
ECOLOGIA

GABRIELLA SILVA ASENSIO

**VARIAÇÃO NO TAMANHO DO CORPO EM
BOKERMANNOHYLA OXENTE (ANURA:
HYLIDAE) AO LONGO DE UM GRADIENTE
ALTITUDINAL**



Rio Claro - SP
2025

GABRIELLA SILVA ASENSIO

**VARIAÇÃO NO TAMANHO DO CORPO EM *BOKERMANNOHYLA*
OXENTE (ANURA: HYLIDAE) AO LONGO DE UM GRADIENTE
ALTITUDINAL**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho”, para obtenção do grau de Ecóloga.

Orientador(a): Célio Fernando Baptista Haddad

Coorientador(a): Nadya Carolina Pupin

Rio Claro - SP
2025

A816v

Asensio, Gabriella Silva

Variação no tamanho do corpo em Bokermannohyla oxente (Anura: Hylidae) ao longo de um gradiente altitudinal / Gabriella Silva Asensio. -- Rio Claro, 2025

32 p. : il., tabs., mapas

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ecologia) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientador: Célio Fernando Baptista Haddad

Coorientador: Nadya Carolina Pupin

1. Morfometria. 2. Clima. 3. Hylidae. 4. Biogeografia. I. Título.

GABRIELLA SILVA ASENSIO

**VARIAÇÃO NO TAMANHO DO CORPO EM BOKERMANNOHYLA
OXENTE (ANURA: HYLIDAE) AO LONGO DE UM GRADIENTE
ALTITUDINAL**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho”, para obtenção do grau de Ecóloga.

BANCA EXAMINADORA:

M.a Nadya Carolina Pupin

Dra. Amanda Jamille Carvalho Brum

Dr. Fábio Perin de Sá

Aprovado em: 07 de novembro de 2025

Assinatura do discente

Assinatura do(a) orientador(a)

Assinatura do(a) coorientador(a)

*Dedico este trabalho a todas as mulheres que vieram antes de
mim, abrindo caminhos na ciência,
e a todas as que virão depois — que sigam ousando,
descobrimdo e transformando o mundo.*

AGRADECIMENTOS

A conclusão deste trabalho só foi possível graças ao apoio, incentivo e contribuição de muitas pessoas e instituições, às quais registro aqui minha profunda gratidão. Agradeço imensamente aos meus orientadores, Célio Fernando Baptista Haddad e Nadya Carolina Pupin, por toda a paciência, dedicação e orientação cuidadosa ao longo deste percurso. Suas contribuições foram essenciais para minha formação acadêmica e para o amadurecimento deste trabalho.

Às instituições UESC e UFMG, deixo meu agradecimento pela disponibilidade e confiança ao cederem acesso às coleções científicas que tornaram esta pesquisa possível. Sou também grata ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio financeiro por meio da bolsa de Iniciação Científica (11273, aprovada no Edital 08/2024), que foi fundamental para que eu pudesse me dedicar com seriedade e constância à pesquisa.

A Xena, minha amiga de tantas jornadas, obrigada por caminhar ao meu lado com lealdade, escuta e companheirismo. Guendo e Madu, agradeço imensamente pela amizade, apoio e incentivo durante todo o processo. À minha família materna, agradeço por todo o carinho, incentivo e suporte emocional nos momentos de desafio. Ter vocês ao meu lado me fortaleceu em cada etapa.

E um agradecimento muito especial ao meu namorado, Diego Chirai, por ser meu porto seguro. Obrigada por me apoiar nos dias difíceis, me incentivar quando o cansaço falou mais alto, comemorar comigo cada pequena conquista e, acima de tudo, por acreditar em mim mesmo quando eu duvidei. Seu amor, paciência e presença constante foram fundamentais para que eu chegasse até aqui. Esse trabalho também é seu. A todos vocês, meu sincero e eterno obrigado.

RESUMO

As variações no tamanho corporal de animais ao longo de gradientes ambientais são estudadas pelas regras ecogeográficas, que relacionam fatores climáticos e geográficos à morfologia. Entre essas destacam-se: a Regra de Bergmann, que prevê indivíduos maiores em ambientes frios ou de maior altitude; a hipótese do balanço de calor, que sugere a seleção de corpos menores em regiões frias em animais ectotérmicos; e a hipótese da conservação de água, que propõe indivíduos maiores em ambientes mais secos ou sazonais. *Bokermannohyla oxente*, uma perereca endêmica da Chapada Diamantina, ocorre em ampla variação altitudinal, configurando um modelo adequado para investigar como variáveis ambientais influenciam o tamanho corporal. Neste estudo nós analisamos machos adultos depositados em coleções biológicas dos quais obtivemos 12 medidas morfológicas. Extraímos variáveis climáticas da base de dados Worldclim e variáveis geográficas das planilhas de dados das coleções. Testamos a variação no tamanho por meio de análise de componentes principais (PCA) e as relações entre tamanho corporal e variáveis ambientais através de análises de regressão simples e múltiplas. Não encontramos agrupamentos morfológicos distintos entre os espécimes analisados na PCA, encontramos que o tamanho corporal está relacionado com variáveis climáticas relacionadas à disponibilidade de água e temperatura, sugerindo que indivíduos maiores tendem a ocorrer em áreas mais secas e quentes, corroborando a hipótese da conservação de água. Além disso, encontramos relação do tamanho do corpo com variáveis geográficas (latitude e longitude), o que sugere que a variação no tamanho corporal da espécie pode ser resultado da combinação de pressões ambientais relacionadas à disponibilidade de água e da estrutura genética das diferentes populações.

Palavras-chave: regras ecogeográficas; morfometria; clima; Hylidae; conservação de água.

ABSTRACT

Body size variation in animals along environmental gradients is studied through ecogeographical rules, which relate climatic and geographic factors to morphology. Among these, Bergmann's Rule predicts larger individuals in colder or higher-altitude environments; the heat-balance hypothesis suggests selection for smaller bodies in cold regions in ectothermic animals; and the water-conservation hypothesis proposes larger individuals in drier or more seasonal environments. *Bokermannohyla oxente*, a treefrog endemic to the Chapada Diamantina, occurs across a wide altitudinal range, making it a suitable model to investigate how environmental variables influence body size. In this study, we analyzed adult males deposited in biological collections, from which we obtained 12 morphological measurements. Climatic variables were extracted from the WorldClim database and geographic variables from collection data sheets. Variation in body size was tested using principal component analysis (PCA), and relationships between body size and environmental variables were assessed through simple and multiple regression analyses. We found no distinct morphological groupings among the specimens in the PCA. Body size was related to climatic variables associated with water availability and temperature, suggesting that larger individuals tend to occur in drier and warmer areas, supporting the water-conservation hypothesis. Additionally, body size was related to geographic variables (latitude and longitude), indicating that variation in the species' body size may result from the combination of environmental pressures related to water availability and the genetic structure of different populations.

Keywords: ecogeographical rules; morphometrics; climate; Hylidae; water conservation

Title in english: Body Size Variation in *Bokermannohyla oxente* (Anura: Hylidae) Along an Altitudinal Gradient

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	7
2. OBJETIVO.....	10
3. MATERIAIS E MÉTODOS.....	11
3.1. Coleta de dados.....	11
3.2. Análise de Dados.....	13
4. RESULTADOS.....	14
4.1. Normalização dos Dados, Análise de Componentes Principais (PCA) e Seleção de Variáveis para Modelos de Regressão Linear.....	14
4.2. Análises de Regressão Linear com PC1.....	19
4.3. Análises de Regressão Linear com CTB.....	21
4.4. Análises de Regressão Linear com CRC.....	23
5. DISCUSSÃO.....	26
REFERÊNCIAS.....	29

1.INTRODUÇÃO

As regras ecogeográficas são padrões observados na natureza que propõem uma compreensão de como fatores ambientais, como temperatura, altitude, latitude e disponibilidade de recursos, influenciam características morfológicas, fisiológicas e comportamentais dos organismos, contribuindo para um melhor entendimento dos processos de adaptação e evolução ao longo do espaço geográfico (Gaston; Chown; Evans, 2008; Leung et al., 2021). Esses padrões mostram que populações de uma mesma espécie podem apresentar variações ao longo de gradientes ambientais, refletindo adaptações ou limitações ecológicas impostas pelo seu habitat (Gaston; Chown; Evans, 2008). Essas variações não são aleatórias, mas frequentemente associadas a pressões seletivas específicas, como regimes térmicos ou disponibilidade hídrica, que afetam o desempenho e a sobrevivência dos indivíduos (Olalla-Tárraga; Rodríguez, 2007).

Entre as diversas regras ecogeográficas, a Regra de Bergmann é uma das mais conhecidas e investigadas (Ashton, 2002; Shelomi; Meiri, 2023). Formulada originalmente por Carl Bergmann (1847), essa regra postula que, dentro de uma mesma espécie ou grupo taxonômico, indivíduos provenientes de populações que habitam regiões mais frias e de maior latitude tendem a apresentar um maior tamanho corporal em comparação com aqueles que vivem em ambientes mais quentes e próximos ao equador (Bergmann, 1847; Watt; Mitchell; Salewski, 2010). A fundamentação dessa regra está na relação entre a razão superfície/volume do organismo, onde indivíduos maiores possuem uma menor área superficial relativa ao seu volume, o que reduz a perda de calor e favorece a conservação térmica em climas frios (Bergman, 1847). Embora essa regra tenha sido inicialmente aplicada a vertebrados endotérmicos, como aves e mamíferos, estudos recentes têm explorado sua validade em ectotérmicos, incluindo anfíbios (Olalla-Tárraga, 2011).

De acordo com o critério proposto por Mayr (1963), para que uma espécie siga a regra ecogeográfica de Bergmann, é necessário que a maioria das populações apresente um padrão consistente de variação no tamanho corporal ao longo de gradientes ambientais, como latitude ou altitude. No caso dos anfíbios, evidências indicam que salamandras (Caudata) tendem a seguir essa regra,

apresentando tamanhos maiores em regiões mais frias, enquanto os anuros exibem uma tendência mais fraca ou inconsistente (Ashton, 2002).

Recentemente, foram propostas hipóteses voltadas para animais ectotérmicos com e sem comportamento de termorregulação, com o objetivo de explicar padrões de variação no tamanho corporal que não se alinham à regra de Bergmann (Olalla-Tárraga; Rodríguez; Hawkins, 2006; Olalla-Tárraga, 2011; Pincheira-Donoso, 2010). Nesse contexto, em ectotérmicos o calor necessita ser obtido de uma fonte externa; logo, para esses organismos, a termorregulação seria beneficiada por uma redução no tamanho ao longo de climas mais frios, dado que é mais fácil absorver calor externo por um corpo menor em comparação com um de maiores proporções (Pincheira-Donoso, 2010). A partir deste raciocínio, surge uma regra alternativa para os ectotérmicos, a 'hipótese do balanço de calor' (Olalla-Tárraga, 2011). Esta regra prediz que em organismos ectotérmicos que não possuem mecanismos comportamentais para termorregulação, o tamanho do corpo decresce à medida que as temperaturas diminuem, enquanto em animais com mecanismos comportamentais para absorver calor espera-se o mesmo padrão da regra de Bergmann, ou seja maiores tamanhos em climas mais frios (Olalla-Tárraga; Rodríguez; Hawkins, 2006; Olalla-Tárraga, 2011).

Outra hipótese discutida para ectotérmicos é a hipótese da conservação de água, que tem sido utilizada para explicar a variação no tamanho corporal de anfíbios ao longo de gradientes ambientais que incluem variações na umidade (Gouveia; Correia, 2016; Pincheira-Donoso et al., 2019). Em anfíbios, que apresentam pele permeável e elevada suscetibilidade à perda de água por evaporação, o tamanho corporal pode ser um fator crítico para a conservação de água no corpo (Gouveia; Correia, 2016; Pincheira-Donoso et al., 2019). Esta hipótese sugere que tamanhos maiores não evoluem para conservar calor, mas sim água. Desta forma, para estes animais, seria esperado maiores tamanhos em ambientes com menos disponibilidade de água (Gouveia; Correia, 2016; Pincheira-Donoso et al., 2019).

Recentemente, Johnson et al. (2023), analisaram a aplicabilidade de uma série de hipóteses ecogeográficas em anfíbios ao nível global. Esses autores encontraram que o tamanho corpóreo é influenciado por fatores climáticos e

geográficos, com cada ordem respondendo de maneira diferente. Em cecílias encontrou-se uma relação positiva do tamanho do corpo com a elevação e a amplitude altitudinal e uma relação negativa com a precipitação anual. Nos anuros, o tamanho foi relacionado positivamente com a amplitude altitudinal e negativamente com a sazonalidade na precipitação, e em salamandras nenhuma relação foi encontrada (Johnson et al., 2023). Embora o número de estudos investigando as regras ecogeográficas tenha aumentado recentemente, a maioria dos estudos, assim como o de Johnson et al. (2023), adota uma perspectiva global, sendo poucos os estudos que examinam a aplicabilidade dessas hipóteses ao nível intraespecífico, principalmente na região Neotropical (Escalona et al., 2024; Pupin; Brusquetti; Haddad, 2020).

Bokermannohyla oxente é uma perereca da família Hylidae que ocorre na região da Chapada Diamantina, Nordeste do Brasil, é uma espécie de pequeno a médio porte, com os machos medindo em média 41,6 mm e as fêmeas 42,6 mm de comprimento rostro-cloacal (CRC) (Lugli; Haddad, 2006). Possui atividade noturna e reprodução prolongada, com os machos sendo encontrados vocalizando ao longo de todo o ano (Lugli; Haddad, 2006), estes exibem comportamento territorial e, aparentemente, defendem seus territórios por meio de sinais acústicos (Lugli; Haddad, 2006). Os machos vocalizam principalmente empoleirados em arbustos e árvores nas margens de riachos, embora também possam ser encontrados em rochas ou fendas rochosas (Lugli; Haddad, 2006). Esta espécie é amplamente distribuída na Chapada Diamantina, uma região de aproximadamente 35.000 km² no estado da Bahia (Guedes et al., 2020), caracterizada pelo relevo acidentado, com altitudes que variam de 200 a 1.800 m e picos isolados de até 2.033 m (Juncá, 2005). Apesar de estar inserida na ecorregião da Caatinga (Morrone, 2014), apresenta uma ampla variedade de paisagens e fisionomias, desde elementos típicos da Caatinga até pastagens típicas de Cerrado, campos rupestres e Mata Atlântica semi-decídua (Guedes et al., 2020), o que evidencia a existência de uma acentuada variação climática. O fato de *B. oxente* ser amplamente distribuída nesta região e ocupar uma grande diversidade de ambientes torna-a um modelo adequado para investigar a influência de variáveis climáticas no tamanho corporal, uma vez que suas populações estão expostas a diferentes condições ambientais.

2.OBJETIVO

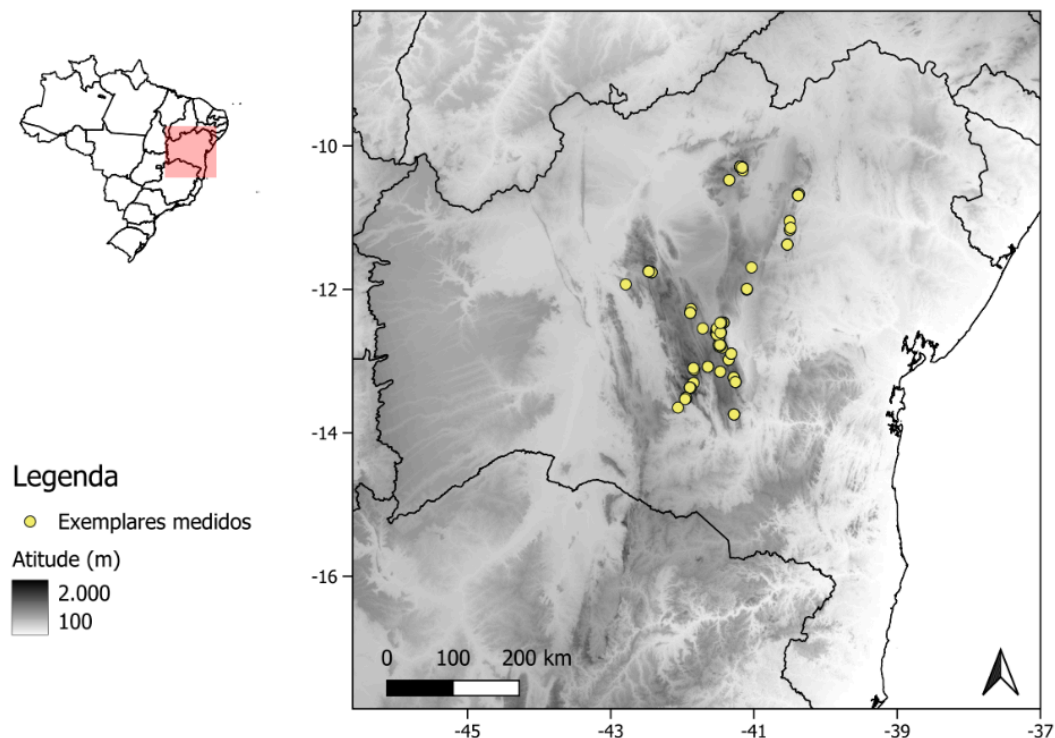
Verificar a existência de variação no tamanho do corpo de *B. oxente* e se variáveis climáticas e topográficas estão relacionadas com esta variação, de modo que esta possa ser explicada pelos mecanismos previstos nas hipóteses: regra de Bergmann, hipótese do balanço de calor ou hipótese da conservação de água.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Coleta de dados

Analizamos 134 indivíduos adultos de *B. oxente* cobrindo uma ampla área ao longo da distribuição da espécie (Figura 1). Os espécimes analisados são provenientes das seguintes coleções herpetológicas: Coleção Célio F. B. Haddad, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, São Paulo (CFBH), Coleção Herpetológica da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais (UFMG) e Coleção Herpetológica da Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia (MZUESC). As informações sobre locais de coleta e coordenadas geográficas para cada exemplar foram obtidas nas planilhas de tombamento das respectivas coleções, a altitude das localidades foi obtida a partir das coordenadas geográficas utilizando o Google Earth e apenas indivíduos machos adultos foram incluídos nas análises.

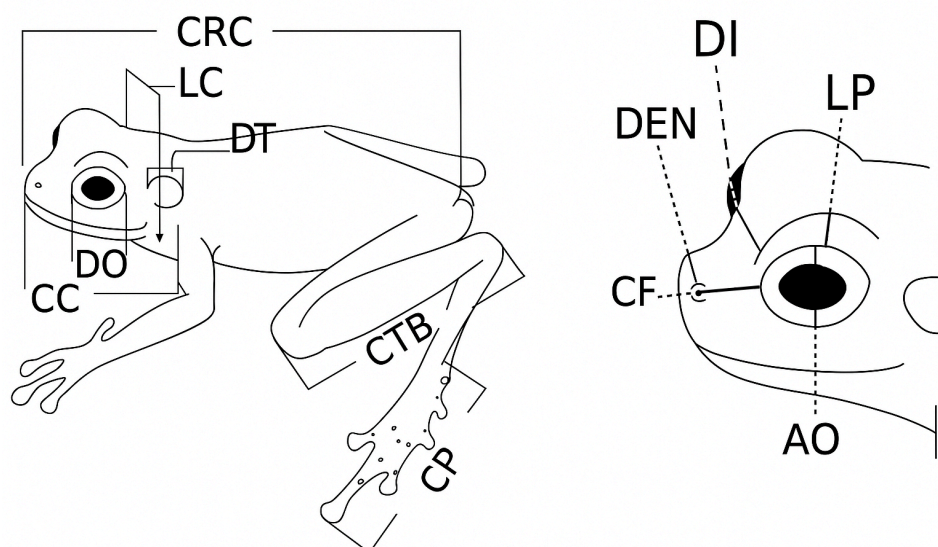
Figura 1. Distribuição dos espécimes analisados de *Bokermannohyla oxente* na Chapada Diamantina, estado da Bahia (BA), Brasil.



Fonte: Autor, 2025.

A sexagem foi feita por meio da observação de características sexuais secundárias, como a presença de espinho no prepólex ou de fendas vocais (Pinheiro et al., 2022), ambos encontrados apenas em machos. Foram feitas 12 medidas morfológicas (Figura 2) baseadas em Duellman (1970): comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento da tíbia (CTB), comprimento do pé (CP), comprimento da cabeça (CC), largura da cabeça (LC), diâmetro do olho (DO), diâmetro do tímpano (DT), distância interorbital (DI: esta medida foi feita de forma diferente da descrita por Duellman (1970), sendo aqui considerada como a distância entre as partes internas do olho), largura da pálpebra (LP), distância entre as narinas (DEN), comprimento do focinho (CF) e altura do olho (AO: esta medida não está descrita no livro de Duellman (1970) e foi acrescentada pela autora da pesquisa). As medidas foram feitas com paquímetro digital com precisão de 0,01 mm. Cada medida foi repetida três vezes e foi utilizada a média dos valores para minimizar erros.

Figura 2. Figura adaptada de Duellman (1970) mostrando as medidas morfométricas realizadas em *Bokermannohyla oxente* no presente estudo. Siglas das variáveis: CRC = comprimento rostro-cloacal; CTB = comprimento da tíbia; CP = comprimento do pé; CC = comprimento da cabeça; LC = largura da cabeça; DO = diâmetro do olho; AO = altura do olho; DT = diâmetro do tímpano; DI = distância interorbital; LP = largura da pálpebra; DEN = distância entre narinas; CF = comprimento do focinho.



3.2. Análise de Dados

Primeiro testamos a normalidade dos dados morfométricos através do teste de Shapiro-Wilk. Uma vez que algumas variáveis apresentaram distribuição diferente da normal, aplicamos a transformação de Yeo-Johnson e testamos novamente a normalidade com o teste de Shapiro-Wilk. Com as medidas morfométricas normalizadas, realizamos uma Análise de Componentes Principais (PCA) para investigar a existência de variação no tamanho dos indivíduos e identificar possíveis padrões morfológicos.

Para testar as regras ecogeográficas, utilizamos variáveis climáticas obtidas a partir da base de dados WorldClim versão 2 (Hijmans et al., 2005), com resolução espacial de 30 segundos (~0,86 km² na linha do Equador) e variáveis geográficas (latitude, longitude e altitude). As seguintes variáveis climáticas foram utilizadas: Bio1 (Temperatura Média Anual), Bio4 (Sazonalidade na Temperatura), Bio12 (Precipitação Anual) e Bio15 (Sazonalidade na Precipitação).

Modelos de regressão linear foram utilizados para verificar a existência de relações entre variáveis climáticas e geográficas e o tamanho corporal. Para as análises de regressão, utilizamos como variáveis preditivas o CRC, o primeiro componente principal (PC1) da PCA e CTB que foi a medida com maior contribuição para PC1. Para testar a regra de Bergmann e a hipótese do balanço de calor, investigamos a relação entre CRC, CTB e PC1 e variáveis relacionadas à temperatura (Bio1 e Bio4). Para avaliar a hipótese de conservação de água, analisamos a relação entre CRC, CTB e PC1 e variáveis relacionadas à disponibilidade de água (Bio12 e Bio15). Além disso, também avaliamos as relações entre CRC, CTB e PC1 e variáveis geográficas (altitude, latitude e longitude).

4.RESULTADOS

4.1. Normalização dos Dados, Análise de Componentes Principais (PCA) e Seleção de Variáveis para Modelos de Regressão Linear

O teste de normalidade de Shapiro-Wilk indicou que as variáveis CRC e DEN apresentavam distribuição significativamente diferente da normalidade ($p < 0,05$). Para atender às premissas da PCA, aplicamos a transformação de Yeo-Johnson a todas as variáveis morfológicas. Após a transformação, todas as variáveis apresentaram distribuição normal no teste de Shapiro-Wilk (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados do teste de normalidade de Shapiro-Wilk aplicado às 12 variáveis morfológicas de *Bokermannohyla oxente* após a transformação de Yeo-Johnson. Siglas das variáveis: CRC = comprimento rostro-cloacal; CTB = comprimento da tíbia; CP = comprimento do pé; CC = comprimento da cabeça; LC = largura da cabeça; DO = diâmetro do olho; AO = altura do olho; DT = diâmetro do tímpano; DI = distância interorbital; LP = largura da pálpebra; DEN = distância entre narinas; CF = comprimento do focinho.

Variável	W (estatística)	p-valor
CRC	0,99	0,57
CTB	0,99	0,81
CP	0,99	0,60
CC	0,99	0,62
LC	0,99	0,74
DO	0,99	0,58
AO	0,99	0,68
DT	0,99	0,46
DI	0,99	0,68
LP	1,00	0,97
DEN	0,98	0,06

CF

0,99

0,52

Fonte: Autor, 2025.

Os tamanhos corporais variaram entre as localidades, com o menor indivíduo apresentando CRC de 32,94 mm (Utinga, BA, Brasil) e o maior indivíduo com CRC de 45,58 mm (Campo Formoso, BA, Brasil) (Tabela 2).

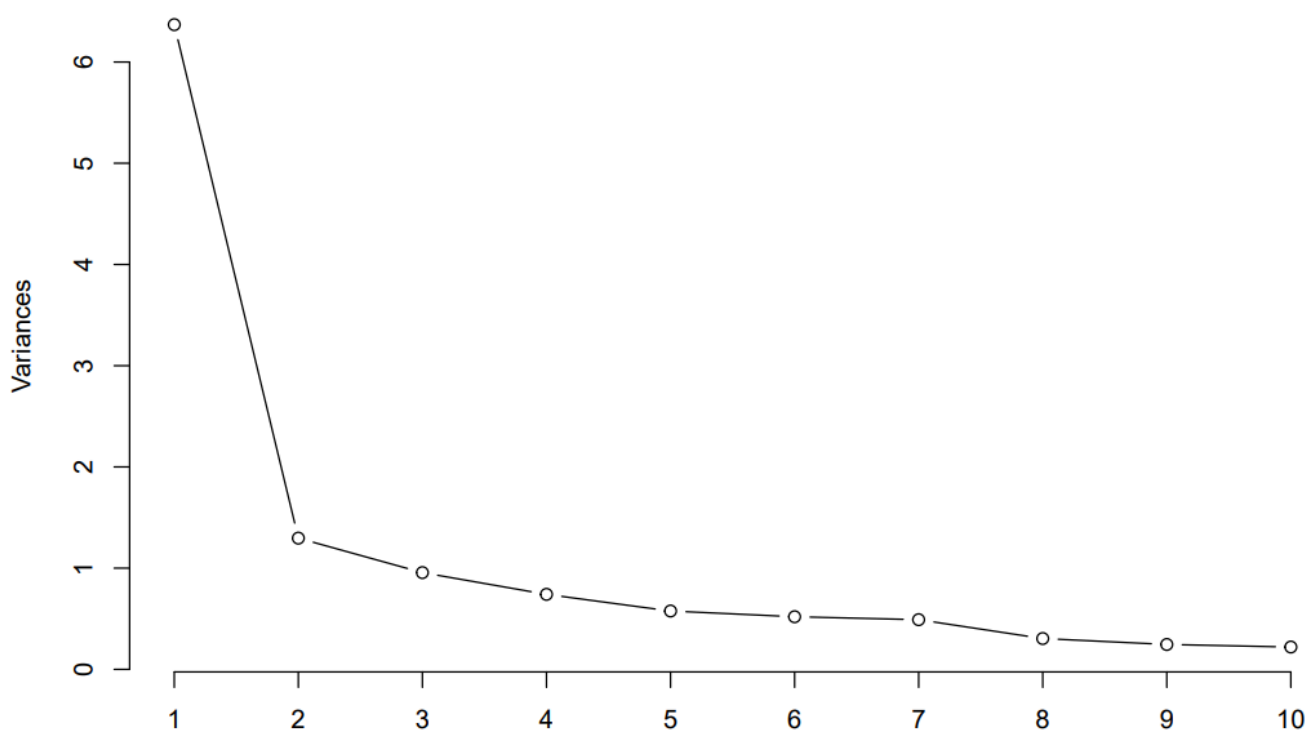
Tabela 2. Média, desvio padrão, valores mínimo e máximo das medidas morfológicas feitas nos exemplares analisados de *Bokermannohyla oxente*. Siglas das variáveis: CRC = comprimento rostro-cloacal; CTB = comprimento da tíbia; CP = comprimento do pé; CC = comprimento da cabeça; LC = largura da cabeça; DO = diâmetro do olho; AO = altura do olho; DT = diâmetro do tímpano; DI = distância interorbital; LP = largura da pálpebra; DEN = distância entre narinas; CF = comprimento do focinho.

Medida (mm)	Média	Desvio Padrão	Mínimo	Máximo
CRC	40,16	2,67	32,94	45,58
CTB	21,47	1,18	18,71	25,07
CP	17,46	1,04	14,98	20,53
CC	14,55	0,91	12,03	17,03
LC	14,68	0,85	12,13	16,34
DO	3,79	0,25	3,11	4,53
AO	2,91	0,58	1,96	4,26
DT	2,55	0,24	1,75	3,05
DI	7,72	0,58	6,33	8,90
LP	3,12	0,25	2,43	3,83
DEN	2,80	0,17	2,33	3,29
CF	3,77	0,27	3,05	4,43

Fonte: Autor, 2025.

A Análise de Componentes Principais revelou que o primeiro componente principal (PC1) explica 53,1% da variância total, seguido por PC2 com 10,8%, juntos, os dois primeiros componentes representam 63,9% da variação dos dados, indicando que a maior parte da variação morfológica pode ser representada por estes dois PCs (Figura 3). PC1 e PC2 apresentaram desvios padrão de 2,524 e 1,139 respectivamente.

Figura 3. Análise de componentes principais (PCA) baseada em 12 medidas morfológicas de *Bokermannohyla oxente*, mostrando a proporção das variâncias (eixo y) explicadas por cada componente (eixo x).



Fonte: Autor, 2025.

O primeiro componente principal (PC1) foi o que mais contribuiu para a variação total, sendo um bom indicativo da variação geral entre as variáveis analisadas, enquanto os demais componentes explicaram proporções menores da variância. As variáveis que mais contribuíram para o PC1 foram CTB (0,34%), CP (0,34%), LC (0,33%), DI (0,33%), CC (0,32%) e CRC (0,32%) (Tabela 3). O gráfico

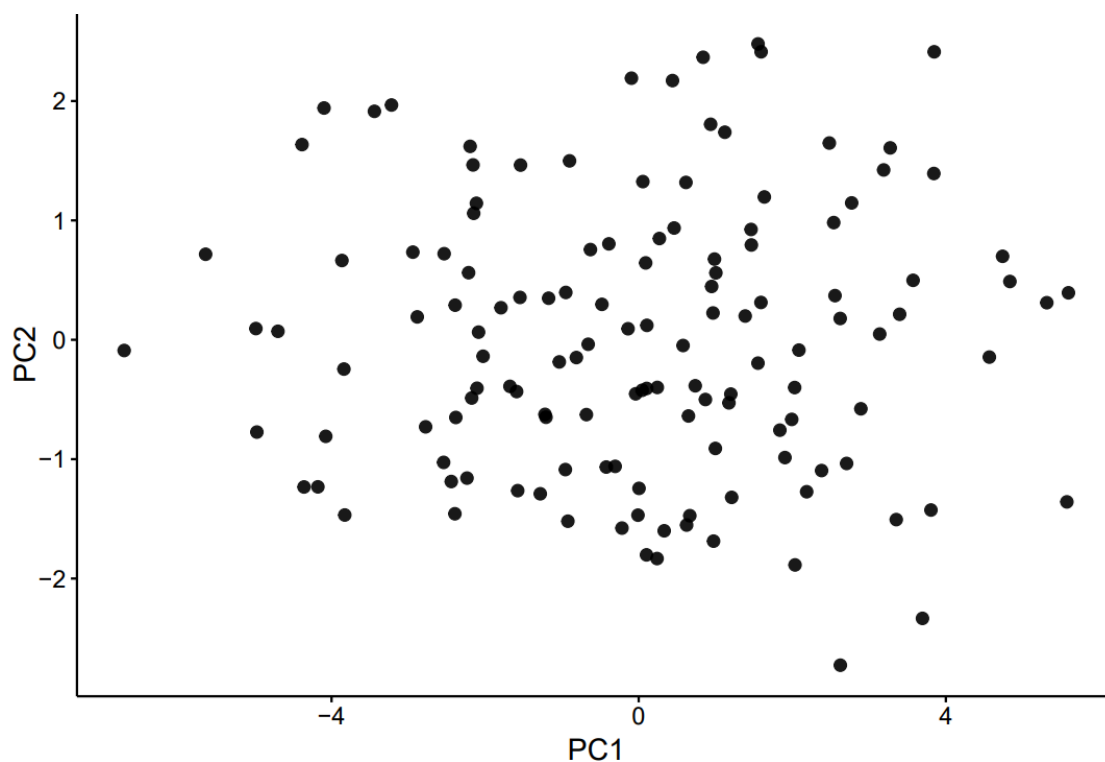
de dispersão entre os dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) não evidenciou agrupamentos distintos (Figura 4).

Tabela 3. Contribuição de cada variável (loadings) para os componentes principais que contém a maior parte da variação (PC1 e PC2) em *Bokermannohyla oxente*. Siglas das variáveis: CRC = comprimento rostro-cloacal; CTB = comprimento da tíbia; CP = comprimento do pé; CC = comprimento da cabeça; LC = largura da cabeça; DO = diâmetro do olho; AO = altura do olho; DT = diâmetro do tímpano; DI = distância interorbital; LP = largura da pálpebra; DEN = distância entre narinas; CF = comprimento do focinho.

Medida (mm)	PC1	PC2
CRC	0,32	-0,23
CTB	0,34	-0,09
CP	0,34	-0,10
CC	0,32	-0,22
LC	0,33	-0,19
DO	0,26	0,46
AO	0,13	0,74
DT	0,28	-0,04
DI	0,33	0,17
LP	0,20	0,10
DEN	0,24	0,12
CF	0,29	-0,14

Fonte: Autor, 2025.

Figura 4. Gráfico de dispersão entre os dois componentes principais PC1 (eixo x) e PC2 (eixo y) baseado em 12 medidas morfológicas para *Bokermannohyla oxente*.



Fonte: Autor, 2025.

As variáveis climáticas extraídas do WorldClim apresentaram variação considerável entre as localidades analisadas. A localidade com menor precipitação anual (Bio12) foi Campo Formoso (536), enquanto Rio de Contas e Piatã foram os locais com os maiores valores desta variável (ambas com 1111). O menor valor de sazonalidade na precipitação (Bio15) foi em Miguel Calmon (31,12) e o maior em Ipupiara (89,40). A sazonalidade na temperatura (Bio4) variou entre 105,64 em Ipupiara e 163,92 em Morro do Chapéu, enquanto a temperatura média anual (Bio1) oscilou de 16,62 em Rio de Contas a 22,26 em Ipupiara. A altitude entre as localidades dos indivíduos amostrados também apresentou ampla variação, de 666 m em Jacobina até 1.708 m em Rio de Contas (Tabela 4).

Tabela 4. Média, desvio padrão, valores mínimo, máximo das variáveis climáticas e geográficas extraídas para os exemplares analisados de *Bokermannohyla oxente*.

Siglas das variáveis: Bio1 = temperatura média anual; Bio4 = sazonalidade na temperatura; Bio12 = precipitação anual; Bio15 = sazonalidade na precipitação.

Variável	Média	Desvio Padrão	Mínimo	Máximo
Bio1	20,11	1,28	16,62	22,26
Bio4	133,61	13,52	105,64	163,92
Bio12	850,72	159,32	536	1111
Bio15	59,45	14,32	31,12	89,40
Latitude (°)	-12,200856	0,995	-13,648000	-10,290547
Longitude (°)	-41,432214	0,501	-42,790869	-40,368115
Altitude (m)	1.037	257	666	1.708

Fonte: Autor, 2025.

4.2. Análises de Regressão Linear com PC1

As análises de regressão linear utilizando o primeiro componente principal (PC1) como variável preditiva revelaram que a maioria das variáveis climáticas e geográficas apresentam associação significativa com a variação morfológica dos exemplares. A combinação de temperatura média anual e sazonalidade da temperatura (Bio1 + Bio4), assim como Bio1, Bio12 e Bio15 isoladamente e a combinação Bio12 + Bio15, apresentaram efeito significativo positivo sobre PC1 ($p < 0,05$) com apenas Bio 12 apresentando uma relação negativa, indicando que tanto variáveis climáticas individuais quanto combinadas influenciam a variação morfológica (Tabela 5; Figura 5). Entre as variáveis climáticas analisadas, apenas a sazonalidade na temperatura (Bio4) não demonstrou associação significativa com o PC1. Entre as variáveis geográficas, somente a latitude apresentou efeito significativo sobre PC1 (Tabela 5; Figura 5).

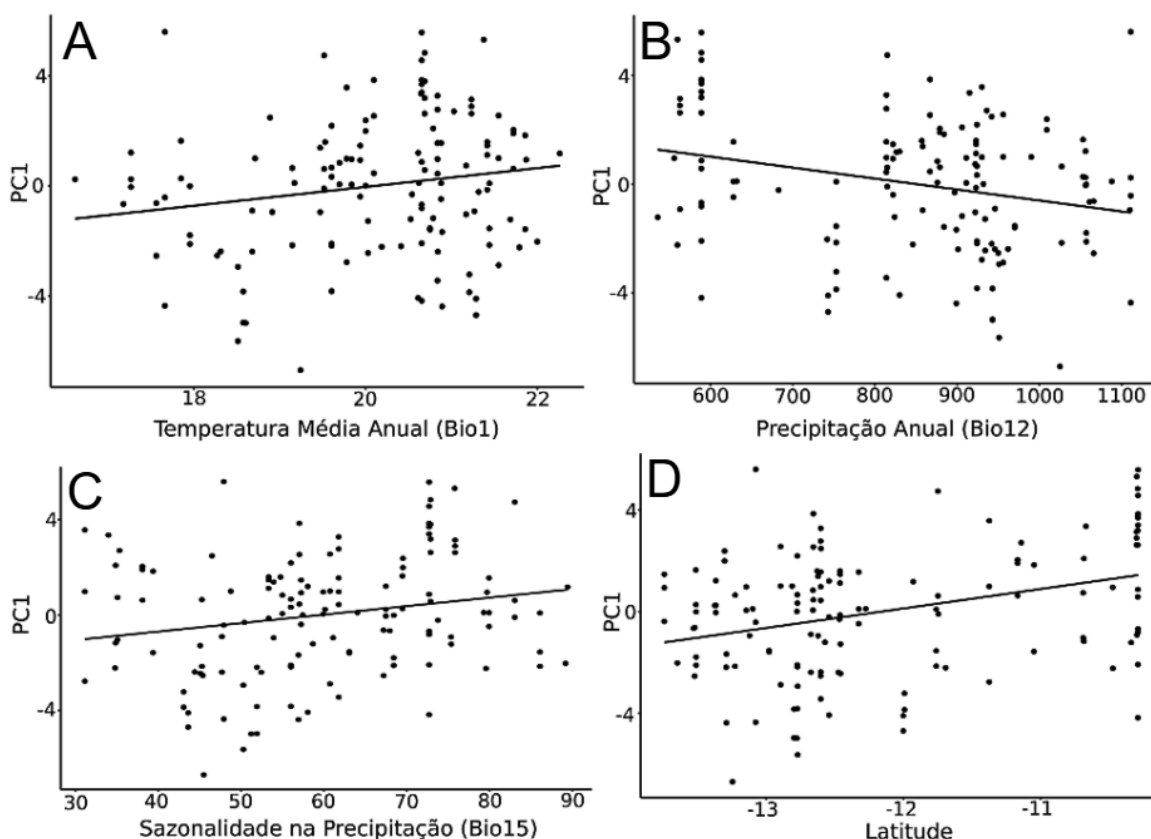
Tabela 5. Resultados dos modelos de regressão linear entre o primeiro componente principal (PC1) e variáveis climáticas e geográficas em *Bokermannohyla oxente*. Siglas das variáveis: Bio1 = temperatura média anual; Bio4 = sazonalidade na

temperatura; Bio12 = precipitação anual; Bio15 = sazonalidade na precipitação.
Números com asterisco são significativos (* $p < 0,05$)

Modelo	R²(Adjusted)	t-value	p-value
Bio1 + Bio4	0,02	-	0,01*
Bio12 + Bio15	0,06	-	0,01*
Bio1	0,02	2,03	0,04*
Bio4	0,00	0,83	0,41
Bio12	0,06	-3,02	0,00*
Bio15	0,03	2,37	0,02*
Latitude	0,10	4,07	0,00*
Longitude	0,01	0,46	0,27
Altitude	0,00	-0,69	0,49

Fonte: Autor, 2025.

Figura 5. Relações significativas entre o primeiro componente principal (PC1) e variáveis climáticas e geográficas para 134 indivíduos de *Bokermannohyla oxente*. (A) Relação entre PC1 e Bio1 (temperatura média anual), (B) relação entre PC1 e Bio12 (precipitação anual), (C) relação entre PC1 e Bio15 (sazonalidade na precipitação) e (D) relação entre PC1 e latitude.



Fonte: Autor, 2025.

4.3. Análises de Regressão Linear com CTB

As análises de regressão linear entre o comprimento da tíbia (CTB) e as variáveis climáticas e geográficas indicaram que a sazonalidade na precipitação (Bio15) apresentou associação significativa com a variação do tamanho da tíbia dos exemplares (R^2 ajustado = 0,03; $p < 0,05$), com efeito positivo, indicando que indivíduos de regiões com maior variação sazonal na precipitação tendem a apresentar tíbias maiores (Figura 6). As demais variáveis climáticas analisadas, incluindo temperatura média anual (Bio1) e precipitação anual (Bio12), não

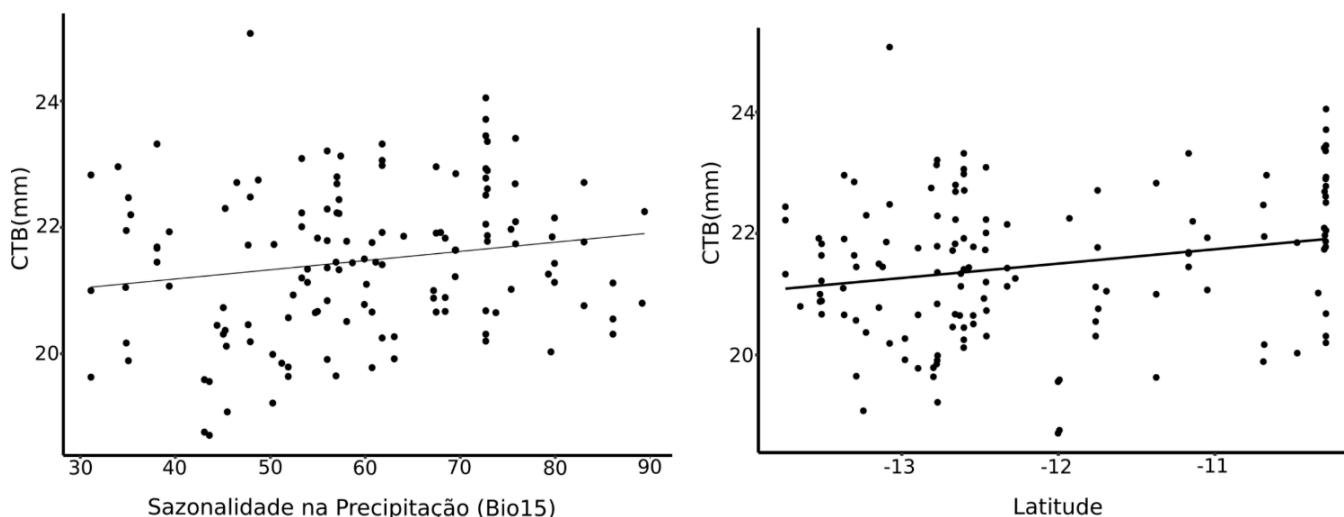
apresentaram associação significativa (Tabela 6; Figura 6). Em relação às variáveis geográficas, a latitude apresentou efeito significativo positivo sobre a variação do comprimento da tíbia (R^2 ajustado = 0,04; $p < 0,05$), enquanto longitude e altitude não demonstraram influência significativa sobre essa medida morfológica (Tabela 6; Figura 6).

Tabela 6. Resultados dos modelos de regressão linear entre o comprimento da tíbia (CTB) e variáveis climáticas e geográficas na espécie *Bokermannohyla oxente*. Siglas das variáveis: Bio1 = temperatura média anual; Bio4 = sazonalidade na temperatura; Bio12 = precipitação anual; Bio15 = sazonalidade na precipitação. Números com asterisco são significativos (* $p < 0,05$)

Modelo	R^2 (Adjusted)	t-value	p-value
Bio1 + Bio4	0,01	-	0,67
Bio12 + Bio15	0,02	-	0,07
Bio1	0,00	0,62	0,53
Bio4	-0,01	-0,29	0,78
Bio12	0,02	-1,85	0,07
Bio15	0,03	2,10	0,04*
Latitude	0,04	2,57	0,01*
Longitude	-0,01	0,32	0,75
Altitude	-0,01	0,46	0,64

Fonte: Autor, 2025.

Figura 6. Relações significativas entre o comprimento da tíbia (CTB) de *Bokermannohyla oxente* e variáveis climáticas e geográficas para 134 indivíduos. (A) relação entre CTB e Bio15 (sazonalidade na precipitação), (B) relação entre CTB e latitude.



Fonte: Autor, 2025.

4.4. Análises de Regressão Linear com CRC

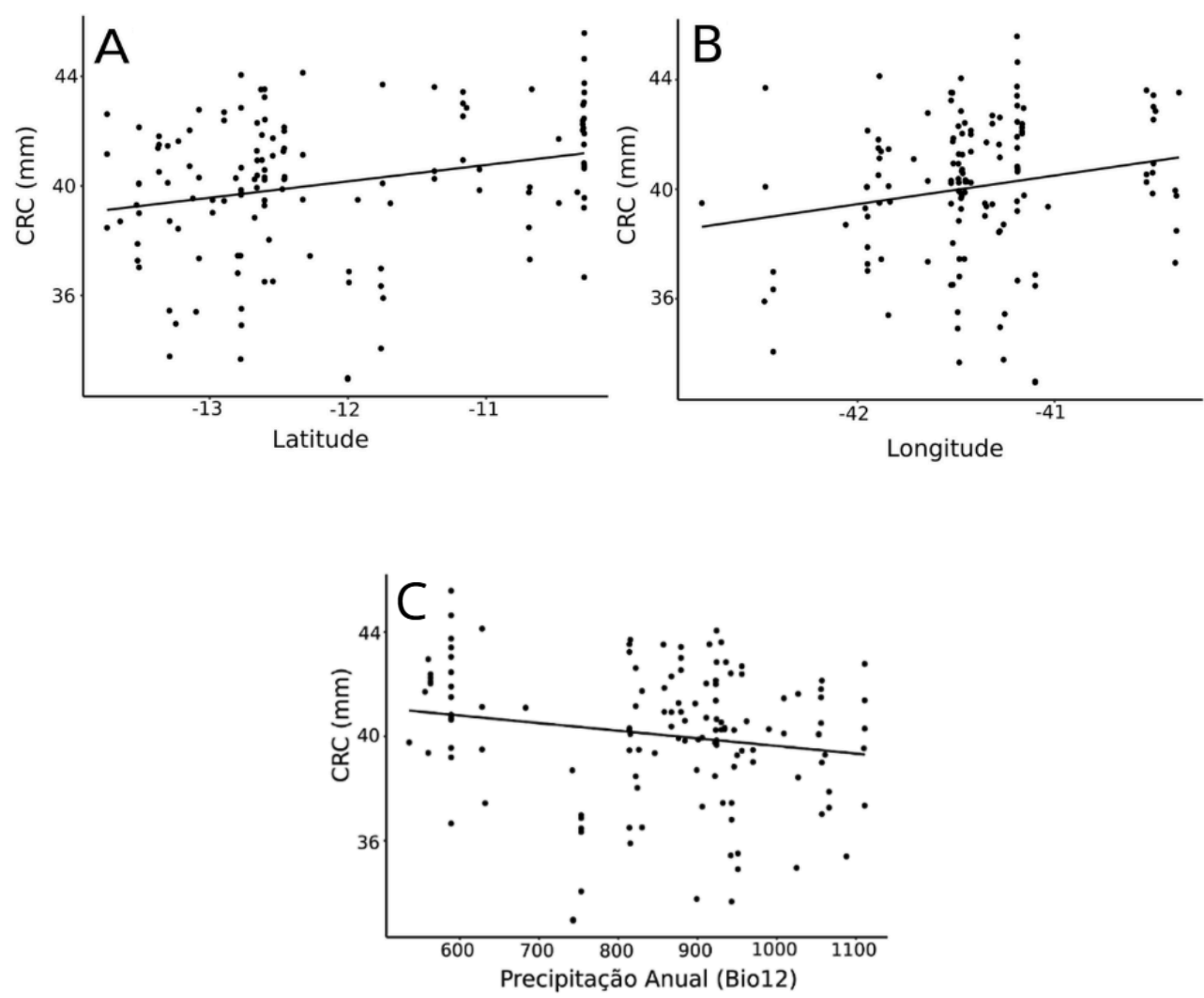
As análises de regressão linear entre o comprimento rostro-cloacal (CRC) e as variáveis climáticas revelaram que a precipitação anual (Bio12) apresentou associação significativa com o tamanho corporal dos exemplares, (R^2 ajustado = 0,03 ; $p < 0.05$), com efeito negativo (Figura 7). Ou seja, indivíduos em locais com maior precipitação anual tendem a apresentar tamanhos menores. Em relação às demais variáveis climáticas analisadas, temperatura média anual (Bio1), sazonalidade na temperatura (Bio4), sazonalidade na precipitação (Bio15) e suas combinações não mostraram associação significativa com o CRC (Tabela 7 e Figura 7). Considerando as variáveis geográficas (latitude, longitude e altitude), apenas a latitude (R^2 ajustado = 0,06; $p < 0,05$) e a longitude (R^2 ajustado = 0,03; $p < 0,05$) apresentaram associações significativas, indicando que há um aumento no CRC conforme a latitude e a longitude aumentam (Tabela 7; Figura 7).

Tabela 7. Resultados dos modelos de regressão linear entre o comprimento rostro-cloacal (CRC) e variáveis climáticas e geográficas em *Bokermannohyla oxente*. Siglas das variáveis: Bio1 = temperatura média anual; Bio4 = sazonalidade na temperatura; Bio12 = precipitação anual; Bio 15 = sazonalidade na precipitação. Números com asterisco são significativos (* $p < 0,05$).

Modelo	R ² (Adjusted)	t-value	p-value
BIO1 + BIO4	-0,00	-	0,39
BIO12 + BIO15	0,02	-	0,10
BIO1	0,00	1,18	0,24
BIO4	0,00	1,17	0,24
BIO12	0,03	-2,11	0,04*
BIO15	-0,00	0,68	0,49
Latitude	0,06	3,03	0,00*
Longitude	0,03	2,24	0,03*
Altitude	-0,01	-0,52	0,61

Fonte: Autor, 2025.

Figura 7. Relações significativas entre o comprimento rostro-cloacal (CRC) e variáveis geográficas e climáticas para 134 indivíduos de *Bokermannohyla oxente*. (A) relação entre CRC e latitude, (B) relação entre CRC e longitude, (C) relação entre CRC e Bio12 (precipitação anual).



Fonte: Autor, 2025.

5.DISCUSSÃO

Em *Bokermannohyla oxente*, todas as variáveis utilizadas para representar o tamanho do corpo apresentaram relações significativas com variáveis climáticas e geográficas, principalmente aquelas relacionadas à disponibilidade hídrica. Em todos os casos, ao menos uma variável relacionada à precipitação foi significativa. Observamos que indivíduos são maiores em regiões onde a precipitação anual é menor e onde a distribuição de chuvas é mais irregular e concentrada em determinados períodos do ano. Isso indica que a disponibilidade de água pode ser um fator determinante na variação do tamanho corpo desta espécie, corroborando a regra ecogeográfica da conservação de água, que prediz que populações vivendo em ambientes mais secos tendem a desenvolver maiores dimensões corporais para reduzir a perda de água por evaporação (Ashton, 2002; Nevo, 1973).

Outras espécies de anuros estudadas no Brasil já apresentaram padrões semelhantes ao aqui encontrado. Em *Scinax fuscomarginatus*, uma espécie de menor porte em relação a *B. oxente* e amplamente distribuída em formações abertas da América do Sul, Pupin; Brusquetti; Haddad, (2020) encontraram que o tamanho do corpo se relacionou positivamente com a sazonalidade da temperatura e com a precipitação anual, sendo a relação mais forte com a sazonalidade da precipitação. Para *Dendropsophus minutus*, outra espécie pequena em relação a *B. oxente*, Oyamaguchi; Oliveira; Smith, (2017) também encontraram a sazonalidade na precipitação como o principal preditor do tamanho corporal, com efeito positivo. De forma semelhante, Goldberg et al. (2018) encontraram que em *Scinax fuscovarius*, uma espécie de porte parecido com *B. oxente*, o tamanho do corpo foi negativamente relacionado com a precipitação anual e positivamente com a sazonalidade na precipitação. Estas três espécies possuem distribuições muito mais amplas que *B. oxente*, ocorrendo em diversos biomas e sob grande variação ambiental, mas compartilham o mesmo padrão: tamanhos maiores em regiões com menor disponibilidade de água. Isso reforça que a água exerce importante papel no tamanho em anuros (Gouveia; Correia, 2016). Assim, mesmo em uma espécie restrita e endêmica como *B. oxente*, a disponibilidade hídrica se mantém como determinante do tamanho corporal, em concordância com o observado em espécies de ampla distribuição.

Além da conservação de água, a regulação térmica constitui outro fator chave para explicar a variação no tamanho do corpo em anfíbios. Segundo Olalla-Tárraga; Rodríguez, (2007) anfíbios anuros possuem a capacidade de regular a temperatura do corpo através do comportamento, logo, para eles, espera-se o mesmo padrão da regra de Bergmann. Ou seja, maiores tamanhos em menores temperaturas, enquanto para os urodelos que são considerados termoconformes espera-se menores tamanhos em menores temperaturas. No caso de *B. oxente*, na análise com PC1, encontramos uma relação positiva com a temperatura média anual tanto sozinha como em combinação com a variável sazonalidade na temperatura, indicando que os indivíduos tendem a ser menores em regiões mais frias, em concordância com o esperado na hipótese do balanço de calor, porém para organismos termoconformes.

Alguns anuros apresentam mecanismos especializados de termorregulação, *Bokermannohyla alvarengai*, por exemplo, possui adaptações fisiológicas e comportamentais que lhe permitem realizar comportamento ativo de tomar sol sobre rochas, regulando a temperatura corporal sem comprometer o balanço hídrico (Centeno et al., 2015). O tegumento dessa espécie combina modificações estruturais e bioquímicas que a protegem contra a perda excessiva de água mesmo sob exposição prolongada ao sol (Centeno et al., 2015). Além disso, *B. alvarengai* pode modificar sua coloração e posicionar-se sobre superfícies aquecidas, explorando ativamente a radiação solar como estratégia termorregulatória (Centeno et al., 2015). Para *B. oxente*, entretanto, não há evidências desse tipo de comportamento. Nossos resultados mostram uma correlação fraca, porém positiva entre a temperatura média anual e o tamanho corporal de *B. oxente*, indicando que indivíduos menores tendem a ocorrer em climas mais frios, contrariando o previsto por Olalla-Tárraga; Rodríguez (2007) para os anfíbios anuros.

As análises com as variáveis geográficas (latitude e longitude) mostraram que todas as métricas de tamanho corporal (PC1, CTB e CRC) foram positivamente relacionadas com a latitude, enquanto a longitude mostrou-se relacionada apenas com o CRC. Estes resultados sugerem a existência de um gradiente geográfico no tamanho corporal, com indivíduos maiores ocorrendo em locais mais ao norte e a oeste. Estudos anteriores identificaram três linhagens genéticas distintas em *B.*

oxente (Oliveira et al., 2021; Pupin et al., 2025), sendo que a linhagem da Serra de Jacobina, ao norte da distribuição geográfica da espécie, apresentou os maiores tempos de divergência. Isso indica que a variação observada no tamanho pode também refletir divergência genética e não somente variação climática.

Em síntese, nossos resultados suportam principalmente a hipótese da conservação de água. Diferentes análises, tanto as feitas diretamente com as medidas (CRC e CTB) quanto as baseadas em PC1, apresentaram padrões consistentes, indicando associação entre o tamanho corporal e variáveis relacionadas à disponibilidade hídrica. Em todas as abordagens, indivíduos de regiões mais secas tenderam a apresentar maiores dimensões. Essa convergência entre distintas métricas de tamanho corporal sugere que o aumento no tamanho pode representar uma estratégia adaptativa frente à limitação de água, como já encontrado em outras espécies de hilídeos (Goldberg et al., 2018; Oyamaguchi, Oliveira; Smith, 2017; Pupin; Brusquetti; Haddad, 2020). Embora tenhamos encontrado apenas um suporte fraco para a hipótese do balanço de calor, esse resultado é relevante por contrariar o padrão esperado para anuros, indicando que a relação entre temperatura e tamanho corporal em animais ectotérmicos pode ser mais complexa do que se supõe.

REFERÊNCIAS

- ASHTON, K. G. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Journal of Zoology*, v. 80, p. 708–716, 2002;
- BERGMANN, C. Über die Verhältnisse der Warmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Gottinger Studien*, 1847;
- CENTENO, F. C.; ANTONIAZZI, M. M.; ANDRADE, D. V.; KODAMA, R. T.; SCIANI, J. M.; PIMENTA, D. C.; JARED, C. Anuran skin and basking behavior: the case of the treefrog *Bokermannohyla alvarengai* (Bokermann, 1956). *Journal of Morphology*, v. 276, p. 1172–1182, 2015;
- DUELLMAN, W. E. The hylid frogs of Middle America. *Monographs of the Museum of Natural History, University of Kansas*, v. 1, p. 1–753, 1970;
- ESCALONA, M.; GELAMBI, M.; HOYOS-DÍAZ, J. M.; BIGANZOLI-RANGEL, A. J.; SIMÕES, P. I. Ecogeographic rules in a common Neotropical treefrog: No clinal variation along a mountain range. *Acta Zoologica*, 2024;
- GASTON, K. J.; CHOWN, S. L.; EVANS, K. L. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. *Journal of Biogeography*, v. 35, p. 483–500, 2008;
- GOLDBERG, J.; CARDOZO, D.; BRUSQUETTI, F.; VILLAFANE, D. B.; CABALLERO GINI, A.; BIANCHI, C. Body size variation and sexual size dimorphism across climatic gradients in the widespread treefrog *Scinax fuscovarius* (Anura, Hylidae). *Austral Ecology*, v. 43, p. 35–45, 2018;
- GOUVEIA, S. F.; CORREIA, I. Geographical clines of body size in terrestrial amphibians: water conservation hypothesis revisited. *Journal of Biogeography*, v. 43, p. 2075–2084, 2016;
- GUEDES, T. B.; XAVIER, F.; et al. Diversity, endemism, and evolutionary history of montane biotas outside the Andean region. In: RULL, V.; CARNAVAL, A. C. (Ed.). *Neotropical diversification: patterns and processes*. p. 299–328, 2020;
- HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, v. 25, p. 1965–1978, 2005;
- JOHNSON, J. V.; FINN, C.; GUIRGUIS, J.; GOODYEAR, L. E. B.; HARVEY, L. P.; MAGEE, R.; RON, S.; PINCHEIRA-DONOSO, D. What drives the evolution of body size in ectotherms? A global analysis across the amphibian tree of life. *Global Ecology and Biogeography*, 32: 1311–1322, 2023;
- JUNCÁ, F. A. *Biodiversidade e conservação da Chapada Diamantina*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2005.
- LEUNG, K. W.; YANG, S.; WANG, X.; TANG, K.; HU, J. Ecogeographical adaptation revisited: morphological variations in the plateau brown frog along an elevation gradient on the Qinghai–Tibetan Plateau. *Biology*, v. 10, n. 11, p. 1081, 2021;

LUGLI, L.; HADDAD, C. F. B. A new species of the *Bokermannohyla pseudopseudis* group from central Bahia, Brazil (Amphibia, Hylidae). *Herpetologica*, v. 62, n. 4, p. 453–465, 2006;

MAYR, E. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 1963;

MORRONE, J. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, v. 3782, p. 1–110, 2014;

NEVO, E. Adaptive variation in size of cricket frogs. *Ecology*, v. 54, p. 1271–1281, 1973;

OLALLA-TÁRRAGA, M. A. "Nullius in Bergmann" or the pluralistic approach to ecogeographical rules: A reply to Watt et al. 2010. *Oikos*, v. 120, p. 1441–1444, 2011;

OLALLA-TÁRRAGA, M. A.; RODRÍGUEZ, M. A. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. *Global Ecology and Biogeography*, v. 16, p. 605–617, 2007;

OLALLA-TÁRRAGA, M. A.; RODRÍGUEZ, M. A.; HAWKINS, B. A. Broad-scale patterns of body size in squamate reptiles of Europe and North America. *Journal of Biogeography*, v. 33, p. 781–793, 2006;

OLIVEIRA, F. F. R.; GEHARA, M.; SOLÉ, M.; LYRA, M.; HADDAD, C. F. B.; SILVA, D. P.; MAGALHÃES, R. F.; LEITE, F. S. F.; BURBRINK, F. T. Quaternary climatic fluctuations influence the demographic history of two species of sky-island endemic amphibians in the Neotropics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v. 160, p. 107113, 2021;

OYAMAGUCHI, H. M.; OLIVEIRA, E.; SMITH, T. B. Environmental drivers of body size variation in the lesser treefrog (*Dendropsophus minutus*) across the Amazon–Cerrado gradient. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 120, p. 363–370, 2017.

PINCHEIRA-DONOSO, D. The balance between predictions and evidence and the search for universal macroecological patterns: taking Bergmann's rule back to its endothermic origin. *Theory in Biosciences*, v. 129, p. 247–253, 2010;

PINCHEIRA-DONOSO, D.; MEIRI, S.; JARA, M.; OLALLA-TÁRRAGA, M. Á.; HODGSON, D. J. Global patterns of body size evolution are driven by precipitation in legless amphibians. *Ecography*, v. 42, n. 10, p. 1682–1690, 2019;

PINHEIRO, P. D. P.; BLOTTO, B. L.; RON, S. R.; STANLEY, E. L.; GARCIA, P. C. A.; HADDAD, C. F. B.; GRANT, T.; FAIVOVICH, J. Prepollex diversity and evolution in Cophomantini (Anura: Hylidae: Hylinae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 195, n. 3, p. 995–1021, 2022;

PUPIN, N. C.; BRUSQUETTI, F.; HADDAD, C. F. B. Seasonality drives body size variation in a widely distributed Neotropical treefrog. *Journal of Zoology*, v. 312, p. 85–93, 2020;

PUPIN, N. C.; BRUSQUETTI, F.; LEITE, F. S. F.; HADDAD, C. F. B. Diversification in old, climatically buffered, infertile landscapes: tracing the evolutionary history of a frog clade (*Bokermannohyla*: Hylidae) that is endemic to campo rupestre. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 205, 2025;

SHELOMI, M.; MEIRI, S. A practical guide to collections-based research on ecogeographic rules. *Ecology and Evolution*, v. 13, e10211, 2023;

WATT, C.; MITCHELL, S.; SALEWSKI, V. Bergmann's rule; a concept cluster? *Oikos*, v. 119, p. 89–100, 2010.