
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

LUIZA RIEDER CHOLAK

**DESLOCAMENTO DE CARÁTER EM HILÍDEOS
NEOTROPICAIS (ANURA: HYLIDAE)**



Rio Claro
2012

LUIZA RIEDER CHOLAK

DESLOCAMENTO DE CARÁTER EM HILÍDEOS NEOTROPICAIS
(ANURA: HYLIDAE)

Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad

Co-orientador: Vitor Hugo Mendonça do Prado

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 Bacharel em Ciências Biológicas.

Rio Claro
2012

597.8 Cholak, Luiza
C547d Deslocamento de caráter em hilídeos neotropicais / Luiza Cholak. - Rio Claro : [s.n.], 2012
21 f. : il., figs., tabs.

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

Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad

Co-Orientador: Vitor Hugo Mendonça do Prado

1. Anuro. 2. Ecologia teórica de anuros. 3. Competição. 4. Tamanho do corpo. 5. Forma do corpo. 6. Evolução paralela. 7. Deslocamento de caráter. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

AGRADECIMENTOS

Agradeço a meu Co-orientador, Vitor, por ter sido paciente e por ter me ajudado integralmente.

Agradeço a meus amigos pelos anos dourados.

Agradeço a meus pais pela presença e apoio incondicionais.

Agradeço a meu namorado por ser meu chão e meu céu.

Agradeço a Chuva, nossa cadela, por nos dar carinho e conforto em todos os momentos.

E por fim agradeço a meus bons professores, em especial meu orientador, Célio, por representarem grandes exemplos de seres humanos e profissionais.

EPÍGRAFE

XXIX – Nem Sempre Sou Igual

Nem sempre sou igual no que digo e escrevo.
Mudo, mas não mudo muito.
A cor das flores não é a mesma ao sol
De que quando uma nuvem passa
Ou quando entra a noite
E as flores são cor da sombra.
Mas quem olha bem vê que são as mesmas flores.
Por isso quando pareço não concordar comigo,
Reparem bem para mim:
Se estava virado para a direita,
Voltei-me agora para a esquerda,
Mas sou sempre eu, assente sobre os mesmos pés —
O mesmo sempre, graças ao céu e à terra
E aos meus olhos e ouvidos atentos
E à minha clara simplicidade de alma...
(Alberto Caeiro – O Guardador de Rebanhos, ano, página)

RESUMO

Deslocamento de Caráter em Hilídeos Neotropicais (Anura:Hylidae)

A competição interespecífica tende a favorecer a seleção de fenótipos divergentes minimizando o efeito desta interação. Este processo é denominado deslocamento de caráter e é considerado um dos principais mecanismos promotores da diversificação adaptativa. O Brasil apresenta a maior diversidade de anfíbios do planeta e apesar desta grande diversidade, o papel do deslocamento de caráter no processo de diversificação da fauna de anfíbios brasileiros ainda não foi estudado. No presente estudo testamos a hipótese de deslocamento de caráter em quatro pares de espécies congênicas de anfíbios anuros da família Hylidae, que ocorrem na Mata Atlântica e no Cerrado. Encontramos evidência de deslocamento de caráter para dois dos pares de espécie e evolução paralela para os demais. Interessantemente, a tendência de deslocamento de caráter existiu em espécies cuja distribuição abrange habitats menos estáveis. Por se tratar de um estudo pioneiro com hilídeos neotropicais, abordamos questões consideradas relevantes para elucidar mecanismos relacionados à manutenção da diversidade.

Palavras-chave: Competição. Tamanho do corpo. Forma do corpo. Evolução Paralela. Deslocamento de Caráter.

ABSTRACT

Character Displacement in Neotropical Hylid Frogs (Anura:Hylidae)

The interspecific competition tends to favor the selection of divergent phenotypes minimizing the effect of this interaction. This process is termed character displacement and it is considered one of the main mechanisms promoting adaptive diversification. Brazil has the greatest diversity of amphibians on the planet and despite this great diversity; the role of character displacement in the process of Brazilian amphibian fauna diversification has not been studied. In the present study we tested the hypothesis of character displacement in four congeneric species pairs of frogs from the family Hylidae, occurring in the Atlantic Forest and Cerrado. We find evidence of character displacement for two pairs and parallel evolution for the remaining. Interestingly, the trend of character displacement was in species whose range covers less stable habitats. Since this is a pioneering study with neotropical hylid, we discussed issues considered relevant to elucidate mechanisms related to the maintenance of diversity.

Keywords: Competition. Body size. Body shape. Parallel Evolution. Character displacement.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	7
2. METODOLOGIA.....	9
2.1 Táxons selecionados.....	9
2.2 Morfometria.....	9
2.3 Análise dos dados.....	11
3. RESULTADOS.....	12
4. DISCUSSÃO.....	15
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	17
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	18

1 INTRODUÇÃO

Competição interespecífica é uma das interações ecológicas mais estudadas, podendo determinar a composição de espécies em diversas comunidades (MORIN, 1981). Esta interação é um agente de seleção natural importante, que pode conduzir à diversificação ecológica e morfológica (SCHLUTER, 2000).

Como os recursos na natureza são limitados, a coexistência de competidores é possibilitada de duas maneiras: (1) predadores ou distúrbios ambientais mantêm suas populações em baixa abundância, ou (2) indivíduos que conseguem utilizar recursos fora da faixa de competição são favorecidos, promovendo especialização e diferenciação no uso de recursos (TOWNSEND et al., 2009).

Portanto, a competição interespecífica tende a favorecer a seleção de fenótipos divergentes minimizando o efeito desta interação. A competição é considerada um agente primário na evolução de traços adaptativos e organismos que competem diferenciam-se cada vez mais ao longo do tempo (PFENNIG; PFENNIG, 2012). Esse processo denominado deslocamento de caráter (BROWN; WILSON, 1956) gera mudanças adaptativas no fenótipo de um ou de ambos os competidores que reflete a partilha de recursos (SCHLUTER, 2000). O deslocamento de caráter pode ser inferido quando espécies com nicho e morfologia semelhantes se assemelham mais quando em alopatria do que em simpatria (BROWN; WILSON, 1956; LOSOS, 2000). O grau do deslocamento de caráter pode refletir a intensidade da competição entre as espécies (PFENNIG; MURPHY, 2002).

Dessa forma tanto a competição por recursos quanto a hibridização entre espécies são minimizados (BROWN; WILSON, 1956). Por exemplo, Diamond et al. (1989), estudando populações de duas espécies de aves do gênero *Myzomela* (*M. pammelaena* e *M. sclateri*), verificaram que as duas espécies são muito semelhantes morfológicamente em alopatria, porém diferiam, principalmente com relação ao tamanho do bico e à coloração ao redor dos olhos, quando em simpatria. Diversos estudos vêm sendo realizados (ADAMS, 2010; PFENNIG; MARTIN, 2010; VALLIN et al., 2011) a fim de compreender melhor os fatores relacionados a este fenômeno.

O Brasil apresenta a maior diversidade de anfíbios do planeta, com 946 espécies (SBH, 2012). Apesar desta grande diversidade, com base em nosso

conhecimento, o papel do deslocamento de caráter no processo de diversificação da fauna de anfíbios brasileiros ainda não foi estudado.

Os hilídeos brasileiros são um excelente sistema de estudo para testar a existência de deslocamento de caráter, pois: (1) são um grupo amplamente diversificado na região (WIENS et al., 2006); (2) estudos em outras regiões indicam que a competição pode promover a divergência morfológica entre as espécies nas comunidades (MOEN; WIENS, 2009; ALGAR et al., 2011); (3) possuem mapas de distribuição geográfica disponíveis e atualizados de todas as espécies (Global Amphibian Assessment; IUCN, 2012), possibilitando estabelecer zonas de simpatria e alopatria.

No presente estudo, nós avaliamos a variação morfológica em quatro pares de espécies congênicas de hilídeos da Mata Atlântica e do Cerrado brasileiro. Nosso objetivo é testar a hipótese de deslocamento de caráter para essas espécies e nossa previsão é a de que, para cada par de espécies, as populações em simpatria apresentarão maior divergência do que as populações em alopatria.

2 METODOLOGIA

2.1 Táxons selecionados

O presente trabalho foi realizado com quatro gêneros pertencentes à família Hylidae, subfamília Hylinae. Essa escolha foi feita com base na grande diversidade do grupo e na ampla distribuição da família nos biomas Mata Atlântica e Cerrado (FAIVOVICH et al., 2005).

Dentro da família foram selecionados quatro pares de espécies, cada par de um gênero, cuja sobreposição geográfica permite distinguir áreas de simpatria e alopatria: (1) *Dendropsophus nanus* Boulenger, 1889 e *D. sanborni* Schmidt, 1944; (2) *Scinax eurydice* Bokermann, 1968 e *S. fuscovarius* Lutz, 1925; (3) *Hypsiboas albopunctatus* Spix, 1824 e *H. raniceps* Cope, 1862; (4) *Bokermannohyla circumdata* Cope, 1871 e *B. hylax* Heyer, 1985. Os exemplares utilizados encontram-se depositados na coleção CFBH – UNESP, Rio Claro.

2.2 Morfometria

Foram medidos de 7 a 20 indivíduos por população (alopátrica ou simpátrica) de cada espécie (Tabela 1). Para evitar eventuais desvios relacionados ao dimorfismo sexual, as amostras consistem apenas de indivíduos machos. Além disso, essa decisão se deve ao fato de haver uma baixa disponibilidade de exemplares fêmea na coleção científica. Para cada espécie, medimos 13 caracteres morfométricos, que refletem o uso de recurso por hílideos (FREITAS et al., 2008; GVOŽDÍČ et al., 2008; MOEN; WIENS, 2009): (1) comprimento da cabeça, da extremidade da cabeça até a margem posterior do tímpano; (2) largura da cabeça, na margem posterior do tímpano; (3) distância do olho ao focinho, da extremidade da cabeça até a margem anterior do olho; (4) distância entre as margens anteriores dos olhos; (5) diâmetro horizontal do olho; (6) diâmetro horizontal do tímpano; (7) comprimento rostro-cloacal, da extremidade do focinho até o centro da cloaca; (8) comprimento da mão, da extremidade distal do antebraço até a extremidade do dedo III; (9) comprimento do fêmur, do centro da cloaca até a margem externa da articulação do joelho, com as pernas em posição perpendicular ao eixo do corpo; (10) comprimento da tíbia, da margem externa da articulação do joelho até a margem externa do calcânhar; (11) comprimento do tarso, da margem externa do

calcanhar até a margem proximal do tubérculo metatarsal interno; (12) comprimento do pé, da margem proximal do tubérculo metatarsal interno até a extremidade do artelho IV; (13) comprimento do artelho I, da margem distal do tubérculo metatarsal interno até a extremidade do artelho I.

As medidas originais foram log-transformadas antes das análises. Os hílideos geralmente atingem a maturidade com um porte pequeno em relação ao seu tamanho máximo, continuando a crescer após a maturidade (FRIEDL; KLUMP, 1997; KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU; GRUMIRO, 2002). Ignorar este fato durante as comparações morfométricas implica que a variação encontrada pode ser mais um reflexo de diferença na composição etária do que diferenças entre espécies (GVOŽDÍČ et al., 2008). Portanto, a variação morfológica foi analisada de duas maneiras distintas: (1) com base no tamanho do corpo e (2) no formato corporal após o controle do efeito do tamanho. Para remover este efeito, foi utilizado o método de médias geométricas de Mosimann (1970), que não distorce a configuração dos grupos (BUTLER; LOSOS, 2002; LOSOS; MILES, 2002). O índice individual de tamanho do corpo é a média de todas as 13 variáveis log-transformadas. Cada indivíduo teve seu tamanho ajustado pela diferença entre cada variável log-transformada e este índice de tamanho do corpo (GVOŽDÍČ et al., 2008).

Tabela 1 - Número de indivíduos amostrados em simpatria e alopatria.

Espécie	N (simpatria)	N (alopatria)
<i>Bockermannohyla hylax</i>	20	07
<i>Bockermannohyla circumdata</i>	20	12
<i>Dendropsophus nanus</i>	20	20
<i>Dendropsophus sanborni</i>	20	14
<i>Hypsiboas raniceps</i>	20	20
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	17	14
<i>Scinax fuscovarius</i>	12	12
<i>Scinax eurydice</i>	18	08

Fonte: Cholak, L. R.

2.3 Análise dos dados

Para o formato do corpo, as medidas ajustadas pelo tamanho (veja na seção *Morfometria*) foram submetidas à Análise de Componentes Principais com base na matriz de correlação, para reduzir a dimensionalidade dos dados e obter eixos não-correlacionados da variação morfológica. Utilizamos a matriz de correlação, pois permite comparar medidas de diferentes magnitudes (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998). Foram retidos então os eixos significativos da PCA com base no método *Brocken Stick* (JACKSON, 1993). A divergência na forma do corpo entre as populações alopátricas e simpátricas de cada espécie foi comparada por meio de Análise de Variância Multivariada (MANOVA) fatorial. Para o tamanho do corpo utilizamos a medida do comprimento rostro-cloacal (CRC) em escala logarítmica e para avaliar a divergência entre as populações alopátricas e simpátricas de cada espécie, utilizamos a Análise de Variância (ANOVA) fatorial. As variáveis dependentes são as componentes principais retidas (para forma) e o CRC (log) e as variáveis preditoras são a espécie, o padrão de distribuição (simpatria ou alopatria com o competidor) e a interação entre esses dois fatores. A inferência sobre o deslocamento de caráter foi com base na significância da interação espécie x padrão de distribuição. Todas as análises foram conduzidas considerando o nível de significância de 5% com o auxílio do programa computacional Statistica 7.0 (StatSoft 2004).

3 RESULTADOS

Para as espécies de *Dendropsophus*, tanto a forma quanto o tamanho do corpo diferiram em função da espécie, do padrão de distribuição e da interação entre esses fatores (Tabela 2, Figuras 1 e 2). Para *Hypsiboas*, o tamanho diferiu em função da espécie e, marginalmente, em função da interação entre espécie e padrão de distribuição (Tabela 2, Figuras 1 e 2). Esses resultados indicam deslocamento de caráter tanto na forma quanto no tamanho em *Dendropsophus* e uma fraca tendência de deslocamento de caráter no tamanho em *Hypsiboas*.

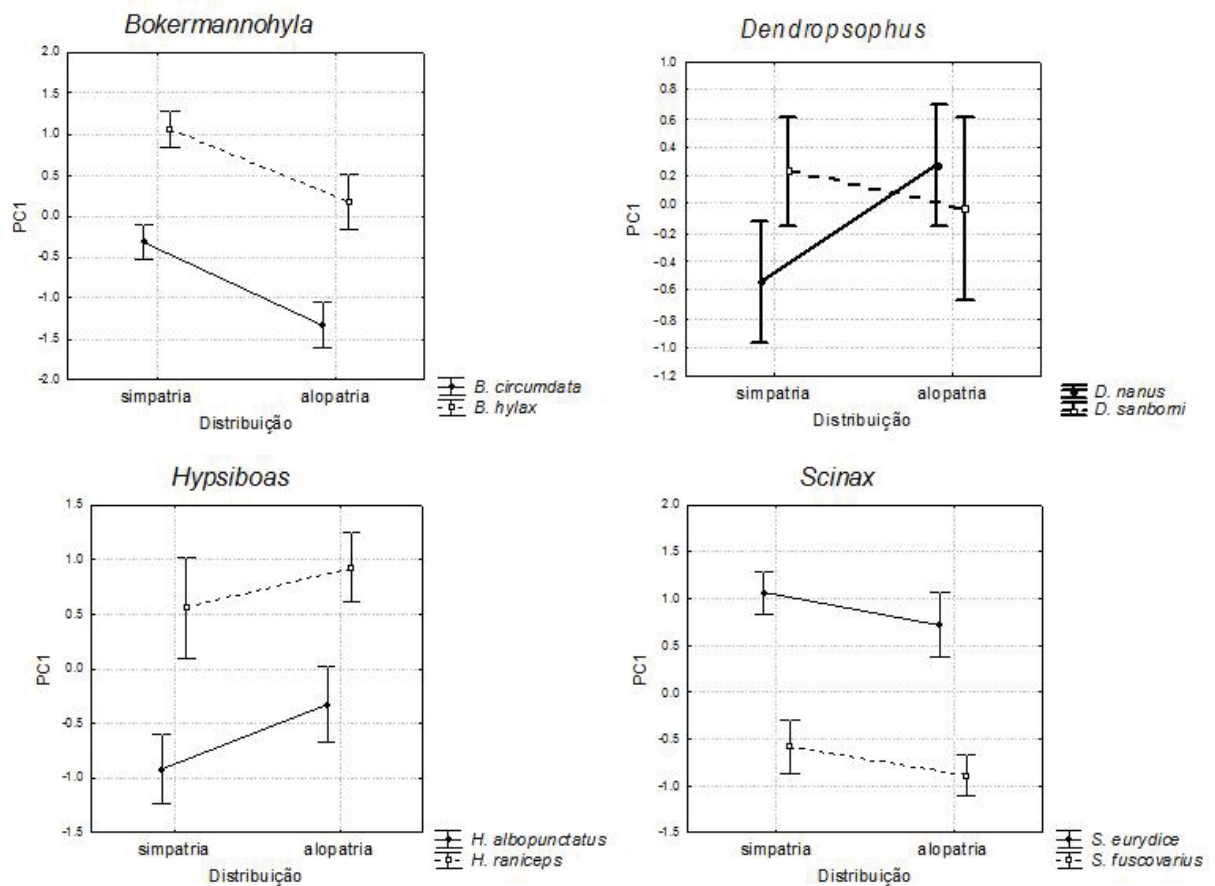
Para as espécies de *Bokermannohyla* e *Scinax*, a forma e o tamanho diferiram somente em função da espécie e do padrão de distribuição (Tabela 2, Figuras 1 e 2). Para *Hypsiboas*, a forma diferiu somente em função da espécie e do padrão de distribuição (Tabela 2, Figura 1). Esses resultados indicam que a variação morfológica da forma e do tamanho para *Bokermannohyla* e *Scinax* e da forma para *Hypsiboas* ocorrem paralelamente em função tanto da espécie quanto do padrão de distribuição.

Tabela 2 - MANOVA fatorial e ANOVA fatorial com os efeitos da espécie de cada par, padrão de distribuição (alopatria ou simpatria) e a interação entre estes fatores na forma (MANOVA) e no tamanho do corpo (ANOVA).

	<i>Dendropsophus</i>		<i>Hypsiboas</i>		<i>Bokermannohyla</i>		<i>Scinax</i>	
	F	P	F	P	F	P	F	P
Forma								
Espécie	5,32	< 0,001	75,88	< 0,001	78,76	< 0,001	42,98	< 0,001
Distribuição	3,65	0,006	3,94	0,01	40,47	< 0,001	2,98	0,03
Espécie x Distribuição	2,54	0,04	0,59	0,63	0,32	0,73	1,54	0,20
Tamanho								
Espécie	153,5	< 0,001	69,05	< 0,001	75,30	< 0,001	8,31	0,006
Distribuição	0,90	0,36	0,10	0,75	7,40	0,009	4,08	0,05
Espécie x Distribuição	10,10	0,002	2,85	0,10	1,30	0,25	0,42	0,52

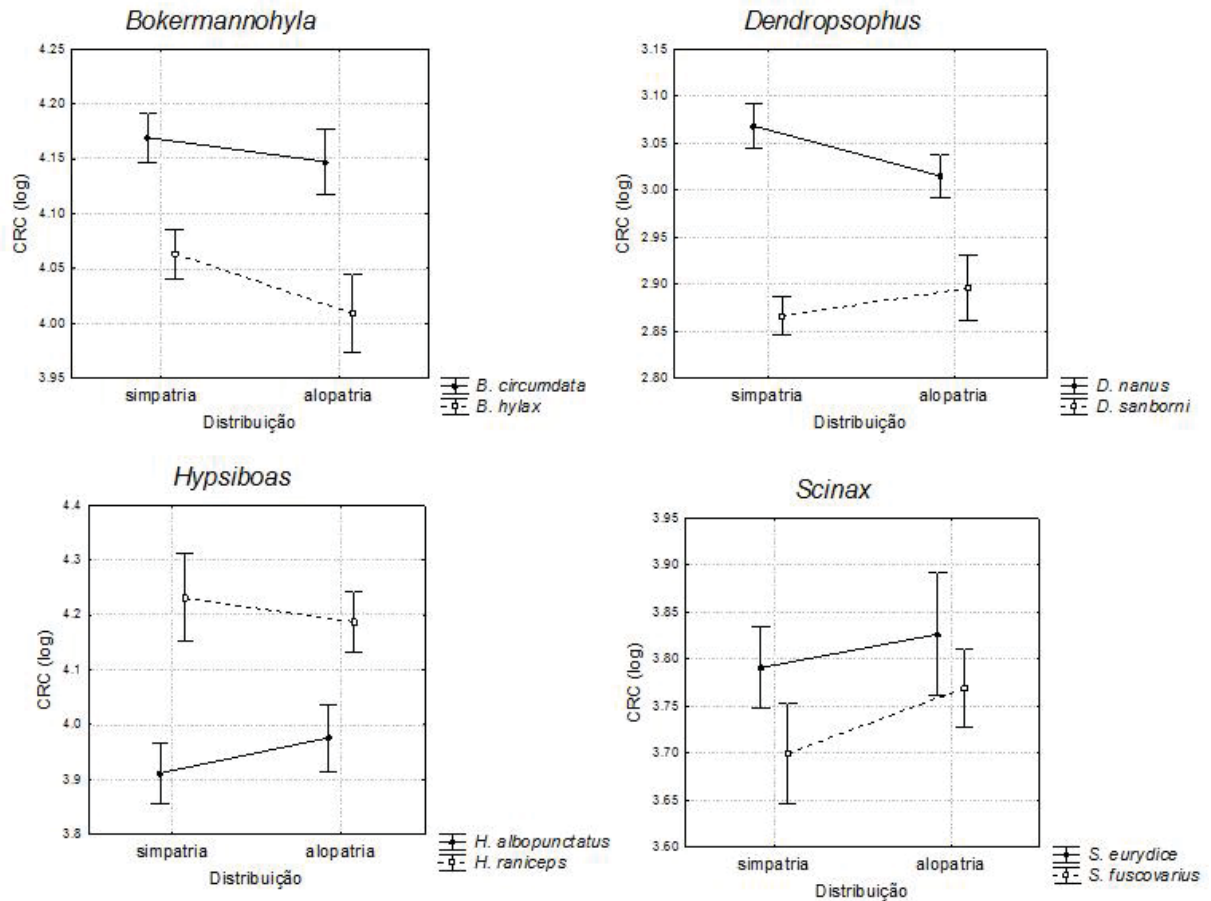
Fonte: Cholak, L. R.

Figura 1 – Variação da forma do corpo, quantificada pela primeira componente principal (PC1), de quatro pares de espécies em resposta ao padrão de distribuição (simpatria e alopatia).



Fonte: Cholak, L. R.

Figura 2 – Variação do comprimento rostro-cloacal (CRC), em escala logarítmica, de quatro pares de espécies em resposta ao padrão de distribuição (simpatria e alopatria).



Fonte: Cholak, L. R.

4 DISCUSSÃO

No presente estudo, encontramos indício de deslocamento de caráter em *Dendropsophus* e *Hypsiboas* e, de uma maneira geral, essa evidência é maior com relação ao tamanho do corpo. O tamanho corporal dos hilídeos é uma característica relacionada ao tamanho da presa que podem ingerir (DUELLMAN, 2005) e a divergência no tamanho entre espécies próximas tem sido atribuída à competição (MOEN; WIENS, 2009).

O par formado por *Dendropsophus nanus* e *D. sanborni* também apresentou divergência com relação à forma do corpo. Esse par de espécies usualmente vocaliza na vegetação arbustiva e apresenta divergência quanto ao sítio de vocalização quando ocorrem em uma mesma poça (ROSSA-FERES; JIM, 2001). Embora não tenhamos testado diretamente a associação entre morfologia e o uso de recursos, é bastante provável que a divergência tanto no tamanho quanto na forma, permita a coexistência dessas espécies, mesmo em uma escala ambiental bem reduzida, como por exemplo, a vegetação dentro de uma poça.

Um fato interessante merece ser destacado. No presente estudo, as evidências de deslocamento de caráter ocorreram em espécies típicas de áreas abertas, como *Dendropsophus nanus*, *D. sanborni*, *Hypsiboas albopunctatus* e *H. raniceps*. Atualmente um grande corpo teórico defende que a competição interespecífica é mais acirrada em ambientes estáveis, já que nessas condições ambientais não ocorre redução da abundância populacional por pressão do ambiente, mas sim pelos filtros bióticos como predação e competição (CAVENDER-BARES et al., 2009, GRAHAM et al., 2009). No entanto, o presente estudo mostra o oposto, já que as espécies que apresentaram evidência de deslocamento de caráter são típicas de áreas abertas e de clima sazonal, como o cerrado ou mesmo regiões impactadas pela agricultura. Isso pode ser pelo fato de que em ambientes abertos existem menos opções de nichos a serem ocupados e uma maior escassez de recursos. Dessa forma, as espécies que vivem nesses ambientes acabam utilizando os mesmos habitats e sítios reprodutivos, competindo mais fortemente. O deslocamento de caráter, neste caso, pode ser um mecanismo que reduza a intensidade da interação competitiva. Este mecanismo geralmente ocorre quando recursos compartilhados se tornam escassos (SCHLUTER, 2000). Essa divergência não ocorre sem custos, já que os fenótipos em simpatria podem ter menor fitness

que o fenótipo ancestral em alopatria, ou seja, indivíduo se beneficia na redução da competição por recursos ou interferência na atração de parceiros, mas sofre custos em outros componentes do fitness (PFENNIG; PFENNIG, 2005). Ainda assim o deslocamento de caráter representa uma força importante que move a diversificação no sentido de permitir a coexistência de espécies muito semelhantes, sendo vantajoso apesar dos custos.

Os pares de espécies de *Bokermannohyla* e *Scinax* (para forma e tamanho) e *Hypsiboas* (para forma) apresentaram diferença entre as populações simpátricas e alopátricas para cada espécie do par. No entanto, as diferenças entre cada espécie dos pares se mantiveram constantes, indicando evolução paralela entre essas espécies. A evolução paralela pode ocorrer quando fatores ambientais comuns ou outros atributos específicos, como diferentes níveis de predação, exercem forças seletivas similares na variação da morfologia e da história de vida em populações de diferentes localidades geográficas (ADAMS, 2010). Especificamente neste caso, a divergência interespecífica se manteve similar tanto em simpatria quanto em alopatria.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

No presente estudo, evidenciamos o deslocamento de caráter em dois dos quatro pares de espécies estudadas. Interessantemente, a tendência de deslocamento de caráter existiu em espécies cuja distribuição abrange habitats menos estáveis. Por se tratar de um estudo pioneiro com hílídeos neotropicais, abordamos questões consideradas relevantes para elucidar mecanismos relacionados à manutenção da diversidade de anfíbios da região neotropical. Dentre elas, podemos destacar sob quais condições ambientais ocorre um aumento da magnitude das interações competitivas. Uma perspectiva para estudo futuro é incluir um número maior de pares de espécies e analisar a influência das condições ambientais sobre a presença ou não do deslocamento de caráter.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMS, D. C. Parallel evolution of character displacement driven by competitive selection in terrestrial salamanders. *BMC Evolutionary Biology*, London, p. 1-10. 2010.
- Algar, A. C.; Kerr, J. T.; Currie, D. J. Quantifying the importance of regional and local filters for community trait structure in tropical and temperate zones. *Ecology* n. 92(4), p. 903-914. 2011.
- BROWN, W. L.; WILSON, E. O. Character displacement. *Syst. Zoo*, Washington, n. 5, p. 49-64. 1956
- BUTLER, M. A.; LOSOS, J. B. Multivariate sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in Greater Antillean *Anolis* lizards. *Ecol. Monogr.*, Duke, n. 72, p. 541-559. 2002.
- CAVENDER-BARES J.; KOZAK K. H.; FINE P. V. A.; KEMBEL S. W. The merging on community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.*, Oxford, n. 12, p. 693 715. 2009.
- DIAMOND, J.; PIMM, L. S.; GILPIN, E. M.; LECROY, M. Rapid evolution of character displacement in Myzomelid honeyeaters. *Am. Nat.*, Chicago, n. 134, p. 675-708. 1989.
- DUELLMAN, W. E. Cusco Amazonico. Comstock Publishing Associates, Cornell Univ. Press, Ithaca, NY. 2005.
- FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B; GARCIA, P. C. A.; FROST, D. R.; CAMPBELL, J. A.; WHEELER, W. C. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bull. Am. Mus. Nat. His.*, New York, n. 294, p. 1-240. 2005.
- FREITAS, E. B.; DE-CARVALHO, C. B.; FARIA, R. G.; BATISTA, R. C.; BATISTA, C. C.; COELHO, W. A.; BOCCHIGLIERI, A. Nicho ecológico e aspectos da história natural de *Phyllomedusa azurea* (Anura: Hylidae, Phyllomedusinae) no Cerrado do Brasil Central. *Biota Neotropica*, Campinas, n. 8(4), p. 1-10. 2008.
- FRIEDL, T. W. P.; KLUMP, G. M. Some aspects of population biology in the European treefrog, *Hyla arborea*. *Herpetologica*, Chicago, n. 53, p. 321-330. 1997.
- GRAHAM C. H.; PARRA J. L.; RAHBEK C.; MCGUIRE J. A. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of National Academy of Sciences U.S.A.* n. 106, p. 19673-19678. 2009.
- GVOŽDÍČ, V.; MORAVEC, J.; KRATOCHVÍL, L. Geographic morphological variation in parapatric Western Palearctic tree frogs, *Hyla arborea* and *Hyla savignyi*: are related species similarly affected by climatic conditions? *Biol. J. Linn. Soc.*, London, n. 95, p. 539-556. 2008.

IUCN, Conservation International and Nature Reserve. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1., *IUCN/SSC - CI/CABS Biodiversity Assessment Unit*, Arlington. Disponível em: <<http://www.iucnredlist.org/amphibians>>. Acesso em: 30 set. 2012.

JACKSON, D.A. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristic and statistical approaches. *Ecology* n. 74, p. 2204-2214. 1993.

KYRIAKOPOULOU-SKLAVOUNOU, P.; GRUMIRO, I. Body size and age assessment among breeding populations of the tree frog *Hyla arborea* in northern Greece. *Amphibia-Reptilia*, Milan, n. 23, p. 219-224. 2002.

LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. *Numerical Ecology*. Elsevier Science B. V., Amsterdam. 1998

LOSOS, J. B. Ecological character displacement and the study of adaptation. *PNAS*., Washington, DC, n. 97, p. 5693-5695. 2000.

LOSOS, J. B.; MILES, D. B. Testing the hypothesis that a clade has adaptively radiated: iguanid lizard clades as a case study. *Am. Nat.*, Chicago, n. 160, p. 147-157. 2002.

MOEN, D. S.; WIENS, J. J. Phylogenetic evidence for competitively driven divergence: body-size evolution in Caribbean treefrogs (Hylidae: *Osteopilus*). *Evolution*, Lancaster, n. 63, p. 195-214. 2009.

MORIN, P. J. Predatory salamanders reverse the outcome of competition among three species of anuran tadpoles. *Science*, New York, n. 212, p. 1284-1286. 1981.

MOSIMANN, J. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *J. Am. Stat. Assoc.*, New York, n. 65, p. 930-945. 1970.

PFENNIG, D. W.; MURPHY, P. J. How fluctuating competition and phenotypic plasticity mediate species divergence. *Evolution*., Lancaster, n. 56, p. 1217-1228. 2002.

PFENNIG, D. W.; PFENNIG, K. S. Character displacement as the “best of a bad situation”: fitness trade-offs resulting from selection to minimize resource and mate competition. *Evolution*., Lancaster, n. 59(10), p. 2200-2208. 2005.

PFENNIG, D. W.; PFENNIG, K. S. Development and evolution of character displacement. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, New York, n. 1256, p. 89-107. 2012.

ROSSA-FERES D. C.; JIM J. Similaridade no sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, Curitiba, n. 18, p. 439-454. 2001.

SBH. 2012. *Brazilian amphibians – List of species*. Disponível em: <<http://www.sbherpetologia.org.br>>. Acessado em: 30 set. 2012. Sociedade Brasileira de Herpetologia.

SCHLUTER, D. Ecological character displacement in adaptive radiation. *Am. Nat.*, Chicago, n. 156, p. S4-S16. 2000.

TOWNSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. *Essentials of ecology*. Blackwell Publishing, Oxford. 2009.

VALLIN, N.; RICE, A. M.; BAILEY, R. I.; HUSBY, A.; QVARNSTRÖM, A. Positive feedback between ecological and reproductive character displacement in a young avian hybrid zone. *Evolution*, Lancaster, n. 4, p. 1-13. 2011.

WIENS, J. J.; GRAHAM, C. H.; MOEN, D. S.; SMITH, S. A.; REEDER, T. W. Evolutionary and ecological causes of the latitudinal diversity gradient in hylid frogs: treefrog trees unearth the roots of high tropical diversity. *Am. Nat.*, Chicago, n. 168, p. 579-596. 2006.