

TÍTULO

Caracterização Acústica e Padrão de evolução do canto de anúncio em pererecas Neotropicais do clado *Scinax* (Hylidae): Implicações taxonômicas, sistemáticas e macro-evolutivas

LEANDRO MAGRINI

Orientador: Ariovaldo A. Giaretta

RESUMO

Magrini, L. (2013). Caracterização Acústica e Padrão de evolução do canto de anúncio em pererecas Neotropicais do clado *Scinax* (Hylidae): Implicações taxonômicas, sistemáticas e macro-evolutivas. Tese de Doutorado, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto.

O canto de anúncio dos anuros apresenta importância fundamental como mecanismo primário de isolamento reprodutivo. Em decorrência disto, estes cantos têm se mostrado altamente valiosos para a determinação da identidade das espécies, para assegurar uma diagnose confiável, e adicionalmente, têm contribuído para revelar espécies crípticas nos mais variados complexos de espécies. Apesar de alguns estudos na literatura terem investigado o padrão de evolução do canto com uma abordagem comparada incorporando a estrutura filogenética do grupo estudado, apenas na última década têm emergido os primeiros estudos utilizando uma abordagem filogenética para a investigação da evolução do canto em anuros. Pererecas do gênero *Scinax* Wagler, 1830 são um dos mais abundantes e conspícuos grupos de anuros dos Neotrópicos, sendo reconhecido atualmente como o segundo gênero mais especioso dentre os híldeos (Hylidae), i.e. 111 spp. descritas. O monofiletismo, a ampla distribuição geográfica, riqueza de espécies, heterogeneidade de ambientes ocupados e a variação morfológica e acústica das espécies de *Scinax* faz deste um clado interessante para o estudo da evolução da comunicação acústica. No presente estudo os principais objetivos foram contribuir com a taxonomia e zoogeografia do gênero *Scinax* através da descrição detalhada dos caracteres do canto de anúncio de espécies dos clados *S. ruber* e *S. catharinae*, melhorando assim a caracterização biológica (diagnose) destas espécies, e identificar e caracterizar a variação acústica intra-específica para parte das espécies estudadas. Como consequência desta primeira etapa do trabalho, era esperada a produção de uma base de dados acústicos de alta qualidade, de maneira padronizada e detalhada para seu uso subsequente em estudos

comparados utilizando uma abordagem comparada filogenética (i.e. segunda etapa do trabalho). Espécies/populações de *Scinax* foram acusticamente amostradas em 60 localidades (dados inéditos), concentrando-se principalmente nas regiões sudeste, central e sul do Brasil, dentro dos biomas Mata Atlântica e Cerrado. No total, foram analisados cerca de 3.500 cantos de anúncio, pertencentes a 387 indivíduos – 332 indivíduos do clado *Scinax ruber* e 55 indivíduos do clado *S. catharinae* (grupo *S. catharinae*), a maior parte consistindo de dados inéditos (aprox. 75% dos dados). A análise destes dados permitiu a caracterização acústica detalhada de 40 espécies nominais do clado *Scinax* (i.e. 32 spp. clado *S. ruber*; 8 spp. clado *S. catharinae*) – o que corresponde a 36% das espécies atualmente conhecidas do gênero. Diferenças inter-específicas reportadas nas características do canto de anúncio destas espécies forneceram suporte robusto para a diagnose acústica de quase todas as espécies estudadas. Adicionalmente, esta amostragem acústica intensiva para o gênero revelou elevados níveis de diversidade críptica em *Scinax*, i.e. 33 espécies não descritas. A maior parte dessa diversidade críptica encontrada está oculta sob os nomes *S. squalirostris* (7 espécies crípticas) e *S. fuscomarginatus* (4 espécies crípticas). Desta forma, a análise acurada e detalhada dos dados acústicos do canto de anúncio revelaram um profundo impacto sobre a taxonomia do grupo.

A base de dados interespecíficos de alta qualidade produzidos e a disponibilidade de hipóteses filogenéticas para *Scinax* na literatura permitiram a investigação da evolução dos sinais acústicos no grupo, e.g. reconhecer e diferenciar a magnitude de fatores filogenéticos sobre a diversificação inter-específica do canto de anúncio, avaliar se caracteres acústicos associados a morfologia ou comportamento-fisiologia apresentam diferentes níveis de sinal filogenético e investigar o padrão evolutivo dos caracteres acústicos (canto de anúncio) e do CRC em *Scinax* através do procedimentos de otimização/mapeamento. Estas análises conduzidas revelaram altos níveis de sinal filogenético para a maioria dos caracteres do canto de anúncio investigados (i.e. 16 de 21 caracteres, com λ não diferindo de 1 nesses caracteres), sobre uma topologia de 31 spp. do gênero. A intensidade elevada de sinal filogenético encontrado foi similar aos níveis observados em caracteres morfológicos na literatura, não confirmando a hipótese de que caracteres comportamentais seriam mais lábeis em relação a caracteres morfológicos. As análises de mapeamento de caráter evidenciaram dois padrões principais de canto de anúncio em *Scinax*, cada padrão associado a um dos grandes clados do grupo, além fornecerem evidência robusta para o suporte de sinapomorfias acústicas para cada clado.

Palavras-chave: Sinais acústicos, Canto de anúncio, *Scinax*, Sinal filogenético, Diversidade críptica.

ABSTRACT

Magrini, L. (2013). Acoustic characterization and pattern of evolution of the advertisement call of Neotropical tree frogs of *Scinax* clade (Hylidae): taxonomic, systematic and macro-evolutionary implications. Tese de Doutorado, Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto.

The advertisement call of frogs presents fundamental importance as a primary mechanism of reproductive isolation. As a result, these calls have proven to be highly valuable in determining the species identity, to ensure reliable diagnosis, and additionally, the advertisement calls has helped to reveal cryptic species in various species groups. Although some studies in the literature have investigated the pattern of evolution of the calls with a comparative approach incorporating information about the group phylogeny under study, only in the last decade studies using a phylogenetic approach to investigate the evolution of anurans calls have emerged. Treefrogs of the genus *Scinax* Wagler, 1830 is one of the most abundant and conspicuous groups of frogs in the Neotropics, actually being recognized as the second most specious genus among the hylids (Hylidae), i.e. 111 spp described. The monophyletism, wide geographic distribution, richness of species, heterogeneity of environments occupied and the morphological and acoustic variation makes *Scinax* an interesting group to the investigation of the evolution of acoustic communication. The main aims of the present study were to contribute to the taxonomy and zoogeography knowledge of the genus *Scinax* through a detailed description of the characters of the advertisement calls of the species from the clades *S. ruber* and *S. catharinae*. Thus, it was possible make better the biological characterization (diagnosis) of these species and allowed to identify and characterize the intra-specific acoustic variation to part of the genus. As a consequence, the first part of this study permitted to produce a high-quality acoustic database, in a detailed and standardized manner to being used in a subsequent comparative phylogenetic approach (second part of the study). Species/populations of *Scinax* were acoustically sampled at 60 localities (original data), mainly concentrated in the southeastern, central, and southern of Brazil, in Atlantic Rain forest and Cerrado biomes. In total, about 3,500 advertisement calls were analyzed from 387 individuals (332 of *Scinax ruber* clade; and 55 of *S. catharinae* clade) – the most part consisting of new data (ca. 75%). Data analysis allowed the detailed acoustic characterization of 40 nominal species of the clade *Scinax* (i.e. 32 spp. of *S. ruber* clade; 8 spp. of *S. catharinae* clade), what correponds to 36% of currently known diversity of the genus. Inter-specific differences in the reported characteristics of the advertisement calls provided robust support to acoustic diagnosis for

almost all species. Additionally, this intensive acoustic sampling to the genus revealed high levels of cryptic diversity in *Scinax*, i.e. 33 undescribed species. Most part of these cryptic diversity were under the nominal species *S. squalirostris* (7 cryptic species) and *S. fuscomarginatus* (4 cryptic species). Thus, accurate and detailed analysis of acoustic data of the advertisement call revealed a profound impact on the group taxonomy. The interspecific high-quality database here generated, and the availability of phylogenetic hypotheses for *Scinax* in the literature allowed the investigation of the evolution of acoustic signals in the genus, e.g. to recognize and differentiate the magnitude of phylogenetic factors on the inter-specific diversification of advertisement calls; to assess if acoustic characters related to morphology or behavior-physiology present different levels of phylogenetic signal; and to investigate the pattern of evolution of acoustic characters (advertisement call) and SVL in *Scinax* through optimization/mapping procedures. These analyses revealed high levels of phylogenetic signal for most of the characters of the advertisement call investigated (i.e. 16 of 21 characters with $\lambda=1$), based on a topology of 31 terminal species. The high intensity of phylogenetic signal found was similar to the levels observed for morphological characters in the literature, what is in disagree with the hypothesis that behavioral characters would be more labile than morphological characters. The character mapping analysis revealed two main patterns in *Scinax*, each one associated with one of the main clades of the genus, besides provide strong evidence to support acoustic synapomorphies for each clade.

Key words: Acoustic signals, Advertisement calls, *Scinax*, Phylogenetic signal, Cryptic diversity.

Capítulo 1

Caracterização e Revisão Acústica de pererecas Neotropicais do clado *Scinax* (Hylidae, Hylinae): Implicações taxonômicas, sistemáticas e diversidade críptica

Capítulo 2

Padrão de evolução em sinais acústicos complexos (canto de anúncio) em um clado de pererecas neotropicais, *Scinax* (Hylidae, Hylinae)

Introdução Geral

Em biologia, as comparações interespecíficas permitem estabelecer os níveis de generalidade dos surgimentos de novidades evolutivas. Desde Darwin a comparação tem sido a técnica mais geral para responder questões sobre padrões comuns de mudança evolutiva através do estudo das relações fenótipo/ambiente ou fenótipo/fenótipo entre espécies contemporâneas (Harvey & Pagel, 1991).

Espécies proximamente aparentadas tendem a ser fenotipicamente mais similares do que espécies mais distantemente relacionadas em seus caracteres morfológicos, comportamentais, ecológicos e de história de vida. Isto implica na não independência estatística dos valores dos caracteres que compõem o fenótipo das espécies (Harvey & Pagel, 1991; Maddison & Maddison, 1992; Diniz-Filho, 2000; Freckleton *et al.*, 2002; Blomberg *et al.*, 2003; Rezende & Diniz-Filho, 2012).

Para lidar com estes problemas têm sido desenvolvidos nas últimas décadas vários métodos que levam em consideração a relação filogenética entre as espécies, e conciliam proposições sobre mudança evolutiva (hipóteses sobre como a evolução ocorre; e.g. modelo de evolução de caráter Browniano) com análises quantitativas formais (estatística), assegurando a independência filogenética dos dados (valores dos caracteres das espécies analisados). Estes métodos são conhecidos como métodos comparados filogenéticos (MCFs) (Harvey & Pagel, 1991; Maddison & Maddison, 1992; Diniz-Filho, 2000; Blomberg *et al.*, 2003; Rezende & Diniz-Filho, 2012).

A Ecologia Histórica (*sensu* Brooks & McLennan, 1991, 2002) explora a integração de conceitos e metodologias em filogenia (eixo temporal), comportamento e ecologia na busca de padrões e processos evolutivos subjacentes, objetivando interpretar a história evolutiva (e.g. homologies, homoplasias, ponto de origem, seqüência de transformação) e o contexto adaptativo (associação/correlações entre caracteres ou entre esses e o ambiente) de caracteres morfológicos, comportamentais e ecológicos, tendo como base hipóteses filogenéticas e dados interespecíficos (Maddison & Maddison, 1992; Diniz-Filho, 2000; Autumn *et al.*, 2002; Brooks & McLennan, 2002; Rezende & Diniz-Filho, 2012).

Quando topologias (filogenias) e dados interespecíficos estão disponíveis, é possível utilizar MCFs dentro da abordagem da Ecologia Histórica para realizar testes formais de hipóteses sobre evolução e adaptação.

Métodos Comparados Filogenéticos (MCFs)

Tendências evolutivas podem ser identificadas através da comparação (MCFs) de caracteres de um conjunto de táxons. Estes caracteres podem incluir descrições do ambiente dos organismos bem como caracteres fenotípicos (Harvey & Pagel, 1991).

Através de MCFs é possível e.g., distinguir origens evolutivamente independentes de estados de caráter (homoplasias) de casos de semelhança por descendência (homologias); testar mudanças evolutivas correlacionadas entre caracteres e entre caracteres e o ambiente ao longo da filogenia; reconstruir estados de caráter ancestral e detectar a direção da mudança evolutiva do caráter através de procedimentos de otimização/mapeamento de caracteres; e detectar se o caráter possui sinal filogenético significativo (Maddison & Maddison, 1992; Diniz-Filho, 2000; Brooks & McLennan, 2002; Ord & Martins, 2006; Rezende & Diniz-Filho, 2012).

O sinal filogenético é uma forma de estimar se a variância dos valores do caráter de interesse entre os táxons analisados está dentro do esperado devido ao parentesco entre as espécies (i.e. medida do quanto os caracteres tendem a estar correlacionados com a filogenia). Se a variância do caráter entre os táxons for diferente do esperado sob um modelo de evolução Browniano (= “*constant variance process*” cf. Freckleton *et al.*, 2002), pressões seletivas como e.g. seleção estabilizadora ou e.g. seleção direcional devem estar operando independentemente entre os táxons (Blomberg *et al.*, 2003; Ord & Martins, 2006).

Mapeamentos de caráter buscam determinar a série de transformação com melhor suporte (e.g. parcimoniosa) para uma dada filogenia, obtendo-se o nível de surgimento (ponto na filogenia em que um dado caráter surgiu) e a sequência de transformação do caráter ao longo dos ramos da árvore (padrão de evolução do caráter) (Harvey & Pagel, 1991; Maddison & Maddison, 1992; Autumn *et al.*, 2002; Brooks & McLennan, 2002).

Com o desenvolvimento de métodos compreensivos de reconstrução filogenética e o uso de filogenias para testar hipóteses evolutivas, há uma tendência recente para extrapolar resultados populacionais utilizando as mais diversas bases de dados (e.g. fisiológica, ecológica, comportamental, morfológica) usando métodos comparados filogenéticos (Basolo, 1990; Ferrarezi, 1996; Robillard *et al.*, 2006; Erdtmann & Amézquita, 2009).

No presente trabalho investigo a evolução de caracteres comportamentais complexos, i.e. vocalizações de anuros (canto de anúncio), que são sinais essenciais no sistema reprodutivo (“mating system”) deste grupo.

Sinais Acústicos em Anuros

A comunicação animal exerce papel fundamental na atração sexual, sucesso reprodutivo, cuidado parental e defesa anti-predação (e.g. Krebs & Davies, 1996). Assim como a maioria dos fenótipos complexos, muitos fatores estão implicados em orientar a evolução e a forma dos sistemas de comunicação animal (Seddon, 2005).

Muitos animais dependem da comunicação acústica para seu sucesso reprodutivo e sobrevivência. A importância dos sinais de comunicação para a seleção natural e sexual, e mais amplamente, para a evolução e diversificação dos táxons tem sido extensivamente demonstrada nos anuros (Ryan, 1985; Ryan & Drewes, 1990; Gerhardt & Huber, 2002). Sinais que ajudam os animais a reconhecerem, obterem acesso e/ou atração de parceiros são considerados sujeitos a forte pressão seletiva (e.g. Cocroft & Ryan, 1995; Gerhardt & Huber, 2002), e tanto características bióticas (e.g. tamanho, estrutura do habitat, espécies proximamente aparentadas simpátricas) quanto abióticas (e.g. temperatura) também influenciam fortemente a evolução dos sinais acústicos (e.g. Duellman & Trueb, 1986; Narins *et al.*, 2007; Wells, 2007).

A produção de som pelos animais é primariamente um meio de anunciar (advertir) a presença de um indivíduo para outros da mesma espécie (Duellman & Trueb, 1986). A principal forma de comunicação em anuros é a acústica, com a maioria das espécies dispondo de estruturas vocais bem desenvolvidas capazes de produzirem sons variados que servem a diferentes funções (Duellman & Trueb, 1986; Narins *et al.*, 2007; Wells, 2007).

Os três tipos de sinais acústicos (cantos) usados mais comumente na comunicação dos anuros são o canto de anúncio, o canto agressivo (usados durante interações agonísticas entre machos) e o canto de corte (geralmente emitido pelos machos quando detectam fêmeas nas proximidades) (Duellman & Trueb, 1986; Narins *et al.*, 2007; Wells, 2007).

O canto de anúncio é o principal sinal emitido pelos machos durante a estação reprodutiva e geralmente apresentam duas funções básicas: a atração de fêmeas co-específicas para a reprodução e o anúncio da posição de um macho para outros machos, ajudando a manter o espaçamento entre os indivíduos vocalizando (Blair, 1958; Wells, 1977; Duellman & Trueb, 1986; Narins *et al.*, 2007). Além disso, o canto de anúncio abrange ainda um conjunto de outras mensagens relacionadas à sinalização da identidade da espécie, a receptividade sexual, posição, tamanho, e em alguns casos, a identidade individual dos machos em um coro, i.e. conjunto de indivíduos vocalizando (Narins *et al.*, 2007).

A importância do canto de anúncio em anuros como mecanismo primário de isolamento reprodutivo foi extensivamente documentado na literatura (e.g. Blair, 1955, 1958; Littlejohn & Loftus-Hills, 1968) e em decorrência disso, estes cantos têm se mostrado altamente valiosos para a

determinação da identidade das espécies e assegurar sua diagnose confiável, além de contribuírem para revelar espécies crípticas nos mais variados complexos de espécies, com especial destaque para táxons cuja morfologia é altamente conservada (e.g. *Hylodes*, *Oreobates*, *Adenomera*, *Leptodactylus*) (Heyer *et al.*, 1996; Angulo *et al.*, 2003; Kwet, 2007; Canedo & Pombal, 2007; Ângulo & Reichle, 2008; Padial *et al.*, 2008).

Adicionalmente, as implicações filogenéticas (correlação com a filogenia) e sistemáticas do canto de anúncio dos anuros também têm sido reconhecida e explorada há algum tempo nos mais diversos táxons, como bufonídeos, dendrobatídeos e hilídeos (Duellman & Trueb, 1986; Cocroft & Ryan, 1995; Robillard *et al.*, 2006; Wells, 2007; Erdtmann & Amézquita, 2009). No presente trabalho investigo caracteres acústicos do canto de anúncio do clado de pererecas neotropicais do gênero *Scinax* (Anura, Hylidae), a maior parte constituída de dados originais. Adicionalmente foram incluídos dados disponíveis na literatura (e.g. Cocroft *et al.*, 2001) e cedidos por colaboradores.

O Modelo Biológico do Presente Estudo

Pererecas neotropicais do gênero *Scinax* (Anura, Hylidae) compõem o segundo grupo mais especioso dentre os hilídeos, atualmente com 111 espécies conhecidas (Frost, 2013), distribuídas desde sul do México, *S. staufferi* (Cope, 1965), ao Centro-Leste da Argentina, *S. berthae* (Barrio, 1962), e algumas ilhas do Caribe, ocupando quase todos os ecossistemas tropicais e subtropicais ao longo de sua distribuição (Frost, 2013).

O gênero *Scinax* é composto em grande parte por espécies originalmente descritas ou formalmente incluídas dentro do grupo de *Hyla rubra* (ver breve revisão em Faivovich, 2002). Historicamente, as espécies de *Scinax* (= grupo de *Hyla rubra*) foram feneticamente alocadas em diversos grupos de espécies com base em caracteres e.g. osteológicos, morfológicos, reprodutivos e citológicos (Fouquette & Delahoussaye, 1977; Duellman & Wiens, 1992; Peixoto, 1987; Duellman, 1972; Lutz, 1973).

Estudos filogenéticos recentes (morfológico e molecular) têm corroborado o monofiletismo do gênero (proposto inicialmente por Duellman & Wiens, 1992) e gerado hipóteses sobre as relações interespecíficas das espécies constituintes (Faivovich, 2002; Faivovich *et al.*, 2005; Wiens *et al.*, 2010; Pyron & Wiens, 2011). Sinapomorfias sustentando o clado incluem e.g., redução das membranas entre os artelhos I e II (não estendendo-se além do tubérculo sub-articular do artelho I), origem do *m. pectoralis abdominalis* através de tendões bem definidos (cf. Duellman & Wiens, 1992; Faivovich, 2002) e transformações em proteínas nucleares e mitocondriais, e em genes ribossômicos (Faivovich *et al.*, 2005).

Em decorrência das análises cladísticas, todos os grupos de espécies de *Scinax* previamente reconhecidos são considerados atualmente como parte de dois grandes clados: o clado *S. catharinae*, biogeograficamente associado ao bioma Mata Atlântica (até o momento composto por 44 espécies), e o de *S. ruber*, que apresenta ampla distribuição geográfica com a maioria das espécies ocupando áreas tropicais e sub-tropicais da América Central e do Sul (até o momento composto por 67 espécies) (Faivovich, 2002; Faivovich *et al.*, 2005; Frost, 2013). Os grupos de espécies atualmente reconhecidos são os de *S. catharinae* e *S. perpusillus*, dentro do clado *S. catharinae*, e os grupos de *S. uruguayus* (reconhecido por Faivovich *et al.*, 2005; Pyron & Wiens, 2010) e de *S. rostratus*, ambos pertencendo ao clado *S. ruber* (Faivovich, 2002; Wiens *et al.*, 2010; Pyron & Wiens, 2011).

Juntamente com o gênero *Hypsiboas*, *Scinax* apresenta a maior diversidade em modos reprodutivos conhecidos dentre os hílideos neotropicais (Haddad & Sawaya, 2000). A diversidade de espécies e de ambientes ocupados está refletida em uma grande variedade de morfologia, comportamento, vocalizações e biologia reprodutiva (Duellman & Wiens, 1993), o que torna este grupo interessante para estudos de padrões de evolução de caracteres como canto, tamanho do corpo (Faivovich, 2002), modos reprodutivos (Bevier, 1997; Haddad & Sawaya, 2000) e seleção sexual (Bastos & Haddad, 1999).

As topologias (hipóteses de parentesco) já disponíveis podem servir de base teórica para o entendimento do padrão de evolução de caracteres de interesse no gênero (cantos de anúncio) através da aplicação de MCFs (e.g. Cocroft & Ryan, 1995; Ord & Martins, 2006).

Os objetivos do presente estudo foram: **(1)** Contribuir com a taxonomia e zoogeografia do gênero *Scinax* através da descrição detalhada dos caracteres do canto de anúncio de espécies do clado *S. ruber* e do clado *S. catharinae*, melhorando assim a caracterização biológica (diagnose) destas espécies; **(2)** Identificar e caracterizar a variação acústica intra-específica, i.e. interpopulacional, para a maior parte das espécies estudadas; **(3)** Comparar os resultados encontrados à descrições prévias na literatura discutindo as implicações taxonômicas e sistemáticas para as espécies estudadas; **(4)** Estimar o coeficiente de variação das características do canto de anúncio no gênero *Scinax* para identificar caracteres menos variáveis (i.e. estáticos) e dinâmicos do canto (i.e. maior variação); **(5)** Produzir uma base de dados acústicos (i.e. canto de anúncio) de alta qualidade, de maneira padronizada e detalhada para ser utilizada em uma abordagem comparada filogenética (**Capítulos 1 e 2**); **(6)** Reconhecer e diferenciar a magnitude de fatores filogenéticos sobre a diversificação inter-específica do canto de anúncio e sobre um caráter associado i.e., tamanho corporal, em um dos grupos mais especiosos e conspícuos de anuros neotropicais – pererecas do gênero *Scinax* – ou seja, detectar e quantificar o sinal filogenético destes caracteres (**Capítulo 2**); **(7)** Avaliar se caracteres acústicos associados a morfologia

ou comportamento-fisiologia apresentam diferentes níveis de sinal filogenético (**Capítulo 2**); **(8)** Testar a ocorrência de mudanças evolutivas correlacionadas/associadas entre caracteres do canto (e.g. duração do canto *versus* número de pulsos) e entre caracteres acústicos e o tamanho corporal (CRC) (**Capítulo 2**); e **(9)** Investigar o padrão evolutivo dos caracteres acústicos (canto de anúncio) e do CRC em *Scinax* visando determinar o ponto de origem e a sequência de transformação destes caracteres ao longo da filogenia – i.e. mapeamento de caracteres (**Capítulo 2**).

CONCLUSÕES

- Espécies/populações de *Scinax* foram acusticamente amostradas em 60 localidades (dados inéditos), concentrando-se principalmente nas regiões sudeste, central e sul do Brasil, dentro dos biomas Mata Atlântica e Cerrado. A análise destes dados permitiu a caracterização acústica detalhada de 40 espécies nominais do clado *Scinax* (i.e. 32 spp. clado *S. ruber*; 8 spp. clado *S. catharinae*) – o que corresponde a 36% das espécies atualmente conhecidas do gênero.
- Diferenças inter-específicas reportadas nas características do canto de anúncio destas espécies forneceram suporte robusto para a diagnose acústica de quase todas as espécies estudadas.
- Esta amostragem acústica intensiva para o gênero revelou elevados níveis de diversidade críptica em *Scinax*, i.e. indicando mais de 30 espécies ainda não descritas. A maior parte dessa diversidade críptica encontrada está oculta sob os nomes *S. squalirostris* (7 espécies crípticas) e *S. fuscomarginatus* (4 espécies crípticas). Desta forma, a análise acurada e detalhada dos dados acústicos do canto de anúncio revelaram um profundo impacto sobre a taxonomia do grupo.
- A base de dados interespecíficos de alta qualidade produzidos e a disponibilidade de hipóteses filogenéticas para *Scinax* na literatura permitiram investigar pela primeira vez a evolução dos sinais acústicos no gênero. As análises comparadas filogenéticas conduzidas revelaram altos níveis de sinal filogenético para a maioria dos caracteres do canto de anúncio investigados (i.e. 16 de 21 caracteres, com λ não diferindo de 1 nesses caracteres), sobre uma topologia de 31 spp. do gênero.
- A intensidade elevada de sinal filogenético encontrado foi similar aos níveis observados em caracteres morfológicos na literatura, não confirmando a hipótese de Blomberg e colaboradores (2003) de que caracteres comportamentais seriam mais lábeis em relação a caracteres morfológicos.
- As análises de mapeamento de caráter evidenciaram dois padrões principais de canto de anúncio em *Scinax*, cada padrão associado a um dos grande clados do grupo, além de fornecerem evidência robusta para o suporte de sinapomorfias acústicas para cada clado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS (INTRODUÇÃO GERAL)

- Angulo, A., Cocroft, R. B. & Reichle, S. 2003. Species identity in the genus *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Peru. *Herpetologica*, 59: 490–504.
- Angulo, A. & Reichle, S. 2008. Acoustic signals, species diagnosis and species concepts: the case of a new cryptic species of *Leptodactylus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from the Chapare region, Bolivia. *Zool. J. Linn. Soc.*, 152: 59–77.
- Autumn, K., Ryan, M. J. & Wake, D. B. 2002. Integrating historical and mechanistic biology enhances the study of adaptation. *Quart. Rev. Biol.*, 77: 383–405.
- Basolo, A. L. 1990. Female preferences predate the evolution of the sword on swordtail fish. *Science*, 250: 808–810.
- Bastos, R. P. & Haddad, C. F. B. 1999. Atividade reprodutiva de *Scinax rizibilis* (Bokermann) (Anura, Hylidae) na Floresta Atlântica, sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Zool.*, 16: 409–421.
- Blair, W. F. 1955. Mating call and stage of speciation in the *Microhyla olivacea*-*M. carolinensis*. *Evolution*, 9: 469–480.
- Blair, W. F. 1958. Mating call in the speciation of anuran amphibians. *The American Naturalist*, 92: 27–51.
- Blomberg, S. P., T. Garland, Jr., & Ives, A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57: 717–745.
- Brooks, D. R. & McLennan, D. A. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology*. University Chicago Press.
- Brooks, D. R. & McLennan, D. A. 2002. *The Nature of Diversity*. Univ. Chicago Press.
- Canedo, C. & Pombal Jr, J. P. 2007. Two new species of torrent frogs of the genus *Hylodes* (Anura, Hylodidae) with nuptial thumb tubercles. *Herpetologica*, 63: 224–235.
- Cocroft, R. B., & Ryan, M. J. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour*, 49: 283–303.
- Cocroft, R., Morales, V. R. & R. W. McDiarmid. 2001. *Frogs of Tambopata, Peru* (CD). Macaulay Library of Natural Sounds, Cornell Laboratory of Ornithology. New York, Ithaca.
- Diniz-Filho, J. A. F. 2000. *Métodos Filogenéticos Comparativos*. Holos Editora. Ribeirão Preto.
- Duellman, W. E. 1972. South American frogs of the *Hyla rostrata* group (Amphibia, Anura, Hylidae). *Zool. Mededel. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden*, 47: 177–192.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw–Hill, New York.
- Duellman, W.E & Wiens, J. J. 1992. The status of the hylid frog genus *Oloolygon* and the recognition of *Scinax* Wagler, 1830. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 151: 1–23.

- Erdtmann, L. & Amézquita, A. 2009. Differential evolution of advertisement call traits in dart-poison frogs (Anura:Dendrobatidae). *Ethology*, 115: 801–811.
- Faivovich, J. 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Cladistics*, 18: 367–393.
- Faivovich, J., Haddad, C. F. B., Garcia, P. C. A., Frost, D. R., Campbell, J. A. & W. C. Wheeler. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. 2005. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 294: 240 pp.
- Ferrarezi, H. & Gimenez, E. A. 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). *J. Comp. Biol.*, 1: 75–94.
- Fouquette, Jr M. J. & Delahoussaye. 1977. Sperm Morphology in the *Hyla rubra* group (Amphibia, Anura, Hylidae), and Its Bearing on generic status. *Journal of Herpetology*, 11: 387–396.
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H. & Pagel, M. 2002. Phylogenetic Analysis and Comparative Data: A Test and Review of Evidence. *American Naturalist*, 160: 712–726.
- Frost, D. R. 2013. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6 (9 January 2013). *Electronic Database accessible at* <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Gerhardt, H. C. & Huber, F. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans*. Chicago and London, University of Chicago Press.
- Haddad, C. F. B. & Sawaya, R. J. 2000. Reproductive Modes of Atlantic Forest hylid frogs: a general overview and the description of a new model. *Biotropica*, 32: 862–871.
- Harvey, P. H. & Pagel, M. 1991. *The comparative method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Heyer, W. R., García-López, J. M. & Cardoso, A. J. 1996. Advertisement call variation in the *Leptodactylus mystaceus* species complex (Amphibia: Leptodactylidae) with a description of a new sibling species. *Amphibia-Reptilia*, 17: 7–31.
- Kwet, A. 2007. Bioacoustic variation in the genus *Adenomera* in southern Brazil, with revalidation of *Leptodactylus nanus* Müller, 1922 (Anura: Leptodactylidae). *Mitt. Mus. Nat. Berlin, Zool. Reihe.*, 83: 56–68.
- Littlejohn, M. J. & Loftus-Hills, J. J. 1968. An experimental evaluation of premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). *Evolution*, 22: 659–663.
- Lutz, B. 1973. *Brazilian species of Hyla*. University of Texas Press, Austin, Texas, U.S.A.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 1992. *Analysis of phylogeny and character evolution*. Version 3.0. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts.

- Narins, P. M., Feng, A. S., Fay, R. R. & Popper, A. N. 2007. Hearing and Sound Communication in Amphibians. New York, Springer.
- Nunn, C. L. 2011. The Comparative Approach in Evolutionary Anthropology and Biology. University of Chicago Press.
- Ord, T. J. & Martins, E. P. 2006. Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour*, 71: 1411–1429.
- Padial, J. M., Köhler, J., Muñoz, A. & I. L. Riva. 2008. Assessing the taxonomic status of tropical frogs through bioacoustics: geographical variation in the advertisement calls in the *Eleutherodactylus discoidalis* species group (Anura). *Zool. J. Linn. Soc.*, 152: 353–365.
- Pyron, R. A. & Wiens, J. J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 543–583.
- Rezende, E. L. & Diniz-Filho, A. F. 2012. Phylogenetic analyses: comparing species to infer adaptations and physiological mechanisms. *Comprehensive Physiology*, 2: 639–673.
- Robillard, T., Höbel, G. & Gerhardt, C. 2006. Evolution of advertisement signals in North American hylid frogs: vocalizations as end-products of calling behavior. *Cladistics*, 22: 533–545.
- Ryan, M. J. 1985. *The Tungara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ryan, M. J. & Drewes, R. C. 1990. Vocal morphology of the *Physalaemus pustulosus* species group (Leptodactylidae): morphological response to sexual selection for complex calls. *Biol. J. Linn. Soc.*, 40: 37–52.
- Seddon, N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds. *Evolution*, 59: 200–215.
- Wells, K. D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25: 666–693.
- Wells, K. D. 2007. *The ecology & Behaviour of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Wiens, J. J., Kuczynski, C. A., Hua, X. & Moen, D. S. 2010. An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 871–882.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS (CAPÍTULO 1)

- Andrade, G. V. & Cardoso, A. J. 1991. Descrição de larvas e biologia de quatro espécies de *Hyla* (Amphibia, Anura). *Rev. Brasil. Biol.*, 51: 391–402.
- Angulo, A. & Reichle, S. 2008. Acoustic signals, species diagnosis and species concepts: the case of a new cryptic species of *Leptodactylus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from the Chapare region, Bolivia. *Zool. J. Linn. Soc.*, 152: 59–77.
- Araujo, C. O., Condez, T. H. & Haddad, C. F. B. 2007. Amphibia, Anura, *Barycholos ternetzi*, *Chaunus rubescens*, and *Scinax canastrensis*: Distribution extension, new state record. *Check List*, 3: 153–155.
- Barrio, A. 1962. Los Hylidae de Punta Lara, provincia de Buenos Aires. *Physis*, 23: 129–142.
- Barrio, A. 1964. Characteristics of *Hyla berthae* (Amphibia: Salientia). *Copeia*, 1964: 583–585.
- Bastos, R. P. & Haddad, C. F. B. 2002. Acoustic and aggressive interactions in *Scinax rizibilis* (Anura: Hylidae) during the reproductive activity in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 23: 97–104.
- Bastos, R. P., Alcantara, M. B., Morais, A. R., Lingnau, R. & Signorelli, L. 2011. Vocal behaviour and conspecific call response in *Scinax centralis*. *Herpetological Journal*, 21: 43–50.
- Beecher, M. D. 1988. Spectrographic analysis of animal vocalizations: implications of the “Uncertainty Principle”. *Bioacoustics*, 1: 187–208.
- Beeman, K. 1998. Digital signal analysis, editing and synthesis. In *Animal Acoustic Communication: Sound Analysis and Research Methods*. Eds. S. L. Hopp, M. J. Owren & C. S. Evans. pp. 59–103. Springer- Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- Bevier, C.R., Gomes, F.R. & Navas, A. C. 2008. Variation in call structure and calling behavior in treefrogs of the genus *Scinax*. *S. Am. J. Herp.*, 3: 196–206.
- Bickford, D., Lohman, D. J., Navjot, S. S., Ng, P. K. L., Meier, R., Winker, K., Ingram, K. K. & Das, I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends Ecol. and Evol.*, 22: 148–155.
- Bilate, M. & Lack, E. 2011. The advertisement call of *Scinax similis* (Cochran, 1952) (Amphibia, Anura). *S. Am. J. Herp.*, 6: 54–58.
- Blair, W. F. 1955. Mating call and stage of speciation in the *Microhyla olivacea*-*M. carolinensis*. *Evolution*, 9: 469–480.
- Blair, W. F. 1958a. Mating call in the speciation of anuran amphibians. *The American Naturalist*, 92: 27–51.

- Blair, W. F. 1958b. Naturalists call structure and species groups in U. S. treefrogs (*Hyla*). The Southwestern Naturalist, 3: 77–89.
- Blair, W. F. 1960. Mating call as evidence of relations in the *Hyla eximia*. The Southwestern Naturalist, 5: 129–135.
- Blair, W. F. 1962. Non-morphological data in anuran classification. Systematic Zoology, 11: 72–84.
- Blair, W. F. 1964. Isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran. Quart. Rev. Biol., 39: 334–344.
- Bokermann, W. C. A. 1964. Uma nova espécie de *Hyla* da Serra do Mar em São Paulo (Amphibia: Salientia). Rev. Brasil. Biol., 24: 429–434.
- Bokermann, W. C. A. 1966. Notas sobre Hylidae do Espírito Santo (Amphibia: Salientia). Rev. Brasil. Biol., 26: 29–37.
- Bokermann, W. C. A. 1967. Notas sobre *Hyla duartei* B. Lutz (Anura, Hylidae). An. Acad. Brasil. Cienc., 39: 436–440.
- Bokermann, W. C. A. 1969. Notas sobre *Hyla aurata* Wied, 1824 (Anura, Hylidae). Rev. Brasil. Biol., 29: 159–162.
- Bokermann, W. C. A. & Sazima, I. 1973. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 1: Duas espécies novas de *Hyla* (Anura, Hylidae). Rev. Bras. Biol., 33: 521–528.
- Borteiro, C., Nieto, C. & Kolenc, F. 2007. Amphibia, Anura, Hylidae, *Scinax aromothyella*: Distribution extension and habitat. Check List 3: 109–110.
- Brower, A. V. Z. & de Pinna, M. C. C. 2012. Homology and errors. Cladistics, 28: 529–538.
- Canedo, C. & Pombal Jr, J. P. 2007. Two new species of torrent frogs of the genus *Hylodes* (Anura, Hylodidae) with nuptial thumb tubercles. Herpetologica, 63: 224–235.
- Cracraft, J. 1981. The use of functional and adaptive criteria in phylogenetic systematics. American Zoologist, 21:21–36.
- Caramaschi, U., Nunes, I., Nascimento, L. B. & Carvalho Jr., R. R. .2013 .The type locality of *Scinax dolloi* (Werner, 1903) (Anura, Hylidae). Zootaxa, 3691: 299–300.
- Cardoso, A. J. & Haddad, C. F. B. 1982. Nova espécie de *Hyla* da Serra da Canastra (Amphibia, Anura, Hylidae). Rev. Brasil. Biol., 42: 499–503.
- Cardoso, M. W. & Pombal Jr., J. P. 2010. A new species of small *Scinax* Wagler, 1830 (Amphibia, Anura, Hylidae) of the *Scinax ruber* clade from Cerrado of central Brazil. Amphibia-Reptilia, 31: 411–418.
- Carneiro, M. C. L., Magalhães, P. S. & Juncá, F. A. 2004. Descrição do girino e vocalização de *Scinax pachycrus* (Miranda-Ribeiro, 1937) (Amphibia, Anura, Hylidae). Arq. Mus. Nac., 62: 241–246.

- Carvalho-e-Silva, S. P. & Carvalho-e-Silva, A. M. P. T. 1994. Descrição das larvas de *Ololygon albicans* e de *Ololygon trapicheiroi* com considerações sobre sua biologia (Amphibia, Anura, Hylidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 54: 55–62.
- Carvalho-e-Silva, A. M. T., Silva, G. R.; Carvalho-e-Silva, S. P. 2008. Anuros da Reserva Rio das Pedras, Mangaratiba, RJ, Brasil. *Biota Neotrópica*, 8: 199–209.
- Castellano, S. & Giacoma, C. 1998. Stabilizing and directional female choice for male calls in the European green toad. *Anim. Behav.*, 56: 275–287.
- Clements, M. 1998. Digital signal acquisition and representation. In *Animal Acoustic Communication: Sound Analysis and Research Methods*. Eds. S. L. Hopp, M. J. Owren & C. S. Evans. pp. 27–57. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- Cocroft, R. B. & M. J. Ryan. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behavior.*, 49: 283–303.
- Cocroft, R., Morales, V. R. & R. W. McDiarmid. 2001. *Frogs of Tambopata, Peru (CD)*. Macaulay Library of Natural Sounds, Cornell Laboratory of Ornithology. New York, Ithaca.
- Conte, C. E., Nomura, F., Machado, F. A., Kwet, A., Lingnau, R. & Rossa-Feres, D. C. 2010. Novos registros na distribuição geográfica de anuros na Floresta com Araucária e considerações sobre suas vocalizações. *Biota Neotrópica*, 10: 201–224.
- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biol. J. Linn. Soc.*, 85: 407–415.
- De la Riva, I., Márquez, R. & J. Bosch. 1994. Advertisement calls of Bolivian species of *Scinax* (Amphibia, Anura, Hylidae). *Bijdr. tot de Dierk.*, 64: 75–85.
- de Pinna, M. G. G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7: 367–394.
- De Queiroz, K. 2005a. Ernst Mayr and the modern concept of species. *Proc. Nat. Ac. Sci.*, 102: 6600–6607.
- De Queiroz, K. 2005b. A unified concept of species and its consequences for the future of taxonomy. *Proc. Cal. Ac. Sci.*, 56: 196–215.
- Dubois, A. 2003. The relationships between taxonomy and conservation biology in the century of extinctions. *C. R. Biologies*, 326: 9–21.
- Duellman, W. E. 1967. Courtship isolating mechanisms in Costa Rican hylid frogs. *Herpetologica*, 23: 169–183.
- Duellman, W. E. 1970a. *Hylid Frogs of Middle America*. University of Kansas Museum of Natural History, Monographs (1). Lawrence, Kansas.

- Duellman, W. E. 1970b. Identity of the South American hylid frog *Garbeana garbei*. *Copeia*, 1970: 534–538.
- Duellman, W. E. 1971. On the identities of some Ecuadorian hylid frogs. *Herpetologica*, 27: 212–227.
- Duellman, W. E. 1972a. South American frogs of the *Hyla rostrata* group (Amphibia, Anura, Hylidae). *Zool. Mededel. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden*, 47: 177–192.
- Duellman, W. E. 1972b. A new species of *Hyla* from Amazonian Ecuador. *Copeia*, 1972: 265–271.
- Duellman, W. E. 1973. Descriptions of new hylidae frogs from Colombia and Ecuador. *Herpetologica*, 29: 219–227.
- Duellman, W. E. & Pyles, R. A. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia*, 1983: 639–649.
- Duellman, W. E. 1986. Two new species of *Ololygon* (Anura: Hylidae) from the Venezuelan Guyana. *Copeia*, 4: 864–870.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw–Hill, New York.
- Duellman, W.E & Wiens, J. J. 1992. The status of the hylid frog genus *Ololygon* and the recognition of *Scinax* Wagler, 1830. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist., The University of Kansas* 151: 1–23.
- Duellman, W. E. & Wiens, J. J. 1993. Hylid frogs of the genus *Scinax* Wagler, 1830, in Amazonian Ecuador and Peru. *Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 153: 1–57.
- Duellman, W. E. 2005. *Cusco Amazónico: The Lives of Amphibians and Reptiles in an Amazonian Rainforest*. Ithaca: Cornell University Press.
- Drummond, L. O., Baêta, D. & Pires, M. R. S. 2007. A new species of *Scinax* (Anura, Hylidae) of the *S. ruber* clade from Minas Gerais, Brazil. *Zootaxa*, 1612: 45–53.
- Eterovick, P. C. & Sazima, I. 2004. *Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil*. Belo Horizonte, PUCMinas.
- Faivovich, J. 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). *Cladistics*, 18: 367–393.
- Faivovich, J. 2005. A new species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from Misiones, Argentina. *Herpetologica*, 61: 69–77.
- Fouquet, A. Vences, M., Salducci, M. D., Meyer, A., Marty, C., Blanc, M. & Gilles, A. 2007. Revealing cryptic diversity using molecular phylogenetics and phylogeography in frogs of the *Scinax ruber* and *Rhinella margaritifera* species groups. *Mol. Phyl. Evol.*, 43: 567–582.
- Free Software Foundation, Inc. 1991. *Audacity: a free, cross-platform digital audio editor*. Version 1.2.6. Free Software Foundation Inc.
- Frommolt, K. H. 1999. Sidebands-facts and artefacts. *Bioacoustics*, 10: 219–224.

- Frost, D. R. 2013. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6 (9 January 2013). *Electronic Database accessible at* <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Funk, W. C., Caminer, M. & Ron, S. R. 2012. High levels of cryptic species diversity uncovered in Amazonian frogs. *Proc. R. Soc. B*, 279: 1806–1814.
- Heyer, W. R., García-López, J. M. & Cardoso, A. J. 1996. Advertisement call variation in the *Leptodactylus mystaceus* species complex (Amphibia: Leptodactylidae) with a description of a new sibling species. *Amphibia-Reptilia*, 17: 7–31.
- Gayou, D. C. 1984. Effects of temperature on the mating call of *Hyla versicolor*. *Copeia*, 1984: 733–738.
- Gerhardt, H. C. 1975. Sound pressure levels and radiation patterns of the vocalizations of some North American frogs and toads. *J. Comp. Physiol.*, 102: 1–12.
- Gerhardt, H. C. 1991. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour*, 42: 615–635.
- Gerhardt, H. C. 1998. Acoustic signals of animals: recording, field measurements, analysis and description. In *Animal Acoustic Communication: Sound Analysis and Research Methods*. Eds. S. L. Hopp, M. J. Owren & C. S. Evans. pp. 1–25. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- Gerhardt, H. C. & Huber, F. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans*. University of Chicago Press, Chicago and London.
- Giaretta, A. A. & Sazima, I. 1993. Nova espécie de *Proceratophrys* Mir. Rib. do sul de Minas Gerais, Brasil (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 53: 13–19.
- Giaretta, A. A. & Facure, K. G. 2004. Reproductive ecology and behavior of *Thoropa miliaris* (Spix, 1824) (Anura, Leptodactylidae, Telmatobiinae). *Biota Neotrópica*, 4: 1–10.
- Giaretta, A. A. & Facure, K. G. 2008. Reproduction and habitat of ten Brazilian frogs (Anura). *Contemporary Herpetology*, 2008: 1–4.
- Gordo, M. & Campos, Z. (2003) Listagem dos anuros da estação ecológica Nhumirim e arredores, Pantanal Sul. Embrapa Pantanal Press, Corumbá.
- Gridi-Papp, M. 2003. Mechanism, behavior and evolution of calling in four North American treefrogs. PhD Thesis.
- Gridi-Papp, M. (2004): Sound Ruler. V0941. *Available at:* <<http://soundruler.sourceforge.net>>

- Gridi-Papp, M. 2008. The Structure of vocal sounds produced with the mouth closed or with the mouth open in treefrogs. *J. Acoustic. Soc. Am.*, 123: 2895–2902.
- Haddad, C. F. B., Andrade, G. V. & Cardoso, A. J. 1988. Anfíbios anuros do Parque Nacional da Serra da Canastra, Estado de Minas Gerais. *Brasil Florestal*, 64: 9–20.
- Heyer, W. R. 1980. The calls and taxonomic position of *Hyla gieslery* and *Ololygon opalina* (Amphibia: Anura: Hylidae). *Proc. Biol. Soc. Wash*, 93: 655–661.
- Heyer, W. R., Rand, A. S., Cruz, C. A. G., Peixoto, O. & Nelson, C. E. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia*, 31: 231–410.
- Ibáñez, R. D., Rand, A. S., Ryan, M. J. & Jaramillo, C. A. 1999. Vocalizaciones de ranas y sapos del Monumento Natural Barro Colorado, Parque Nacional Soberanía y áreas adyacentes (CD). Sony Music Entertainment, S.A. Fundacion Natura Apartado. Panama, Llanos de Curundu.
- Izecksohn, E. & Carvalho-e-Silva, S. P. 2010. Anfíbios do Município do Rio de Janeiro. Segunda Edição. Editora UFRJ, Rio de Janeiro.
- Kwet, A. 2007. Bioacoustic variation in the genus *Adenomera* in southern Brazil, with revalidation of *Leptodactylus nanus* Müller, 1922 (Anura: Leptodactylidae). *Mitt. Mus. Nat. Berlin, Zool. Reihe.*, 83: 56–68.
- Kwet, A. 2001a. Südbrasilianische Laubfrösche der Gattung *Scinax* mit Bemerkungen zum Geschlecht des Gattungsnamens und zum taxonomischen Status von *Hyla granulata* Peters, 1871. *Salamandra*, 37: 211–238.
- Kwet, A. 2001b. Frösche im Brasilianischen Araukarienwald. Anurengemeinschaft des Araukarienwaldes von Rio Grande do Sul: Diversität, Reproduktion und Ressourcenaufteilung. Münster. Natur und Tier Verlag.
- Kwet, A. & Márquez, R. 2010. Sound guide of the calls of frogs and toads from southern Brazil and Uruguay / Guia de cantos das rãs e sapos do sul do Brasil e Uruguai / Guía sonora de los sonidos de ranas y sapos del sur de Brasil y Uruguay. Fonoteca, Madrid, double CD and booklet.
- Langone, J. A. 1990. Revalidacion de *Hyla uruguayana* Schmidt, 1944 (Amphibia, Anura, Hylidae). *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, 12: 1–9.
- Langone, J. A. 1997. *Hyla uruguayana* K. P. Schmidt, 1944 (Amphibia, Anura, Hylidae). Primera cita para el estado Brasileño de Santa Catarina. *Cuad. Herpetol.*, 11: 87–89.
- Lescure, J. & Marty, C. 2000. Atlas des Amphibiens de Guyane. Patrimoines Naturels 45 Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

- Lima, A. P., Magnusson, W. E., Menin, M.; Erdtmann, L. K., Rodrigues, D. J., Keller, C. & Hodl, W. 2008. Guia de sapos da Reserva Ducke - Amazônia Central / Guide to the frogs of Reserva Ducke - Central Amazonia. 1. ed. Manaus: Áttema Design Editorial.
- Littlejohn, M. J. 1959. Call structure in a complex of seven species of *Crinia* (Anura, Leptodactylidae). *Evolution*, 13: 452–468.
- Littlejohn, M.J., Fouquette Jr., M. J. & Johnson, C. 1960. Call discrimination by female frogs of the *Hyla versicolor* complex. *Copeia*, 1960: 47–49.
- Littlejohn, M. J. & Loftus-Hills, J. J. 1968. An experimental evaluation of premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). *Evolution*, 22: 659–663.
- Lourenço, A. C. C. Baêta, D., Monteiro, V. S. & Pires, M. R. S. 2009. O Canto de anúncio de *Scinax luizotavioi* (Caramaschi & Kisteumacher, 1989) (Anura, Hylidae). *Arq. Mus. Nac.*, 67: 73–79.
- Lucas, E. M. & Marocco, J. C. 2011. Anurofauna (Amphibia, Anura) em um remanescente de Floresta Ombrófila Mista no Estado de Santa Catarina, Sul do Brasil. *Biota Neotrópica*, 11: 1–8.
- Lüddecke, H. & Sánchez, O. R. 2002. Are tropical highland frog calls cold-adapted ? The case of the Andean frog *Hyla labialis*. *Biotropica*, 34: 281–288.
- Luna-Dias, C., Carvalho-e-Silva, S. P. & Carvalho-e-Silva, A. M. P. T. 2009. Amphibia, Anura, Hylidae, *Scinax trapicheiroi*: Distribution extension. *Check List*, 5: 251–253.
- Lutz, B. 1973. Brazilian species of *Hyla*. University of Texas Press, Austin, Texas, U.S.A.
- Magrini, L. & A. A. Giaretta. 2010. Calls of two Brazilian species of *Scinax* of the *S. ruber* clade (Anura: Hylidae). *Herp. Notes*, 2001: 121–126.
- Magrini, L., Carvalho-e-Silva, S. P., Béda, A. F. & Giaretta, A. A. 2011. Calls of five species of the *Scinax ruber* (Anura: Hylidae) clade from Brazil with comments on their taxonomy. *Zootaxa*, 3066: 37–51.
- Marquez, R., De la Riva, I. Bosch, J. & Matheu, E. 2002. Guía sonora de las ranas y sapos de Bolivia. CD 1. ALOSA, Fonoteca Zoológica MNCN. Madrid.
- Marty, C. & P. Gaucher. 1999. The Tailless Amphibians of French Guiana / Amphibiens Anoures de Guyane (CD). Bird Songs International, Netherlands, Westernieland.
- McClelland, B. E., Wilczynski, W. & Ryan, M. J. 1998. Intraspecific variation in laryngeal and ear morphology in male cricket frogs (*Acris crepitans*). *Biol. J. Linn. Soc.*, 63: 51–67.
- McLister, J. D., Stevens, E. D. & Bogart, J. P. 1995. Comparative contractile dynamics of calling and locomotor muscles in three hylid frogs. *J. Exp. Biol.*, 198: 1527–1538.

- Mendes, C. V. M., Junior, E. M., Ruas, D. S., Oliveira, R. M. & Solé, M. 2013. Advertisement call of *Scinax strigilatus* (Spix, 1824) (Anura: Hylidae) from southern Bahia, Brazil. *Zootaxa*, 3647: 499–500.
- Moraes, R. A., Sawaya, R. J. & Barrella, W. 2007. Composição e diversidade de anfíbios anuros em dois ambientes de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, sudeste do Brasil. *Biota Neotrópica*, 7: 27–36.
- Myers, N., Mittermeier, R. A.; Mittermeier, C. G.; Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853–858.
- Narins, P. M., Feng, A. S., Fay, R. R. & Popper, A. N. 2007. *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. New York, Springer.
- Narvaes, P., Bertoluci, J. & Rodrigues, M. T. 2009. Species composition, habitat use and breeding seasons of anurans of the restinga forest of the Estação Ecológica Juréia-Itatins, Southeastern Brazil. *Biota Neotrópica*, 9: 117–123.
- Nunes, I., Santiago, R. S. & Juncá, F. A. 2007. Advertisement call of four hylid frogs from the state of Bahia, northeastern Brazil. *S. Am. J. Herpetol.*, 2: 89–96.
- Nunes, I., Carvalho Jr, R. R. & Pereira, E. G. 2010. A new species of *Scinax* Wagler (Anura: Hylidae) from Cerrado of Brazil. *Zootaxa*, 2514: 24–34.
- Nunes, I. & Pombal Jr, J. P. 2010. A new *Scinax* Wagler (Amphibia, Anura, Hylidae) from the Atlantic Rain Forest remains of southern state of Bahia, north-eastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 31: 347–353.
- Nunes, I. & Pombal Jr, J. P. 2011. A new snouted treefrog of the speciose genus *Scinax* Wagler (Anura, Hylidae) from northeastern Brazil. *Herpetologica*, 67: 80–88.
- Nunes, I., Kwet, A. & Pombal Jr., J. P. 2012. Taxonomic revision of the *Scinax alter* species complex (Anura: Hylidae). *Copeia*, 3: 554–569.
- Oliveira-Filho, J. C. & Kokubum, M. N. C. 2003. *Scinax canastrensis*. Brazil: Minas Gerais. *Herpetological Review*, 34: 163.
- Oliveira, P. S. & R. J. Marquis. 2002. *The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna*. Columbia University Press, New York.
- Padial, J. M., Köhler, J., Muñoz, A. & I. L. Riva. 2008. Assessing the taxonomic status of tropical frogs through bioacoustics: geographical variation in the advertisement calls in the *Eleutherodactylus discoidalis* species group (Anura). *Zool. J. Linn. Soc.*, 152: 353–365.
- Padial, J. M. & De la Riva, I. .2009. Integrative taxonomy reveals cryptic Amazonian species of *Pristimantis* (Anura: Strabomantidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, 155: 97–122.

- Pereyra, M. O., Borteiro, C., Baldo, D., Kolenc, F. & Conte, C. E. 2012. Advertisement call of the closely related species *Scinax aromothyella* Faivovich 2005 and *S. berthae* (Barrio 1962), with comments on the complex calls in the *S. catharinae* group. *Herpetological Journal*, 22: 133–137.
- Pombal Jr., J. P., Haddad, C. F. B. & Kasahara, S. 1995a. A new species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from southeastern Brazil, with comments on the genus. *Journal of Herpetology*, 29: 1–6.
- Pombal Jr., J. P., Bastos, R. P. & Haddad, C. F. B. 1995b [1996]. Vocalizações de algumas espécies do gênero *Scinax* (Anura, Hylidae) do sudeste do Brasil e comentários taxonômicos. *Naturalia*, 20: 213–225.
- Pombal Jr., J. P., Carvalho Jr, R. R., Canelas, M. A. S. & Bastos, R. P. 2010. A new *Scinax* of the *S. catharinae* species group from Central Brazil (Amphibia: Anura: Hylidae). *Zoologia*, 27: 795–802.
- Pombal Jr., J. P., Bilate, M., Gambale, P. G., Signorelli, L. & Bastos, R. P. 2011. A new miniature treefrog of the *Scinax ruber* clade from the Cerrado of Central Brazil (Anura: Hylidae). *Herpetologica*, 67: 288–299.
- Pugliese, A., Pombal, J. P., Jr. & Sazima, I. 2004. A new species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from rocky montane field of the Serra do Cipó, southeastern Brazil. *Zootaxa*, 688: 1–15.
- Pugliese, A., Baêta, D. & Pombal Jr., J. P. 2009. A new species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from rocky montane fields in Southeastern and Central Brazil. *Zootaxa*, 2269: 53–64.
- Pyburn, W. F., & Fouquette, Jr., M. J. 1971. A new striped treefrog from Central Colombia. *Journal of Herpetology*, 5: 97–101.
- Pyron, R. A. & Wiens, J. J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Mol. Phyl. Evol.*, 61: 543–583.
- R Developmental Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3–900051–07–0, URL <http://www.R-project.org>.
- Raven Pro 1.4. Interactive Sound Analysis Software. Bioacoustics Research Program. Cornell Lab of Ornithology. New York, Ithaca.
- Read, M. 2000. Frogs of the Ecuadorian Amazon. A guide to their calls (CD). Morley Read Productions, Cornwall, England.

- Reichle S., Lötters, S., De la Riva, I. 2001. A new species of the discoidalis group of *Eleutherodactylus* (Anura, Leptodactylidae) from inner-Andean dry valleys of Bolivia. *Journal of Herpetology*, 35: 21–26.
- Rico, M., Rocha, C. F. D., Borges, V. N. T. & Sluys, M. V. 2004. Breeding ecology of *Scinax trapicheiroi* (Anura, Hylidae) at a creek in the Atlantic Rainforest of Ilha Grande, southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 25: 277–286.
- Robillard, T., Höbel, G. & Gerhardt, H. C. 2006. Evolution of advertisement signals in North American hylid frogs: vocalizations as end-products of calling behavior. *Cladistics*, 22: 533–545.
- Salles, R. O. L., Weber, L. N. & Silva-Soares, T. 2009. Amphibia, Anura, Parque Natural Municipal da Taquara, municipality of Duque de Caxias, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. *Check List*, 5: 840–854.
- Savage, J. M. 2002. *The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between Two Continents, between Two Seas*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Schmidt, R. S. 1965. Larynx control and call production in frogs. *Copeia*, 1965: 143–147.
- Schneider, H. & Sinsch, U. 1999. Taxonomic reassessment of Middle Eastern water frogs: bioacoustic variation among populations considered as *Rana ridibunda*, *R. bedriagae* or *R. levantina*. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 37: 57–65.
- Serafim, H., Cicchi, P. J. P., Ienne, S. & Jim, J. 2008. Anurans of remnants of Atlantic forest of São José do Barreiro municipality, São Paulo State, Brazil. *Biota Neotrópica*, 8: 69–78.
- Silva, W. R., Giaretta, A. A. & Facure, K. G. 2005. On the natural history of the South American pepper frog, *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824) (Anura: Leptodactylidae). *J. Natural History*, 2005: 555–566.
- Silva, W. R. & Giaretta, A. A. 2008. Further notes on the natural history of the South American pepper frog, *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824) (Anura, Leptodactylidae). *Braz. J. Biol.*, 68: 403–407.
- Silva-Soares, T., Hepp, F., Costa, P. N., Luna-Dias, C., Gomes, M. R., Carvalho-e-Silva, A. M. P. T. & Carvalho-e-Silva, S. P. 2010. Anuran Amphibians from RPPN Campo Escoteiro Geraldo Hugo Nunes, Guapimirim Municipality, Rio de Janeiro, Southeastern Brazil. *Biota Neotrópica*, 10: 225–233.
- Siqueira, C. C., Vrcibradic, D., Dorigo, T. A. & Rocha, C. F. D. 2011. Anurans from two high-elevation areas of Atlantic Forest in the state of Rio de Janeiro, Brazil. *Zoologia*, 28: 457–464.
- Straneck, R., Olmedo, E. V. & Carrizo, G. R. 1993. *Catalogo de voces de anfibios argentinos = Catalogue of the voices of Argentine amphibians*. L.O.L.A. Buenos Aires.

- Sueur, J., Aubin, T. & Simonis, C. 2008. Seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics*, 18: 213–226.
- Tárano, Z. 2010. Advertisement Calls and Calling Habits of Frogs from a Flooded Savanna of Venezuela. *S. Am. J. Herp.*, 5: 221–240.
- Tokudaa, I., Riede, T., Neubauer, J., Owren, M. & Herznel., H. 2002. Nonlinear analysis of irregular animal vocalizations. *J. Acoust. Soc. Am.*, 111: 2908–2919.
- Toledo, L. F. & C. F. B. Haddad. 2005. Acoustic repertoire and calling behavior of *Scinax fuscomarginatus* (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology*, 39: 455–464.
- Toledo, L. F. & Haddad, C. F. B. 2008. Guia interativo dos anfíbios anuros da Mata Atlântica. Neotropica.
- Tysona, R. B., Nowacek, D. P. & Miller, P. J. O. 2007. Nonlinear phenomena in the vocalizations of North Atlantic right whales (*Eubalaena glacialis*) and killer whales (*Orcinus orca*). *J. Acoust. Soc. Am.*, 122: 1365–1673.
- Uetanabaro, M., Prado, C.P.A., Rodrigues, D.J., Gordo, M. & Campos, Z. (2008) Guia de campo dos anuros do Pantanal e planaltos de entorno. UFMS Press & UFMT Press, Campo Grande & Cuiabá.
- Verdade, V. K., Rodrigues, M. T., Pavan, D. 2009. Anfíbios Anuros da região da Estação Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba. In: M. I. M. S. Lopes; M. Kirizawa and M. M. R. F. Melo. (Org.). Patrimônio da Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba. A antiga Estação Biológica do Alto da Serra. São Paulo: Editora Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, p. 579–604.
- Zweifel, R. G. 1959. Effect of temperature on call of the frog, *Bombina variegata*. *Copeia*, 1959: 322–327.
- Wells, K. D. 2007. *The ecology & Behaviour of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Wiens, J. J., Kuczynski, C. A., Hua, X. & D. S. Moen. 2010. An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 871–882.
- Wilden, I., Herznel, H., Peters, G. & Tembrock, G. 1998. Subharmonics, biphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization. *Bioacoustics*, 9: 171–196.
- Will, K.W., Mishler, B. D. & Wheeler, Q. D. 2005. The perils of DNA barcoding and the need for integrative taxonomy. *Systematic Biology*, 54: 844–851.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS (CAPÍTULO 2)

- Autumn, K., Ryan, M. J. & Wake, D. B. 2002. Integrating historical and mechanistic biology enhances the study of adaptation. *Quart. Rev. Biol.*, 77: 383–405.
- Basolo, A. L. 1990. Female preferences predate the evolution of the sword on swordtail fish. *Science*, 250: 808–810.
- Blair, W. F. 1955. Mating call and stage of speciation in the *Microhyla olivacea*-*M. carolinensis*. *Evolution*, 9: 469–480.
- Blair, W. F. 1958a. Mating call in the speciation of anuran amphibians. *The American Naturalist*, 92: 27–51.
- Blair, W. F. 1958b. Naturalists call structure and species groups in U. S. treefrogs (*Hyla*). *Southwestern Naturalist*, 3: 77–89.
- Blomberg, S. P. & Garland, T. 2002. Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *J. Evol. Biol.*, 15: 899–910.
- Blomberg, S. P., T. Garland, Jr., & Ives, A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57: 717–745.
- Boddy, A. M., McGowen, M. R., Sherwood, C. C., Grossman, L. I., Goodman, M. & Wildman, D. E. 2012. Comparative analysis of encephalization in mammals reveals relaxed constraints on anthropoid primate and cetacean brain scaling. *J. Evol. Biol.*, 25: 981–994.
- Brooks, D. R. & McLennan, D. A. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology*. University Chicago Press.
- Brooks, D. R. & McLennan, D. A. 2002. *The Nature of Diversity*. Univ. Chicago Press.
- Brower, A. V. Z. & de Pinna, M. C. C. 2012. Homology and errors. *Cladistics*, 28: 529–538.
- Carvalho-e-Silva, S. P. & Carvalho-e-Silva, A. M. P. T. 1994. Descrição das larvas de *Ololygon albicans* e de *Ololygon trapicheiroi* com considerações sobre sua biologia (Amphibia, Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 54: 55–62.
- Cocroft, R. B., & Ryan, M. J. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour*, 49: 283–303.
- Cocroft, R., Morales, V. R. & R. W. McDiarmid. 2001. *Frogs of Tambopata, Peru (CD)*. Macaulay Library of Natural Sounds, Cornell Laboratory of Ornithology. New York, Ithaca.
- Damasceno, E. M., Hingst-Zaher, E. & Astúa, D. 2013. Bite force and encephalization in the Canidae (Mammalia: Carnivora). *Journal of Zoology*, 2013: 1–9.
- De La Riva, I., Márquez, R. & Bosch, J. 1994. Advertisement calls of Bolivian species of *Scinax* (Amphibia, Anura, Hylidae). *Bijdr. tot de Dierk.*, 64: 75–85.

- Diniz-Filho, J. A. F. 2000. Métodos Filogenéticos Comparativos. Holos Editora. Ribeirão Preto.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1986. Biology of Amphibians. McGraw-Hill, New York.
- Duellman, W.E & Wiens, J. J. 1992. The status of the hylid frog genus *Oloolygon* and the recognition of *Scinax* Wagler, 1830. Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 151: 1–23.
- Duellman, W. E. & Wiens, J. J. 1993. Hylid frogs of the genus *Scinax* Wagler, 1830, in Amazonian Ecuador and Peru. Occas. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 153: 1–57.
- Erdtmann, L. & Amézquita, A. 2009. Differential evolution of advertisement call traits in dart-poison frogs (Anura:Dendrobatidae). Ethology, 115: 801–811.
- Faivovich, J. 2002. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura: Hylidae). Cladistics, 18: 367–393.
- Faivovich, J., Haddad, C. F. B., Garcia, P. C. A., Frost, D. R., Campbell, J. A. & W. C. Wheeler. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylineae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. 2005. Bull. Am. Mus. Nat. Hist., 294: 240 pp.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. American Naturalist, 125: 1–15.
- Ferrarezi, H. & Gimenez, E. A. 1996. Systematic patterns and the evolution of feeding habits in Chiroptera (Archonta: Mammalia). J. Comp. Biol., 1: 75–94.
- Fouquet, A., Vences, M., Salducci, M. D., Meyer, A., Marty, C., Blanc, M. & Gilles, A. 2007. Revealing cryptic diversity using molecular phylogenetics and phylogeography in frogs of the *Scinax ruber* and *Rhinella margaritifera* species groups. Mol. Phyl. Evol., 43: 567–582.
- Freckleton, R. P., Harvey, P. H. & Pagel, M. 2002. Phylogenetic Analysis and Comparative Data: A Test and Review of Evidence. American Naturalist, 160: 712–726.
- Frommolt, K. H. 1999. Sidebands-facts and artefacts. Bioacoustics, 10: 219–224.
- Frost, D. R. 2013. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.6 (9 January 2013). *Electronic Database accessible at* <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Gayou, D. C. 1984. Effects of temperature on the mating call of *Hyla versicolor*. Copeia, 1984: 733–738.
- Gerhardt, H. C. 1975. Sound pressure levels and radiation patterns of the vocalizations of some North American frogs and toads. J. Comp. Physiol., 102: 1–12.
- Gerhardt, H. C. 1991. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. Animal Behaviour, 42: 615–635.
- Gerhardt, H. C. 1998. Acoustic signals of animals: recording, field measurements, analysis and description. (p. 1–25). In: Animal Acoustic Communication: Sound Analysis and Research

- Methods. Hopp, S. L., Owren, M. J. & Evans, C. S. Springer- Verlag Berlin Heidelberg, New York.
- Gerhardt, H. C. & Huber, F. 2002. *Acoustic Communication in Insects and Anurans*. Chicago and London, University of Chicago Press.
- Gerhardt, H. C. & Bee, M. A. 2007. Recognition and localization of acoustic signals (p. 113– 83). In: *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. Narins, P. M., Feng, A. S., Fay, R. R. & Popper, A. N. New York, Springer.
- Gingras, B., Mohandesan, E., Boko, D. & Fitch, W. T. 2013. Phylogenetic signal in the acoustic parameters of the advertisement calls of four clades of anurans. *BMC Evolutionary Biology*, 13: 134.
- Goicoechea, N., De La Riva, I., & Padial, J. M. 2010. Recovering phylogenetic signal from frog mating calls. *Zoologica Scripta*, 39: 141–154.
- Gomes, F. R., Rezende, E. L., Grizante, M. B. & Navas, C. A. 2009. The evolution of jumping performance in anurans: morphological correlates and ecological implications. *J. Evol. Biol.*, 22: 1088–1097.
- Grafen, A. 1989. The Phylogenetic Regression. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 326: 119–157.
- Gridi-Papp, M. (2004): Sound Ruler. V0941. *Available at*: <<http://soundruler.sourceforge.net>>
- Gridi-Papp, M. 2003. Mechanism, behavior and evolution of calling in four North American treefrogs. PhD Thesis.
- Hansen, T. F. 1997. Stabilizing selection and the comparative analysis of adaptation. *Evolution*, 51: 1341–1351.
- Harmon, L. J., Weir, J. T., Brock, C. D., Glor, R. E. & Challenger, W. 2008. Geiger: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics*, 24: 129–131.
- Harvey, P. H. & Pagel, M. 1991. *The comparative method in Evolutionary Biology*. Oxford Univ. Press. Oxford.
- Hennig, W. 1966. “Phylogenetic Systematics”. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Ibáñez, R. D., Rand, A. S., Ryan, M. J. & Jaramillo, C. A. 1999. *Vocalizaciones de ranas y sapos del Monumento Natural Barro Colorado, Parque Nacional Soberanía y áreas adyacentes (CD)*. Sony Music Entertainment, S.A. Fundacion Natura Apartado. Panama, Llanos de Curundu.
- Jombart, T. & Dray, S. 2008. Adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method.

- Kembel, S. W., Cowan, P. D., Helmus, M. R., Cornwell, W. K., Morlon, H., Ackerly, D. D., Blomberg, S. P. & Webb, C. O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26: 1463–1464.
- Littlejohn, M.J., Fouquette Jr., M. J. & Johnson, C. 1960. Call discrimination by female frogs of the *Hyla versicolor* complex. *Copeia*, 1960: 47–49.
- Littlejohn, M. J. & Loftus-Hills, J. J. 1968. An experimental evaluation of premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). *Evolution*, 22: 659–663.
- Lovegrove, B. G. 2010. The allometry of rodent intestines. *J. Comp. Physiol. B*, 180: 741–755.
- Lutz, B. 1973. Brazilian Species of *Hyla*. University of Texas Press, Austin, Texas, U.S.A.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 1992. Analysis of phylogeny and character evolution. Version 3.0. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts.
- Martins, E. P. & Hansen, T. F. 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *American Naturalist*, 149: 646–667.
- Marty, C. & P. Gaucher. 1999. The Tailless Amphibians of French Guiana / Amphibiens Anoures de Guyane (CD). Bird Songs International, Netherlands, Westerland.
- McLister, J. D., Stevens, E. D. & Bogart, J. P. 1995. Comparative contractile dynamics of calling and locomotor muscles in three hylid frogs. *J. Exp. Biol.*, 198: 1527–1538.
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, K. & Thuiller, W. 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods Ecol. Evol.*, 3: 743–756.
- Narins, P. M., Feng, A. S., Fay, R. R. & Popper, A. N. 2007. Hearing and Sound Communication in Amphibians. New York, Springer.
- Nunn, C. L. 2011. The Comparative Approach in Evolutionary Anthropology and Biology. University of Chicago Press.
- Ord, T. J. & Martins, E. P. 2006. Tracing the origins of signal diversity in anole lizards: phylogenetic approaches to inferring the evolution of complex behaviour. *Animal Behaviour*, 71: 1411–1429.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N. & Pearse, W. 2012. Caper: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–884.
- Panhuis, T. M., Butlin, R., Zuk, M. & Tregenza, T. 2001. Sexual selection and speciation. *Trends. Ecol. Evol.*, 16: 364–371.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K. 2004. Ape: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20: 289–290.

- Pugliese, A., Pombal, J. P., Jr. & Sazima, I. 2004. A new species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from rocky montane field of the Serra do Cipó, southeastern Brazil. *Zootaxa*, 688: 1–15.
- Pugliese, A., Baêta, D. & Pombal Jr., J. P. 2009. A new species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from rocky montane fields in Southeastern and Central Brazil. *Zootaxa*, 2269: 53–64.
- Pyron, R. A. & Wiens, J. J. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61: 543–583.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. *Available from:* <http://www.R-project.org>.
- Raven Pro 1.4. Interactive Sound Analysis Software. Bioacoustics Research Program. Cornell Lab of Ornithology. New York, Ithaca.
- Revell, L. J., Harmon, L. J. & Collar, D. C. 2008. Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic Biology*, 57: 591–601.
- Revell, L. J. 2010. Phylogenetic signal and linear regression on species data. *Methods Ecol. Evol.*, 1: 319–329.
- Revell, L. J. 2012. Phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods Ecol. Evol.*, 3: 217–223.
- Rezende, E. L. & Diniz-Filho, A. F. 2012. Phylogenetic analyses: comparing species to infer adaptations and physiological mechanisms. *Comprehensive Physiology*, 2: 639–673.
- Robillard, T., Höbel, G. & Gerhardt, C. 2006. Evolution of advertisement signals in North American hylid frogs: vocalizations as end-products of calling behavior. *Cladistics*, 22: 533–545.
- Ryan, M. J. 1985. *The Tungara Frog: A Study in Sexual Selection and Communication*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication (p. 637–677). In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. Frittsch, B., Ryan, M. J., Wilczynski, W., Hetherington, T. E. & Walkowiak, W. New York, John Wiley.
- Schmidt, R. S. 1965. Larynx control and call production in frogs. *Copeia*, 1965: 143–147.
- Smith, J. M., Burian, R., Kauffman, S., Alberch, P., Campbell, J., Goodwin, B., Lande, R., Raup, D. & Wolpert, L. 1985. Developmental constraints and evolution. *Quart. Rev. Biol.*, 265–287.
- Sueur, J., Aubin, T. & Simonis, C. 2008. Seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics*, 18: 213–226.
- Tárano, Z. 2010. Advertisement Calls and Calling Habits of Frogs from a Flooded Savanna of Venezuela. *S. Am. J. Herp.*, 5: 221–240.

- Tobias, M. L., Evans, B. J. & Kelley, D. B. 2011. Evolution of advertisement calls in African clawed frogs. *Behaviour*, 148: 519–549.
- Walkowiak, W. 2007. Call production and neural basis of vocalization. (p. 87–112). In: *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. Narins, P. M., Feng, A. S., Fay, R. R. & Popper, A. N. New York, Springer.
- Wells, K. D. 1977. The social behavior of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25: 666–693.
- Wells, K. D. 2007. *The ecology & Behaviour of Amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Wenzel, J. W. 1992. Behavioral homology and phylogeny. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23: 361–381.
- Wiens, J. J., Kuczynski, C. A., Hua, X. & Moen, D. S. 2010. An expanded phylogeny of treefrogs (Hylidae) based on nuclear and mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 55: 871–882.
- Wiley, E. O. 1981. “Phylogenetics. The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics”. John Wiley and Sons, New York.