



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO**

VARIAÇÃO NO CANTO DE ANÚNCIO DE *Dendropsophus cruzi* (POMBAL & BASTOS, 1998) (ANURA: HYLIDAE)

GEIZIANE TESSAROLO

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Goiás, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

**Goiânia-GO
2010**

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR AS TESES E DISSERTAÇÕES ELETRÔNICAS (TEDE) NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico: ☒ **Dissertação** ☐ **Tese**

2. Identificação da Tese ou Dissertação

Autor (a):	Geiziane Tessarolo		
E-mail:	geites@gmail.com		
Seu e-mail pode ser disponibilizado na página? ☒ Sim ☐ Não			
Vínculo empregatício do autor			
Agência de fomento: CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior	Sigla:	CAPES
País:	Brasil	UF: GO	CNPJ:
Título:	Variação no canto de anúncio de <i>Dendropsophus cruzi</i> (Pombal & Bastos, 1998) (Anura: Hylidae)		
Palavras-chave:	Canto de anúncio, variação do canto, anuros, reconhecimento individual, <i>Dendropsophus cruzi</i> , padrões geográficos.		
Título em outra língua:	Variation in advertisement call of <i>Dendropsophus cruzi</i> (Pombal & Bastos, 1998) (Anura: Hylidae)		
Palavras-chave em outra língua:	Advertisement call, variation of call, anuran, individual recognition, <i>Dendropsophus cruzi</i> , geographic patterns.		
Área de concentração:	Ecologia		
Data defesa:	28/02/2010		
Programa de Pós-Graduação:	Ecologia e Evolução		
Orientador (a):	Dr. Rogério Pereira Bastos		
E-mail:	rogerioiscinax@gmail.com		

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento ☒ SIM ☐ NÃO¹

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF ou DOC da tese ou dissertação.

O sistema da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações garante aos autores, que os arquivos contendo eletronicamente as teses e ou dissertações, antes de sua disponibilização, receberão procedimentos de segurança, criptografia (para não permitir cópia e extração de conteúdo, permitindo apenas impressão fraca) usando o padrão do Acrobat.

Assinatura do (a) autor (a)

Data: ____ / ____ / ____

¹ Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO**

VARIAÇÃO NO CANTO DE ANÚNCIO DE *Dendropsophus cruzi* (POMBAL & BASTOS, 1998) (ANURA: HYLIDAE)

GEIZIANE TESSAROLO

ORIENTADOR: Dr. Rogério Pereira Bastos

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Goiás, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

**Goiânia-GO
2010**

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação na (CIP)
GPT/BC/UFG**

T338v Tessarolo, Geiziane.
 Variação no canto de anúncio de *Dendropsophus cruzi*
(Pombal & Bastos, 1998) (Anura: Hylidae)[manuscrito] : /
Geiziane Tessarolo. - 2010.
 viii, 57 f. : il.

 Orientador: Prof. Dr. Rogério Pereira Bastos.
 Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás,
Instituto de Ciências Biológicas, 2010.

 Bibliografia.
 Inclui lista de figuras, abreviaturas, siglas e tabelas.
 Apêndices.

 1. Anuros – Reconhecimento individual 2. Anuros –
Vocalizações 3. *Dendropsophus cruzi* 4. Anura: hylidae

I. Título.

CDU: 597.8

À meu pai e minha mãe pelo amparo, tempo e paciência dispensados a mim.

À Jose Antônio, por todos os incentivos e pelo seu companheirismo incondicional.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao meu orientador Rogério Pereira Bastos, que não só possibilitou a realização desse trabalho, mas cujo convívio me ensinou o profissionalismo e a responsabilidade exigidos na carreira acadêmica e de pesquisa.

Agradeço aos colegas de laboratório pela disponibilidade de tempo e em ensinar seus conhecimentos, pelo esforço em ajudar sempre que necessário e pelas gravações cedidas.

À Priscila Lemes, pela amizade, alegria e pelos conhecimentos transmitidos.

À todos que me ajudaram em campo, Priscila, Vinicius, José Antonio, Bruno Barreto (por tornarem o campo bem mais alegre) e a todos que estiveram em campo gravando por mim.

Bruno Barreto, Leandro Juen, Guilherme de Oliveira, Luís Maurício Bini, Fausto Nomura e Marcus Cianciaruso, pela ajuda com as análises e estatísticas e discussões pertinentes.

Aos demais professores da pós por participarem direta ou indiretamente da minha formação.

Aos colegas de mestrado pela união e força demonstrada ao longo desses dois anos.

Aos diretores do Parque Ecológico de Goiânia, à José Antonio da Mota, à Anglo American e moradores de Porangatu por permitirem a coleta dos dados e a todos os outros proprietários onde as gravações foram realizadas.

Ao meu irmão por se prontificar em me hospedar e me auxiliar nas coletas em Porangatu.

Agradeço a Gleize pelo seu bom humor e prontidão sempre que solicitada.

À minha família por entender minha ausência em momentos importantes, e por me apoiar nos momentos mais difíceis dessa caminhada.

À Jose Antônio por ser meu refúgio e por me fazer acreditar que eu sempre posso ir mais além.

À Camila, Elaine, Dani, Priscila e Marina, sempre dispostas em escutarem minhas opiniões, aflições e histórias mirabolantes.

À todas as demais pessoas, que por me faltar uma boa memória, não foram citadas acima.

Agradeço à CAPES pelo apoio financeiro.

Obrigada Senhor por me fazer vê-lo de uma maneira que meus
conhecimentos não me impedem de reconhecê-lo.

SUMÁRIO

RESUMO.....	9
ABSTRACT.....	10
1. INTRODUÇÃO.....	11
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	16
Espécie estudada.....	16
Área de estudo.....	17
Coleta de dados.....	19
Análises Estatísticas.....	20
3. RESULTADOS.....	25
Influência da temperatura e tamanho do corpo.....	27
Variação individual (classificação dos parâmetros acústicos).....	29
Variação inter-individual.....	30
Variação inter-populacional.....	32
Padrões geográficos na variação bioacústica.....	33
Influência da distância geográfica (Padrão de isolamento por distância).....	34
4. DISCUSSÃO.....	35
Influência da temperatura e tamanho do corpo.....	35
Variação individual (classificação dos parâmetros acústicos).....	36
Variação inter-individual.....	38
Variação inter-populacional e influência da distância geográfica.....	40
Padrões geográficos na variação bioacústica.....	42
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	46
6. REFERÊNCIAS.....	47

RESUMO

O canto de anúncio contém informações espectrais e temporais importantes para o reconhecimento específico, além de sua relevância na organização social e atração sexual de fêmeas. A variação nas características do canto tem recebido bastante atenção devido sua importância no comportamento de acasalamento e suas implicações para o reconhecimento de coespecíficos em múltiplos níveis de organização social. Assim o objetivo deste estudo é investigar padrões de variabilidade nos parâmetros acústicos do canto de anúncio de *Dendropsophus cruzi* em nível individual, populacional e específico, em dez populações do estado de Goiás. As seguintes variáveis acústicas foram analisadas: taxa de repetição, duração do canto, número de pulsos, duração do pulso e frequência dominante. Os parâmetros acústicos foram influenciados tanto pela temperatura como pelo comprimento rostro-cloacal (CRC), e apresentaram diferentes coeficientes de variação, sendo que o CV_{inter-individual} foi maior que o CV_{intra-individual}. A frequência dominante é a propriedade de maior potencial para ser usada no reconhecimento específico e também é a característica que melhor discrimina as populações. A distância geográfica entre as populações não foi preditora para as diferenças encontradas no canto. Entretanto padrões geográficos clinais foram encontrados para duração do canto, frequência dominante, taxa de repetição e CRC. As diferenças entre as populações podem ser devidas a pressões seletivas locais tanto ambientais como de estrutura social do coro. A diminuição do CRC ao norte reflete a mudança gradual de temperatura que ocorre nesse sentido, influenciando as taxas de desenvolvimento e crescimento, com indivíduos menores. Por outro lado o aumento das características temporais do canto ocorre para aumentar a atratividade perdida pelas altas frequências dominantes impostas pelo menor tamanho do corpo.

Palavras-chave: Canto de anúncio, variação do canto, anuros, reconhecimento individual, *Dendropsophus cruzi*, padrões geográficos.

ABSTRACT

Variation in advertisement call of *Dendropsophus cruzi* (Pombal & Bastos, 1998)
(Anura: Hylidae)

The advertisement call of anurans contains spectral and temporal information important for specific recognition, beside relevance in social organization and attraction of females. The variation in features call has been received attention because their importance in breeding behavior, and implications for the recognition of conspecifics in multiple levels of social organization. The objective of this study is to investigate patterns of variability in the acoustics properties of the advertisement call of *Dendropsophus cruzi* in different levels: individual, population and specific, in ten populations of state of Goiás. The following acoustic variables were analyzed: call repetition rate, duration of call, number of pulses, duration of pulse and dominant frequency. The acoustics parameters were influenced as for temperature as for rostrum-cloacal length (CRC), and presented different variability coefficients, within-male and among-male being the variability among-male greater than the variability within-male. The dominant frequency is the property of greater potential for use in the specific recognition and also is the characteristic that best discriminates populations. The geographic distance did not predict the differences found in the call. However, geographic cline patterns was found for duration of call, call repetition rate and CRC. The differences among populations can be due to local selective pressures as environmental and social structure of the chorus. The decreases of CRC to the north reflect the gradual change in the temperature in the same sense, influencing the development and growth rates, with smaller individuals. On the other hand, the increase of the temporal characters of call occur for increase the loss attractiveness caused by the high dominant frequency imposed by the smallest size of the body.

Key-words: Advertisement call, variation of call, anuran, individual recognition, *Dendropsophus cruzi*, geographic patterns.

INTRODUÇÃO

A comunicação sonora apareceu em alguns grupos de animais, tais como insetos, aves, mamíferos e anfíbios, nos quais se desenvolveu a partir de diversas estruturas de emissão e recepção (Gerhardt & Huber, 2002; Popple *et al.*, 2008), as quais aproveitam eficientemente as propriedades físicas do sinal sonoro. Cada espécie apresenta um sistema próprio bem definido de comunicação acústica, que procura se adequar funcionalmente às necessidades particulares de trocas de informações e às exigências de propagação impostas pelo ambiente onde vive (Vielliard, 2005).

Dobzhansky (1951) e Paterson (1985) interpretaram que o principal papel da evolução do sistema de comunicação em animais é o reconhecimento da espécie e que a escolha intra-específica de parceiros teria um papel secundário da evolução desse sistema. Entretanto, vários trabalhos têm mostrado que essas são duas características distintas de um mesmo processo (Gerhardt, 1982; Ryan & Rand, 1993; Gerhardt & Schwartz, 1995), ambos resultando da interação entre variação nos sinais e respostas a essa variação (Bee *et al.*, 2001). Contudo, as implicações evolutivas da variabilidade na expressão de sinais sexuais são pobremente entendidas e a maioria dos modelos de seleção sexual e especiação não fazem predição sobre o grau de variabilidade esperadas (Hill *et al.*, 1999).

A emissão de sinais acústicos é de ocorrência quase universal nos anuros (veja exceções em Giaretta *et al.*, 1993), sendo provável que tenha surgido no início da história evolutiva do grupo, dominando o comportamento reprodutivo da maioria das espécies (Gerhardt, 1994a; Gerhardt & Huber, 2002). As vocalizações são utilizadas na aquisição e defesa de território, que podem ser locais de oviposição, recursos para

sobrevivência, espaço livre para corte ou uma combinação desses fatores (Wells, 1977b; Bastos & Haddad, 2002; Gerhardt, 2002). Portanto, a maioria das vocalizações de anuros tem o potencial de afetar o sucesso reprodutivo e consequentemente estão sujeitas a seleção sexual (Gerhardt, 1994b; Ryan, 2009).

Nos anuros a vocalização mais freqüente é o canto de anúncio, que contém informações importantes para o reconhecimento específico (Wells, 1977a; Amézquita *et al.*, 2006), além de sua relevância na organização social, no recrutamento de indivíduos para o coro, na manutenção do espaçamento entre machos e na atração sexual de fêmeas (Littlejohn, 1977; Duellman & Trueb, 1986; Chek *et al.*, 2003; Pröhl, *et al.*, 2007). Assim, os cantos de anúncio apresentam adaptações que evitam ou reduzem a interferência acústica inter ou intra-específica (Bastos & Haddad, 1995; Given, 1999; Boul *et al.*, 2007). Como o canto tem sido fundamental para a determinação da identidade de espécies, pesquisadores os utilizam para resolver problemas taxonômicos (Wycherley, *et al.*, 2002; Angulo *et al.*, 2003; Funk *et al.*, 2008).

A variação nas características do canto tem recebido bastante atenção e vários modelos tem sido propostos para explicar a variação entre populações coespecíficas (Castellano, 2000; Boul & Ryan, 2004; Bernal, 2005; Pröhl, 2006). Entretanto, os componentes dos sinais podem apresentar padrões consistentes de variabilidade em diferentes níveis de medida, como por exemplo, variação individual, entre indivíduos e entre populações (Gerhardt, 1991; Giacoma & Castellano, 2001; Gerhardt & Huber, 2002; Ryan *et al.*, 2007). Pelo fato dos anuros serem animais ectotérmicos os parâmetros acústicos podem sofrer influência de fatores abióticos como a temperatura (Guimarães & Bastos, 2003; Amézquita *et al.*, 2006).

Gerhardt (1991, 2002) notou que algumas propriedades do canto variam muito intra-individualmente, as quais ele chamou de propriedades dinâmicas, enquanto outras

são mais estereotipadas, apresentando pouca variação, as quais denominou propriedades estáticas. Baseado nessas informações, Gerhardt (1992) sugeriu que o canto de anúncio codifica ambas as mensagens de identificação de espécies e qualidade do macho. Assim as propriedades do canto podem estar sob diferentes pressões seletivas e por esta razão apresentam graus de variação distintos (Reinhold, 2009).

A presença ou ausência de determinados atributos do canto e a maior variabilidade destes, propicia a habilidade dos anuros em discriminar coespecíficos, em múltiplos níveis de organização social (Bee *et al.*, 2001; Lesbarreres & Lode, 2002; Baugh *et al.*, 2008). Frequentemente, tal reconhecimento em nível interespecífico, permite o reconhecimento de indivíduos da mesma espécie, e em nível intraespecífico, a escolha de parceiros com características particulares (Bee *et al.*, 2001; Castellano *et al.*, 2002).

A persistência da variabilidade em características sexuais secundárias é um aspecto fundamental do processo evolutivo e suporta a estrutura dentro da qual seleção deve operar (Smith & Hunter, 2005). Como o canto de machos é provavelmente direcionado pela escolha da fêmea (Ryan & Rand, 2003), é esperado que a seleção natural reduza a variabilidade do canto para estabilizar padrões de canto de anúncio em anuros (Lesbarreres & Lode, 2002). Entretanto, a teoria de seleção sexual prediz que machos de anuros produzem cantos individualmente distintos porque a variação nos padrões de canto resultam em um melhor sucesso reprodutivo (Gerhardt & Davis, 1988; Cocroft & Ryan, 1995).

A evolução da diversidade intraespecífica dos sinais tende a ser limitada pelas características típicas da espécie que são importantes no reconhecimento. Todavia, a comunicação sonora de uma espécie varia geograficamente (Wilczynski & Ryan, 1999; Bernal *et al.*, 2005; Smith & Hunter, 2005; Pröhl *et al.*, 2006; Padial *et al.*, 2008). Várias hipóteses têm sido levantadas para explicar a variação geográfica do canto em

anuros: diferenças nas condições ambientais (Castellano *et al.*, 2000; Smith *et al.*, 2003), seleção sexual (Gerhardt, 1994b), variação do ambiente de transmissão (Bernal *et al.*, 2005; Padial, 2008) e mudanças pleiotrópicas com a variação geográfica no tamanho do corpo (Boul & Ryan, 2004).

Outra hipótese é que algumas espécies podem estar distribuídas de acordo com o modelo de isolamento por distância (Castellano *et al.*, 2000; Bernal *et al.*, 2005; Teles *et al.*, 2006; Silva *et al.*, 2008) proposto por Wright (1943) que prediz que populações geograficamente mais próximas a outras devem ser separadas por distâncias fenotípicas e genéticas menores, desde que o efeito de homogeneização do fluxo de genes seja relacionada à distância geográfica entre as populações.

Em populações amplamente difundidas, o isolamento pela distância e a variação geográfica, pode conduzir a uma variação em forma de gradiente ou clinas, sendo que propriedades com diferentes graus de estereotipagem, também apresentam diferentes padrões de variação geográfica (Castellano *et al.*, 2002). Assim, comparações da vocalização de anúncio inter e intraespecíficas têm sido usadas na percepção da influência da variação geográfica e no estabelecimento de padrões filogenéticos (Cocroft & Ryan, 1995; Smith & Hunter, 2005).

Dessa forma, neste trabalho, pretendeu-se testar as seguintes hipóteses:

- i. *Os parâmetros acústicos do canto de anúncio de **Dendropsophus cruzi** sofrem influência de variáveis ambientais (temperatura) e morfológicas (CRC).*

P1: A medida que a temperatura aumenta, a taxa de repetição aumenta e a duração do canto e número de pulsos diminuem.

P2: Quanto maior o CRC menor será a frequência dominante, e maior a duração das notas.

- ii. *Os parâmetros acústicos do canto de **Dendropsophus cruzi** possuem diferentes graus de estereotipação.*

P1: Os parâmetros acústicos espectrais variarão menos que os parâmetros temporais intra-individualmente.

- iii. *As parâmetros acústicos do canto de anúncio de **Dendropsophus cruzi** podem ser utilizadas no reconhecimento individual.*

P1: Os parâmetros acústicos do canto mostrarão mais alterações entre indivíduos do que em um mesmo indivíduo, servindo como características para a identificação individual.

P2: Os parâmetros temporais terão maior potencial de distinção individual.

- iv. *Os parâmetros acústicos variam a ponto de discriminarem as populações.*

P1: As populações apresentarão sobreposição em relação ao canto. Entretanto as populações mais distantes apresentarão maiores diferenças, devido ao fato de que o fluxo gênico é menor entre elas.

P2: A frequência dominante não variará significativamente entre as populações, não sendo assim, uma variável importante na discriminação das mesmas.

- v. *O canto de anúncio de **D. cruzi** sofre influência geográfica.*

P1: Alguns parâmetros acústicos aumentarão a medida que há uma aproximação do equador (do sul para o norte) e outros diminuirão no sentido inverso.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécie estudada

Na recente filogenia com sugestões de mudanças taxonômicas da família Hylidae feita por Faivovich *et al.* (2005), o gênero *Dendropsophus* recebeu as espécies anteriormente denominadas de “*Hyla* de 30 cromossomos”, e é atualmente constituído por 91 espécies (Frost, 2009). Este gênero é caracterizado até o momento, pelo número conservado de $2n=30$ cromossomos (Kaiser *et al.*, 1996; Medeiros *et al.*, 2003; Gruber *et al.*, 2005). Essa característica associada à análise filogenética de genes mitocondriais, nucleares e caracteres morfológicos sugere que o gênero seja monofilético (Faivovich *et al.*, 2005).

Dendropsophus cruzi foi descrita por Pombal & Bastos (1998), como *Hyla cruzi*, sendo pertencente ao grupo de *H. microcephala*, o que foi mantido por Faivovich, *et al.* (2005). *Dendropsophus cruzi* é caracterizada por apresentar os seguintes caracteres, diagnósticos diferenciais conjuntos: cabeça tão larga quanto longa, tímpano pequeno, prega supra timpânica evidente, padrão de colorido variável, mas sem faixas laterais brancas. Em vida, a coloração dorsal geralmente é marrom, levemente avermelhado (Figura 1). Os indivíduos dessa espécie se agrupam em forma de leques em ramos de vegetação marginal de corpos de água permanentes ou temporários (Pombal & Bastos 1998). O amplexo é axilar, a desova é colocada em folhas, e os girinos desenvolvem-se em ambientes lênticos (Bastos *et al.*, 2003b).

Dendropsophus cruzi é uma espécie considerada comum, com ampla distribuição, sendo improvável que esteja em risco de extinção, pois tolera uma variedade de habitats (IUCN, 2009). Sua ocorrência é conhecida para o cerrado do Brasil Central nos estados

de Goiás, Tocantins (IUCN, 2009) e Mato Grosso do Sul (Martins *et al.*, 2004). Também foi relatada para Bolívia por Köhler (2003).

De acordo com Bastos *et al.* (2003a) o canto de anúncio de *D. cruzi* é constituído uma única nota contendo de 1 a 5 pulsos, com duração total média de 0.011s, e frequência dominante média de 6322,58 Hz, com taxa de repetição média de 62,75 cantos por minuto.



Figura 1: Indivíduo de *Dendropsophus cruzi* em atividade de vocalização.

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em dez municípios do estado de Goiás: Anápolis, Anicuns, Goiânia, Jataí, Niquelândia, Palmeiras, Pirenópolis, Porangatu, Rio Verde e Silvânia (Figura 2). O termo Cerrado é geralmente usado para designar o conjunto de ecossistemas que ocorrem no Brasil Central, que são áreas ocupadas por complexos vegetacionais que incluem diferentes fisionomias, determinadas primeiramente pela

ação do fogo ou pela distribuição dos tipos de solo, contendo um quadro morfológico e climático singular (Coutinho, 1982).

O clima é predominantemente Tropical sazonal de inverno seco, a umidade relativa do ar é baixa, em torno de 15% e a temperatura média fica entre 22 °C e 23°C (Coutinho, 2002). Ao contrário da temperatura, a precipitação média mensal apresenta uma grande estacionalidade, concentrando-se nos meses de primavera e verão (outubro a março), sendo que cerca de 90% de toda precipitação anual (média de 1500 mm) incide nesse período (Nimer & Brandão, 1989; Miranda *et al.*, 1996,). Nos meses de maio a setembro os índices pluviométricos mensais reduzem-se bastante, podendo chegar a zero, coincidindo com as temperaturas atmosféricas médias mais baixas, fazendo então com que o Cerrado apresente duas estações bem definidas: seca e chuvosa (Ribeiro & Walter, 1998; Viadana, 2005).

O Cerrado é considerado a savana mais rica do mundo no que concerne à biodiversidade (Eiten, 1993; Ratter *et al.*, 1996), possuindo uma flora com cerca de 7.000 espécies, com alto nível de endemismo e apresentando uma riqueza de espécies de aves, peixes, répteis, anfíbios e insetos igualmente grande (Klink & Machado, 2005). Esta alta biodiversidade pode ser devida ao fato de que este bioma é formado por um mosaico de habitats heterogêneos, cada um com suas interfaces com outros biomas e microhabitats variados, e também por conterem fisionomias que conservam elementos de outras formações florestais (Silva, 1995).

Entretanto, o Cerrado é o ecossistema brasileiro que tem sofrido maior pressão no tocante ao uso e à ocupação do solo (Sano *et al.*, 2001). As taxas de desmatamento no Cerrado têm sido historicamente superiores às da floresta Amazônica e o esforço de conservação do bioma é muito inferior ao da Amazônia. Estima-se que cerca de 50% da

cobertura vegetal nativa do cerrado já tenha sido destruída (Buschbacher, 2000; Klink & Machado, 2005).

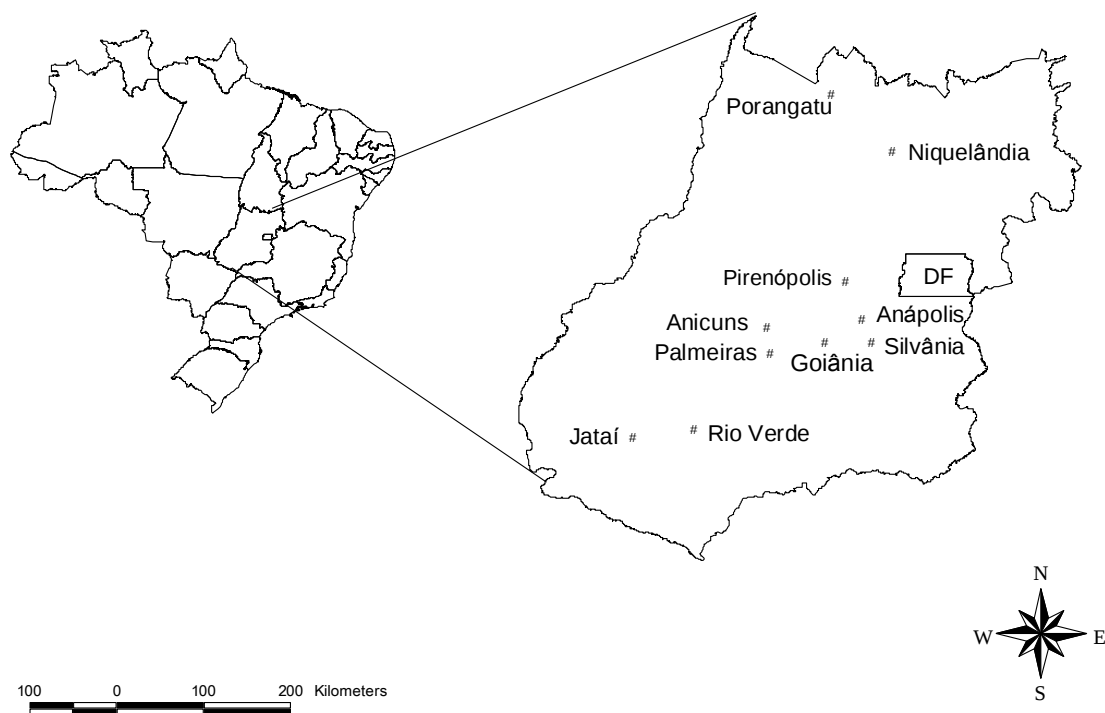


Figura 2: Localização das cidades, nas quais populações de *Dendropsophus cruzi* foram amostradas.

Coleta de Dados

As coletas abrangeram as estações reprodutivas de 2000, 2001, 2006, 2007 e 2009. Os turnos de observações iniciavam-se logo após o ocaso (18:00 h), quando os indivíduos começavam sua atividade vocal, o tempo de amostragem variava conforme o número de indivíduos presentes no local. As observações eram feitas com o auxílio de lanternas com luz branca ou com filtro vermelho, para reduzir o estresse nos animais (Buchanan, 1993).

As vocalizações dos machos foram gravadas com gravador Marantz PMD660 ou PMD222 com microfone direcional Sennheiser acoplado (ME66) posicionado a uma

distância de 0,5 a 1,5 m do indivíduo vocalizante. Os arquivos de som foram editados em computador PC Pentium com frequência de entrada 22 kHz, resolução de 16 bites e FFT 1024 pontos, de forma a permitir a visualização e mensuração dos sinais acústicos. Para tais análises utilizou-se os programas Avisoft-SAS Lab e Cool Edit, nos quais também foram confeccionados os sonogramas, oscilogramas e espectogramas. Os termos relativos à análise bioacústica que foram utilizados estão de acordo com Duellman & Trueb (1986) e Gerhardt (1998).

De cada população, analisaram-se cinco cantos de sete a 15 indivíduos. Os seguintes parâmetros acústicos foram analisados: taxa de repetição, duração do canto, número de pulsos, duração do pulso e frequência dominante. Para cada indivíduo vocalizante gravado eram anotadas medidas de temperatura ambiente e horário (com auxílio de termohigrômetro e relógio digital). Os indivíduos gravados eram capturados, pesados em balança de precisão (0,01 g) e tiveram CRCs (coprimento rostro-cloacal) medidos com paquímetro digital (0,01 mm).

Os exemplares testemunhos estão depositados na coleção Zoológica da Universidade Federal de Goiás (ZUFG).

Análises estatísticas

a) Influência da temperatura e tamanho do corpo

Para descobrir o grau de influência da temperatura e do tamanho do corpo nos parâmetros acústicos, foram feitas regressões múltiplas para cada parâmetro. As regressões para cada população foram realizadas com a média de cada indivíduo da população. As regressões para a espécie foram feitas com as médias de cada indivíduo de todas as populações. Os resíduos das regressões para a espécie foram utilizados para

realizar as análises nas quais era necessário que se evitasse a influência dessas variáveis sobre as propriedades estudadas.

b) Variação individual (Classificação dos parâmetros acústicos)

Para classificar os parâmetros acústicos em estáticos ou dinâmicos foram usados os critérios sugeridos por Gerhardt (1991): parâmetros que apresentam CV (coeficiente de variação) menor ou igual a 5% são consideradas estáticas, e aquelas com CV maior ou igual a 12%, dinâmicas e entre 5% e 12%, intermediárias.

Os CVs intra-individual foram calculados em três níveis: individual, populacional e específico. O coeficiente de variação intra-individual foi calculado a partir da média e desvio padrão referentes a cinco cantos do indivíduo. Para avaliar cada parâmetro acústico em nível populacional utilizou-se a média ($\bar{X}$) e o desvio padrão (SD) de cada indivíduo da população para o cálculo do CV, após calculou-se a média dos coeficientes de variação intra-individual de todos os indivíduos da população.

O coeficiente intra-individual em nível específico foi calculado a partir da média e desvio padrão dos parâmetros para cada indivíduo, assim obteve-se um CV_{intra} para cada indivíduo, após calculou-se a média dos coeficientes de variação intra-individual de todos os indivíduos de todas as populações.

O Coeficiente de Variação foi calculado com a seguinte fórmula:

$$CV = (SD / \bar{X}) * 100$$

Onde: SD = Desvio padrão dos valores

$\bar{X}$ = Média dos valores do parâmetro

c) Variação inter-individual

Para avaliar se a variação nos parâmetros acústicos pode ser utilizada para o reconhecimento individual foi calculada a proporção entre o coeficiente de variação inter-individual (CV_{inter}) pelo coeficiente de variação intra-individual. Se o valor dessa proporção for > 1 , o parâmetro em questão varia mais entre indivíduos do que intra-indivíduo, podendo atuar no reconhecimento individual (Jouventin *et al.*, 1999; Bee *et al.*, 2001).

Para o cálculo do coeficiente de variação inter-individual para as populações, utilizou-se os todos os valores de canto dos indivíduos de cada população, obtendo-se assim um único valor de CV populacional para cada parâmetro, o mesmo cálculo foi realizado em nível específico, utilizando-se todos os valores dos indivíduos de todas as populações.

Para avaliar a significância da diferença entre a variação intra e inter-individual utilizou-se o teste de Kruskal-Wallis, este teste é usado quando os dados não satisfazem os pressupostos de homogeneidade e normalidade de uma anova. É um teste não-paramétrico análogo a uma anova one-way (Zar, 1999). Entretanto, ao invés de comparar as médias das amostras como na anova o Kruskal-wallis converte os dados em ranks (postos) e compara a média dos ranks de cada grupo (Sheskin, 2003).

d) Variação inter-populacional

Para avaliar quais parâmetros acústicos melhor explicam a separação das populações aplicou-se uma análise de função discriminante com os parâmetros acústicos e os indivíduos de cada população. Esta análise determina uma função linear (função canônica) das variáveis independentes que melhor discriminarão os grupos. A discriminação é conseguida estabelecendo-se pesos para as variáveis para maximizar a variância entre os grupos e minimizar as diferenças dentro de cada um deles, através das

funções discriminantes (Manly, 2008). O teste para a significância estatística da função discriminante é uma medida generalizada da distância entre os centróides dos grupos, que são o valor médio para os scores discriminantes de todos os objetos de um grupo (Hair, *et al.*, 2005).

e) Padrões geográficos na variação bioacústica

Para estabelecer se os parâmetros acústicos variam de acordo com algum padrão geográfico, utilizou-se regressões múltiplas entre latitude e longitude dos locais amostrados e valores dos parâmetros acústicos de todos os indivíduos das populações e também do CRC, para avaliar a existência de efeitos pleiotrópicos entre os parâmetros acústicos e tamanho do corpo.

f) Influência da distância geográfica (Padrão de isolamento por distância)

Para avaliar as associações entre a distância geográfica e a distância nos parâmetros acústicos executou-se o teste de Mantel. Este teste é um procedimento permutacional que calcula a associação (Z) entre os elementos de duas matrizes de distância provenientes do mesmo objeto amostrado (Manly, 2008), e determina a significância dessa associação por comparação com a distribuição da estatística encontrada pela aleatorização da ordem dos elementos de uma das matrizes (Manly, 2006). Assim a estatística Z calculada, quando relacionada a dados de distribuição geográfica, indica o grau de correlação espacial dos dados.

O teste de Mantel foi realizado com uma matriz de distância entre a latitude e a longitude dos locais amostrados e com uma matriz de distância entre os parâmetros acústicos, usou-se a distância euclidiana para o cálculo das matrizes. Para os dados de frequência dominante e taxa de repetição usou-se os resíduos provenientes da regressão

múltipla entre esses parâmetros e CRC e temperatura. Para os demais parâmetros acústicos usou-se os dados brutos. Para a confecção da matriz de distância os dados foram previamente padronizados pela fórmula:

$$Z_i = (X_i - \bar{X})/SD$$

Onde: Z_i = Valor padronizado

X_i = Valor original

$\bar{X}$ = Média da variável

SD = Desvio padrão

RESULTADOS

Foram gravados 129 indivíduos de *Dendropsophus cruzi* provenientes de 10 populações do estado de Goiás, totalizando 645 cantos analisados. Os cantos de anúncios de indivíduos de *D. cruzi* consistiram em uma única nota pulsionada com duração média de $0,01 \pm 0,003$ s, com variação de 0,004 a 0,027 s. O número médio de pulsos foi $2,6 \pm 1,1$, variando de 1 a 8 pulsos por canto e a duração média dos pulsos foi de $0,004 \pm 0,002$ s, com amplitude de 0,001 a 0,015 s. A frequência dominante apresentou média de $5943,6 \pm 920,5$ Hz, com valores entre 4384 a 8192 Hz e a taxa de repetição média foi de $73,6 \pm 21,5$ cantos/min, variando de 28 a 136 cantos/min (Figura 3). A tabela 1 resume os dados dos parâmetros do canto de anúncio para cada população.

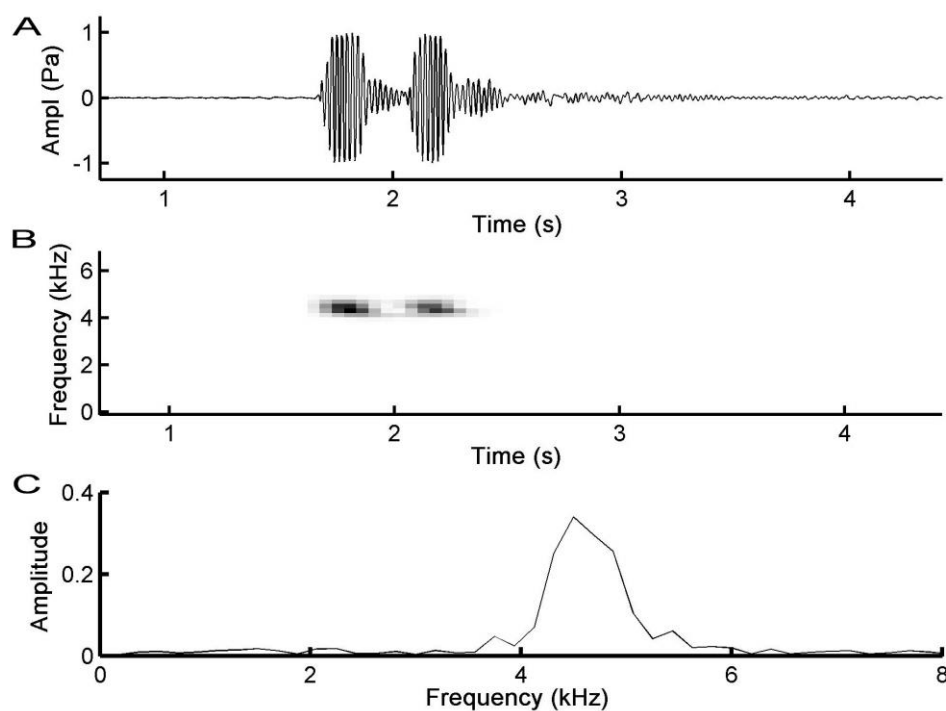


Figura 3: **A** - Oscilograma, **B** - Sonograma e **C** – Espectro de potência do canto de anúncio de *Dendropsophus cruzi*.

Tabela 1: Número de indivíduos e parâmetros acústicos analisados. Para cada parâmetro são apresentadas a média $\pm$ desvio padrão e entre parênteses a amplitude (mínimo - máximo).

População	Nº de indivíduos	Duração do canto (seg)	Número de pulsos/canto	Duração dos pulsos (seg)	Frequência dominante (Hz)	Taxa de Repetição (cantos/min)
Anápolis	15	0,01 $\pm$ 0,002 (0,004 - 0,014)	2,1 $\pm$ 1,02 (1 - 4)	0,005 $\pm$ 0,002 (0,002 - 0,012)	4824,9 $\pm$ 208,6 (4384 - 5192)	63,6 $\pm$ 10,1 (45 - 79)
Anicuns	15	0,011 $\pm$ 0,002 (0,006 - 0,016)	3 $\pm$ 1,18 (1 - 8)	0,004 $\pm$ 0,001 (0,001 - 0,01)	6469,4 $\pm$ 370,9 (5618 - 7420)	68,1 $\pm$ 19,2 (34 - 100)
Goiânia	10	0,010 $\pm$ 0,002 (0,007 - 0,014)	2,96 $\pm$ 0,88 (1 - 5)	0,003 $\pm$ 0,002 (0,001 - 0,008)	5072,9 $\pm$ 127,4 (4788 - 5365)	88,6 $\pm$ 27,8 (39 - 136)
Jataí	7	0,013 $\pm$ 0,004 (0,008 - 0,027)	3,31 $\pm$ 1,28 (2 - 6)	0,004 $\pm$ 0,001 (0,001 - 0,01)	5377,9 $\pm$ 349,8 (4802 - 6201)	63,6 $\pm$ 25,4 (33 - 98)
Niquelândia	12	0,012 $\pm$ 0,003 (0,007 - 0,018)	3,08 $\pm$ 1,37 (1 - 5)	0,004 $\pm$ 0,002 (0,001 - 0,014)	6707,2 $\pm$ 322,0 (6230 - 7269)	88,4 $\pm$ 15,9 (62 - 113)
Palmeiras	15	0,012 $\pm$ 0,004 (0,006 - 0,024)	3,2 $\pm$ 1,09 (1 - 6)	0,004 $\pm$ 0,001 (0,001 - 0,011)	6368,0 $\pm$ 347,8 (5565 - 7023)	77,7 $\pm$ 22,8 (34 - 128)
Pirenópolis	10	0,01 $\pm$ 0,001 (0,007 - 0,015)	2,12 $\pm$ 0,69 (1 - 4)	0,005 $\pm$ 0,001 (0,002 - 0,009)	5513,6 $\pm$ 1054,0 (4500 - 7394)	81,8 $\pm$ 10,2 (70 - 103)
Porangatu	15	0,012 $\pm$ 0,004 (0,006 - 0,025)	2,81 $\pm$ 1,15 (1 - 6)	0,004 $\pm$ 0,002 (0,001 - 0,014)	7165,3 $\pm$ 300,2 (6519 - 8192)	93,4 $\pm$ 18,5 (67 - 124)
Rio Verde	15	0,011 $\pm$ 0,002 (0,006 - 0,015)	2,03 $\pm$ 0,99 (1 - 4)	0,005 $\pm$ 0,002 (0,001 - 0,015)	6484,5 $\pm$ 203,6 (5884 - 6837)	50,1 $\pm$ 11,6 (28 - 66)
Silvânia	15	0,009 $\pm$ 0,002 (0,004 - 0,013)	2,03 $\pm$ 0,64 (1 - 5)	0,004 $\pm$ 0,001 (0,001 - 0,01)	4869,8 $\pm$ 293,1 (4452 - 5961)	68,6 $\pm$ 11,8 (51 - 85)

Influência da temperatura e tamanho do corpo

As regressões múltiplas entre os parâmetros acústicos e CRC e temperatura para cada população, indicam que a influência do CRC e da temperatura nos parâmetros acústicos não é uniforme, variando os parâmetros nos quais atuam e o grau de influência que exercem em cada população (Tabela 2). As regressões múltiplas com as mesmas variáveis descritas anteriormente, utilizando-se todos os indivíduos (129) mostraram uma correlação negativa significativa ($p < 0,05$) entre frequência e CRC, taxa de repetição e CRC e correlação positiva entre taxa de repetição e temperatura (Tabela 3).

Tabela 2: Regressão múltipla entre CRC, temperatura e parâmetros acústicos para cada população. Valores de correlação parcial e correlação do modelo significativos, $p < 0,05$, estão em negrito.

População	Parâmetros acústicos	CRC		Temperatura		R^2_{modelo}	P
		r_{parcial}	p	r_{parcial}	p		
Anápolis	Duração do canto	0,03	0,9	-0,8	0,003	0,7	0,001
	Número de Pulsos	0,1	0,6	-0,5	0,1	0,2	0,2
	Duração dos Pulsos	-0,05	0,9	-0,1	0,8	0,01	0,9
	Frequência Dominante	-0,2	0,5	-0,2	0,4	0,1	0,4
	Taxa de repetição	0,3	0,4	-0,1	0,7	0,1	0,6
Anicuns	Duração do canto	0,6	0,02	-0,7	0,02	0,5	0,01
	Número de Pulsos	0,5	0,04	-0,4	0,1	0,3	0,1
	Duração dos Pulsos	-0,3	0,3	-0,2	0,5	0,2	0,2
	Frequência Dominante	-0,2	0,4	0,4	0,2	0,1	0,4
	Taxa de repetição	0,2	0,6	-0,2	0,5	0,05	0,7
Goiânia	Duração do canto	0,6	0,1	-0,3	0,5	0,5	0,1
	Número de Pulsos	0,5	0,2	0,2	0,6	0,2	0,4
	Duração dos Pulsos	-0,1	0,7	-0,3	0,4	0,1	0,7
	Frequência Dominante	0,3	0,5	-0,2	0,5	0,2	0,5
	Taxa de repetição	-0,01	0,9	0,5	0,2	0,3	0,3
Jataí	Duração do canto	-0,3	0,5	0,3	0,6	0,1	0,7
	Número de Pulsos	-0,4	0,5	0,6	0,2	0,3	0,4
	Duração dos Pulsos	-0,08	0,9	-0,6	0,2	0,4	0,3
	Frequência Dominante	-0,7	0,1	-0,2	0,7	0,6	0,2
	Taxa de repetição	-0,08	0,9	0,4	0,4	0,2	0,7
Niquelândia	Duração do canto	-0,4	-0,2	0,4	0,2	0,4	0,1
	Número de Pulsos	-0,4	0,2	0,3	0,4	0,3	0,3

	Duração dos Pulsos	0,2	0,6	-0,2	0,5	0,1	0,7
	Frequência Dominante	0,3	0,3	-0,1	0,7	0,1	0,5
	Taxa de repetição	0,1	0,9	0,5	0,1	0,2	0,3
Palmeiras	Duração do canto	0,3	0,3	-0,5	0,1	0,3	0,2
	Número de Pulsos	-0,04	0,9	-0,3	0,2	0,2	0,3
	Duração dos Pulsos	0,4	0,2	-0,3	0,2	0,2	0,3
	Frequência Dominante	0,03	0,9	0,1	0,7	0,02	0,9
	Taxa de repetição	0,2	0,4	-0,4	0,1	0,2	0,3
Pirenópolis	Duração do canto	-0,3	0,5	-0,05	0,9	0,2	0,7
	Número de Pulsos	-0,4	0,3	-0,6	0,1	0,4	0,2
	Duração dos Pulsos	0,4	0,3	0,7	0,04	0,5	0,1
	Frequência Dominante	-0,6	0,1	0,8	0,02	0,7	0,01
	Taxa de repetição	0,2	0,7	0,1	0,7	0,04	0,9
Porangatu	Duração do canto	0,6	0,03	-0,4	0,1	0,4	0,05
	Número de Pulsos	0,3	0,3	-0,3	0,6	0,1	0,5
	Duração dos Pulsos	0,1	0,7	-0,2	0,4	0,7	0,6
	Frequência Dominante	-0,3	0,2	-0,01	0,9	0,1	0,5
	Taxa de repetição	0,6	0,02	-0,1	0,8	0,4	0,1
Rio Verde	Duração do canto	0,7	0,01	-0,3	0,3	0,5	0,01
	Número de Pulsos	0,8	0,001	-0,8	0,001	0,8	0,001
	Duração dos Pulsos	-0,5	0,1	0,6	0,01	0,5	0,01
	Frequência Dominante	0,4	0,2	-0,3	0,4	0,2	0,3
	Taxa de repetição	-0,1	0,7	0,1	0,7	0,02	0,9
Silvânia	Duração do canto	-0,2	0,5	-0,5	0,1	0,4	0,1
	Número de Pulsos	-0,03	0,9	-0,5	0,1	0,3	0,1
	Duração dos Pulsos	-0,2	0,6	0,1	0,8	0,03	0,8
	Frequência Dominante	-0,2	0,8	-0,4	0,5	0,3	0,1
	Taxa de repetição	0,003	0,9	0,8	0,001	0,7	0,001

Tabela 3: Regressão Múltipla (correlação parcial e de todo o modelo) com parâmetros do canto como variáveis dependentes e CRC e temperatura como variáveis independentes. Resultados significativos estão em negrito.

Parâmetros acústicos	r_{parcial}	p	R^2_{modelo}	$F_{(2,126)}$	p
Duração do canto			0,01	0,5	0,6
CRC	-0,1	0,5			
TEMP	-0,1	0,5			
Nº de pulsos			0,02	1,4	0,2
CRC	-0,1	0,1			
TEMP	0,02	0,8			
Duração dos pulsos			0,01	0,7	0,5
CRC	0,1	0,2			
TEMP	-0,03	0,7			
Freq. dominante			0,1	9,4	0,001
CRC	-0,3	0,01			
TEMP	0,1	0,1			
Taxa de repetição			0,1	10,7	0,005
CRC	-0,2	0,05			
TEMP	0,3	0,004			

Variação intra-individual (classificação das propriedades acústicas)

Nas dez populações a duração do canto apresentou CVintra-individual entre 6,5 e 12,4%, sendo que em oito populações foi classificada como intermediária e nas demais como dinâmica. O CVintra do número de pulsos variou entre 9,3 e 26%, e em oito populações foi classificada como dinâmica e em duas como intermediária. O CVs intra da duração dos pulsos variou de 24,9 a 44,6%, e por isso foi classificada como dinâmica em todas as populações, sendo a propriedade que apresentou maior variação nos valores de CVintra. O CVintra da frequência dominante variou de 0,7 a 1,6% e foi classificada como estática em todas as populações, sendo a propriedade que menos variou entre as mesmas (Tabela 4).

No cálculo dos coeficientes de variação intra-individual em nível específico a duração dos pulsos foi o parâmetro que mais variou, seguida pelo número de pulsos e por possuírem $CV > 12\%$ foram classificadas como propriedades dinâmicas. A duração do canto foi classificada como intermediária por possuir CV entre 5% e 12%. A frequência dominante foi o parâmetro acústico que menos variou, sendo, portanto classificada como uma propriedade estática (Tabela 4).

Tabela 4: Coeficientes de variação intra-individual e classificação dos parâmetros acústicos para cada população e em nível de espécie.

População	Parâmetros Acústicos							
	DC		NP		DP		FD	
	Cvintra	Classificação	Cvintra	Classificação	Cvintra	Classificação	Cvintra	Classificação
Anápolis	10,6	Intermediária	18,0	Dinâmica	32,1	Dinâmica	1,3	Estática
Anicuns	9,4	Intermediária	12,3	Dinâmica	29,6	Dinâmica	0,8	Estática
Goiânia	10,8	Intermediária	21,6	Dinâmica	44,3	Dinâmica	1,6	Estática
Jataí	12,2	Dinâmica	14,3	Dinâmica	29,6	Dinâmica	1,4	Estática
Niquelândia	9,6	Intermediária	17,4	Dinâmica	38,3	Dinâmica	0,7	Estática
Palmeiras	12,4	Dinâmica	21,5	Dinâmica	39,9	Dinâmica	1,6	Estática
Pirenópolis	7,4	Intermediária	11,4	Intermediária	25,2	Dinâmica	1,3	Estática
Porangatu	6,5	Intermediária	26,0	Dinâmica	44,6	Dinâmica	1,0	Estática
Rio Verde	6,7	Intermediária	9,3	Intermediária	24,9	Dinâmica	0,9	Estática
Silvânia	7,4	Intermediária	14,8	Dinâmica	28,0	Dinâmica	1,6	Estática
Espécie	9,11	Intermediária	16,79	Dinâmica	33,69	Dinâmica	1,20	Estática

Variação inter-individual

Os CVinter foram maiores do que os CVintra em todos parâmetros nas populações e em nível específico. Assim, todos os parâmetros acústicos são potencialmente úteis para o reconhecimento individual, já que todos tiveram valor maior que um, o que foi confirmado pelo teste de Kruskal-Wallis (exceto para a duração dos pulsos na população de Silvânia).

Entretanto, os parâmetros com maior potencial de reconhecimento individual diferem entre as populações. Para a maioria (Anápolis, Anicuns, Goiânia, Jataí, Niquelândia e Silvânia) a frequência dominante foi o parâmetro de maior potencial no uso do reconhecimento individual, enquanto que nas populações de Palmeiras e Porangatu foi a duração do canto e nas populações de Pirenópolis e Rio Verde o número de pulsos foi o parâmetro acústico de maior importância nesse contexto. Considerando todos os 129 indivíduos a frequência dominante foi o parâmetro acústico mais propício a ser usado no reconhecimento individual (Tabela 5).

Tabela 5: Coeficiente de variação inter-individual, proporção entre CVinter/CVintra e resultados do teste de Kruskal-Wallis, para as populações e para a espécie. Os valores significativos ($p < 0,05$) e as propriedades com maiores valores de Cvintra/CVinter em cada população e para espécie estão em negrito.

População	Parâmetros acústicos															
	DC				NP				DP				FD			
	Cvinter	Cvinter/ Cvintra	Kruskal-Wallis		Cvinter	Cvinter/ Cvintra	Kruskal-Wallis		Cvinter	Cvinter/ Cvintra	Kruskal-Wallis		Cvinter	Cvinter/ Cvintra	Kruskal-Wallis	
			H	P			H	P			H	P			H	P
Anápolis	23,4	2,2	68,0	0,001	48,5	2,7	46,6	0,001	52,2	1,6	57,3	0,001	6,5	5,2	67,0	0,001
Anicuns	21,9	2,3	49,8	0,001	39,5	3,2	49,0	0,001	41,8	1,4	61,8	0,001	4,8	5,9	56,7	0,001
Goiânia	19,1	1,8	39,6	0,001	29,7	1,4	38,7	0,001	49,6	1,1	44,3	0,001	5,5	3,4	46,7	0,001
Jataí	36,3	3,0	57,3	0,001	38,6	2,7	60,8	0,001	44,4	1,5	70,2	0,001	6,0	4,3	64,9	0,001
Niquelândia	25,3	2,6	53,5	0,001	44,4	2,5	55,8	0,001	52,3	1,4	78,6	0,001	5,7	8,3	69,8	0,001
Palmeiras	36,1	2,9	33,8	0,001	34,1	1,6	29,5	0,001	45,9	1,2	35,4	0,001	4,2	2,6	26,0	0,001
Pirenópolis	15,4	2,1	68,0	0,001	32,5	2,9	48,0	0,001	36,9	1,5	19,6	0,1	2,5	2,0	67,6	0,001
Porangatu	37,6	5,8	67,5	0,001	40,8	1,6	46,3	0,001	53,1	1,2	54,3	0,001	4,3	4,4	66,2	0,001
Rio Verde	25,0	3,7	66,7	0,001	48,7	5,2	66,7	0,001	51,7	2,1	79,1	0,001	3,1	3,3	60,3	0,001
Silvânia	24,1	3,2	29,5	0,001	31,4	2,1	25,5	0,001	35,0	1,3	23,0	0,001	19,1	11,7	29,9	0,001
Espécie	31,1	3,4	555,6	0,001	42,6	2,5	507,0	0,001	48,5	1,4	447,7	0,001	15,3	12,8	635,7	0,001

Variação inter-populacional

A análise discriminante foi altamente significativa (λ de Wilks = 0,1; $F(45, 517) = 7,2$; $p < 0,005$) e embora, tenha ocorrido sobreposição das populações, 53% dos indivíduos foram corretamente reclassificados para sua população original. As populações foram diferenciadas primariamente pelo primeiro eixo canônico, que explicou 82% da variação nos dados, o qual foi composto principalmente pela frequência dominante (correlação canônica = 0,9). O segundo eixo explicou 10% da variação total e foi negativamente correlacionado com a taxa de repetição (correlação canônica = 0,7).

De acordo com os eixos canônicos houve a formação de dois grupos distintos: um composto pelas populações de Anápolis, Goiânia, Jataí e Silvânia e o outro por Niquelândia, Porangatu e Rio Verde, (Figura 4).

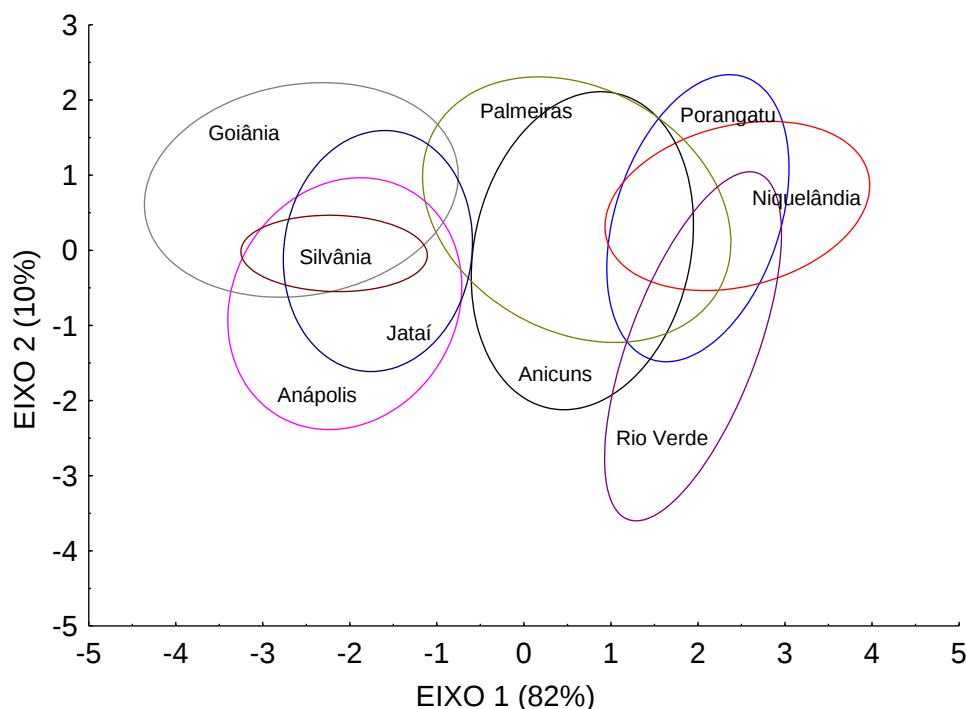


Figura 4: Eixos 1 e 2 da análise de função discriminante do canto de anúncio das populações de *Dendropsophus cruzi*. As elipses possuem intervalo de confiança de 95% a partir do centróide de cada grupo.

Padrões geográficos na variação bioacústica e CRC

As regressões múltiplas apontam que há um padrão geográfico entre latitude, longitude com duração do canto e frequência dominante: (a) houve aumento dessas variáveis em direção o norte e oeste do estado, e um padrão oposto, foi encontrado para CRC, (b) a taxa de repetição aumentou para o norte e leste e (c) o número de pulsos foi influenciado somente pela latitude, aumentando para o norte do estado. A duração dos pulsos não apresentou padrão geográfico significativo ($p < 0,05$) (Tabela 6).

Tabela 6: Regressão Múltipla (correlação parcial e de todo o modelo) com parâmetros do canto e CRC como variáveis dependentes e latitude e longitude como variáveis independentes. Resultados significativos estão em negrito.

Parâmetros acústicos	r_{parcial}	p	R^2_{modelo}	$F_{(2,126)}$	p
Duração do canto			0,1	55,5	0,004
Latitude	0,2	0,8			
Longitude	-0,2	0,9			
Nº de pulsos			0,04	25,8	0,1
Latitude	0,2	0,04			
Longitude	-0,1	0,1			
Duração dos pulsos			0,001	0,1	0,9
Latitude	0,01	0,9			
Longitude	-0,03	0,7			
Freq. dominante			0,4	38,2	0,001
Latitude	0,6	0,001			
Longitude	-0,4	0,001			
Taxa de repetição			0,2	17,5	0,001
Latitude	0,3	0,001			
Longitude	0,2	0,01			
CRC			0,1	7,8	0,001
Latitude	-0,3	0,001			
Longitude	0,3	0,002			

Influência da distância geográfica (Padrão de isolamento por distância)

O teste de Mantel apresentou uma correlação matricial entre a distância geográfica e a distância fenotípica igual a 0,02 ($p = 0,4$, com 10000 permutações, Figura 5). Esses resultados indicam que a distância geográfica, por si só, não explica a variabilidade dos parâmetros acústicos das populações de *D. cruzi* no estado de Goiás. Assim as populações não estão distribuídas no espaço de acordo com o modelo de isolamento por distância.

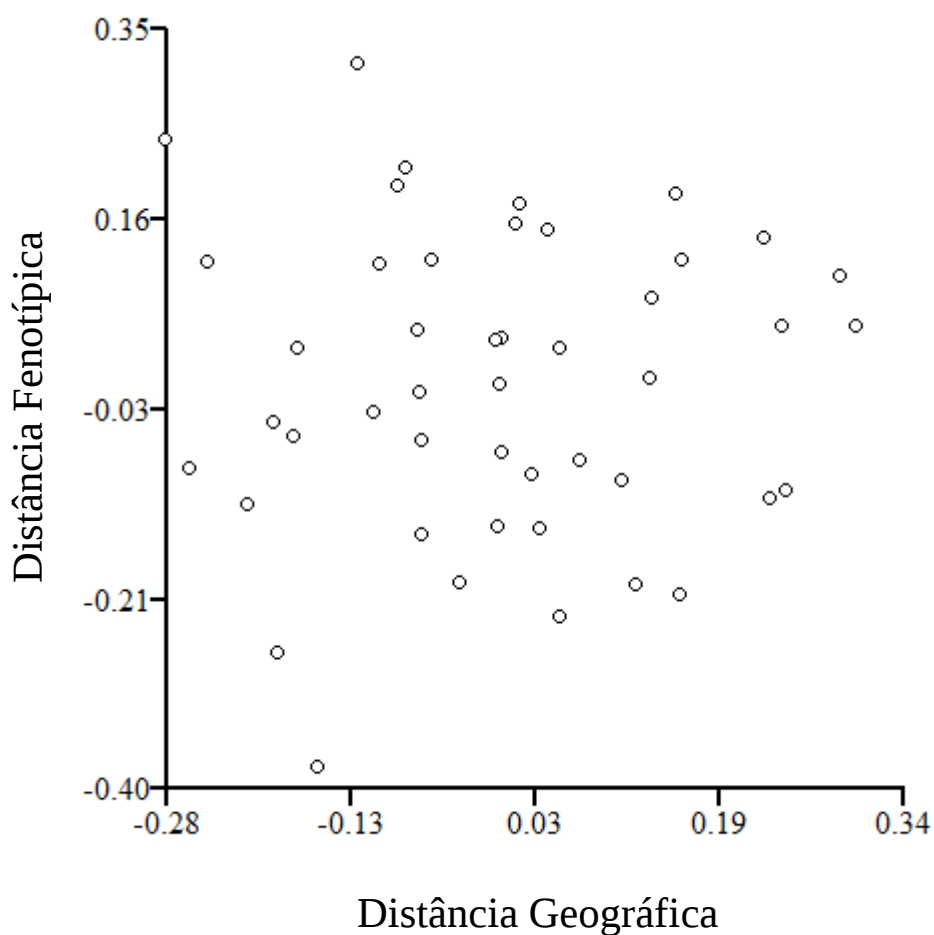


Figura 5: Relação entre as distâncias geográficas e fenotípicas (parâmetros acústicos) de dez populações de *Dendropsophus cruzi* no estado de Goiás.

DISCUSSÃO

Influência do CRC e da Temperatura nos parâmetros acústicos

Os resultados mostram que uma porção da variação nos parâmetros acústicos de *D. cruzi* é explicada pelo CRC e pela temperatura, sendo que o tamanho do corpo tem mais influência sobre as propriedades espectrais (propriedades estáticas), enquanto que a temperatura afeta também a estrutura temporal do canto (propriedades dinâmicas).

É bem conhecida e documentada a influência do tamanho do corpo em fatores espectrais dos sinais acústicos em anuros (Castellano *et al.*, 2002; Bernal *et al.*, 2005; Wells, 2007). Este resultado é decorrente do fato de ser função da tensão e massa das cordas vocais, fazendo com que indivíduos maiores produzam cantos com baixas frequências (Ryan, 1986). Entretanto o CRC não influenciou a frequência dominante em nenhuma população de *D. cruzi*. Todavia, quando analisado em nível específico, o CRC afetou significativamente essa propriedade.

A taxa de repetição foi significativamente correlacionada com a temperatura somente na população de Silvânia, e também foi em nível de espécie. Correlações entre a temperatura e os parâmetros temporais do canto de anúncio em anuros são esperadas, uma vez que o aumento da temperatura ambiental afeta diretamente a temperatura do corpo em anuros que influencia a taxa metabólica dos indivíduos e promove a alteração dos cantos (Wells *et al.*, 1996; Navas e Bevier, 2001; Garcia *et al.*, 2001). A taxa de repetição por ser um dos parâmetros mais depende da atividade cíclica da musculatura, aparentemente é uma das características do canto mais sensíveis à temperatura (Navas e Bevier, 2001).

A temperatura e CRC não influenciam todas as populações, mas seu efeito torna-se detectável quando a extensão da variabilidade é suficientemente grande, tendo que

ser maior do que o observado em uma única população estudada como observado por outros autores (Castellano *et al.*, 2002; Pröhl, 2003; Gasser *et al.*, 2009).

Fêmeas de algumas espécies preferem tanto cantos com frequências mais baixas como cantos com altas taxas de repetição (Morris & Yoon, 1989; Tárano & Herrera, 2003; Kime *et al.*, 2004), uma vez que o aumento da taxa de repetição indica que o indivíduo possui reservas energéticas disponíveis, tornando-o mais atrativo para as fêmeas (Wells, 2001; Ryan & Kime, 2002; Meuche & Grafe, 2009). Assim a taxa de repetição atenua a preferência por baixas frequências (indivíduos maiores) e indivíduos menores podem compensar o fato de terem frequências mais altas com o aumento da taxa de repetição (Smith & Roberts, 2003; Pröhl *et al.*, 2007; Gasser *et al.*, 2009).

Tais resultados indicam que machos com diferentes tamanhos podem utilizar táticas diferentes de canto para atrair fêmeas e obter sucesso reprodutivo e que essas táticas e a demanda energética associadas a elas irão mudar com o tamanho do indivíduo, já que existe um custo em cantar com altas taxas de repetição (Wells & Taigen, 1986; Smith & Roberts, 2003).

Variação intra-individual (classificação dos parâmetros acústicos)

Apesar da variação no coeficiente intra-individual, todos os parâmetros acústicos tiveram a mesma classificação na maioria das populações. Essa diferença no CV_{intra} entre as populações reforça o fato de que o contexto social influencia nos parâmetros acústicos (Friedl & Klump, 2002). Por outro lado mesmo variando entre as populações, os parâmetros acústicos possuem um certo grau de fidelidade a classe a qual pertencem, provavelmente devido a um contexto evolutivo que controla a variação nessas propriedades (Castellano *et al.*, 2002).

Os parâmetros temporais apresentaram os maiores valores de CVs, uma vez que mudam drasticamente em poucos minutos, geralmente em resposta ao comportamento e densidade de outros coespecíficos (Gerhardt, 1991; Gerhardt & Huber 2002). Além disso, pelo fato de que na vocalização há gasto energético (Wells & Taigen, 1986; Gerhardt & Huber, 2002), a duração e repetição da sinalização é limitada pela quantidade de energia que o indivíduo pode investir, servindo como um sinal das características do macho e também como indicador do investimento reprodutivo (Zimmitti, 1999; Mitchell, 2001; Meuche & Grafe, 2009). Assim há uma tendência de preferência a valores extremos dessas propriedades acústicas pelas fêmeas, pois altos valores indicam que o macho possui uma significativa reserva de energia, tendo acesso a recursos de alta qualidade, e essa preferência coloca tais características sob forças direcionais de seleção (Ryan, 1988; Gerhardt, 2002).

A frequência dominante teve os menores CVs encontrados por ter papel fundamental no reconhecimento específico estando sob uma pressão estabilizadora, que segundo Paterson (1985) diminui fortemente o potencial para o deslocamento de caráter e seleção sexual. Assim essa propriedade deve variar pouco entre as populações de uma mesma espécie para permitir o reconhecimento específico de indivíduos de diferentes populações.

Parâmetros temporais são mais variáveis evolutivamente do que os espectrais. De acordo com Ryan (1988) isto reflete uma maior instabilidade de parâmetros que estão principalmente sob controle fisiológico-comportamental, como os caracteres temporais do que os que estão sob controle morfológico, como os caracteres espectrais. Os parâmetros essenciais de reconhecimento são normalmente as características mais estáveis dos sinais acústicos, enquanto que os parâmetros motivacionais frequentemente são mais variáveis (Popov & Shuvalov, 1977).

Entretanto como pontuado por Gerhardt (1991), propriedades estáticas e dinâmicas representam dois fins de um *continuum* de variabilidade o que explica a ocorrência de características com coeficientes de variação intermediários, como a duração do canto.

Variação inter-individual

Parâmetros classificados como estáticos intra-individualmente também apresentam uma variação menor inter-individualmente (Bee & Gerhardt, 2001; Bee *et al.*, 2001; Pröhl, 2003; Gasser *et al.*, 2009). Também apresentam menores coeficientes dentro e entre as populações, quando comparadas com CVs das propriedades dinâmicas (Castellano & Giacoma, 1998). Isso ocorre inversamente nas propriedades dinâmicas, as quais, apresentam maiores valores intra e inter-individualmente (Bee, *et al.*, 2001). Assim as propriedades estáticas podem falhar em diferenciar machos, não por causa da sua inconsistência intra-machos, mas por causa da sua limitada variação entre machos (Gerhardt, 1991; Gasser *et al.*, 2009). Ao contrário, alguns parâmetros dinâmicos podem ser úteis para identificar os indivíduos se a sua variabilidade entre machos é suficientemente alta (Gerhardt *et al.*, 1996; Bee *et al.*, 2001; Gerhardt & Huber, 2002; Gasser *et al.*, 2009).

Todos os parâmetros por terem $C_{\text{inter}}/C_{\text{intra}} > 1$ são potencialmente utilizáveis para o reconhecimento individual. Entretanto, é provável que o reconhecimento ocorra baseado em um subconjunto de características que variam significativamente entre machos (Bee *et al.*, 2001; Baught *et al.*, 2008), seja pela diferença na capacidade de percepção de cada sinal pelo receptor (Jouventin *et al.*, 1999) ou por diferenças na propagação dos sinais (Richards & Wiley, 1980).

Por apresentarem diferentes variações inter-individuais propriedades estáticas e dinâmicas codificam informações significativas diferentes. Os parâmetros estáticos

podem transmitir informações específicas, populacionais ou individuais enquanto os parâmetros dinâmicos podem transmitir informações qualitativas sobre o macho (Gerhardt, *et al.*, 2000).

Paterson (1985) sugeriu que os parâmetros acústicos controlados morfologicamente (frequência dominante) estão sob pressões estabilizadoras, o que diminui sua capacidade de contribuição para a divergência de sinais de reconhecimento de machos. Entretanto, os resultados contrastam essa hipótese, já que a frequência dominante apesar de sua baixa variabilidade entre machos é a propriedade com maior valor de CVinter/CVintra, na maioria das populações e em nível específico, e é sugerida neste trabalho como o parâmetro de maior importância para o reconhecimento individual de *D. cruzi*.

Em algumas espécies, a frequência dominante indica machos mais experientes, e assim as fêmeas podem avaliar a qualidade do macho, e os machos podem usar esse parâmetro do canto que infere tamanho do corpo e força para avaliar a ameaça imposta por outros machos (Felton *et al.*, 2006). Todavia, para *D. cruzi*, esse não parece ser o caso já que nas populações a frequência não foi influenciada pelo CRC.

No geral, parâmetros espectrais são importantes para discriminar entre cantos de diferentes indivíduos (Bee *et al.*, 1999; Bee *et al.*, 2001). Em um coro, os indivíduos são mais sensíveis aos parâmetros que sofrem menor atenuação e degradação em sua propagação, e a frequência dominante é uma das características que melhor se propagam em um ambiente (Boatright-Horowitz *et al.*, 1999).

Os machos de algumas espécies alteram certos parâmetros de seu canto de anúncio como amplitude, duração e taxa de repetição em resposta a outros coespecíficos, enquanto que mudanças na frequência dominante são conhecidas para poucas espécies com mudanças em torno de 180 Hz (Bee *et al.*, 2000; Schwartz, 2001; Giacoma & Castellano, 2001; Owen & Gordon, 2005). Assim, por ser uma característica não

falseável, torna-se bastante confiável no que diz respeito a informação individual, sobre os fatores que a controlam (Smith & Hunter, 2005).

Segundo Castellano *et al* (2002), parâmetros do canto sob limites morfo-fisiológicos podem apresentar uma menor variação intra-individual, mas uma maior variação em micro e macro escalas geográficas e podem conter informações para o reconhecimento de parceiros e ao mesmo tempo ser bastante suscetível à seleção, permitindo a evolução das propriedades de reconhecimento de parceiros, que pode favorecer a origem de novas espécies.

A habilidade de reconhecimento é baseada na variabilidade do parâmetro acústico, e quando a variabilidade entre indivíduos é baixa, seu potencial para reconhecimento é comprometido (Gasser *et al.*, 2009). É isso que ocorre com a frequência dominante nas populações de Palmeiras, Pirenópolis, Porangatu e Rio Verde, que apresentaram os menores valores de CV_{inter} para frequência dominante. Assim, nessas populações o reconhecimento individual poderá ser mais eficiente com o uso de outros parâmetros acústicos que variam o suficiente para permitir a diferenciação dos indivíduos.

Variação inter-populacional e influência da distância geográfica

As populações não se mostraram estruturadas de acordo com o modelo de isolamento por distância. Assim, o fluxo genético pode não ser suficiente para estruturar as populações ou como as características fenotípicas são produtos tanto da genética como do ambiente (Schluter, 2000). Então, podemos supor que as pressões seletivas locais têm maior efeito na estrutura fenotípica populacional do canto, o que é relevante para a perspectiva evolutiva, pois mostra que a variação fenotípica também reflete isolamento histórico ou adaptação local, apesar de haver fluxo genético (Alexandrino *et al.*, 2005).

A frequência dominante foi o parâmetro de maior importância para diferença entre as populações e apesar de grupos terem sido formados, eles não refletem nenhum padrão espacial. A frequência dominante é relatada como sendo de importância imprescindível no reconhecimento espécie-específico, pois deve exibir pouca variação dentro da espécie (Castellano *et al.*, 2002; Tárano, 2001; Smith & Hunter, 2005). Apesar disso, os resultados obtidos neste estudo contradizem essa expectativa, já que as populações diferiram na frequência. Assim, as fêmeas podem não discriminar entre as frequências populacionais, ou essa variação pode ser uma preadaptação para especiação.

Existem muitas explicações para a variação de sinais de reconhecimento de companheiros, entre elas a seleção natural. Desde que os sinais devem ser transmitidos pelo ambiente do emissor até o receptor e que a eficiência da transmissão depende da vegetação e do microclima do ambiente, as diferentes características do habitat impõem diferentes pressões de seleção sobre as características transmitidas ocasionando divergências entre as populações (Castellano, *et al.*, 2000; Macedonia e Clark, 2003).

Os métodos de escolha das fêmeas e suas preferências têm evoluído entre as espécies, e tanto a escolha da fêmea e o esforço dos machos podem ser limitados por fatores sociais e ambientais (Lesbarreres & Lode, 2002; Kime *et al.*, 2004). Os parâmetros acústicos preferidos pelas fêmeas diferem dentro de uma espécie e a qualidade do som dos cantos dos machos varia individualmente (Gerhardt, 1994b; Gibson & Langen, 1996). Assim, dentro de uma espécie, cada população pode responder diferentemente as pressões de seleção e a eventos evolutivos conduzindo a uma matriz única que define a população, ajustando seus parâmetros a um habitat particular (McClelland *et al.*, 1998).

A variação na frequência também pode ser devida a seleção natural de efeitos negativos da interferência acústica de outras espécies cantando em frequências próximas. Quando taxas intimamente relacionados estão em contato, para evitar a

competição por espaço acústico e conseqüentemente a formação de casais interespecíficos, o que reduz o sucesso reprodutivo da espécie, a seleção sexual acentua as diferenças nos sistemas de reconhecimento das espécies (Castellano *et al.*, 2000; Chek *et al.*, 2003; Amézquita *et al.*, 2006; Loughheed *et al.*, 2006). Assim, populações de *D. cruzi* que estão sujeitas a presença de espécies relacionadas filogeneticamente como *Dendropsophus nanus*, *Dendropsophus minutus* e *Dendropsophus jimi*, encontradas em algumas populações amostradas, podem diferir de populações que não sofrem esse tipo de interferência.

Outra hipótese é que, como é esperado que esta espécie tenha uma ampla distribuição, sendo sua ocorrência muito maior do que o amostrado neste trabalho, a parte abrangida pelo estudo pode ser um único grupo dentro de toda extensão de ocorrência e as diferenças encontradas entre as populações serem devidas somente ao contexto social no qual estão inseridas.

Padrões geográficos na variação bioacústica e CRC

Padrões geográficos em forma de clinas não são incomuns em anuros (Ashton, 2002; Lüddecke & Sánchez, 2002; Laugen *et al.*, 2003; Weight *et al.*, 2005; Pröhl *et al.*, 2007) e esses padrões nos parâmetros acústicos do canto podem ser devidos a forças que atuam diretamente no tamanho do corpo (McClelland *et al.*, 1996; Wollermann & Wiley, 2002). O aumento da frequência dominante ao norte do estado pode estar relacionado a mudanças nos fatores ambientais como a temperatura já que estas populações experimentam temperaturas maiores e provavelmente uma forte sazonalidade na disponibilidade de alimento.

Os dados deste trabalho estão de acordo com a regra de Bergmann, a qual prediz que indivíduos de uma espécie tendem a ser menores em áreas mais quentes e maiores em áreas mais frias (Michael *et al.*, 2004). Esta é uma regra proposta inicialmente para

animais endotérmicos, mas que tem sido testada e corroborada em ectotérmicos (Belk & Houston, 2002; Ashton & Feldman, 2003; Laugen *et al.*, 2005).

Anuros dependem do tempo e tamanho de metamorfose, idade de maturidade, e taxa de crescimento antes e depois da maturidade (Friedl & Klump, 1997; Rosso *et al.*, 2004) e embora estas características estejam sobre controle genético, são influenciadas por fatores ambientais (Alvarez & Nicieza, 2002; Michael *et al.*, 2004; Lu *et al.*, 2006; Navas, 2006). Assim, o padrão clinal pode refletir diferenças nas taxas de desenvolvimento e crescimento impostas pela temperatura.

Temperaturas baixas retardam o desenvolvimento mais do que o crescimento. Assim, larvas de anuros que crescem em áreas mais frias tem um maior período de desenvolvimento, metamorfoseando com tamanhos maiores do que coespecíficos crescendo em áreas mais quentes (Alvarez & Nicieza, 2002; Ashton, 2004; Laugen *et al.*, 2005). Além disso, mudanças temporais na disponibilidade de alimento podem afetar o tempo do período larval, com indivíduos se metamorfoseando em menor tempo, quando há diminuição do período de disponibilidade alimentar (Leips & Travis, 1994; Nicieza 2000; Ohmer *et al.*, 2009).

Há evidências em regiões temperadas do hemisfério norte da seleção natural conduzindo a diminuição da estação de crescimento a medida que se aproxima da linha do equador e favorecendo um desenvolvimento larval mais rápido (Laugen *et al.*, 2005), e com isso a diminuição do tamanho corporal do adulto (Laurila *et al.*, 2002) o que é acentuado pelos limites ambientais severos, a curta disponibilidade alimentar e pelo fato de que a seleção nessas populações pode favorecer a alocação de recursos para armazenamento de energia ao invés de crescimento, pois como pontuado por Jørgensen (1992), há uma significativa diminuição do crescimento após atingir a maturidade com a mudança de alocação de recursos energéticos do crescimento somático para reprodução.

Com o rápido desenvolvimento, indivíduos de áreas com temperaturas mais altas chegam ao estágio reprodutivo mais cedo e são menores que indivíduos de áreas mais frias (Rosso *et al.*, 2004), apresentando frequências dominantes maiores. Para compensar esse parâmetro acústico e tornar seus cantos mais atrativos, os indivíduos de populações mais ao norte podem aumentar os parâmetros temporais do canto (Smith & Roberts, 2003; Kime *et al.*, 2004). Uma vez que cantos complexos podem ser mais atrativos para fêmeas (Gerhardt *et al.*, 2000; Kime *et al.*, 2004; Guerra & Ron, 2008).

O padrão geográfico clinal em parâmetros acústicos, como o encontrado para a longitude pode ser devido à deriva genética ou pressões seletivas. Diferenças nas preferências das fêmeas podem ter surgido em resposta a seleções locais de melhor propagação e alcance do som (Padial *et al.*, 2008; Ryan & Wilczynski, 1991), pois como mostrado por Owens & Dixon (1989), não existem biomas discretos e as comunidades tendem a mudar gradualmente no sentido leste-oeste ao invés de abruptamente.

A mudança gradual nos parâmetros acústicos encontrada neste estudo indica que populações mais ao norte e a oeste do estado podem estar sendo conduzidas por processos evolutivos que resultam em adultos com tamanho do corpo pequenos (Hanken & Wake, 1993; Yeh, 2002). Este processo tem sido observado em várias espécies de diversas linhagens (Duellman, 2001; Yeh, 2002; Wells, 2007; Lehr & Catenazzi, 2009).

Embora várias forças seletivas possam ter um papel na evolução de miniaturas das espécies (Yeh, 2002), um pequeno período de desenvolvimento e o rápido alcance da maturidade reprodutiva podem explicar a miniaturização em algumas espécies (Blanckenhorn, 2000; Maglia *et al.*, 2007). E este processo pode, futuramente, conduzir as diferentes populações de *D. cruzi* ao isolamento reprodutivo, já que a miniaturização é marcada não somente pelas mudanças anatômicas, mas também mudanças

fisiológicas, de história de vida e de comportamento (Hanken & Wake, 1993; Yeh, 2002).

CONCLUSÕES FINAIS

Ambos tamanho do corpo e temperatura influenciam nos parâmetros acústicos de *D. cruzi*, sendo que o tamanho exerce maior influência sobre as propriedades espectrais, enquanto que a temperatura afeta também a estrutura temporal do canto.

A variação no canto de anúncio de *D. cruzi* foi maior inter-individualmente do que intra-individualmente em todos os parâmetros acústicos, e todos são utilizáveis no reconhecimento individual.

As populações se diferenciaram principalmente pela frequência dominante, entretanto as populações não se estruturam de acordo com o modelo de isolamento por distância.

A frequência dominante é a característica de maior importância para *D. cruzi* nos vários níveis estudados, intra-individual, inter-individual e interpopulacional.

Em geral há aumento das propriedades temporais ao norte e oeste e diminuição do tamanho corporal nesse mesmo sentido, apresentando assim padrão geográfico clinal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANGULO, A.; COCROFT, R. B.; REICHLE, S. Species identity in the genus *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Peru. *Herpetologica* 59: 490-504. 2003.
- ALEXANDRINO, J.; FERRAND, N.; ARNTZEN, J. W. Morphological variation in two genetically distinct groups of the Golden Striped Salamander, *Chioglossa lusitanica* (Amphibia: Urodela). *Contributions to Zoology* 74:213-222. 2005.
- ALVAREZ, D. & NICIEZA, A. G. Effects of induced variation in anuran larval development on postmetamorphic energy reserves and locomotion. *Oecologia* 131: 186–195. 2002.
- AMÉZQUITA, A.; HODL, W.; LIMA, A. P.; CASTELLANOS, L.; ERDTMANN, L.; CARMOZINA, A. M. Masking interference and the evolution of the acoustic communication system in the Amazonian dendrobatid frog *Allobates femoralis*. *Evolution* 60: 1874-1887. 2006.
- ASHTON, K. G. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Canadian Journal of Zoology* 80: 708-716. 2002.
- ASHTON, K. G. Sensitivity of intraspecific latitudinal clines of body size for tetrapods to sampling, latitude and body size. *Integrative & Comparative Biology* 44: 403-412. 2004.
- ASHTON, K. G. & FELDMAN, C. R. Bergmann's rule in non avian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57: 1151–1163. 2003.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. Vocalizations and acoustic interactions in *Hyla elegans* (Anura, Hylidae) during the reproductive activity. *Naturalia* São Paulo, 20:165-176. 1995.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. Acoustic and aggressive interactions in *Scinax rizibilis* (Anura: Hylidae) during the reproductive activity in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 23: 97-104. 2002.
- BASTOS, R. P.; BUENO, M. A. F.; DUTRA, S.; LIMA, L. P. Padrões de vocalizações de anúncio em cinco espécies de hylidae (Amphibia: Anura) do Brasil Central. *Museu de Ciências e Tecnologia* 16 (1): 39-51. 2003a.
- BASTOS, R. P.; MOTTA J. A. O.; LIMA, L. P.; GUIMARÃES, L. D. *Anfíbios da floresta Nacional de Silvânia, estado de Goiás*. 1ª ed. Ed. Stylo. 82p. 2003b.
- BAUGH, A. T.; AKRE, K. L.; RYAN, M. J. Categorical perception of a natural, multivariate signal: mating call recognition in túngara frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105 (26): 8985-8988. 2008.

- BEE, M. A. & GERHARDT, H. C. Individual discrimination by territorial male bullfrogs (*Rana catesbeiana*): I. Individual variation in advertisement calls. *Animal Behaviour* 62: 1129-1140. 2001
- BEE, M. A.; PERRILL, S. A.; OWEN, P. C. Size assessment in simulated territorial encounters between male green frogs (*Rana clamitans*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 177-184. 1999.
- BEE, M. A.; PERRILL, S. A.; OWEN, P. C. Male green frogs lower the pitch of acoustic signals in defense of territories: a possible dishonest signal of size? *Behavioral Ecology* 11:169-177. 2000.
- BEE, M. A.; KOZIC, C. E.; BLACKWELL, K. J.; GERHARDT, H. C. Individual Variation in Advertisement Calls of Territorial Male Green Frogs, *Rana clamitans*: Implications for Individual Discrimination. *Ethology* 107: 65-84. 2001.
- BELK, M. C. & HOUSTON, D. D. Bergmann's rule in ectotherms: a test using freshwater fishes. *The American Naturalist* 160: 803-808. 2002.
- BERNAL, X. E.; GUARNIZO, C.; LUDDECKE, H. Geographic variation in advertisement call and genetic structure of *Colostethus palmatus* (anura, dendrobatidae) from the colombian andes. *Herpetologica* 61(4): 395-408. 2005.
- BLANCKENHORN, W. U. The evolution of body size: what keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology* 75:385-407. 2000.
- BOATRIGHT-HOROWITZ, S. S.; GARABEDIAN, C. E.; ODABASHIAN, K. H.; SIMMONS, A. M. Coding of amplitude modulation in the auditory midbrain of the bullfrog (*Rana catesbeiana*) across metamorphosis. *Journal of Comparative Physiology A* 184:219-231. 1999.
- BOUL, K. E. & RYAN, M. J. Population variation of complex advertisement calls in *Physalaemus petersi* and comparative laryngeal morphology. *Copeia* 624-631. 2004.
- BOUL, K. E.; FUNK, W. C.; DARST, C. R. CANNATELLA, D. C.; RYAN, M. J. Sexual selection drives speciation in an Amazonian frog. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274: 399-406. 2007.
- BUCHANAN, B. W. Effects of enhanced lighting on the behaviour of nocturnal frogs. *Animal Behaviour* 45(5): 893-899. 1993.
- BUSCHBACHER, R. Expansão agrícola e perda da diversidade no Cerrado: origens históricas e o papel do comércio internacional. Brasília: WWF Brasil. 104p. 2000.
- CASTELLANO, S. & GIACOMA, C. Stabilizing and directional female choice for male calls in the European green toad. *Animal Behaviour* 56: 275-287. 1998.
- CASTELLANO, S. B. R.; GIACOMA, C.; DUJSBAEYVA, T. Morphometric and Advertisement call variation in polyploid green toads. *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 341-360. 2000.

- CASTELLANO, S.; CUATTO, B.; RINELLA, R.; ROSSO, A.; GIACOMA, C. The advertisement call of the European Treefrogs (*Hyla arborea*): a multilevel study of variation. *Ethology* 108:75–89. 2002.
- CHEK, A. A.; BOGART, J. P.; LOUGHEED, S. C. Mating signal partitioning in multi-species assemblages: a null model test using frogs. *Ecology Letters* 6: 235-247. 2003.
- COCROFT, R. B. & RYAN, M. J. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour* 49: 283-303. 1995.
- COUTINHO, L. M. Ecological effects of fire in Brazilian Cerrado. In: HUNTLEY B. J. & WALKER, B. H. (eds). *Ecology of Tropical Savannas*. Springer-Verlag, Berlin. p. 273-291. 1982.
- COUTINHO, L. M. O bioma do cerrado. In: KLEIN, A. L. (ed.). *Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois*. Editora da Unesp, p.77-91. 2002.
- DOBZHANSKY, T. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York. 3ªed. 364p. 1951.
- DUELLMAN, W. E. *Hylid Frogs of Middle America*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 2ª ed. Ithaca, New York. 1180p. 2001.
- DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. *Biology of amphibians*. 1ª ed. Editora: New York: McGraw-Hill. 670p. 1986.
- EITEN, G. Cerrado's vegetation. In: Pinto, M. N. (Ed.) *Cerrado: caracterização, Ocupação e perspectivas*. 2ª ed. Brasília: Ed. UnB, p. 17-73. 1993.
- FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B.; GARCIA, P. C. A.; FROST, D. R.; CAMPBELL, J. A.; WHEELER, W. C. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: a phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294: 1-240. 2005.
- FELTON, A.; ALFORD, R. A. ; FELTON, A. M. & SCHWARZKOPF, L. Multiple mate choice criteria and the importance of age for male mating success in the microhylid frog, *Cophixalus ornatus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59:786-795. 2006.
- FRIEDL, T. W. P. & KLUMP, G. M. Some aspects of population biology in the European tree frog, *Hyla arborea*. *Herpetologica* 31:52-59. 1997.
- FRIEDL, T. W. P & KLUMP, G. M. The Vocal Behaviour of Male European Treefrogs (*Hyla arborea*): Implications for Inter- and Intrasexual Selection. *Behaviour* 139 (1): 113-136. 2002.
- FROST, DARREL R. 2009. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.3 (12 February, 2009). *American Museum of Natural History*, New York, USA. Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/>.

- FUNK, W. C.; ANGULO, A; CALDWELLS, J. P.; RYAN, M, J. Comparison of morphology and calls of two cryptic species of *Physalaemus* (Anura: leiuperidae). *Herpetologica* 64(3): 290-304. 2008.
- GARCIA, P. C. A.; CARAMASCHI, U.; KWET, A. O status taxonômico de *Hyla cochranae* Mertens e recaracterização de *Aplastodiscus* A. Lutz (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 18(4): 1197-1218. 2001.
- GASSER, H.; AMÉZQUITA, A.; HÖDL, W. Who is Calling? Intraspecific Call Variation in the Aromobatid Frog *Allobates femoralis*. *Ethology* 115: 596-607. 2009.
- GERHARDT, H. C. Sound pattern recognition in some North American treefrogs (Anura: Hylidae): Implications for mate choice. *American Zoologist* 22: 581-595. 1982.
- GERHARDT, H.C. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour* 42: 615-635. 1991.
- GERHARDT, H. C. Multiple messages in acoustic signals. *Neurosciences* 4: 391-400. 1992.
- GERHARDT, H. C. The evolution of vocalizations in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:293-324. 1994a.
- GERHARDT, H. C. Reproductive character displacement of female mate choice in the grey treefrog, *Hyla chrysoscelis*. *Animal Behaviour* 47: 959-969. 1994b.
- GERHARDT, H. C. Acoustic signals of animals: Recording, Field Measurements, Analysis ad Description. In: HOPP, S. L.; OWREN, M. J.; EVANS, C. S. *Animal Acoustic Communication*. Springer Verlag. p.1-25. 1998.
- GERHARDT, H. C. Neuroethology of sound communication in anurans (frogs and toads). In: ADELMAN, G. & SMITH, B. H. (eds). *Encyclopedia of Neuroscience* Oxford: Oxford. p. 1904-1904. 2002.
- GERHARDT, H. C. & DAVIS, M. S. Variation in the coding of species identity in the advertisement calls of *Litoria verreauxi* (Anura: Hylidae). *Evolution* 42: 556-565. 1988.
- GERHARDT, H. C. & SCHWARTZ. J. J. Interspecific interactions and species recognition. In: HEATWOLE H.; SULLIVAN B. K. (eds). *Amphibian Biology*. Social Behavior. Surrey Beatty & Sons. p. 603-632. 1995.
- GERHARDT, H. C. & HUBER, F. *Acoustic communication in insects and anurans: common problems and diverse solutions*. The University of Chicago press, Chicago, 531p. 2002.
- GERHARDT, H. C.; DYSON, M.; TANNER, S. Dynamic properties of the advertisement calls of gray tree frogs: patterns of variability and female choice. *Behavioral Ecology* 7: 7-18. 1996.

- GERHARDT, H. C.; TANNER, S. D.; CORRIGAN, C. M.; WALTON, H. C. Female preference functions based on call duration in the gray tree frog (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology* 11: 663-669. 2000.
- GIACOMA, C. & CASTELLANO, S. Advertisement call variation and speciation in the *Bufo viridis* complex. In: RYAN, M. J. (ed.). *Anuran Communication*. Smithsonian Inst. Press, Washington, p. 205-219. 2001.
- GIARETTA, A. A.; BOKERMANN, W. C. A.; HADDAD, C. F. B. A review of the genus *Megaelosia* (Anura, Leptodactylidae) with a description of a new species. *Journal of Herpetology* 27: 276-285. 1993.
- GIBSON, R. M. & LANGEN, T. A. How do animals choose their mates? *Trends in Ecology and Evolution* 11: 648-470. 1996.
- GIVEN, M. F. Frequency alteration of the advertisement call in the carpenter frog, *Rana virgatipes*. *Herpetologica* 55(3): 304-317. 1999.
- GRUBER, S. L.; HADDAD, C. F. B.; KASAHARA, S. Evaluating the karyotypic diversity in species of *Hyla* (Anura; Hylidae) with 2n=30 chromosomes based on the analysis of ten species. *Folia Biologica* 51: 68-75. 2005.
- GUERRA, M. & RON, S. R. Mate choice and courtship signal differentiation promotes speciation in an Amazonian frog. *Behavioral Ecology* 19:1128-1135. 2008.
- GUIMARÃES, L. D.; & BASTOS, R. P. Vocalizações e interações acústicas em *Hyla raniceps* (Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva. *Inheringia Série Zoologia* 93:149-158. 2003.
- HAIR, J. F.; ANDERSON, R. E.; TATHAM, & BLACK, W. C. *Análise multivariada de dados* (SANT'ANNA, A. S. & NETO, A. C. trad.). Porto Alegre: Bookman. 593p. 2005.
- HANKEN, J. & WAKE, D. B. Miniaturization of body size: Organismal consequences and evolutionary significance. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 501-519. 1993.
- HILL, J. A.; ENSTROM, D. A.; KETTERSON, E. D.; NOLAN, V. J.; ZIEGENFUS, C. Mate choice based on static versus dynamic secondary sexual traits in the dark-eyed junco. *Behavioral Ecology* 10: 91-96. 1999.
- IUCN. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2009.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on **04 March 2010**.
- JØRGENSEN, C. B. Growth and reproduction. In: FEDER M. E. & BURGGREN W. W. (eds.) *Environmental Physiology of the Amphibians*. University of Chicago Press, Chicago. p. 439-466. 1992.
- JOUVENTIN, P.; AUBIN, T.; LENGAGNE, T. Finding a parent in a King Penguin colony: the acoustic system of individual recognition. *Animal Behavior* 57: 1175-1183. 1999.

KAISER, H.; MAIS, C.; BOLAÑOS, F.; STEINLEIN, C.; FEICHTINGER, W.; SCHMID, M. Chromosomal investigation of three Costa Rican frogs from the 30-chromosome radiation of *Hyla* with the description of a unique geographic variation in nucleolus organizer regions. *Genetica* 98: 95-102. 1996.

KIME, N. M.; BURMEISTER, S. S.; RYAN, M. J. Female preference for socially variable call characters in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Animal Behaviour* 68:1391-1399. 2004.

KLINK, C. A. & MACHADO, R. B. A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade* 1 (1). 2005.

KÖHLER, J. 2003. Geographic distribution: *Hyla cruzi*. *Herpetological Review* 34: 381.

LAUGEN, A. T.; LAURILA, A.; RASANEN, K.; MERILÄ, J. Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates: evidence for local adaptation. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 996-1005. 2003.

LAUGEN, A. T.; LAURILA, K.; JÖNSSON, K. I.; FREDRIK, S.; MERILÄ, J. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmann's rule? *Evolutionary Ecology Research* 7: 717-731. 2005.

LAURILA, A.; KARTTUNEN, S.; MERILÄ, J. Adaptive Phenotypic Plasticity and Genetics of Larval Life Histories in Two *Rana Temporaria* Populations. *Evolution* 56(3): 617-627. 2002.

LEHR, E. & CATENAZZI, A. A New Species of Minute *Noblella* (Anura: Strabomantidae) from Southern Peru: The Smallest Frog of the Andes. *Copeia* 1: 148-156. 2009.

LEIPS, J. & TRAVIS, J. Metamorphic responses to changing food levels in two species of hyliid frogs. *Ecology* 75: 1345-1356. 1994.

LESBARRERES, D & LODE, T. Variations in male calls and responses to an unfamiliar advertisement call in a territorial breeding anuran, *Rana dalmatina*: evidence for a "dear enemy" effect. *Ethology Ecology & Evolution* 14: 287-295. 2002.

LITTLEJOHN, M. J. Long-range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. In: TAYLOR, D. H. & GUTTMAN, S. I. (eds). *The Reproductive Biology of Amphibians*. Plenum Publishing Corporation, p. 263-294. 1977.

LOUGHEED, S. C.; AUSTIN, J. D.; BOGART, J. P.; BOAG, P.T.; CHEK, A. A. Multi-character perspectives on the evolution of intraspecific differentiation in a neotropical hyliid frog. *BMC Evolutionary Biology* 6 (23). 2006.

LU, X.; LI, B.; LIANG, J. J. Comparative demography of a temperate anuran, *Rana chensinensis*, along a relatively fine elevational gradient. *Canadian Journal of Zoology* 84: 1789-1795. 2006.

LÜDDECKE, H. & SÁNCHEZ, O. R. Are Tropical Highland Frog Calls Cold-adapted? The Case of the Andean Frog *Hyla labialis*. *Biotropica* 34(2): 281-288. 2002.

MACEDONIA J. P. & CLARK, D. L. Headbob Display Structure in the Naturalized Anolis Lizards of Bermuda: Sex, Context, and Population Effects. *Journal of Herpetology* 37(2): 266-276. 2003.

MAGLIA, A. M.; PUGENER, L. A.; MUELLER, J. M. Skeletal Morphology and Postmetamorphic Ontogeny of *Acris crepitans* (Anura: Hylidae): A Case of Miniaturization in Frogs. *Journal of Morphology* 268:194-223. 2007.

MANLY, B. F. J. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. 3ªed. Editora Chapman & Hall. 460p. 2006.

MANLY, B. F. J. *Métodos estatísticos multivariados: Uma introdução*. 3ª ed. Editora Bookman. 229p. 2008.

MARTINS, I. A.; ALMEIDA, S. C.; JIM, J.; CRUZ E. F. S.; CARANA. B. R. Geographic Distribution: *Hyla cruzi*. *Herpetological Review* 35 (3): 281-282. 2004.

MCCLELLAND, B. E.; WILCZYNSKI, W.; RYAN, M. J. Correlations between call characteristics and morphology in male cricket frogs (*Acris crepitans*). *Journal of Experimental Biology* 199: 1907-1919. 1996.

MCCLELLAND, B. E.; WILCZYNSKI, W.; RYAN, M. J. Intraspecific variation in laryngeal and ear morphology in male cricket frogs (*Acris crepitans*). *Biological Journal of the Linnean Society* 63:51-67. 1998.

MEDEIROS, L. R.; ROSSA-FERES, D. C.; RECCO-PIMENTEL, S. M. Chromosomal differentiation of *Hyla nana* and *Hyla sanborni* (Anura, Hylidae) with a description of NOR polymorphism in *H. nana*. *Journal of Heredity* 94: 149-154. 2003.

MEUCHE, I. & GRAFE, T. U. Supplementary feeding affects the breeding behaviour of male European treefrogs (*Hyla arborea*). *BMC Ecology* 9:1. 2009.

MICHAEL J. A. J.; TODD, D. S.; MICHAEL W. S. Temperature, Growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and comparative biology* 44: 498-509. 2004.

MIRANDA, H. S.; ROCHA E SILVA, E. P.; MIRANDA, A. C. Comportamento do fogo em queimadas de campo sujo. In: MIRANDA, H. S.; SAITO, C. H.; DIAS, B. F. S. (eds). *Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Brasília: ECL/Universidade de Brasília. p. 1-10. 1996.

MITCHELL, N. J. Males call from wetter nests: effects of substrate water potential on reproductive behaviours of terrestrial toadlets. *Proceedings of the Royal Society of London* 268: 87-93. 2001.

MORRIS, M. R. & YOON, S. L. A mechanism for female choice of large males in the treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25:65-71. 1989.

NAVAS, C. A. Patterns of distribution of anurans in high Andean tropical elevations: Insights from integrating biogeography and evolutionary physiology. *Integrative and comparative biology* 46:82-91. 2006.

NAVAS C. A. & BEVIER C. R. Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog, *Colostethus subpunctatus*. *Herpetologica* 57: 384-95. 2001.

NICIEZA, A. G. Interacting effects of predation risk and food availability on larval anuran behaviour and development. *Oecologia* 123; 497-505. 2000.

NIMER, E. & BRANDÃO, A. M. P. M. *Balanço hídrico e clima da região dos cerrados*. IBGE, Rio de Janeiro. 166p. 1989.

OHMER, M. E.; ROBERTSON, J. M.; KELLY, R. Z. Discordance in body size, colour pattern, and advertisement call across genetically distinct populations in a Neotropical anuran (*Dendropsophus ebraccatus*). *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 298-313. 2009.

OWENS, J. G. & DIXON, J. R. An ecogeographic analysis of the herpetofauna of Texas. *The Southwestern Naturalist* 34(2): 165-180. 1989.

OWEN, P. C. & GORDON, N. M. The effect of perceived intruder proximity and resident body size on the aggressive responses of male green frogs, *Rana clamitans* (Anura: Ranidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 446-455. 2005.

PADIAL, J. M.; KÖHLER, J.; MUÑOZ, A.; LA RIVA, I. Assessing the taxonomic status of tropical frogs through bioacoustics: geographical variation in the advertisement calls in the *Eleutherodactylus discoidealis* species group (Anura). *Zoological Journal of the Linnean Society* 152: 353-365. 2008.

PATERSON, H. E. H. The recognition concept of species, 21-29. IN: Vrba, E. S. (ed). *Species and speciation*. Transval Museum, Pretoria. p. 21-29. 1985.

POMBAL, J. P. & BASTOS, R. P. Nova espécie de *Hyla Laurenti*, 1768 do Centro-Oeste Brasileiro e a posição taxonômica de *Hyla microcephala werneri* Cochran, 1952 e *H. microcephala meridiana* B. Lutz, 1952 (Anura, Hylidae). *Boletim do Museu Nacional (N.S.) Zoologia* 390:1-14. 1998.

POPOV, A. V. & SHUVALOV, V. F. Phonotactic behavior of crickets. *Journal of Comparative Physiology A Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 119:111-126. 1977.

POPPEL, L. W. WALTER, G. H. RAGHU, S. The structure of calling songs in the cicada *Pauropsalta annulata* Goding and Froggatt (Hemiptera: Cicadidae): evidence of diverging populations? *Evolutionary Ecology* 22: 203-215. 2008.

PRÖHL, H. Variation in male calling behaviour and relation to male mating success in the Strawberry Poison Frog (*Dendrobates pumilio*). *Ethology* 109: 273-290. 2003.

- PRÖHL, H.; HAGEMANN, S.; KARSCH, J. & HÖBEL, G. Geographic Variation in Male Sexual Signals in Strawberry Poison Frogs (*Dendrobates pumilio*). *Ethology* 113: 825–837. 2007.
- PRÖHL, H.; KOSHY, R. A.; MUELLER, U.; RAND, S.; RYAN, M. J. Geographic variation of genetic and behavioral traits in northern and southern túngara frogs. *Evolution*, 60(8): 1669-1679. 2006.
- RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBEIRO, J. F. Analysis of the floristic composition of the Brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 áreas. *Edinburgh Journal of Botany* 53:153-180. 1996.
- REINHOLD, K. Variation of Acoustic Courtship Signals in Insects and Amphibians: No Evidence for Bimodality, but Identical Dependence on Duration. *Ethology* 115: 134-140. 2009.
- RIBEIRO, J. F. & WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: SANO, S. M. & ALMEIDA, S. P. *Cerrado: ambiente e flora*. Distrito Federal: EMBRAPA Cerrados. p. 89-149. 1998.
- RICHARDS, D. G. & WILEY, R. H. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *American Naturalist* 115: 381-399. 1980.
- ROSSO, A.; CASTELLANO, S.; GIACOMA, C. Ecogeographic analysis of morphological and life-history variation in the Italian tree-frog. *Evolutionary Ecology* 18: 303-321. 2004.
- RYAN, M. J. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In: FRITZSCH, B.; RYAN, M. J.; WILCZYNSKI, W.; HETHERINGTON T. E. & WALKOWIAK, W. (eds). *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. John Wiley, New York, p. 637-677. 1988.
- RYAN, M. Factors influencing the evolution of acoustic communication: Biological constraints. *Brain Behavior and Evolution* 28: 70-82. 1986.
- RYAN, M. J. Communication in Frogs and Toads. *Encyclopedia of neuroscience*, 2: 1159-1166. 2009.
- RYAN, M. J. & WILCZYNSKI, W. Evolution of intraspecific variation in the advertisement call of a cricket frog (*Acris crepitans*, Hylidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 44: 249-271. 1991.
- RYAN, M. J. & RAND, A. S. Sexual selection and signal evolution: the ghosts of biases past. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 340:187-95. 1993.
- RYAN, M. J. & KIME, N. M. Selection on long distance acoustic signals. In: SIMMONS, A. M.; POPPER, A. N.; FAY, R. R. (eds). *Acoustic Communication*. New York: Springer-Verlag. p. 225-274. 2002.

- RYAN, M. J. & RAND, A. S. Sexual selection in female perceptual space: how female túngara frogs perceive and respond to complex population variation in acoustic mating signals. *Evolution* 57: 2608-2618. 2003.
- RYAN, M. J.; BERNAL, X. E.; RAND, A. S. Patterns of mating call preferences in túngara frogs, *Physalaemus pustulosus*. *Journal of evolutionary biology* 20. 2007.
- SANO, E. E.; BARCELLOS, A. O.; BEZERRA, H. S. Assessing the spatial distribution of cultivated pastures in the Brazilian savanna. *Pasturas Tropicales* 22 (3): 2-15. 2001.
- SCHLUTER, D. *The Ecology of Adaptive Radiation*. 4ª ed. Editora: Oxford University Press, New York. 288p. 2000.
- SCHWARTZ, J. J. Call monitoring and interactive playback systems in the study of acoustic interactions among male anurans. In: RYAN, M. J. (ed.). *Anuran communication*. Smithsonian Institution Press. p. 183-205. 2001.
- SHESKIN, D. *Handbook of Parametric and Nonparametric Statistical Procedures*. 3ª ed. Ed. Chapman & Hall/CRC, USA, 1193p. 2003.
- SILVA, J. M. C. Bird of the Cerrado region, South América. *Steentrupia* 21:69-92. 1995.
- SILVA, C. A. D.; BASTOS, R. P.; TELLES, M. P. C.; DINIZ FILHO, J. A. F. Morphometric and genetic differentiation among populations of *Eupemphix nattereri* Steindachner, 1863 (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from Central Brazil. *Iheringia. Série Zoologia* 98: 493-500. 2008.
- SMITH, M. J. & ROBERTS, J. D. Call structure may affect male mating success in the quacking frog *Crinia georgiana* (Anura: Myobatrachidae). *Behavioral Ecology and sociobiology* 53:221-226. 2003.
- SMITH, M. J. & HUNTER, D. Temporal and Geographic Variation in the Advertisement Call of the Booroolong Frog (*Litoria booroolongensis*: Anura: Hylidae). *Ethology* 111: 1103-1115. 2005.
- SMITH, M. J.; OSBORNE, W.; HUNTER, D. Geographical variation in the advertisement call structure of *Litoria verreauxii*. *Copeia* 4: 750-758. 2003.
- TÁRANO, Z. Variation in male advertisement calls in the Neotropical frog *Physalaemus enesefae*. *Copeia* 4: 1064-1072. 2001.
- TÁRANO, Z. & HERRERA, E. Female Preferences for Call Traits and Male Mating Success in the Neotropical Frog *Physalaemus enesefae*. *Ethology* 109: 121-134. 2003.
- TELES, M. P. C.; BASTOS, R. P.; SOARES, T. N.; RESENDE, L. V.; DINIZ FILHO, J. A. F. RAPD variation and population genetic structure of *Physalaemus cuvieri* (Anura: Leptodactylidae) in Central Brazil. *Genética* 128: 323-332. 2006.

VIADANA, A. G. A classificação fisionômica de Keuchler empregada na definição dos padrões vegetacionais do cerrado. *Estudos Geográficos* 3(2): 103-107. 2005.

VIELLIARD, J. M. E. A diversidade de sinais e sistemas de comunicação sonora na fauna brasileira. *Anais do I Seminário Música Ciência e Tecnologia* 1: 145-152. 2005.

WEIGHT, L. A.; CRAWFORD, A. J.; RAND, A. S.; RYAN, M. J. Biogeography of the túngara frog, *Physalaemus pustulosus*: a molecular perspective. *Molecular Ecology* 14: 3857-3876. 2005.

WELLS, K. D. The courtship of frogs. In: TAYLOR, D. H.; GUTTMAN, S. I. (eds) *The Reproductive Biology of Amphibians*. New York/London: Plenum. p. 233-62. 1977a.

WELLS, K. D. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* 25: 666-693. 1977b.

WELLS, K. D. The energetics of calling in frogs. In: RYAN, M. J. & WASHINGTON, D. C. (eds.). *Anuran Communication*. Smithsonian Institution Press. p. 45-60. 2001.

WELLS, K. D. *The Ecology and Behaviour of Amphibians*. 1ª ed. Editora: The University of Chicago Press. 1400p. 2007.

WELLS, K. D. & TAIGEN, T. L. The effect of social interactions on calling energetics in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 19: 9-18. 1986.

WELLS, K. D.; TAIGEN, T. L.; O'BRIEN, J. A. The effect of temperature on calling energetics of the spring peeper (*Pseudacris crucifer*). *Amphibia-Reptilia* 17: 149-158. 1996.

WILCZYNSKI, W.; RYAN, M. J. Geographic variation in animal communication systems. In: FOSTER, S. A. & ENDLER, J. (eds). *Geographic Diversification of Behavior: An Evolutionary Perspective*. Oxford University Press, Oxford. p. 234-261. 1999.

WOLLERMANN, L. & WILEY, R. H. Possibilities for error during communication by neotropical frogs in a complex acoustic environment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52:465-473. 2002.

WRIGTH, S. Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138. 1943.

WYCHERLEY, J.; DORAN, S.; BEEBEE, T. J. Male advertisement call characters as hylogeographical indicators in European water frogs. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 355-365. 2002.

YEH J. The effect of miniaturized body size on skeletal morphology in frogs. *Evolution* 56: 628-641. 2002.

ZAR, J. H. *Biostatistical analysis*. 4ªed. New Jersey, Prentice-Hall, Inc., 663p. 1999.

ZIMMITTI, S. Individual variation in morphological, physiological, and biochemical features associated with calling in spring peepers (*Pseudacris crucifer*). *Physiological and Biochemical Zoology* 72: 666-676. 1999.