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil. 1995.
- CARUSO, M. A. Sobre el ciclo sexual anual de algunos “Hylidae” del norte Argentino (“*Phyllomedusa sauvagii*” e “*Hyla raddiana*”). **Acta Zoologica Lilloana**, v. 8, p. 83-103, 1949.
- CARVALHO, T. R.; GIARETTA, A. A.; FACURE, K. G. A new species of *Hypsiboas* Wagler (Anura: Hylidae) closely related to *H. multifasciatus* Günther from southeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 2521, p. 37-52, 2010.
- CARVALHO-E-SILVA, A. M. P. T.; CARVALHO-E-SILVA, S. P. New species of the *Hyla albofrenata* group, from the States of Rio de Janeiro and São Paulo, Brazil (Anura, Hylidae). **Journal of herpetology**, v. 39, n. 1, p. 73-81, 2005.
- CRUMP, M. L. Reproductive Strategies in a Tropical Anuran Community. **Misc. Publ. Mus. Nat. Hist.** Univ. Kansas, 61:1-68, 1974.
- CRUZ, C. A. G.; PIMENTA, B. V. S.; SILVANO, D. L.. Duas novas espécies pertencentes ao complexo de *Hyla Albosignata* Lutz & Lutz, 1938, do Leste do Brasil:(Amphibia, Anura, Hylidae). Boletim do Museu Nacional, Nova Série, **Zoologia** 503: 1–13, 2003.
- DUELLMAN, W. E. **The hylid frogs of Middle America**. 1970. 753, v. 1. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas, Kansas, 1970.

DUELLMAN, W. E.; DE LA RIVA, I.; WILD, E. R. Frogs of the *Hyla armata* and *Hyla pulchella* groups in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of *Hyla*. **Natural History Museum**, The University of Kansas, 1997.

DUELLMAN, W. E. Amphibians of La Escalera Region, Southeastern Venezuela: Taxonomy, ecology, and biogeography. **Scientific Papers**, Natural History Museum, University of Kansas 2:1-52, 1997.

DUELLMAN, W. E. New species of Hylid frogs the Andes of Columbia and Venezuela. **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, The University of Kansas 131: 1–12, 1989.

DUELLMAN, W. E. A review of the Neotropical frogs of the *Hyla bogotensis* group. **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, University of Kansas 11: 1–31, 1972.

DUELLMAN, W. E. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. **Misc. Publ. Mus. Nat. Hist.** Univ. Kansas, 65:1-352, 1978.

DUELLMAN, William Edward; DENNIS, Darren M. **The hylid frogs of Middle America**. Kansas: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 2001.

DUELLMAN, W. E.; THOMAS, R. Anuran amphibians from a seasonally dry forest in southeastern Peru and comparisons of the anurans among sites in the upper Amazon Basin. **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, The University of Kansas, 1996.

ETEROVICK, P. C. **Estruturação espacial e temporal de uma comunidade de anuros (Amphibia) na Serra do Cipó, Minas Gerais**. 1998. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil 1998.

FAIVOVICH, J. et al. A new species of the *Bokermannohyla martinsi* group from central Bahia, Brazil with comments on *Bokermannohyla* (Anura: Hylidae). **Herpetologica**, v. 65, n. 3, p. 303-310, 2009.

FAIVOVICH, J. et al. A new species of the *Hypsiboas benitezi* group from the western Amazon Basin (Amphibia: Anura: Hylidae). **Herpetologica**, v. 62, n. 1, p. 96-108, 2006.

FAIVOVICH, J.; MCDIARMID, R. W.; MYERS, C. W. Two new species of *Myersiohyla* (Anura: Hylidae) from Cerro de la Neblina, Venezuela, with comments on other species of the genus. **American Museum Novitates**, n. 3792, p. 1-63, 2013.

FERNÁNDEZ, K. Sobre la biología y reproducción de batracios argentinos. Segunda parte. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba**, v. 29, p. 271-328, 1927.

GARCIA, P. C. A.; CARAMASCHI, U.; KWET, A. The taxonomic status of the *Hyla cochranae* Mertens and recharacterization of *Aplastodiscus* A. Lutz (Anura, Hylidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 18, n. 4, p. 1197-1218, 2001.

GARCIA, P. C. A.; FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B. Redescription of *Hypsiboas semiguttatus*, with the description of a new species of the *Hypsiboas pulchellus* group. **Copeia**, v. 2007, n. 4, p. 933-949, 2007.

GARCIA, P. C. A.; PEIXOTO, O. L.; HADDAD, C. F. B. A new species of *Hypsiboas* (Anura: Hylidae) from the Atlantic Forest of Santa Catarina, Southern Brazil, with comments on its conservation status. **South American Journal of Herpetology**, v. 3, n. 1, p. 27-35, 2008.

GIASSON, L.O.M. **Atividade sazonal e uso do ambiente por anfíbios da Mata Atlântica no alto da Serra do Mar**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Paulista, Rio Claro, 2008.

GIASSON, L. O. M; HADDAD, C. F. B. Mate choice and reproductive biology of *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) in the Atlantic forest, southeastern Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 2, n. 3, p. 157-164, 2007.

GUAYASAMIN, J. M. et al. Molecular phylogeny of stream treefrogs (Hylidae: *Hyloscirtus bogotensis* Group), with a new species from the Andes of Ecuador. **Neotropical Biodiversity**, v. 1, n. 1, p. 2-21, 2015.

HADDAD, C. F. B. 1991. **Ecologia reprodutiva de uma comunidade de anfíbios anuros na Serra do Japi, Sudeste do Brasil**. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil. 1991.

HADDAD, C. F. B et al. **Guia dos Anfíbios da Mata Atlântica: diversidade e biologia**. Editora Anolis Books, São Paulo, 2013.

HADDAD, C. F. B; FAIVOVICH, J.; GARCIA, P. C. A. The specialized reproductive mode of the treefrog *Aplastodiscus perviridis* (Anura: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 26, n. 1, p. 87-92, 2005.

HADDAD, C. F. B; SAWAYA, R. J. Reproductive modes of Atlantic Forest hylid frogs: a general overview and the description of a new mode 1. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 862-871, 2000.

HARTMANN, M. T.; HARTMANN, P. A.; HADDAD, C. F. B. Visual signaling and reproductive biology in a nocturnal treefrog, genus *Hyla* (Anura: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 25, n. 4, p. 395-406, 2004.

HOOGMOED, M. S.; GORZULA, S. J. Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and the description of a new species of treefrog (Hylidae, Anura). **Zoologische Mededelingen**, v. 54, n. 13, p. 183-216, 1979.

HOOGMOED, M. S. Resurrection of *Hyla wavrini* Parker (Amphibia: Anura: Hylidae), a gladiator frog from northern South America. **Zoologische Mededeelingen**, v. 64, p. 71-93, 1990.

HOOGMOED, M. S. **Resurrection of *Hyla ornatissima* Noble (Amphibia, Hylidae) and remarks on related species of green tree frogs from the Guiana area: notes on the herpetofauna of Surinam VI**. **Zoologische Verhandelingen**, Leiden, 172, 1-46, 1979.

- KENNY, J. S. The amphibia of Trinidad. **Studies on the fauna of Curaçao and other Caribbean islands**, v. 29, n. 1, p. 1-78, 1969.
- KLUGE, A. G. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. **Misc. Publ. Mus. Nat. Hist.** Univ. Michigan 160: 1-170, 1981.
- KWET, A.; LINGNAU, R.; DI-BERNARDO, M. Pró-Mata: Anfíbios da Serra Gaúcha, sul do Brasil—Amphibien der Serra Gaúcha, Südbrasilien—Amphibians of the Serra Gaúcha, South of Brazil. **Brasilien-Zentrum, University of Tübingen, Germany**, p. 1-148, 2010.
- LA MARCA, E. Systematics and ecological observations on the Neotropical frogs *Hyla jahni* and *Hyla platydactyla*. **Journal of Herpetology**, p. 227-237, 1985.
- LEHR, E.; FAIVOVICH, J.; JUNGFER, K. A new Andean species of the *Hypsiboas pulchellus* group: Adults, calls, and phylogenetic relationships. **Herpetologica**, v. 66, n. 3, p. 296-307, 2010.
- LIMA, N. G. S.; GONTIJO, Ana Sofia Buza; ETEROVICK, Paula Cabral. Breeding behaviour of *Bokermannohyla nanuzae* (Anura: Hylidae) at an Atlantic Forest site in southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, v. 48, n. 23-24, p. 1439-1452, 2014.
- LUGLI, L. 2003. **História natural de duas novas espécies de *Hyla* (Anura, Hylidae) que habitam a Serra do Espinhaço no estado da Bahia, Nordeste do Brasil**. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil, 2003.
- LUTZ, B. Brazilian species of *Hyla*. **University of Texas press**, Austin, 265p, 1973.
- MAGNUSSON, W. E. et al. The rise and fall of a population of *Hyla boans*: reproduction in a neotropical gladiator frog. **Journal of Herpetology**, p. 647-656, 1999.
- MARTINS, M. Observations on the reproductive behaviour of the smith frog, *Hyla faber*. **Herpetological Journal**, v. 3, n. 1, p. 31-34, 1993.
- MARTINS, M.; MOREIRA, G. The nest and the tadpole of *Hyla wavrini*, Parker (Amphibia, Anura). **Memórias do Instituto Butantan**, v. 53, p. 197-204, 1991.
- MARTINS, M.; HADDAD, C. F. B. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 9, n. 1, p. 49-60, 1988.
- MENIN, M.; SILVA, R. A.; GIARETTA, A. Reproductive biology of *Hyla goiana* (Anura, Hylidae). Iheringia. **Série Zoologia**, v. 94, n. 1, p. 49-52, 2004.
- MUNIZ, K. P. R et al. Autoecology of *Hypsiboas albopunctatus* (Anura, Hylidae) in an area of Cerrado in southeast of Brazil. Iheringia. **Série Zoologia**, v. 98, n. 2, p. 254-259, 2008.
- NALI, R. C.; PRADO, C. P. A. Habitat use, reproductive traits and social interactions in a stream-dweller treefrog endemic to the Brazilian Cerrado. **Amphibia-Reptilia**, v. 33, n. 3-4, p. 337-347, 2012.

- NALI, R. C.; FAIVOVICH, J.; PRADO, C. P. A. The occurrence of unpigmented mature oocytes in *Hypsiboas* (Anura: Hylidae). **Salamandra**, v. 50, n. 1, p. 53-56, 2014.
- NAPOLI, M. F. Taxonomia, variação morfológica e distribuição geográfica das espécies do grupo de *Hyla circumdata* (Cope, 1870) (Amphibia, Anura, Hylidae). Tese de doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ, 2000.
- NAPOLI, M. F.; PIMENTA, B. V. S. Nova espécie do grupo de *Hyla circumdata* (Cope, 1870) do sul da Bahia, Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). **Arquivos do Museu Nacional**, v. 61, n. 3, p. 189-194, 2003.
- NAPOLI, M. F.; PIMENTA, B. V. S. A new species of the *Bokermannohyla circumdata* group (Anura: Hylidae) from the coastal forests of Bahia, Northeastern Brazil. **Copeia**, v. 2009, n. 4, p. 674-683, 2009.
- ORRICO, V. G. D.; MONGIN, M. M.; CARVALHO-SILVA, A. M. P. T. The tadpole of *Hypsiboas latistriatus* (Caramaschi and Cruz, 2004), a species of the *Hypsiboas polytaenius* (Cope, 1870) clade (Amphibia, Anura, Hylidae). **Zootaxa**, v. 1531, p. 25-37, 2007.
- PAPP, M. G. **Reprodução de anuros (Amphibia) em duas lagoas de altitude na Serra da Mantiqueira**. 1997. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil, 1997.
- PRADO, C. P. A. **Estratégias reprodutivas em uma comunidade de anuros no Pantanal, Estado de Mato Grosso do Sul, Brasil**. 2003. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil, 2003.
- PYBURN, W. F.; HALL, D. H. A new stream-inhabiting treefrog (Anura: Hylidae) from southeastern Colombia. **Herpetologica**, p. 366-372, 1984.
- RIVERA-CORREA, M.; FAIVOVICH, J. A new species of *Hyloscirtus* (Anura: Hylidae) from Colombia, with a rediagnosis of *Hyloscirtus larinopygion* (Duellman, 1973). **Herpetologica**, v. 69, n. 3, p. 298-313, 2013.
- RIVERO, J. A. Salientia of Venezuela. **Museum of Comparative Zoology**, 1961.
- SAVAGE, J. M. The amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas. **University of Chicago press**, 2002.
- STEBBINS, R. C.; HENDRICKSON, J. R. Field studies of amphibians in Colombia, South America. **University of California Press**, 1959.
- TRUEB, L. Systematic relationship of Neotropical horned grogs, genus *Hemiphractus* (Anura: Hylidae). **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, The University of Kansas, p. 31-35, 1974.
- UETANABARO, M. et al. Guia de Campo dos Anuros do Pantanal e Planalto de Entorno: Field Guide to the Anurans of the Pantanal and Surrounding. Editora **UFMS e UFMT**, Campo Grande, 2008.

ZINA, J.; HADDAD, C. F. B. Courtship behavior of two treefrog species, *Aplastodiscus arildae* and *A. leucopygius* (Anura: Hylidae), from the Atlantic rainforest, southeastern Brazil. **Herpetological Review**, p. 282-285, 2007.

APÊNDICE B - Tabela de caracteres (continuação)

Espécie	Macho CRC (cm)	Fêmea CRC (cm)	Índice SSDi		Ovos	Local de oviposição	Escolha do local de oviposição	Referências	SIAH	1 (RHOD)	Tyrosinase (TYR)	tRNA-Leu gene e (ND1)tRNAIle	12S, tRNA-Val e 16S
			0 ausente maior	1 macho é 2 fêmea é maior									
<i>Hyloscirtus albopunctulatus</i>													
<i>Hyloscirtus alytolylax</i>	3,45	4,05		2									
<i>Hyloscirtus antioquia</i>	5,57	6,10		2									
<i>Hyloscirtus armatus</i>	5,96	6,43		2									
<i>Hyloscirtus bogotensis</i>	3,62	3,87		2					AY844804.1	AY844579.1	AY844050.1	KF794111.1	AY819423.1
<i>Hyloscirtus callipeza</i>													
<i>Hyloscirtus caucanus</i>													
<i>Hyloscirtus charazani</i>													
<i>Hyloscirtus chlorosteus</i>													
<i>Hyloscirtus colymba</i>	3,47	3,62		2	0	0							
<i>Hyloscirtus condor</i>													
<i>Hyloscirtus criptico</i>													
<i>Hyloscirtus denticulatus</i>	4,42	5,22		2									JX155814.1 e JX155841.1
<i>Hyloscirtus estevesi</i>													
<i>Hyloscirtus jahni</i>													
<i>Hyloscirtus larinopygion</i>													
<i>Hyloscirtus lascinius</i>													JX155817.1 e JX155845.1
<i>Hyloscirtus lindae</i>													DQ380359.1
<i>Hyloscirtus lynchi</i>													JX155822.1 e JX155851.1
<i>Hyloscirtus mashpi</i>	3,15	3,77		2									
<i>Hyloscirtus pacha</i>													
<i>Hyloscirtus palmeri</i>	4,05	4,30		2									
<i>Hyloscirtus phyllognathus</i>	3,30	3,69		2									
<i>Hyloscirtus platydactylus</i>	3,29	3,64		2									
<i>Hyloscirtus princecharlesi</i>													
<i>Hyloscirtus psarolaimus</i>													
<i>Hyloscirtus ptychodactylus</i>													
<i>Hyloscirtus sarampiona</i>													
<i>Hyloscirtus simmonsii</i>	3,66	4,43		2									AY819555.1
<i>Hyloscirtus staufferorum</i>													
<i>Hyloscirtus tapichalaca</i>													
<i>Hyloscirtus tigrinus</i>													
<i>Hyloscirtus torrenticola</i>													
<i>Hypsiboas aguilari</i>					1								
<i>Hypsiboas albomarginatus</i>	4,90	5,74		2	1	0	0						HM444785.1
<i>Hypsiboas alboniger</i>													AY549316.1
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	4,61	5,11		2	1	0							
<i>Hypsiboas alemani</i>													
<i>Hypsiboas alfaroi</i>													
<i>Hypsiboas almendarizae</i>													
<i>Hypsiboas atlanticus</i>	4,00	3,90		1	1	0	0						
<i>Hypsiboas balzani</i>	4,04	4,85		2									
<i>Hypsiboas bandeirantes</i>													
<i>Hypsiboas beckeri</i>													
<i>Hypsiboas benitezi</i>													
<i>Hypsiboas bischoffi</i>	4,32	5,72		2	1	0							DQ380349.1 e KF794117.1
<i>Hypsiboas boans</i>	11,60	10,70		1	1	1	1						AY549324.1
<i>Hypsiboas botumirim</i>													
<i>Hypsiboas buriti</i>													
<i>Hypsiboas caingua</i>													
<i>Hypsiboas caipora</i>	3,36	4,09		1	1	0	1						AY549326.1
<i>Hypsiboas calcaratus</i>	3,59	5,39		2	1								AY326056.1
<i>Hypsiboas callipleura</i>													
<i>Hypsiboas cinerascens</i>	3,90	4,12		2	1								
<i>Hypsiboas cipoensis</i>	3,70	3,90		2	1	0							
<i>Hypsiboas cordobae</i>					1								
<i>Hypsiboas crepitans</i>	5,39	6,55		2	1	2							AY549331.1
<i>Hypsiboas curupi</i>	3,56	4,47		2	1	0							JN970519.1
<i>Hypsiboas cymbalum</i>													
<i>Hypsiboas dentei</i>													
<i>Hypsiboas ericae</i>													EF376018.1 e AF467270.1
<i>Hypsiboas exastis</i>													AY549332.1
<i>Hypsiboas faber</i>	8,40	8,38		0	1	2	1						AY549334.1

APÊNDICE B - Tabela de caracteres (continuação)

Espécie	Macho CRC (cm)	Fêmea CRC (cm)	Índice SSDi		Ovos	Local de oviposição	Escolha do local de oviposição	Referências	SIAH	1 (RHOD)	Tyrosinase (TYR)	tRNA-Leu gene e (ND1)tRNAIle	12S, tRNA-Val e 16S
			0 ausente maior	1 macho é 2 fêmea é maior									
<i>Hypsiboas fasciatus</i>	3,56	4,62	2		1			Crump, 1974; Duellman & Thomas,		AY844608.1			AY819427.1
<i>Hypsiboas freicanecae</i>													
<i>Hypsiboas fuentei</i>													
<i>Hypsiboas geographicus</i>	4,42	6,66	2		1			Crump, 1974; Kenny, 1969; Duellman, 1978				AY819541.1	AY843628.1
<i>Hypsiboas gladiator</i>													
<i>Hypsiboas goianus</i>	3,36	3,77	2		1			Menin et al., 2004					
<i>Hypsiboas guentheri</i>	3,65	4,55	2			0		Lutz, 1973; Haddad et al., 2013	AY844830.1	AY844612.1		KF794125.1	AY843631.1
<i>Hypsiboas heilprini</i>	4,94	4,93	0		0			Trueb et al., 1974; Nali et al., 2014	AY844831.1			KF794126.1	AY843632.1
<i>Hypsiboas hobbsi</i>													
<i>Hypsiboas hutchinsi</i>								Pyburn & Hall, 1984					
<i>Hypsiboas jaguariaivensis</i>													
<i>Hypsiboas jimenezi</i>													
<i>Hypsiboas joaquina</i>	5,00	5,40	2		1	0		Kwet et al., 2010; Haddad et al., 2013	AY844834.1	AY844616.1		KF794127.1	AY549340.1
<i>Hypsiboas lanciformis</i>	7,49	8,70	2		1			Crump, 1974; Duellman, 1978	AY844837.1	AY844619.1	AY844081.1		AY326054.1
<i>Hypsiboas latistriatus</i>	3,90	4,70	2		1	0		Orrico et al., 2007; Haddad et al., Duellman, 1997		AY844668.1		KF794128.1	AY549360.1
<i>Hypsiboas lemai</i>	2,96	3,47	2		0				AY844838.1	AY844620.1	AY844082.1		AY843637.1
<i>Hypsiboas leptolineatus</i>	3,20	3,30	2		1	0		Kwet et al., 2010; Haddad et al., Caramaschi & De Niemeyer, 2003	AY844839.1	AY844621.1	AY844083.1	KF794130.1	AY549341.1
<i>Hypsiboas leucocheilus</i>	6,47	7,54	2										
<i>Hypsiboas lilliae</i>													
<i>Hypsiboas lundii</i>	6,60	6,90	2		1	0		C. S. Ribeiro, pers. comm.; Haddad	AY844841.1	AY844623.1	AY844085.1		AY843639.1
<i>Hypsiboas maculateralis</i>													
<i>Hypsiboas marginatus</i>	4,80	5,30	2		1	0		Kwet et al., 2010; Haddad et al., 2013		AY844624.1		KF794131.1	AY549342.1
<i>Hypsiboas marianitae</i>	4,76	5,14	2		1			Duellman et al., 1997; Hoogmoed,	AY844843.1	AY844625.1			AY362977.1
<i>Hypsiboas melanopleura</i>									HM444789.1	HM444768.1		KF794133.1	HM444776.1
<i>Hypsiboas microderma</i>												KF794134.1	AY843644.1
<i>Hypsiboas multifasciatus</i>	4,87	5,79	2					Cardana, 1995	AY844851.1	AY844633.1	AY844093.1	GQ366299.1	AY843648.1
<i>Hypsiboas nympa</i>	2,94	3,27	2		0			Faivovich et al., 2006		AY844661.1	AY844112.1	KF794135.1	AY843670.1
<i>Hypsiboas ornatissimus</i>													EF376019.1 e EF376056.1
<i>Hypsiboas palaestes</i>													
<i>Hypsiboas paranaiba</i>	4,94	4,89	1					Carvalho et al., 2010					
<i>Hypsiboas pardalis</i>	6,17	6,52	2			2		Giasson, 2008; Lutz, 1973	AY844855.1	AY844637.1	AY844096.1	KF794136.1	AY843651.1
<i>Hypsiboas pellucens</i>													AY326058.1
<i>Hypsiboas phaeopleura</i>													
<i>Hypsiboas picturatus</i>					1								AY326055.1
<i>Hypsiboas poaju</i>	3,90				1	0		Garcia et al., 2008; Haddad et al., Gridi-Papp, 1997; Lutz, 1973					
<i>Hypsiboas polytaenius</i>	3,08	3,74	2		1			Haddad et al., 2013	AY844859.1	AY844641.1		KF794137.1	AY843655.1
<i>Hypsiboas pombali</i>	5,70					0		Haddad, 1991					
<i>Hypsiboas prasinus</i>	4,76	5,27	2		1				AY844860.1	AY844642.1	AY844100.1		AY549347.1
<i>Hypsiboas pugnax</i>													
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	4,58	4,95	2		1	0		Lutz, 1973; Haddad et al., 2013; Barrio, 1962		AY844644.1	AY844102.1	KF794138.1	AY549422.1
<i>Hypsiboas pulidoi</i>													
<i>Hypsiboas punctatus</i>	3,00	3,90	2		1	0		Brunetti et al., 2014; Haddad et al., 2013; Kenny, 1969		AY844645.1		KF794139.1	AY549353.1
<i>Hypsiboas raniceps</i>	5,57	6,02	2		1	0		Prado, 2004; Haddad et al., 2013	AY844863.1	JQ023459.1	AY844103.1		AY843657.1
<i>Hypsiboas rhythmicus</i>													
<i>Hypsiboas riojanus</i>	4,65	4,98	2		1			Duellman, 1997; Caruso, 1949	AY844865.1	AY844648.1		KF794141.1	
<i>Hypsiboas roraima</i>					0			Faivovich et al., 2006	AY844866.1		AY844104.1	KF794143.1	AY843660.1
<i>Hypsiboas rosenbergi</i>	8,21	8,67	2		1	1		Duellman & Dennis, 2001; Savage, 2002; Kluge, 1981				KF794142.1	AY819438.1
<i>Hypsiboas rubracylus</i>													
<i>Hypsiboas rufitelus</i>	4,62	5,11	2		1	0		Duellman & Dennis, 2001; Duellman, 1970	AY844867.1	AY844652.1	AY844105.1	KF794144.1	AY843662.1
<i>Hypsiboas sanborni</i>													
<i>Hypsiboas secedens</i>													
<i>Hypsiboas semiguttatus</i>	4,06	4,31	2			0		Garcia et al., 2007; Haddad et al., 2013	AY844870.1	AY844655.1			AY549358.1
<i>Hypsiboas semilineatus</i>	5,00	5,60	2			0		Haddad et al., 2013	AY844871.1	AY844656.1	AY844108.1	KF794145.1	AY843779.1

APÊNDICE B - Tabela de caracteres (continuação)

Espécie	Macho CRC (cm)	Fêmea CRC (cm)	Índice SSDi		Ovos	Local de oviposição	Escolha do local de oviposição	Referências	SIAH	1 (RHOD)	Tyrosinase (TYR)	tRNA-Leu gene e (ND1)tRNAIle	12S, tRNA-Val e 16S
			0 ausente maior	1 macho é 2 fêmea é maior									
<i>Hypsiboas sibleszi</i>	3,23	3,50	2		1			Duellman, 1997; Hoogmoed, 1979	AY844873.1	AY844658.1	AY844110.1	KF794147.1	AY843667.1
<i>Hypsiboas steinbachi</i>													
<i>Hypsiboas stellae</i>													
<i>Hypsiboas stenocephalus</i>	2,70					0		Haddad et al., 2013					
<i>Hypsiboas tepuianus</i>													
<i>Hypsiboas tetete</i>													
<i>Hypsiboas varelae</i>													
<i>Hypsiboas wavrini</i>	10,10	7,80	1		1			Hoogmoed, 1990; Martins & Moreira, 1991					
<i>Myersiohyla aromatica</i>	4,51							Faivovich; et al., 2013; Ayarzagüena & Señaris, 1994					
<i>Myersiohyla chamaeleo</i>	4,71	5,14	2		0	0		Faivovich; et al., 2013	AY844876.1	AY844663.1	AY844114.1		AY843672.1
<i>Myersiohyla inparquesi</i>													
<i>Myersiohyla kanaima</i>	3,74				1			Faivovich; et al., 2013	AY844835.1	AY844617.1	AY844079.1	GQ366307.1	AY843634.1
<i>Myersiohyla loveridgei</i>	4,35							Riveiro, 1961					
<i>Myersiohyla neblinaria</i>	5	5,78	2		0	0		Faivovich; et al., 2013				KF794149.1	