

**UFRRJ**

**INSTITUTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA  
ANIMAL**

**DISSERTAÇÃO**

**ESTUDO COMPARADO DO COMPORTAMENTO  
REPRODUTIVO DE ESPÉCIES DE *SCINAX* DO GRUPO S.  
*PERPUSILLUS* (AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE)**

**Ricardo Alves da Silva**

**2007**



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**ESTUDO COMPARADO DO COMPORTAMENTO  
REPRODUTIVO DE ESPÉCIES DE *SCINAX* DO GRUPO *S.*  
*PERPUSILLUS* (AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE)**

**RICARDO ALVES DA SILVA**

*Sob a Orientação do Professor*  
**Dr. Hélio Ricardo da Silva**

Dissertação submetida como  
requisito parcial para obtenção  
do grau de **Mestre em Ciências**,  
no Curso de Pós-Graduação  
em Biologia Animal.

Seropédica, RJ  
Fevereiro de 2007

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**RICARDO ALVES DA SILVA**

Dissertação/Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Biologia Animal**, no Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal.

DISSERTAÇÃO (TESE) APROVADA EM ----/----/----- (Data da defesa)

---

Hélio Ricardo da Silva. (Ph.D.) UFRRJ  
(Orientador)

---

Paula Cabral Eterovick. (PhD.) PUCMinas

---

Henrique Wogel Tavares (Dr.) Museu Nacional

---

Alexandre Fernandes Bamberg de Araújo. (Dr.) UFRRJ

## AGRADECIMENTOS

Agradeço inicialmente aos amigos e companheiros do Laboratório de Herpetologia da UFRRJ e agregados, pelo acolhimento e cumplicidade durante esses dois anos de pesquisa. Seria impossível concluir esta etapa sem a amizade e ajuda de todos vocês.

Ao amigo e orientador (a ordem das palavras não é mera coincidência) Hélio Ricardo da Silva, pelo companheirismo, confiança, PACIÊNCIA e pelo exemplo de profissionalismo demonstrado a todo o momento. Que a força esteja com você!

Com admiração agradeço ao Prof. Dr. Alexandre F. B. de Araújo, pela “coorientação” deste projeto, sempre enriquecendo nossas discussões não apenas sobre assuntos comportamentais, mas nas diversas áreas científicas e pessoais.

Aos meus pais e irmãs que sempre motivaram e acreditaram juntamente comigo neste trabalho. “Estudar tanto tempo, meu filho, para ele mexer com pererecas” Vanair Alves, ironizando com sorriso orgulhoso no rosto.

Agradeço à Flávia pelo carinho e cumplicidade em todas as etapas desta conquista, na certeza que esse é apenas mais uma das muitas vitórias que juntos alcançaremos.

Ao meu “brother” Rogério Lourenço direciono todos os créditos de edição e captura de som, vídeo e imagem apresentados tanto do trabalho impresso como na defesa. Obrigado pelas noites perdidas, e por vencer todos os desafios virtuais impostos por mim, isto foi “mouliu” perto do que te espera.

Ao meu amigo André Luiz Gomes de Carvalho agradeço pela recepção quando cheguei ao laboratório (apresentar Rural e todo Rio de Janeiro em um dia), amizade, conselhos, parcerias, serias discussões METODOLÓGICAS, aplicações dos resultados e finalmente pela leitura crítica e sugestões deste trabalho.

A minha amiga Leci Salles agradeço pela amizade (MIX) e disponibilidade em transferir todas as fitas para DVD, facilitando assim as observações e edições das imagens.

Aos meus amigos Victor Satiro, Daniel Carvalho (Flinth), Daniel (Resende) e Léo (Bezzero) pelas ajudas durante a coleta, sugestões e por representarem uma família (república) para mim durante esse período.

À Dona Glorinha, Sr. José, Daniel e Léo, que fazem parte das diversas família cariocas que encontrei, e que abriram as portas da sua casa e me receberam carinhosamente durante todo período de amostragem em Itacoatiara.

À Elizabeth e Seraias por me alojarem durante esses dois anos e em especial durante esse período final de edição de imagens. Obrigado pelas distrações, compreensão e amizade de vocês.

Ao amigo Bruno Cintra (e família) por disponibilizar sua casa em Petrópolis durante o período de filmagem e pela ajuda durante as observações.

Agradeço a todos da PIB em Seropédica que estiveram a todo o momento me apoiando e entendendo a ausência em grande parte desses dois anos.

Aos membros da banca por somarem junto conosco neste trabalho.

A CAPES (Coordenadoria de Apoio a Pesquisa e ao Ensino Superior) pela bolsa de pesquisa concedida.

E acima de tudo, agradeço ao Autor e consumado da minha fé pela sua fidelidade sendo cumprida em mais esta etapa da minha vida.

*“Adquire a sabedoria, adquire o entendimento.  
Não a abandones, e ela te guardará; ama-a, e ela te preservará.  
A sabedoria é a coisa principal; adquire, pois, a sabedoria; sim, com tudo o que possuis  
adquire o entendimento.  
Estima-a, e ela te exaltará; se a abraçares, ela te honrará.  
Ela dará à tua cabeça uma grinalda de graça; e uma coroa de glória te entregará.  
E vindo a soberba, virá também a afronta; mas com os humildes encontramos a sabedoria.”*

*Mishlê Shelomoh 950 a. C.*

## RESUMO

Alves-Silva, Ricardo. **Estudo Comparado do Comportamento Reprodutivo de Espécies de *Scinax* do Grupo *S. perpusillus* (Amphibia, Anura, Hylidae)**. 2007. 53p. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2007.

Neste trabalho são apresentados e avaliados aspectos do comportamento reprodutivo de seis espécies de *Scinax* do grupo *perpusillus* (*Scinax perpusillus*, *S. v-signatus*, *S. littoreus* e três espécies ainda não descritas para o grupo). Os machos das espécies observadas apresentam caracteres comportamentais, que incluem aspectos do repertório de coaxos, indicativos de defesa de território. Os coaxos são elaborados e apresentam comunicação intra e inter-sexual. As fêmeas apresentam comportamentos ligados à inspeção dos locais das desovas (tanque das bromélias), e partição da desova em no máximo quatro ovos por ovoposição, entre diferentes tanques, não necessariamente dentro do território defendido pelo macho. Esse conjunto de comportamentos é indicativo não só de um sofisticado sistema de controle da desova e da liberação de espermatozoides, mas da existência de um conjunto comportamental que aparentemente se originou no ancestral dessas espécies e que deve ser considerado uma sinapomorfia para as espécies de *Scinax* do grupo *perpusillus*.

Palavras chave: Reprodução, comportamento animal, fitotelmata, desova, monofiletismo

#### ABSTRACT

Alves-Silva, Ricardo. 2007. **Comparative study of the Reproductive Behavior of species of *Scinax perpusillus* (Amphibia, Anura, Hylidae)**. 53p. Dissertation (Master Science in Animal Biology). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2007.

In this work we present and evaluate several aspects of the reproductive behavior of species of the *Scinax perpusillus* group (*Scinax perpusillus*, *S. v-signatus*, *S. littoreus* and three species not yet described for the group). The males of the observed species present behavioral characters including call repertoire, that are indicative of territory defense. Vocalizations are elaborated and represent intra and inter-sexual communication. Females present some behaviors related to the inspection of egg-laying sites (bromeliad tanks), clutch partitioning (at most four eggs for clutch) among different tanks, not necessarily within the territory defended by male. These sets of behaviors are not only indicative of a sophisticated control over eggs laying and spermatozoid release, but also of the existence of a behavioral repertoire that probably originated in the ancestor of these species and could be considered a synapomorphy for this group of species.

**Key words:** Reproduction, animal behavior, phytotelmata, egg-clutch, monophyly.



## ÍNDICE DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Tabela com parâmetros de vocalização do canto de anúncio de quatro machos <i>Scinax v-signatus</i> . <b>DN</b> , duração da nota; <b>NP</b> , número de pulsos; <b>IEN</b> , intervalo entre notas. ....	<b>12</b>
---	-----------

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Quadrado de 4x4 metros utilizado para quantificar o número de machos e fêmeas por bromélias no costão de Itacoatiara, Itaipu, Niterói, Rio de Janeiro. .... 7
- Figura 2.** Macho adulto vocalizando com o corpo voltado para o tanque da bromélia. .... 10
- Figura 3.** Canto de anúncio de *Scinax v-signatus*. **A.** Oscilograma do canto de anúncio; **B.** Oscilograma da nota inicial do canto de anúncio. **C.** Oscilograma da nota final do canto de anúncio. **D.** Spectrograma do canto de anúncio; **E.** Gráfico da variação de frequência do canto de anúncio. .... 11
- Figura 4.** Exemplo de canto em dueto (antifonia) de dois machos *Scinax v-signatus*; **A.** Oscilograma do canto em antifonia; **B.** Oscilograma das notas iniciais dos machos 1 e 2; **C.** Oscilograma das notas finais dos machos 1 e 2. .... 13
- Figura 5.** Oscilograma da emissão de quatro cantos de confronto de *Scinax v-signatus*. .... 14
- Figura 6.** Oscilograma do canto de aproximação. **A.** Canto de aproximação de *Scinax v-signatus*; **B.** Canto de aproximação de *Scinax perpusillus*. .... 15
- Figura 7.** **A.** Macho invasor realizando amplexo com macho residente; **B.** Macho residente emitindo o canto de soltura. .... 16
- Figura 8.** Comportamento de confronto entre machos de *Scinax perpusillus*. **1 - 11.** Macho residente passando pelo invasor; **12 - 16.** Macho invasor se retirando, dirigindo-se para borda da folha; **17 - 25.** Reaproximação do macho residente e passagem sobre o macho invasor; **26 - 29.** Macho invasor retirando-se, e permanência do macho residente na folha da bromélia. \* - representa macho *invasor*. .... 18
- Figura 9.** Diagrama da seqüência de comportamentos durante o confronto entre machos de *Scinax* do grupo *perpusillus*. .... 19
- Figura 10.** Macho de *Scinax perpusillus* movimentando os dedos durante o confronto. **a** - encolhimento dos dedos; **b** - dedos na posição inicial. .... 20
- Figura 11.** Variação do comportamento de confronto apresentado por *Scinax perpusillus*. Seqüência do macho *residente*. Girando sobre o macho *invasor*. \* - representa macho *invasor*. .... 22
- Figura 12.** Confronto entre três (1, 2, 3) machos de *Scinax perpusillus*. **1 - 10.** Confronto entre os machos 2 e 3; **11 - 12.** Interação entre os macho 1 e 2. .... 23
- Figura 13.** Aproximação da fêmea e amplexo. **1 - 4.** Fêmea se aproximando do macho; **5 - 6.** Macho girando em direção à fêmea; **7 - 8.** Amplexo. (♀ - Macho; ♂ - Fêmea). ... 26
- Figura 14.** Amplexo do tipo axilar de *Scinax perpusillus*. .... 27

<b>Figura 15.</b> Variação do momento do amplexo em <i>Scinax v-signatus</i> . 1 – 2. Fêmea “engatinhando” para próximo do macho; 3 – 5. Macho se aproximando e parando do lado da fêmea; 6 – 7. Fêmea tocando no macho; 8. Macho subindo na fêmea; 9. Amplexo. (♀ - Macho; ♂ - Fêmea).....	<b>28</b>
<b>Figura 16.</b> Casal em amplexo aproximando-se do tanque d’água da bromélia ( <i>Scinax perpusillus</i> ). 1. Casal de costas para o tanque da bromélia; 2 – 4. Fêmea girando 180° e dirigindo-se ao tanque; 5 – 7. Fêmea girando novamente 180°, permanecendo de costas para o tanque; 8. Casal com o terço posterior do corpo submerso. ....	<b>30</b>
<b>Figura 17.</b> 1 - Posição das pernas de <i>Scinax littoreus</i> durante o momento de deslocamento pela bromélia; 2 – Posição das pernas no momento de entrar no tanque d’água. ....	<b>31</b>
<b>Figura 18.</b> Ovoposição de <i>Scinax v-signatus</i> . 1. Fêmea nadando pelo tanque da bromélia; 2. Fêmea apoiando as penas e braços nas folhas do tanque; 3. Fêmea estendendo os membros e arqueando o corpo; 4. Relaxamento dos membros e postura do ovo.....	<b>32</b>
<b>Figura 19.</b> Casal de <i>Scinax littoreus</i> em amplexo no copo central da bromélia. ....	<b>33</b>
<b>Figura 20.</b> Dois casais de <i>Scinax littoreus</i> em amplexo utilizando tanques diferentes para realizar a ovoposição na mesma bromélia.....	<b>34</b>
<b>Figura 21.</b> Exemplos de posturas realizadas fora d’água. A - <i>Scinax</i> sp1. B – <i>Scinax</i> sp2 ....	<b>35</b>
<b>Figura 22.</b> Tanque apresentando 25 ovos em diferentes estágios de desenvolvimento de <i>Scinax</i> sp2.....	<b>36</b>

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	5
2.1 Área de Estudo.....	5
2.2 Equipamentos.....	5
2.3 Observação das Espécies no Campo.....	6
3. RESULTADOS.....	9
3.1. Comportamento dos Machos.....	9
3.1.1. Posicionamento na Bromélia.....	9
3.1.2 Interações e Emissões sonoras.....	10
3.1.3 Interações entre Machos.....	16
3.1.4 Variações.....	20
3.2 Comportamento das Fêmeas.....	24
3.2.1 Variações.....	24
3.3 Amplexo.....	25
3.3.1 Variações.....	27
3.4 Ovoposição.....	29
3.4.1. Deslocamento do Casal na Bromélia.....	29
3.4.2 Variações.....	33
3.5 Ovos.....	35
4. DISCUSSÃO.....	37
5. CONCLUSÃO.....	42
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	43

## 1. INTRODUÇÃO

A biologia reprodutiva dos anfíbios anuros, que pode ser expressa por uma série de características, tais como período reprodutivo, vocalização, corte, tipo de amplexo, ovoposição, número de ovos e local da postura (Duellman & Trueb 1986; Haddad & Sawaya 2000), apresenta maior diversidade que em qualquer outro grupo de vertebrados tetrápodes (Duellman & Trueb 1986).

Esta diversidade inclui, em muitos casos, fruto de convergências podendo representar soluções adaptativas semelhantes em grupos não relacionados (Duellman & Trueb 1986), como bem exemplificado no caso de hílideos (Jungfer 1995) e racofórideos (Kam 1996), que apresentam um sofisticado sistema de cuidado parental com fêmeas depositando óvulos tróficos para alimentar os girinos que são criado em água acumulada nos vegetais.

Duellman & Trueb (1986) agruparam os modos reprodutivos dos anuros em 29 categorias distintas. Após algumas revisões (Duellman 1986; 1988; 1989; Duellman & Trueb 1986; Hödl 1990; Caldwell 1997; Haddad & Sawaya 2000; Haddad & Prado 2005) e descrições de alguns modos até então desconhecidos (*e.g.* De La Riva 1995; Juncá *et al.* 1994; Prado *et al.* 2002; Haddad *et al.* 1990; Weygoldt & Carvalho e Silva 1992; Haddad & Sawaya 2000), 39 modos reprodutivos (Haddad & Hödl 1997) foram reconhecidos e definidos segundo o local de desenvolvimento dos ovos e girinos (Haddad & Prado 2005). Na década de 70, Crump (1974) reuniu os modos reprodutivos dos anuros em três grandes categorias: (I) Ovos depositados diretamente na água, com desenvolvimento do girino também na água (desenvolvimento aquático); (II) Ovos depositados fora da água, com girinos que se desenvolvem na água (desenvolvimento semi-terrestre); e (III) Ovos e jovens completamente independentes de água (desenvolvimento terrestre). Haddad & Prado (2005) subdividiram os modos reprodutivos em dois grupos, utilizando como critério somente o local da postura dos ovos: ovos aquáticos (ovos depositados na água, ovos em ninho de bolha; ovos em ninho de espuma – aquático; ovos fixados no dorso de fêmeas aquáticas), e ovos terrestres ou arbóreos - não aquáticos (ovos no chão, sob/sobre pedras, ou em covas; ovos arbóreos; ovos em ninho de espuma-terrestre ou arbóreo; ovos carregados por adulto; ovos retidos no oviduto).

A estratégia de depositar os ovos fora d'água com girinos desenvolvendo-se em meio aquático (desenvolvimento semi-terrestre), é considerada um primeiro passo na evolução do desenvolvimento terrestre (Heyer 1969; McDiarmid 1978; Crump 1982; Duellman &

Trueb 1986). Presumivelmente, os ancestrais das espécies com desenvolvimento terrestre apresentavam estratégias reprodutivas semelhantes às de espécies com estratégia semi-terrestre (McDiarmid 1978).

Várias hipóteses foram propostas para descrever a evolução das estratégias reprodutivas entre os anfíbios anuros. A predação dos ovos aquáticos e dos girinos por peixes, insetos e até mesmo outras espécies de girinos foi proposta como fator de seleção importante neste processo (Lutz 1948; Poynton 1964; Martín 1967; Coe 1974; Crump 1974; 1982; McDiarmid 1978). Duellman & Trueb (1986) assumem que a utilização de corpos d'água efêmeros evoluiu como uma resposta à predação de ovos e girinos em poças permanentes, ressaltando, no entanto, que esta estratégia ainda apresenta a desvantagem associada à alta mortalidade dos ovos, esta se deve, principalmente, à instabilidade das poças temporárias, que podem secar com frequência. A competição interespecífica entre girinos também é apontada como fator de seleção, conferindo vantagem às estratégias que representem fuga de ambientes aquáticos como poças, rios e riachos (Lutz 1948; Martín 1967; Coe 1974; Crump 1974, 1982; Duellman & Trueb 1986). Uma outra hipótese relaciona o desenvolvimento terrestre à dificuldade de desenvolvimento em rios e riachos de altitudes elevadas, que fisicamente põe em perigo os ovos e girinos devido, a velocidade das águas nesses ambientes (Alcala 1962; Goin & Goin 1962)

Ao compararmos a diversidade de modos reprodutivos distribuídos entre as famílias da ordem Anura, observamos que somente a família Hylidae apresenta 28% dos modos descritos, com 11 das 39 estratégias conhecidas (Haddad & Prado, 2005). Vários desses modos incluem a utilização da água acumulada em plantas – fitotelmatas – para a postura de ovos (Fish 1983; Greeney 2001, Kitching 2001, Filizola 2003). As bromélias são os exemplos clássicos de plantas terrestres que possuem um ambiente aquático, ou fitotelmata (Varga 1928, Frank 1983). A arquitetura foliar dessas plantas permite que acumulem e sirvam de fonte alternativa de água (às vezes somente na forma de umidade), até mesmo durante as estações secas. Por esta razão, seu uso como sítio reprodutivo representa, quando comparadas ao uso de brejos, rios, ou poças, um recurso extra, importante para a manutenção da diversidade de anuros Neotrópicos (Peixoto 1977; Kruegel & Riecher 1995; Teixeira *et al.* 1997; Eterovick 1999; Benzing 2000). A utilização de bromélias (ou fitotelmatas em geral) possibilita a fuga de predadores e evita a competição com outros anuros, especialmente durante as fases larvais (Magnusson & Hero 1991).

Uma grande variedade de espécies de anfíbios anuros utiliza bromélias como sítio para reprodução (posturas e desenvolvimento das larvas), e os modos reprodutivos apresentados por essas espécies, são bastante complexos. As fêmeas dos hiliídeos *Osteopilus brumeus* (Thompson 1996, Lannoo *et al.* 1987), *Osteocephalus oophagus* (Jungfer & Weigoldt, 1999) *Anotheca spinosa* (Jungfer 1996) e do dendrobatídeo *Dendrobates pumilio* (Weygoldt 1980; 1987) retornam aos locais de postura (bromélias) e alimentam seus girinos com ovos não fertilizados. Já o microhiliídeo *Syncope antenori* (Krügel & Richter 1995) e os bufonídeos *Dendrophryniscus brevipollicatus*, *D. carvalhoi*, *D. berthaltutzae* e *Frostius pernambucensis* (Peixoto 1995) depositam um pequeno número de ovos com grande quantidade de vitelo. Os girinos destas espécies completam o desenvolvimento sem se alimentar. Por fim, os hiliídeos do gênero *Phyllodytes* depositam um número reduzido que originam larvas canibais (Giaretta 1996).

Com base nessas observações sobre o comportamento reprodutivo das espécies que utilizam fitotelmatas, Jungfer & Weygoldt (1999) propõem a existência de três estratégias adaptativas entre esses anfíbios: **(I)** Desova pouco numerosa e canibalismo entre as larvas (Weygoldt 1981; Giaretta 1996); **(II)** Cuidado parental e girinos sendo alimentados pelas fêmeas através da postura de ovócitos tróficos (Weygoldt 1980; Zimmermann & Zimmermann 1981; Jungfer 1987; 1996; Ueda 1986; Meyer 1992; Brust 1993; Jungfer *et al.* 1996; Thompson 1996); **(III)** poucos ovos com muito vitelo e larvas endotróficas (que se alimentam de vitelo) (Blommers-Schlösser 1975; Weygoldt & Carvalho & Silva 1991; Krügel 1993; Glaw & Vences 1994). Essas estratégias estariam ligadas à escassez de alimentos e as limitações de espaço nos fitotelmatas. Consequentemente, essas estratégias representam mecanismos importantes para evitar competição entre os girinos.

As oito espécies do gênero *Scinax* que compõe o grupo *perpusillus* (*Scinax alcatraz* Lutz, 1973; *S. atratus* Peixoto, 1988; *S. arduous* Peixoto, 2002; *S. littoreus* Peixoto, 1988; *S. melloi* Peixoto, 1988; *S. perpusillus* Lutz & Lutz, 1939; *S. v-signatus* Lutz, 1968; *Scinax peixotoi* Brasileiro *et al.* 2007) são endêmicas do sudeste do Brasil, apresentam distribuição que se estende do Espírito Santo a Santa Catarina, e também apresentam hábitos reprodutivos inteiramente ligados a bromeliáceas (Peixoto 1986; 1987; 1988b). Embora diversos autores já tenham levantado informações sobre a utilização de bromélias por essas espécies (Lutz & Lutz 1939; Lutz 1968; 1973; Peixoto 1986, 1987, 1988a; 1988b; 1995; 2002; Oliveira 2002; Pombal & Bastos 2003; Oliveira & Navas 2004; Brasileiro *et al.* 2007), que é considerada uma sinapomorfia para o grupo (Faivovich

2002), detalhes sobre o comportamento reprodutivo em relação à utilização de bromélias ainda não foram descritos. Perguntas relacionadas ao número de ovos depositados por bromélias e sobre a existência de algum comportamento que minimize as desvantagens relacionadas à reprodução em bromélias nunca foram respondidas. O objetivo desta pesquisa foi responder essas duas questões e com isso, verificar a existência de adaptações das espécies do grupo para utilização de bromélias como recurso para reprodução.



## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Área de estudo

As filmagens e as observações do comportamento reprodutivo das espécies de *Scinax* do grupo *perpusillus* foram realizadas nos Estado do Rio de Janeiro e Espírito Santo. Seis espécies foram estudadas, entre Abril de 2005 e Janeiro de 2007, em oito localidades: *Scinax littorens* (Itacoatiara, Niterói, Rio de Janeiro, 22°58'37"S 43°01'41.05"W aproximadamente 300 metros de altitude); *Scinax perpusillus* (Pão de Açúcar, Rio de Janeiro 22°57'03.85"S 43°09'06.27"W altitude aproximada 10 metros); *Scinax v-signatus* (Petrópolis, Rio de Janeiro 22°32'13.2"S 43°12'26.2W), *Scinax* sp1 (Fazenda Bom Jardim, Mangaratiba 22°55'0.17"S 44°06'14.31"W aproximadamente 180 metros de altitude e RPPN Rio das Pedras 22°59'28.79"S, 44°06'03"W; e Ilha da Jipóia, Angra dos Reis, Rio de Janeiro 23°02'38"S, 44°21'23"W aproximadamente 5 metros altitude), e *Scinax* sp2 (Cariacica, Espírito Santo 20°18'3.15"S 40°27'3.56"W aproximadamente 160 metros de altitude), *Scinax* sp3 (Costão do Diabo, Praia do Aventureiro, Ilha Grande, Angra dos Reis, Rio de Janeiro 23°10'59.4"S 44°18'53.5"W aproximadamente 5 metros de altitude). Estes pontos de observação foram previamente selecionados por serem localidades onde já haviam sido registrados indivíduos do grupo *perpusillus* (Itacoatiara, Pão de Açúcar, Petrópolis). Os novos registros do grupo foram identificados pela presença de bromélias, pelo encontro de girinos nos tanques das bromélias, e/ou pela identificação do macho adulto vocalizando nos pontos de observação (Ilha da Jipóia, Mangaratiba e Cariacica). As altas densidades de bromélias e de indivíduos encontrados nestes pontos também foram outros fatores que influenciaram na seleção dessas localidades para realização do estudo. As espécies não identificadas representam novas populações de *S.* do grupo *perpusillus* que estão em processo formal de descrição.

### 2.2 Equipamentos

As imagens utilizadas para o estudo do comportamento foram capturadas com o auxílio de duas filmadoras, uma Sony Handy Cam CCD TRV Digital - 480 e uma Sony DCR Digital - HC36. Estas filmadoras foram selecionadas por possuírem um sistema de visão noturna (Night Shot Plus). Esta função nos permite observar os animais sem que haja

perturbação do ambiente por luz. Durante todo o tempo de filmagens usamos o visor ocular ao invés da tela de LCD das filmadoras, para evitar que a luz emitida pelo LCD interferisse no comportamento dos animais.

A captura de imagens dos vídeos foi realizada com auxílio dos programas DVD Shrink 3.2, Sony Sound Forge 7.0, e a conversão dos vídeos, quando necessário, foi realizada através do WinAVI Video Convert 7.7. Os cantos foram registrados com o Gravador analógico Sony TCM-5000, utilizando microfone Sennheiser ME-67 e também com as filmadoras. As gravações de sons foram digitalizadas em um computador PC Pentium, com auxílio do programa Adobe Audition 1.5, a 22.050 Hz com resolução de 16 bits. Para a análises dos sons utilizamos o programa Sound Ruler – Acoustic Analyse versão 0.9.4.1, com FFT de 256 overlap 87,5 %.

### **2.3 Observação das espécies no campo**

Apesar das espécies do grupo *perpusillus* vocalizar esporadicamente durante todo o dia (Oliveira 2002), todas as observações foram realizadas durante a noite. Visitas diurnas ocorreram apenas para reconhecimento dos locais de amostragem e julgamento dos melhores pontos para observações e filmagens. As espécies de *Scinax* do grupo *perpusillus* apresentam um padrão temporal de reprodução prolongada (Wells 1977a), reproduzindo-se ao longo de todo o ano (Oliveira 2002; Oliveira & Navas 2004). Por esta razão, as campanhas foram distribuídas durante todo o período de estudo, sempre após chuvas fortes, quando a atividade de canto dos machos do grupo é maior.

Ao chegar aos locais de observação, primeiramente identificávamos os pontos com maior número de machos vocalizando. Em seguida, revistávamos as bromélias, na expectativa de encontrarmos fêmeas. A grande diferença de tamanho entre machos e fêmeas de todas as espécies do grupo foi utilizada para identificarmos as fêmeas no campo (Lutz & Lutz 1939; Lutz 1968; Peixoto 1988a; 1988b; Brasileiro *et al.* 2007).

Embora tivéssemos a bromélia em que se encontravam o macho e a fêmea como foco das observações, durante o processo de filmagens as fêmeas eram enfatizadas, pois percebemos a existência de um conjunto de comportamentos estereotipados que antecediam a cõrte e amplexo.

Para caracterizar o habitat utilizado pelas fêmeas como local de desova, posicionamento dos machos em relação às bromélias e o registro das larvas, nós dividimos

arbitrariamente cada roseta em dois micro-habitats distintos: copo central e axilas laterais. Consideramos como copo central, os tanques formados pelas bainhas das folhas, compondo apenas um tanque d'água, e as axilas laterais aqueles tanques formados pelas folhas da bromélia que estão isolados uns dos outros. Para quantificar proporção de machos e fêmeas em Itacoatiara, montamos quatro quadrados de 4x4 metros em pontos aleatórios desta localidade (Figura 1).



**Figura 1.** Quadrado de 4x4 metros utilizado para quantificar o número de machos e fêmeas por bromélias no costão de Itacoatiara, Itaipu, Niterói, Rio de Janeiro.

A observação e descrição dos modos reprodutivos foram realizadas através do estudo dos vídeos em laboratório, possibilitando um maior detalhamento de todos os passos comportamentais. Observações diretas com o auxílio de lanternas foram realizadas apenas durante o período “piloto” do projeto. Durante o período de filmagem, gravações dos cantos foram realizadas para posterior estudo de interação entre os machos e variações do canto durante o período reprodutivo do grupo. A definição e terminologia dos parâmetros utilizados para a caracterização das vocalizações foram baseadas em Duellman & Trueb (1986). Com a finalidade de entendermos a postura do macho em relação à bromélia, dados da sua posição foram tomados durante o período de vocalização.

Com a finalidade de estimarmos o número de ovos presentes nos ovários das fêmeas do grupo *perpusillus*, a contagem dos ovócitos foi realizada em fêmeas preservadas em álcool 70% com o auxílio de uma lupa estereoscópica com aumento de 40 vezes.

As descrições comportamentais apresentadas foram feitas principalmente para *Scinax littoreus*, para a qual temos o maior número de horas de observações e filmagens, sendo as descrições comportamentais das demais espécies realizada (*Scinax perpusillus* e *Scinax v-signatus*) em comparação àquelas do modo reprodutivo de *S. littoreus*. As espécies *S. sp1*, *S. sp2*, *S. sp3* não foram filmadas e apenas padrões sobre o local de ovoposição e número de ovos são relatados e comparados neste estudo. A análise dos cantos é baseada em *Scinax v-signatus*, e comparada com as espécies *S. perpusillus* e *S. littoreus*.

### 3. RESULTADOS

Foram realizadas 30 horas de filmagem (*Scinax v-signatus*, *S. perpusillus* e *S. littoreus*) e 176 horas de observação (*S. littoreus*, 74h; *S. perpusillus* 42h; *S. v-signatus*, 8h; *S. sp1*, 28h; *S. sp2* 12h; *S. sp3*, 8h).

#### 3.1. Comportamento dos Machos

##### 3.1.1. Posicionamento na Bromélia

Durante o período de corte os machos permanecem imóveis sobre uma folha da bromélia vocalizando com a cabeça voltada para o interior da planta (Figura 2). Embora alguns machos tenham sido observados em outras posições, a maioria vocaliza voltada para o centro da planta, em direção à água acumulada (*S. littoreus*, 51 de 68 observações – 75%; *S. v-signatus*, 18 de 23 – 78%; *S. sp1*, 18 de 42 – 71%; *S. perpusillus*, 26 de 35 – 74%). Mesmo quando observamos mais de um macho por bromélia, em nenhuma ocasião foi observado mais de um macho vocalizando na mesma folha. Apesar de observarmos pequenos ajustes de posicionamento, raramente os machos se deslocam para outras folhas ou bromélias.



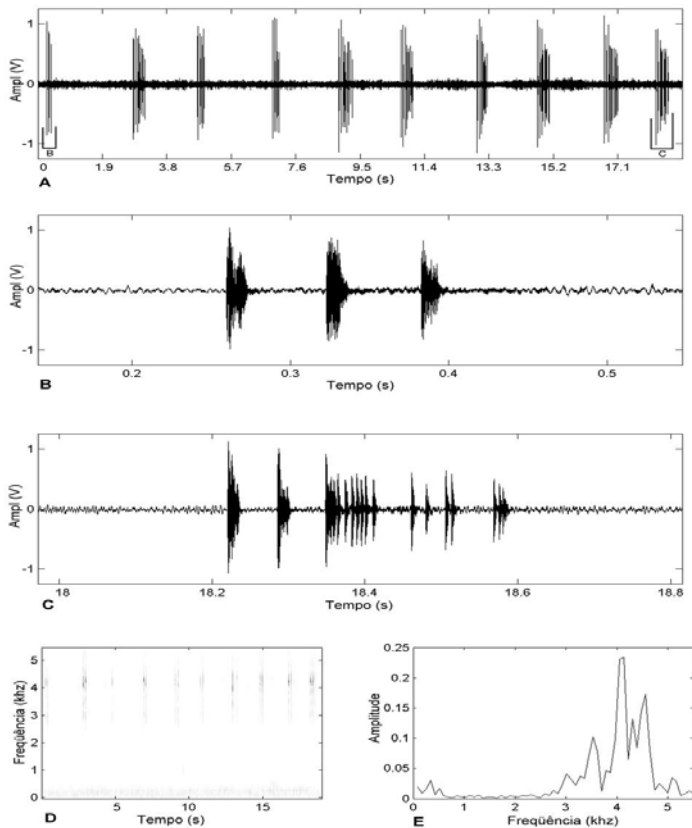
**Figura 2.** Macho adulto vocalizando com o corpo voltado para o tanque da bromélia.

### 3.1.2 Interações e Emissões sonoras

Os sinais acústicos emitidos pelos machos puderam ser diferenciados em quatro grupos distintos: a) Canto de anúncio; b) Canto de confronto; c) Canto de aproximação; d) Canto de soltura (release call). As classes de cantos aqui apresentadas e descritas são comuns para todas as espécies estudadas. Nosso objetivo não é descrever em detalhes todos os cantos. Os cantos a seguir servem como modelos para apresentar a diversidade do repertório de vocalização observado para as espécies estudadas. Um estudo mais detalhado da estrutura dos cantos será apresentado em outro trabalho.

A vocalização representada como base para descrição do canto de anúncio (Figura 3A; Tabela 1–Macho 1) de *Scinax v-signatus* teve duração total de 18,41s ( $30,94 \pm 10,65$ ;  $n = 4$ ) e foi constituída por 10 notas ( $15,75 \pm 5,75$ ;  $n = 4$ ), apresentando uma estrutura de canto difásica (mais de uma nota distinta durante um canto) com a média de intervalo entre notas de 1,695s. A estrutura da nota inicial apresenta três pulsos ( $2,75 \pm 0,50$ ;  $n = 4$ ), com duração de nota

0,142s ( $0,127 \pm 0,037$ ;  $n = 4$ ) (Figura 3B). O número de pulsos da nota inicial é relativamente menor do que o das outras notas do canto (Tabelas 1) (Figura 3C).



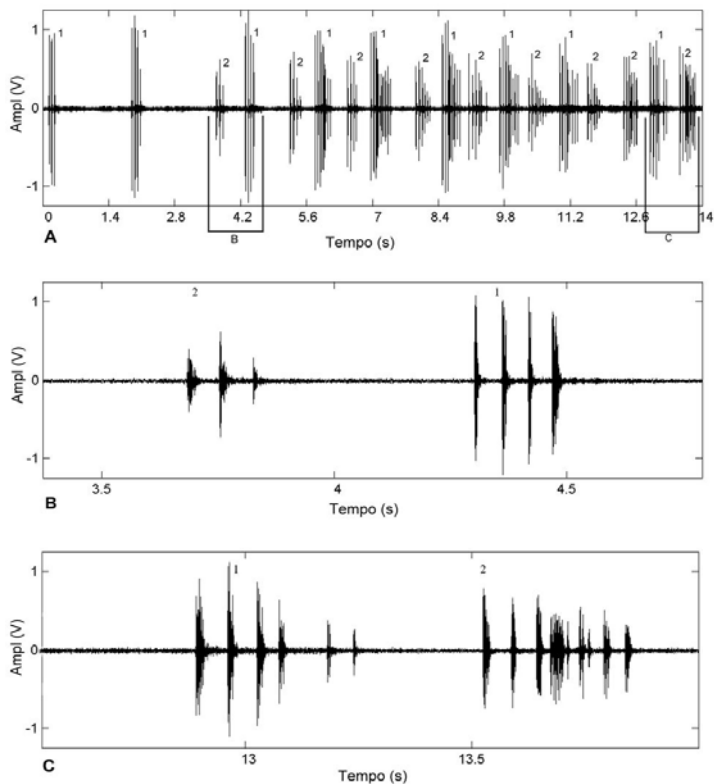
**Figura 3.** Canto de anúncio de *Scinax v-signatus*. **A.** Oscilograma do canto de anúncio; **B.** Oscilograma da nota inicial do canto de anúncio. **C.** Oscilograma da nota final do canto de anúncio. **D.** Spectrograma do canto de anúncio; **E.** Gráfico da variação de frequência do canto de anúncio.

Tabela 1. Tabela com parâmetros de vocalização do canto de anúncio de quatro machos de *Scinax v-signatus*. DN, duração da nota; NP, número de pulsos; IEN, intervalo entre notas

Notas	MACHO 1			MACHO 2			MACHO 3			MACHO 4		
	DN	NP	IEN	DN	NP	IEN	DN	NP	IEN	DN	NP	IEN
Nota inicial	0,142	3	2,420	0,136	3	2,063	0,156	3	1,549	0,072	2	2,008
2	0,348	8	1,547	0,148	3	2,870	0,281	6	1,294	0,208	4	4,356
3	0,203	4	2,008	0,200	4	1,866	0,272	8	1,660	0,153	4	3,680
4	0,194	4	1,764	0,156	4	1,642	0,214	9	1,166	0,243	4	2,647
5	0,403	12	1,425	0,200	5	1,898	0,325	12	1,204	0,153	3	2,008
6	0,357	11	1,895	0,197	4	2,490	0,339	11	1,120	0,159	3	1,596
7	0,296	10	1,471	0,238	6	1,895	0,332	12	1,195	0,226	4	2,620
8	0,359	14	1,611	0,203	4	3,006	0,377	11	1,085	0,220	5	1,503
9	0,412	14	1,111	0,246	5	1,599	0,331	13	0,975	0,229	4	2,017
10	0,377	15		0,293	8	1,732	0,325	12	1,761	0,214	4	2,290
11				0,361	15	1,285	0,327	13	1,303	0,156	4	1,358
12				0,406	15	2,275	0,348	11	1,622	0,325	6	1,465
13				0,197	5	1,375	0,327	11	2,420	0,333	7	1,204
14				0,287	7	1,262	0,333	9	3,282	0,214	4	1,369
15				0,409	13	1,291	0,327	12		0,211	5	1,338
16				0,368	12	1,744				0,325	8	1,448
17				0,357	11	1,480				0,391	10	1,564
18				0,409	15					0,322	8	1,207
19										0,327	11	1,610
20										0,386	9	
<b>Média</b>	<b>0,309</b>	<b>9,50</b>	<b>1,695</b>	<b>0,267</b>	<b>7,72</b>	<b>1,869</b>	<b>0,3076</b>	<b>10,20</b>	<b>1,545</b>	<b>0,243</b>	<b>5,450</b>	<b>1,963</b>
<b>Desvio padrão</b>	<b>0,096</b>	<b>4,53</b>	<b>0,381</b>	<b>0,096</b>	<b>4,48</b>	<b>0,529</b>	<b>0,0565</b>	<b>2,78</b>	<b>0,624</b>	<b>0,087</b>	<b>2,523</b>	<b>0,853</b>
<b>Duração do canto</b>	<b>18,43</b>			<b>36,641</b>			<b>26,354</b>			<b>42,353</b>		
<b>Número de notas</b>	<b>10</b>			<b>18</b>			<b>15</b>			<b>20</b>		

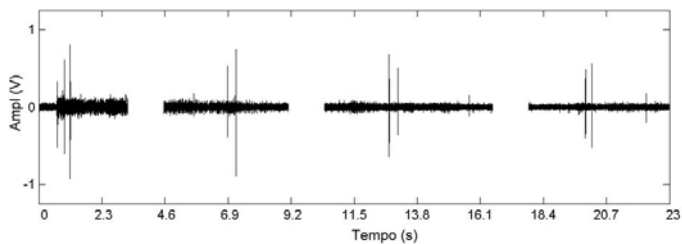


O canto de anúncio foi emitido isolado (Figura 3A) ou em duetos (Figura 4). Durante os duetos (Figura 4A), os cantos apresentam nota inicial com poucos pulsos para os dois indivíduos ( $3,42 \pm 0,79$ ;  $n = 24$  - *S. v-signatus*) (Figura 4B) e notas terminais com número de pulsos elevado ( $16,58 \pm 4,87$ ;  $n = 24$  - *S. v-signatus*) (Figura 4C).



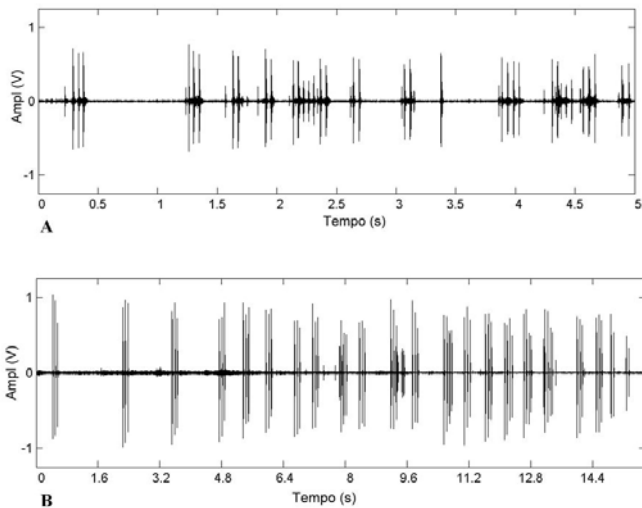
**Figura 4.** Exemplo de canto em dueto (antifonia) de dois machos *Scinax v-signatus*; **A.** Oscilograma do canto em antifonia; **B.** Oscilograma das notas iniciais dos machos 1 e 2; **C.** Oscilograma das notas finais dos machos 1 e 2.

O canto de confronto apresenta uma estrutura diferenciada (máximo de três notas por canto), com notas simples de apenas um pulso (Figura 5) e foi registrado antes de confrontos, durante a aproximação dos machos invasores e durante o confronto.



**Figura 5.** Oscilograma da emissão de quatro cantos de confronto de *Scinax v-signatus*.

O canto de aproximação foi observado quando a fêmea se aproxima do macho. Este canto distingue-se do canto de anúncio por apresentar menor variação no número de pulsos por nota durante o canto (Figura 6) e por apresentar um maior número de notas por segundo.



**Figura 6.** Oscilograma do canto de aproximação. A. Canto de aproximação de *Scinax v-signatus*; B. Canto de aproximação de *Scinax perpusillus*.

O canto se soltura (release call) foi registrado apenas para os machos de *S. perpusillus* e se assemelha ao somatório de vários cantos de confronto. O canto se soltura foi observado quando um macho invasor, ao passar sobre o residente, permaneceu sobre suas costas por um tempo superior ao tempo observado durante o comportamento de confronto e assumiu postura de amplexo (Figura 7). Nestes casos, o macho “subjugado” emitiu o canto de soltura. Após a emissão deste canto, os machos se soltaram.

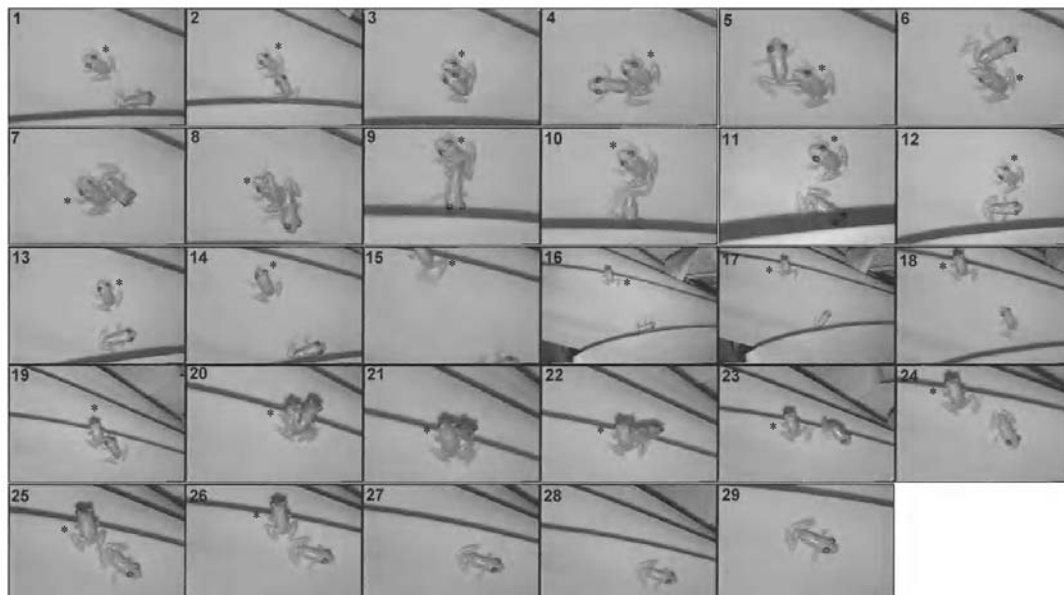


**Figura 7.** A. Macho invasor realizando amplexo com macho residente; B. Macho residente emitindo o canto de soltura.

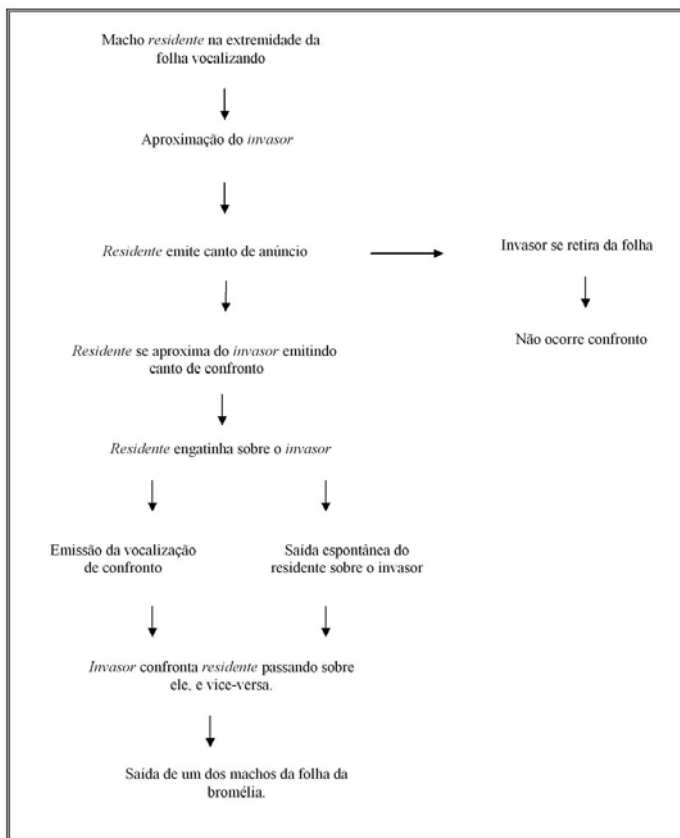
### 3.1.3 Interações entre Machos

Quando outro macho (*invasor*) invade a folha ocupada por um macho (*residente*), o macho residente inicia a uma série de comportamentos (28 eventos registrados para três espécies: *Scinax litoreus* n= 16, *Scinax perpusillus* n= 9, e *Scinax v-signatus* n=3) aparentemente relacionados à defesa de território. Primeiramente o *residente* dá início a emissão do canto territorial para o macho invasor. Este canto difere do canto de anúncio pelo número de notas emitidas, pelo intervalo entre as notas e número de pulsos por nota. Em seis ocorrências (17% dos casos de encontro) a emissão do canto territorial é suficiente para que o *invasor* se retire da folha. Quando mesmo após a emissão do canto territorial o *invasor* permanece na folha, um segundo conjunto de comportamentos tem início (Figura 8 e 9). O *residente*, engatinhando – “crawling” – (24 dos 28 eventos) ou saltando (4 de 28 vezes) se aproxima do invasor ao mesmo tempo em que emite o canto de anúncio intercalado com o canto de confronto. Em seguida o *residente* engatinha sobre o *invasor* lentamente (Figura 8 de 1-22). Esse comportamento era repetido pelo *invasor*, que também engatinha sobre o *residente*. Após algumas repetições deste comportamento, sempre acompanhado pela emissão do canto de confronto, um dos machos se retira da folha. Em nenhuma das observações deste comportamento o *invasor* se retirou imediatamente após ser confrontado, a sua saída da folha ocorreu após os machos repetirem esse movimento de passar sobre o outro por algumas vezes.

De oitos confrontos registrados até o final, em cinco ocasiões o *invasor* permaneceu na folha onde o confronto ocorreu, enquanto o residente saltou para outra folha da bromélia. Ao final dos confrontos não registramos o deslocamento do macho “derrotado” para outra bromélia, o deslocamento ocorreu para uma outra folha da mesma bromélia. (Figura 8 de 22-29).



**Figura 8.** Comportamento de confronto entre machos de *Scinax perpusillus*. 1 - 11. Macho residente passando pelo invasor; 12 - 16. Macho invasor se retirando, dirigindo-se para borda da folha; 17 - 25. Reaproximação do macho residente e passagem sobre o macho invasor; 26 - 29. Macho invasor retirando-se, e permanência do macho residente na folha da bromélia. \* - representa macho *invasor*.

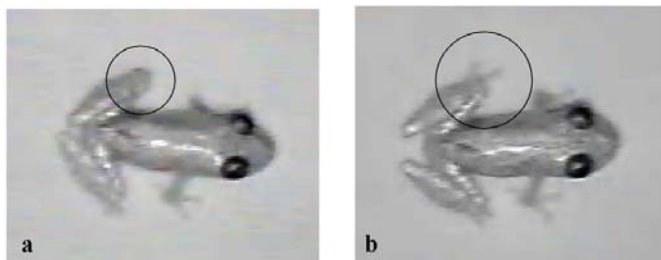


**Figura 9.** Diagrama da seqüência de comportamentos durante o confronto entre machos de *Scinax* do grupo *perpusillus*.

### 3.1.4 Variações

Em três ocasiões observamos que em *S. littoreus* (Itacoatiara), ao perceber a presença do *invasor*, ao invés de se aproximar e dar início à seqüência de comportamentos de defesa de território, o macho *residente* saltou sobre o *invasor*, que em resposta saltou para outra folha. Logo após a “fuga” do *invasor*, o residente retornou à posição inicial, de onde reiniciou a emissão do canto de anúncio.

Em adição ao comportamento de confronto descrito acima, *Scinax perpusillus* (Pão de Açúcar) apresenta alguns comportamentos que podem ser classificados como displays visuais, durante e após os confrontos. Durante o confronto, os machos batiam (tamborilam) o dedo III do pé na folha da bromélia, através de movimentos rápidos. Ao término do confronto, quando o macho “vitorioso” permaneceu na folha, os dedos do pé II, III e IV são encolhidos e esticados (Figura 10). Aparentemente, o uso do pé direita e esquerda para o movimento dos dedos ocorre de forma aleatória.



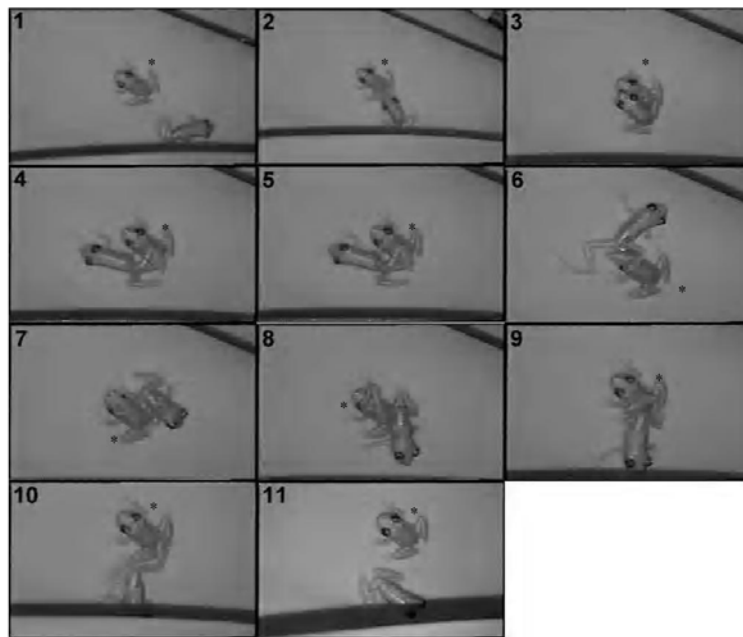
**Figura 10.** Macho de *Scinax perpusillus* movimentando os dedos durante o confronto. **a** - encolhimento dos dedos; **b** - dedos na posição inicial.



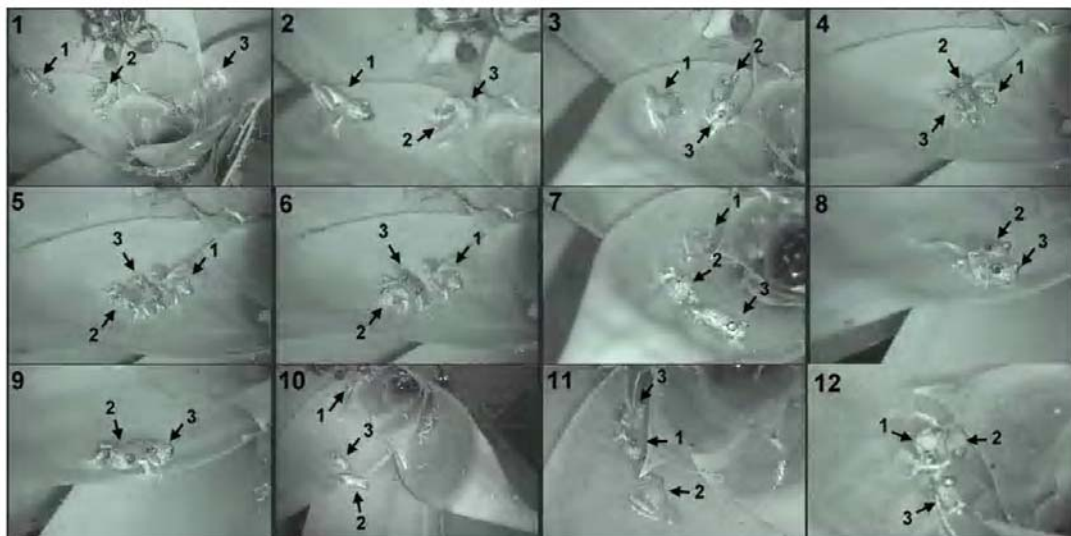
Durante o confronto, os machos de *S. perpusillus*, além de passar um sobre o outro, repetidas vezes (até três vezes) o macho que estava sobre o outro gira o corpo 360 graus em torno de si mesmo e em seguida se retira de sobre o oponente (Figura 11).

Em uma noite de filmagem registramos o confronto entre três machos de *S. perpusillus*. Eles se revezaram na realização do comportamento de confronto seguindo o mesmo padrão descrito acima. Entretanto, não foi possível registrar o término deste tipo de confronto (Figura 12).

Durante o período de filmagem e observação apenas três confrontos foram observados para a espécie *Scinax v-signatus* (Petrópolis). Os eventos observados apresentaram os padrões de confronto gerais para as outras duas espécies.



**Figura 11.** Variação do comportamento de confronto apresentado por *Scinax perpusillus*. Sequência do macho *residente*. Girando sobre o macho *invasor*. \* - representa macho *invasor*.



**Figura 12.** Confronto entre três (1, 2, 3) machos de *Scinax perpusillus*. 1 – 10. Confronto entre os machos 2 e 3; 11 – 12. Interação entre os machos 1 e 2.

### **3.2 Comportamento das fêmeas.**

Em todas as localidades estudadas o número observado de fêmeas parece inferior ao número de machos (42 fêmeas em 258 indivíduos observados – 15,9 %; 217 machos em 258 - 84,1%). Enquanto os machos permanecem na mesma folha durante toda a corte, a fêmeas se deslocam entre as folhas das bromélias através de saltos ou “engatinhando” (Figura 13).

Enquanto se movimentam pela bromélia, as fêmeas parecem vistoriar os tanques d’água. Uma seqüência de comportamentos envolve esse processo de “vistoria” do tanque da bromélia. Ao chegar próximo da água, as fêmeas giram 180° em relação ao tanque e se colocam de costas para o tanque. Nesta postura elas lentamente engatinham para trás imergindo o terço posterior do corpo na água (n = 97), após algum tempo nesta posição elas submergem todo o corpo no tanque. Este mergulho pode acontecer como continuação do movimento inicial de imersão (48 de 97 casos) ou então, após a imersão do terço posterior, as fêmeas, se viram e mergulham. Após a completa imersão elas nadam de um lado para o outro do tanque e realizam um mergulho até o fundo do tanque (34 de 97 casos). Em algumas observações, as fêmeas saíram do tanque sem fazer o mergulho até o fundo (15 de 97 casos). Este comportamento de vistoriar se repetia pelos tanques das bromélias vistoriadas. Folhas vistoriadas podem ou não conter machos vocalizando.

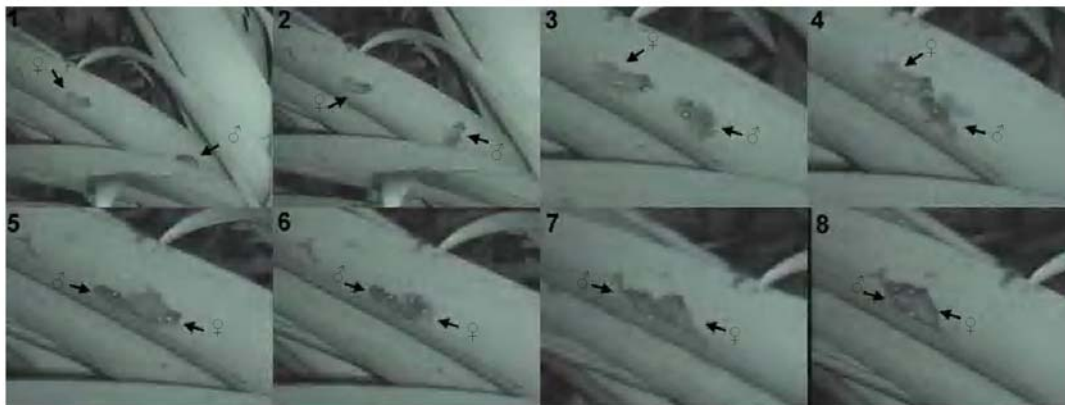
#### **3.2.1 Variações**

Durante a “vistoria” dos tanques, as fêmeas das três espécies observadas apresentaram comportamentos semelhantes. Entretanto, em uma ocasião, por duas vezes uma fêmea de *Scinax perpusillus*, após a imersão dos membros posteriores e antes de mergulhar, movimentou as pernas, batendo-as na água.

### 3.3 Amplexo

Após a vistoria dos tanques, a fêmea se aproxima do macho que está vocalizando próximo à extremidade da folha. Na maioria dos casos observados, a fêmea “escolhe” o macho que está na folha formadora do último tanque vistoriado. Ela engatinha da base da folha em direção a ponta onde o macho se encontra, toca o focinho no dele e continua seu deslocamento até a ponta da folha. Durante todo o deslocamento da fêmea, inclusive quando ela vistoria a folha onde o macho está empoleirado vocalizando, o macho permanece imóvel vocalizando. Quando a fêmea se aproxima, o macho emite o canto de aproximação (Figura 13). Após ser tocado pela fêmea, o macho, ainda vocalizando, gira seu corpo 180° e se desloca rapidamente em direção a ela e a monta em amplexo axilar. Suas patas traseiras abraçam a região inguinal da fêmea (Figura 14). Imediatamente após o amplexo, o macho cessa as vocalizações.

A fêmea, agora com o macho no dorso, gira 180° e engatinha em direção ao tanque da folha da bromélia onde ocorreu o amplexo. Em todas as vezes que o amplexo foi observado, o tanque da folha da bromélia em que o macho encontrava-se foi o primeiro local “escolhido” para a ovoposição (n=7).



**Figura 13.** Aproximação da fêmea e amplexo. 1 – 4. Fêmea se aproximando do macho; 5 – 6. Macho girando em direção à fêmea; 7 – 8. Amplexo. (♀ - Macho; ♂ - Fêmea).

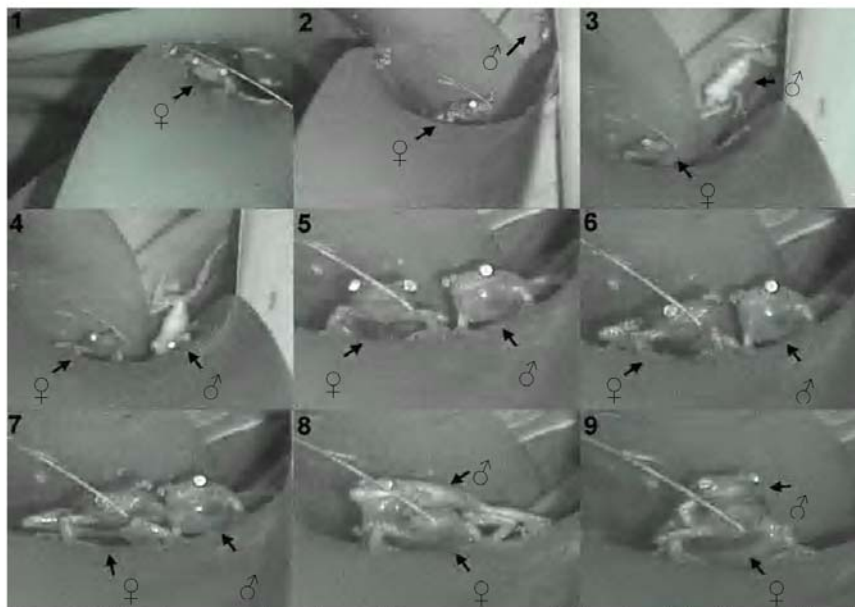


**Figura 14.** Amplexo do tipo axilar de *Scinax perpusillus*.

### 3.3.1 Variações

Em duas oportunidades observamos que os machos de *S. perpusillus* não realizaram o amplexo após a aproximação da fêmea. Todas as etapas dos comportamentos que precedem o amplexo foram observadas, porém, no momento em que as fêmeas se aproximaram desses machos o toque entre eles não ocorreu, as fêmeas permaneceram paradas ao lado dos machos, após alguns segundos sem que nada acontecesse. As fêmeas então saíram das folhas em que os machos se encontravam e saltaram para outras bromélias.

*Scinax v-signatus* também apresentou comportamento semelhante ao descrito acima (na seção amplexo), entretanto, em uma ocasião observamos que, em uma bromélia ocupada por dois machos, que vocalizavam de folhas distintas, a fêmea, após vistoriar um dos tanques, engatinhou em direção a folha onde o macho se encontrava, posicionando-se no meio da folha da bromélia em um ângulo de 45° em relação ao tanque. O macho se aproximou dela vocalizando (neste momento de aproximação a fêmea fez um reajuste da postura, posicionando-se de costas para o tanque da bromélia), parando paralelamente a ela. Nesta posição, o casal permaneceu sem que ocorresse nenhum reajuste de posição, até que a fêmea inclinou seu corpo e toca no macho, só então o macho a montou e realizou o amplexo (Figura 15).



**Figura 15.** Variação do momento do amplexo em *Scinax v-signatus*. 1 – 2. Fêmea “engatinhando” para próximo do macho; 3 – 5. Macho se aproximando e parando do lado da fêmea; 6 – 7. Fêmea tocando no macho; 8. Macho subindo na fêmea; 9. Amplexo. (♀ - Macho; ♂ - Fêmea).



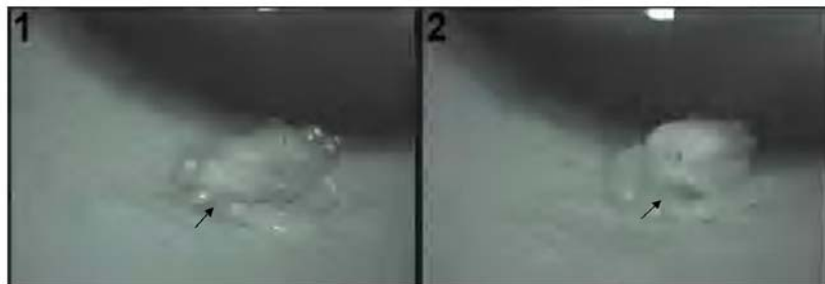
### 3.4 Ovoposição

#### 3.4.1. Deslocamento do casal na bromélia

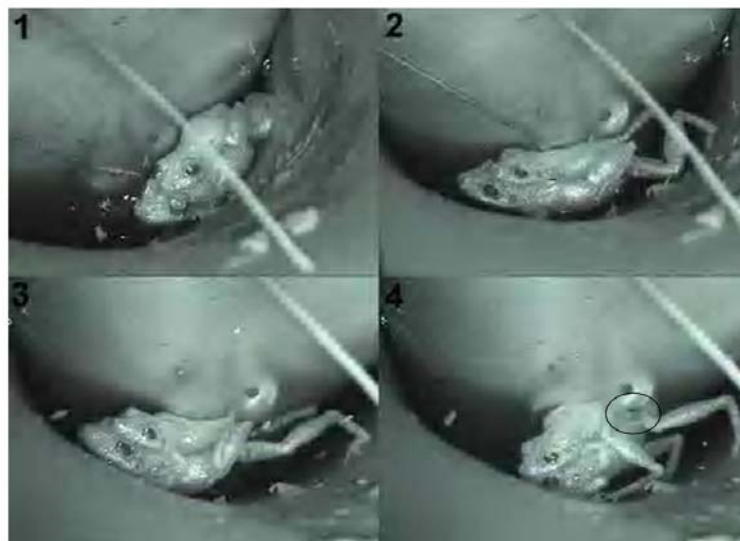
Após o amplexo (o casal se encontra de costas para o tanque da bromélia), a fêmea gira 180° e engatinha em direção ao tanque e, ao se aproximar da água, gira mais uma vez 180° e se coloca de costas para o tanque (Figura 16). O macho solta os pés da região inguinal da fêmea e ergue o dorso (Figura 17). A fêmea, então, engatinha lentamente para trás imergindo o terço posterior do corpo do casal (n=46), de forma semelhante ao que ocorre durante a vistoria dos tanques. Após a imersão do terço posterior, a fêmea nada de um lado para o outro do tanque fazendo uma espécie de “reconhecimento” do local de ovoposição. Enquanto nada, a fêmea estende os braços e pernas colocando-os em posição perpendicular ao corpo e apoiando-os nas folhas que formam a parede do tanque. Então, com os membros apoiados nas paredes do tanque, arqueia-se (afundando a região abdominal) e após aproximadamente três segundos, encolhe rapidamente os membros e realiza a postura (Figura 18). Este comportamento se repetiu de uma a quatro vezes no mesmo tanque, resultando de uma a quatro ovoposições. Após a postura, as fêmeas permanecem paradas no tanque. Então, se retiram da água e se movem para um outro tanque. A maioria das posturas observadas ocorreu nos tanques formados pelas axilas foliares das bromélias. Uma única exceção foi observada para *Scinax litoreus*, em Itacoatiara, quando foi observado um casal depositando ovos no copo central da bromélia (Figura 19).



**Figura 16.** Casal em amplexo aproximando-se do tanque d'água da bromélia (*Scinax perpusillus*). 1. Casal de costas para o tanque da bromélia; 2 – 4. Fêmeas girando 180° e dirigindo ao tanque; 5 – 7. Fêmea girando novamente 180° permanecendo de costas para o tanque; 8. Casal com o terço posterior do corpo submerso.



**Figura 17. 1** - Posição das pernas de *Scinax perpusillus* durante o momento de deslocamento pela bromélia; **2** – Posição das pernas no momento de entrar no tanque d'água.



**Figura 18.** Ovoposição de *Scinax v-signatus*. **1.** Fêmea nadando pelo tanque da bromélia; **2.** Fêmea apoiando as pernas e braços nas folhas do tanque; **3.** Fêmea estendendo os membros e arqueando o corpo; **4.** Relaxamento dos membros e postura do ovo.



**Figura 19.** Casal de *Scinax littoreus* em amplexo no copo central da bromélia.

### 3.4.2 Variações

Após o comportamento de ovoposição entre as folhas da bromélia (tanques laterais), a fêmea de *Scinax littoreus* se dirigiu para um outro tanque, permanecendo parada por alguns segundos de frente para a água da axila da bromélia, em seguida a fêmea abandonou esta folha, se direciona para um tanque ao lado e realizou a ovoposição. Após a ovoposição realizada no tanque ao lado, a fêmea se retirou desta folha e locomovendo-se pela bromélia, passa novamente pelo tanque em que anteriormente não havia realizado a ovoposição. A fêmea novamente parou na folha, posicionando-se de frente para o tanque. Entretanto, desta vez, aproximou-se da água, girou 180° e afundou o terço posterior do casal na água, sem nadar ou realizar o mergulho. Após alguns segundos, a fêmea se retira do tanque, direcionando-se para um outro tanque ao lado, onde novamente realizou a ovoposição. Observamos que a quantidade de água presente neste tanque era consideravelmente menor que nos dois tanques que estavam ao lado desta folha onde ocorreram as ovoposições.

Durante o deslocamento pela bromélia, um casal de *Scinax littoreus* em amplexo locomoveu-se por uma folha onde um macho residente encontrava-se vocalizando. Quando o

casal passou por esta folha, o macho residente chocou-se, em um salto, diretamente contra o casal em amplexo, que em seguida retirou-se da folha.

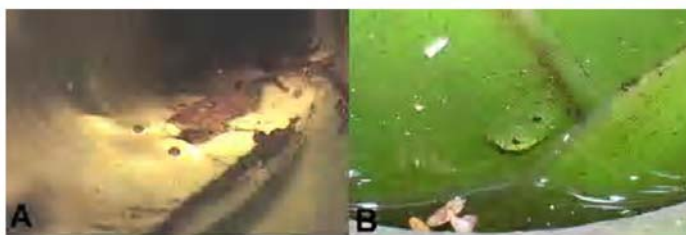
As fêmeas de *Scinax perpusillus* se diferenciam dos padrões de ovoposição anteriormente descritos para o grupo quanto à sua postura no momento da ovoposição. As fêmeas desta espécie não arqueiam o corpo e não apoiam os membros contra as folhas que compõe o tanque da bromélia. A fêmea, após nadar pelo taque da bromélia, permanece parada no meio do tanque, em postura com braços e pernas estendidos, e a postura é realizada nesta posição.

Mais de um casal pode utilizar a mesma bromélia para postura, realizando a postura dos ovos em tanques diferentes (Figura 20).



**Figura 20.** Dois casais de *Scinax littoreus* em amplexo utilizando a tanques diferentes para realizar a ovoposição na mesma bromélia.

Para as espécies *S. littoreus*, *S. v-signatus*, *S. perpusillus*, os ovos após a desova encontravam-se à margem do tanque da bromélia, enquanto os ovos das espécies *S. sp1* e *S. sp2* foram registrados nas folhas da bromélia fora do tanque d'água (Figura 21), porém, os ovos na maioria das vezes localizavam-se próximos ao tanque, e por todas as ocasiões que observamos a desova nas folhas, registramos a presença de girinos e/ou desova nos tanques da bromélia.



**Figura 21.** Exemplos de posturas realizadas fora d'água. A - *Scinax* sp1. B - *Scinax* sp2

### 3.5 Ovos

As fêmeas de *S. littoreus* e *S. perpusillus* apresentaram de 145 a 182 ovócitos (*Scinax littoreus*,  $176,67 \pm 6,81$  n = 3; *Scinax perpusillus*,  $154 \pm 10,1$  n = 3).

Para todas as espécies do grupo *perpusillus* observadas, as fêmeas ovopositaram de um a quatro óvulos por folha da bromélia (quando mais de um óvulo eram depositado, eles eram agregados em uma massa única). Durante múltiplas ovoposições em um mesmo tanque, era realizada a postura de um óvulo por vez.

Em 11 ocasiões registramos posturas com mais de quatro ovos em um único tanque. 25 ovos foram observados em um tanque, uma única vez. Entretanto, em todos esses casos, pudemos observar que o estágio dos ovos variou, indicando que se tratava de posturas múltiplas, realizadas em diferentes momentos. (Figura 22).



**Figura 22.** Tanque apresentando 25 ovos em diferentes estágios de desenvolvimento de *Scimex* sp2.



#### 4. DISCUSSÃO

A defesa de território é comum em espécies que exploram um recurso (espaço, alimento, parceiros sexuais, etc.) que apareça de forma limitada na natureza (Parker 1974). Defender um território pode ser energeticamente dispendioso e dependendo do empenho na defesa, os conflitos podem resultar até mesmo em morte (Wells 1978; Parker 1974). Aparentemente, a seleção natural favoreceu a fixação, em alguns grupos animais, de estratégias que minimizem o confronto direto em espécies que disputem recursos (Robertson 1986; Martins et al., 1998). Nesta categoria encontramos, por exemplo, displays visuais e sonoros, comuns em várias espécies de sapos (Duellman 1966; Goodman 1971; Crump 1972; Dole & Durant 1974b; Durant & Dole, 1975; Passmore & Telford 1981; Cardoso & Martins 1987; Ovaska & Hunte, 1992; Baugh & Forester 1994; Schwartz 1994).

Nas espécies de *Scinax* do grupo *perpusillus* aqui observadas, podemos relacionar alguns comportamentos à disputa do recurso espaço para emissão do canto de anúncio. Os machos apresentam cantos específicos para aproximação de *invasores* na mesma folha onde estão vocalizando e displays com interações físicas quando apenas o canto territorial não é suficiente para afastar o invasor. É interessante ressaltar que não existe combate e que as disputas são “resolvidas” com o mínimo de investimento de tempo e energia. Ressalta-se também a possibilidade de existência de sinais visuais, que poderiam ser agrupados na lista de comportamentos atenuadores da disputa por território. Nossas evidências indicam que as folhas das bromélias, e não a planta, representem o território disputado, já que em varias oportunidades observamos mais de um macho vocalizando em uma mesma bromélia e as disputas só ocorreram quando a folha já ocupada era invadida por outro macho.

Esses comportamentos, aqui apenas observados para três das seis espécies do grupo *perpusillus*, foram também observados para duas populações atribuídas a *S. perpusillus* do Estado de São Paulo, e que provavelmente representam duas espécies não descritas para o grupo (Oliveira & Navas 2004). Esses comportamentos podem estar distribuídos por todas as espécies do grupo e estudos com maior cobertura taxonômica devem ser realizados para que se confirme essa previsão.

Embora claramente exista uma serie de comportamentos indicativos de disputa e defesa territorial, os machos de *Scinax* aqui estudados também apresentam sistemas de cooperação na emissão do canto nupcial. Observamos que o canto nupcial das três espécies apresenta trechos indicativos de “início” de uma seqüência de cantos de anúncio, “término” de uma seqüência de cantos de anúncio e formação de duetos (antifonia). Estas estratégias são

consideradas importantes mecanismos para evitar interferência acústica intra-específica, maximizando as chances de atração de fêmeas e servindo de marcador para espaçamento entre os machos ativos (Schwartz 1994).

Outro aspecto do comportamento durante a vocalização está relacionado à posição de vocalização dos machos, que cantam com a cabeça voltada para o interior das bromélias. Vocalizando nesta posição, os machos podem aumentar as chances de perceber a aproximação de uma fêmea e emitir um canto específico. De fato, a existência de uma interação complexa é sustentada pelo repertório diversificado de vocalizações emitido pelos machos quando da aproximação das fêmeas. Espécies de dendrobatídeos (que utilizam fitotelmatas) também apresentam vocalizações ligadas a interações sociais, como acasalamento e defesa de território (Googman 1971; Dole & Durant 1974; Wells 1977a; 1977b; 1980a; 1980b; Duellman & Trueb, 1986; Zimmerman 1990; Juncá 1994; Wijngaarden & Gool 1994; Schiesari 1996).

Nem sempre a distinção de nota e canto para as emissões sonoras dos anuros é óbvia (Larson 2004). Embora as definições apresentadas por Littlejohn (2001) para canto e nota sejam esclarecedoras, o reconhecimento desses atributos nas gravações nem sempre é fácil e pode causar confusões nas análises, com interpretações errôneas que levam a julgar uma nota complexa como o canto. A definição de canto e conseqüentemente a distinção entre canto de notas aqui utilizada, leva em consideração, além da estrutura física dos oscilogramas, o aparente significado biológico da emissão sonora, aqui interpretada através de observações dos comportamentos das espécies que foram filmados. Diferente do que encontramos na literatura para *Scinax* do grupo *perpusillus* (Heyer *et al.* 1990; Pombal Jr. & Bastos 2003), interpretamos o canto das espécies como uma unidade mais longa, composto por várias notas multipulsionadas. Assim, o que esses autores interpretaram como o canto, nós interpretamos como nota. Nossa interpretação é reforçada por existirem nos repertórios sonoros das espécies aqui apresentados interações com toda a seqüência das notas do canto, como é o caso do canto em duetos (antifonia), onde notas (como aqui definidas) são emitidas entre as notas do canto de um outro macho. Para esta interação, observamos ainda notas introdutórias (Larson 2004) e de fechamento de uma seqüência de canto. Interpretações semelhantes para cantos de anuros são adotadas por Littlejohn (2001) para os cantos dos hylídeos *Geocrinia victoriana* e *Litoria ewingii*.

Com base nessa re-interpretação do canto das espécies de *Scinax* do grupo *perpusillus*, questionamos também a existência de um canto territorial para o grupo, conforme descrito por Pombal & Bastos (2003). As estruturas sonoras apresentadas por Pombal & Bastos (2003) (na

ilustração do seu trabalho através da figuras C e D), assemelham-se, em nossas interpretações, mais a uma nota do fim do canto de anúncio e do fim de uma seqüência de canto em dueto.

O canto em duetos (antifonia) é a estrutura comportamental associada à defesa de território nesta espécie e da mesma forma que foi descrito para outras espécies do gênero (e.g. Toledo & Haddad 2005) parece ter a função dupla de ajustar o espaçamento entre machos, evitando o gasto energético associado a confrontos e lutas, ao mesmo tempo em que diminui a interferência de cantos simultâneos, que dificultariam a localização dos machos pelas fêmeas. No caso das espécies aqui observadas, a aparente existência de notas introdutórias e notas de fechamento, indicam a existência de um elaborado sistema social com utilização de sons. As notas introdutórias não foram aqui interpretadas como notas de aquecimento (Toledo & Haddad 2005) por aparecerem sempre associadas aos duetos e serem utilizadas por machos que já estavam vocalizando.

Embora, com base em suas observações, Oliveira (2002) e Oliveira & Navas (2004) postulem que a escolha das plantas pelos machos seja importante e que esses possam ter acesso a características físico-químicas da água nas plantas, nossas observações indicam que as fêmeas (e não os machos) escolham os locais de postura. Em primeiro lugar, em nenhuma ocasião observamos machos testando ou sequer aproximando-se da água. Segundo nossas observações, as fêmeas transportam os machos para diferentes folhas onde a postura é realizada, mesmo em outras bromélias, evidenciando o papel das fêmeas nessa escolha. Um outro conjunto de evidências indicativas desta escolha relaciona-se a não realização da postura em alguns tanques previamente vistoriados por elas. Outros anuros que utilizam fitotelmanata também apresentam escolha dos locais de desova pelas fêmeas (Jungfer & Weygoldt, 1999) Talvez essa escolha, baseada nas fêmeas, tenha sido selecionada para minimizar a perda da prole pela escolha de locais menos apropriados.

Como não testamos diferenças na qualidade da água e sua influência na escolha do local de ovoposição pela fêmea, não podemos dizer muito sobre o comportamento delas de "inspecionar" a água. Porém, suspeitamos que esta inspeção possa ter a função de perceber a qualidade e quantidade da água do tanque da bromélia. Embora nossos dados não permitam testar esta hipótese, especulamos que além de apenas inspecionar os tanques, as fêmeas também possam estar absorvendo água pela pele para ajudar com uma demanda extra de água para realizar as posturas e na formação da cápsula gelatinosa que envolve os ovos. Posteriormente, investigações das espécies que desovam fora da água serão necessárias para entender melhor estes comportamentos e a relação da percepção das fêmeas dos locais de desova.

O cuidado parental em anfíbios que utilizam fitotelmatas para reprodução foi observado para várias espécies como *Dendrobates vanzolinii* (Caldwell 1997) *Dendrobates pumilio* (Weygoldt 1997). *Osteocephalus oophagus* (Jungfer & Weygoldt 1999), *Anotheca spinosa* (Jungfer 1995). Durante nossas observações e juntamente com os resultados de Oliveira (2002), não registramos qualquer tipo de comportamento relacionado ao cuidado parental para as espécies de *Scinax* do grupo *perpusillus*.

O comportamento de corte complexo observado nas espécies estudadas pode estar relacionado ao fato dessas espécies apresentarem um padrão temporal de reprodução prolongada, como apresentado por Oliveira (2002). Nesse tipo de reprodução é presumível que vários sinais sonoros, tácteis e visuais possam evoluir para facilitar a rápida comunicação entre machos e fêmeas, levando à córte elaborada (Oliveira 2002).

Os dois tipos de sinais visuais apresentados para *Scinax perpusillus* durante o confronto são enquadrado no modo 1 sugerido por Hödl e Amesquita (2001): Toe trembling – Contraíndo-se, vibrando, ou menear os dedos do pé, sem mover a perna (Heyer *et al.* 1990; Brattstrom & Yarnell 1968; Lindquist & Hetherington 1996; Hödl *et al.* 1997; Narvaes 1997; Zimmermann & Zimmermann 1988; Haddad & Giaretta 1999).

A característica mais notável deste grupo de *Scinax* está relacionada ao tamanho da desova, representando não só uma nova estratégia reprodutiva, como um novo modo de reprodução exclusiva para utilização de fitotelmata. As estratégias descritas para utilização de fitotelmata incluem desova pequena com canibalismo, larvas endotróficas (que se alimentam da grande quantidade de vitelo), e cuidado parental com alimentação das larvas por ovos tróficos (Jungfer & Weygoldt 1999; Jungfer 1996). As espécies de *Scinax* aqui investigadas, e nós suspeitamos que todas as outras *Scinax* do grupo *perpusillus* (Brasileiro *et al.* 2007), uma vez que utilizam bromélias para reprodução (fato evidenciado pela presença de girinos nas bromélias), apresentam uma nova estratégia reprodutiva ligada às limitações impostas para os anuros que se reproduzem em fitotelmata. As espécies deste grupo partilharam as desovas entre vários tanques, depositando no máximo quatro ovos em cada um deles. O mesmo comportamento foi observado para duas populações de *Scinax cf. perpusillus* (essas podem representar duas espécies distintas ainda não descritas) ocorrendo em localidades separadas no Estado de São Paulo (Oliveira 2002; Oliveira & Navas 2004). Isto, além de ter consequências óbvias para a sobrevivência dos girinos – as desovas pequenas resultam em um número menos de girinos por tanque que resulta em maiores chances de sobrevivência, pela redução de competição intra-específica – é considerado uma importante mudança evolutiva quando estes anuros são comparados a outras espécies (Duellman & Trueb 1986), ou até mesmo entre

as espécies do gênero em particular (Rico *et al.* 2004). Depositar poucos ovos em um pequeno intervalo de tempo, repetidas vezes, requer que fêmeas tenham controle fisiológico sobre este comportamento. Além disso, para fertilizar os ovos que estão sendo postos, um a um, os machos precisam apresentar habilidade semelhante para controlar a liberação de esperma. A sugestão de que os machos possam sentir as contrações do oviduto e com isso regular a liberação de esperma (Duellman & Trueb 1986) pode representar um papel importante nestas espécies, neste caso particular com um controle extremamente afinado.

Este comportamento apresenta uma característica adicional importante para o grupo *Scinax perpusillus*. Ao definir este grupo de espécies, Peixoto (1986; 1987) sugeriu que a utilização de bromélias para reprodução e desenvolvimento dos girinos representasse uma sinapomorfia para o grupo. Pombal Jr. & Bastos (2003) adicionam ao reconhecimento deste grupo de espécies, considerado monofilético, as particularidades do canto apresentadas pelas espécies estudadas. Nós sugerimos que fracionar a desova e depositar poucos ovos sejam características exclusivas (sinapomórficas) destas espécies.

## 5. CONCLUSÃO

A utilização de vídeo filmagem para o entendimento das relações sociais em anfíbios anuros é fundamental, pois permite uma análise mais refinada e precisa das relações entre emissões sonoras e comportamentos.

O comportamento estereotipado das fêmeas de fracionarem as desovas e de desovar em diferentes tanques das bromélias um número reduzido de ovos é sinapomórfico para o grupo de espécies de *Scinax perpusillus*.

Somado a isto, a posição do macho ao vocalizar em relação ao tanque da bromélia (com a cabeça voltada para o tanque da bromélia), vocalização em antifonia, diversidade do canto e vistoria dos tanques das bromélias realizada pelas fêmeas também podem representar outros conjuntos de características comportamentais exclusivas para o grupo e, portanto, servir de evidências adicionais para o monofiletismo do mesmo.

## 6. REFERÊNCIA BIBLIOGRAFIA

- ALCALA, A. C. Breeding behavior and early development of frogs of Negros, Philippine Islands. **Copeia** 1962: p.679-726. 1962
- BAUGH, J. R.; FORESTER, D. C., Prior residence effect in the dart-poison frog, *Dendrobates pumilio*. **Behaviour**, 131 (3-4): p.207-224. 1994.
- BENZING, D. H. **Bromeliaaceas: profile of an adaptative radiation**. Cambridge. Cambridge University press, 200. 352 p. 2000.
- BLOMMERS-SCHLÖSSER, R. M. A. Observations on the larval development of some Malagasy frogs, with notes on their ecology and biology (Anura: Discophinae, Scaphiophryninae and Cophylinae). **Beaufortia** 24: p.7-26. 1975.
- BRASILEIRO, C. A.; HADDAD, C. F. B.; SAWAYA R. J.; MARTINS; M. A new and threatened species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from Queimada Grande Island, southeastern Brazil. **Zootaxa** 1391: p.47-55. 2007.
- BRATTSTRORN, B. H; R. M. YAMELL. Aggressive behavior in two species of leptodactylid frogs. **Herpetologica** 24: p.222-228. 1968.
- BRUST, D. G. Maternal brood care by *Dendrobates pumilio* - a frog that feeds its young. **Journal of Herpetology** 27: p.96-98. 1993.
- CALDWELL J. P. Pair bonding in spotted poison frogs. **Nature** 385: p.211. 1997.
- CARDOSO, A. J. & MARTINS, J. E. Diversidade de anuros durante o turno de vocalizações, em comunidade neotropical. **Papéis Avuls Zool.**, São Paulo, 36(23): p.279-285. 1987.
- COE, M. **Observations on the ecology and breeding biology of the genus *Chiromantis* (Amphibia: Rhacophoridae)**. **J. Zool.** 172: p.13-34. 1974.
- CRUMP, M. L., **Territoriality and mating behavior in *Dendrobates ranuliferus* (Anura: Dendrobatidae)**. **Herpetologica**, 28: 195-198. 1972.

CRUMP, M. L. **Reproductive strategies in a tropical anuran community.** Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. 61: p.1-68. 1974.

CRUMP, M.L. Amphibian reproductive ecology on the community level. In: Scott Jr., N.J. (Ed.), **Herpetological communities.** 13: p.21-36. 1982.

DE LA RIVA, I. **A new reproductive mode for the genus *Adenomera* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): taxonomic implications for certain Bolivian and Paraguayan populations.** Studies on Neotropical Fauna and Environment, 30(1): p.15-29. 1995.

DOLE, J. W.; P. DURANT, Courtship behavior in *Colostethus collaris* (Dendrobatidae). **Copeia**, 1974 (4): p.988-990. 1974.

DUELLMAN, W. E. Aggressive behavior in dendrobatid frogs. **Herpetologica**, 22 (3): p.217-221. 1966.

DUELLMAN, W. E. **Diversidad y evolucion adaptativa de los hílidos neotropicales (Amphibia: Anura: Hylidae).** Anales del Museo de Historia Natural de Valparaiso 17: p.143-150. 1986.

DUELLMAN W. E. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the American tropics. **Ann. Miss. Bot. Gard.**, 75: p.79-104. 1988.

DUELLMAN, W. E. Alternative life-history styles in anuran amphibians: evolutionary and ecological implications. In: **Bruton, M.N (Ed.), Alternative life-history styles of animals.** Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p.101-126. 1989.

DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. **Biology of amphibians.** New York, St. Louis, San Francisco. McGrawHill Book Co. 1986.

DURANT, P.; DOLE J. M. Aggressive behavior in *Colostethus*(=*Prostherapis*) *collaris* (Anura: Dendrobatidae). **Herpetologica**, 31: p.23-26. 1975.

ETEROVICK, P. C. Use and sharing of calling and retreat sites by *Phyllodytes luteolus* in a modified environment. **Journal of Herpetology**, 33 (1): p. 17-22. 1999.

FAIVOVICH, J. A cladistic analysis of *Scinax* (Anura:Hylidae). **Cladistics** 18, p. 367-393. 2002.



FILIZOLA, B. **Uso do espaço pela anurofauna associada às bromélias no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brasil.** Dissertação (Mestrado). Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. 131p. 2003.

FISH, D. Phytotelmata: flora and fauna. In Frank, J.H. and Lounibos, L.P. (eds.). **Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insects communities**, Plexus, Medford. p. 1-27. 1983.

FRANK, J. H. Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. In Frank, J.H. and Lounibos, L.P. (eds.). **Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insects communities**, Plexus, Medford. p.1-27. 1983.

GIARETTA, A. A. Reproductive specializations of the bromeliad hyliid frog *Phyllodytes luteolus*. **Journal of Herpetology**, 30 (1): p.96-97. 1996.

GLAW, F.; VENCES M. A. Fieldguide to the Amphibians and Reptiles of Madagascar. 2nd ed. Köln (Germany): **Vences and Glaw**. 1994.

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

GOODMAN, D. E., Territorial behavior in a neotropical frog, *Dendrobatesgranuliferus*. **Copeia**, 1971 (2): p.365-370. 1971.

GREENEY, H. F. . The insects of plant-held waters: a review and bibliography. **Journal of Tropical Ecology**. 17: p. 241-260. 2001.

HADDAD C. F. B.; GIARETTA A. A. Visual and acoustic communication in the courtship behavior of *Hylodes asper* (Anura, Leptodactylidae). **Herpetologica** 55: p.324-333. 1999.

HADDAD, C. F. B., HÖDL, W. New reproductive mode in anurans: Bubble nest in *Chiasmocleis leucosticta* (Microhylidae). **Copeia** 1997: p.585-588. 1997.

HADDAD C. F. B.; POMBAL J. P.; GORDO, M. Foam nesting in a hyliid frog. **Journal of Herpetology** 24: p.225-226. 1990.

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): p.207-217. 2005.

HADDAD C. F. B; SAWAYA R. J. Reproductive modes of Atlantic forest hylid frogs: A general overview with the description of a new mode. **Biotropica** 32: p.862-871. 2000.

HEYER W. R. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). **Evolution** 23: p.421-428. 1969.

HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L.; NELSON, C. E. Frogs of Boracéia. **Arquivos de Zoologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo**. 1990.

HÖDL, W. Reproductive diversity in amazonian lowland frogs. **Fortschritte der Zoologie**, 38: p.41-60. 1990.

HÖDL, W; AMEZQUITA, A. Visual signaling in anuran amphibians. In M. J. Ryan (Ed.), **Anuran Communication**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, U.S.A. p.121-141. 2001.

HÖDL, W; RODRIGUES, M. T., G.; M. ACCAIEIO, P. H.; LARA, L. SCHIESARI, G.; SKUK Foot-flagging display in the Brazilian streambreeding frog *Hylodes asper* (Leptodactylidae). **Scientific film**. 1997.

JUNCÁ, F. A. **Ecologia e biologia reprodutiva de duas espécies simpátricas de Colostethus (Anura: Dendrobatidae) da região de Manaus, Amazônia Central**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo, 84p. 1994.

JUNGFER, K.-H. Froschlurche von Fortuna, Panama. II. Hylidae (2), centrolenidae, Dendrobatidae. **Herpetofauna** 10 (56): p. -12. 1987.

JUNGFER, K.-H.; L. C. Schiesari. Description of a central Amazonian and Guianan tree frog, genus *Osteocephalus* (Anura, Hylidae), with oophagous tadpoles. **Alytes** 13: p.1-13. 1995.

JUNGFER, K. H. Reproduction and parental care of the coronated treefrog, *Anotheca spinosa* (Steindachner, 1864) (Anura: Hylidae). **Herpetologica** 52: p.25-32. 1996.

JUNGFER, K.-H.; WEYGOLDT, P., JURASKE, N. *Dendrobates vicentei*, ein neuer Pfeilgiftfrosch aus Zentral-Panama. **Herpetofauna** 18 (103): p. 17-26. 1996.

JUNGFER, K. H.; P. WEYGOLDT. Biparental care in the tadpole-feeding Amazonian treefrog *Osteocephalus oophagus*. **Amphibia-Reptilia** 20: p. 35-249. 1999.

KAM, Y. C.; CHUANG, Z. S.; YEN, C. F. Reproduction, oviposition-site selection, and tadpole oophagy of an arboreal nester, *Chirixalus eiffingeri* (Rhacophoridae), from Taiwan. **Journal of Herpetology**, 30: p.52-59. 1996.

KITCHING, R. L. Food webs in phytotelmata: "bottom-up" and "top-down" explanations for community structure. **Annu Rev Entomol** 46: p.729-760. 2001.

KRÜGEL, P. BIOLOGIE UND ÖKOLOGIE. Der Bromelienfauna von *Guzmania weberbaueri* im amazonischen Peru ergänzt durch eine umfassende Bibliographie der Bromelien-Phytotelmata. Österr. Akad.Wiss. **Biosyst. Ecol. Ser.** 2: p.1-93. 1993.

KRÜGEL, P.; S. RICHTER. *Syncope antenori*--a bromeliad breeding frog with free-swimming, nonfeeding tadpoles (Anura, Microhylidae). **Copeia**. 3: p.955-963. 1995.

LANNOO, M. J., D. S. TOWNSEND; WASSERSUG, R. J. Larval life in the leaves: arboreal tadpoles types, with special attention to the morphology, ecology and behavior of the oophagus *Osteopilus bruneus* (Hylidae) larva. **Field. Zool.**, n.s., p. 1-31. 1987.

LINDQUIST, E. D.; HETHERINGTON, T. E. Field studies on visual and acoustic signaling in the "earless" Panamanian Golden Frog, *Atelopus zeteki*. **J. Herpetol.**, 30 (3): p.347-354. 1996.

LITTLEJOHN, M. J. Patterns of differentiation in temporal properties of acoustic signal of anuran. In: M. J. Ryan (Ed.), **Anuran Communication**. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, U.S.A. p.121-141. 2001.

LUTZ, A. & LUTZ, B. New Hylidae from Brazil. **Ann. da Acad. Brasil. de Ciencias**. 1: p.68-91. 1939.

LUTZ, B. Ontogenetic evolution in frogs. **Evolution** 2: p.29-39. 1948.

LUTZ, B. 1968. New Brazilian forms of *Hyla*. **The Pearce-Sellard Series** 10: 1-19.

LUTZ, B. Brazilian Species of *Hyla*. **University of Texas Press**, Austin, xix + 262p. 1973.

MAGNUSSON, W. E.; J. M. HERO. Predation and the evolution of complex oviposition behavior in Amazon rainforest frogs. **Oecologia** 86: p.310-318. 1991.

MARTIN, A.A. Australian anuran life histories: some evolutionary and ecological aspects. In: Weatherley, A.H. (Ed.), Australian inland waters and their fauna: eleven studies. **Australian National University Press**, Canberra, p.175-191. 1967.

MARTINS, M; POMBAL, J.P; HADDAD C.F.B. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog *Hyla faber*. **Amphibia-Reptilia** 19: p.65-73. 1998.

MCDIARMID, R. W. Evolution of parental care in frogs. in G. M. Burghardt and M. Bekoff, editors. **The Development of Behavior**. Garland STPM. p.127-148. 1978.

MEYER, E. Erfolgreiche Nachzucht von *Dendrobates granuliferus* Taylor, 1958. **Herpetofauna** 14 (76): p.11-21. 1992.

NARVAES, P. **Comportamento territorial e reprodutivo de uma nova espécie de Hylodes (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) da mata Adantica do sudeste do Brasil**. MSc Tesis, Universidade de São Paulo, São Paulo. 87p. 1997.

OLIVEIRA, F. B. **Comportamento vocal de *Scinax* gr. *perpusillus* (Anura, Hylidae): Correlações fisiológicas e ecológicas da variação intraespecífica**. 124 p. (Dissertação mestrado). Universidade de São Paulo. 2002.

OLIVEIRA, F. B.; NAVAS, C. A. Plant Selection and Seasonal Patterns of Vocal Activity in Two Populations of the Bromeligen Treefrog *Scinax perpusillus* (Anura, Hylidae), Society for the Study of Amphibians and Reptiles. **Journal of Herpetology**, 38:3, p.331-339.2004.

OVASKA, K.; HUNTE, W. Male mating behavior of the Eleutherodactylus johnstonei in Barbados, West Indies. **Herpetologica**. 48: 40-49. 1992.

PARKER, G. A. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. **J. Theor. Biol.** 47: p.223-243. 1974.

PASSMORE, N. I.; TELFORD, S. R. The effect of chorus organization on mate localization in the painted reed frog (*Hyperolius marmoratus*). **Behav. Ecol. Sociobiol.** 9: p.291-293. 1981.

PEIXOTO, O. L. **Anfíbios anuros associados às bromélias nos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo**. Dissertação (Mestrado). Museu Nacional. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro 124 p. 1977.

PEIXOTO, O. L. **Espécies bromeligenas do Gênero *Oloolygon*: o grupo "*perpusilla*" (Amphibia, Anura, Hylidae)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 1986.

PEIXOTO, O. L. Duas novas espécies de *Oloolygon* do grupo "*perpusilla*" (Amphibia, Anura, Hylidae). **Arq. Univ. Fed. Rur. Rio de J.** p.27-37. 1988 a.

PEIXOTO, O. L. Sobre o "status" taxonômico de *Hyla catharinae alcatraz* B.Lutz 1973, com a descrição de uma nova espécie para o grupo "*perpusilla*" (Amphibia, Anura, Hylidae). **Acta Biologica Leopoldensia**, (10) 2: p.253-267. 1988 b.

PEIXOTO, O.L. Caracterização do grupo "*perpusilla*" e a reavaliação da posição taxonômica de *Oloolygon perpusilla* e *Oloolygon perpusilla v-signata* (Amphibia, Anura, Hylidae). **Arq. Univ. Fed. Rur. Rio de Janeiro**. p.37-39. 1987.

PEIXOTO, O.L. Associação de anuros a bromeliáceas na Mata Atlântica. **Rev. Univ. Rural – Sér. Ciênc. da Vida**, 17(2): p.75-83. 1995.

PEIXOTO, O.L. Uma nova espécie de *Scinax* do grupo "*perpusillus*" para Santa Teresa, estado do Espírito Santo, Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). **Bol. Mus. Biol. Mello Leitão** (N. Sér.) 13: p.7-15. 2002.

POYNTON, J. C. Relationships between habitat and terrestrial breeding in amphibians. **Evolution** 18: p. 131. 1964.

POMBAL, J. P., JR.; SAZIMA, I.; HADDAD, C. F. B. Breeding behavior of the pumpkin toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalidae). **J. Herpetol.** 28(4): p.516-519. 1994.

POMBAL, J.P. JR.; BASTOS R. P. Vocalizações de *Scinax perpusillus* (A. Lutz & B. Lutz) e *S. arduous* Peixoto (Anura, Hylidae), com comentários taxonômicos. **Revista Brasileira de Zoologia**, 20(4). p.607-610. 2003.

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 toward terrestriality in the genus. **Copeia**, (4): p.1128-1133. 2002.

RICO, M.; RÓCHA, C. F. D.; BORGES, V. N. T. Jr.; VAN SLUYS, M. Breeding ecology of *Scinax trapicheiroi* (Anura, Hylidae) at a creek in the Atlantic Rainforest of Ilha Grande, southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** 25(3): p.277-286. 2004.

ROBERTSON, J. G. M. Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the australian frog, *Uperoleia rugosa*. **Anim. Behav.** 34: p.763-772. 1986.

SCHIESARI, L. C., **Territorialidade em *Eleutherodactylus Fenestratus* (Steindachner) (AMPHIBIA; ANURA; LEPTODACTYLIDAE)**. Dissertação (Mestrado). Instituto de Biociências. Universidade de São Paulo. 96 p. 1996.

SCHNEIDER, J. A. P.; TEIXEIRA, R. L. Relacionamento entre anfíbios anuros e bromélias da restinga de Regência, Linhares, Espírito Santo, Brasil. **Iheringia, Sér. Zool.** (91): p.41-48. 2001.

SCHWARTZ, J. J. Male advertisement and female choice in frogs: recent findings and new approaches to the study of communication in a dynamic acoustic environment. **Amer. Zool.** 34: p.616-624. 1994.

SCOTT, H. The fauna of "reservoir plants". **Zoologist** (4)18: p.183-195. 1914.

TEIXEIRA, R. L., C.; ZAMPROGNO, G. ALMEIDA I; SCHNEIDER J. A. P. Tópicos ecológicos de *Phyllodytes luteolus* (Amphibia, Hylidae) da restinga de Guriri São Mateus-ES. **Revista Brasileira de Biologia** 57: p.647-654. 1997.

THOMPSON, R. L. Larval habitat, ecology, and parental investment of *Osteopilus brumeus* (Hylidae). In: R. Powell and R. W. Henderson, editors. Contributions to West Indian Herpetology: a tribute to Albert Schwartz. **Society for the Study of amphibians and Reptiles**, Ithaca. p.259-265. 1996.

TOLEDO, L. F.; HADDAD C. F. B. Acoustic Repertoire and Calling Behavior of *Scinax fuscomarginatus* (Anura, Hylidae). **Journal of Herpetology**. 39: 3, p.455-464, 2005

UEDA, H. **Reproduction of *Chirixalus eiffingeri* (Boettger)**. **Scientific Report of the Laboratory for Amphibian Biology**, Hiroshima University 8: p.109-116. 1986.

VARGA, L. Ein interessanter Biotop der Biocönose von Wasserorganismen. **Biol. zentralblatt**, 48: p.143-162. 1928.

WELLS, K. D. The Social Behavior of Anuran Amphibians. **Anim.Behav.**, 25: p.666-693. 1977a.

WELLS, K. D. The courtship of frogs. IN: Taylor, D. H. e S. I. Guttman, (eds), **The Reproductive Biology of Amphibians**. Plenum Press, New York. p.233-262. 1977b.

WELLS, K. D. Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic interactions. **Anim. Behav.**, London, 26: p.1051-1063. 1978.

WELLS, K. D. Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog(*Colosthetus inguinalis*). **Behav. Ecol. Sociobiol.**, 6: p.199-209. 1980a.

WELLS, K. D. Social behavior and communication of a dendrobatid frog(*Colosthetus trinitatis*). **Herpetologica**, 36 (2): p.189-199. 1980b.

WEYGOLDT, P. Complex brood care and reproductive behavior in captive poison-arrow frogs, *Dendrobates pumilio* O. Schmidt. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 7: p.329-332. 1980.

WEYGOLDT, P. Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllodytes luteolus* im Terrarium (Amphibia: Salientia: Hylidae). **Salamandra** 17: p.1-2. 1981.

WEYGOLDT, P. Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). **Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung** 25: p.51-67. 1987.

WEYGOLDT, P. **Brutpflege und mögliche Paarbindung bei Fröschen**. **Spektr.**Wiss. 1997 (7): p. 12-14. 1997.

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

WEYGOLDT, P.; CARVALHO E SILVA, S. P. Observations on ating, oviposition, egg sac formation, and development in the egg-brooding frog, *ritziana goeldii*. **Amphibia-Reptilia** 12: p. 67–80. 1991.

WIJNGAARDEN, R. & S. GOOL. Site fidelity and territoriality in the dendrobatid frog *Dendrobates granuliferus*. **Amphibia-Reptilia**, 15: p. 171-181. 1994.

ZIMMERMAN, E. Behavioral signals and reproduction modes in the neotropical frog family Dendrobatidae. IN: W. Hanke (hrsg). **Biology and Physiology of Amphibians**. p. 62-73. 1990.

ZIMMERMANN, H.; ZIMMERMANN, E. Sozialverhalten, fortpflanzungsverhalten und zucht der färbefrösche *Dendrobates histrionicus* und *D. lehmanni* sowie einiger anderer Dendrobatiden. *Z. Kölner Zoo* 24: p.83-99. 1981.

ZIMMERMANN, H.; E. ZIMMERMANN. Etho- Taxonomie und zoogeographische Artengruppenbildung bei Pfeilgiftfröschen (Anura: Dendrobatidae). **Salamandra** 24: p.125-160. 1988.