

POLIMORFISMO EM *Rhinella diptycha* (ANURA: BUFONIDAE) EM UMA ÁREA DE CAATINGA, ESTADO DO PIAUÍ, NORDESTE DO BRASIL

POLYMORPHISM IN *Rhinella diptycha* (ANURA: BUFONIDAE) IN AN AREA OF CAATINGA, STATE OF PIAUÍ, NORTHEASTERN BRAZIL

Tiago Rafael de Sousa

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5415-8207>

Laboratório de Herpetologia e Parasitologia de Animais Silvestres
Universidade Federal do Piauí, Picos, Piauí, Brasil

Ronildo Alves Benício

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7928-2172>

Laboratório de Herpetologia e Parasitologia de Animais Silvestres
Universidade Federal do Piauí, Picos, Piauí, Brasil

E-mail para correspondência: benicio.herpeto@gmail.com

Mariluce Gonçalves Fonseca

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2135-7204>

Laboratório de Herpetologia e Parasitologia de Animais Silvestres
Universidade Federal do Piauí, Picos, Piauí, Brasil

Submetido: 08/08/2022; Aceito: 14/10/2022

Resumo

O polimorfismo é uma importante estratégia da natureza que favorece animais que não tem uma defesa natural, por outro lado, alguns animais que já possuem uma defesa como venenos e/ou toxinas também podem adotar o polimorfismo como estratégia de sobrevivência adaptando-se aos ambientes onde ocorrem. Neste estudo, nós verificamos a existência de polimorfismo em *Rhinella diptycha*, em uma área antropizada. Também observamos os padrões de cores em relação à cor de fundo do substrato (hábitats) onde os indivíduos foram coletados. Encontramos seis padrões de coloração distintos, com fêmeas mais escuras, com cores marrons e/ou acinzentadas, e manchas escuras bem evidentes, mais semelhantes em comparação com o substrato de fundo escuro do solo, e associadas a ambientes de vegetação; os machos são mais claros, tons de bege, com poucas ou nenhuma mancha escura no dorso e mais frequentemente encontrados próximos a galerias de esgoto e/ou instalações urbanas. Este é o primeiro estudo a examinar os padrões de coloração de *R. diptycha*, confirmando a ocorrência de polimorfismo e dimorfismo sexual de coloração na espécie. Este é o primeiro estudo a examinar os padrões de coloração em anfíbios no estado do Piauí, nordeste do Brasil.

Palavras-chave: Anfíbios, adaptação ecológica, dimorfismo sexual, policromatismo.

Abstract

Polymorphism is an important strategy of nature that favors animals that do not have a natural defense, on the other hand, some animals that already have a defense such as poisons and/or toxins can also adopt polymorphism as a survival strategy, adapting to the environments where they occur. In this study, we verified the existence of polymorphism in *Rhinella diptycha*, in an anthropized area. We also observed the color patterns in relation to the background color of the substrate (habitats) where the individuals were collected. We found six distinct coloration patterns, with darker females, with brown and/or grayish colors, and very evident dark spots, more similar compared to the dark soil substrate, and associated with vegetation environments; the males are lighter, beige tones, with few or no dark spots on the back and are more frequently found near sewer galleries and/or highly disturbed areas. This is the first study that examined the coloration patterns of *R. diptycha*, confirming the occurrence of coloration polymorphism and sexual dimorphism in the species. This is the first study that examined coloration patterns in amphibians in the state of Piauí, northeastern Brazil.

Keywords: Amphibians, ecological adaptation, sexual dimorphism, polychromatism.

INTRODUÇÃO

O polimorfismo é a ocorrência de duas ou mais formas (por exemplo, morfologia, cor e comportamento) distintas, observadas em uma mesma população e/ou entre elas (ENDLER, 1991; SMITH; SKÚLASON, 1996; TOLEDO; HADDAD, 2009). Esta variação está presente em diversos grupos animais e, em muitos casos, associado a forças seletivas determinadas por processos como predação diferencial, e seleção sexual (VASCONCELLOS-NETO; GONZAGA, 2000; WELLENREUTHER *et al.*, 2014). Embora os fatores que regulem a frequência de determinados padrões de cores em animais variem, o policromatismo parece se manter sempre baseado em fortes interações ecológicas dos espécimes com o meio ambiente e a eficácia de um predador ou parceiro sexual em encontrar o seu alvo (MOMENT, 1962; ENDLER, 1978; WELLENREUTHER *et al.*, 2014). Entre estes animais, os anfíbios, por apresentarem uma enorme diversidade de formas e cores, são excelentes modelos de estudo em relação ao polimorfismo.

No mundo, três grupos de anfíbios são conhecidos: i) as cobras-cegas ou cecílias (Ordem Gymnophiona) com 214 espécies, caracterizadas pela ausência de membros; ii) as salamandras (Ordem Caudata) com 777 espécies, amplamente distribuídas, principalmente no hemisfério norte, e caracterizadas pela presença de uma cauda; e iii) o grupo mais diverso – os anuros (Ordem Anura) com 8.478 espécies (FROST, 2022). No Brasil, destaca-se a Ordem Anura com 1.144 espécies identificadas, seguida por cecílias com 39 espécies, e as salamandras com apenas cinco espécies (SEGALLA *et al.*, 2021).

Entre os anuros, o grupo de espécies de *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758) é atualmente composto por 11 espécies de bufonídeos de médio a grande porte (DUELLMAN; SCHULTE, 1992; MACIEL *et al.*, 2010; VALLINOTO *et al.*, 2010; LAVILLA; BRUSQUETTI, 2018). O gênero *Rhinella* (Fitzinger, 1826) inclui muitas das espécies mais conspícuas e amplamente distribuídas da fauna de anuros em quase todas as áreas biogeográficas da região neotropical (DUELLMAN, 1999; FROST, 2022), sendo o segundo maior gênero da família Bufonidae e suas espécies apresentam consideráveis aspectos morfológicos e biológicos diversos, incluindo uma grande variação de tamanho, diferentes níveis de ossificação craniana, estrutura tegumentar, morfologia larval e elevada diversidade de características ecológica e reprodutiva (TRUEB, 1971; CEI, 1972; TOLEDO; JARED, 1993; PRAMUK, 2006; AGUAYO *et al.*, 2009; VAN BOCXLAER *et al.*, 2010; PEREYRA *et al.*, 2015; SIMON *et al.*, 2016; BANDEIRA *et al.*, 2017; HUDSON *et al.*, 2018).

Dentro deste grupo, *Rhinella diptycha* (Cope, 1862) apresenta ampla distribuição geográfica no Brasil (FROST, 2022), sendo considerado um anfíbio de grande porte (CRC = ± 171 mm, STEVAUX, 2002), popularmente conhecido na região do semiárido como sapo cururu ou sapo-boi, com ampla distribuição no Nordeste brasileiro, principalmente no bioma Caatinga, onde ocupa áreas próximas à habitação humana, lagoas, poças, margens de riachos, estradas e rodovias (BORGES-NOJOSA; SANTOS, 2005). No Nordeste, *R. diptycha* foi descrita como *R. jimi* (*sensu* STEVAUX, 2002), apresentando uma coloração dorsal bege acinzentado, com manchas marrom-escuras distribuídas quase simetricamente, da extremidade anterior das glândulas parotóides para a região posterior, em ambos os lados do corpo. Ventralmente, apresenta uma coloração bege, mais claro que no dorso, e a região da cabeça é muito escura, variando de marrom a quase preta.

Atualmente, estudos que envolvam os padrões de coloração das populações de *Rhinella diptycha* (*sensu* PEREYRA *et al.*, 2021) do Nordeste são inexistentes. Assim, nossos objetivos foram: i) estudar os padrões de coloração de *R. diptycha* em uma região de Caatinga, estado do Piauí, Nordeste do Brasil; ii) verificar a ocorrência de polimorfismo nestas populações; e iii) verificar o dimorfismo sexual de coloração. Além disso, também observamos os padrões de cores em relação à cor de fundo do substrato (hábitats) onde os indivíduos foram coletados.

MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi realizado com indivíduos de *Rhinella diptycha* encontrados em áreas de vegetação de mata secundária (7°4'54.52" S, 41°26'11.18" W) e periantrópicas (7°4'52.94" S, 41°26'7.18" W) dentro da Universidade Federal do Piauí (UFPI), campus Senador Helvídio Nunes de Barros – CSHNB, município de Picos, estado do Piauí, Nordeste do Brasil.

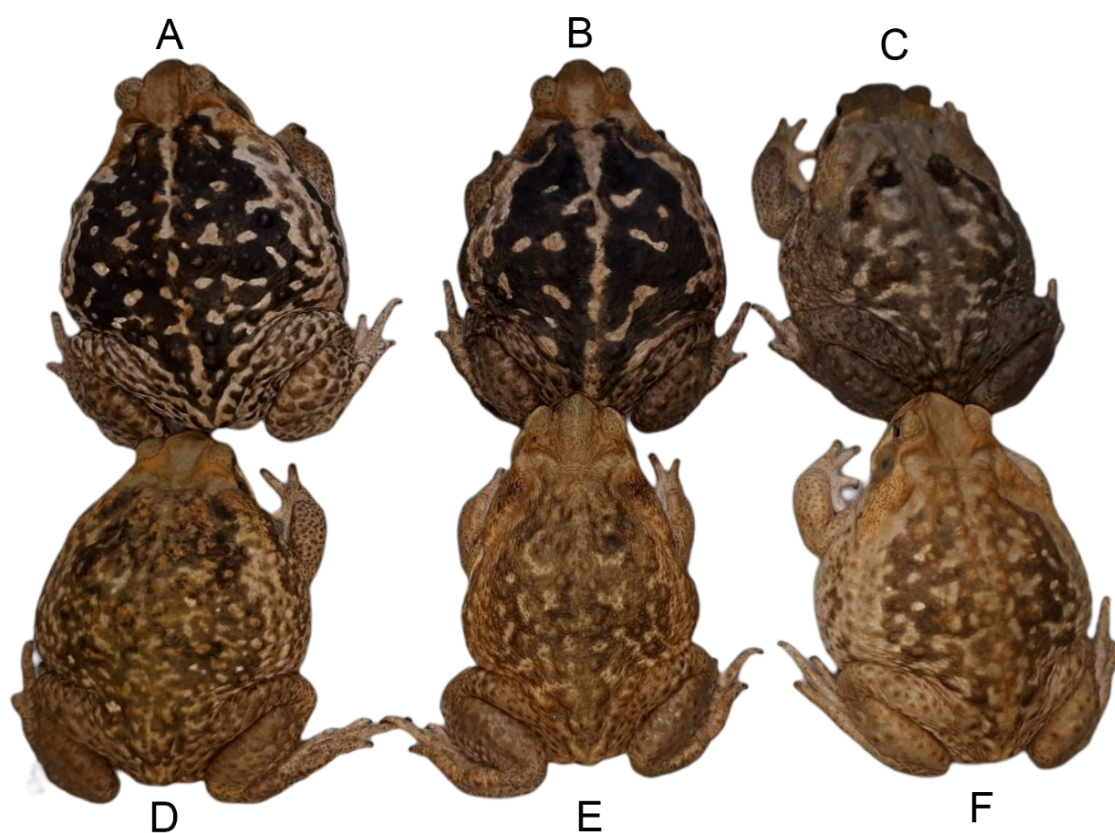
As visitas ao campo foram realizadas semanalmente, no período de setembro a novembro de 2019, das 18h às 24h. As coletas foram realizadas por meio de busca ativa (HEYER et al., 1994) em pontos aleatórios, que variaram entre galerias de esgoto próximas às instalações da UFPI e pontos dentro da vegetação de mata secundária (parte dos fundos da Universidade). Os espécimes de *Rhinella diptycha* encontrados foram capturados, analisados no local e, caso fossem encontradas diferenças no seu padrão de coloração, encaminhados para o Laboratório de Herpetologia e Parasitologia de Animais Silvestres da UFPI/CSHNB. Em laboratório, os espécimes com padrões de coloração distintos foram fotografados, e liberados em seguida no mesmo local de captura.

As coletas foram autorizadas pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio), através do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade, (SISBIO), sob o número 70586.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

No geral, examinamos 30 espécimes de *Rhinella diptycha*. Destes, seis apresentaram padrões de coloração dorsal diferentes (polimorfismo), incluindo variação entre os sexos (dimorfismo sexual de coloração), com indivíduos fêmeas apresentando coloração mais escura, e indivíduos machos apresentando coloração mais clara (Figura 1), sendo então divididos em 2 grupos: o grupo das fêmeas e o grupo dos machos. A região ventral é bege clara, com algumas pontuações e região gular negra, não havendo variação entre machos e fêmeas e por isso ela não foi incluída. A seguir, descrevemos os padrões de coloração dorsal encontrados para cada grupo.

Figura 1. Polimorfismo de cor e dimorfismo sexual de coloração em espécimes de *Rhinella diptycha*. Na parte superior, indivíduos fêmeas adultos (A, B, C) apresentando coloração mais escura e, na parte inferior, indivíduos machos adultos (D, E, F) apresentando coloração mais clara.



Fonte: Elaborado pelo autor (2020)

O grupo das fêmeas de *Rhinella diptycha* apresentou coloração dorsal mais escura, com uma mancha irregular preta no dorso, uma linha clara dividindo essa mancha ao meio, e diversas manchas claras menores; cabeça, glândulas paratóides e extremidade dos membros em tons amarelados escuros. Manchas escuras nos membros anteriores e posteriores também diferiram em relação aos machos, sendo mais uniformes em relação ao padrão do membro como um todo nos machos, e mais pintados nas fêmeas.

O espécime A apresentou coloração dorsal bege escuro com tons marrons e/ou bege claro e uma mancha preta, onde foram observados vários desenhos irregulares em bege claro contrastantes e uma linha vertical mais clara, bem evidente e quase contínua, dividindo a mancha ao meio. A fêmea B apresentou coloração semelhante a fêmea A, tendo mancha dorsal com desenhos bege maiores, mas em menor número, e linha vertical clara mais evidente e contínua. A fêmea C apresentou coloração mais clara em comparação com as demais fêmeas do grupo, com manchas claras no dorso desse espécime menos evidente que os demais, mas ainda assim com um padrão dorsal mais escuro que os machos; mancha preta ocupando menos espaço no dorso e linha vertical menos evidente. Estes indivíduos foram mais frequentemente encontrados próximos a vegetação de mata secundária, onde o substrato de fundo escuro do solo parece favorecer os indivíduos com tons mais escuros.

O grupo dos machos de *R. diptycha* apresentou coloração mais clara. Alguns indivíduos examinados apresentaram pontos esbranquiçados no dorso – que pode estar relacionado a escamação da pele. No geral, os espécimes são mais delgados e com as glândulas de veneno menos evidentes, em tons mais claros. É possível ainda observar que existem diversas pequenas manchas irregulares em tons mais claros na região dorsal. Os tubérculos dorsais apresentam o mesmo padrão de cor da cabeça.

O espécime D apresentou uma mancha preta dorsal quase imperceptível e sem desenhos aparentes em tons mais claros, como observados nas fêmeas; a coloração variou entre bege a amarelado. Também é possível notar um padrão de manchas mais escuras nos membros, como marmoreado, quando comparado aos demais, que parecem ser mais uniformes. No espécime E a coloração dorsal foi num tom de marrom, e as laterais em marrom amarelado; a mancha dorsal encontra-se apenas em algumas partes do dorso, principalmente na porção inferior em direção a lateral do corpo. O espécime F também apresentou coloração dorsal mais clara, semelhante ao amarelado; mancha preta mais definida, em tom de marrom, com manchas claras irregulares dispersas em toda sua extensão. As laterais do corpo em tons de bege, com menos manchas escuras que os demais espécimes analisados; membros em tons de bege, sem manchas escuras, contendo tubérculos em tons de marrom. Estes indivíduos foram mais frequentemente encontrados próximos as galerias de esgoto e/ou dentro das instalações da Universidade. No geral, estas áreas apresentam solo mais claro (sem vegetação, área antrópica e/ou calçada) – o que pode favorecer a camuflagem destes indivíduos, já que em alguns momentos, eles podem manter contato direto com as pessoas dentro do *campus*, ou simplesmente uma adaptação local aos substratos disponíveis.

Um padrão de coloração é considerado críptico quando representar uma amostra visual do substrato para os predadores, e desde que haja diferenças no substrato, haverá também diferentes formas de ser críptico (ENDLER, 1991). Quando o polimorfismo de coloração críptica é considerado, a seleção estará associada com as condições locais do ambiente (MERILAITA *et al.*, 1999). Assim, o polimorfismo pode produzir padrões diferentes de uso do habitat, com morfotipos capazes de selecionar substratos que permitam maior camuflagem sob pressão de predação (WENTE; PHILLIPS, 2005). Entre os anuros, existem, pelo menos, 244 espécies que exibem padrões de polimorfismos (HOFFMAN; BLOUIN, 2000; TOLEDO; HADDAD, 2009; KAKAZU *et al.*, 2010; HOOGMOED; AVILA-PIRES, 2012; NUNES *et al.*, 2015; BEUKEMA *et al.*, 2016; WALKER *et al.*, 2016). Entretanto, este é o primeiro estudo que examinou os padrões de coloração de *Rhinella diptycha*, confirmando a ocorrência de polimorfismo e dimorfismo sexual de coloração na espécie. Além disso, este é o primeiro estudo que examinou padrões de coloração em anfíbios no estado do Piauí.

A coloração animal tem um papel importante no sucesso evolutivo e de sobrevivência da espécie, por exemplo, no que diz respeito a camuflagem (DEL-CLARO, 2004). O policromatismo ajuda esses animais a se camuflarem nos ambientes, assumindo uma coloração críptica do substrato no qual eles ocorrem. Vasconcellos-Neto & Gonzaga (2000) afirmam que o policromatismo está presente em diversos grupos animais, também associado à seleção sexual e à predação, seja ela no fator predador ou presa. Embora não tenhamos testado estas hipóteses, com os resultados encontrados, é plausível concluir que o polimorfismo encontrado nesta

população de *Rhinella diptycha* esteja mais relacionado às adaptações características ambientais locais (mais especificamente, dos substratos), uma vez que a espécie é abundante na área (BENÍCIO *et al.*, 2015a) e, portanto, sofreria pouca pressão de predação – apenas algumas espécies de cobras são especializadas em alimentar-se de sapos do gênero *Rhinella* (na região do estudo apenas uma espécie, *Philodryas nattereri* (Steindachner, 1870), seria predadora em potencial, BENÍCIO *et al.*, 2015b). Por outro lado, embora a predação natural na área de estudo não tenha sido ainda registrada, humanos e cães presentes no local podem representar ameaças potenciais.

Por ser um sapo de tamanho grande, *Rhinella diptycha* chama atenção e pode encontrar dificuldades em achar um lugar para se esconder, ficando mais tempo exposto, assim é possível que sua coloração críptica possa servir como um recurso de fuga, e/ou adaptação aos substratos no qual cada indivíduo está associado (BOND, 2007). Ademais, dentro de uma mesma população, os indivíduos polimórficos podem ser capazes de discriminar as cores de seus coespecíficos e de diferenciá-los do substrato, podendo ser um canal importante na comunicação (SIDDIQI *et al.*, 2004). Se isso poderia estar atuando como uma seleção sexual nesta população, já que foi demonstrado haver dimorfismo sexual de coloração na espécie, ainda não é possível afirmar. De qualquer forma, novos estudos com uma maior quantidade de espécimes e novas áreas amostrais devem ser realizados para testar estas hipóteses.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo encontramos seis padrões de coloração distintos em *Rhinella diptycha*, com fêmeas mais escuras, com cores marrons e/ou acinzentadas, e manchas escuras bem evidentes, mais semelhantes em comparação com o substrato de fundo escuro do solo, e associadas a ambientes de vegetação; os machos foram mais claros, tons de bege, com poucas ou nenhuma mancha escura no dorso e mais frequentemente encontrados próximos a galerias de esgoto e/ou áreas altamente antropizadas.

Agradecimentos. Ronildo Alves Benício agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Piauí – FAPPEPI pelo auxílio financeiro (Proc. 301239/2022-3). Agradecemos a Universidade Federal do Piauí – UFPI, campus Senador Helvídio Nunes de Barros, Picos, e ao Laboratório de Herpetologia e Parasitologia de Animais Silvestres pelo apoio logístico. Agradecemos também aos revisores anônimos pelas relevantes considerações neste artigo, e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade – ICMBio pela autorização de coleta (SISBIO, número 70586).

Contribuição dos autores. Tiago Rafael de Sousa realizou as coletas de campo e escrita inicial do manuscrito; Ronildo Alves Benício realizou a revisão e escrita da versão final do manuscrito; Mariluce Gonçalves Fonseca supervisionou o projeto e revisou todo o texto. Todos os autores leram e aprovaram a versão final do manuscrito.

REFERÊNCIAS

- AGUAYO, R.; LAVILLA, E.O.; CANDIOTI, M.F.V.; CAMACHO, T. Living in fast-flowing water: Morphology of the gastromyzophorous tadpole of the bufonid *Rhinella quechua* (*R. veraguensis* group). **Journal of Morphology**, v. 270, n. 12, p. 1431-1442, 2009.
- BANDEIRA, L.N.; ALEXANDRINO, J.; HADDAD, C.F.; THOMÉ, M.T.C. Geographical variation in head shape of a Neotropical group of toads: the role of physical environment and relatedness. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 179, n. 2, p. 354-376, 2017.
- BEUKEMA, W.; NICIEZA, A.G.; LOURENÇO, A.; VELO-ANTÓN, G. Colour polymorphism in *Salamandra salamandra* (Amphibia: Urodela), revealed by a lack of genetic and environmental differentiation between distinct phenotypes. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 54, n. 2, p. 127-136, 2016.
- BENÍCIO, R.A.; SILVA, G.R.; FONSECA, M.G. Anurans from a Caatinga area in state of Piauí, northeastern Brazil. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, v. 37, n. 2, p. 207-217, 2015a.
- BENÍCIO, R.A.; LIMA, D.C.; FONSECA, M.G. Species richness of reptiles in a Caatinga area in northeastern Brazil. **Gaia Scientia**, v. 9, n. 1, p. 89-94, 2015b.
- BOND, A.B. The evolution of color polymorphism: crypticity, searching images, and apostatic selection. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 38, p. 489-514, 2007.

- BORGES-NOJOSA, D.; SANTOS, E. M. Herpetofauna da área de Betânia e Floresta, Pernambuco. In: ARAÚJO, F. S.; RODAL, M. J. N.; BARBOSA, M. R. V. (eds.). **Análise das variações da biodiversidade do Bioma Caatinga – Suporte a estratégias regionais de conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Secretaria de Biodiversidade e Florestas, 2005, p. 276-289.
- CEI, J. M. *Bufo* of South America. In: W. F. BLAIR (ed.). **Evolution in the Genus Bufo**. Austin and London: University Texas Press, 1972, p. 82-92.
- DEL-CLARO, K. **Comportamento Animal**. Uma introdução à ecologia comportamental. Jundiaí: Livraria Conceito, 2004.
- DUELLMAN, W.E. Distribution patterns of amphibians in South America. In: DUELLMAN, W.E. (ed.). **Patterns of distribution of amphibians a global perspective**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 1999, p. 255-328.
- DUELLMAN, W.E.; SCHULTE, R. Description of a new species of *Bufo* from northern Peru with comments on phenetic groups of South American toads (Anura: Bufonidae). **Copeia**, p. 162-172, 1992.
- ENDLER, J.A. A predator's view of animal color patterns. In: HECHT M.K.; STEERE W.C.; WALLACE B. (eds.). **Evolutionary biology**. Boston, MA: Springer. 1978, p. 319-364.
- ENDLER, J.A. Interactions between predators and prey. In: KREBS, J.R.; DAVIES, N.B. (eds.). **Behavioral Ecology**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1991, p. 169-196.
- FROST, D.R. **Amphibian Species of the World**: an Online Reference. Version 6.1. American Museum of Natural History, New York, USA. Disponível em: <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. Acessado em 05 de outubro de 2022.
- HEYER, W.R.; DONNELLY, M.A.; McDIARMID, R.W.; HAYEK, L.C.; FOSTER, M.S. Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for Amphibians. Washington: Smithsonian Institution Press, 1994.
- HOFFMAN, E.A.; BLOUIN, M.S. A review of colour and pattern polymorphisms in anurans. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 70, n. 4, p. 633-665, 2000.
- HOOGMOED, M.S.; AVILA-PIRES, T.C.S. Inventory of color polymorphism in populations of *Dendrobates galactonotus* (Anura: Dendrobatidae), a poison frog endemic to Brazil. **Phyllomedusa: Journal of Herpetology**, v. 11, n. 2, p. 95-115, 2012.
- HUDSON, C.M.; BROWN, G.P.; STUART, K.; SHINE, R. Sexual and geographical divergence in head widths of invasive cane toads, *Rhinella marina* (Anura: Bufonidae), is driven by both rapid evolution and plasticity. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 124, n. 2, p. 188-199, 2018.
- KAKAZU, S.; TOLEDO, L.F.; HADDAD, C.F.B. Color polymorphism in *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae): a defensive strategy against predators?. **Herpetology Notes**, v. 3, n. 1, p. 69-72, 2010.
- LAVILLA, E.O.; BRUSQUETTI, F. On the identity of *Bufo diptychus* Cope, 1862 (Anura: Bufonidae). **Zootaxa**, v. 4442, n. 1, p. 161-170, 2018.
- MACIEL, N.M.; COLLEVATTI, R.G.; COLLI, G.R.; SCHWARTZ, E.F. Late Miocene diversification and phylogenetic relationships of the huge toads in the *Rhinella marina* (Linnaeus, 1758) species group (Anura: Bufonidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 57, n. 2, p. 787-797, 2010.
- MERILAITA, S.; TUOMI, J.; JORMALAINEN, V. Optimization of cryptic coloration in heterogeneous habitats. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 67, n. 2, p. 151-161, 1999.
- MOMENT, G.B. Reflexive selection: a possible answer to an old puzzle. **Science**, v. 136, n. 3512, p. 262-263, 1962.
- NUNES, I.; LOEBMANN, D.; CRUZ, C.A.G.; HADDAD, C.F. Advertisement call, colour variation, natural history, and geographic distribution of *Proceratophrys caramaschii* (Anura: Odontophrynidae). **Salamandra**, v. 51, n. 2, p. 103-110, 2015.
- PEREYRA, M.O. et al. Evolution in the Genus *Rhinella*: A Total Evidence Phylogenetic Analysis of Neotropical True Toads (Anura: Bufonidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 447, n. 1, p. 1-156, 2021.
- PEREYRA, M.O.; CANDIOTI, M.F.V.; FAIVOVICH, J.; BALDO, D. Egg clutch structure of *Rhinella rumbolli* (Anura: Bufonidae), a toad from the Yungas of Argentina, with a review of the reproductive diversity in *Rhinella*. **Salamandra**, v. 51, n. 2, p. 161, 2015.
- PRAMUK, J.B. Phylogeny of south American Bufo (Anura: Bufonidae) inferred from combined evidence. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 146, n. 3, p. 407-452, 2006.
- SEGALLA, M.V. et al. List of Brazilian amphibians. **Herpetologia Brasileira**, v. 10, n. 1, p. 121-216, 2021.
- SIDDIQI, A.; CRONIN, T.W.; LOEW, E.R.; VOROBYEV, M.; SUMMERS, K. Interspecific and intraspecific views of color signals in the strawberry poison frog *Dendrobates pumilio*. **Journal of Experimental Biology**, v. 207, n. 14, p. 2471-2485, 2004.
- SIMON, M.N.; MACHADO, F.A.; MARROIG, G. High evolutionary constraints limited adaptive responses to past climate changes in toad skulls. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 283, n. 1841, p. 20161783, 2016.
- SMITH, T.B.; SKÚLASON, S. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, n. 1, p. 111-133, 1996.
- STEVAUX, M.N. A new species of *Bufo* Laurenti (Anura, Bufonidae) from northeastern Brazil. **Revista brasileira de Zoologia**, v. 19, p. 235-242, 2002.
- TOLEDO, L.F.; HADDAD, C.F.B. Colors and some morphological traits as defensive mechanisms in anurans. **International Journal of Zoology**, v. 2009, Article ID 910892, 2009.
- TOLEDO, R.C.; JARED, C. Cutaneous adaptations to water balance in amphibians. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology**, v. 105, n. 4, p. 593-608, 1993.
- TRUEB, L. Phylogenetic relationships of certain Neotropical toads with the description of a new genus (Anura: Bufonidae). **Los Angeles County Museum Contributions in Science**, v. 216, p. 1-40, 1971.

- VALLINOTO, M.; SEQUEIRA, F.; SODRE, D.; BERNARDI, J.A.; SAMPAIO, I.; SCHNEIDER, H. Phylogeny and biogeography of the *Rhinella marina* species complex (Amphibia, Bufonidae) revisited: implications for Neotropical diversification hypotheses. **Zoologica Scripta**, v. 39, n. 2, p. 128-140, 2010.
- VAN BOCKLAER, I.; LOADER, S.P.; ROELANTS, K.; BIJU, S.D.; MENEGON, M.; BOSSUYT, F. Gradual adaptation toward a range-expansion phenotype initiated the global radiation of toads. **Science**, v. 327, n. 5966, p. 679-682, 2010.
- VASCONCELLOS-NETO, J.; GONZAGA, M.O. Evolução dos padrões de coloração em artrópodes. **Oecologia Brasiliensis**, v. 8, n. 1, p. 14, 2000.
- WALKER, M.; GASPARINI, J. L.; HADDAD, C. F. A new polymorphic species of egg-brooding frog of the genus *Fritziana* from southeastern Brazil (Anura, Hemiphractidae). **Salamandra**, v. 52, p. 221-229, 2016.
- WELLENREUTHER, M.; SVENSSON, E.I.; HANSSON, B. Sexual selection and genetic colour polymorphisms in animals. **Molecular ecology**, v. 23, n. 22, p. 5398-5414, 2014.
- WENTE, W.H.; PHILLIPS, J.B. Microhabitat selection by the Pacific treefrog, *Hyla regilla*. **Animal Behaviour**, v. 70, n. 2, p. 279-287, 2005.