UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE

BIOLOGIA REPRODUTIVA, ACÚSTICA E COMPORTAMENTAL DE DUAS ESPÉCIES DE RÃS ARBÓREA NA AMAZÔNIA BRASILEIRA

MARCOS PENHACEK

CUIABÁ – MT
2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE

BIOLOGIA REPRODUTIVA, ACÚSTICA E COMPORTAMENTAL DE DUAS ESPÉCIES DERÃS ARBÓREA NA AMAZÔNIA BRASILEIRA

MARCOS PENHACEK

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação, do Instituto de Biociências, para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

CUIABÁ – MT
2017

PENHACEK, Marcos
Biologia reprodutiva, acústica e comportamental de duas espécies de rãs arbórea na Amazônia
85 pag

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso, 2017.

1-Investimento Reprodutivo, 2-plasticidade de nicho, 3-reprodução explosiva, 4-características biológicas e comportamentais

ORIENTADOR: Dr. DOMINGOS DE JESUS RODRIGUES

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Domingos de Jesus Rodrigues
Universidade Federal de Mato Grosso
Presidente/Orientador

Prof. Dr. Fabrício Hiroiuki Oda
Centro Universitário de Maringá
Examinador Externo

Prof. Dr. André Pansonato
Universidade Federal de Mato Grosso
Examinador Interno

Prof. Dr. Gustavo Rodrigues Canale
Universidade Federal de Mato Grosso
Examinador Suplente

Prof. Dr. Rafael Soares de Arruda
Universidade Federal de Mato Grosso
Examinador Suplente

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho em honra à minha mãe Maria Elza Penhacek, que me ajudou a semear este campo, porém não pode em vida me ver colher seus frutos!

AGRADECIMENTOS

Agradeço a UFMT, a ONF Brasil, a fazenda São Nicolau, ao Consórcio Hidrelétrico Norte Energia e a Biota Projeto e Consultoria Ambiental Ltda pelo apoio logístico.

Agradeço a FAPEMAT (proc. N. 300729/2010) e ao CNPq pelo apoio financeiro (proc. Nº 558225/2009-8, 501.408 / 2009-6, 457466/2012-0), ao IBAMA e ao Sisbio de Mato Grosso pela licença de coleta nº 30034-1 e do Pará nº 251/2013. .

Agradeço Alaide Xavier da Fazenda São Nicolau pelos dados pluviométricos cedidos.

Agradeço ao orientador Domingos de Jesus Rodrigues e a doutoranda Janaina da Costa Noronha pelo apoio em todas as etapas deste trabalho.

Agradeço as estagiárias Edina, Juliana e Natália do Instituto Federal de Rondônia e a Anyelet doutoranda da UNESP/ Rio Claro, pelo apoio em campo durante as coletas dos dados, contribuindo em muito para a realização deste trabalho.

Agradeço aos professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade Victor L. Landeiro, Jerry Penha, Lucia Mateus, Soraia Diniz, Christine Strussmann, Glauco Machado, Wesley Dátillo pelos conhecimentos passado durante o curso.

Agradeço aos amigos Elciomar Oliveira, Karll Cavalcante, Jailson Xavier, Leandro Wronski, Renan Oliveira e Tiago Junqueira pelo apoio na coleta de dados no Pará e na revisão dos manuscritos.

Agradeço ao Dr. Ricardo Eduardo Vicente , pela revisão dos manuscritos e sugestões dadas de grande importância para o presente trabalho.

Agradeço ao Nilton Cordova Neyra, pelo apoio nas análises estatística.

Agradeço ao meu pai Paulo Penhacek, meus irmãos Antonio e Rubens e todos os demais familiares pelo apoio que me deram na realização deste curso e trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS 09

LISTA DE TABELAS 12

ANEXO.....13

Introdução geral..... 14

Referências biliográficas 16

CAPITULO 1. História Natural de *Dendropsophus brevifrons* (Anura – Hylidae) no Sul da Amazônia brasileira.....18

Resumo.....20

1. Introdução 21

2. Material e Métodos.....23

2.1 Caracterização da área de estudo.....23

2.2 Delineamento amostral.....24

2.3 Esforço amostral.....25

2.4 Caracterização biométrica e do esforço reprodutivo das fêmeas.....26

2.5 Determinação do micro-habitat de reprodução.....26

2.6 Quantificação e monitoramento das desovas.....27

2.7 Coleta de dados bioacústicos.....28

2.8 Análises estatisticas e bioacusticas.....28

3. Resultados.....29

3.1 Período e comportamento reprodutivo.....29

3.2 Caracterização biométrica e investimento repodutivo.....30

3.3 Micro-habitats de reprodução.....31

3.4 Influência dos fatores bióticos e abióticos na porcentagem de sobrevivência dos embriões até eclosão.....33

3.5 Parametros bioacústicos.....39

4. Discussão.....42

AGRADECIMENTOS.....48

6.Referências Bibliográficas.....48

CAPITULO 2. Biologia reprodutiva e observações sobre a variação morfológica em populações de *Allophryne ruthveni* Gaige, 1926 (Anura: Alloprhynidae) na Amazônia brasileira.....57

Resumo.....58

1. Introdução.....59

2. Material e métodos.....61
2.1 Caracterização da área de estudo.....61
2.2 Esforço amostral.....63
2.3 Coleta de dados em campo.....63
2.4 Análises bioacústicas.....63

3. Resultados.....64
3.1 Período de registro.....64
3.2 Variação biométrica e morfológica interpopulacional.....66
3.3 Características populacional do canto de anúncio.....68
3.4 Particionamento de habitats de vocalização.....73

4. Discussão.....73

AGRADECIMENTOS.....76

Referências bibliográficas.....77

LISTA DE FIGURAS

Capitulo 1. Biologia reprodutiva e comportamental de *Dendropsophus brevifrons* Duellman & Crump, 1974 (Anura - Hylidae) no Sul da Amazônia.

Figura 1. Localização da área de estudo. Estado de Mato Grosso (A); município de Cotriguaçu (B) e; Fazenda São Nicolau (C).....24

Figura 2. Sítios de reprodução de *Dendropsophus brevifrons* na área de estudo. Sítio 1 (A); sítio 2 (B); sitio 3 (C); sítio 4 (D); sítio 5 em janeiro de 2016 (E) e em janeiro de 2017 (F)...25

Figura 3. Monitoramento das desovas em seu habitat natural no sul da Amazônia. Casal em amplexo desovando cinco posturas/eventos na folha (A); armadilha coletora (B); embriões/larvas vivas sendo contabilizados em bandeija plástica após a eclosão e queda na armadilha coletora (C).....28

Figura 4. Correlação entre massa corporal e massa das gônadas de fêmeas de *Dendropsophus brevifrons* no Sul da Amazônia.....31

Figura 5. Localização das desovas nas folhas utilizadas por fêmeas de *Dendropsophus brevifrons* no sul da Amazônia. Folha nova e lisa com desova na face adaxial e porção apical (A); folha velha e rugosa com desova nas faces intermediária e porção apical (B); folha nova e lisa com desova na face abaxial e porção lateral (C); folha seca e rugosa com desova na face adaxial e porção lateral (D).....32

Figura 6. Localização das desovas de *Dendropsophus brevifrons* registradas em folhas no sul da Amazônia (n=126).....32

Figura 7. Dados agrupados dos micro-habitats usadas na oviposição de fêmeas de *Dendropsophus brevifrons* no sul da Amazônia. Em função da altura (A) e da área foliar (B).....33

Figura 8. Correlação do número de postura por fêmea de *Dendropsophus brevifrons* no sul da Amazônia. De acordo com e a quantidade de ovos em cada postura (A) e; com a altura da desovas em relação ao local de queda solo/água (B).....33

Figura 9. Desovas de *Dendropsophus brevifrons* sendo predadas por invertebrados no sul da Amazônia. Orthóptera da família Tetigoniidae predando completamente a desova (a); vespa da família Vespidae (*Angiopolybia* sp) tentando retirar ovos da desova (b,c) e; desova com

geleia danificada por possível predador ou parasita com aglomerado de larvas de invertebrados dentro da geleia da desova (d).....34

Figura 10. Desenvolvimento embrionário de uma desova de *Dendropsophus brevifrons* na fazenda São Nicolau, sul da Amazônia brasileira. Casal em amplexo desovando, dia 31/01/16 às 01:50h (a); desova logo após ter sido posta dia 31/01/16 - 03:00h (b); dia 01/01/16 - 13:00h (c); dia 02/02/16 - 10:00h (d); dia 03/02/16 - 09:40h (e); dia 04/02/16 - 09:50h (f); dia 05/02/16 - 09:40h (g); dia 06/02/16 - 09:30h (h); dia 07/02/16 - 21:50h (i).....35

Figura 11.Influência dos fatores biótico e abióticos em interação com a face das folhas sobre a porcentagem de sobrevivência dos ovos/embriões de *Dendropsophus brevifrons* até a eclosão.Altura da desova (A); Área foliar (B) e; Número de ovos por desova (C). Linhas no centro indicam tendência média e nuvens ao redor das linhas os intervalos de confiança.....37

Figura 12.Influência dos fatores biótico e abióticos em interação coma a textura das folhas sobre a porcentagem de sobrevivência dos ovos/embriões de *Dendropsophus brevifrons* até a eclosão.Altura da desova (A); Área foliar (B) e; número de ovos por desova (C). Linhas no centro indicam tendência média e nuvens ao redor das linhas os intervalos de confiança.....37

Figura 13. Oscilograma acima e espectrograma abaixo do canto de anuncio de *Dendropsophus brevifrons* na fazenda São Nicolau no sul da Amazônia brasileira. Canto simples com uma única nota (A); canto composto por três notas semelhantes (B); canto composto por duas notas semelhantes nas extremidades e uma divergente no centro (C) e; canto composto por duas notas semelhantes no final e uma divergente no início (D).....40

Capitulo 2. Biologia reprodutiva e observações sobre a variação morfológica em populações de *Allophryne ruthveni* Gaige, 1926 (Anura: Alloprhynidae) na Amazônia brasileira.

Figura 1. Localização das áreas de estudo. América do Sul (A), parte da região amazônica (B). Triângulo e quadrado em vermelho populações amostradas no presente trabalho, com dados acústicos e morfológicos, lozango amarelo população amostrada apenas com dados biométricos e morfológicos e círculos roxo populações descritas na literatura. 62

Figura 2. (A) Macho vocalizando, (B) ventre da fêmea ovada, (C) casal em amplexo, (D) ovos depositados particionadamente, na água da poça, Cotriguaçu, Mato Grosso, Sul da Amazônia.....65

Figura 3. Poça temporária utilizada como sítio reprodutivo de *Allophryne ruthveni* em Cotriguaçu, Mato Grosso, Sul da Amazônia. (A) Poça com água no dia 19 de janeiro 2016 e (B) poça seca após 24 horas.....66

Figura 4. Exemplares vivos de *A. ruthveni.* A-B Macho adulto,Venezuela, MHNLS 20231 (CRC = 23,5 mm) (retirada de Castroviejo-Fisher, 2012); C-D machos adulto, Brasil Novo, Pará, Brasil; E-F machos adulto, Vitória do Xingu, Pará, Brasil; G macho adulto e H fêmea adulta, Cotriguaçu, Mato Grosso, Brasil. Fotografias de SCF (A-B); Marcos Penhacek (C-H).....68

Figura 5. Sonograma e espectograma do canto de anúncio de *Allophryne ruthveni* em Cotriguaçu, Mato Grosso, Sul da Amazônia…….……69

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1. História Natural de *Dendropsophus brevifrons* Duellman & Crump, 1974 (Anura - Hylidae) no Sul da Amazônia.

Tabela 1. Dados biométricos e de investimento reprodutivo (IR) de *Dendropsophus brevifrons* no Sul da Amazônia.....30

Tabela 2. Tempo de desenvolvimento e porcentagem de sobrevivência dos ovos e embriões de *Dendropsophus brevifrons* no sul da Amazônia brasileira.....36

Tabela 3. Modelos lineares generalisados para determinar a influência das variaveis explicativas face da folha e textura sobre a porcentagem de sobrevivência dos girinos de *Dendropsophus brevifrons* até o periodo de eclosão no sul da Amazônia.....38

Tabela 4. Parâmetros temporais e espectrais de quatro estruturas do canto de anúncio de *Dendropsophus brevifrons* no sul da Amazônia.....41

Capítulo 2. Biologia reprodutiva e observações sobre a variação morfológica em populações de *Allophryne ruthveni* Gaige, 1926 (Anura: Alloprhynidae) na Amazônia brasileira.

Tabela 1. Dados biométricos e número de ovos por fêmea para três populações de *Allophryne ruthveni* na Amazônia.* Representa as quatro fêmeas que tiveram os ovos quantificados, pois das oitos capituradas, uma não desovou e as outras três não foram quantificadas devido terem vários ovos estourados.....67

Tabela 2.— Parâmetros do canto de anúncio de *A. ruthveni* no município de Cotriguaçu, Sul da Amazônia. Representado os valores das médias ± desvio padrão e entre parênteses a amplitude……...…70

Tabela 3. — Parâmetros do canto de anúncio de *A. ruthveni* no município de Brasil Novo, Amazônia Central. Representado os valores das médias ± desvio padrão e entre parênteses a amplitude……...71

Tabela 4.— Parâmetros dos cantos de anúncio das duas populações de *Allophryne ruthveni* estudadas neste trabalho, em comparação com populações descritas na literatura. Representado os valores das médias ± desvio padrão e entre parênteses a amplitude.....72

ANEXO 1

Caracterização da divisão das folhas para determinar a localização das desovas de *Dendropsophus brevifrons*.....56

Introdução geral

O conhecimento sobre a história natural dos seres vivos é fundamental para nosso entendimento sobre o mecanismo evolutivo das espécies (AZARAK, 2012). Cada espécie apresenta um conjunto de adaptações que consiste em uma combinação de atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais que estão associados às condições ambientais locais (MAYR, 1977; DUELLMAN & TRUEB, 1994; POUGH *et al*., 1998), contribuindo para a manutenção da espécie no ambiente. Um bom exemplo disto, são os anfibios anuros, os quais, além de apresentarem uma grande variação morfológica interpopulacional, desenvolveram um alto grau de diversificação nos modos reprodutivos, principalmente em florestas tropicais úmidas, as quais são favorecidas pela heterogeneidade de nicho (PEROTTI, 1997; PRADO *et al.*, 2005; DOS SANTOS *et al.*, 2008, 2009; KELLER *et al.*, 2009; KENTWOOD, 2007).

Nas regiões temperadas, a atividade reprodutiva dos anfíbios depende tanto da temperatura e precipitação, sendo geralmente cíclica (ROME *et al.*, 1992). Já em regiões tropicais os anuros são capazes de se reproduzir ao longo do ano todo, embora a maioria deles optão por reproduzir apenas na época das chuvas, sendo a precipitação o fator determinante da sazonalidade (AICHINGER, 1987; RODRIGUES *et al.*, 2007). De acordo com Wells (1977a), há dois padrões temporais na reprodução de anuros: explosivas e prolongadas. O padrão explosivo é caracterizado principalmente pela reprodução em períodos curtos (horas ou dias), baixa seletividade do sexo masculino (busca ativa de fêmeas), e com a chegada sincrônica de machos e fêmeas nos sítios. Neste padrão ainda as vocalizações apresentam provavelmente pouca importância na atração de fêmeas a um macho partículas (CASTANHO, 2007), servindo basicamente como indicação paras fêmeas da localização dos recursos reprodutivos e para afastar possíveis espécies coespecíficas. No padrão prolongado, o período reprodutivo é mais longo (vários meses), as fêmeas chegam de forma assíncrona, e os machos são mais selecionados morfologicamente e/ou acusticamente. Nas espécies que exibe este padrão, os machos mais fortes e/ou atrativos podem obter várias fêmeas, sucessivamente em uma mesma temporada reprodutiva (CASTANHO, 2007). As vocalizações são importantes para o sucesso individual no acasalamento, havendo maior oportunidade em relação ao padrão explosivo para que ocorra seleção sexual pelas fêmeas (DAVIES, 1991). Além destes dois padrões reprodutivos, vários autores assumem haver padrões intermediários combinando características de reprodução prolongada e explosiva (WELLS, 1977; BASTOS & HADDAD, 1999; PRADO *et al.*, 2005), além da ocorrência de variações regionais nas diferentes

populações de uma mesma espécie devido a fatores ambientais (ARAK, 1983; DAVIES, 1991).

As distribuições espaciais e temporais durante a reprodução dos anuros são importantes aspectos para estruturação das espécies dentro da comunidade e devem ter evoluído de modo a minimizar as interferências entre as diversas espécies que coexistem em uma determinada localidade (CARDOSO, 1986). Desta forma, diferentes estratégias ou padrões reprodutivos podem minimizar os custos e/ou riscos associados com a reprodução (HARVEY & PAGEL, 1993; RODRIGES *et al*., 2007). O custo de reprodução ou investimento reprodutivo (IR) é um importante fator para entender os padrões da história de vida (POUGH *et al.*, 1998) e seleção sexual nos anuros (TRIVERS, 1972; ZAMUDIO *et al* ,2016). Porém, estudos mais específicos, principalmente aqueles com foco em investimento reprodutivo para os anfíbios anuros neotropicais ainda são raros, dificultando o entendimento da ecologia reprodutiva desses anuros (PRADO *et al*., 2000).

A comunidades de anuros tropicais mostram uma grande diversidade, porém o relacionamento ecológico e filogenético entre e dentro de grupos taxonômicos ainda não estão claros (DE LA RIVA *et al.*, 1996a, b). Estudos comparativos das vocalizações de anúncio, baseados em parâmetros quantitativos e qualitativos, podem, assim, prover informações sobre o relacionamento filogenético e ecológico de grupos particulares, representando um ótimo caminho para revelar as diferenças e afinidades entre as espécies (MÁRQUEZ *et al.*, 1993).

No presente trabalho apresentamos dois capítulos, onde descrevemos a história natural baseado na biologia reprodutiva, acústica e comportamental de duas espécies de anfíbios anuros amazônicos. No primeiro capítulo, descrevemos a história natural de *Dendropsophus* brevifrons, Duellman & Crump 1974 (Anura – Hylidae), uma espécie de reprodução prolongada e amplamente distribuído pela Amazônia Ocidental (LIMA *et al.*, 2005; FROST, 2016). *D. brevifrons* apresenta pequeno porte, com machos apresentando comprimento rosto-cloacal (CRC) de 18-21 mm e fêmeas com até 26 mm (DUELLMAN & CRUMP, 1974; LIMA *et al*., 2005), habito noturno, modo reprodutivo especializado e está associado a florestas preservadas, geralmente próxima a corpos d'água lenticos (AICHINGER, l987b; HOLD, 1991; TOUCHON & WARKRNTIN, 2008a; FOUQUET *et al.*, 2015). O objetivo do trabalho foi: (I) descrever o comportamento de acasalamento e deposição dos ovos ao longo da temporada de estudo; (II) avaliar a existência de dimorfismo sexual para espécie; (III) vereificar se há diferença no CRC entre machos em amplexo e machos vocalizadores

solitários; (IV) descrever o investimento reprodutivo das fêmeas da espécie; (V) verificar se existe preferência por micro-habitats para postura das desovas; (VI) avaliar os efeitos de fatores bióticos e abióticos sobre a porcentagem de sobrevivência dos ovos/embriões até sua eclosão; (VII) avaliar os parâmetros acústicos do canto de anúncio para população.

No segundo capitulo, estudamos a espécie *Allophryne ruthveni*, Gayge 1926 (Anura – Allophrynidae). Esta espécie, apresenta ocorrendo na Venezuela, Guianas, Suriname e Brasil (FROST, 2016), possui pequeno porte, com CRC até 26 mm para machos e 31 mm para fêmeas, hábito noturno e preferência por florestas preservadas (GAYGE, 1926; HOOGMOED, 1969; DUELLMAN *et al*., 1997). *A. ruthveni* apresenta padrão reprodutivo explosivo, o que tem conferido grande lacuna de conhecimento quanto suas características reprodutiva, acústica, comportamental, além da morfologia e desenvolvimento dos girinos (CALDWELL & HOOGMOED, 1998, GOTTSBERGER & GRUBER, 2004). Assim neste capitulo, descrevemos os parâmetros acústicos do canto de anúncio, a quantidade de ovos produzidas pelas fêmeas e sua preferência por habitats de reprodução. Tratamos também das variações inter e intrapopulacionais da espécie com referência na coloração, tamanho corporal (CRC) e parâmetros acústicos do canto de anúncio.

Referências bibliográficas

AICHINGER, M. Annual activity patterns in a seasonal neotropical environment. Oecologia (Berl.) 71 583-592, 1987b.

AZARAK, P.A., & CABRAL, G.H. História natural de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) no lavrado de Roraima (Amphibia: Anura: Leptodactylidae). Universidade Federal de Roraima, 2012.

ARAK, A. Male-Male competition and Mate Choice in anuran amphibians Pq. 181-210 in P. Bateson, ed. Mate Choice. Cambrigde University Press, Cambrigde, 1983.

BASTOS, R.P. & HADDAD, C.F.B. Atividade reprodutiva de Scinax rizibilis (Bokermann) (Anura: Hylidae) na Floresta Atlaˆntica, sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Zoologia 16:409–421, 1999.

DAVIES, N.B. Mating systems Pq. 263-294 in J.R.Krebs & N.B. Davies, eds, Behavioural Ecology. Na Evolutionary Approach, 3rd ed. Black Well Scientific. Publications, Cambrigde, 1991.

DE LA RIVA, I. MÁRQUEZ, R. & BOSCH, J. The advertisement calls of three South American poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae), with comments on their taxonomy and distribution. Journal of Natural History, 30: 1413 – 1420, 1996a.

DE LA RIVA, I. MÁRQUEZ, R. & BOSCH, J. Advertisement calls of microhylid frogs from Bolívia (amphibia, Anura). Am. Midl. Nat., 136: 418 – 422, 1996b.

DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. Biology of Amphibians. McGraw-Hill, USA.

DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L.(1994). Biology of Amphibians. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1986.

DUELLMAN, W.E.; DE LA RIVA, I. & WILD, E.R. Frogs of the Hylaarnata and Hylapulchella groups in the Andes of South America, With definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of Hyla. University of Kansas Museum of Natural History, Scientific Papers 3:1-41, 1997.

CALDWELL, J.P., & HOOGMOED, M.S. Allophrynidae, *A. ruthveni*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles 666:1–3, 1998.

FOUQUET, A, ORRICO, V.G.D. ERNST, R, BLANC, M. MARTINEZ, Q. VACHER, J.P. RODRIGUES, M.T. OUBOTER, P. JAIRAM, R. RON, S. A new Dendropsophus Fitzinger, 1843 (Anura: Hylidae) of the parviceps group from the lowlands of the Guiana Shield. Zootaxa 4052: 39-64, 2015.

GOTTSBERGER, B. & GRUBER, E. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. Journal of Tropical Ecology, 20, pp 271-280 doi:10.1017/S0266467403001172, 2004.

HOOGMOED, M.S. Notes on the herpetofauna of Surinam II. On the occurrence of *Allophryne ruthveni* Gaige (Amphibia, Salientia, Hylidae) in Surinam. Zoologische Mededelingen 44: 76–81, 1969.

LIMA, A.P. MAGNUSSON, W.E. MENIN, M. ERDTMANN, L.K. RODRIGUES, D.J. KELLER, C. & HÖDL, W. Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central = Guide to the frogs to Reserva Adolpho Ducke, central Amazonia. Manaus: Áttema Design Editorial. 168 p, 2005.

MÁRQUEZ, R. DE LA RIVA, I. & BOSCH, J. Advertisement call of Bolivian species of Hyla (Amphibia, Anura, Hylidae). Biotropica 25 (4): 426 – 443, 1993.

POUGH, F.H. ANDREWS, R.M. CADLE, J.E. CRUMP, M.L. SAVITSKY, A.H. WELLS, K.D. Herpetology. Upper Saddle River (NJ): Prentice-Hall. 577 p, 1998.

PRADO, C.P.A. UETANABARO, M. & LOPES, F.S. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil.Journal of Herpetology, 34(1): 135-139, 2000.

PRADO, C.P.A.; UETANABARO, M. & HADDAD, C.F.B. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat useby anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. Amphibia-Reptilia 26:211–221, 2005.

ROME, L.C. STEVENS, E.D. & JOHN-ALDER, H.B. The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. Pp. 183-205, *in:* Feder, M.E. &Burggren, W.W. (eds.), *Environmental Physiology of the Amphibians.* University of Chicago Press, Chicago, 1992.

STEBBINS, R.C. COHEN, N.W. A natural history of amphibians. Princeton (NJ): Princeton University Press.316 p, 1995.

TOUCHON, J.C. & WARKENTIN, K.M. Reproductive mode plasticity: aquatic and terrestrial oviposition in a treefrog. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 7495–7499, 2008a.

WELLS, K.D. The social behavior of anuran amphibians. Animal Behavior 25:666–693, 1977.

ZAMUDIO, K.R., BELL, R.C., NALI, R.C., HADDAD, C.F., & PRADO, C.P. Polyandry, Predation, and the Evolution of Frog Reproductive Modes. *The American Naturalist*, *188*(S1), S41-S61, 2016.

CAPÍTULO 1

História natural de *Dendropsophus brevifrons* Duellman & Crump, 1974 (Anura - Hylidae) no Sul da Amazônia brasileira

Marcos Penhacek

Orientador: Dr. Domingos de Jesus Rodrigues

Resumo: O conhecimento da história natural dos anfíbios anuros, principalmente das características voltadas à reprodução, são de fundamental importância para compreender os processos evolutivos, a funcionalidade das espécies dentro do ecossistema e elucidar problemas taxonômicos. Assim, este trabalho teve como objetivos descrever a história natural de *Dendropsophus brevifrons* no sul da Amazônia brasileira. A espécie apresenta especialização no seu modo reprodutivo, depositando suas desovas sobre folhas e troncos da vegetação pendente sobre água, constituindo assim um importante modelo de estudo para a compreensão dos fatores que beneficiam os modos especializados de reprodução. As amostragens foram realizadas na fazenda São Nicolau, noroeste do Estado de Mato Grosso e ocorreram mensalmente em duas temporadas, sendo a primeira de agosto de 2015 a julho de 2016 e a segunda em janeiro de 2017. Foram amostrados do anoitecer por volta das 19:00h ao amanhecer as 06:00h. Foram realizadas visitas nos sítios durante o dia também entre as 09:00 as 16:00, para acompanhar o desenvolvimento embrionário de 20 desovas. A espécie apresentou atividade reprodutiva prolongada e diretamente relacionada ao período chuvoso. Obtivemos um investimento reprodutivo médio baseado na relação entre a massa das gônadas pela massa corporal de 23,2% para as fêmeas da espécie, sendo superior ao encontrado para a maioria das espécies de anuros anteriormente estudados. A espécie apresentou uma maior frequência de deposição de desovas em folhas com textura rugosa, na face adaxial e a uma altura de 1,50 a 2,0 m do solo/água. Os embriões desenvolveram-se entre sete e oito dias com 80,9% de sobrevivência até a eclosão. As desovas depositadas na face adaxial e folhas com textura lisa tiveram efeito negativo sobre a sobrevivência dos embriões. Já para desovas postas na face abaxial e em folhas com textura rugosa houve maior sobrevivência dos ovos/embriões. O canto de anúncio apresentou quatro estruturas distintas quanto ao número de notas e formato destas dentro do canto, além de uma considerável divergência nos parâmetros acústicos em comparação com a população da localidade tipo, podendo indicar uma influência do distanciamento geográfico entre as populações comparadas.

Palavras chave: Investimento Reprodutivo, plasticidade de micro-habitat, modo reprodutivo especializado, sobrevivência dos embriões.

1. Introdução

Os anfíbios anuros compreendem o grupo taxonômico que apresenta a maior diversidade de modos reprodutivos dentre todos os grupos de vertebrados, com 39 modos descritos (HADDAD & PRADO, 2005). Dentre as formações terrestres mundiais, a Mata Atlântica e a Floresta Amazônica apresentam a maior diversidade de modos reprodutivos conhecidos para anfíbios anuros, com 27 e 20 modos, respectivamente (POMBAL & HADDAD, 2007). Essa elevada diversidade de modos reprodutivos observada nas florestas úmidas brasileiras foi atribuída à capacidade de exploração dos diferentes micro-habitats pelos anuros (e. g. DUELLMAN & TRUEB, 1986; HADDAD & PRADO, 2005) e pela pressão seletiva que predadores exerceram sobre ovos e larvas aquáticas (e.g., LUTZ, 1948; CRUMP, 1974; DOWNIE, 1990; MAGNUSSON & HERO, 1991; PRADO *et al*., 2002). Para a floresta Amazônica, Magnusson & Hero (1991) postularam a predação como sendo a principal pressão seletiva levando a evolução para modos reprodutivos mais terrestres, embora seus dados não foram suficientemente robustos para esta conclusão (HADDAD & PRADO, 2005). Já para Zamudio *et al.* (2016) a seleção intrasexual e não a seleção natural é o fator fundamental na promoção da diversificação dos modos reprodutivos dos sapos nas florestas tropicais. Para estes autores a especialização dos modos reprodutivos vem mais da tentativa de evitar gastos energéticos excessivos pela competição entre machos nos aglomerados reprodutivos do que da tentativa de evitar predação sobre ovos e girino (ZAMUDIO *et al.*, 2016).

Embora os anfíbios anuros tenham evoluído em direção a terrestrialidade, continuam dependentes de água/umidade para evitar a dessecação de ovos e larvas (MCDIARMID, 1994). O ciclo de vida aquático das larvas da maioria dos anfíbios apresenta vantagens e desvantagens. Por um lado, as larvas aquáticas podem explorar uma quantidade de nichos que não é explorada pelos adultos. Por outro lado, as larvas sofrem grande pressão de predação e competição, estando sujeitas a uma série de imprevisibilidades ambientais (HADDAD & PRADO, 2005; CHOLAK, 2015), como risco de secamento da poça (NEWMAN, 1992), afetando as espécies que se reproduzem em corpos d'água temporários (DZIMINSKI & ALFORD, 2005; POMBAL & HADDAD, 2007), ou pelo aumento da competição devido a densidade de indivíduos ser maior que a quantidade de recursos disponíveis (CHOLAK, 2015). Já as espécies que reproduzem em corpos d'água permanentes, estão sujeitas a um maior número de predadores, como peixes, baratas d'água entre outros (RODRIGUES *et al.*, 2010). De fato, a predação é um dos fatores ecológicos que mais influencia a estrutura de comunidade de larvas de anfíbios anuros (ALMEIDA *et al.*, 2015) e causa altas taxas de

mortalidade na fase inicial do desenvolvimento (LAURILA *et al*., 2002; FULAN & ALMEIDA, 2010). Desta forma, diferentes estratégias ou padrões reprodutivos podem minimizar o esforço e/ou riscos associados com a reprodução (HARVEY & PAGEL, 1993) e aumentar a taxa de sobrevivência da prole.

O esforço reprodutivo ou investimento reprodutivo (IR) é a medida do gasto de energia utilizada durante a reprodução (STEARNS, 1992). Esta energia pode ser gasta de várias maneiras, tais como na construção do ninho, vocalização, acasalamento e deposição de ovos (RYAN *et al.*, 1983). No entanto, essa energia não é fácil de ser estimada ou medida, pois depende de métricas distintas para cada evento. Assim, uma forma mais simples e amplamente disseminada de avaliar o IR em anuros é medir a massa ou o volume das gônadas em relação a massa e/ou volume corporal (e.g.; STEARNS, 1992; PRADO *et al.*, 2000, RODRIGUES *et al.*, 2007). Normalmente há uma correlação negativa entre o tamanho corporal das espécies e seu investimento reprodutivo (CRUMP, 1974; PEROTTI, 1997; PRADO *et al*., 2005), indicando que fêmeas de espécies menores investem mais energia em um mesmo evento reprodutivo que fêmeas de espécies maiores pois, provavelmente, terão uma menor chance de sobreviver até um próximo evento reprodutivo (POUGH *et al.*, 1998).

Dendropsophus brevifrons (DUELLMAN & CRUMP, 1974) é uma pequena perereca arborícola, com machos apresentando comprimento rosto-cloacal (CRC) de 18-21 mm e fêmeas com até 23 mm (DUELLMAN *et al.*, 1974; LIMA *et al*., 2005). A espécie pertence ao grupo de *Dendropsophus parviceps*, que é representado por espécies de pequeno porte que habitam terras baixas de florestas da Amazônia Ocidental. *Dendropsophus brevifrons* é encontrada no Brasil, Colômbia, Equador, Guiana Francesa, Peru e Suriname (LIMA *et al.*, 2005; FROST, 2017). Ao contrário da maioria dos hilídeos, *D. brevifrons*, assim como outras espécies do grupo *D. parviceps* e *D. leucophyllata*, apresenta especialização no modo reprodutivo, pois seus ovos são depositados fora da água, sobre o lado superior de folhas emergentes ou sobre finos troncos e ramos pendentes sobre lagoas dentro de florestas preservadas (AICHINGER, l987b; HOLD, 1991; TOUCHON & WARKRNTIN, 2008; FOUQUET *et al.*, 2015). Essa característica de oviposição terrestre em folhas pode apresentar vantagens aos anuros, como: melhorar o ambiente respiratório embrionário, permitir a oviposição sobre riachos de águas corrente ou possibilitar que os anuros possam colonizar e se reproduzirem em habitats sem corpos de água permanentes (DUELLMANN & TRUEB, 1986; STEWART, 1997; MARTIN, 1999; WELLS, 2007; TOUCHON & WARKENTIN, 2008a), além de preservar os ovos e a fase inicial das larvas da forte pressão exercida por

predadores aquáticos (ZAMUDIO *et al.*, 2016). No entanto, essa característica de oviposição acarreta custos adicionais como: risco de dessecação (MARTIN, 1999; TOUCHON & WORLEY, 2015), com potencial redução na disponibilidade de oxigênio aos embriões (SEYMOUR *et al*., 1995, WARKENTIN *et al*., 2005), limitação do tamanho da postura de ovos e/ou locais de nidificação (HEYING, 2004; LIN *et al.*, 2008) e a necessidade potencial de cuidado parental sobre ovos e larvas terrestres (ZAMUDIO *et al*., 2016). Portanto, a escolha do local de oviposição é fundamental para o sucesso reprodutivo das espécies com reprodução terrestre arbórea (RODRIGUES *et al.*, 2007).

O conhecimento da história natural dos anfíbios anuros, principalmente das características relacionadas à reprodução, como investimento reprodutivo, locais de deposição das desovas, desenvolvimento embrionário, parâmetros do canto de anúncio, são fundamentais para elucidar a história evolutiva das espécies, auxiliar na resolução de problemas taxonômicos e na compreensão das necessidades e funcionalidades das espécies dentro do ecossistema. Dessa forma, o objetivo deste trabalho foi fornecer maiores informações sobre a história natural de *D. brevifrons* no sul da Amazônia brasileira, avaliando os parâmetros reprodutivos, acústicos e comportamentais baseados em: (I) descrição do comportamento de acasalamento e deposição dos ovos ao longo da temporada de estudo para espécie; (II) avaliação do dimorfismo sexual dos casais em amplexo (III) diferença no CRC entre machos em amplexo e machos vocalizadores solitários; (IV) quantificação do investimento reprodutivo para as fêmeas; (V) avaliação da relação entre número de ovos/desovas com as características do micro-habitats de postura (altura e área foliar) em relação ao local de queda solo/água; (VI) avaliação da influência de fatores bióticos e abióticos sobre a porcentagem de sobrevivência dos ovos e embriões até sua eclosão; (VII) descrição dos parâmetros acústicos do canto de anúncio para população.

2. Material e Métodos

2.1 Caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado na Fazenda São Nicolau (S 09º 50’ 39.6” W 058º 13’ 30.4”), no município de Cotriguaçu, noroeste do estado de Mato Grosso, Brasil (Figura 1). A área de estudo apresenta vegetação caracterizada como floresta ombrófila aberta e densa (VELOSO *et al.*, 1991) com altitudes que variam entre 200 e 300 metros. O clima da região é tropical quente e úmido, com temperatura média de 24ºC e umidade relativa do ar próxima de 80%

(VOURLITIS *et al*., 2002). A precipitação anual média é de 2034 mm, com uma estação seca de abril a setembro e uma estação chuvosa de outubro a março (NORONHA *et al.*, 2015).

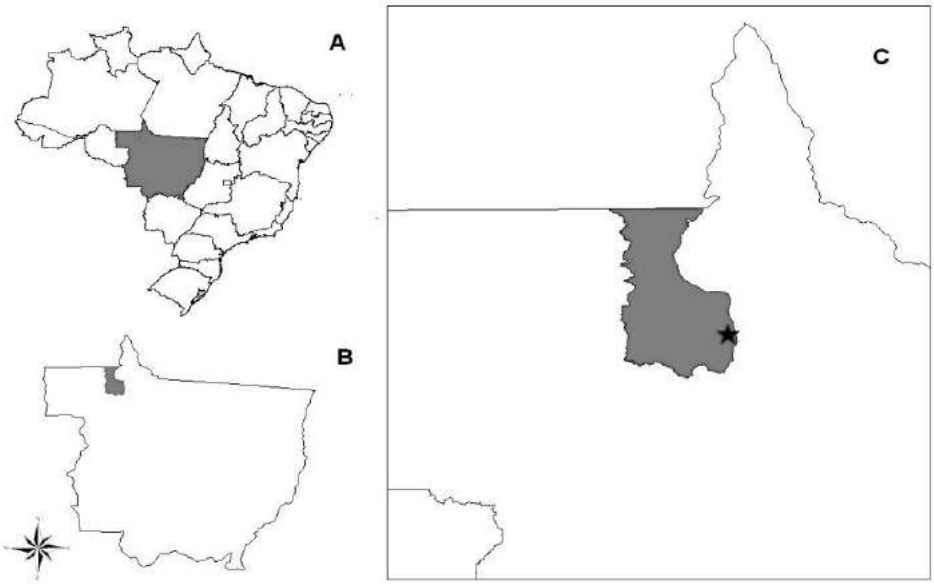


Figura 1. Localização da área de estudo. Estado de Mato Grosso (A); município de Cotriguaçu (B) e; Fazenda São Nicolau (C).

2.2 Delineamento amostral

Cinco pontos de ocorrência da espécie, sítios de reprodução (Figura 2) foram amostrados dentro da fazenda São Nicolau, com isolamento entre sítios de 1 a 7 Km. Todos os sítios apresentaram vegetação primária, formada por floresta ombrófila aberta, pequenos córregos permanentes (com excessão do sítio 5, onde o córrego é temporário), e área de alagamento nas margens. Os sítios 2 e 3 diferem dos demais pela presença de calha bem drenada no leito do córrego, além de algumas rochas e menor área de alagamento marginal. O sítio 5 difere dos demais pela presença de densa vegetação herbácea nas margens do córrego e solo com maior quantidade de matéria orgânica acumulada, já os sítios 1 e 4 diferem pela presença de vegetação com predominância de buritis (*Mauritia flexuosa*) e por ser margeado na porção montante por área aberta de pastagem em estágios de reflorestamento.

Figura 2. Sítios de reprodução de *Dendropsophus brevifrons* na área de estudo. Sítio 1 (A); sítio 2 (B); sitio 3 (C); sítio 4 (D); sítio 5 em janeiro de 2016 (E) e em janeiro de 2017 (F).

2.3 Esforço amostral

As amostragens foram realizadas mensalmente em duas temporadas, sendo a primeira de agosto de 2015 a julho de 2016 com duração de três a sete dias por mês. No mês de janeiro/2016 houve um alto índice pluviométrico intensificando a atividade reprodutiva da espécie e, consequentemente, o monitoramento se estendeu por 29 dias consecutivos. A segunda etapa foi no mês de janeiro de 2017, onde os sítios reprodutivos foram monitorados por 15 dias diretos.

O monitoramento iniciou-se ao anoitecer, por volta das 19:00h, e se estendeu geralmente até as 02:00h da manhã, horário em que as atividades reprodutivas principalmente deslocamento e vocalização dos machos sessavam. Quando houve ocorrência de chuva após esse horário, os machos voltaram a atividade e assim o monitoramento foi estendido até por volta de 06:00h, quando as atividades de vocalização e desovas se encerravam. O registro dos casais em amplexo e desovas foi realizada através de varreduras realizadas por pelo menos dois pesquisadores, onde foram vasculhados toda a vegetação nas margens e dentro do córrego e em poças presentes nos sítios de reprodução. O registro do tempo de postura e comportamento reprodutivo foi realizado ao encontrar o casal em amplexo e se estendeu até a finalização da oviposição. Visitas nos sítios reprodutivos no período diurno também foram realizadas entre 09:00h e 16:00h para acompanhar o desenvolvimento embrionário das

desovas. Quando encontrado eventos de predação sobre as desovas estes foram registrados em fotos e vídeos através de uma câmera digital Canom SX530.

2.4 Caracterização biométrica e do esforço reprodutivo das fêmeas

O comprimento rosto-cloacal (CRC) de machos e fêmeas que estavam em amplexo, assim como dos machos cantores gravados foram mensurado em vida, com paquímetro (precisão 0,1mm) e a massa corporal obtido em balança eletrônica (precisão 0,01g). Casais em amplexo foram coletados e transportados para o laboratório em sacos plásticos úmidos. As fêmeas e alguns machos desses casais foram eutanasiados com solução injetável de Xylocaine® (cloridrato de lidocaína 2%) antes da liberação das desovas para a avaliação do investimento reprodutivo. As gônadas das fêmeas foram removidas cirurgicamente através de uma insisão longitudinal na lateral do ventre e, pesadas em balança eletrônica (precisão 0,01g). Não foi viável a remoção das gônadas dos machos devido ao seu pequeno volume, difícil extração e impossibilidade de determinação precisa de sua massa. Posteriormente, estes exemplares foram fixados em solução de formol 10% onde permaneceram por 24 horas, sendo transferidos em seguida para álcool 70% e direcionados como material testemunho para o Acervo Biológico da Amazônia Meridional (ABAM) do Câmpus da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT) em Sinop.

2.5 Determinação do micro-habitat de reprodução

Para caracterização da textura das folhas foi utilizado método de percepção visual e de toque das folhas. Foi caracterizado como lisa folhas inteiras com menos de 10% de sua superfície avariada por predação ou fungos, sem presença de pilosidades e/ou nervuras evidentes e como rugosa, folhas velhas ou secas, com mais de 10% de sua lamina folhar apresentando dano por predação ou parasitas (fungos), com presença de pilosidade originários da própria folha ou causada por líquens ou com nervuras bastante evidentes. Para determinar a localização da desova nas folhas, estas foram divididas com ajuda de uma régua (precisão 10 mm) em três partes com mesmas dimensões na transversal e três partes na longitudinal. O terço terminal da folha na longitudinal foi considerado apical (ápice foliar), o terço inicial foi denominado basal (base foliar), os terços laterais da folha na longitudinal e central na transversal foi considerado lateral (margem foliar) e o terço central tanto na longitudinal quanto na transversal foi considerado central (ANEXO 1). No caso de uma desova ser depositada em mais de uma localidade, foi considerado a localidade com presença de maior porção da desova.

Para medir a altura dos habitats de reprodução foi utilizado trena (precisão 1 cm) e para o tamanho da folha régua milimetrada (precisão 10mm). O cálculo da área foliar (AF) foi realizado através do modelo matemático da área da elipse segundo Neto (2009).

$$y = \frac{\pi}{4} . x$$

Onde: y = área foliar (AF) e x= produto do comprimento (C) pela largura da folha (L).

2.6 Quantificação e monitoramento das desovas

Cada evento de deposição do casal foi considerado como postura e o conjunto de evento/os encontrados em uma mesma folha/galho que aparentava ser originário de um mesmo casal foi considerado como uma desova (Figura 3A). Não foi observado sobreposição de casais próximos as desovas, podendo indicar que mais de um casal tivesse desovado em uma mesma folha. As desovas foram monitoradas do momento da postura e fecundação até a eclosão dos embriões, que foram aparadas em armadilhas coletoras contendo água do ambiente próximo (Figura 3B). As desovas foram fotografadas diariamente com câmera Canon SX530 para registro do estagio de desenvolvimento embrionário. Os ovos foram contabilizados logo após a postura e, os embriões sobreviventes após sua eclosão e queda nas armadilhas plásticas (Figura 3C). A umidade e temperatura foram medidas diariamente com auxílio de anemômetro com termômetro (Modelo GM816). A pluviosidade diária foi registrada pela Estação de Monitoramento Pluviométrico instalada na sede da fazenda e os dados foram usados para verificar a influência da pluviosidade na atividade reprodutiva da espécie e obtenção de um padrão sobre a distribuição temporal das chuvas no local de estudo.

Figura 3. Monitoramento das desovas em seu habitat natural no sul da Amazônia. Casal em amplexo desovando cinco posturas/eventos na folha (A); armadilha coletora (B); embriões/larvas vivas sendo contabilizados em bandeija plástica após a eclosão e queda na armadilha coletora (C).

2.7 Coleta de dados bioacústicos

Os dados bioacústicos para a população foram obtido através da gravação de 10 machos vocalizadores. Foi utilizado um gravador Tascam DR-40 com microfone unidirecional (Ht-320a Yoga), ajustado no formato "WAV" e posicionado a uma distância de 0,50 m do macho vocalizador. As gravações foram posteriormente editadas e arquivadas através do software Audacity 2.1.2 (http://www.audacityteam.org/) com taxa de amostragem de 44.1 KHz e 16 bits/amostra no padrão mono. Para a descrição do canto foi medida o número de notas por canto, duração da nota, duração do canto, intervalo entre notas, intervalo entre cantos, frequência inicial e frequência dominante. Também foram coletados dados sobre a altura em que os machos gravados se encontravam, seu CRC, a umidade e temperatura no momento da gravação.

2.8 Análises estatisticas e bioacusticas

Teste preliminar de Shapiro-Wilk foi usado para conferir a normalidade das variáveis resposta e escolha do melhor modelo estatístico. Quanto à existência de dimorfismo sexual em tamanho (CRC e massa) e preferência das fêmeas por tamanho de machos para o amplexo, aplicomos o teste t de Student para as seguintes comparações: CRC de machos *vs.* CRC de

fêmeas em amplexo; massa corporal de machos *vs*. massa corporal de fêmeas em amplexo; CRC de machos em amplexo *vs*. CRC de machos vocalizadores solitários.

Para verificar a influência do tamanho e massa corporal das fêmeas sobre a fecundidade, realizamos análises de regressão linear simples (ZAR, 1984) entre as seguintes variáveis: comprimento rosto-cloacal (CRC) das fêmeas *vs.* massa dos ovários (MO); massa dos indivíduos (MI) *vs.* MO. O cálculo do investimento reprodutivo (IR) foi realizado através da relação entre a porcentagem da massa das gônadas maduras em relação a massa corporal das fêmeas (segundo PRADO *et al.* 2005).

Para caracterização do micro-habitats de postura, aplicando análise de regressão linear simples (ZAR, 1984) entre as seguintes variavésis: número de postura (NP) *vs.* altura das posturas (AP); NP *vs.* área foliar (AF) e; NP *vs*. número de ovos por postura (NOP). Aplicamos também teste com Modelos Lineares Generalizados (GLM) com distribuição de Poisson, para testar as relações entre: número total de ovos na desova (NOD) *vs.* AD e; NOD *vs*. AF.

Para testar a influência dos fatores bióticos e abióticos sobre a porcentagem de sobrevivência dos ovos/embriões ate sua eclosão aplicamos também GLM com distribuição de Poisson para as seguintes relações: porcentagem de sobrevivência dos embriões (PSE) *vs.* (AD + AF + NOD); PSE *vs.* (face da folha (FF) + AD + AF + NOD) e; PSE *vs.* (textura da folha (TF) + AD + AF + NOD). Para todas as análises desenvolvidas foi assumido como significativo valor de $p<0,05$.

As análises bioacústicas, sonogramas e espectrogramas foram gerados no programa Raven Pro 1.4 (Bioacoustics Research Program, 2011). Foi utilizado filtro de 256 bandas (Fast Fourier Transformation−FFT), com brilho de 50% e contraste de 90%. A terminologia utilizada baseou-se em Duellman & Trueb (1994).

3. Resultados

3.1 Período e comportamento reprodutivo

Um total de 156 registros foram realizados. Desses, 126 são de desovas, 10 de machos vocalizadores e 20 de casais em amplexo. O início da atividade reprodutiva para a temporada 2015/2016 começou a partir do mês de outubro com a presença de alguns machos vocalizando. A presença de fêmeas e casais em amplexo porém só foram registrado a partir de novembro. O pico da atividade reprodutiva ocorreu nos meses de janeiro e fevereiro com a observação de grande número de indivíduos vocalizando, casais em amplexo e desovas sobre

a vegetação próxima aos córregos e área de imundação nos sítios de reprodução. A partir de março até o final de maio, não foi observado fêmeas ovadas e/ou casais em amplexo, apenas alguns machos vocalizando em ambos os sítios de reprodução.

Os machos começaram a vocalizar por volta de 19:00h e permaneceram por toda a noite em atividade de vocalização. A partir das 02:00h, as vocalizações reduziram consideravelmente, permanecendo apenas esporádica até o amanhecer. No entanto, quando ocorreu chuvas após este horário, os machos voltaram a intensificar sua vocalização permanecendo até próximo às 06:00h da manhã. Os amplexos começaram a se formar, normalmente, entre 22:00 e 02:00h (n=15 dos 22 observado), raramente ocorrendo antes (n=5) ou depois (n=2) desse horário. Após a formação do amplexo, os casais começaram a procurar pelo local de oviposição. Esse local foi registrado, no máximo, 1,5 m de distância do ponto de formação do amplexo. A liberação da primeira desova iniciou-se, geralmente, de uma a três horas após a formação do amplexo. Alguns indivíduos migraram para outra folha após a primeira oviposição e continuaram a desovar, mas outros permaneceram na mesma folha colocando desovas múltiplas. A oviposição total durou entre uma e três horas.

3.2 Caracterização biométrica e investimento repodutivo

As fêmeas foram maiores que os machos e apresentaram investimento reprodutivo médio de 23,2% (Tabela 1).

Tabela 1. Dados biométricos e de investimento reprodutivo (IR) de *Dendropsophus brevifrons* no Sul da Amazônia.

	Fêmeas			Machos				
Métricas	N	média ±DP	amplitude	N	média ±DP	amplitude	*t*	*p*
CRC (mm)	20	24,5±0,7	23,1 – 25,9	20	19,1±0,8	17,1 - 20,8	27,9	<0,01
Massa (g)	20	1,1±0,13	0,8 – 14	20	0,43±0,04	0,38 – 0,51	21,9	<0,01
IR (%)	20	23,2±5	8,8 - 33,7	-	-	-	-	-

O CRC de machos em amplexo foi similar ao de machos solitários (t= 0,26; n= 20; p>0,05). A massa das gônadas das fêmeas foi correlacionada à massa corporal (n= 20; r^2= 0,24; p= 0,02; Fig. 3), mas não com seu CRC (n= 20; r^2= 0,012; p>0,05).

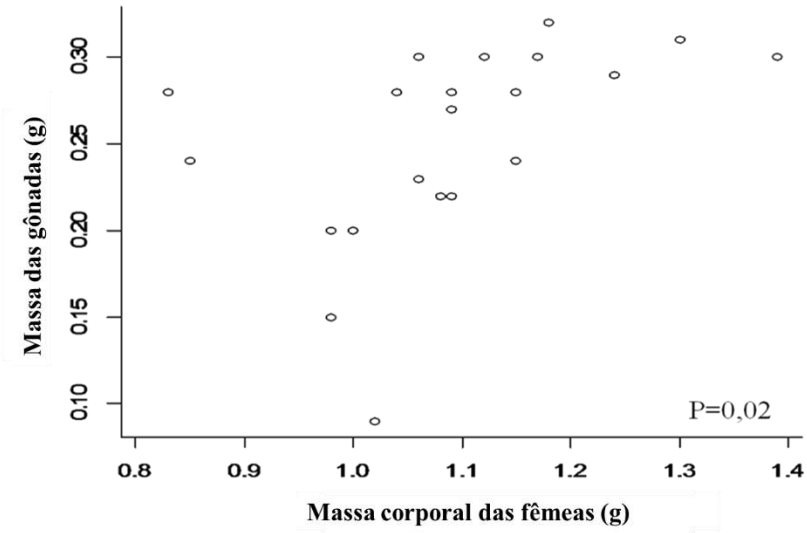


Figura 4. Correlação entre massa corporal e massa das gônadas de fêmeas de *Dendropsophus brevifrons* no Sul da Amazônia.

3.3 Micro-habitats de reprodução

Dendropsophus brevifrons depositou os ovos em folhas e troncos pendentes sobre a água e os girinos são exotróficos sobrevivendo em ambiente lêntico após a eclosão. A oviposição ocorreu em folhas verdes (92%) e secas (7%), mas também foram registradas em galhos verdes e secos (1%). A maioria das desovas ocorreram em folhas rugosas (67%) em relação às lisas (33%). No entanto, houve uma variação no estado dessas folhas, sendo desde folhas novas e inteiras a folhas totalmente danificadas e/ou secas (n=126, Figura 5).

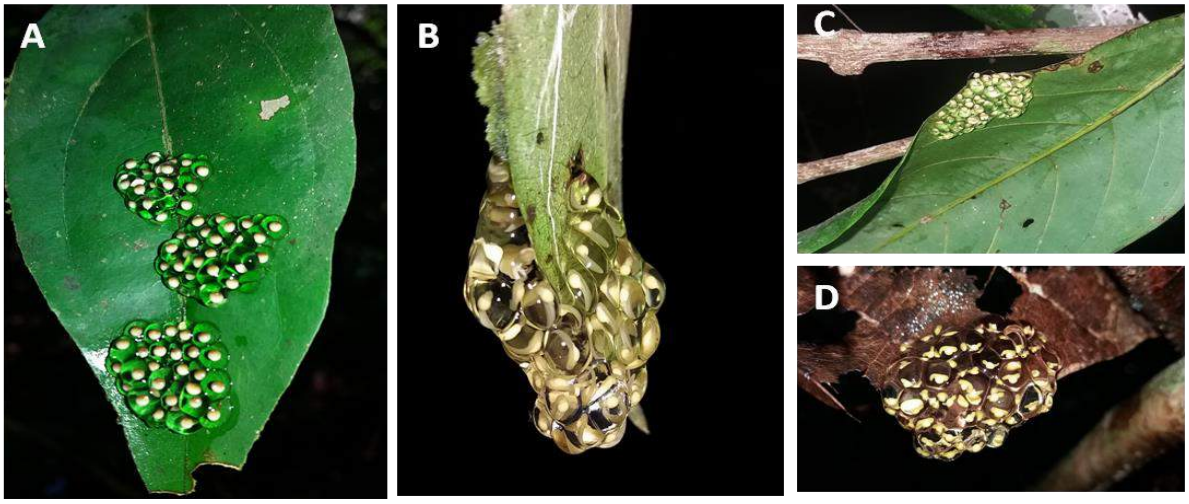


Figura 5. Localização das desovas nas folhas utilizadas por fêmeas de *Dendropsophus brevifrons* no sul da Amazônia. Folha nova e lisa com desova na face adaxial e porção apical (A); folha velha e rugosa com desova nas faces intermediária e porção apical (B); folha nova e lisa com desova na face abaxial e porção lateral (C); folha seca e rugosa com desova na face adaxial e porção lateral (D).

Em relação à posição da desova na folha, houve uma maior frequência na face adaxial (65,3%), contra face abaxial (31,5%) e face intermediária (4,8%) (n=126, Figura 6).

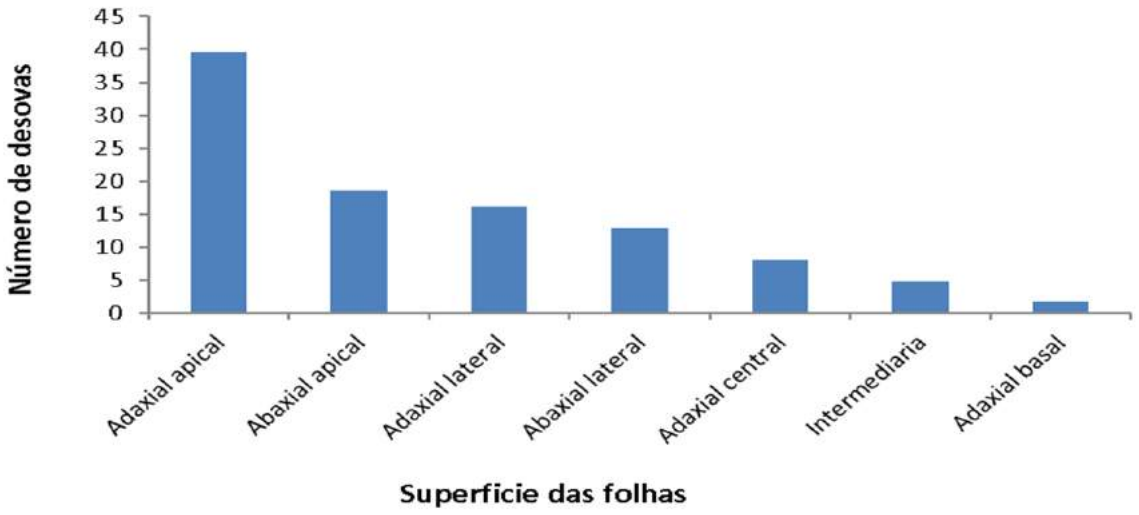


Figura 6. Localização das desovas de *Dendropsophus brevifrons* registradas em folhas no sul da Amazônia (n=126).

As posturas apresentaram uma média de 36±9,4 ovos (14 – 65, n=184). O número de ovos nas desovas não esteve correlacionado com a altura das desovas (r^2= 0,75; z=1,043; p= 0,29), nem com a área foliar (r^2= 0,75; z= 0,47; p= 0,64). No entanto, observamos através dos dados agrupados que houve uma maior quantidade de ovos nas desovas quando estas estiveram a uma altura entre 1,51 a 2,00 m (Figura 7A) e sobre folhas com áreas foliar com até 100 cm^2 (Figura 7B).

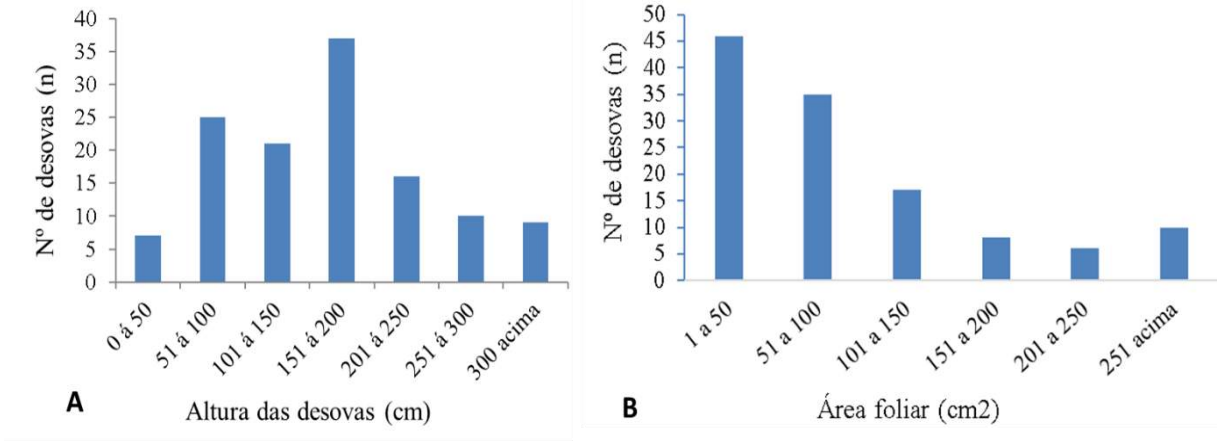


Figura 7. Dados agrupados dos micro-habitats usadas na oviposição de fêmeas de *Dendropsophus brevifrons* no sul da Amazônia. Em função da altura (A) e da área foliar (B).

O número de posturas nas desovas não foi correlacionada à área foliar (n= 126; r^2= 0,014; p= 0,26). Porém, foi negativamente correlacionado com o número de ovos presentes em cada postura (n= 184; r^2= 0,28; p= 0,03; Figura 8A) e positivamente correlacionada com a altura das desovas em relação ao solo/água (n=126; r^2= 0,56; p= 0,02; Figura 8B).

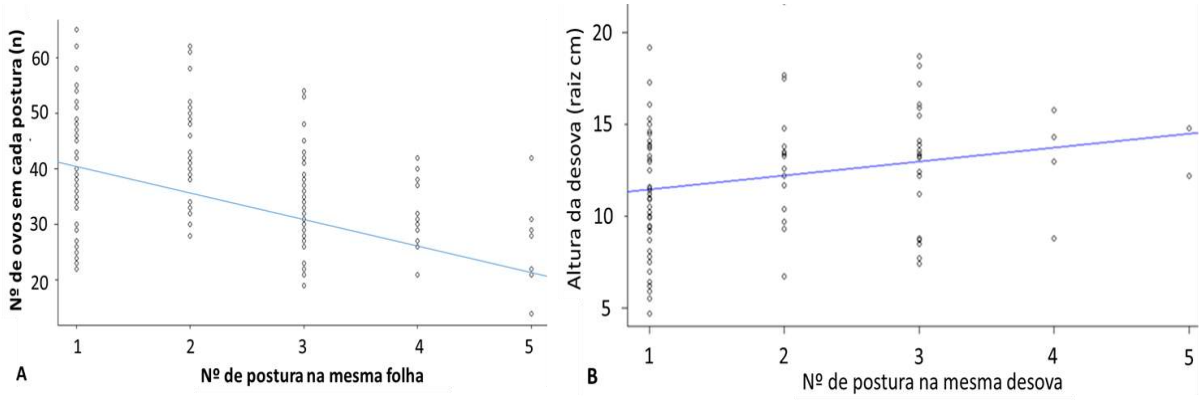


Figura 8. Correlação do número de postura por fêmea de *Dendropsophus brevifrons* no sul da Amazônia. De acordo com e a quantidade de ovos em cada postura (A) e; com a altura da desovas em relação ao local de queda solo/água (B).

3.4 Influência dos fatores bióticos e abióticos na porcentagem de sobrevivência dos embriões até eclosão.

Quatro eventos de predação sobre desovas de *Dendropsopus brevifrons* foram registrados ao longo do estudo. No primeiro caso, a desova foi totalmente predada por orthóptera da família Tetigoniidae à 1,10 m de altura (Figura 9a). No segundo evento, uma vespa colonial da família Vespidae (*Angiopolybia* sp) foi observada retirando embriões de

uma desova localizada em um fino tronco pendente sobre uma poça de água à altura de 0,90 m (Figura 9b). Essa desova desapareceu totalmente após dois dias. No terceiro evento, uma vespa da mesma espécie anterior (Figura 14c) fez várias tentativas frustrada para retirar os embriões de uma desova localizada em uma folha a 2,70 m acima da água. O insucesso foi devido a desova estar bem hidratada. No dia seguinte porém, foi verificado a falta de metade dos embriões. No 8º dia de desenvolvimento, todos os embriões sobreviventes à predação eclodiram. No quarto evento, deparamos com uma desova contendo 24 embriões no 5º dia de desenvolvimento e localizada à 0,50 m da água, a qual tinha marcas de predação (Figura 9d), com postura de um invertebrado dentro da geleia da desova (círculo na Figura 9d) e larvas de invertebrados. Cerca de 10 embriões conseguiram eclodir desta desova no 7º dia de desenvolvimento.

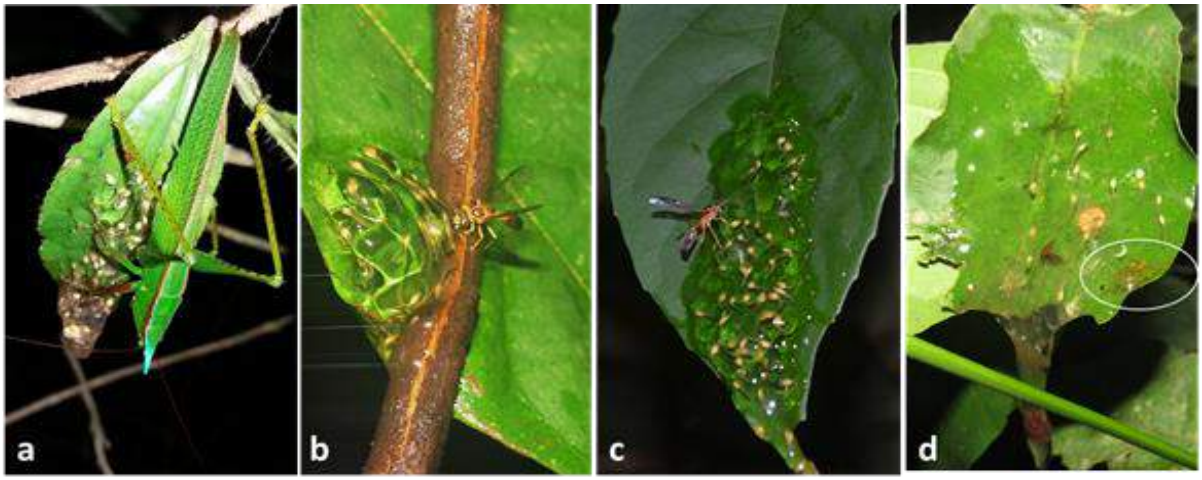


Figura 9. Desovas de *Dendropsophus brevifrons* sendo predadas por invertebrados no sul da Amazônia. Orthóptera da família Tetigoniidae predando completamente a desova (a); vespa da família Vespidae (*Angiopolybia* sp) tentando retirar ovos da desova (b,c) e; desova com geleia danificada por possível predador ou parasita com aglomerado de larvas de invertebrados dentro da geleia da desova (d).

Vinte (20) desovas foram encontradas ainda durante a postura ou poucos minutos após terem sido postas, sendo então acompanhadas diariamente seu desenvolvimento embrionário até a eclosão. Dentre estas desovas não registrado nenhuma perdas por predação. Seu desenvolvimento embrionário, durou entre sete e oito dias, sendo que a maioria das desovas 80% tiveram seus embriões eclodindo no 8º dia após a postura (Figura. 10 Tabela 2). Houve uma porcentagem média de sobrevivência dos ovos/embriões até a eclosão de 80,9±20,7% (20,9- 100) (Tabela 2).

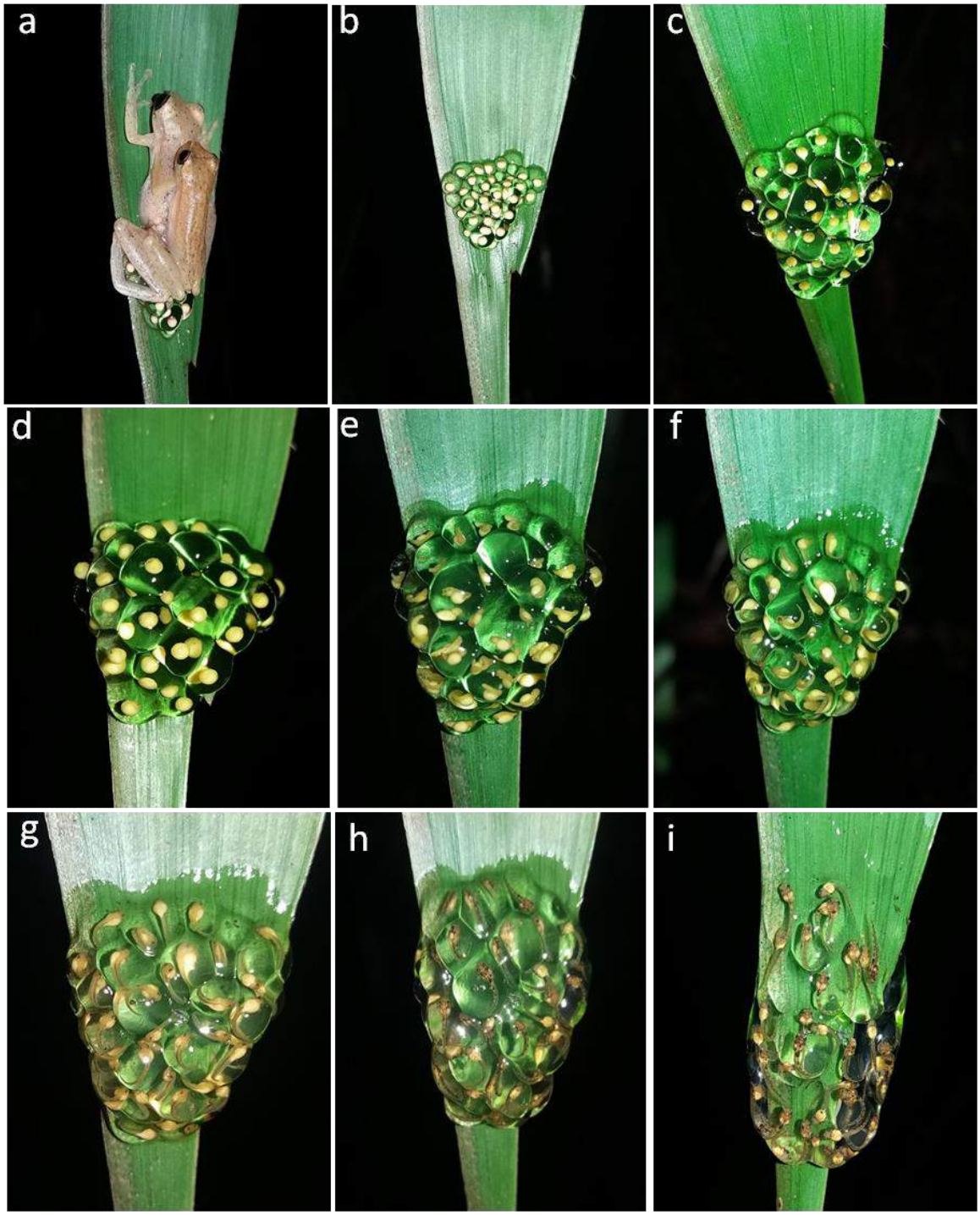


Figura 10. Desenvolvimento embrionário de uma desova de *Dendropsophus brevifrons* na fazenda São Nicolau, sul da Amazônia brasileira. Casal em amplexo desovando, dia 31/01/16 às 01:50h (a); desova logo após ter sido posta dia 31/01/16 - 03:00h (b); dia 01/01/16 - 13:00h (c); dia 02/02/16 - 10:00h (d); dia 03/02/16 - 09:40h (e); dia 04/02/16 - 09:50h (f); dia 05/02/16 - 09:40h (g); dia 06/02/16 - 09:30h (h); dia 07/02/16 - 21:50h (i).

Tabela 2. Tempo de desenvolvimento e taxa de sobrevivência dos ovos e embriões de *Dendropsophus brevifrons* na fazenda São Nicolau, sul da Amazônia brasileira.

Desovas	Número de ovos	Tempo de desen. embrionário (dias)	Número de girinos vivos	Taxa de Sobrevivência (%)
01	116	7	105	90,5
02	142	8	84	59,1
03	122	7	108	88,5
04	90	8	87	96,7
05	98	7	95	96,9
06	134	8	28	20,3
07	110	7	94	85,4
08	34	8	31	91,2
09	100	8	56	56,0
10	120	8	111	92,5
11	62	8	40	64,5
12	45	8	41	91,4
13	40	8	23	57,5
14	34	8	31	91,2
15	27	8	23	85,2
16	24	8	22	91,7
17	46	8	46	100
18	63	8	62	98,4
19	74	8	45	60,8
20	52	8	51	98,1

Análise preliminar demonstrou influência negativa das variáveis quantitativas (altura da desova em relação ao solo/água, área foliar e número de ovos por desova) sobre a porcentagem de sobrevivência dos ovos/embriões até a eclosão (r^2=0,47; z=-3,14; p<0,01). Quando correlacionamos estas três variaveis com a face da folha, observamos que a altura não apresentou influência (r^2= 0,32; z=-1,69; p>0,05; Figura 11A), porém a área foliar e o número de ovos por desova apresentaram influência negativa (r^2=0,62; z=-4.77 p<0,01 e r^2=0,22; z=-2,28; p=0,02; Figuras 11B e 11C respectivamente; Tabela 3). Para textura da folha observamos também que não houve influência da altura (r^2=0,28; z=1.37; p=0,17; Figura 12A), havendo porém influência negativa da área foliar (r^2=0,55; z=5.18; p<0,01; Figura 12B) e do número de ovos na desova (r^2=0,24; z=3.84; p<0.01 Figura 12C).

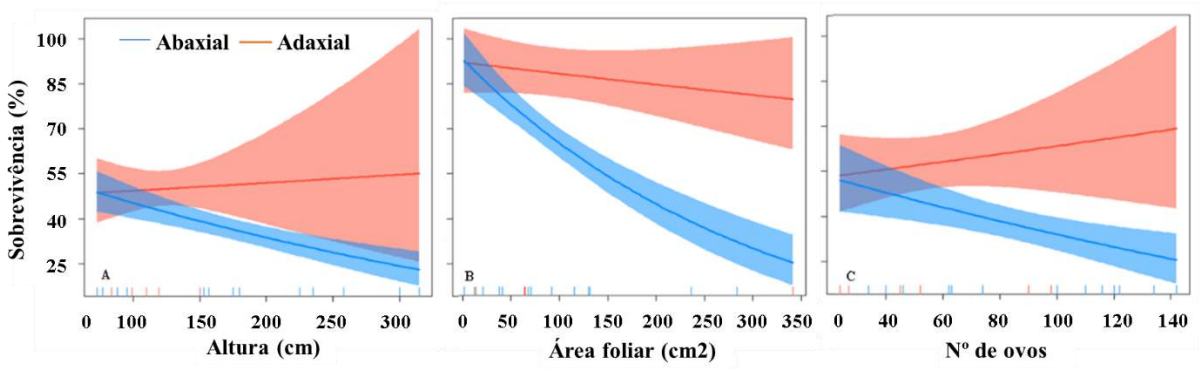


Figura 11.Influência dos fatores biótico e abióticos em interação com a face das folhas sobre a porcentagem de sobrevivência dos ovos/embriões de *Dendropsophus brevifrons* até a eclosão.Altura da desova (A); Área foliar (B) e; Número de ovos por desova (C). Linhas no centro indicam tendência média e nuvens ao redor das linhas os intervalos de confiança.

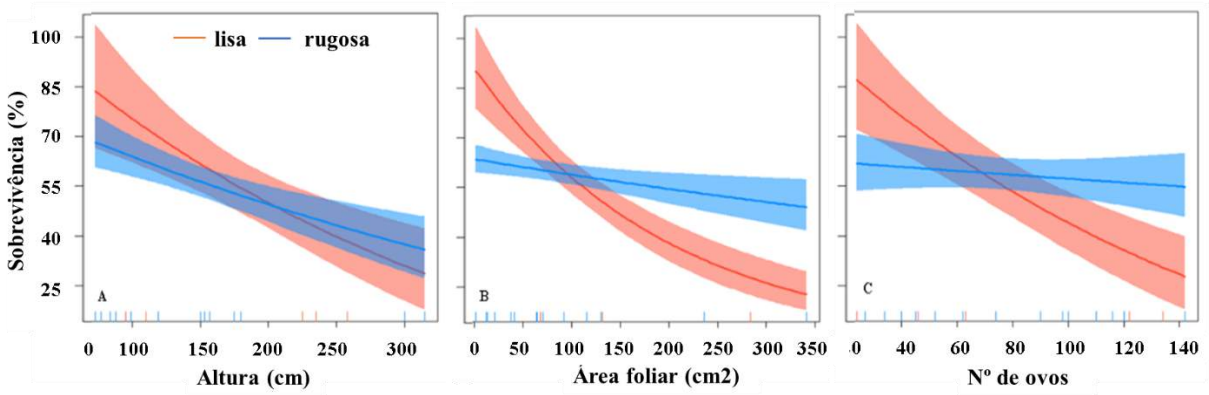


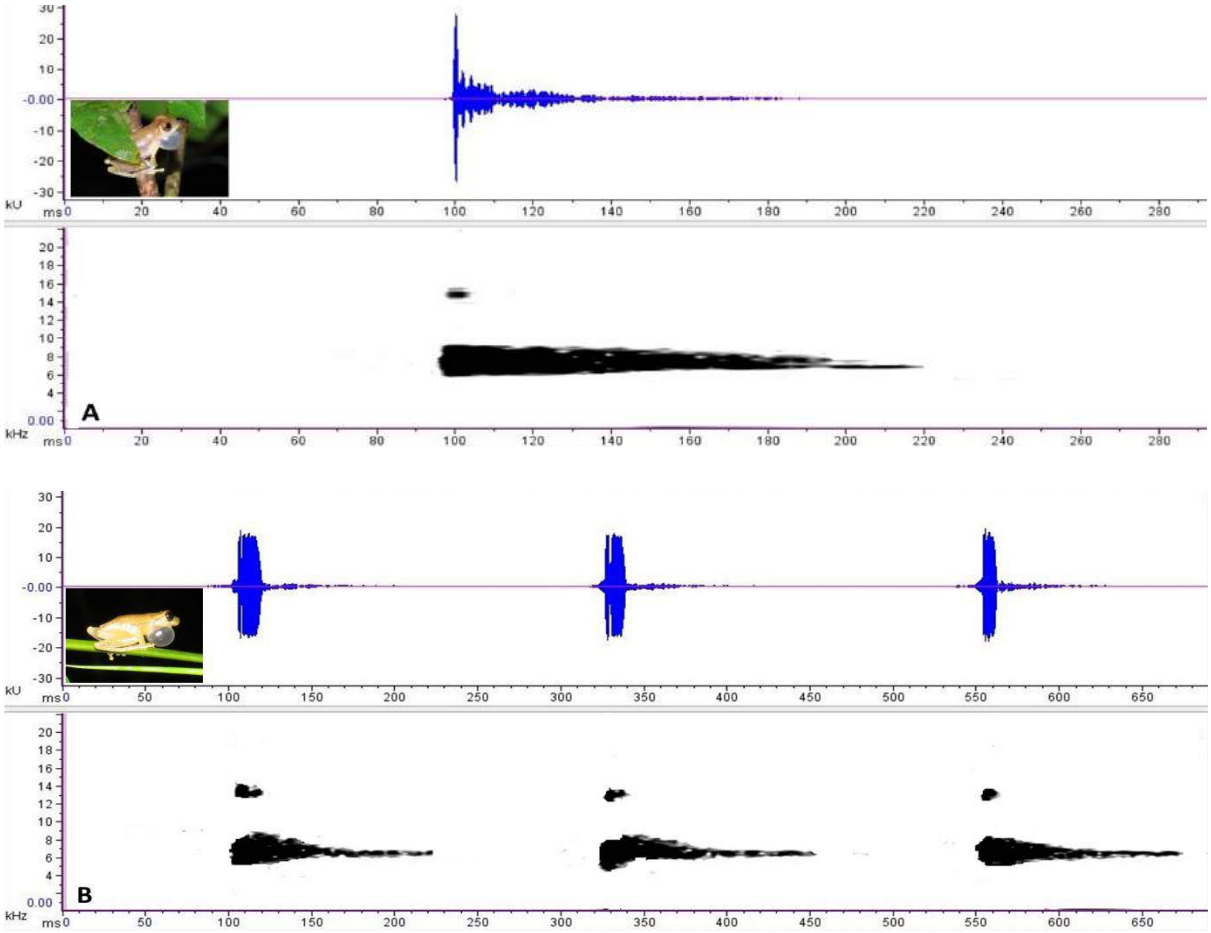
Figura 12.Influência dos fatores biótico e abióticos em interação coma a textura das folhas sobre a porcentagem de sobrevivência dos ovos/embriões de *Dendropsophus brevifrons* até a eclosão.Altura da desova (A); Área foliar (B) e; número de ovos por desova (C). Linhas no centro indicam tendência média e nuvens ao redor das linhas os intervalos de confiança.

Tabela 3. Modelos lineares generalisados para determinar a influência das variaveis explicativas face da folha e textura sobre a porcentagem de sobrevivência dos girinos de *Dendropsophus brevifrons* até o periodo de eclosão no sul da Amazônia.

Fonte de variação		coeficiente estimado	valor *z*	*p*
	Interseção	4,4894	26,84	<**0,001**
	Altura	0,0004	0,29	0,775
	Face	0,1704	0,93	0,353
	Altura+face	-0,0023	-1,69	0,091
	Interseção	4,5702	83,62	<**0,001**
Face	Área foliar	-0,0004	-0,97	0,33
	Face	0,0106	0,15	0,88
	Área foliar+face	-0,0028	-4,77	<**0,001**
	Interseção	4,4671	47,68	<**0,001**
	Nº ovos	0,0012	0,83	0,409
	Face	0,0761	0,64	0,523
	Nº ovos +textura	-0,0038	-2,28	0,022
	Interseção	4,8984	36,72	< **0,001**
	Altura	-0,0029	-4,02	<**0,001**
	Textura	-0,2366	-1,57	0,116
	Altura + textura	0,0012	1,37	0,171
	Interseção	4,8644	62,83	<**0,001**
Textura	Área foliar	-0,0050	-6,93	<**0,001**
	Textura	-0,3980	-4,60	<**0,001**
	Área foliar+textura	0,0041	5,18	<**0,001**
	Interseção	4,8384	50,43	<**0,001**
	Nº ovos	-0,0063	-5,16	<**0,001**
	Textura	-0,3889	-3,33	<**0,001**
	Nº ovos+textura	0,0056	3,84	<**0,001**

3.5 Parametros bioacústicos

Dendropsophus brevifrons apresentou canto de anúncio constituído por quatro tipos de canto distintos, sempre intercalados durante a vocalização, porém com taxas de repetições distintas de acordo com o número de machos presente no sítio reprodutivo (Figura 13, Tabela 3). O primeiro canto foi constistuído por uma única nota com frequência dominante média de 6907,3 Hz e emitido frequentemente quando haviam poucos machos nas proximidades. O segundo canto apresentou notas semelhante ao primeiro, diferindo no números delas, que variou de duas a oito notas, com intervalo médio de 0,12 s entre notas e com frequência dominante média de 6927,4 Hz. O terceiro canto, diferiu dos anteriores por apresentar uma nota com estrutura diferente no centro e duas outras notas semelhantes as dos cantos 1 e 2 nas estremidades. O intervalo entre as notas também apresentou diferença, sendo, em média de 0,35 s entre a primeira e a segunda nota e de 0,12 s entre a segunda e a terceira nota, com frequência dominante média de 6905,0 Hz. O quarto canto diferiu dos cantos anteriores pela presença de uma nota com estruturas distintas no início do canto, sucedida por uma a três notas semelhantes as notas dos cantos 1 e 2 no final e, apresentando um intervalo médio entre notas de 0,16 s, com frequência dominante média de 6911,1 Hz.



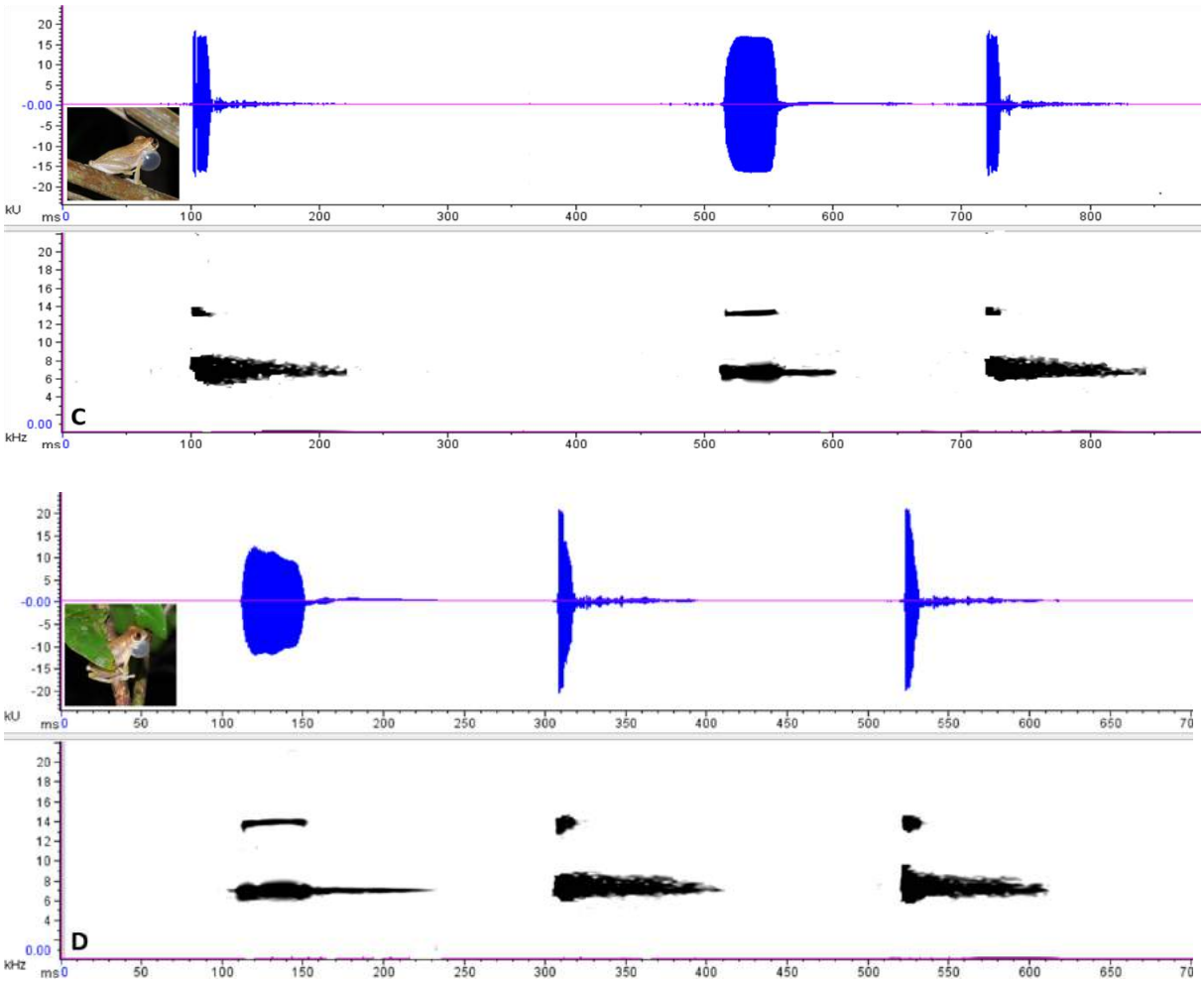


Figura 13. Oscilograma acima e espectrograma abaixo do canto de anuncio de *Dendropsophus brevifrons* na fazenda São Nicolau no sul da Amazônia brasileira. Canto simples com uma única nota (A); canto composto por três notas semelhantes (B); canto composto por duas notas semelhantes nas extremidades e uma divergente no centro (C) e; canto composto por duas notas semelhantes no final e uma divergente no início (D).

Tabela 4. Parâmetros temporais e espectrais de quatro estruturas do canto de anúncio de *Dendropsophus brevifrons* no sul da Amazônia.

	Canto 1			Canto 2			Canto 3			Canto 4		
Parâmetros	N	Média + DP	amplitude	N	Média + DP	amplitude	N	Média + DP	amplitude	N	Média + DP	amplitude
Duração nota (s)	82	0,07±0,04	0,02 – 0,15	50	0,05±0,02	0,03 – 0,12	34	0,06±0,02	0,03 – 0,10	119	0,07±0,03	0,02 – 0,10
Duração canto (s)	82	0,07±0,04	0,02 – 0,15	50	0,48±0,28	0,23 – 1,60	34	0,63±0,05	0,56 - 0,71	119	0,29±0,08	0,21 – 0,50
Nº de notas/canto	82	1	-	50	2,96±1,40	2 – 8	34	3	-	119	2,11±0,31	2 – 3
Intervalo / notas (s)	-	-	-	50	0,16±0,04	0,05 – 0,27	34	0,21±0,09	0,10 – 0,39	119	0,12±0,05	0,05 – 0,32
Intervalo / cantos (s)	82	6,44±5,87	0,32 – 21,40	50	2,49±2,97	0,29 – 14,30	34	8,9±14,0	1,1 – 56,6	119	7,3±9,8	0,3 – 41,1
Freq. inicial (Hz)	82	4960±556	3426,7–6013,6	50	5083±422	3942,7–5870,5	34	5201±618	3284–6215,4	119	5312,9±497,7	3942,7– 6156,8
Freq. Dominante (Hz)	82	6907±412	5373,8-7752	50	6927±172	6546,1-7407,4	34	6905±221	6546,1-7579,7	119	6911±157	6546,1-7402,4

4. Discussão

Dendropsophus brevifrons apresentou atividade reprodutiva diretamente vinculado à estação chuvosa, estendendo-se por aproximadamente cinco meses (novembro a março). Dentro da classificação proposta por Wells (1977), *D. brevifrons* é classificado como padrão reprodutivo prolongado. Resultado semelhante também foi encontrado para espécie até então denominada *Hyla brevifrons* por Aichinger (1987a) e Hold (2005). Este tipo de padrão reprodutivo também foi registrado para outras espécies do grupo *D. parviceps* como para *D. sarayacuensis* (*Hyla sarayacuensis*) (e.g. HENZL, 1987; HOLD, 2005). Como observado no presente estudo (pela presença de machos vocalizando e fêmeas com óvulos maduros), a espécie esteve apta a se reproduzir por aproximadamente cinco meses, durante a estação chuvosa. No entanto, as condições ambientais (baixa pluviosidade, umidade e pouco acúmulo de água nos sítios reprodutivos) reduziu a atividade reprodutiva a aproximadamente dois meses (janeiro e fevereiro), onde foram registrados a maioria dos casais em amplexos e desovas. Poucos vertebrados são tão dependentes de umidade ambiental como anfíbios anuros, cujas histórias de vida são fortemente influenciadas pela distribuição e abundância de água, principalmente sob a forma de chuva (MCDIARMID, 1994). Na temporada 2015/2016 o índice pluviométrico foi abaixo do registrado para outras temporadas anteriores tanto no volume de chuva quanto na distribuição desta, o que pode ter causado variação na atividade reprodutiva da espécie estudada, como alteração no período de atividade e/ou investimento reprodutivo. As mudanças climáticas exercem forte efeito sobre a distribuição e reprodução dos anfíbios (WALTHER *et al*., 2002; ROOT *et al.*, 2003; PARMESAN, 2006) e, para compreender os parametros reprodutivos deles é necessário entender as variações climáticas principalmente as relacionadas com redução de chuva e aumento de temperatura local.

As atividades de deposição de ovos de *D. brevifrons*, assim como observado em outros hilídeos como, *Hypsiboas albomarginatus* por Giasson (2003), *H. crepitans* por Nascimento *et al.* (2015) iniciaram no final da noite. Esta característica, segundo Bastos & Haddad (1996), evitaria que possíveis machos oportunistas tentassem interceptar os casais. Zamudio *et al*. (2016), observaram em duas famílias de anuros tropicais que a estratégia de amplexar em locais livres de machos concorrentes esta diretamente relacionado a menor investimento em massa dos testiculos. Portanto, esta estratégia de desovar durante a madrugada quando a maioria dos machos concorrentes já se retiraram do sitio, pode diminuir a poliandria, sendo vantajoso para os machos na redução do esforço reprodutivo (ZAMUDIO *et al*., 2016). Kluge (1981) sugeriu que os ovos têm mais chances de sobreviver quando são postos no início da

manhã, uma vez que a maioria dos machos já sairam do sítios de reprodução, e isso pode evitar que as desovas sejam desfeitas pelo pisoteio dos mesmos. Como aqui as desovas são postas no alto, esta estratégia evitaria que a atividade de forrageamento de outras espécies maiores coespecíficas derrubassem as desovas antes que elas estivessem bem presas nas folhas, o que ocorre alguns minutos após sua postura.

O investimento reprodutivo de *Dendropsophus brevifrons* foi considerado alto com média de 23,2% e variação de 8,8 a 33,7%. Prado *et al*. (2005) encontrou um investimento reprodutivo médio de 12,8 ± 4,4% (variação de 5,5 a 18%) para 11 espécies de diferentes famílias no Pantanal do Corumbá MS, Brasil. Padrão semelhante de investimento reprodutivo com variação de 3,1 a 18,2% foi encontrado por Crump (1974) em Santa Cecilia Equador ao avaliar 23 espécies diferentes de anuros. A autora observou que os valores foram negativamente correlacionados com o tamanho das espécies, tendo *Rhinella marinus* (maior espécie) e *Hyla cruentomma* (menor espécie) o menor e maior valor de investimento reprodutivo, respectivamente. Diversos trabalhos têm demostrado uma relação inversa entre ao tamanho do corpo e o investimento reprodutivo (e.g. PEROTTI, 1997; PRADO *et al*., 2005; RODRIGUES *et al*., 2005; 2007). Espécies pequenas, como é o caso de *D. brevifrons* tende a ter a vida mais curta do que as espécies maiores e, consequentemente, menor chance de se reproduzir no futuro. Portanto, as fêmeas de espécies menores, provavelmente, atribuem relativamente mais energia para um mesmo evento reprodutivo do que as espécies maiores (POUGH *et al.*, 1998). *Dendropsophus brevifrons* é a espécie de menor tamanho em relação as espécies estudadas nos trabalhos anteriores, assim o valor mais elevado do investimento reprodutivo observado vem corroborar com os resultados encontrados. Crump (1974) sugeriu que a tendência negativa entre a relação de massa corporal e investimento reprodutivo, provavelmente resulta do fato de que as grandes espécies têm uma quantidade proporcionalmente maior de tecido de suporte. Estudos tem demonstrado também que as fêmeas de reprodução prolongada podem produzir mais de uma desova por estação reprodutiva (e.g. PERRILL *et al*., 1983; LEMCKERT & SHINE, 1993). Com base na presença de ovos no ovário imaturos em quase todas as fêmeas sexualmente ativas das espécies estudadas, Duellman & Trueb (1986), Prado *et al.* (2005) e Nascimento (2015) sugerem que as fêmeas podem se reproduzir várias vezes ao longo do ano na região Neotropical. Assim o valor do investimento reprodutivo pode mudar de acordo com o período da amostragem, início meio o final da temporada reprodutiva (NASCIMENTO, 2015).

Além do tamanho, outros fatores podem influenciar a fecundidade das fêmeas, como as condições ambientais e estado nutricional (RYSER, 1988a, 1989; LEMCKERT & SHINE, 1993). Um exemplo disto foi observado para *Leptodactylus podicipinus e Colostethus trinitatus*, onde as espécie de reprodução contínua, produziram menos ovos na estação seca do que na estação chuvosa (PRADO *et al*., 2000; PRADERIO & ROBINSON, 1990) e os autores atribuiu isto a menor disponibilidade de presas durante a estação seca o que afetou o estado nutricional das fêmeas. Dessa forma, o atraso das chuvas e o baixo índice pluviométrico registrado na temporada 2015/2016 pode ter afetado a reprodução da espécie, concentrando um maior valor de recursos em um reduzido tempo de reprodução. No entanto, mais estudos são necessários para que possamos compreender a influência dos fatores bióticos e abióticos na variação do esforço reprodutivo da espécie.

As fêmeas de *D. brevifrons* apresentaram CRC em média, 27% maiores e massa 146% superior a dos machos. Resultados semelhantes foram encontrados para outros hilídeos (BASTOS & HADDAD, 1996; KWET, 2001; RODRIGUES *et al.*, 2007). No Equador, Crump (1974) encontrou fêmeas maiores que machos coespecíficos em 59 das 61 espécies examinadas e, Kwet (2001) verificou que em todas as espécies de hilídeos estudadas por ele no Brasil, as fêmeas foram maiores que os machos coespecíficos. É estimado que em 90% das espécies de anuros conhecidas, as fêmeas são maiores que os machos (SHINE, 1979). Esta diferença entre os sexos pode ser consequência da combinação entre a maturação sexual e a taxa de crescimento (CANDIDO, 2013). Os machos podem atingir a maturidade sexual precocemente, com menor tamanho corporal (HALLIDAY & TEJEDO, 1995; CANDIDO, 2013), além do mais, machos maiores são mais susceptíveis à predação (HOWARD, 1981), ou podem sofrer restrições ao crescimento devido às demandas energéticas ligadas à atividade reprodutiva (WOOLBRIGHT, 1989). Já para as fêmeas, o maior tamanho esta ligado com a maior capacidade de produzir ovos (CRUMP & KAPLAN, 1979; PRADO *et al.*, 2000; RODRIGUES *et al.*, 2005; CANDIDO, 2013) e com a produção de mais de uma desova em um mesmo período reprodutivo (HOWARD, 1978; TELFORD & DYSON, 1990).

Outra possível explicação para este elevado dimorfismo sexual em relação ao tamanho, pode estar no modo reprodutivo especializado da espécie. Vários estudos têm demonstrado, incluindo este, que nem sempre o CRC é o fator que mais explica a fecundidade e sim a massa corporal e o tipo de modo reprodutivo utilizado pela espécie (HALLIDAY & TAJEDO, 1995; LANG, 1995; BONNET *et al*., 2003). Como aqui a fêmea é responsável por transportar o macho até um local adequado para desovar, machos muito pesados podem

significar gasto excessivo de energia, inviabilizando a reprodução. Desta forma, as fêmeas podem optar por selecionar machos menores, o que pode ter levado ao dimorfismo sexual em relação ao tamanho da espécie. Portanto, o dimorfismo sexual pode representar o resultado de interações complexas (por exemplo, eficiência reprodutiva, concorrência por acasalamento e pressão de predação) ao qual a espécie está exposta em seu ambiente (WOOLBRIGHT, 1989).

A massa corporal das fêmeas demonstrou no presente trabalho ser medidas mais apropriadas para estimar o número de óvulos maduros ou a massa das gônadas que o CRC. Essa correlação apresentada por *D. brevifrons* entre a massa das gônadas e a massa corporal tem sido registrado em vários estudos anteriores (CRUMP, 1974; TELFORD & DYSON, 1990; BASTOS & HADDAD, 1996; RODRIGUES *at al.*, 2005; 2007). Neste sentido, nosso resultado mostra que a correlação entre a massa das gônadas e a massa corporal da fêmea também é uma medida acurada e que enfatiza as características reprodutivas da espécie e seu investimento reprodutivo.

O local de deposição de desovas de *D. brevifrons* apresentou grande variação no tipo de micro-habitats, variando entre folhas novas e intactas, folhas velhas, danificadas e/ou secas, além de troncos e galhos de vegetação arbustiva, mas sempre próximo de corpos d'água temporários e lênticos. Essas características corroboram com estudos que afirmam que os hilídeos preferem ambientes com vegetação arbustiva próxima às margens de águas normalmente lênticas (e.g. BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002a). A utilização de corpos d'água efêmeros ou recém-formados geralmente está relacionada com a tentativa de evitar predadores aquáticos (CRUMP, 1974; ETEROVICK & SAZIMA, 2000). Ao eclodirem, os girinos de *D. brevifrons* assim como outras espécies da família Hylidae completam seu desenvolvimento na água (BASTOS *et al.*, 2003). Dessa forma, a escolha de substratos adequados sobre os corpos d'água é de extrema importância para o sucesso reprodutivo dessa espécie (FREITAS *et al*., 2008).

Embora tenhamos observado maior frequência de desovas em folhas de pequeno porte, não foi observado correlação entre a área foliar e o número de posturas por fêmea ou a quantidade de ovos depositados. Houve, porém, correlação positiva entre o número de postura e a altura das desovas. Provavelmente, isso ocorre para evitar os predadores que vivem em extratos mais baixos, visto que a reprodução terrestre-arbustiva tem sido entendida como uma forma de evitar a predação (HERO & MAGMUSSOM, 1991).

A face da folha e sua textura influenciarão sobre a porcentagem de sobrevivência dos embriões. A face adaxial e a textura lisa foram negativamente influentes (Tabela 3). Assim

também a área foliar e o número de ovos influenciaram negativamente nesta sobrevivência, tanto quando em interação com a face quanto em interação com a textura. Isso demonstra que a desova quando mais exposta, sofre maior mortalidade de girinos. Não observamos porém predação sobre as desovas que foram monitoradas, embora não posamos afirmar que não ocorreram. Assim, por essas desovas estarem mais expostas, a predação pode ter sido um importante fator para estes resultados. Outro fator considerável é a dessecação das desovas, pois como a vegetação dos sítios são de floresta aberta há uma grande entrada de luz. Além do mais o índice pluviométrico e consequentemente a umidade relativa do ar no período do estudo foi abaixo do observado para localidade em temporadas anteriores. Como a absorção de oxigênio pelas desovas é obtido através de gotículas de água incorporadas pela geleia das desovas, esta absorção fica diretamente dependente da umidade do ar e das chuvas (TOUCHON, 2008), a baixa umidade do ar, pode assim, ter diminuído a capacidade de retenção de oxigênio pelas desovas, o que veio a ocasionar menor sobrevivência dos girinos. Isto pode ser reforçado levando em consideração que o número de ovos por desova influenciaram negativamente na sobrevivência dos girinos. Desovas maiores tenha maior dificuldade de reter oxigênio e distribui-lo adequadamente aos girinos mais internos (TOUCHON, 2008). Nosso resultado demonstraram também, que em folhas com textura rugosa a mortalidade dos embriões foram amenizados. Provavelmente, isso ocorra devido as folhas rugosas terem uma maior capacidade de retenção de água da chuva e/ou orvalho (obs. pessoal.), posteriormente podendo transferir essa umidade para a desova, hidratando-a e oxigenando-a melhor.

Estudo realizado por Touchon (2008) sobre *Dendropsophus ebracatus* demonstrou que desovas menos hidratadas são também preferidas pelos predadores, pela maior facilidade no rompimento da geléia para a retirada dos embriões. Nosso resultado foi semelhante, onde em dois eventos de predação, nós observamos vespas tentando remover os embriões nas desovas, mas sem sucesso, devido a massa gelatinosa estar bem hidratada, protegendo os embriões. Além do mais, o conjunto de fatores, altura da desova, tamanho da folha, número de ovos e localização da desova, contribuem para a maior exposição desta os predadores que, portanto, podem causar efeitos deletérios sobre a reprodução e sobrevivência de embriões. Assim, possivelmente, a dessecação direta (desidratando os embriões) ou indiretamente (facilitando a ação dos predadores), foi o fator que mais influenciou negativamente na taxa de sobrevivência dos embriões, visto que, a floresta na localidade de estudo é ombrófila aberta, permitindo entrada significativa de luz durante o dia, o que pode contribuir no ressecamento da desova. Dessa forma, esses fatores podem ser amenizados pela correta escolha das

estratégias e locais para deposição das desovas, aumentando assim a eficiência reprodutiva da espécie, e possibilitando sua sobrevivência no ambiente.

O canto de anúncio de *D. brevifrons* apresentou quatro estruturas distintas, as quais estão ligadas à situação momentânea dos machos. Os cantos compostos e de maior número de notas, como os cantos 2 e 3 (Figura 13), foram emitidos, frequentemente, quando houve grande aglomeração de machos vocalizando nas proximidades do sítio reprodutivo, indicando uma tentativa de sobreposição pela emissão de maior número de notas sucessivas. Possivelmente, este tipo de canto requer maior energia, pois não foram emitidos por tempo superior a 0,40 s (obs. pessoal). Já os cantos do tipo 1 e 4, foram emitidos, frequentemente, quando os machos estavam mais isolados e sobre menor competição acústica. Estes cantos foram prolongados e, às vezes, intercalados pelos cantos 2 e 3, sempre que algum estimulo extra ocorreu (por exemplo, inicio de chuva ou aproximação de fêmea).

Os locais escolhidos pelos machos de *D. brevifrons* como sítios de vocalização geralmente foram borda de folhas e finos galhos, relativamente altos (em média 206 cm) e próximos de corpos d'água De acordo com Parris (2002), vocalizar em locais elevados aumenta a distância efetiva em que o sinal é percebido. A estrutura do hábitat também afeta a transmissão de sinais, modelando os cantos para atingirem a maior distância possível (RYAN, 1986; KREBS & DAVIES, 1996). Não observamos nenhuma variação significativa nos parâmetros acústicos temporais e espectrais para evitar a sobreposição de canto, assim a repetição de cantos com maior número de notas e a escolha do microhabitats de vocalização torna-se então fundamental para o sucesso reprodutivo individual da espécie (PARRIS, 2002).

Os quatro tipos de canto de anuncio aqui identificados apresentaram estruturas e parâmetros acústicos bastante distinto dos cantos anteriormente descrito para populações de *D. brevifrons* ao norte da Amazônia, inclusive para localidade tipo da espécie (ver DULLMANN & CRUMP, 1974; FOUQUET *et al.*, 2015). *Dendropsophus brevifrons* é composto por três linhagens altamente distantes (> 5% em 16S) correspondentes à populações geograficamente distantes de Santa Cecilia no Equador (localidade tipo), Peru e Rondônia (Brasil) (FOUQUET *et al.*, 2015). Nossa população encontra-se distanciada aproximadamente 2600 km em linha reta da localidade tipo da espécie, assim é de se esperar que as variações morfológicas, genéticas e acústicas sejam acentuadas entre estas populações. Porém reconhecemos que mais estudos acústicos precisão ser realizados, para que possamos compreender, o quanto uma espécie amplamente distribuída como *D. brevifrons* pode variar em seus parâmetros acústicos ao longo de sua distribuição geográfica.

Concluímos com o presente trabalho que, a espécie esta bem adaptada ao ambiente ocupado e, embora vários fatores tenham afetado negativamente a sobrevivência dos embriões, a taxa de sucesso foi elevada (acima de 80%), mostrando que a evolução desse comportamento reprodutivo, tem permitido a manutenção da espécie no ambiente. Entretanto, novos estudos deverão ser realizados para avaliar o comportamento das larvas e girinos após a eclosão e a proporção de indivíduos que alcançam a fase adulta. Assim queremos encorajar novos estudos evolutivos sobre o comportamento e utilização de micro-habitats, assim como, para a variação dos parâmetros acústicos dentro das diferentes populações de anuros, pois estes estudos podem nos fornecer informações para a adequada identificação e manejo para conservação da espécie.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a UFMT e ONF-Brasil pelo apoio logístico; ao CNPq pelo apoio financeiro (proc. Nº 558225 / 2009-8, 501.408 / 2009-6, 457466 / 2012-0). Ao CNPq e CAPES pela concessão de bolsa de produtividade e de estudo para DJR e MP, respectivamente. Ao IBAMA e Sisbio de Mato Grosso pela licença de coleta nº 30034-1. A Alaide Xavier pelos dados pluviométricos cedidos. A Janaina Noronha, Marcelo Lima e Angelet pelo auxilio na coleta dos dados.

Referências Bibliográficas

AICHINGER, M. Freilandbeobachtungen zum Fortpilanzungsvernalten von *Hyla brevifrons* Duellman and Crump, 1974 (Anura: Hylidae). Salamandra 23:269-176, 1987a.

AICHINGER, M. Annual activity patterns in a seasonal neotropical environment. Oecologia (Berl.) 71 583-592, 1987b.

ALMEIDA, A.P.; RODRIGUES, D.J.; GAREY, M. V.; MENIN, M. Tadpole richness in riparian areas is determined by niche-based and neutral processes. Hydrobiologia JCR, v. 745, p. 123-135, 2015.

AMPHIBIAWEB. Amphibia Web: Information on Amphibian Biology and Conservation. University of California, Berkeley, California. Available from: http://amphibiaweb.org/ (accessed 10 January 2017).

BASTOS, R. P.; HADDAD, C. F. B. Breeding activity of the Neotropical treefrog *Hyla elegans*(Anura, Hylidae). Journal of Herpetology 30(3):355-360, 1996.

BASTOS, R.P.; MOTTA, J.A.O.; LIMA, L.P.; GUIMARÃES, L.D. Anfíbios da Floresta Nacional de Silvânia, estado de Goiás. Goiânia, 2003.

BERTOLUCI, J.; RODRIGUES, M. T. Utilização de habitats reprodutivos e microhabitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do sudeste do Brasil. Papéis Avulsos de Zoologia, 42: 287-297, 2002a.

BONNET, X. *et al*. Measures of reproductive allometry are sensitive to sampling bias. Functional Ecology, v. 17, n. 1, p. 39-49, 2003.

BROWN KS, B.G.G. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. Pages 119–142 in Whitmore TC, Sayer JA, eds. Tropical Deforestation and Species Extinction. London: Chapman and Hall, 1992.

CÂNDIDO, C.E.R. Biologia reprodutiva de Phyllomedusa oreades Brandão, 2002 (Anura: Hylidae), uma espécie endêmica do Cerrado restrita a riacho de altitude, 2013.

CHOLAK, L. R. Investimento materno em anfíbios anuros: a questão da variação no tamanho do ovo / Luiza Rieder Cholak. - Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro/SP, 2015.

CRUMP, M.L. Reproductive Strategies in a Tropical Anuran Community. Lawrence: University of Kansas. Museum of Natural History Miscellaneous Publication 61, 1974.

CRUMP, M.L. KAPLAN, R.H. Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (Hylidae). Copeia 1979:626–635, 1979.

CRUMP, M. L. Anuran reproductive modes: evolving perspectives. Journal of Herpetology, 49: 1-16, 2015.

DOWNIE, J.R. Functions of the foam in foam-nesting leptodactylids: Anti-predator effects of *Physalaemus pustulosus* foam.Herpetological Journal 1: 501–503, 1990.

DUELLMAN, W.E. & CRUMP, M.L. Speciation in frogs of the Hyla parviceps group in the upper Amazon Basin. Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas, 23, 1–40, 1974.

DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. Biology of Amphibians.New York:McGraw- Hill, 1986.

DZIMINSKI, M. A. & ALFORD, R. A. Patterns and fitness consequences of intraclutch variation in egg provisioning in tropical Australian frogs. Oecologia, 146: 98-109, 2005.

ETEROVICK, P. C. & SAZIMA, I. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. AmphibiaReptilia, 21: 439-461, 2000.

FITZINGER, L.J.F.J. Systema Reptilium. Fasciculus Primus. Braumüller et Seidel, Wien, 106 pp, 1843.

FOUQUET, A, ORRICO, V.G.D. ERNST, R. BLANC, M. MARTINEZ, Q. VACHER, J.P. RODRIGUES, M.T. OUBOTER, P. JAIRAM, R. RON, S. A new Dendropsophus Fitzinger, 1843 (Anura: Hylidae) of the parviceps group from the lowlands of the Guiana Shield. Zootaxa 4052: 39-64, 2015.

FREITAS, E. B. CARVALHO, C. B. FARIA, R. G. BATISTA, R. C. COELHO, W. A. & BOCCHIGLIERI, A. Nicho ecológico e aspectos da história natural de *Phyllomedusaazurea*(Anura: Hylidae, Phyllomedusinae) no Cerrado do Brasil Central. *Biota Neotropica*, 8(4): 101 – 110, 2008.

FROST, D.R. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 (accessed the 15.01.17). American Museum of Natural History, New York, USA. Electronic Database accessible. Available from: http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html (accessed 15 January 2017).

FULAN, J.A. & ALMEIDA, S.C. Effect of the spatial heterogeneity on the predation of *Scinax fuscovarius* and *Physalaemus cuvieri* tadpoles by Odonata larvae. *Acta Scientiarum*. Biological Sciences, 32: 121-124, 2010.

GIASSON, L.O.M. Comportamento Social e Reprodutivo de *Hylaalbomarginata*Spix, 1824 (Anura: Hylidae) na Mata Atlântica. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação da Zoologia, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro.76 p, 2003.

GOIN, O.B. GOIN, C.J. Amphibian eggs and the montane environment. Evolution 16: 363–371, 1962.

GOSNER, K.L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica, 16 (3), 183–190, 1960.

KAPLAN, R.H. & PHILLIPS, P.C. Ecological and developmental contexto of natural selection: maternal effects and thermally induced plasticity in the frog *Bombina orientalis*. Evolution, 60: 142-156, 2006.

KWET, Axel. Frösche im brasilianischen Araukarienwald: Anurengemeinschaft des Araukarienwaldes von Rio Grande do Sul, Diversität, Reproduktion und Ressourcenaufteilung. Natur und Tier, 2001.

KLUGE, A.G. The life history, social organization and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulanger, a nest-building gladiator frog. Miscellaneous publications of the Museum of Zoology, University of Michigan, 160:1-170, 1981.

HADDAD, C.F.B. & PRADO, C.P.A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. BioScience, 55: 207-2017, 2005.

HERYING, H. Reproductive limitation by oviposition site in a treehole breeding Madagascan poison frog (Mantella laevigata). Pages 23–30 in Miscellaneous publication 193. Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, 2004.

HÖDL, W. "Arboreal oviposition in the neotropical treefrogs *Hyla brevifrons* and *Hyla sarayacuensis* (Anura: Hylidae)." *Wiss. Film (Wien)*, 42, 53-62, 1991.

HOWARD, R.D. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. Evolution, 32(4): 850-871, 1978.

HOWARD, R.D. Sexual dimorphism in bullfrogs. Ecology 62:303–310, 1981.

KREBS, J.R. & DAVIES, N.B. Introdução à ecologia comportamental. São Paulo. Ateneu, 420 pp, 1996.

LANG, C. Size–fecundity relationships among stream-breeding hylid frogs, erpetological Natural History 3:193–197, 1995.

LAURILA, A. PAKKASMAA, S. CROCHET, P.A. & MERILÄ, J. Predator-induced plasticity in early life history and morphology in two anuran amphibians. Oecologia, 132: 524-530, 2002.

LEMCKERT, F.L. SHINE, R. Costs of reproduction in a population of the frog Crinia signifera (Anura: Myobatrachidae) from southeastern Australia. Journal of Herpetology, p. 420-425, 1993.

LIMA, A.P. MAGNUSSON, W.E. MENIN, M. ERDTMANN, L.K. RODRIGUES, D.J. KELLER, C. & HÖDL, W. Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central = Guide to the frogs to Reserva Adolpho Ducke, central Amazonia. Manaus: Áttema Design Editorial. 168 p, 2005.

LIN, Y.S. LEHTINEN, R.M. & KAM, Y.C. Time- and contextdependent oviposition site selection of a phytotelm-breeding frog in relation to habitat characteristics and conspecific cues. Herpetologica 64:413–421, 2008.

LICHT, L.E. Sexual selection in toads (Bufo americanus). *Canadian Journal of Zoology*, *54*(8), 1277-1284, 1976.

LUTZ, B. Ontogenetic evolution in frogs. Evolution 2: 29–39, 1948.

MAGNUSSON, W.E. HERO, J.M. Predation and evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. Oecologia 86: 310–318, 1991.

MARTIN, K.L.M. Ready and waiting: Delayed hatching and extended incubation of anamniotic vertebrate terrestrial eggs. *Am Zool* 39:279–288, 1999.

MARTINS, M. Observations on nest dynamics and embryonic andlarval development in the nest building gladiator frog, *Hyla faber.* Amphibia–Reptilia 14: 411–421, 1993.

MCDIARMID, R.W. Amphibian diversity and natural history:An overview. Pages 5–15 in Heyer WR, Donnelly MA,McDiarmid RW, Hayek LAC, Foster MS, eds.Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians.Washington (DC): Smithsonian Institution Press, 1994.

NASCIMENTO, A.P.B. ALMEIDA, A. LANTYER-SILVA, A.S.F. & ZINA, J. Biologia reprodutiva de Hypsiboas crepitans (Amphibia, Anura, Hylidae). Boletim Museo Biológico Mello Leitão (N. Sér.) 37(3):271-291. Julho-Setembro de 2015.

NETO, G.S. Avaliação da área foliar de cinco espécies florestais ocorrentes no semiárido paraibano. Gonçalves de Souza Neto. Monografia apresentada à Universidade Federal de Campina Grande, Campus de Patos/PB, para a obtenção do Grau de Engenheiro Florestal. Patos/PB, 2009.

NEWMAN, R.A. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. BioScience, 42: 671-678, 1992.

NORONHA, J.C. LIMA, M.M. VELASQUEZ, C.L. ALMEIDA, E.J. BARROS, A.B. & RODRIGUES, D.J. Update das Espécies de Anuros da Fazenda São Nicolau, Mato Grosso, Brasil. *Scientific Electronic Archives* 8, 15-25, 2015.

PARICHY, D.M. & KAPLAN, R.H. Maternal effects on offspring growth and development depend on environmental quality in the frog *Bombina orientallis.* Oecologia, 91: 579-586, 1992.

PARMESAN, C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. Annual Review of Ecology and Systematics 37:637-669, 2006.

PARRIS, K. M. More bang for your buck: the effect of caller position, habitat and chorus noise on the efficiency of calling in the spring peeper. Ecological Modelling, v. 156, n. 2, p. 213-224, 2002.

PERRILL, S.A.; DANIEL, R.E. Multiple egg clutches in Hyla regilla, H. cinerea and H. gratiosa. Copeia, v. 1983, n. 2, p. 513-516, 1983.

PEROTTI, M.G. Reproductive modes and quantitative reproductive parameters of an anuran assemblage from the semiarid Chaco, Salta, Argentina. Rev. Chil. Hist. Nat. 70:277-288, 1997.

POMBAL JR., J.P. & HADDAD, C.F.B. Estrat´egias e modos reprodutivos em anuros, pp. 101 - 116. In: Nascimento, L.B., M.E. Oliveira (eds.). Herpetologia do Brasil II. Belo Horizonte, Sociedade Brasileira de Herpetologia, 354p, 2007.

POUGH, F.H. ANDREWS, R.M. CADLE, J.E. CRUMP, M.L. SAVITZKY, A.H. & WELLS, K.D. *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey, 1998.

PRADO, C.P.A. UETANABARO, M. LOPES, F.S. Reproductive strategies of Leptodactylus chaquensis and L. podicipinus in the Pantanal, Brazil. J. Herpetol. 34: 135-139, 2000.

PRADO, C.P.A. UETANABARO, M. & LOPES, F. S. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil.Journal of Herpetology, 34(1): 135-139, 2000.

PRADO, C.P.A. UETANABARO, M. HADDAD, C.F.B. Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization towards terrestriality in the genus. Copeia 2002: 1128–1133, 2002.

PRADO, C.P.A. UETANABARO, M. & HADDAD, C.F.B. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brasil. Amphibia-Reptilia 26:211-221, 2005.

PRADEIRO, M.J. & ROBINSON, M.D. Reproduction in the toad *Colostethus trinitatis* (Anura: Dendrobatidae) in a northern Venezuela seasonal environment. J. Trop. Ecol., Cambridge, 6:333-341, 1990.

RODRIGUES, D.J. UETANABARO, M. LOPES, F.S. Reproductive patterns of Trachicephalus venulosus (Laurenti, 1768) and Scinax fuscovarius (Lutz, 1925) from the Cerrado, Central Brazil. Journal of Natural History 39:3217–3226, 2005.

RODRIGUES, D.J. UETANABARO, M. LOPES, F.S. Breeding biology of Phyllomedusa azurea Cope, 1862 and P. sauvagii Boulenger, 1882 (Anura) from the Cerrado, Central Brazil. Journal of Natural History, 2007; 41(29–32): 1841–1851, 2007.

RODRIGUES, D.J. LIMA, A.P. MAGNUSSON, W.E. Costa, F.R.C. Temporary pond availability and tadpole species composition in central amazonia. Herpetologica (Austin, TX)[JCR], v. 66, p. 124-130, 2010.

ROOT, T.L. PRICE, J.T. HALL, K.R. SCHNEIDER, S.H. ROSENZWEIG, C. & POUNDS, J.A. Finger prints of global warming on wild animals and plants. Nature 421:57-60, 2003.

RYSER, J. Determination of growth and maturation in the common frog, Rana temporaria, by skeletochronology. J Zool (Lond.), 1988a.

RYSER, J. Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the common frog, Rana temporaria. Oecologia, v. 78, n. 2, p. 264-268, 1989.

RYAN, M.J. Factors influencing the evolution of acoustic communication: biological constraints. Brain Behav. Evol. (28): 70-82, 1986.

RYAN, R.M. MINIIS, V. & KOESTNER, R. Relation of reward contingency and interpersonal context to intrinsic rnotivation: A review and test using cognitive evalnation theory. Journal of Personality and Social Psychology, 45, 736 750, 1983.

SEYMOUR, R.S. MAHONY, M. J. & KNOWLES, R. Respiration of embryos and larvae of the terrestrially breeding frog Kyarranus loveridgei. Herpetologica 51:369–376, 1995.

SHINE, R. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia*, n. 2, p. 297-306, 1979.

STEARNS, S.C. *The evolution of life histories* (Vol. 249). Oxford: Oxford University Press. 1992.

STEWART, J.R. *Amniote Origins*: *Completing the Transition to Land*, eds Sumida SS, Martin KLM (Academic, San Diego, CA), pp 291–326, 1997.

TELFORD, S.R. & DYSON, M.L. The effect of rainfall on interclutch interval in paintedreed frogs (*Hyperolius marmoratus*). Copeia, Lawrence, 1990(3):644-648, 1990.

TOLEDO, L.F. & HADDAD, C.F.B. Reproductive biology of *Scinax fuscomarginatus* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil. J. Nat. Hist. 39(32):3029-3037, 2005a.

TOLEDO, L.F. GAREY, M.V. COSTA, T.R.N. LOURENÇO-DE-MORAES, R. HARTMANN, M.T. & HADDAD, C.F.B. Alternative reproductive modes of Atlantic forest frogs. Japan Ethological Society, 2011. Publicação eletrônica.

TOUCHON, J.C. & WARKENTIN, K.M. Reproductive mode plasticity: aquatic and terrestrial oviposition in a treefrog. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 7495–7499, 2008a.

TOUCHON, J.C. WRLEY, J.L. Oviposition site choice under conflicting risks demonstrates that aquatic predators drive terrestrial egg-laying. Proc. R. Soc. B 282: 20150376, 2015.

TINKLE, D.W. WILBUR, H.M. & TILLEY, S.G. Evolutionary strategies in lizard reproduction. Evolution 24, 55–74, 1970.

TRIVERS, R. Parental investment and sexual selection. In: Sexual selection and the descent of man 1871-1971 (B. Campbell, ed.), pp. 139-179. Chicago, Aldine Press. 1972.

VELOSO, H.P. RANGEL FILHO, A.L. & LIMA, J.C.A. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal tada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro, 1991.

VOURLITIS, G.L. PRIANTE FILHO, N. HAYASHI, M.M.S. NOGUEIRA, J.S. CASEIRO, F.T. & CAMPELO J.R. J.H. Seasonal variations in the evapotranspiration of a

transitional tropical forest of Mato Grosso, Brazil.Water Resources Research,v. 38, p. 1-11, 2002.

WARKENTIN, K.M. IVAN, G.M. & MCDANIEL, J.G. Development, surface exposure, and embryo behavior affect oxygen levels in eggs of the red-eyed treefrog, Agalychnis callidryas. Physiological and Biochemical Zoology 78:956–966, 2005.

WALTHER, G.R. POST, E. CONVEY, P. MENZEL, A. PARMESAN, C. BEEBEE, T. J.C. FROMENTIN, J.M. GULDBERG, O.H. & BAIRLEIN, F. Ecological responses to recent climate change. Nature 416:389-395, 2002.

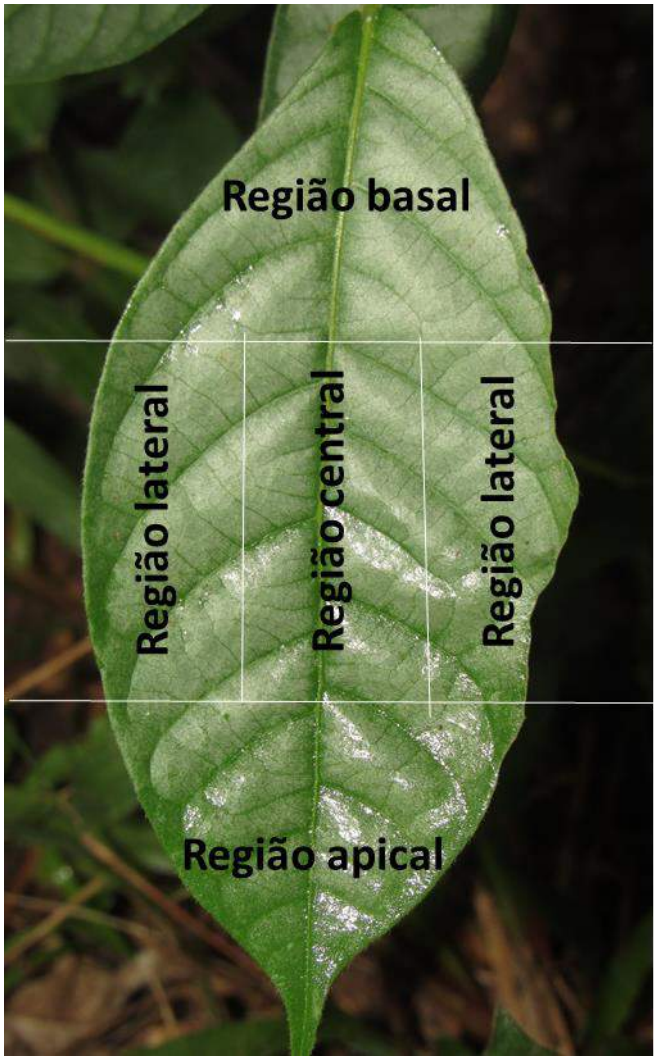
WELLS, K.D. The Ecology and Behavior of Amphibians. Chicago: The University of Chicago Press. 2007.

WEYGOLDT, P. & CARVALHO E SILVA, S.P. Mating and oviposition in the hylodine frog *Crossodactylus gaudichaudii* (Anura: Leptodactylidae). Amphibia–Reptilia 13: 35–45, 1992.

WOOLBRIGHT, L.L. Sexual dimorphism in Eleutherodactylus coqui: selection pressures and growth rates. Herpetologica 45:68–74, 1989.

ZAMUDIO, K.R. BELL, R.C. NALI, R.C. HADDAD, C.F. & PRADO, C.P. Polyandry, Predation, and the Evolution of Frog Reproductive Modes. *The American Naturalist*, *188*(S1), S41-S61, 2016.

ANEXO 1



Caracterização da divisão das folhas para determinar a localização das desovas de *Dendropsophus brevifrons*.

CAPITULO 2

Sera submetido a revista Journal of Natural History

Biologia reprodutiva e observações sobre a variação morfológica em populações de *Allophryne ruthveni* Gaige, 1926 (Anura: Alloprhynidae) da Amazônia brasileira

Marcos Penhacek*[1,2], Janaina da Costa de Noronha[1,2], Jonatha Edson de Paula Lima[1,2]
Marcelo Morais Lima, Renan Manoel de Oliveira[4] e Domingos de Jesus Rodrigues[1,2,3,5]

[1]Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Ciências Naturais, Humanas e Sociais e Acervo Biológico da Amazônia Meridional - ABAM, Av. Alexandre Ferronato, 1200, Distrito Industrial, Sinop, Mato Grosso, Brasil.

[2]Universidade Federal de Mato Grosso, Instituto de Biociência, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Biodiversidade, Av. Fernando Corrêa da Costa, s / n, CCBS-II Boa Esperança, Cuiabá, Mato Grosso, Brasil.

[3]Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Mato Grosso, 78577-267 Sinop, Mato Grosso, Brasil.

[4]Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Departamento de Vertebrados, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040 Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

[5]Instituto Nacional de Ciência e Tecnologia de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica - CENBAM / INPA / CNPq / MCT / UFMT / UNEMAT.

***Autor correspondente: E-mail:** penhacek@yahoo.com.br

Resumo do titulo: Reprodução de *Allophryne ruthveni*

Resumo. O período reprodutivo é o período de maior vulnerabilidade para os seres vicos. È neste período que os animais, necessitam de um maior número de recursos, a fim de garantir a sobrevivência de sua prole. É durante a reprodução também onde ocorrem as maiores interações ecológicas dentro da comunidade. Assim o conhecimento das características reprodutivas principalmente dos anfíbios anuros, nos permite o melhor conhecimento sobre as necessidades e funcionalidades das espécies tentro do ecossistema. Em especial, os anuros da família Allophrynidae são de encontro raros e apresentam atividade reprodutiva do tipo explosiva. Caracteristica esta , que tem dificultado ainda mais seu estudo e, mantido uma grande lacuna de informações para família. Desta forma, este trabalho tem como objetivo, descrever a biologia reprodutiva de *Allophryne ruthveni*, avaliando também as variações acústica e morfológica de diferentes populações ao longo da Amazônia. Para isto, desenvolvemos buscas durante o ano de 2016 em três localidades na Amazônia brasileira, sendo, uma no município de Cotriguaçu, noroeste do estado do Mato Grosso e outras duas nos municípios de Brasil Novo e Vitória do Xingu, ambas na região sudoeste do estado do Pará. Utilizamos também como comparação dados prévios de outras duas populações distribuídas mais ao norte da Amazônia. Registramos a atividade reprodutiva da espécie em apenas dois dias dentre o período de amostragem em cada ponto. Seu comportamento reprodutivo foi classificado por “ovos depositados diretamente na água lentica e girinos exotróficos”. Os casais capturados apresentaram uma grande variação no número de ovos por fêmea. Seu canto de anúncio foi caracterizado por uma nota multipulsionada repetida a intervalos irregulares, apresentando características espectrais distintas entre as duas populações analisadas. Observamos também uma variação no tamanho corporal e na coloração dorsal entre as populações, apresentando uma leve tendência de aproximação entre as populações mais ao norte, com distanciamento no sentido do aumento latitudinal.

PALAVRAS-CHAVE: Anfíbia; reprodução explosiva; canto de anúncio; variação interpopulacional.

1.Introdução

Os seres vivos são bem adaptados em forma, fisiologia e comportamento para a vida no ambiente natural (RIDLEY, 2006; AZAK, 2012). O conhecimento sobre a história natural dos seres vivos é fundamental para nosso entendimento sobre o mecanismo evolutivo das espécies (AZAK, 2012). Cada espécie apresenta um conjunto de adaptações que consiste em uma combinação de atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais associados a certas condições ambientais em que vive (MAYR, 1977; DUELLMAN & TRUEB, 1994; POUGH *et al*., 1998).

Diversos grupos de animais podem ser utilizados como modelo para se estudar estas adaptações. Dentre eles os anfíbios anuros são ótimos modelos, pois fornecem exemplo de uma grande evolução, saindo de um ambiente predominantemente aquático para uma vida terrestre embora muitas espécies ainda dependam diretamente da água para reprodução e equilíbrio fisiológico (HEYER, 1976; MITCHELL, 2002; BAHIR *et al.*, 2005; TOUCHON & WARKENTIN, 2009). Os anfíbios anuros constituem o grupo de vertebrados com maior diversidade na exploração de habitats, principalmente para reprodução (HADDAD & PRADO, 2005). A reprodução é um complexo de combinações que envolvem fenótipos, comportamento e condições ambientais (AZARAK, 2012). São descritos na literatura 39 modos reprodutivos para os anuros, dos quais 31 para região neotropical (HADDAD & PRADO, 2005). Essa alta diversidade de modos reprodutivos é um reflexo da grande capacidade desenvolvida pelos anfíbios anuros para exploração dos diferentes micro-habitats (DUELLMAN & TRUEB, 1986; HADDAD & PRADO, 2005) e também da pressão seletiva que predadores exercem sobre ovos e larvas aquáticas (e.g. CRUMP & DOWNIE, 1990; MAGNUSSON & HERO, 1991; PRADO *et al*., 2002, CRUMP, 2015).

Quanto à estratégia temporal, os anfíbios anuros apresentam, em geral, dois padrões: espécies com padrão de reprodução prolongada e espécies de reprodução explosiva (WELLS, 1977). O padrão reprodutivo prolongado é caracterizado por um período de atividade longo (semanas ou meses), com chegada assincronizada de machos e fêmeas no sitio de reprodução e maior oportunidade de escolha dos parceiros pelas fêmeas. Já o padrão reprodutivo explosivo é caracterizado por um curto período de tempo (poucos dias), alta densidade de machos durante o evento, migração de machos e fêmeas sincronizada ao sitio, baixa oportunidade de escolha de parceiros pelas fêmeas e normalmente depositando seus ovos diretamente na água, modos de reprodução ancestral (WELLS, 1977).

Informações sobre história natural de anfíbios anuros tais como período reprodutivo, tipo de amplexo, características do canto de anúncio, local de desova e características dos girinos, são de grande importância para a compreensão da estrutura e dinâmica das comunidades. Essas informações podem ser usadas para gerar e testar hipóteses sobre adaptações comportamentais e reprodutivas (AZAK, 2012; CRUMP, 2015), além de fortalecer a construção de árvores filogenéticas, auxiliando também na descrição e identificação de espécies (GUAYASAMIN *et al.*, 2009). Estudos sobre história natural de anfíbios anuros são amplamente desenvolvidos no Brasil, principalmente para as famílias Leptodactylidae (e.g. RODRIGUES *et al*., 2004, 2005; AZARAK, 2012) Hylidae (e.g HOLD, 1991; RODRIGUES *et al*, 2003, 2005, 2007; GOTTSBERGER & GRUBER, 2004; TESSAROLO, 2010) e Bufonidae (e.g. CAORSI *et al*., 2011; SANTOS, 2011), pois são anuros abundantes, geralmente de médio e grande porte e fácil de serem capturados e observados. Além do mais sua fecundação externa permitem uma quantificação bastante precisa do sucesso reprodutivo (quantidade de girinos que nascem/quantidade de ovos fertilizados) dos indivíduos (HOWARD, 1988). No entanto, para algumas espécies, como as constituintes da família Allophrynidae, as informações sobre seus hábitos reprodutivos ainda são escassas, justificado principalmente por serem espécies de encontro raro e por apresentar padrão reprodutivo explosivo (CASTROVIEJO-FISHER *et al.* 2012; CARAMASCHI *et al.* 2013), tornando raras as observações desse tipo de evento.

A espécie *Allophryne ruthveni* possui ampla distribuição geográfica ocorrendo na Venezuela, Guianas, Suriname e Brasil (FROST, 2016). Apresenta pequeno porte com os machos medindo até 26 mm e fêmeas até 31 mm (GAIGE, 1926; LYNCH & FREEMAN, 1966; HOOGMOED, 1969; DUELLMAN, 1997). A coloração dorsal em vida é variável, podendo ser bronze, marrom esverdeado, dourado ou amarelado, com manchas escuras e faixas dorsolaterais douradas ou amareladas; o dorso é liso com a presença de espículas córneas, maiores e mais numerosas nos machos; o ventre é aureolado (HOOGMOED, 1969; CALDWELL & HOOGMOED, 1998). O pouco que se conhece sobre o comportamento reprodutivo da espécie consiste em que os machos vocalizam empoleirados na vegetação marginal de poças temporárias formadas após fortes chuvas durante a estação chuvosa (GOTTSBERGER & GRUBER, 2004), onde os ovos são depositados. Os machos permanecem em atividade reprodutiva durante um ou dois dias desaparecendo completamente depois disso (DUELLMAN, 1975; CALDWELL & HOOGMOED, 1998; GOTTSBERGER & GRUBER, 2004).

Desde sua descrição por Gaige em 1926, até recentemente quando foram descritas as outras duas espécies do gênero *Allophryne resplendens* Castroviejo-Fisher, Pérez-Peña, Padial e Guayasamin, 2012 e *Allophryne relicta* Caramaschi, Orrico, Faivovich, Dias e Solé, 2013, *Allophryne ruthveni* foi tida como a única espécie representante da enigmática família Allophrynidae sendo amplamente distribuída pela Amazônia. Vários fatores podem ser atribuídos ao seu *status* enigmático até então, entre eles: seu pequeno porte, medindo geralmente entre 20 e 31 mm (LYNCH & FREEMAN, 1966); seu hábito arborícola e noturno (DUELLMANN, 1975; CASTROVIEJO-FISHER *et al.*, 2012; CARAMASCHI *et al.*, 2013); sua preferência por habitats de florestas úmidas preservadas (CALDWELL & HOOGMOED, 1998; GOTTSBERGER & GRUBER, 2004) e; principalmente seu padrão de reprodução explosiva, que dificulta a padronização de coleta de dados, e assim, consequentemente, o conhecimento sobre sua história natural (GOTTSBERGER & GRUBER, 2004; CASTROVIEJO-FISHER *et al.*, 2012). Assim, o objetivo desse trabalho foi trazer maiores informações sobre a biologia reprodutiva (incluindo informações bioacústicas e comportamentais), além de observações morfológicas de *Allophryne ruthveni* em três localidades da Amazônia Brasileira. Nosso objetivo foi também fazer a comparação das informações obtidas com aquelas de outras populações descritas na literatura, em busca de identificar variações que a espécie pode apresentar por sua ampla distribuição ao longo da Amazônia.

2. Material e métodos

2.1 Caracterização da área de estudo

Os dados foram coletados em três localidades na Amazônia Brasileira, sendo a primeira na Fazenda São Nicolau (09º 50’ 39.6” S e 058º 13’ 30.4”W) localizada ao noroeste do Estado de Mato Grosso, município de Cotriguaçu, Brasil (Figura 1). A vegetação da região é caracterizada como floresta ombrófila aberta e densa (VELOSO *et al.*, 1991) com altitudes que variam entre 200 e 300 metros. O clima da região é tropical quente e úmido, com temperatura média de 24ºC e umidade relativa do ar variando em torno de 80% (VOURLITIS *et al.*, 2002). A precipitação anual média é de 2034 mm, com uma estação seca de abril a setembro e uma estação chuvosa de outubro a março (NORONHA *et al.*, 2015). A segunda população foi amostrada no município de Brasil Novo (03º 18’17”S e 53º32’08”W) região sudoeste do estado do Pará (Figura 1). Brasil Novo apresenta altitude média de 190 metros e encontra-se localizado próximo a região conhecida como volta grande do Xingu, distante

aproximadamente 900 km em linha reta da população do Mato Grosso. Apresenta relevo predominantemente plano, porém com ocorrências de regiões serranas ao sul do município. O solo é predominante por terra roxa com pequena incidência de solo arenoso/argiloso. Apresenta ainda como possível barreira geográfica separando da população de Cotriguaçu/MT e parte da bacia do Rio Tapajos como os rios Teles Pires e Juruena além do grande complexo de serras constituinte da chamada Serra do Cachimbo na divisa dos Estados de Mato Grosso e Pará. Sua vegetação é heterogênea, constituída de campos, capoeiras e mata secundária, com características de florestas ombrófila densa. Apresenta um regime chuvoso de novembro a junho com maior concentração no período de fevereiro a abril e um período seco de julho a novembro (IBGE, 2016). A terceira população foi coletada no município de Vitória do Xingu, Localizado a latitude 2º52'48" sul e longitude 52º00'36" oeste, distante cerca de 100 Km do município de Brasil Novo (Figura 1), com o qual compartilha características semelhantes quanto a geografia do relevo, clima e vegetação.

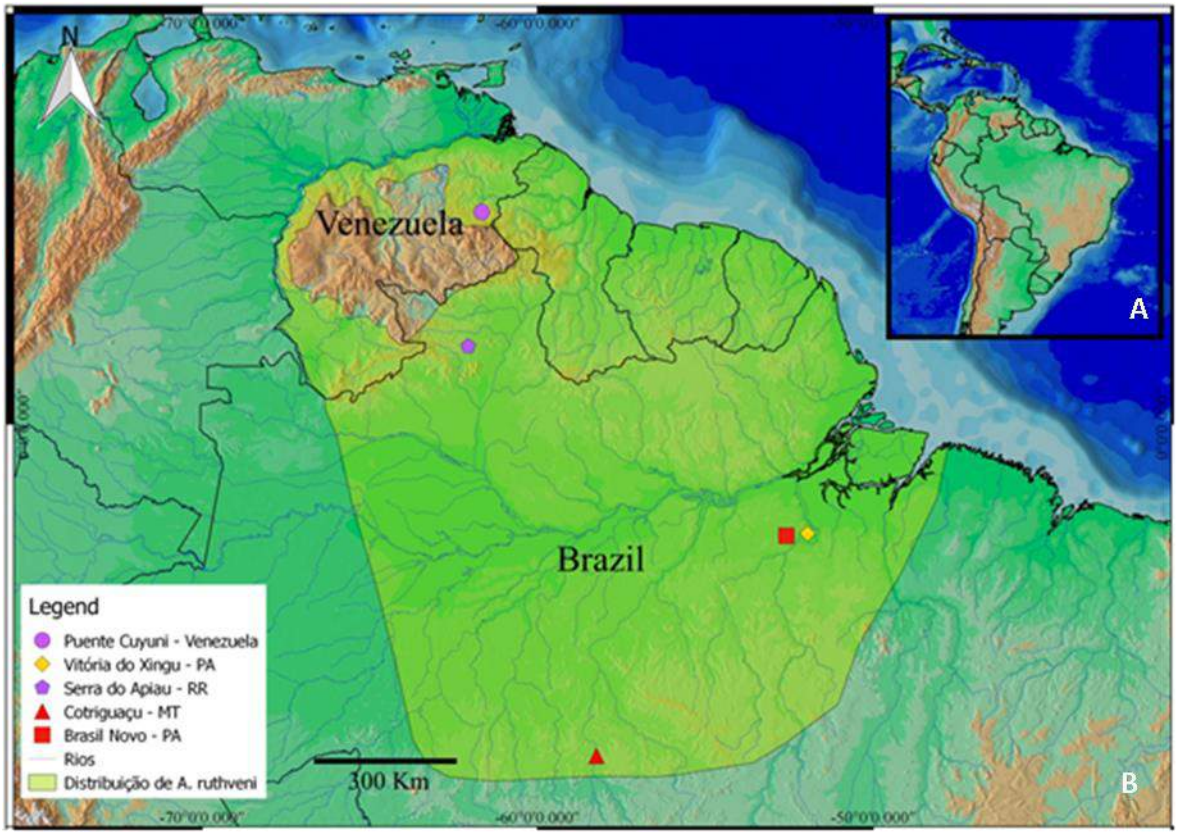


Figura 1. Localização das áreas de estudo. América do Sul (A), parte da região amazônica (B). Triângulo e quadrado em vermelho populações amostradas no presente trabalho, com dados acústicos e morfológicos, lozango amarelo população amostrada apenas com dados biométricos e morfológicos e círculos roxo populações descritas na literatura.

2.2 Esforço amostral

Em Cotriguaçu, MT, foram realizadas duas etapas de amostragem, sendo uma entre 01:00h e 12:00h do dia 19 de janeiro de 2016 e a outra, entre 05:00h e 11:00h do dia 23 de janeiro do mesmo ano. Para Brasil Novo, PA, as observações aconteceram entre as 18:00h e 24:00h dos dias 06 e 08 de abril de 2016. Já para Vitória do Xingu as coletas ocorreram entre 19:00h e 24:00h do dia 12 de setembro de 2016. No total, foram empregadas 34 horas de observações e coleta de dados

2.3 Coleta de dados em campo

Casais em amplexo foram coletados e transportados para o laboratório em sacos plásticos úmidos. Para a obtenção das desovas, os casais em amplexo foram mantidos em sacos plásticos com água até a liberação total da desova. O comprimento rosto-cloacal (CRC) dos casais foi mensurado em vida, com um paquímetro com precisão de 0,1mm e o peso obtido em balança eletrônica de precisão 0,01g. Oito exemplares da população de Cotriguaçu/MT, quatro de Vitória do Xingu/PA e três de Brasil Novo/PA, foram coletados para material testemunho e sacrificados com solução injetável de lidocaína 2% e fixados em solução de formol 10% onde permaneceram por 24 horas, sendo transferidos posteriormente para o álcool 70%. Os exemplares de Cotriguaçu/MT e Vitoria do Xingu/PA foram direcionados para o Acervo Biológico da Amazônia Meridional (ABAM) do campus da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT) de Sinop ABAM-H 2530, ABAM-H 2531, ABAM-H 2532, ABAM-H 2533, ABAM-H 2534, ABAM-H 2535, ABAM-H 2536, ABAM-H 2537, ABAM-H 2808, ABAM-H 2809, ABAM-H 2809 e ABAM-H 2810. Já os exemplares coletados da população de Brasil Novo/PA foram destinados a Coleção Zoologica da UFMT, campus de Cuiabá UFMT-A 18935, UFMT-A 18936 e UFMT-A 18937.

As vocalizações foram gravadas utilizando gravador Marantz PMD660 com microfone direcional Sennheiser ME66 a uma distância de 50 cm do macho que vocalizava. Fotos e vídeos comportamentais foram produzidos com uma câmera NIKON D90. Dados sobre pluviosidade diária foram coletados para população de Cotriguaçu através da Estação Pluviométrica presente na área de estudo.

2.4 Análises bioacusticas

Todas as vocalizações registradas em campo foram editadas e arquivadas em mídia com formato “WAV” através do software Audacity 2.1.2 (http://www.audacityteam.org/) com

taxa de amostragem de 44.1 kHz e 16 bits/amostra no padrão mono. Sonogramas e espectrogramas foram produzidos através do programa Raven Pro 1.4 (Bioacoustics Research Program, 2011). Para a descrição do canto foi medida a frequência dominante, número de notas por minuto, duração das notas, intervalo entre notas, taxa de pulsos por segundo além da estrutura das notas (Silva *et al*. 2008). As análises bioacústicas foram realizadas usando o software Praat 6.0.19 (http://www.fon.hum.uva.nl/praat/). Foi utilizado filtro de 256 bandas (Fast Fourier Transformation− FFT). A terminologia utilizada seguiu Duellman & Trueb (1994).

3. Resultados

3.1 Período de registro

Um grupo de machos foi encontrado vocalizando nos dias 19 e 23 de janeiro de 2016 próximo a poças temporárias em formação (Figura 2a e b) no leito de um córrego seco na fazenda São Nicolau no município de Cotriguaçu, Mato Grosso. O primeiro registro ocorreu entre 01:00h. e 12:00h durante uma intensa chuva (49,5 mm) que começou no início da noite do dia anterior e se estendeu com menor intensidade ao longo da manhã do dia 19. Foi registrada a presença de aproximadamente 30 machos vocalizando sobre a vegetação arbustiva a uma altura de um a quatro metros e a uma distância de até 15 m do córrego (fig. 2a). Nesta amostragem foi gravado o canto de anúncio de quatro machos em atividade. Neste dia também por volta das 08:00h, verificamos a presença de 25 casais em amplexo posicionados sobre a vegetação ao longo da poça a uma altura de até 0,5 m e/ou em troncos e folhas parcialmente submersas (Figura 2c). Foram observados *in situ* sete casais desovando de forma parcelada seus ovos diretamente na água de uma das poças temporárias formada após a forte chuva (Figura 2d). A poça apresentava 15 m de comprimento por 4,5 m de largura e profundidade média de 8 cm (Figura 3), registrando um pH de 5,25 e uma taxa de Oxigênio dissolvido de 11% (0,88 mg/L). Oito casais em amplexo foram coletados e deixados em sacos plásticos separados no laboratório onde liberaram completamente suas desovas (exceto uma) de forma semelhante a observada *in situ*.

O segundo registro ocorreu entre as 05:00h. e 11:00h. do dia 23 do mesmo mês. Este dia também amanheceu chovendo, embora uma chuva leve (6,9 mm), que permaneceu até às 10:00h. Foi estimada a presença de aproximadamente 25 machos vocalizando nos mesmos ambientes do registro anterior. Neste dia também foi registrado o comportamento e gravado o canto de anúncio de mais quatro machos, sendo que dois estavam juntos na mesma folha a

uma altura de 2,5 m, alternando ao longo do tempo suas vocalizações e posições. Não foi observado porém a presença de casal em amplexo e/ou fêmea nas proximidades do local de atividade dos machos.

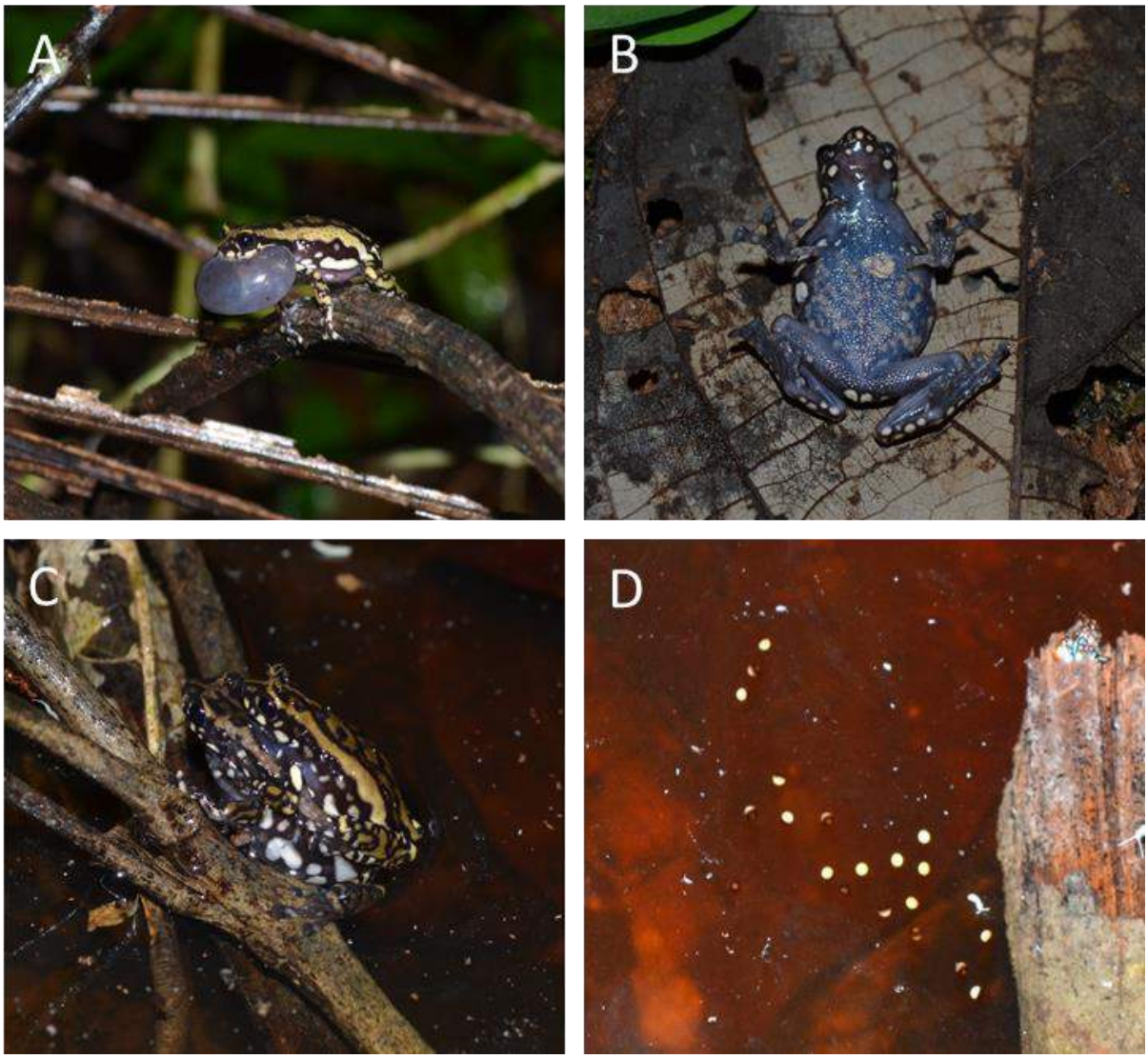


Figura 2. (A) Macho vocalizando, (B) ventre da fêmea ovada, (C) casal em amplexo, (D) ovos depositados particionadamente, na água da poça, Cotriguaçu, Mato Grosso, Sul da Amazônia.

Figura 3. Poça temporária utilizada como sítio reprodutivo de *A. ruthveni* em Cotriguaçu, Mato Grosso, Sul da Amazônia. (A) Poça com água no dia 19 de janeiro 2016 e (B) poça seca após 24 horas.

Dois outros registros ocorreram entre as 18:00h e 00:00h dos dias 06 e 08 de abril em dois córregos temporários próximo ao rio Xingu no município de Brasil Novo, Pará. Nestes registros foi estimada a presença respectivamente de 10 e 15 machos, vocalizando na vegetação marginal dos córregos a uma altura que variava entre um e três metros. Durante estes registros foram gravados o canto de anúncio de cinco machos dos quais três foram coletados. Não foram registrados, porém a presença de fêmeas nos locais de atividade.

3.2 Variação biométrica e morfológica inter-populacional

Os dados biométricos para as três populações aqui estudadas de Cotriguaçu/MT, Brasil Novo/PA e de Vitória do Xingu/PA, estão representados na tabela 1. Ressaltamos, porém, que para as duas últimas populações só obtivemos dados de CRC dos machos coletados, não sendo possível localizar fêmeas nem desovas nos respectivos locais.

Analisando também as características de coloração em vida das populações do presente estudo com as popualções da Venezuela e de Vitória do Xingu, Pará, observamos uma pequena variaçao inter-populacional principalmente na coloração do dorso, onde houve uma maior semelhança entre as populações de Brasil Novo, Pará, com a da Venezuela, pois ambas populações apresentam coloração do dorso castanho médio com manchas escuras menos visíveis, diferindo-se dos exemplares de Cotriguaçu, Mato Grosso e de Vitória do Xingu, Pará, as quais apresentaram dorso castanho claro com manchas negras bem definidas. Esta ultima ainda diferiu das demais pela presença de maior número de manchas amareladas na região gular dispostas aleatoriamente entre os exemplares analisados (Fig. 4).

Tabela 1. Dados biométricos e número de ovos por fêmea para três populações de *Allophryne ruthveni* na Amazônia.* Representa as quatro fêmeas que tiveram os ovos quantificados, pois das oitos capituradas, pois uma não desovou e as outras três não foram quantificadas devido terem vários ovos estourados.

Métricas	População de Cotriguaçu/MT			População de Brasil Novo/PA			Populaão de Vitória do Xingú?PA		
	N	Média±DP	Amplitude	N	Média±DP	Amplitude	N	Média±DP	Amplitude
CRC macho (mm)	8	23.93±1.07	22.57-25.18	3	23.37±0.91	22.4–24.2	9	24.29±1.36	21.9-25.9
Massa macho (g)	8	0.77±0.08	0.61 - 0.88	-	-	-	-	-	-
CRC fêmea (mm)	8	27.47±1.07	25.79 - 28.98	-	-	-	-	-	-
Massa fêmea (g)	8	1.00±0.11	0.85 - 1.18	-	-	-	-	-	-
Número de ovos	4*	579±412.8	147 - 1040	-	-	-	-	-	-

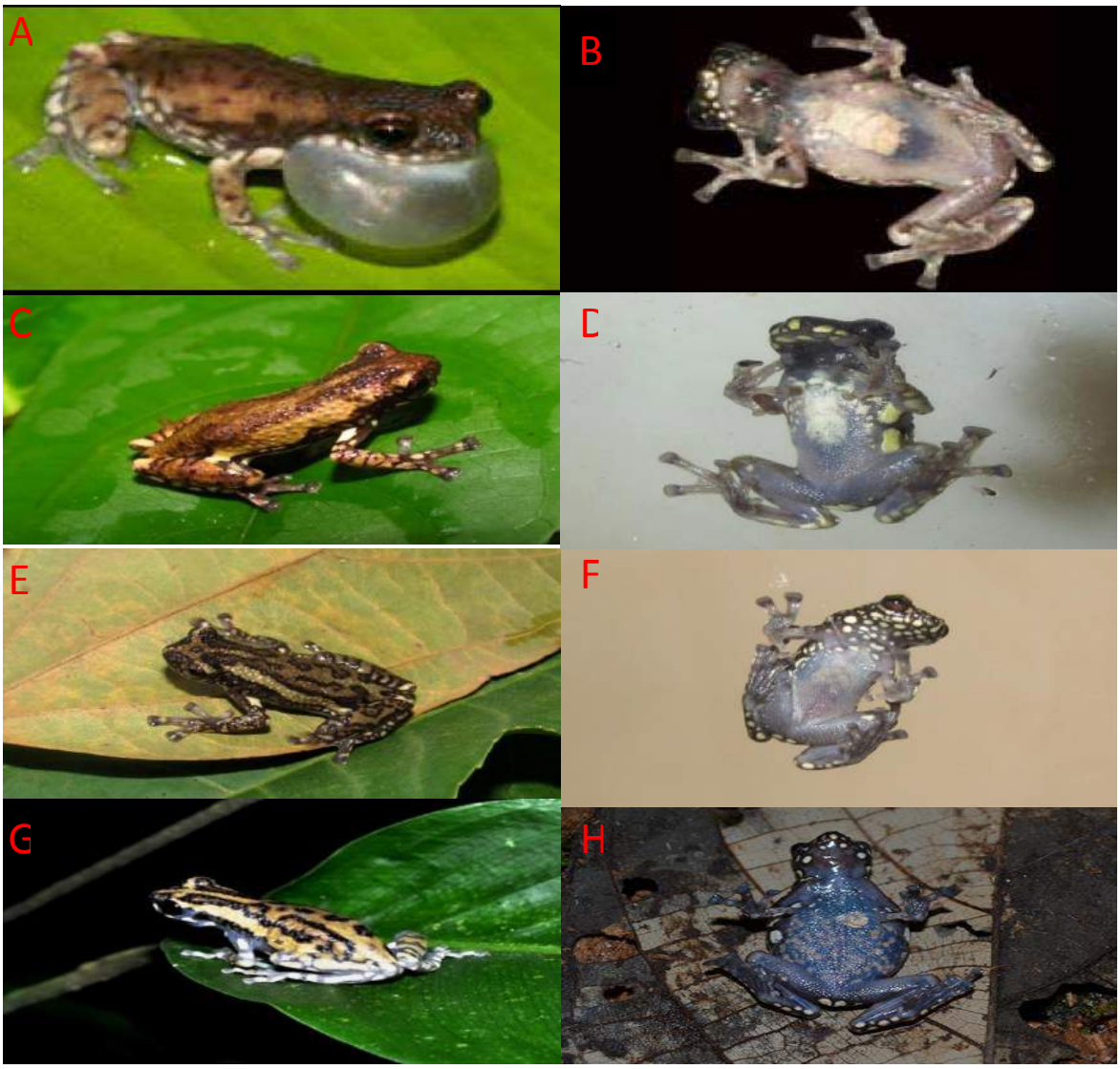


Figura 4. Exemplares vivos de *A. ruthveni.* A-B Macho adulto,Venezuela, MHNLS 20231 (CRC = 23,5 mm) (retirada de Castroviejo-Fisher, 2012); C-D machos adulto, Brasil Novo, Pará, Brasil; E-F machos adulto, Vitória do Xingu, Pará, Brasil; G macho adulto e H fêmea adulta, Cotriguaçu, Mato Grosso, Brasil. Fotografias de SCF (A-B); Marcos Penhacek (C-H).

3.3 Características populacionais do canto de anúncio

O canto de anúncio de *A. ruthveni* é composto por uma única nota multipulsionada, emitida em intervalos irregulares (Figura 5). Dos 13 machos de *A. ruthveni* analisados no presente estudo, oito foram da população de Cotriguaçu/MT, com um total de 323 cantos (notas) analisadas. Apresentou uma taxa de repetição média de 43,59 cantos por minuto com média de 26,13±1,57 (17-33) pulsos/canto, emitidos a uma taxa de 63,98±1,95 (53-75) pulsos por segundo. O tempo médio de duração dos cantos foi de 0,41±0,02s (0,30-0,52 s) e

intervalo entre cantos de 1,02±0,34s (0,54-5,10 s) com frequência dominante de 5201,7±125,9 Hz (4863,1-5486 Hz) (Tabela 2).

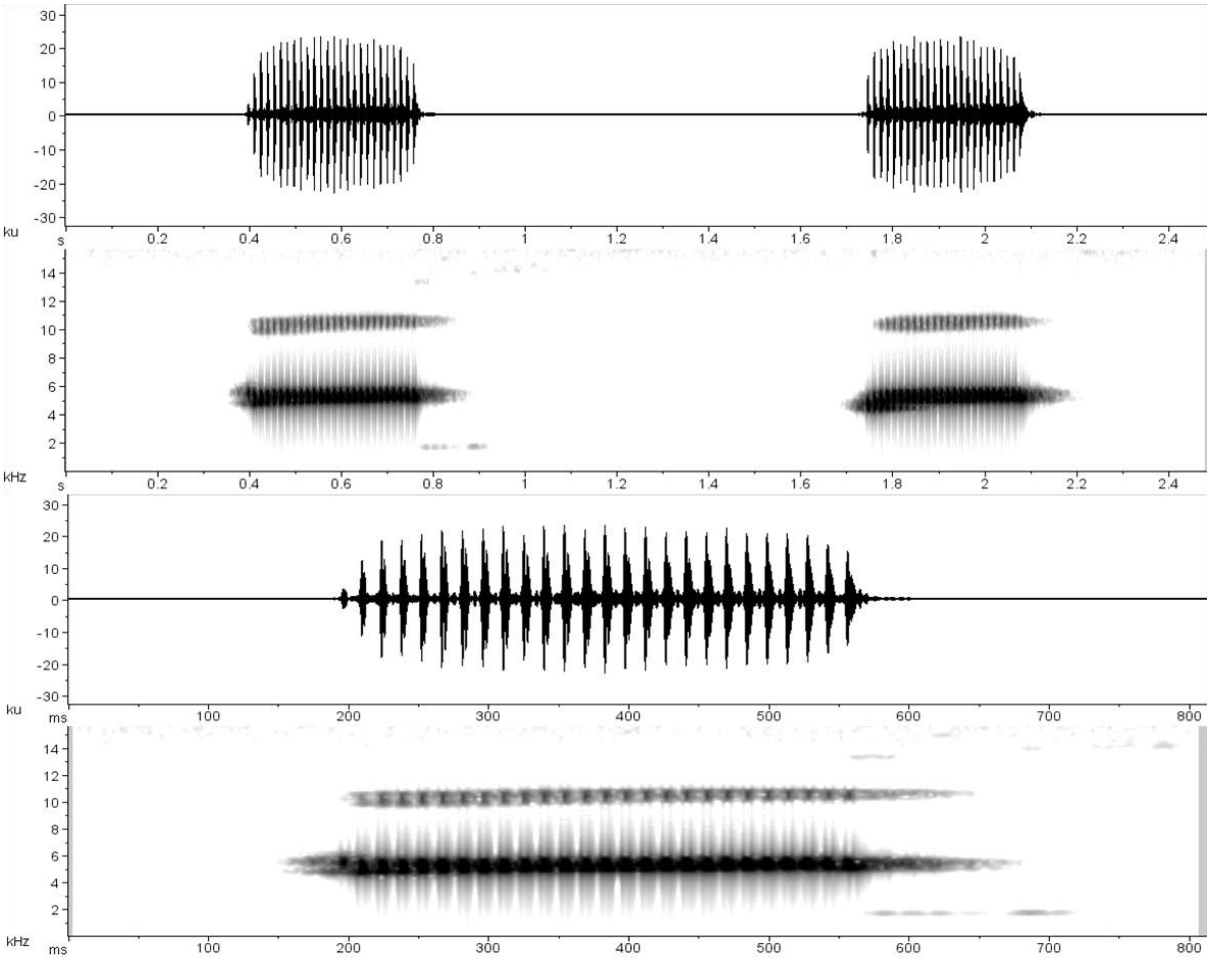


Figura 5. Sonograma e espectograma do canto de anúncio de *Allophryne ruthveni* em Cotriguaçu, Mato Grosso, Sul da Amazônia.

Para população de Brasil Novo, analisou-se um total de 249 cantos (notas), emitidos a uma taxa média de 27,36 notas por minuto. As notas apresentaram uma média de 25,41±2,19 (19-31) pulsos/nota, que foram emitidos a uma taxa média de 66,87±2,51 (61-73) pulsos por segundo. O tempo médio de duração dos cantos foi de 0,38±0,03 s (0,26-0,45 s) e intervalo entre cantos de 1,81±1,31 s (0,57-5,52 s) com frequência dominante de 4878.72±161 Hz (4032-5287 Hz;Tabela 3).

Para o canto de anúncio de *A. ruthveni* observou-se também uma maior aproximação em quase todos os parâmetros acústicas analisados entre as populações mais ao norte da Amazônia com tendência de distanciamento da população de Cotriguaçu/MT localizada mais ao sul (Tabela 4).

Tabela 2.— Parâmetros do canto de anúncio de *A. ruthveni* no município de Cotriguaçu, Sul da Amazônia. Representado os valores das médias ± desvio padrão e entre parênteses a amplitude.

Parâmetros do canto	Macho 1	Macho 2	Macho 3	Macho 4	Macho 5	Macho 6	Macho 7	Macho 8	Média
Duração do canto (s)	0.42±0.02	0.42±0.02	0.40±0.03	0.42±0.02	0.41±0.02	0.39±0.05	0.39±0.02	0.41±0.03	0.41±0.03
	(0.39-0.46)	(0.39-0.45)	(0.30-0.45)	(0.39-0.45)	(0.36-0.43)	(0.30-0.45)	(0.35-0.43)	(0.35-0.52)	(0.30-0.52)
Número de pulso/canto	30.02±1.15	22.11±0.76	26.35±1.94	28.09±0.74	24.87±1.41	22.90±2.87	24.16±1.70	24.51±1.99	26.16±2.87
	(28-32)	(27-29)	(19-29)	(27-29)	(23-28)	(17-27)	(22-29)	(20-33)	(17-33)
Intervalo entre	0.82±0.15	0.82±0.10	1.05±0.36	0.87±0.10	1.03±0.30	1.57±1.12	1.05±0.30	0.98±0.26	0.83±0.46
canto (s)	(0.69-1.30)	(0.69-1.10)	(0.69-2.10)	(0.67-1.10)	(0.74-2.35)	(0.54-5.10)	(0.74-2.35)	(0.57-2.60)	(0.54-5.1)
Canto / minuto	49.18	48.84	42.27	48.84	42.27	31.53	42.27	43.49	43.29
Pulso (pulsos / s)	71.76±1.45	66.22±1.83	65.49±2.49	66.55±1.89	61.26±2.29	59.13±1.49	62.02±2.25	59.38±1.92	63.8±4.84
	(68.2-75.0)	(62.2-70.0)	(59.5-70.0)	(62.8-70.7)	(57.5-65.1)	(56.2-62.5)	(58.9-67.4)	(53.8-64.3)	51.2-75)
Frequência dominante	5216±110	5154.8±113	5308.4±103	5100±198.8	5214±151.6	5174±63.3	5273.5±84	5194±69.8	5201±126
do canto (Hz)	(4977-5401)	(4884.-5351)	(5104-5485)	(4863-5372)	(4990-5414)	(5083-5348)	(5083-5401)	(5061-5412)	(4863-5486)
Temperatura do ar (ºC)	27	27	27	27	28	28	28	28	27 e 28
Cantos analisados	50	35	31	35	31	31	31	79	323
Data de registro	19	19	19	19	23	23	23	23	19 e 23

Tabela 3. — Parâmetros do canto de anúncio de *A. ruthveni* no município de Brasil Novo, Amazônia Central. Representado os valores das médias ± desvio padrão e entre parênteses a amplitude.

Parâmetros dos cantos	Macho 1	Macho 2	Macho 3	Macho 4	Macho 5	Média
Duração do canto (s)	0.41±0.02	0.37±0.03	0.37±0.02	0.39±0.02	0.39±0.02	0.38±0.03
	(0.39 – 0.45)	(0.26 – 0.45)	(0.32 – 0.43)	(0.33 – 0.44)	(0.33 – 0.45)	(0.26 – 0.45)
Número de pulsos / canto	28.4±1.3	24±1.87	24.6±1.48	26.76±1.72	26.57±1.87	25.4±2.2
	(26 – 31)	(19 – 30)	(20 – 27)	(22 – 30)	(22 – 30)	(19 – 31)
Intervalo entre cantos (s)	3.7±1.9	1.47±0.88	1.79±1.29	1.8±1.27	1.79±1.27	1.8±1.3
	(1.4 – 7.4)	(0.68 – 5.4)	(0.78 – 8.52)	(0.57 – 5.60)	(0.57 – 5.60)	(0.57 – 8.52)
Canto / minuto	15.25	32.5	28	27	27	27.36
Pulsos / segundo	68.8±1.14	65±2.03	66.58±2.53	68±2.07	68.1±1.77	66.87±2.5
	(68-70)	(61-73)	(61 – 72)	(63 – 72)	(62 – 71)	(61 – 73)
Frequencia dominante (Hz)	4745.7±94	4852.5±49	4923.76±125	4747.33±72	5026±238	4878.7±161
	(4587–4904)	(4778–4969)	(4033–5054)	(4608–4969)	(4630–5287)	(4033–5287)
Temperatura do ar (ºC)	25.9	25.9	25.2	25.2	25.2	25.2
Nº de canto analisados	15	72	70	46	46	250

Tabela 4.— Parâmetros dos cantos de anúncio das duas populações de *Allophryne ruthveni* estudadas neste trabalho, em comparação com populações descritas na literatura. Representado os valores das médias ± desvio padrão e entre parênteses a amplitude

Parâmetros dos cantos	*A. ruthveni* Puente Cuyuni, Venezuela (Caldwell and Hoogmoed, 1998)	*A. ruthveni* Roraima, Brasil (Caramaschi, 2013)	*A. ruthveni* Mato Grosso, Brasil (Presente trabalho)	*A. ruthveni* Pará, Brasil (Presente trabalho)
Duração do canto (s)	0.352 (0.338–0.367)	0.364 ± 0.017 (0.337–0.398)	0.41 ± 0.02 (0.30-0.52)	0.38 ± 0.03 (0.26 – 0.45)
Intervalo entre cantosl (s)	—	0.786± 0. 168 (0.480–1.043)	1.02±0.34 (0.54-5.10)	1.79 ± 1.27 (0.57 – 8.52)
Canto / minute	18	53.48	43.59	27.36
Número de pulsos / canto	24 (23–27)	24.75 ± 1.109 (15-33)	26.13±1.57 (19 – 31)	25.4 ± 2.2
Pulso / segundo	69.6	68.06 ± 0.656 (67.02–70.03)	63.98±1.95 (53.8-75)	66.87 ± 2.5 (61 – 73)
Frequencia dominante (Hz)	4710 (4120–5510)	5089.6±188.98 (4875–5250)	5202 ± 125.9 (4863-5486)	4878.7 ± 161 (4033 – 5287)
Temperatura do ar (ºC)	23.8	23	27.5	25.2
Nº de canto anaisado	2	28	323	249

3.4 Particionamento de habitats de vocalização

Foi registrado segregação temporal de vocalização entre os machos 5 e 6 (Tabela 2), os quais compartilhavam a mesma folha no momento da atividade. Durante o momento de acompanhamento desses machos, aproximadamente 10 minutos, a maioria do tempo o macho 5 se posicionou a frente e como macho cantor. Em um determinado instante foi registrado que o macho 6 realizou dois saltos, se posicionando à frente do macho 5, onde entoou dois cantos. Instantaneamente, porém, foi surpreendido pelo macho 5, que novamente saltou a frente e retomouno posto de macho vocalizador. O macho 6 deslocou-se então para outra borda da folha onde permaneceu em silêncio até que o macho 5 parasse de cantar. A partir daí o macho 6 iniciou seu canto permanecendo como macho cantor por mais aproximadamente cinco minutos, até que por volta das 10:00h, ambos se silenciaram e saíram da folha sem conseguir atrair fêmeas.

4. Discussão

Allophryne ruthveni apresentou atividade reprodutiva explosiva, limitando-se a apenas dois dias de atividade na estação monitorada, dos quais em apenas um deles houve presença de fêmeas e desovas para população de Cotriguaçu. Sua atividade esteve diretamente relacionada ao período chuvoso com altas precipitações. Este tipo de reprodução foi registrado para *A. ruthveni* por Duellmann (1975), Caldwell & Hoogmoed (1998), Gottsberger & Gruber (2004) e por Caramaschi (2013) para sua espécie irmã *A. relicta,* indicando ser uma característica comum da família Allophrynidae. Embora a espécie possa ser classificada como modo reprodutivo 1, “ovos e girinos exotróficos em água lentica” (HADDAD & PRADO, 2005) considerado generalista e bastante comum entre os anfíbios anuros, sua desova é partimentalizada. O parcelamento das desovas também foi observado para outros criadores explosivos como para *Melanophryniscus cambaraensis* (BRAUN & BRAUN, 1979), *M. stelzneri* (BASTOS SINGER & GUTIÉRREZ, 1997) e *Melaphryniscus* sp. (CAIRO *et al.,* 2008). Essa estratégia pode ser interpretada como uma forma de aumentar as trocas gasosas em ambientes pobres em oxigênio como nas poças recém formadas. Outra explicação também pode estar na tentativa de evitar que predadores destrua toda a desova, já que em ambientes aquáticos geralmente o nível de predação é elevando (WELLS, 2007).

O canto de anúncio de *A. ruthveni* é formado por uma nota curta e multipulsionada, repetido a intervalos irregulares, características também observadas por Caldwell & Hoogmoed (1998) e Caramaschi *et al*. (2013). A análise bioacústica demonstrou valores

diferentes dos encontrados nos trabalhos citados acima para alguns parâmetros como a duração do canto, intervalo entre os cantos e frequência dominante. No entanto, para todos os parâmetros analisados se observou que embora as médias sejam diferentes, os valores estão dentro dos limites extremos (Tabela 4). Vários estudos têm mostrado que fatores sociais (BASTOS & HADDAD, 1995; SCHWARTZ, 2001; SANTANA, 2007) assim como ambientais, principalmente temperatura e pluviosidade (e. g. PENNA & VELOSO, 1990; DUELLMAN & TRUEB, 1994; GERHARDT 1994; NAVAS 1996; PENA & SOLIS, 1998; LUDDECCKE & SÁNCHEZ, 2002; GUIMARÃES & BASTOS, 2003; AMÉZQUITA *et al.*, 2006) e morfológicos como CRC, massa corporal e condição física do macho (GUIMARÃES 2001; GERHARDT 1991, 2002; ABRUNHOSA, 2005), além de geográficos (WILCZYNSKI & RYAN, 1999; CASTELLANO *et al.*, 2000; BOUL & RYAN, 2004; BERNAL *et al.*, 2005; SMITH & HUNTER, 2005; PRÖHL *et al.*, 2006; PADIAL *et al.*, 2008; TESSAROLO, 2010) são capazes de influenciar nos parâmetros dos cantos, tais como: frequência dominante, número de pulsos, duração e taxa de repetição da nota (ZINA & HADDAD, 2005; SANTANA, 2007).

Embora seja escasso o número de dados biométricos e bioacústicos publicados para diferentes populações de *A. ruthveni,* observamos uma elevada variação intra e interpopulacional nas populações estudadas. Neste trabalho, verificamos uma aproximação dos parâmetros acústicos entre as populações mais ao norte com forte tendência de diferenciação em direção ao sul, podendo indicar uma influência do distanciamento geográfico e uma possível rota de expansão da espécie e de variação interpopulacional no sentido norte/sul. Outros fatores que podem ter influenciado para esta diferenciação são, o maior número de espécimes e cantos analisados devido as variações intra-populacionais responsáveis pelo sucesso reprodutivo individual (GERHARDT & DAVIS, 1988; COCROFT & RYAN, 1995). Este fator pode ser observado claramente em todas as populações estudadas (Tabela 2, 3 e 4), podendo indicar ser o mais influente na determinação das características populacionais.

Poucas informações estão disponíveis sobre habitat, morfologia interna, história natural e descrição dos girinos de *A. ruthveni* (CALDWELL & HOOGMOED, 1998). Porém os poucos relatos sobre a biologia da espécie assim como as observações deste trabalho demonstram que a espécie tem como habitat preferencial vegetação do sub-bosque, a alturas não muito elevadas de floresta primaria perto de riachos e rios, (CALDWELL & HOOGMOED, 1998). Hoogmoed (1969) relatou que todos os indivíduos registrados no

Suriname estavam até cerca de 100 m de um riacho. Caldwell (1996) descreveu ter encontrado um grande grupo de várias centenas de indivíduos vocalizando sobre a vegetação ripária no período de enchente do Rio Xingu no Pará, Brasil. Caldwell (1996) relatou também ter encontrado alguns indivíduos vocalizando em árvores ao longo da borda de uma pequena lagoa em floresta primária em Roraima, Brasil. Já Duellman *et al.* (1997) relataram a descoberta de indivíduos vocalizando em pequenas árvores e arbustos perto de uma depressão inundada no interior da floresta no sudeste da Venezuela. Para população de Vitoria do Xingu/PA mesmo sendo registrados os machos no período seco para região e fora da temporada de reprodução da espécie, todos os machos foram encontrados a uma distância inferior a 100 m de pequenos riachos.

Segundo Hodl (1990) e Rodrigues (2006) as espécies cuja reprodução envolve o desenvolvimento das larvas na água (modo ancestral; HÖDL, 1990) como o descrito para *A. ruthveni* são dependentes de corpos d'água e possuem distribuições mais restritas, vivendo principalmente em áreas ripárias ou em volta de corpos d'água isolados (ZIMMERMAN & SITNBERLOFF, 1996; GOTTSBERGER & GRUBER, 2004). No presente trabalho todos os espécimes em atividade das duas populações foram encontrados a uma altura de um a quatro metros e distantes até 15 m das poças temporárias no interior de floresta primária corroborando com os trabalhos acima citados.

O número de ovos descritos até então era de apenas uma desova com 300 ovos depositados em um saco plástico (CALDWELL & HOOGMOED, 1998). No presente estudo nós observamos uma grande variação no número de ovos depositados entre os quatro casais quantificados (Tabela 1), indicando que a espécie pode apresentar uma grande variação quanto ao investimento reprodutivo, que pode estar dependente diretamente de fatores intrínsecos e extrínsecos da espécie. Vários estudos demonstraram que a variação no número de ovos de uma mesma população está diretamente relacionada ao CRC e/ ou peso da fêmea (e.g. CRUMP, 1974; HOWARD, 1978; PRADEIRO & ROBINSON, 1990; PRADO *et al.*, 2000; RODRIGUES *et al*., 2003). No presente estudo não conseguimos encontrar uma relação significativa entre estas duas variáveis com o número de ovos produzidos. Porém não podemos garantir que algumas das fêmeas já não tivessem desovado tempo antes parte de seus ovos produzidos. Além disso, certas características da história de vida estão sujeitas a mudanças fenotípicas de acordo com as condições em que o indivíduo se encontra, impostos principalmente pelas condições ambientais, a chamada "plasticidade fenotípica" (MOUSSEAU & FOX, 1998; KLEMMING, 2002; CHOLAK, 2015). Assim neste ano em

que o índice pluviométrico em média mensais para temporada foi bastante inferior aos anos anteriores (147,4 mm para 2015/2016, contra 201,5 mm para 2013/2014 e 169,0 mm para 2014/2015), é de se esperar que a atividade reprodutiva das fêmeas sofram fortes alterações podendo haver menor investimento reprodutivo em algumas fêmeas ou mesmo regressão de parte dos ovos produzidos, pela demora na formação de condições adequadas a reprodução da população.

Para os girinos a única informação presente na literatura é que seu desenvolvimento ocorre em poças temporárias (GOTTSBERGER & GRUBER, 2004) e que o habitat pós-metamórfico é a floresta, longe de qualquer habitat aquático específico (ZIMMERMAN & SITNBERLOFF, 1996). Aqui nós não conseguimos acompanhar o desenvolvimento dos girinos, pois a poça na qual observamos as desovas secou completamente no dia posterior ao registro da atividade reprodutiva. Apesar das contribuições sobre a biologia reprodutiva de *A. ruthveni* reportadas neste estudo, reconhecemos que ainda há uma grande lacuna sobre características reprodutivas, morfológicas e comportamentais para esta espécie e que devido ao seu curto período reprodutivo característico de reprodução explosiva, aumenta a dificuldade em obtê-las. Entretanto, estudos sobre a biologia, morfologia larval e comportamental sobre essa espécie deve ser encorajado visto que *A. ruthveni* tem se demonstrado tão enigmática ao longo da história quanto sua posição taxonômica e aspectos reprodutivos.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos a UFMT pelo apoio logístico. Graças a FAPEMAT (proc. N. 300729/2010) e ao CNPq pelo apoio financeiro (proc. Nº 558225 / 2009-8, 501.408 / 2009-6, 457466 / 2012-0). Ao IBAMA e Sisbio de Mato Grosso pela licença de coleta nº 30034-1 e do Pará nº 251/2013. A ONF-Brasil e Fazenda São Nicolau pelo apoio logístico. A Alaide Xavier pelos dados pluviométricos cedidos. Ao doutorando de ECB da UFMT Ricardo Vicente, pela revisão do artigo. As estagiárias Edina Oliveira, Juliana Juchnievski e Natália Massaroli do IFRO pelo apoio em campo. A Norte Energia pelos dados cedidos e a biota em nome dos seus profissionais Karll Cavalcante Pinto, Leandro Wronski, Elciomar Oliveira, Jailson Xavier e Tiago Junqueira, pelo apoio na coleta de dados e orientações.

Referências bibliográficas

ABRUNHOSA, P. A. Interações Sociais em três espécies do grupo de *Scinax ruber* (Anura, Hylidae). Tese (Doutorado em Ciências Biológicas / Zoologia). Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 161pp, 2005.

AMÉZQUITA, A. HODL, W. LIMA, A.P. CASTELLANOS, L. ERDTMANN, L. & CARMOZINA, A.M. Masking interference and the evolution of the acoustic communication system in the Amazonian dendrobatid frog *Allobates femoralis*. *Evolution* 60: 1874-1887, 2006.

AUSTIN, J.D. LOUGHEED, S.C. TANNER, K. CHEK, A.A. BOGART, J.P. & BOAG, P.T. A molecular perspective on the evolutionary affinities of an enigmatic neotropical frog, *Allophryne ruthveni*. Zoological Journal of the Linnean Society 134: 335–346, 2002.

BAHIR, M.M. MEEGASKUMBURA, M. MANAMENDRA-ARACHCHI, K. SCHNEIDER, C.J.& PETHIYAGODA, R. Reproduction and terrestrial direct development in Sri Lankan shrub frogs (Ranidae: Rhacophorinae: *Philautus*). Raffles Bulletin of Zoology Supplement 12: 339–350, 2005.

BASTOS, R.P. & HADDAD, C.F.B. Vocalizations and acoustic interactions in *Hyla elegans* (Anura, Hylidae) during the reproductive activity. *Naturalia* São Paulo, 20:165-176, 1995.

BERNAL. X.E. GUARNIZO, C. LUDDECKE, H. Geographic variation in advertisement call and genetic structure of *Colostethus palmatus* (anura, dendrobatidae) from the colombian andes. *Herpetologica* 61(4): 395-408, 2005.

BOKERMANN, W.C.A. Una nueva especie del genero Sphaenohyla del Brasil (Amphibia. Salientia. Hylidae). Neotropica 4:4346, 1958.

BOKERMANN, W.C.A. Lista anotada das localidades tipo de anfíbios brasileiros. Serviço de Documentário. Univ. São Paulo. São Paulo, Brasil, 1966.

BOUL, K.E. & RYAN, M.J. Population variation of complex advertisement calls in *Physalaemus petersi* and comparative laryngeal morphology. Copeia 624–631, 2004.

BOYCE, M.S. Seasonality and patterns of natural selection for life histories. Am Nat 114:569-583, 1979.

BROWN, J.H. & LEE, A.L. Bergmann's rule and climatic adaptation in woodrats *(Neotoma).* Evolution 23:329-338, 1969.

CALDER, W.A. Consequenses of body size for avian energetics. In: Paynter RA (ed) Avian energetics. Nuttall Ornithol Club, Cambridge, Massachussetts, pp 86-157, 1974.

CALDWELL, J.P. Diversity of Amazonian anurans: the role of systematics and phylogeny in identifying macroecological and evolutionary patterns. p. 73-88. 111 A.C. Gibson (ed.). Neotropical Biodiversity and Conservation. Mildred E. Mathias Bot. Gard. Misc. Publ. (I). Los Angeles. California, 1996.

CAMERON, G.N. & MCCLURE, P.A. Body size patterns in North American mammal faunas. In: Boyce MS (ed) Evolution of life histories of Mammals. Yale University Press, New Haven, pp 33-64, 1988.

CASTELLANO, S.B.R. GIACOMA, C. DUJSBAEYVA, T. Morphometric and Adivertisement call variation in poliploid green toads. *Biological Journal of the linnean society* 70: 341-360, 2000.

CALDWELL. J.P. Diversity of Amazonian anurans: the role of systematics and phylogeny in identifying ~nacroecological and evolutionary patterns. p. 73-88. 111 A.C. Gibson (ed.). Neotropical Biodiversity and Conservation. Mildred E. Mathias Bot. Gard. Misc. Publ. (I). Los Angeles. California, 1996.

CALDWELL, J.P. & HOOGMOED, M.S. Allophrynidae, *A. ruthveni*. Catalogue of American Amphibians and Reptiles 666:1–3, 1998.

CARAMASCHI, U. Xenohyla eugenioi (Amphibia: Anura: Hylidae): geographic distribuition and new record from the state of Sergipe, northeastem Brazil, 1998.

CARAMASCHI, U. ORRICO, V.G.D. FAIVOVICH, J. DIAS, I.R. & SOLÉ, M.A. New Species of *Allophryne* (Anura: Allophrynidae) from the Atlantic Rain Forest Biome of Eastern Brazil. Herpetologica, 69(4):480-491. Published By: The Herpetologists' League, 2013.

CASTROVIEJO-FISHER, S. PÉREZ-PENA, P.E. PADIAL, J.M. & GUAYASAMIN, J.M. A second species of the family Allophrynidae (Amphibia: Anura). American Museum Novitates (3739):1–17, 2012.

COCROFT, R.B. & RYAN, M.J. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour* 49: 283-303, 1995.

CHEK, A.A. BOGART, J.P. & LOUGHEED, S.C. Mating signal partitioning in multi-species assemblages: A null model test using frogs. Ecology Letters 6:235–247, 2003.

CHOLAK, L.R. Investimento materno em anfíbios anuros: a questão da variação no tamanho do ovo / Luiza Rieder Cholak. - Rio Claro, 2015 60 f. : il., figs., tabs, 2015.

CRUMP, M.L. Reproductive strategies in a Tropical anuran community. Miscellaneous Publication of the Museum of Natural History, University of Kansas 61:1–68, 1974.

DUBOIS. A. Classification et nomenclature supragenerique des amphibiens anoures. Bull. Men. Soc. LinnCenne Lyon 52:270-276, 1983.

DUBOIS. A. La nomenclature supragCnCrique des amphibiens anoures. Mem. Mus. nat. Hist. Nat. N.S. A, Zoologie 131:144, 1984.

DUBOIS. A. Miscellanea nomenclatoria batrachologica (V111). Alytes 4:44-96, 1985 (1986).

DUBOIS. A. Living amphibians of the world: a first step towards a comprehensive checklist. Alytes 599-149, 1986 (1987).

DUELLMAN, W.E. The Hylid Frogs of Middle America. Monograph of the Museum of Natural History, The University of Kansas, USA, 1970.

DUELLMAN, W.E. On the classification of frogs. *Occasional Paper of the Museum of Natural History, University of Kansas* 42: 1–15, 1975.

DUELLMAN, W.E. Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Hylidae, Centrolenidae, Pseudidae. Das Tierreich 95: 1-225, 1977.

DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. Biology of Amphibians. McGraw-Hill, USA, 1986.

DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. Biology of Amphibians. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1994.

DUELLMAN, W.E. DE LA RIVA, I. & WILD, E.R. Frogs of the Hyla arnata and Hyla pulchella groups in the Andes of South America, With definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of Hyla. University of Kansas Museum of Natural History, Scientific Papers 3:1-41, 1997.

DUELLMAN, W.E. Hylid frogs of Middle America. Ithaca, NY: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 2001.

DUHOIS, A. Classification et nomenclature supragenerique des amphihiens anoures. Bull. Men. Soc. LinnCenne Lyon 52:270-276, 1983.

DUHOIS, A. La nomenclature supragCnCrique des amphibiens anoures. Mem. Mus. nat. Hist. Nat. N.S. A, Zoologie 131:144, 1984.

FABREZI, M. & ALBERCH, P. The carpal elements of anurans. Herpetologica 52:188-204, 1996.

FAIVOVICH, J. HADDAD, C.F.B. GARCIA, P.C.A. FROST, D.R. CAMPBELL, J.A. & WHEELER, W.C. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to the Hylinae: Phylogenetic analysis and taxonomic revision. Bulletin of the American Museum of Natural History 294:1–240, 2005.

FORD, L.S. CANNATELLA, D.C. The major clades of frogs. *Herpetological Monographs* 7:94–117, 1993.

FROST, D.R. Amphibian species of the world. A taxonomic and geographical reference. Lawrence, Allen 732p, 1985.

FROST, D.R. GRANT, T. FAIVOVICH, J. BAIN, R.H. HAAS, A. HADDAD, C.F.B. DE SA´, R.O. CHANNING, A. WILKINSON, M. DONNELLAN, S.C. RAXWORTHY, C.J.; CAMPBELL, J.A.; BLOTTO, B.L.; MOLER, P.E. DREWES, R.C. NUSSBAUM, R.A. LYNCH, J.D. GREEN, D.M. & WHEELER, W.C. The amphibian tree of life. Bulletin of the American Museum of Natural History 297:1–370, 2006.

FROST, D. R. Amphibian Species of the Word: an Online Reference. Version 6.0 (Date of access). Electronic Database accessible at http://research. Amnh.org/herpetology/amphibian/index.html.American Museum of Natural History, New York, USA, 2017.

GAIGE, H.T. A new frog from British Guiana. Univ. Michigan Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. (176): 1-3, 1926.

GALLARDO, J.M. A propósito de los Leptodactylidae (Amphibia Anura). Papéis Avulsos, 17:77-87, January 1, 1965.

GERHARDT, H.C. & DAVIS, M.S. Variation in the coding of species identity in the advertisement calls of *Litoria verreauxi* (Anura: Hylidae). *Evolution* 42: 556-565, 1988.

GERHARDT, H.C. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. Anim. Behav., London, 42:615-635, 1991.

GERHARDT, H.C. The evolution of vocalizations in frogs and toads. Ann. Rev. Ecol. Syst., Lawrence, 25:293-324, 1994.

GERHARDT, H.C. Neuroethology of sound communication in anurans (frogs and toads). In: ADELMAN, G. & SMITH, B. H. (eds). *Encyclopedia of Neuroscience* Oxford: Oxford. p. 1904-1904, 2002.

GUAYASAMIN, J.M. CASTROVIEJO-FISHER, S. AYARZAGÜENA, J. TRUEB, L. & VILÀ, C. Phylogenetic relationships of glassfrogs (Centrolenidae) based on mitochondrial and nuclear genes. Molecular Phylogenetics and Evolution, 48, 574–595, 2008a.

GUAYASAMIN, J.M. CASTROVIEJO-FISHER, S. TRUEB,L. AYARZAGUENA, J. RADA, M. & VILA, C. Phylogenetic systematics of glassfrogs (Amphibia: Centrolenidae) and their sister taxon *Allophryne ruthveni*. Zootaxa 2100:1–97, 2009.

GUIMARÃES, L.D. Ecologia Reprodutiva de *Hyla raniceps* (Cope, 1862) (Anura, Hylidae) na Região de Pontalina, Sul do Estado de Goiás. Dissertação (Mestrado em Biologia). Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás. 78pp, 2001.

GUIMARÃES, L.D. LIMA, L.P. JULIANO, R.F. BASTOS, R.P. Vocalizações de espécies de anuros (Amphibia) no Brasil central. Bolm Mus. nac. Rio de J., Nova Série, Zool., Rio de Janeiro, 474:1-16, 2001.

GUIMARÃES, L.D. & BASTOS, R.P. Vocalizacões e interações acústicas em *Hyla raniceps* (Anura,Hylidae) durante a atividade reprodutiva. *Inheringia Série Zoologia* 93:149-158, 2003.

GOTTSBERGER, B. & GRUBER, E. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. Journal of Tropical Ecology, 20, pp 271-280 doi:10.1017/S0266467403001172, 2004.

GRANT , T. DARREL, R. FROST, D.R. CALDWELL, J.P. GAGLIARDO,R. HADDAD, C.F.B. KOK, F.J.R. MEANS, D.B. NOONAN, B.P. SCHARGEL, W.E. & WHEELER, W.C. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatidae). Bulletin of the American Museum of Natural History 299: 1–262, 2006.

HADDAD, C.F.B. & PRADO, C.P.A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. Bioscience 55(3):207-217, 2005.

HÖDL, W. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. *In:* HANKE, W. ed. Biology and physiology of amphibians. Stuttgart, Gustav Fisher Verlag. p.41-60, 1990.

HOOGMOED, M.S. Notes on the herpetofauna of Surinam II. On the occurrence of *Allophryne ruthveni* Gaige (Amphibia, Salientia, Hylidae) in Surinam. Zoologische Mededelingen 44: 76–81, 1969.

HOWARD, R.D. The evolution of mating strategies in bullfrogs Rana catesbeiana. Evolution 32:850–871, 1978.

HOOGMOED, M.S. BORGES, D.M. & CASCON, P. Three new species of the genus Adelophryne (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) from northeastern Brazil, with remarks on the other species of the genus. Zoologische Mededelingen 68:271–300, 1994.

KLEMMING, J. M. La evolución de estrategias vitales. In: Soler, M. (Ed.). Evolución: La base de la Biología. Granada: S.A.L. Proyecto Sur de Ediciones, P. 159-176, 2002.

IBGE.Brasil Novo - História da Cidade. citybrazil.com.br. Consultado em 25 de agosto de 2016.

LAURENT, R.F. Esquisse d'une phylogenese des anoures. Bulletin de la Societe Zoologique de France 104: 397–422, 1980 "1979".

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

LYNCH, J.D. Catalogue of New World Amphibians (book review). Herpetology. Review. 15:46-47, 1984.

LYNCH, J.D. & H.L. FREEMAN. Systematic status of a South American frog. *Allophryne ruthveni* Gaige. Univ. Kansas Mus. Nnt. Hist. Misc. Publ. (17):493-502, 1966.

MITCHELL, N.J. Low tolerance of embryonic desiccation in the terrestrial nesting frog *Bryobatrachus nimbus* (Anura: Myobatrachinae). Copeia 2002:364–373, 2002.

MOUSSEAU, T.A. & FOX, C.W., eds (1998). Maternal Effects as Adaptations (A Symposium organized for the 1996 Annual Meetings of the Society for the Study of Evolution, Washington University, St. Louis MI, USA), Oxford University Press., 1998.

NOBLE, G.K. *The biology of the Amphibia*. New York: McGraw–Hill, 1931.

NORONHA, J.C., LIMA, M.M., VELASQUEZ, C.L., ALMEIDA, E.J., BARROS, A.B. & RODRIGUES, D.J. Update das Espécies de Anuros da Fazenda São Nicolau, Mato Grosso, Brasil. *Scientific Electronic Archives* 8, 15-25, 2015.

NAVAS, C. A. The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: a comparison of high and low-elevation species - Journal of Herpetology, 1996.

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

PENA, M. & SOLIS, R. Frog call intensities and sound propagation in the South American temperate forest region. Behavioral Ecology and Sociobiology 42: 371-381, 1998.

PENNA, M. & VELOSO, A.Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. *Journal of Herpetology* 24:23–33, 1990.

PRADEIRO, M.J. & ROBINSON, M.D. Reproduction in the toad *Colostethus trinitatis* (Anura: Dendrobatidae) in a northern Venezuela seasonal environment. J. Trop. Ecol., Cambridge, 6:333-341, 1990.

PRADO, C.P.A.; UETANABARO, M. & LOPES, F.S. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *Leptodactylus podicipinus* in the Pantanal, Brazil. J. Herpetol., St. Louis, 34(1):135-139, 2000.

PRÖHL, H. KOSHY, R.A. MUELLER, U. RAND, S. RYAN, M.J. Geographic variation of genetic and behavioral traits in northern and southern túngara frogs. *Evolution*, 60(8): 1669-1679, 2006.

PYRON, R.A. & WIENS, J.J. 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, 2011.

RODRIGUES, D.J. LOPES F.S. & UETANABARO, M. Padrão reprodutivo de Elachistocleis bicolor (Anura, Microhylidae) na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. Iheringia, Se´rie Zoologia 93:365–371, 2003.

RODRIGUES, D.J. & ARRUDA, R. Scinax fuscovarius (snouted treefrog), Scinax cf. ruber, and Physalaemus albonotatus (menwig frog) predation. Herpetological Review 37:212, 2006.

SANTANA, A.S. de. Espacialização dos machos vocalizantes de duas espécies de Scinax (Amphibia, Anura, Hylidae) v + 43 p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia, 2007.

SAVAGE, J.M. The geographic distribution of frogs. In: Vial JL, ed. *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*. Columbia: University of Missouri Press, 351–445, 1973.

SAVAGE, J.M. Nomenclatural notes on the Anura (Amphibia). *Proceedings of the Biological Society, Washington* 99: 42–45, 1986.

SCHWARTZ, J.J. Call monitoring and interactive playback systems in the study of acoustic interactions among male anurans. In: RYAN, M. J. (ed.). *Anuran communication.* Smithsonian Institution Press. p. 183-205, 2001.

SEARCY, W.A. Optimum body sizes at different ambient temperatures: an energetics explanation of Bergmann's rule. J Theor Biol 83:579-593, 1980.

SILVA, R.A. MARTINS, I.A. & ROSSA-FERES, D.C. Bioacústica e sítio de vocalização em taxocenoses de anuros de área aberta no noroeste paulista. Biota Neotropica. 8(3): http://www.biotaneotropica.org.br/v8n3/pt/abstract?article+bn0160803, 2008.

SMITH, M.J. & HUNTER, D. Temporal and Geographic Variation in the Advertisement Call of the Booroolong Frog (*Litoria booroolongensis*: Anura: Hylidae). *Ethology* 111: 1103-1115, 2005.

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

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

VELOSO, H.P. RANGEL FILHO, A.L. & LIMA, J.C.A. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal tada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro, 1991.

VOURLITIS, G.L. PRIANTE FILHO, N. HAYASHI, M.M.S. NOGUEIRA, J.DE S.; CASEIRO, F.T. & CAMPELO JR., J.H. Seasonal variations in the evapotranspiration of a transitional tropical forest of MatoGrosso, Brazil.Water Resources Research,v. 38, p. 1-11, 2002.

ZIMMERMAN, B.L. & SIMHERLOFF, D. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian forest. J. Biogeogr. 23:27-46, 1996.

ZINA, J. & HADDAD, C.F.B. Reproductive activity and vocalizations of Leptodactylus labyrinthicus (Anura: Leptodactylidae) in Southeastern Brazil. Biota Neotropica, 5(2): http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/ pt/abstract?article+BN00605022005, 2005.

WIENS, J.J. FETZNER, J.W. PARKINSON, C.L. & REEDER, T.W. Hylid frog phylogeny and sampling strategies for speciose clades. Systematic Biology 54: 719–748, 2005.

WILCZYNSKI, W. & RYAN, M.J. Geographic variation in animal communication systems. *In*: FOSTER, A. & ENDLER, J. eds. Geographic variation in behavior; perspectives on evolutionary mechanisms. Oxford, Oxford University. p.234-241, 1999.