

**UNIVERSIDADE VILA VELHA - ES**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS**

**A FORMA DA CABEÇA DOS ANFÍBIOS ESTÁ ASSOCIADA A  
SELEÇÃO NATURAL E A ADAPTAÇÃO AOS DIFERENTES MICRO-  
HABITATS?**

**DUCIVANIA LUIS DE MACEDO CARVALHO**

**VILA VELHA**  
**NOVEMBRO / 2017**

**UNIVERSIDADE VILA VELHA - ES**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS**

**A FORMA DA CABEÇA DOS ANFÍBIOS ESTÁ ASSOCIADA A  
SELEÇÃO NATURAL E A ADAPTAÇÃO AOS DIFERENTES MICRO-  
HABITATS?**

Dissertação apresentada à Universidade Vila Velha, como pré-requisito do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ecossistemas, para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia.

**DUCIVANIA LUIS DE MACEDO CARVALHO**

**VILA VELHA**  
**NOVEMBRO/2017**

Catálogo na publicação elaborada pela Biblioteca Central / UVV-ES

C331f Carvalho, Ducivania Luis de Macedo.  
A forma da cabeça dos anfíbios está associada a seleção natural e a adaptação aos diferentes micro-habitats? / Ducivania Luis de Macedo Carvalho – 2017.  
38 f.: il.

Orientadora: Rute Beatriz Garcia Clemente Carvalho.  
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ecossistemas) - Universidade Vila Velha, 2017.  
Inclui bibliografias.

1. Ecologia. 2. Dimorfismo sexual. 3. Habitat  
I. Carvalho, Rute Beatriz Garcia Clemente. II. Universidade Vila Velha. III. Título.

CDD 577

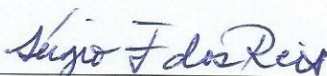
**DUCIVANIA LUIS DE MACEDO CARVALHO**

**A FORMA DA CABEÇA DOS ANFÍBIOS ESTÁ ASSOCIADA A  
SELEÇÃO NATURAL E A ADAPTAÇÃO AOS DIFERENTES  
MICRO-HABITATS?**

Dissertação apresentada à  
Universidade Vila Velha, como pré-  
requisito do Programa de Pós-  
graduação em Ecologia de  
Ecossistemas, para a obtenção do  
grau de Mestra em Ecologia.

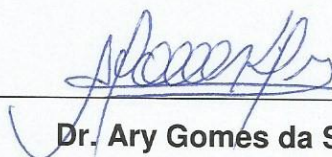
Aprovada em 09 de novembro de 2017,

Banca Examinadora:



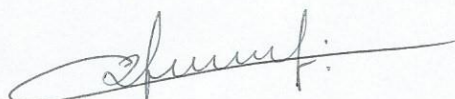
---

**Dr. Sérgio Furtado dos Reis – UNICAMP**



---

**Dr. Ary Gomes da Silva – UVV**



---

**Dra. Rute Beatriz Garcia Clemente Carvalho – UVV**

**Orientadora**

“A Morfometria Geométrica é capaz de identificar e mensurar fenômenos que o olho humano é incapaz de perceber...”

(Monteiro & Reis)

Dedico este trabalho aos meus amados pais, mesmo com toda simplicidade sempre sonharam o melhor para mim.

## **AGRADECIMENTOS**

Em primeiro lugar agradeço à Deus por me amparar em cada instante durante essa jornada.

À minha orientadora Dra. Rute Beatriz G. C. Carvalho, serei grata eternamente por sua dedicação em me orientar e me dar força nos momentos de dificuldades.

À minha família, em especial meus filhos e esposo, pela compreensão.

Ao Prof. Dr. Levy Carvalho, coordenador do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ecossistemas da UVV, bem como a todo corpo docente.

À equipe do Laboratório do Museu Mello Leitão, atual INMA, pela oportunidade.

Aos demais colegas de turma, em especial à Alexander Mônico pela ajuda em fotografar os exemplares, meus sinceros agradecimentos pelo apoio.

À todos que direta ou indiretamente tiveram envolvimento com este trabalho.

Agradeço aos amigos por cada palavra de incentivo durante o período de Mestrado.

Agradeço à banca por dedicar tempo e fazer parte dessa etapa que se cumpre.

Obrigada a todos!

## SUMÁRIO

RESUMO .....	i
ABSTRACT.....	ii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	5
2.1. AMOSTRAS .....	5
2.2. OBTENÇÃO DE IMAGENS.....	6
2.3. COLETA DE DADOS EM 2D E ANÁLISE DAS DEFORMAÇÕES RELATIVAS.....	7
3. RESULTADOS .....	9
4. DISCUSSÃO .....	19
5. CONCLUSÃO .....	22
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	23



## RESUMO

CARVALHO, D.L.M., M.Sc, Universidade Vila Velha – ES, Novembro de 2017

### **A FORMA DA CABEÇA DOS ANFÍBIOS ESTÁ ASSOCIADA A SELEÇÃO NATURAL E A ADAPTAÇÃO AOS DIFERENTES MICRO-HABITATS?**

Orientadora: Dra. Rute Beatriz Garcia Clemente Carvalho.

O presente trabalho avaliou os padrões de variação de forma da cabeça em nove espécies de anfíbios. A primeira abordagem explorou o dimorfismo sexual de forma e de tamanho. A segunda abordagem explorou de forma mais ampla a variação da forma da cabeça e o tipo de micro-habitat ao qual cada espécie está associada (Terrestre, Arborícola, Aquático e Bromelígena). Nossos resultados demonstraram que para as espécies analisadas não há dimorfismo sexual de forma da cabeça (exceto em *B. albopunctata*), sendo mais comum a ocorrência do dimorfismo sexual de tamanho nas espécies estudadas. O dimorfismo sexual de tamanho evidenciado em algumas das espécies estudadas pode ser primariamente resultado da alometria e não de diferenças a ocupação diferencial de nicho ecológico entre os sexos. Além disso, nossas análises revelaram que as espécies que compartilham o mesmo tipo de micro-habitat apresentam a forma da cabeça semelhante, sendo os 4 agrupamentos de micro-habitat diferentes entre si. A semelhança de forma da cabeça associada ao tipo de micro-habitat pode ser resultado de um padrão de dieta semelhante entre as espécies, genético e comportamental.

**Palavras chave: alometria, dimorfismo sexual de forma, dimorfismo sexual de tamanho, micro-habitat**

## **ABSTRACT**

CARVALHO, D.L.M., M.Sc, Universidade Vila Velha – ES, November 2017

### **AMPHIBIAN HEAD SHAPE IS ASSOCIATED TO NATURAL SELECTION AND ADAPTATION TO DIFFERENT MICROHABITATS?**

Supervisor: Dra. Rute Beatriz Garcia Clemente Carvalho.

The present work evaluated the patterns of head shape variation in nine species of amphibians. The first approach explored the sexual shape dimorphism and the sexual size dimorphism. The second approach explored more broadly the variation of head shape and the type of microhabitat to which each species is associated (Terrestrial, Arboreal, Aquatic and Bromeligenous). Our results showed that there is no sexual shape on the head (except in *B. albopunctata*), being more common the occurrence of sexual size dimorphism in the studied species. The sexual size dimorphism evidenced in some of the species studied may be a primarily result of allometry and may be not a consequence of differences of ecological niche between males and females. In addition, our analyzes revealed that the species that share the same type of micro-habitat have similar head the shape, independente of its phylogenetic relationship. The similarity of head shape associated to the microhabitat occupance may be the result of a similar dietary pattern between species, genetics and behavior.

**Keywords: allometry, micro-habitats, sexual size dimorphism, sexual shape dimorphism**

## 1. INTRODUÇÃO

Os anfíbios constituem um grupo com atualmente mais de 5.000 espécies (Frost, 2016), sendo o Brasil um país que reúne aproximadamente 988 espécies descritas (Segalla *et al.*, 2016). Apresentam grande diversidade na ocupação de micro-habitats, podendo ocupar serrapilheira, bromélias, cavidades de troncos de árvores ou subterrâneas, bordas de alagados, rios e lagos (Bertoluci & Rodrigues, 2002; Haddad *et al.* 2008). Quanto à morfologia, há uma grande variação entre os grupos de anfíbios. As espécies de micro-habitat terrestres apresentam rugosidades na pele e presença glândulas paratóides. O focinho é menos proeminente e os membros traseiros são mais curtos (Borges-Martins *et al.*, 2007). Já as espécies aquáticas, possuem pele pouco rugosa, podendo ser lisa e apresentar estrias longitudinais. Essas espécies geralmente apresentam focinho mais afilado, membros posteriores mais longos (o que permite o salto), e membranas interdigitais (que facilitam o nado) (Borges-Martins *et al.*, 2007). A glândula paratóide é ausente neste grupo. Espécies arborícolas ou escaladoras são conhecidas por possuírem discos adesivos na extremidade dos dígitos. Os membros posteriores dessas espécies são compridos e delgados o que permite o salto a longas distâncias. O focinho geralmente é achatado, e a pele é lisa e desprovida de glândulas (Borges-Martins *et al.*, 2007). As espécies que habitam bromélias, também conhecidas como bromelígenas, apresentam corpo delgado, e a particularidade de todo o ciclo de vida ocorrer entre as axilas das plantas, incluindo a fase larval (Bokermann, 1966; Duellman, 1985; Caramaschi *et al.*, 1992). A pele desses animais também é bastante lisa e desprovida de glândulas, sendo esses animais intimamente dependentes da água da bromélia para manter sua pele úmida (Teixeira *et al.*, 1997).

Além dos padrões de variação descritos acima, os anfíbios frequentemente apresentam dimorfismo sexual. O dimorfismo sexual caracteriza-se pelas diferenças fenotípicas entre machos e fêmeas de uma mesma espécie e está amplamente presente nos diferentes grupos de animais (Berry & Shine, 1980; Nebel & Thompson, 2011). Animais adultos de uma espécie podem apresentar diferenças no tamanho (*sexual size dimorphism* - SSD) e forma (*sexual shape dimorphism* - SShD) assim como em caracteres qualitativos ou quantitativos, dentre os quais se destacam padrões de coloração, apêndices desenvolvidos, odor ou vocalização (Ralls & Mesnick, 2009). Os anfíbios apresentam dimorfismo sexual quanto ao

tamanho corporal e sua forma, cor, ornamentos e características fisiológicas (Shine, 1979; Bell & Zamudio, 2012; Arantes *et al.*, 2015). Em 90% dos casos estudados em anfíbios, fêmeas são maiores do que os machos, presumidamente devido a seleção por aumento da fecundidade (Shine, 1989; Han & Fu, 2013). Machos que competem por fêmeas podem evidenciar o dimorfismo sexual através seleção sexual, em que características sexuais secundárias marcantes estarão mais destacadas, como cores mais fortes, espinhos nos membros de locomoção e presas orais (Shine, 1979; Kupfer, 2007; Bell & Zamudio, 2012). Quando atingida a maturidade sexual, geralmente antes das fêmeas, essas características tornam-se mais marcantes (Arak, 1988; Anderson *et al.*, 1999).

Numa perspectiva mais ampla, o surgimento do dimorfismo sexual tem sido relacionado a seleção sexual, entretanto, essa pode não ser a única força (Halliday & Verrell, 1986). Por exemplo, o dimorfismo sexual pode surgir a partir da seleção natural em que adaptações ecológicas reduzem a competição entre os sexos, entre elas cita-se a segregação de nichos, ontogenia, e interação predador-presa (Carothers, 1984; Shine, 1989; Bell & Zamudio, 2012; Arantes *et al.*, 2015). Alguns estudos identificaram que o dimorfismo sexual de tamanho ou forma emergiram nos diferentes grupos taxonômicos devido as diferenças ecológicas entre machos e fêmeas (Hedrick & Temeles, 1989; Shine, 1989; Andersson, 1994). Inicialmente animais sujeitos ao dimorfismo sexual sofrem influência antes mesmo de atingir a maturidade, no início do desenvolvimento (Shine, 1990; Kupfer, 2007). Depois, sofrem ao longo do tempo influência da sazonalidade e hormônios evidenciando ainda mais o dimorfismo sexual (Malmgren & Thollesson, 1999). Portanto, o grau de divergência entre machos e fêmeas pode ser determinado principalmente por diferenças ecológicas entre eles.

Os anfíbios no geral tendem a apresentar características morfológicas muito semelhantes (Cherry *et al.*, 1978; Stuart *et al.*, 2006), sendo empregado o termo “morfologia conservada”. A origem e diversificação morfológica dos organismos são tópicos de grande interesse da Biologia Evolutiva, e a adaptação dos organismos a condições ecológicas tem sido atribuída como a força primária da diversificação morfológica (Schluter, 2000; Klaczko *et al.*, 2016). A convergência evolutiva é um fenômeno que se considera como sendo o suporte para a hipótese da adaptação pela seleção natural. Essa ocorre quando fenótipos semelhantes surgem independentemente em diferentes taxa como resposta a condições ecológicas semelhantes (Serb *et al.*, 2011; Klaczko *et al.*, 2016). Espécies que vivem

em diferentes micro-habitats estão sujeitas a uma ampla quantidade de condições incluindo diferenças na disponibilidade de alimentos, campo visual, densidade de competidores e predadores, podendo qualquer um desses fatores estar relacionado ao dimorfismo sexual (Butler *et al.*, 2000). Sem dúvida alguma avaliação de caracteres morfológicos faz parte de praticamente todos os ramos de pesquisa biológica e inclui importantes perguntas e hipóteses sobre como a variação morfológica emerge e como está distribuída em diferentes escalas de espaço e tempo (Kaliontzopoulou, 2011). O uso da morfometria geométrica no estudo da variação fenotípica tem crescido nas últimas décadas, principalmente na área da herpetologia (Kaliontzopoulou, 2011) para avaliar a variação morfológica. O conjunto de técnicas utilizadas pela morfometria geométrica promove a avaliação robusta no estudo da forma dos organismos, sem que haja influência do tamanho, e assim, contribui para a melhor compreensão de como a forma pode estar associada a causas ecológicas e da história de vida.

O conjunto de técnicas de morfometria geométrica consiste na utilização de dados obtidos a partir uma estrutura de interesse (crânio, escápula, cabeça, etc). Inicialmente coordenadas cartesianas são geradas a partir de marcos anatômicos inseridos na estrutura, de maneira a obter a informação da forma da estrutura como um todo. Essas coordenadas são chamadas de coordenadas brutas pois ainda incluem informações não relacionadas a forma (tamanho, orientação e posição) e precisam ser processadas matematicamente para que se obtenha apenas as variáveis de forma (Rohlf & Marcus, 1993; Mitteroecker & Gunz, 2009; Kaliontzopoulou, 2011). Para isso, as coordenadas são alinhadas usando o método dos quadrados chamado de GPA (*Generalized Procrustes Analysis*) (Rohlf & Slice, 1990). A GPA remove a variação relacionada ao posicionamento, escala e orientação dos espécimes analisados, e as coordenadas alinhadas podem então ser projetadas no espaço linear da forma. Assim, indivíduos que apresentam forma semelhante ficarão sobrepostos (irão coincidir), enquanto que os indivíduos que diferem na forma apresentarão diferenças quanto ao posicionamento dos marcos anatômicos. Quanto maior a diferença de forma entre os espécimes, maior a diferença de posicionamento dos marcos anatômicos homólogos após o alinhamento. Essa diferença de forma é quantificada através da métrica das distâncias de Procrustes, que permite comparações estatísticas e testes de hipóteses (Slice, 2005; Mitteroecker & Gunz, 2009). As diferenças de forma podem ser visualizadas pelo método de placas delgadas, em que grades de deformação

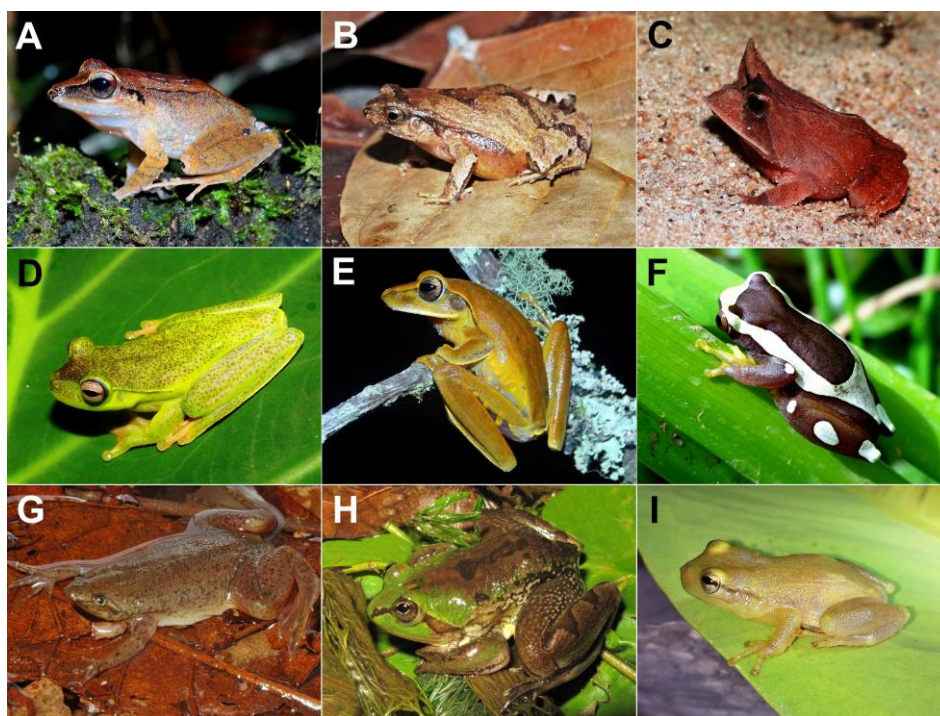
demonstram a diferença de forma em locais específicos da estrutura analisada (Bookstein, 1991).

Neste presente estudo foram testadas duas hipóteses. A primeira hipótese está associada a seleção natural, e conseqüentemente se baseia na ecologia das espécies. A ocorrência de dimorfismo sexual em anfíbios pode ser resultado da seleção natural pois adaptações ecológicas surgiram para reduzir a competição entre os sexos, como por exemplo a segregação de nichos, e interação predador-presa. Sendo assim, espera-se que a forma e o tamanho da cabeça seja distinta entre machos e fêmeas. A segunda hipótese se baseia na convergência morfológica entre espécies que ocupam o mesmo tipo de micro-habitat. Neste sentido, as espécies adaptadas a um mesmo tipo de micro-habitat tendem a apresentar forma da cabeça semelhante independente do gênero ou família a qual pertencem. Dessa forma, o presente trabalho tem como objetivos (1) identificar e caracterizar o dimorfismo sexual de forma e tamanho entre diferentes espécies de anfíbios; (2) comparar a forma da cabeça entre os diferentes gêneros/famílias; (3) identificar a ocorrência de convergência morfológica entre espécies que ocupam o mesmo tipo de micro-habitat.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Amostras

As amostras utilizadas pertencem a coleção científica do Museu de Biologia Mello Leitão (MBML-Santa Teresa, ES), atualmente denominado Instituto Nacional da Mata Atlântica (INMA). Para o estudo foram utilizadas as espécies que continham maior número de representantes de ambos os sexos na coleção, levando-se em conta a relação filogenética entre as espécies e o tipo de micro-habitat que ocupam. Assim, obteve-se amostras pertencentes a 5 Famílias (*Hylidae*, *Craugastoridae*, *Leptodactylidae*, *Odontophrynidae* e *Pipidae*), e que ocupam a serapilheira (*Haddadus binotatus*, *Physalaemus crombiei*, *Proceratophrys laticeps*), arbustos (*Boana albomarginata*, *Boana albopunctata* e *Dendropsophus elegans*), ambiente aquático (*Pipa carvalhoi* e *Pseudis bolbodactyla*), e que ocupam bromélias (*Phyllodytes luteolus*) (Tabela 1, Figura 1).



**Figura 1:** Foto ilustrativa das espécies analisadas - A) *Haddadus binotatus*, B) *Physalaemus crombiei*, C) *Proceratophrys laticeps*, D) *Boana albomarginata*, E) *Boana albopunctata*, F) *Dendropsophus elegans*, G) *Pipa carvalhoi*, H) *Pseudis bolbodactyla*, I) *Phyllodytes luteolus*. Créditos: A.T. Monico (A – F e I), P.L.V. Peloso (G); J.F.R. Tonini (H).

Para sexar os indivíduos, os seguintes caracteres foram considerados: presença de saco vocal, presença de calo nupcial e presença de fenda labial. Todos

esses caracteres presentes em machos. No caso dos indivíduos que estavam com o abdômen aberto, foi verificada a presença de ovos ou a identificação das gônadas para constatação do sexo.

**Tabela 1:** *n* amostral das espécies arborícolas, de serapilheira, aquáticas e bromelígena utilizadas.

<b>Espécies</b>	<b>Micro-habitat</b>	<b>fêmeas</b>	<b>machos</b>	
<b>Hylidae</b>	<i>Boana albomarginata</i>	Arborícola	10	10
	<i>Boana albopunctata</i>	Arborícola	10	10
	<i>Dendropsophus elegans</i>	Arborícola	5	5
	<i>Pseudis bolbodactyla</i>	Aquático	7	7
	<i>Phyllodytes luteolus</i>	Bromelígena	7	11
<b>Craugastoridae</b>	<i>Haddadus binotatus</i>	Terrestre	11	15
<b>Leptodactylidae</b>	<i>Physalaemus crombiei</i>	Terrestre	14	14
<b>Odontophrynidae</b>	<i>Proceratophrys laticeps</i>	Terrestre	8	8
<b>Pipidae</b>	<i>Pipa carvalhoi</i>	Aquático	5	9

## 2.2 Obtenção das imagens

Em uma superfície plana cada indivíduo foi colocado numa base opaca e graduada em centímetros e cada um fotografado com máquina de alta resolução Sony ® HX300, de 20.4 megapixels, colocada em um tripé e mantida a uma distância padrão da base. Os espécimes fotografados foram mantidos com o mesmo posicionamento e paralelos em relação à base, para que não houvesse interferência desses fatores nas análises. Foram realizadas 3 fotografias de cada animal, nas posições dorsal, ventral e lateral. Entretanto, apenas a vista dorsal é que apresentou melhor qualidade quanto ao posicionamento, portanto, as outras vistas foram excluídas das análises.

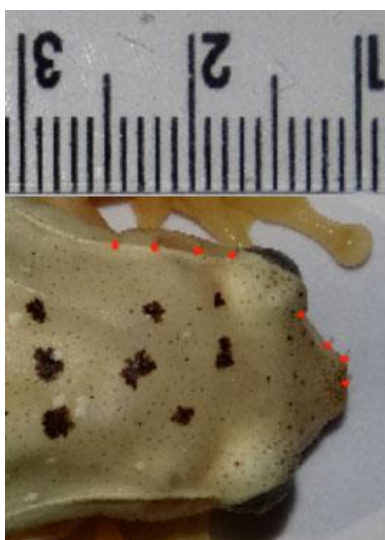
As fotografias foram gravadas em formato JPEG e armazenadas em pastas, uma para cada espécie, para análise de dados.



### 2.3 Coleta de dados em 2D e análise das deformações relativas

Para realizar as análises de morfometria geométrica, cinco programas foram obtidos gratuitamente da rede: tps-Util, tps-Dig, tps-RelW (<http://life.bio.sunysb.edu/morph>), e RStudio (<https://www.rstudio.com/products/rstudio/download/>).

Com o programa tps-Util foram criados os arquivos de entrada para o programa tps-Dig. O programa tps-Dig foi utilizado para digitalizar os marcos anatômicos (*landmarks*) de maneira a capturar a forma da estrutura de interesse (cabeça). Neste passo tomou-se o cuidado para seguir a mesma sequência de digitalização dos pontos e o mesmo número de pontos para cada espécime. Uma escala foi utilizada para que posteriormente tivesse a referência do tamanho de cada indivíduo (Figura 2). Cada ponto digitalizado apresenta coordenadas x, y que posteriormente servirão como variáveis de forma da estrutura a ser analisada.



**Figura 2:** Foto dorsal de *Boana albomarginata* (fêmea), com pontos digitalizados em estruturas anatômicas de interesse.

O programa RStudio foi utilizado para alinhar os espécimes utilizando a superposição de Procrustes (Rohlf & Slice, 1990) no pacote Geomorph 2.1 (Adams & Otarola-Castillo, 2013; Adams *et al.*, 2014). Esse procedimento de alinhamento entre os indivíduos minimiza as distâncias de Procrustes entre eles, e produz um conjunto de variáveis de forma para cada espécime. Inicialmente foi realizada a análise de componentes principais para identificar o dimorfismo sexual de forma entre machos e fêmeas da mesma espécie. A variação da forma foi visualizada através dos *plots* em duas primeiras dimensões do espaço tangente a partir de uma análise de componentes principal. A função “Procrustes ANOVA” (procD.lm) com

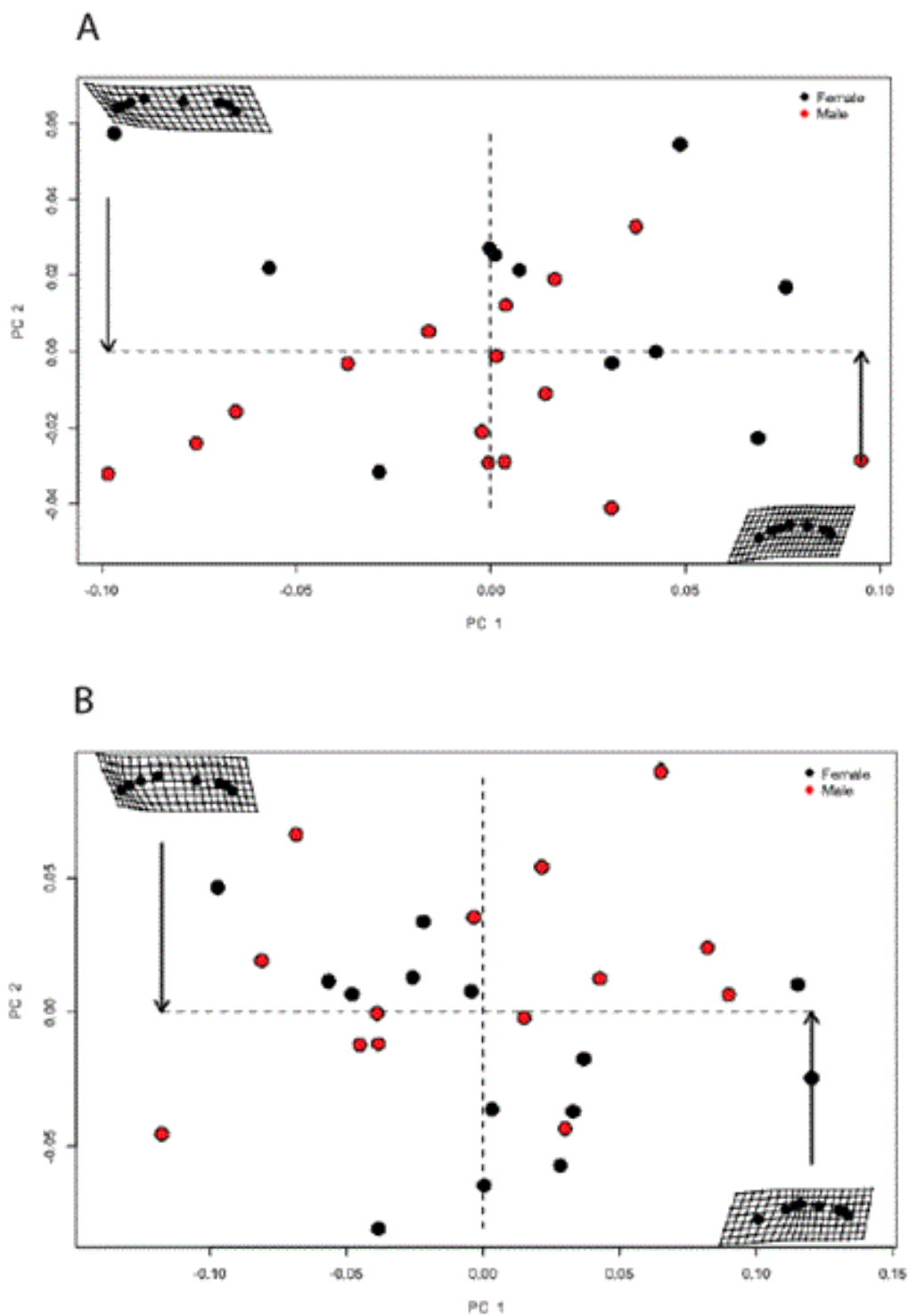
1000 iterações foi utilizada para testar a hipótese de dimorfismo sexual da forma da cabeça.

A função “Procrustes ANOVA” também inclui o modelo estatístico “procD.lm” que avalia os padrões de covariação das coordenadas alinhadas de Procrustes, utilizando como variável fixa o sexo, e o tamanho do centroide (Bookstein, 1986) como covariante. Quando a covariação não foi significativa, o termo de interação foi removido e as diferenças de forma entre os sexos e a alometria entre forma e tamanho foram examinados. Essa última análise foi realizada utilizando os comandos “predLine” e “plotAllometry” do pacote Geomorph 3.0.5 (Adams & Nistri, 2010).

Em seguida, a análise discriminante foi aplicada (função candisc) utilizando as variáveis de forma obtidas a partir da análise dos componentes principais), pois estas variáveis podem ser utilizadas em qualquer análise estatística (Zelditch *et al.*, 2004). Duas análises discriminantes foram realizadas considerando dois agrupamentos distintos. O primeiro agrupamento considerou o tipo de micro-habitat (terrestre, arborícola, aquático ou bromelígena), e o segundo agrupamento considerou como fator de agrupamento somente as espécies. A “Procrustes ANOVA” (Multiple-factor MANOVA) foi utilizada para testar a hipótese da similaridade morfológica entre espécies que ocupam o mesmo micro-habitat e também entre espécies filogeneticamente próximas.

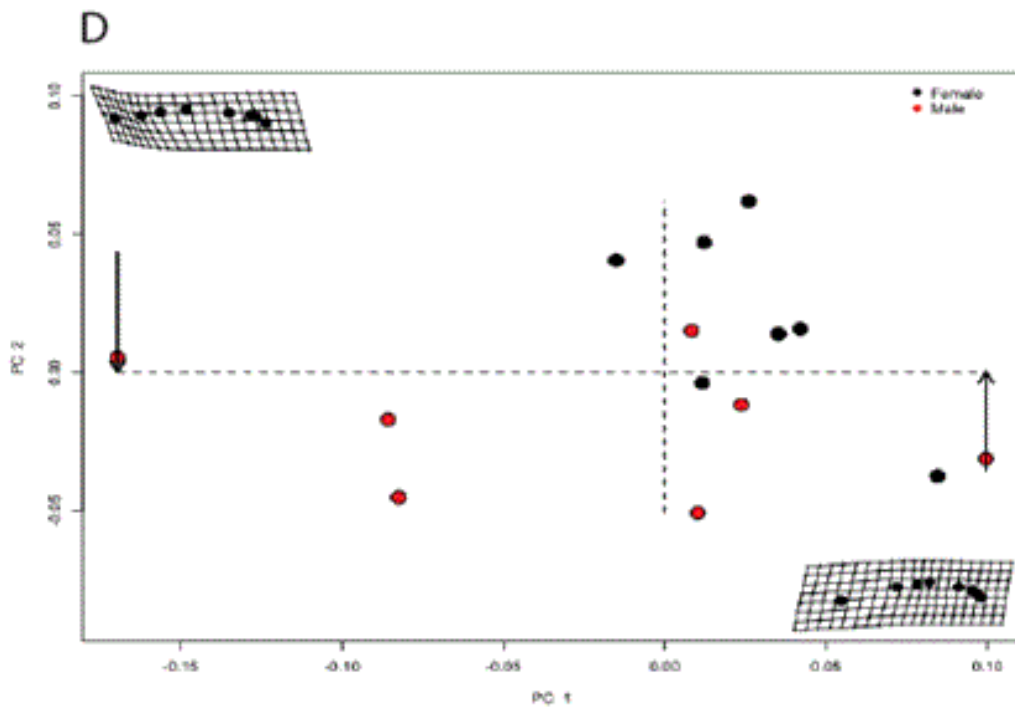
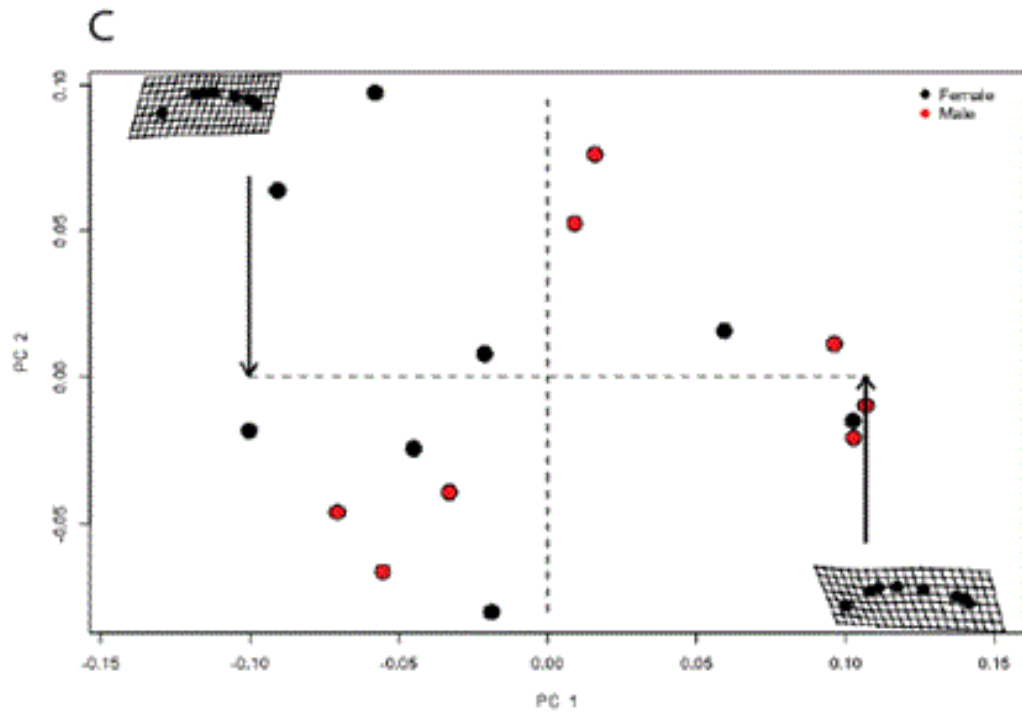
### 3. RESULTADOS

As análises de componentes principais revelaram a sobreposição dos indivíduos no espaço da forma, sugerindo que machos e fêmeas não diferem quanto a forma da cabeça (Figura 3).



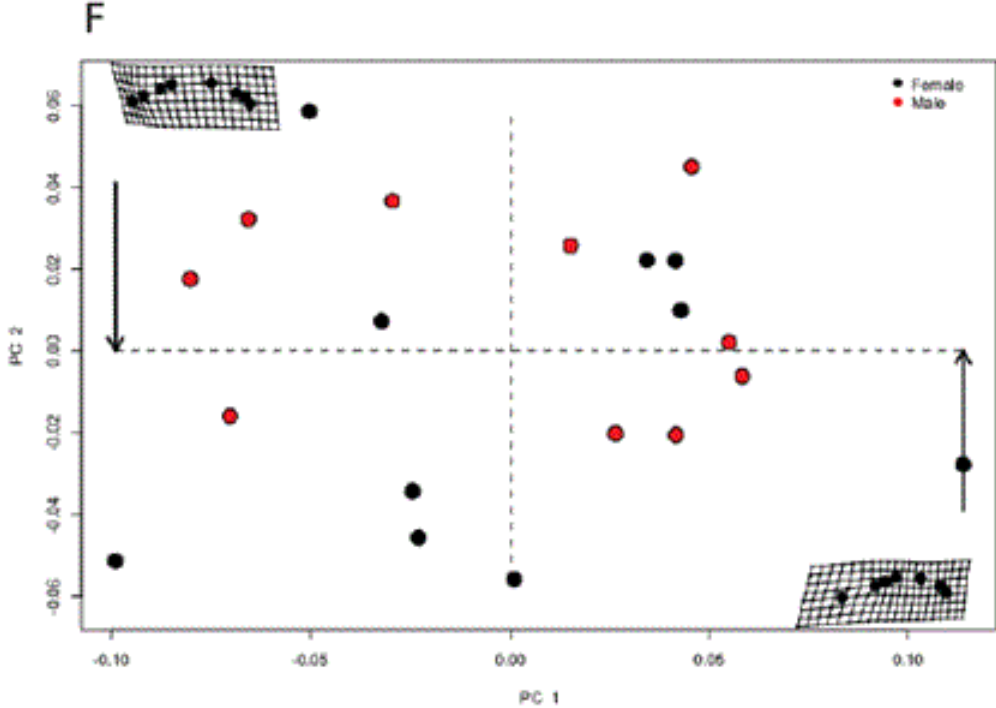
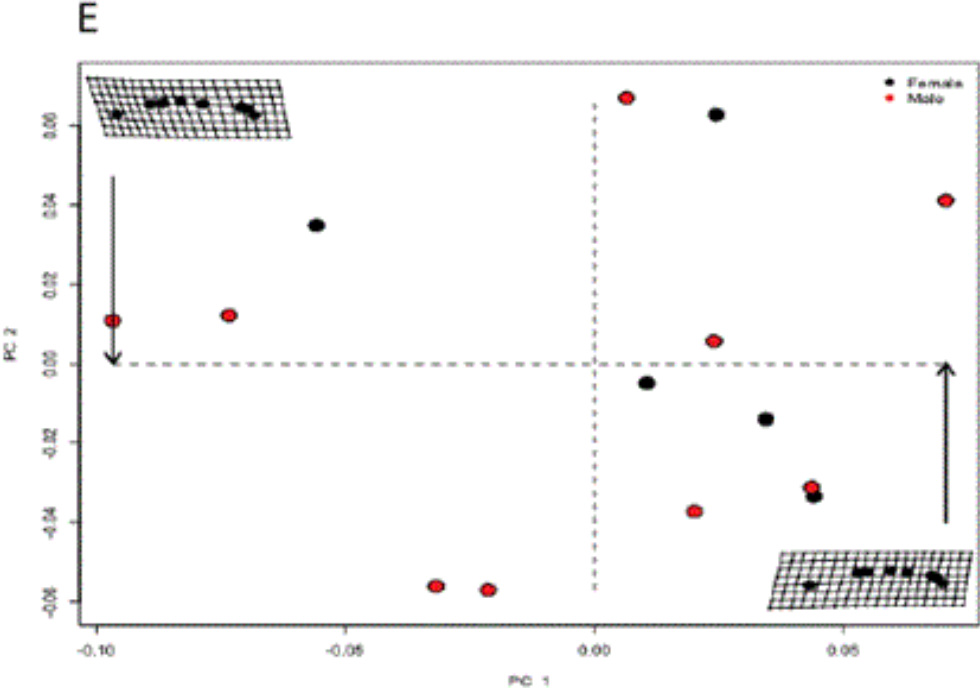
*Continua...*

Continuação da figura 3...



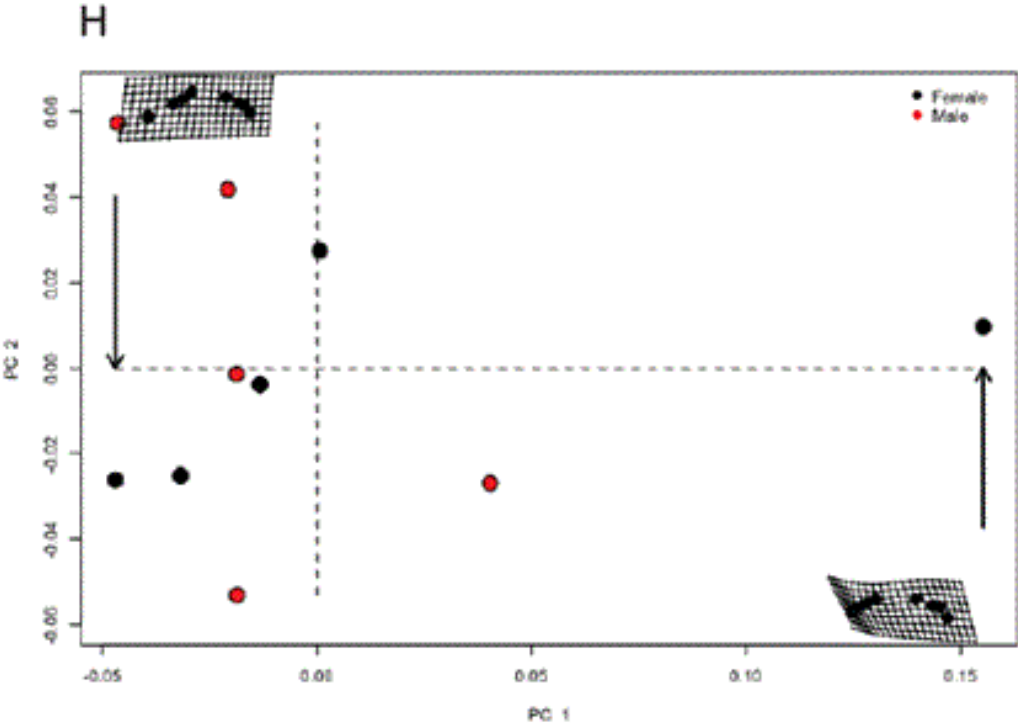
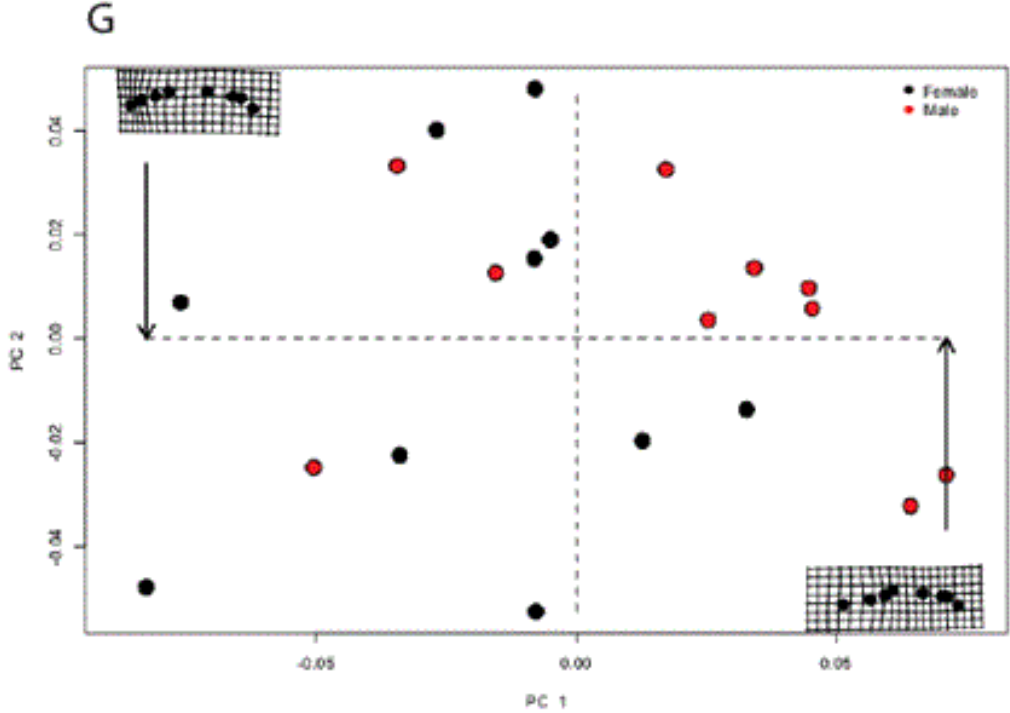
Continua...

Continuação figura 3



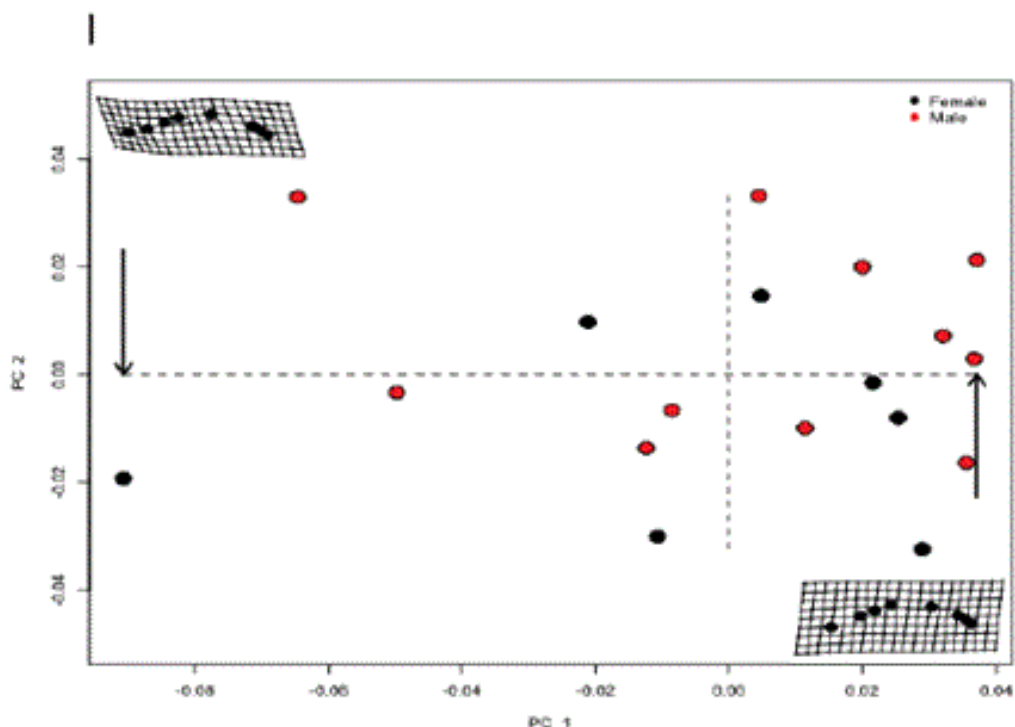
Continua...

Continuação figura 3



Continua...

Continuação figura 3



**Figura 3.** Plot dos dois primeiros componentes principais resultantes da análise da forma da cabeça de (A) *H. binotatus* (PC1=55%, PC2=16%), (B) *P. crombie* (PC1=56%, PC2=24%), (C) *P. laticeps* (PC1=54%, PC2=27%), (D) *P. bolbodactyla* (PC1=70%, PC2=17%), (E) *P. carvalhoi* (PC1=45%, PC2=32%), (F) *B. albopunctata* (PC1=46%, PC2=21%) (G) *B. albomarginata* (PC1=62%, PC2=22%), (H) *D. elegans* (PC1=60%, PC2=20%), (I) *P. luteolus* (PC1=56%, PC2=20%).

A variação da forma da cabeça foi testada através da função Procrustes ANOVA, e para todas as espécies exceto *B. albopunctata*, o resultado não foi significativo (Tabela 2).

**Tabela 2.** Valores de  $F$  e  $p$  resultantes das análises de Procrustes ANOVA individuais realizadas para avaliar o dimorfismo sexual de forma. Nível de significância  $\alpha=0.05$ , \*denota valores significativos.

<b>Espécie</b>	<b>GL</b>	<b>F</b>	<b>p</b>
<i>H. binotatus</i>	1	2.1622	0.098
<i>P. crombie</i>	1	0.03911	0.35
<i>P. laticeps</i>	1	1.0141	0.394
<i>P. bolbodactyla</i>	1	2.6159	0.098
<i>P. carvalhoi</i>	1	0.3971	0.829
<i>B. albopunctata</i>	1	3.009	0.022*
<i>B. albomarginata</i>	1	0.7363	0.52
<i>D. elegans</i>	1	0.5454	0.763
<i>P. luteolus</i>	1	1.0889	0.319

Em seguida a covariação entre forma e tamanho da cabeça foi testada através do modelo completo da Procrustes ANOVA (Tabela 3). As espécies *B. albomarginata*, *P. bolbodactyla* e *P. carvalhoi*, apresentaram valor significativo quanto ao tamanho do centroide, sendo não significativa a interação entre o tamanho do centroide e o sexo. *B. albopunctata* que na análise da forma apresentou dimorfismo sexual de forma da cabeça, não apresentou interação significativa com o tamanho. As demais espécies (*H. binotatus*, *P. crombiei*, *P. laticeps*, *D. elegans* e *P. luteolus*) não apresentaram valores significativos na análise. Devido as interações não significativas no modelo completo, os termos foram removidos e o modelo simplificado adotado. Os resultados do modelo reduzido (Tabela 4) dão suporte a análise de componentes principais que indicaram que para todas as espécies, exceto *B. albopunctata*, a forma da cabeça não difere entre machos e fêmeas.



**Tabela 3.** Modelo completo da análise estatística Procrustes ANOVA para quantificar as diferenças de forma e a interação com o sexo e o tamanho do centroide (CS). Nível de significância  $\alpha=0.05$ , \*denota valores significativos.

Espécie	Modelo Completo	g.l.	SS	MS	F	p
<i>H. binotatus</i>	Cs	1	0.009615	0.0096155	2.2074	0.089
	Sexo	1	0.005516	0.0055157	1.2662	0.280
	Cs*Sexo	1	0.002939	0.0029388	0.6746	0.588
	Resíduos	22	0.095834	0.0043561		
<i>P. crombie</i>	Cs	1	0.010346	0.0103455	1.6069	0.176
	Sexo	1	0.012848	0.0128475	1.9955	0.128
	Cs*Sexo	1	0.003651	0.0036510	0.5671	0.640
	Resíduos	24	0.154520	0.0064383		
<i>P. laticeps</i>	Cs	1	0.006732	0.0067319	0.6768	0.590
	Sexo	1	0.010296	0.0102962	1.0351	0.392
	Cs*Sexo	1	0.008611	0.0086109	0.8657	0.470
	Resíduos	12	0.119364	0.0099470		
<i>P. bolbodactyla</i>	Cs	1	0.037847	0.037847	9.6221	0.003*
	Sexo	1	0.007349	0.007349	1.8684	0.175
	Cs*Sexo	1	0.008453	0.008453	2.1490	0.142
	Resíduos	10	0.039334	0.003933		
<i>P. carvalhoi</i>	Cs	1	0.013054	0.0130536	2.7694	0.036*
	Sexo	1	0.001357	0.0013570	0.2879	0.911
	Cs*Sexo	1	0.006833	0.0068333	1.4498	0.223
	Resíduos	10	0.047135	0.0047135		
<i>B. albopunctata</i>	Cs	1	0.002261	0.0022614	0.6482	0.642
	Sexo	1	0.014560	0.0145601	4.1731	0.005*
	Cs*Sexo	1	0.003061	0.0030609	0.8773	0.471
	Resíduos	16	0.055824	0.0034890		
<i>B. albomarginata</i>	Cs	1	0,016448	0,0164479	3.6940	0,041*
	Sexo	1	0,005623	0,0056229	1,2628	0,310
	Cs*Sexo	1	0,003033	0,0030335	0,6813	0,545
	Resíduos	16	0,071241	0,0044526		
<i>D. elegans</i>	Cs	1	0.003020	0.0030195	0.5572	0.709
	Sexo	1	0.008103	0.0081030	1.4954	0.215
	Cs*Sexo	1	0.010034	0.0100343	1.8518	0.161
	Resíduos	6	0.032512	0.0054187		
<i>P. luteolus</i>	Cs	1	0.004132	0.0041316	1.7460	0.165
	Sexo	1	0.002342	0.0023418	0.9897	0.385
	Cs*Sexo	1	0.001489	0.0014888	0.6292	0.649
	Resíduos	14	0.033128	0.0023663		

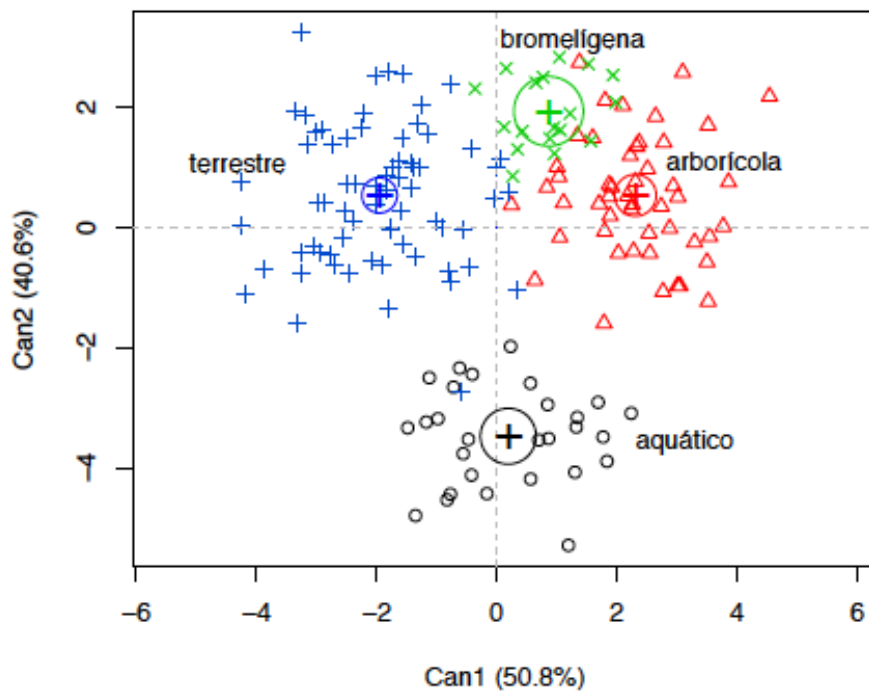
O modelo simplificado também sugere que a forma da cabeça é relacionada ao tamanho de maneira alométrica para as espécies *B. albomarginata*, *P. bolbodactyla* e *P. carvalhoi*, e não alométrica para as demais espécies (*H. binotatus*, *P. crombie*, *P. laticeps*, *B. albopunctata*, *D. elegans* e *P. luteolus*).

Para testar a segunda hipótese, que se baseia na similaridade morfológica entre espécies filogeneticamente relacionadas independente do micro-habitat ao qual ocupam, duas análises foram realizadas. A primeira agrupando as espécies de acordo com o micro-habitat (terrestre, aquático, arborícola e bromelígena), e a segunda análise, agrupando as espécies de acordo com as famílias a qual pertencem (Craugastoridae, Leptodactylidae, Odontophrynidae, Hylidae e Pipidae).

**Tabela 4.** Modelo simplificado da análise estatística Procrustes ANOVA para quantificar as diferenças de forma e a interação com o tamanho do centroide. Nível de significância  $\alpha=0.05$ , \*denota valores significativos.

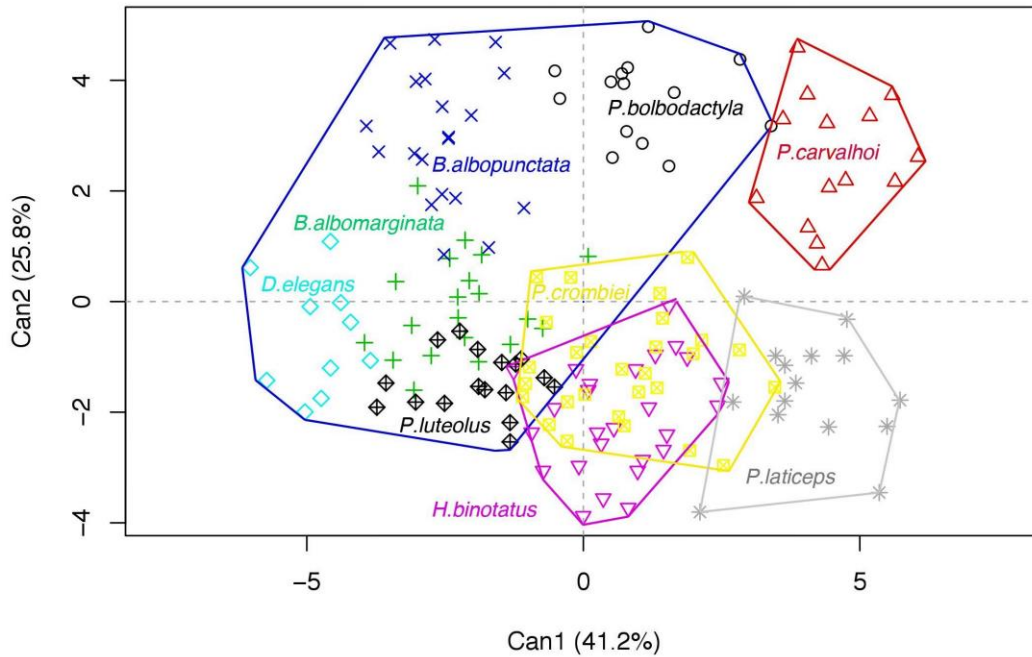
Espécies	Modelo simplificado	g.l.	SS	MS	F	p
<i>H. binotatus</i>	Cs Resíduos	1 24	0.008964 0.104940	0.0089640 0.0043725	2.0501	0.09
<i>P. crombie</i>	Cs Resíduos	1 26	0.009976 0.171388	0.0099759 0.0065919	1.5134	0.216
<i>P. laticeps</i>	Cs Resíduos	1 14	0.006232 0.138771	0.0062316 0.0099122	0.6287	0.626
<i>P. bolbodactyla</i>	Cs Resíduos	1 12	0.040329 0.052654	0.040329 0.004388	9.1912	0.004*
<i>P. carvalhoi</i>	Cs Resíduos	1 12	0.013687 0.054692	0.0136871 0.0045576	3.0031	0.032*
<i>B. albopunctata</i>	Cs Resíduos	1 18	0.002318 0.073389	0.0023179 0.0040771	0.5685	0.702
<i>B. albomarginata</i>	Cs Resíduos	1 18	0.016579 0.079767	0.0165791 0.0044315	3.7412	0.02*
<i>D. elegans</i>	Cs Resíduos	1 8	0.003123 0.050546	0.0031225 0.0063183	0.4942	0.724
<i>P. luteolus</i>	Cs Resíduos	1 16	0.004073 0.037017	0.0040726 0.0023136	1.7603	0.144

A análise discriminante revelou que as espécies que compartilham o mesmo tipo de micro-habitat apresentam a forma da cabeça semelhante (Figura 4), sendo os 4 agrupamentos de micro-habitat diferentes entre si. A MANOVA foi realizada para testar a variação de forma entre os grupos de micro-habitat. Uma variação significativa na forma da cabeça entre os grupos de ambiente (terrestre, aquático, arborícola e bromelígena) foi encontrada (gl=3, F= 29.329,  $p=0.001$ ).



**Figura 4.** Ordenação dos grupos de micro-habitat no primeiro e segundo eixo discriminante canônico (Can). A porcentagem de variação explicada pelo Can1 e Can2 apresenta-se entre parênteses. Cada circunferência representa 95% do intervalo de confiança.

Na segunda análise realizada, as espécies foram consideradas como fator de agrupamento (Figura 5). Os resultados indicam que as espécies que pertencem a mesma Família (Família Hylidae: *B. albomarginata*, *B. albopunctata*, *D. elegans*, *P. bolbodactyla* e *P. luteolus*) não apresentam necessariamente forma semelhante. Ao mesmo tempo que as espécies que pertencem a famílias distintas não necessariamente apresentam forma distinta (Família Leptodactylidae – *P. crombiei*, Família Craugastoridae – *H. binotatus*, Família Odontophrynidae – *P. laticeps*). A MANOVA indicou que todas as espécies apresentam a forma da cabeça distinta ( $gl=8$ ,  $F=30.326$ ,  $p=0.001$ ).



**Figura 5.** Ordenação dos grupos de espécies no primeiro e segundo eixo discriminante canônico (Can). A porcentagem de variação explicada pelo Can1 e Can2 apresenta-se entre parênteses. Cada circunferência representa 95% do intervalo de confiança. Os polígonos representam as famílias as quais a espécies pertencem – polígono azul, família Hylidae; polígono amarelo, família Leptodactylidae; polígono rosa, família Craugastoridae; polígono cinza, família Odontophrynidae; polígono vermelho, família Pipidae.

#### 4. DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstraram que o dimorfismo sexual da cabeça não ocorre em todos os grupos de anfíbios, e quando presente, é mais frequente o dimorfismo sexual de tamanho do que o dimorfismo sexual de forma. Os anfíbios geralmente apresentam dimorfismo sexual quanto ao tamanho e forma corporal, podendo apresentar diferenças quanto a coloração, estruturas corpóreas (presença de preplex ou outros apêndices nos machos), e ainda, fisiologia distinta entre os sexos (Shine, 1979; Bell & Zamudio, 2012; Arantes *et al.*, 2015). A maioria dos estudos que avaliaram o dimorfismo sexual reportam que fêmeas apresentam tamanho corpóreo maior do que os machos, sendo que as fêmeas investem na produção de um maior número de gametas, e também na obtenção de recursos para manter ou aumentar essa produção de gametas (Shine, 1988). Sendo assim, assume-se que para as fêmeas obterem os nutrientes necessários para nutrir e aumentar a quantidade de ovos produzidos, elas podem ocupar nichos distintos com relação aos machos da mesma espécie (Arantes *et al.*, 2015). Devido a importância da cabeça (crânio) e sua relação direta com a dieta, essa estrutura também pode estar sob pressão seletiva. Diversos grupos animais apresentam dimorfismo sexual de forma/tamanho da cabeça (Moors, 1980; Shine *et al.*, 1996; Vicent *et al.*, 2004; Clemann *et al.*, 2004). Entretanto, isso não foi evidenciado no nosso estudo, em que a maioria das espécies analisadas não apresentou dimorfismo sexual evidente. Isso indica que o dimorfismo sexual nos anfíbios ocorre primariamente em estruturas corporais relacionadas diretamente com a reprodução (e.g. abdômen maior para acomodar maior número de ovos, membros anteriores e posteriores musculosos, presença de apêndices tais como preplex mais desenvolvidos em machos, etc).

O dimorfismo sexual de tamanho foi identificado nas espécies *B. albomarginata*, *P. bolbodactyla* e *P. carvalhoi*, nessas mesmas espécies não foi identificado dimorfismo sexual de forma. Isso pode ser resultado da alometria em que a variação de tamanho em estruturas corporais pode estar ligado a diferenças que ocorrem durante a ontogenia (Cock, 1966; Gould, 1966). As mudanças alométricas associadas ao incremento ontogenético são apenas alguns dos fatores que podem influenciar na variação morfológica em anuros, e podem ter grandes impactos nas formas anatômicas (Huxley, 1932; Gould, 1966; Emerson & Bramble, 1993; Klingenberg, 1996; Larson, 2004) o que pode explicar a variação no tamanho da cabeça encontrado em nossas análises. A alometria portanto, está

intrinsecamente ligada à mudanças evolutivas no sequenciamento do desenvolvimento ontogenético sendo o tempo um fator essencial para estabilizar a ocorrência de variações (Reilly *et al.*, 1997; Klingenberg, 1998).

As análises comparativas entre as espécies e seus micro-habitats associados indicaram que a forma da cabeça é semelhante entre espécies que ocupam o mesmo tipo de micro-habitat. Para outros grupos animais, especialmente serpentes, a forma da cabeça está fortemente associada a dieta (Klaczko *et al.*, 2016; Schluter & Grant, 1984). Entretanto, não podemos afirmar que o mesmo ocorre com anfíbios pois não avaliamos a dieta dos grupos estudados. Além disso, poucos são os estudos que trazem dados aprofundados descrevendo a dieta dessas espécies, e os estudos que associam a diversidade/tamanho dos organismos ingeridos na dieta dessas espécies e o tamanho/forma da cabeça. No geral, todas as espécies estudadas apresentam dieta baseada no consumo de artrópodes (Mageski *et al.*, 2017; Rebouças *et al.*, 2013; Araújo *et al.*, 2007; Canedo *et al.*, 2006; Brandão *et al.*, 2003), com exceção de *B. albomarginata* em que foi registrada a predação de outros anfíbios (Centeno *et al.*, 2010).

Outros aspectos ecológicos podem estar relacionados com a semelhança da forma da cabeça entre espécies que ocorrem em mesmo micro-habitat. O comportamento pode ser um deles, por exemplo, organismos que possuem hábito fossorial ou que de alguma forma escavam para se proteger de predadores ou da dessecação, tendem a apresentar especializações morfológicas nos apêndices e na cabeça que contribuem para esse tipo de comportamento (Gomes *et al.*, 2009; Ponssa & Medina, 2016). Essas variações são passíveis de várias fontes, tendo fatores biológicos, genéticos, e ambientais que atuam tanto em sua fase embrionária quanto larval (Larson, 2002, 2004). Estudos recentes mostraram que fatores biológicos contribuem para a mudança na morfologia de anuros ainda em fase embrionária e larval, mudanças essas induzidas pelo meio ambiente com tamanha plasticidade, capaz de induzir a modificações permanentes e maneira irreversível (Van Buskirk *et al.*, 1997; Relyea & Werner, 2000; Vences *et al.*, 2002).

Espécies semelhantes coexistindo numa comunidade, prediz a sobreposição temporal e espacial, portanto, não haveria coexistência se duas ou mais espécies competissem por recurso limitante, ou seja, "Princípio da Exclusão Competitiva" (Hardin, 1960). Sendo assim, para que haja coexistência entre as espécies, deve haver diferenças tanto ecológicas quanto de nicho para que tal coexistência ocorra. Sendo o nicho conhecido em várias dimensões, as principais

envolvem o período de atividade diária, o uso do espaço, além dos recursos alimentares explorados (Pianka, 1994).

## 5. CONCLUSÃO

O dimorfismo sexual de forma não foi evidenciado entre as espécies estudadas, sendo evidente o dimorfismo sexual de tamanho apenas em algumas espécies.

A forma da cabeça dos anfíbios está relacionada ao micro-habitat ao qual ocupam, e não necessariamente à relação filogenética existente entre as espécies.

As diferenças na forma da cabeça podem ser atribuídas a variações ecológicas (dieta, ocupação diferencial de nichos), genéticas, comportamentais e ontogenéticas.



## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

As referências abaixo seguem as normas da Revista Journal of Herpetology.

- ADAMS, D.C., AND A. NISTRI. 2010. Ontogenetic convergence and evolution of foot morphology in European cave salamanders (Family: Plethodontidae). *BMC Evol. Biol.* 10, 216.
- ADAMS, D.C., AND E. OTAROLA-CASTILLO. 2013. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4:393–399.
- ADAMS, D.C., M.L. COLLYER., E. OTAROLA-CASTILLO, AND E. SHERRATT. 2014. Geomorph: Geo-metric Morphometric Analyses of 2d/3d Landmark Data. R Package Version 2.1. Archived by WebSite <http://CRAN.R-project.org/package=geomorph> on August 28.
- ANDERSON, A. M., D. A. HAUKOS, AND J. T. ANDERSON. 1999. Diet composition of three anurans from the Playa wetlands of northwest Texas. *Copeia* 1999:515–520.
- ANDERSSON, M. 1994. Sexual selection. Princeton: Princeton University Press.
- ARAK, A. 1988. Sexual dimorphism in body size: a model and a test. *Evolution* 42:820–825.
- ARANTES I. C., M. M. VASCONCELLOS, T. C. V. BOAS, L. B. A. VELUDO, AND G. R. COLLI. 2015. Sexual dimorphism, growth, and longevity of two toad species (Anura, Bufonidae) in a neotropical Savanna. *Copeia* 103:329–342.
- ARAÚJO, F. R. R. C., A. BOCCHIGLIERI, AND R. M. HOLMES. 2007. Aspectos ecológicos de *Hypsiboas albopunctatus* (Anura, Hylidae) no Brasil central. *Neotropical Biology and Conservation* 3: 165–169.
- BELL, R. C., AND K. R. ZAMUDIO. 2012. Sexual dichromatism in frogs: natural selection, sexual selection and unexpected diversity. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 279:4687–4693.
- BERRY, J. F., AND R. SHINE. 1980. Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (order Testudines). *Oecologia* 44: 185–191.
- BERTOLUCI, J., AND M. T. RODRIGUES. 2002. Utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica dos sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 42(11): 287–297.

- BOKERMANN, W.C.A. 1966. O gênero *Phyllodytes* Wagler, 1830 (Anura, Hylidae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 38, 335–344.
- BOOKSTEIN, F. L. 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical Science* 1:181–222.
- BOOKSTEIN, F. L. 1991. *Morphometric Tools for Landmark Data. Geometry and Biology*. Cambridge University Press: New York.
- BORGES-MARTINS, M., P. COLOMBO, C. ZANK, F. G. BECKER, & M. T. Q. MELO. 2007. Pp. 276–291 in F. G. Becker, R. A. Ramos, and L. A. Moura (orgs.) *Biodiversidade: Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, Planície Costeira do Rio Grande do Sul*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. 385 p.
- BRANDÃO, R. A., A. GARDA, V. BRAZ, AND B.M. FONSECA. 2003. Observations on the ecology of *Pseudis bolbodactyla* (Anura, Pseudidae) in central Brazil. *Phyllomedusa* 2(1):3–8.
- BUTLER, M. A., T. W. SCHOENER, AND J. B. LOSOS. 2000. The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Great Antillean *Anolis* lizards. *Evolution* 54:259–272.
- CANEDO, C., J. P. GARCIA, R. FERNANDES, AND J. P. POMBAL JR. 2006. Diet of *Pipa carvalhoi* (Amphibia, Pipidae) is not influenced by female parental care. *Herpetological Review*, 37(1): 44–45.
- CARAMASCHI, U., H. R. DA SILVA, AND M.C. BRITTO-PEREIRA. 1992. A new species of *Phyllodytes* (Anura, Hylidae) from southern Bahia, Brazil. *Copeia* 187–191. <http://dx.doi.org/10.2307/1446550>
- CAROTHERS, J. H. 1984. Sexual selection and sexual dimorphism in some herbivorous lizards. *The American Naturalist* 124:244–254.
- CENTENO, C., P. J. P. CICCHI, AND F. M. COUTO. 2010. Predation on *Scinax littoralis* (Anura: Hylidae) by another treefrog, *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae). *Herpetology Notes*, 91–92.
- CHERRY L.M, S. M. CASE, A. C. WILSON. 1978. Frog perspective on the morphological difference between humans and chimpanzees. *Science* 200:209–211.
- CLEMANN, N., D. G. CHAPPLE, AND J. WAINER. 2004. Sexual dimorphism, diet, and reproduction in the swamp skink, *Egernia coventryi*. *Journal of Herpetology* 38: 461–467.

- COCK, A. G. 1966. Genetical aspects of metrical growth and form in animals. *Quarterly Review of Biology* 41: 131-190.
- DUELLMAN, W. E. 1985. Reproductive modes in anuran amphibians: phylogenetic significance of strategies. *S. Afr. J. Sci.*, Pretoria, 81:174-178.
- EMERSON, S.B., AND D. M. BRAMBLE. 1993. Scaling, allometry, and skull design. In: Hanken J, Hall BK (eds) *The skull*, vol 3. Functional and evolutionary mechanisms. University of Chicago Press, Chicago, pp 384–421.
- FROST, D. R. 2016. Amphibian species of the world: an online reference. Version 6.0. American Museum of Natural History, New York, USA. Archived by WebSite: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html> on January 2017).
- GOMES, F. R., E. L. REZENDE, M. R. GRIZANTE AND C. A. NAVAS. 2009. The evolution of jumping performance in anurans: morphological correlates and ecological implications, *Journal of Evolutionary Biology* 22:1088–1097.
- GOULD, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews* 41: 587-640.
- HADDAD, C. F. B., L. F. TOLEDO, & C. P. A. PRADO. 2008. Anfíbios da Mata Atlântica: guia dos anfíbios anuros da Mata Atlântica. São Paulo. Editora Neotropica. 244 p.
- HALLIDAY, T. R., AND P. A. VERRELL. 1986. Sexual selection and body size in amphibians. *Herpetological Journal* 1:86–92.
- HAN, X., AND J. FU. 2013. Does life history shape sexual size dimorphism in anurans? A comparative analysis. *BMC Evolutionary Biology* 13:27–38.
- HARDIN, G. 1960. The Competitive Exclusion Principle. *Science, New Series*, 131(3409):1292.
- HEDRICK, A. V., AND E. J. TEMELES. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution* 4:136–138.
- HUXLEY, J. 1932. Problems of relative growth. *Dial*, New York Jolicoeur P (1963) The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19:497–499.
- KALIONTZOPOULOU, A. 2011. Geometric morphometrics in herpetology: modern tools for enhancing the study of morphological variation in amphibian and reptiles. *Basic and Applied Herpetology* 25:5–32.

- KLACZKO, J., E. SHERRATT, AND E. Z. F. SETZ. 2016. Are diet preferences associated to skull shape diversification in Xenodontine snakes? PLoS ONE 11(2): e0148375. doi:10.1371/journal.pone.0148375
- KLINGENBERG, C.P. 1996. Multivariate allometry. In: Marcus LF, Corti M, Loy A, Naylor G, Slice DE (eds) Advances in morphometrics. Proceedings of the 1993 NATO Advanced Studies Institute on Morphometrics in Il Ciocco, Italy. Plenum, New York, pp 23–49
- KLINGENBERG, C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. Biological Reviews 73: 79-123.
- KUPFER, A. 2007. Pp. 50–59 in D. J. Fairbairn, W. U. Blanckenhorn, and T. Székely. Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism (eds.). Oxford University Press, Oxford.
- LARSON, P.M. 2002. Chondrocranial development in larval *Rana sylvatica* (Anura: Ranidae): a morphometric analysis of cranial allometry and ontogenetic shape change. J Morphol 252:131–144
- LARSON, P.M. 2004. Chondrocranial morphology and ontogenetic allometry in larval *Bufo americanus* (Anura, Bufonidae) Zoomorphology 123:95–106 DOI 10.1007/s00435-003-0092-1
- MAGESKI, M. M., R. B. FERREIRA, P. R. JESUS, AND R. L. TEIXEIRA. 2017. Diet and fecundity of *Physalaemus crombiei* (Anura: Leptodactylidae) from a sandy coastal plain of southeastern Brazil. North-Western Journal of Zoology, 2017: e172501.
- MALMGREN, J. C., AND M. THOLLESSON. 1999. Sexual size and shape dimorphism in two species of newts, *Triturus cristatus* and *T. vulgaris* (Caudata: Salamandridae). Journal of Zoology 249:127–136.
- MITTEROECKER, P., AND P. GUNZ. 2009. Advances in geometric morphometrics. Evolutionary Biology 36:235–247.
- MOORS, P. J. 1980. Sexual dimorphism in the body size of mustelids (Carnivora): the roles of food habitat and breeding systems. Oikos: 147–158.
- NEBEL, S., AND G. J. THOMPSON. 2011. The evolution of sexual bill-size dimorphism in shorebirds: a morphometric test of the resource partitioning hypothesis. Evolutionary Ecology Research 13:35–44.
- PIANKA, E.R. 1994. Evolutionary ecology. 5th ed. New York: Harper Collins College Publishers. 486 p.

- PONSSA, M. L., AND R. G. MEDINA. 2016. Comparative morphometrics in Leptodactyline frogs (Anura, Leptodactylidae, Leptodactylinae): Does burrowing behaviour relate to sexual dimorphism? *Journal of Herpetology*, 50:604–615.
- RALLS, K., AND S. MESNICK. 2009. Pp. 1005–1011. In: W. F. Perrin, B. Wursig, and J. G. M. Thewissen (Ed.). *Encyclopedia of marine mammals*. Amsterdam, Boston: Academic Press.
- REBOUÇAS, R., I. M. CASTRO AND M. SOLÉ. 2013. Diet of *Haddadus binotatus* (Spix, 1824) (Anura: Craugastoridae) in Brazilian Atlantic rainforest, Bahia state. *North-Western Journal of Zoology* 9: 293–299.
- REILLY, S.M., E.O. WILEY, AND D.J. MEINHARDT. 1997. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 119-143
- RELYEA, R.A., E.E. WERNER. 2000. Morphological plasticity of four larval anurans distributed along an environmental gradient. *Copeia* 2000:178–190.
- ROHLF, F. J., AND D. E. SLICE. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39:40–59.
- ROHLF, F. J., AND L. F. MARCUS. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8:129–132.
- SCHLUTER, D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- SCHLUTER, D. AND P. R. GRANT. 1984. Determinants of morphological patterns in communities of Darwin's finches. *American Naturalist*, 1984:175–196.
- SEGALLA, M.V., U. CARAMASCHI, C. A. G. CRUZ, T. GRANT, C. F. B. HADDAD, P. C. A. GARCIA, B. V. M. BERNECK, AND J. A. LANGONE. 2016. Brazilian Amphibians: list of species. *Herpetologia Brasileira* 5:34–46.
- SERB, J. M., A. ALEJANDRINO, E. OTÁROLA-CASTILLO, D. C. ADAMS. 2011. Morphological convergence of shell shape in distantly related scallop species (Mollusca: Pectinidae). *Zological Journal of the Linnean Society*, 163:571–584.
- SHINE, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979:297–306.
- SHINE, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage". *The American Naturalist* 131:124–131.

- SHINE, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64:419–431.
- SHINE, R. 1990. Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist* 135:278–283.
- SHINE, R., P. S. HARLOW, W. R. BRANCH, AND J. K. WEBB. 1996. Life on the lowest branch: sexual dimorphism, diet, and reproductive biology of an African twig snake, *Thelotornis capensis* (Serpentes, Colubridae). *Copeia*: 290–299.
- SLICE, D.E. 2005. Pp: 470–474 in D.E. Slice (ed.) *Modern Morphometrics in Physical Anthropology*. Series: *Developments in primatology: progress and prospects* (R.H. Tuttle, ed.). Kluwer Academics /Plenum publishers, New York.
- STUART, B. L., R. F. INGER, AND H. K. VORI. 2006. High level of cryptic species diversity revealed by sympatric lineages of Southeast Asian forest frogs. *Biology Letters* 2:470–474.
- TEIXEIRA, R. L., C. ZAMPROGNO, G. I. ALMEIDA, & J. A. P. SCHNEIDER. 1997. Tópicos ecológicos de *Phyllodytes luteolus* (Amphibia, Hylidae) da restinga de Guriri, São Mateus -ES. *Revista Brasileira de Biologia* 57(4): 647-654.
- VAN BUSKIRK, J., S. A. MCCOLLUM, AND E. E. WERNER. 1997. Natural selection for environmentally induced phenotypes in tadpoles. *Evolution*. 51:1981–1990.
- VENCES, M., M. PUENTE, S. NIETO, AND D.R. VIEITES. 2002. Phenotypic plasticity of anuran larvae: environmental variables influence body shape and oral morphology in *Rana temporaria* tadpoles. *J Zool Lond* 257:155–162.
- VICENT, S. E., A. HERREL, AND D. J. IRSCHICK. 2004. Sexual dimorphism in head shape and diet in the cottonmouth snake (*Agkistrodon piscivorus*). *Journal of Zoology* 264:53–59.
- ZELDITCH, M., D. SWIDERSKI, H. SHEETS, AND W. FINK. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists*. Academic Press, London.