



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESTADO DO RIO DE JANEIRO

**Comportamento Reprodutivo e aspectos ecológicos de
Dendrophryniscus brevipollicatus Jimenez de La Espada, 1871
(Amphibia, Anura, Bufonidae)**

Daniel Barreto de Góes



Rio De Janeiro 2016



Daniel Barreto de Góes

Comportamento Reprodutivo e aspectos ecológicos de
Dendrophryniscus brevipollicatus Jimenez de La Espada, 1871
(Amphibia, Anura, Bufonidae)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação de Biodiversidade Neotropical (PPGBIO) da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO) como pré-requisito para obtenção do grau de mestre em Ciências Biológicas.

Orientadores

Prof^ª. Dr^ª. Ana Maria Paulino Telles de Carvalho e Silva
Prof. Dr. Sergio Potsch de carvalho e silva

Rio de Janeiro 2016

Daniel Barreto de Góes

Comportamento Reprodutivo e aspectos ecológicos de *Dendrophryniscus brevipollicatus* Jimenez de La Espada, 1871 (Amphibia, Anura, Bufonidae)

Banca Examinadora

Prof^a. Dr^a. Ana Maria Paulino Telles de Carvalho e Silva
Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro – UNIRIO

Prof. Dr. Anibal Rafael Melgarejo Gimenez
Instituto Vital Brasil - IVB

Prof. Dr. Oswaldo Luiz Peixoto
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro – UFFRJ

Prof. Dr. Sergio Potsch de Carvalho e Silva
Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ

Rio de Janeiro 2016

FICHA CATALOGRÁFICA

GÓES, DANIEL BARRETO

Comportamento Reprodutivo e aspectos ecológicos de *Dendrophryniscus brevipollicatus* Jimenez de La Espada , 1871 (Amphibia, Anura, Bufonidae)

Dissertação: Mestre Em Ciências Biológicas

1. Comportamento Reprodutivo
2. Mata Atlântica
3. Reserva Rio das Pedras (ReRP)

I. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO)

II. Títulos

Capa: Casal em amplexo de *Dendrophryniscus brevipollicatus* Jimenez de La Espada, 1871.
Reserva Rio das Pedras (ReRP), Mangaratiba, Rio de Janeiro. (Foto: Daniel de Góes).

O presente trabalho foi desenvolvido no Laboratório de Biossistemática de Anfíbios (LABAN), Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, sob a orientação da Prof^a. Dr^a. Ana Maria Paulino Telles de Carvalho e Silva Telles de Carvalho e Silva e Prof. Dr. Sergio Potsch de Carvalho e Silva, com o patrocínio do Programa de Bolsas da Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro – UNIRIO.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus orientadores, Prof^ª. Dr^ª. Ana Maria Paulino Telles de Carvalho e Silva e Prof. Dr. Sergio Potsch de Carvalho e Silva por tudo que me ensinaram e continuam me ensinando, pela paciência, compreensão, grande amizade e por nunca terem me deixado desistir da minha carreira acadêmica.

Ao prof. Dr. *Eugenio Izecksohn*, por seus trabalhos que serviram como pilar para as discussões de diversos itens deste trabalho.

Ao Fabiano, Responsável pela reserva Rio das Pedras, pela amizade e boa vontade em dividir comigo o seu conhecimento sobre a área, me apresentando diversos pontos interessantes da Reserva.

Aos membros da minha banca, Prof. Dr. Anibal Rafael Melgarejo Gimenez e Prof. Dr. Oswaldo Luiz Peixoto, pela boa vontade e prontidão em aceitar meu pedido para participarem da banca examinadora, além da paciência em corrigir esta dissertação.

A comissão de prorrogação e ao Prof. Dr. Joel Campos de Paula, pela compressão em aceitar minha solicitação de prorrogação do prazo de apresentação da dissertação, devido a necessidade da minha permanência em campo prolongada até Janeiro de 2016, para realização do presente trabalho.

Ao apoio do programa de bolsas do PROPG UNIRIO o qual foi de extrema importância para a realização deste trabalho.

A toda minha família, principalmente minha mãe Maria Cristina, minha Tia Wanner, meu Tio Luiz e minha Tia Verônica e meus irmãos Bruno, Gil, Filipe, Francisco e Fernando pelo apoio incondicional durante a Pós-Graduação, assim como durante toda minha vida.

A minha namorada Clara pelo carinho, paciência e amizade em todos os momentos.

RESUMO

Dendrophryniscus brevipollicatus é a espécie tipo do gênero, localidade tipo Corcovado, Rio de Janeiro, RJ pertence à família Bufonidae, ocorrendo nas zonas costeiras do Estado do Rio de Janeiro e São Paulo. O objetivo deste trabalho foi caracterizar o sítio reprodutivo, fornecer dados ecológicos dos adultos, embriões e girinos, analisar o desenvolvimento ontogenético, e o comportamento reprodutivo. Foram realizadas 20 excursões à Reserva Rio das Pedras (ReRP), no município de Mangaratiba, RJ, totalizando 115 dias em campo. As excursões variaram de três a vinte e cinco dias de acordo com o grau de atividade reprodutiva observado. A definição do sexo dos espécimes em campo foi realizado através da macro fotografia das mãos dos adultos e reconhecimento das calosidades núpcias, presentes apenas nos machos. Esta técnica de fotografia foi também utilizada para acompanhar o desenvolvimento embrionário e larval no ambiente natural, auxiliando a microfotografia de embriões e girinos fixados em estágios sequenciais de desenvolvimento, realizada através da uma câmera acoplada ao microscópio estereoscópio, na análise ontogenética. Foi utilizado a técnica fotografias close-up em diferentes ângulos para o reconhecimento e individualização do machos. A descrição dos comportamentos de interações agonísticas e cuidado parental associados à manutenção e defesa do território foi realizada através de longos períodos de observação, utilizando as técnicas “Amostragem de Todas as Ocorrências” e “Amostragem de Sequenciais”, e a técnica de “Amostragem Instantânea” para a o desenvolvimento ontogenético, segundo DEL-CLARO (2004). As observações e anotações de campo foram auxiliadas pela confecção de um histórico fotográfico de cada sítio reprodutivo. Foi observado intensificação reprodutiva entre os meses de Junho de 2015 a janeiro de 2016. A análise das macro fotografias sequenciais de cada desova realizadas em campo, concomitantemente com as micro fotografias realizadas na lupa, possibilitaram a verificação da ontogênese especializada do *D. brevipollicatus*, onde os estágios embrionários 21, 22, 23 e 24 possuem características condizentes aos estágios larvais 26 e 27 da tabela de GOSNER (1960). A confecção dos históricos fotográficos dos sítios reprodutivos associados aos longos períodos de observação mostraram que os machos apresentam grande fidelidade ao sitio reprodutivo selecionado, uma vez que este se mantenha funcional do ponto de vista reprodutivo, além de apresentar comportamento territorial e cuidado parental à prole. Foi observado que o comportamento territorial dos machos possui caráter principalmente reprodutivo, onde foram flagrados

complexos eventos de interações agonísticas entre machos, envolvendo a defesa do sítio reprodutivo ou a disputa direta por uma fêmea. Durante as interações agonísticas os machos, além da vocalização, apresentaram um repertório de sinalizações visuais de agressividade antecedendo o combate corporal. Determinados aspectos da ecologia dos girinos, como a questão da alimentação durante o desenvolvimento larval, associada ao cuidado parental desempenhado pelo macho, levaram-nos a propor uma nova estratégia adaptativa para *D. brevipollicatus* entre os anfíbios bromelígenas, assim como realocar a espécie do Modo reprodutivo 8 segundo Haddad & Prado (2005), para o Modo 6.

Palavras chave: Anuro bromelígena, comportamento reprodutivo, Fitotelmata, Ontogenia, Mata Atlântica, espécie endêmica

ABSTRACT

Dendrophryniscus brevipollicatus is the type specie of the genus, type locality Corcovado, Rio de Janeiro, RJ belongs to the family Bufonidae, occurring in coastal areas of the state of Rio de Janeiro and São Paulo. The aim of this study was to characterize the reproductive site, provide ecological data from adults, embryos and tadpoles, analyze the ontogenetic development, and reproductive behavior. We made 20 tours to Rio das Pedras Reserve (ReRP) in the municipality of Mangaratiba, totaling 115 days in the field. The excursions happened between three and twenty-five days according to the degree of reproductive activity observed. The sex definition of field specimens was performed by macro photo of the adults' hands and calluses nuptials recognition, present only in males. This photography technique was also used to follow the embryonic and larval development in the natural environment, supporting the micro photograph of embryos and tadpoles fixed in sequential stages of development held by a camera attached to the microscope stereoscope in ontogenetic analysis. We used the close-up pictures technique at different angles to the recognition and individualization of males. The description of the behavior of agonistic interactions and parental care associated with maintenance and defense of the territory was carried out over long periods of observation, using the techniques "All Sampling Occurrences" and "Sequential sampling" and the "Instant Sampling" technique for the ontogenetic development, according to DEL-CLARO (2004). The observations and field notes were aided by making a photographic record of each breeding site. Reproductive enhancement was observed between June 2015 to January 2016. The macro sequential pictures analysis of each spawning carried on, concurrently with the micro photographs taken on the magnifying glass, allowed the verification of ontogenesis specialized *D. brevipollicatus*, where the embryonic stages 21, 22, 23 and 24 have conducive characteristics to the larval stages 26 and 27 of GOSNER table (1960). The making of photographic history of breeding sites associated with long periods of observation showed that males exhibit great loyalty to the selected reproductive site, since it remains functional reproductive point of view, and presenting territorial behavior and parental care of offspring. We observed that the territorial behavior of males has mainly reproductive character, which were caught complex and agonistic interactions between males, involving the reproductive site defense or direct competition for a female. During the agonistic interactions males, as

well as vocalization, presented a repertoire of visual signs of aggression preceding the fight. Certain aspects of the ecology of the tadpoles, as the issue of food during larval development, coupled with parental care played by males, led us to propose a new adaptive strategy for *D. brevipollicatus* between these group of amphibians, as well as reallocate the species from reproductive Mode 8 according to Haddad & Prado (2005) to the Mode 6.

Keywords: Anura bromeligenus, reproductive behavior, phytotelmata, ontogeny, Atlantic forest, endemic species

SMÁRIO

I. INTRODUÇÃO	13
I.1. HISTÓRICO.....	13
I.2. ESTRATÉGIA REPRODUTIVA.....	14
I.3. GIRINOS.....	17
II. OBJETIVOS	18
II.1. OBJETIVO GERAL	18
II.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	18
III. METODOLOGIA	19
III.1. ÁREA DE ESTUDO	19
III.2. PROCEDIMENTO DE CAMPO.....	20
III.3. PROCEDIMENTOS LABORATORIAIS.....	23
V. RESULTADOS.....	24
IV.1. SÍTIOS DE VOCALIZAÇÃO E OVIPOSIÇÃO.....	24
IV.2. DESOVA.....	30
IV.3. ASPECTOS DO DESENVOLVIMENTO ONTOGENÉTICO ESPECIALIZADO.....	32
IV.4. ASPECTOS ECOLÓGICOS DOS EMBRIÕES E GIRINOS.....	40
IV.4.1. ALIMENTAÇÃO.....	40
IV.4.2. MORTALIDADE.....	41
IV.4.3. PREDACÃO.....	45
IV.5. DIMORFISMO SEXUAL.....	47
IV.6. PERÍODOS E HÁBITOS REPRODUTIVOS.....	49

IV.7. MANUTENÇÃO DO TERRITÓRIO, REPRODUÇÃO E CUIDADO PARENTAL.....	52
IV.8. INTERAÇÃO AGONÍSTICA E MANUTENÇÃO DO TERRITÓRIO.....	70
V. DISCUSSÃO.....	85
V.1. SÍTIOS DE VOCALIZAÇÃO E OVIPOSIÇÃO.....	85
V.2. DESOVA.....	87
V.3. ASPECTOS DO DESENVOLVIMENTO ONTOGENÉTICO ESPECIALIZADO.....	90
V.4. ASPECTOS ECOLÓGICOS DOS EMBRIÕES E GIRINOS.....	91
V.4.1. ALIMENTAÇÃO.....	91
V.4.2. MORTALIDADE.....	92
V.4.3. PREDACÃO.....	92
IV.5. DIMORFISMO SEXUAL	93
V.6. PERÍODOS E HÁBITOS REPRODUTIVOS.....	94
V.7. MANUTENÇÃO DO TERRITÓRIO, REPRODUÇÃO E CUIDADO PARENTAL.....	97
V.8. INTERAÇÃO AGONÍSTICA E MANUTENÇÃO DO TERRITÓRIO.....	101
VI. CONCLUSÃO.....	104
VI. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	107

INTRODUÇÃO

I.1 – Histórico

O gênero *Dendrophryniscus* Jiménez de la Espada, 1870 pertence à família *Bufo*nidae, e foi proposto para *Dendrophryniscus brevipollicatus* Jimenez de La Espada (1871), obtido no Corcovado, Cidade do Rio de Janeiro.

Este gênero, segundo FROST (2011), era composto por dez espécies: oito espécies provenientes da Floresta Atlântica: *Dendrophryniscus brevipollicatus* Jiménez de la Espada, 1870; *Dendrophryniscus leucomystax* Izecksohn, 1968; *Dendrophryniscus carvalhoi* Izecksohn, 1993; *Dendrophryniscus berthalutzae* Izecksohn, 1993; *Dendrophryniscus stawiarskyi* Izecksohn, 1993; *Dendrophryniscus krausae* Cruz e Fusinato, 2008; *Dendrophryniscus oreites* Recoder *et al.*, 2010; *Dendrophryniscus organensis* Carvalho e Silva *et al.*, 2010 e duas espécies associadas à Bacia Amazônica: *Dendrophryniscus bokermanni* Izecksohn, 1994 e *Dendrophryniscus minutus* Melin, 1941. Após uma revisão filogenética do gênero *Dendrophryniscus* baseada em análise molecular (FOUQUET *et al.*, 2012), este sofreu um rearranjo, revelando profundas divergências entre as espécies amazônicas e as espécies da Floresta Atlântica, corroborados por análises morfológicas e dados biogeográficos, estes autores segregaram as duas espécies amazônicas em um novo gênero, *Amazonella*. O mesmo trabalho trouxe a espécie *D. proboscideus* Boulenger, 1882 novamente ao gênero *Dendrophryniscus*. As oito espécies reconhecidas como habitantes da Floresta Atlântica brasileira, segundo esta revisão (FOUQUET *et al.*, 2012), permanecem no gênero *Dendrophryniscus*.

Atualmente o gênero, segundo Frost, 2016 é composto por dez espécies: *D. berthalutzae*, *D. brevipollicatus*, *D. carvalhoi*, *D. krausae*, *D. leucomystax*, *D. oreites*, *D. organensis*, *D. proboscideus*, *D. skuki* Caramaschi 2012 e *D. stawiarskyi*. O gênero atualmente possui uma distribuição descontínua do Estado da Bahia (Itacaré) ao Rio Grande do Sul, ocorrendo em altitudes que variam do nível do mar até 1050 m de altitude em Teresópolis (IZECKSOHN, 1993b; CARVALHO E SILVA *et al.*, 2010; FOUQUET *et al.*, 2012). As espécies deste gênero habitam bromélias ou a serapilheira e a vegetação rasteira de áreas bem conservadas da Floresta Atlântica e possuem normalmente hábitos crípticos (HEYER *et al.*, 1990), reunindo espécies que apresentam aspecto homogêneo, com o colorido pardacento, pequeno porte, corpo relativamente alongado e uma voz débil

(CARVALHO, 1949). Os indivíduos ficam quase sempre ocultos em bainhas de folhas ou disfarçados no chão das matas.

A espécie que deu o nome ao gênero e objeto de estudo do presente trabalho, *Dendrophryniscus brevipollicatus*, encontra-se distribuída de forma irregular nas áreas florestais, em zonas costeiras dos estados de São Paulo e Rio de Janeiro (FROST, 2016).

MIRANDA-RIBEIRO em 1920 descreveu *Atelopus imitator*, e posteriormente (1926) considerou essa espécie como uma das três formas em que subdividiu *D. brevipollicatus*: *D. brevipollicatus lutzi* Miranda-Ribeiro, 1926 Localidade-tipo: "Corcovado", cidade do Rio de Janeiro; *D. brevipollicatus lauroi* Miranda-Ribeiro, 1926 Localidade-tipo: "Angra dos Reis", Rio de Janeiro e *D. brevipollicatus imitator*, de algumas localidades do Estado de São Paulo. Essas formas foram, porém, incluídas posteriormente na sinonímia de *Dendrophryniscus brevipollicatus* por COCHRAN (1955).

I.2 - Estratégia Reprodutiva

Estratégias reprodutivas estão relacionadas a uma combinação de atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais, adaptados a certas condições ambientais. Embora muitas espécies de anuros tropicais possam se reproduzir ao longo do ano, a chuva parece ser o fator extrínseco primário no controle dos padrões reprodutivos dessas espécies (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Segundo WELLS (1977), existem dois padrões temporais de comportamento reprodutivo adotado pelos anuros, de acordo com a estratégia reprodutiva de cada população: o explosivo e o prolongado. O explosivo dura poucos dias e normalmente está associado a um ambiente temporário, ao passo que o prolongado estende-se por várias semanas. Durante o período reprodutivo, muitas espécies de anuros formam agregações para reprodução (DUELLMAN & TRUEB 1986), onde as interações sociais e frequentemente o comportamento reprodutivo pode ser complexo (ARAK, 1983), com uma surpreendente diversidade de sistemas sociais (WELLS, 1977a).

Os modos reprodutivos são definidos com base em uma combinação de características como sítio de oviposição, características do ovo e da desova, presença ou não de cuidado parental e duração do desenvolvimento embrionário e larval (DUELLMAN & TRUEB 1986). Os modos de reprodução em anuros foram revisados por HADDAD & PRADO (2005), onde consideraram 39 modos diferentes definidos segundo o local de desenvolvimento dos ovos e girinos. Utilizando como critério somente os sítios de

oviposição, eles agruparam os modos reprodutivos em dois grandes grupos: ovos aquáticos (ovos depositados na água; ovos em ninhos de espuma-aquáticos; ovos em ninhos de bolhas; ovos fixados no dorso de fêmeas aquáticas e ovos terrestres ou arbóreos) – não aquáticos (ovos no chão, sob pedras, ou em covas; ovos arbóreos; ovos em ninhos de espuma-terrestre ou arbóreo; ovos carregados por adultos terrestres; ovos retidos no oviduto após a fecundação). Dos 39 modos reconhecidos, 31 podem ser encontrados na região neotropical dos quais são conhecidos atualmente 27 para a Mata Atlântica.

Segundo DUELLMAN (1989) e HÖDL (1990), fatores ambientais, como alta umidade, temperatura relativamente alta e ausência de sazonalidade são importantes para permitir a evolução de modos reprodutivos mais especializados. Além destes fatores, a topografia acidentada de ecossistemas como a Mata Atlântica, criam inúmeros microhabitats, bem como condições limitantes (corredeira que tendem a arrastar ovos e larvas), que certamente foram importantes na evolução de diversos modos reprodutivos. Os modos reprodutivos mais especializados em rãs de Mata Atlântica são geralmente observadas em gêneros que têm poucas espécies, restritas a ambientes florestais (por exemplo, *Brachycephalus*, *Crossodactylodes*, *Dendrophryniscus*, *Flectonotus Frostius*, *Fritziana*, *Myersiella* e *Zachaenus*) (HADDAD & PRADO, 2005).

As bromeliáceas apresentam ramos em rosetas formando um tanque central, que junto com as suas axilas, acumulam água e detritos orgânicos. Estes microambientes denominados como fitotelmata constituem verdadeiros ecossistemas, onde se desenvolvem inúmeros invertebrados e alguns vertebrados como os anfíbios anuros. PEIXOTO (1995) analisou várias espécies de anfíbios anuros na região sudeste do Brasil que utilizam as bromeliáceas e as classificou em dois grupos de acordo com o grau da relação entre elas e as plantas dessa família: espécies bromelícolas e espécies bromelígenas. Onde a primeira utiliza a planta durante parte da vida, e a segunda durante todo ciclo de vida, desenvolvendo estratégias avançadas relacionadas com o seu modo reprodutivo, utilizando os micros ambientes formados pela água acumulada nas axilas das bromeliáceas para desovar e criar suas larvas (PEIXOTO, 1995; MEE, 1999; ANDRADE & ALBERTIM, 2009).

JUNGFER & WEYGOLDT (1999) através de observações sobre o comportamento reprodutivo das espécies que utilizam fitotelmata, 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 ovos não fertilizados (WEYGOLDT 1980;

ZIMMERMANN & ZIMMERMANN 1981; UEDA 1986; JUNGFER 1988; MEYER 1992; BRUST 1993; JUNGFER *et al.* 1996; THOMPSON 1996). (III) poucos ovos com muito vitelo e girinos endotróficos (que não se alimentam) (BLOMMERS-SCHLOSSER, 1975; WEYGOLDT & CARVALHO & SILVA, 1991; GLAW & VENCES, 1994). Essas estratégias estariam ligadas à escassez de alimentos e as limitações do espaço nos fitotelmata representando mecanismos importantes para evitar competições entre os girinos.

Observações de campo sugerem que, assim como *D. brevipollicatus*, *D. carvalhoi* e *D. berthaltutzae*, espécies comprovadamente bromelígenas, suas formas afins da Mata Atlântica provavelmente possuem o mesmo modo reprodutivo, com a ontogênese especializada, estando suas larvas adaptadas à vida em bromeliáceas (LUTZ, 1932; IZECKSOHN & CRUZ, 1972). Segundo IZECKSOHN (1968) *Dendrophryniscu leucomystax* era a única espécie do gênero até então que não possuía a ontogênese associada às bromeliáceas.

A distribuição dos animais no espaço é um reflexo das estratégias comportamentais de cada espécie em resposta às necessidades fisiológicas e sociais, tais como forrageamento, alimentação, reprodução, cuidado com a prole e refúgio contra predadores (Duellman & Trueb, 1994; Lemckert, 2004). A área utilizada pelo indivíduo para realizar estas atividades é denominada área de vida (Burt, 1943; Perry & Garland, 2002; Giuggioli et al., 2006). De maneira geral, a área de vida de um organismo é uma característica utilizada para compreender o comportamento animal em resposta a vários fatores bióticos e abióticos (Hiert, 2008).

Várias espécies animais defendem toda ou parte da área de vida, e essa área é denominada território. A territorialidade ocorre amplamente em anfíbios (Wells, 1977). Teoricamente, a defesa do espaço confere aos indivíduos vantagens energéticas e reprodutivas que afetam de maneira geral o valor adaptativo (Wells, 2007). A vantagem energética decorre da prioridade a recursos importantes, que podem ser traduzidos em efeitos na sobrevivência. Já as vantagens reprodutivas ocorrem tanto pelo acesso direto aos parceiros na sua área quanto pelo aumento de atratividade, e consequentemente, um aumento do sucesso reprodutivo (Wells, 1977).

Muitos anuros territorialistas podem empregar posturas estereotipadas e exibições visuais, além da comunicação acústica como sinais de ameaça (Haddad & Giaretta, 1999; Pombal Jr. et. al, 1994). A sinalização visual associada a acústica na defesa de território funciona como um alerta, para evitar disputas físicas (Robertson, 1986). Confrontos físicos

envolvem custos de energia e riscos de ferimento, portanto, ocorrem apenas em casos extremos, quando os potenciais benefícios são maiores que os custos de uma disputa física (Wells, 1980).

Cuidado parental é definido como qualquer comportamento de um indivíduo que possa aumentar a chance de sobrevivência da sua prole (Hutchins et al., 2003). Nas espécies de anfíbios, onde ocorre o cuidado parental, de um modo geral, a principal função dos pais é defender sua prole contra predadores. Nessas espécies, o cuidado parental pode se apresentar sob diferentes estratégias comportamentais, como exibições agonísticas, camuflagem e deslocamentos da prole para locais mais "seguros" (VAZ-FERREIRA & GEHRAU, 1975; WELLS & BARD, 1988). Apenas 6% dos anuros, distribuídos em 17 famílias, apresentam o comportamento de cuidado à prole, nas fases de ovos e larvas segundo CRUMP (1996). Relatos de cuidado com a desova e/ou com girinos aquáticos (e.g., DOWNIE, 1996), principalmente com espécies brasileiras (e.g., MARTINS, 2001), são raros.

I.3 – Girinos

As larvas apresentam preferências diferenciadas por trechos do ambiente com determinadas características de acordo com a estratégia reprodutiva de cada espécie, reflexo de sua morfologia, necessidades fisiológicas e comportamentos específicos (McDIARMID & ALTIG, 1999).

Os estudos ontogenéticos podem contribuir para o esclarecimento das relações filogenéticas em anuros, constituindo uma importante ferramenta para solucionar questões taxonômicas entre os grupos (COSTA & CARVALHO-E-SILVA, 2008), além de serem muito utilizados como ferramentas complementares nos estudos das relações ecológicas desses animais (HAAS, 2003).

Apesar de constituírem importantes elementos auxiliares para elucidar as relações filogenéticas e para a taxonomia, são ainda escassos os dados sobre a biologia e caracteres larvais do gênero *Dendrophryniscus*. Apenas duas espécies do gênero, *D. brevipollicatus* e *D. leucomystax*, têm suas larvas descritas (IZECKSOHN & CRUZ, 1972).

II – OBJETIVOS

II.1 – Objetivo geral

Este trabalho teve como objetivo fornecer dados sobre a história natural do *Dendrophryniscus brevipollicatus*, descrevendo seus sítios reprodutivos, desova, desenvolvimento ontogenético especializado, aspectos ecológicos dos embriões e girinos, identificar os períodos, hábitos reprodutivos, além de descrever comportamentos reprodutivos, apresentando a importância da manutenção e defesa do territórios para a biologia da espécie.

II.2 - Objetivos específicos

- Caracterização dos sítios reprodutivos
- Caracterização da desova
- Análise do desenvolvimento embrionário e larval no ambiente natural.
- Análise da ecologia dos embriões e girinos
- Análise dos Períodos e hábitos reprodutivos.
- Analisar e descrever os comportamentos de manutenção do território e cuidado parental.
- Analisar e descrever as interação agonística, identificando os sinais visuais de comunicação durante as interações.

III –METODOLAGIA

III.1 - Área de Estudo

O estudo foi realizado na Reserva Rio das Pedras (ReRP), uma Reserva Particular do Patrimônio Natural RPPN), protegida pelo Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (IBAMA). Localizada na altura do Km 55 da rodovia BR 101 (Rio-Santos), junto à entrada da Baía de Sepetiba, no município de Mangaratiba, RJ, entre as coordenadas 22°59'S – 44°05'. Abrange uma área de 1361 hectares e apresenta uma altitude máxima de 1150 m e mínima de 20 m. Essa região possui um clima com temperatura média anual de 22°C. E apresenta um índice pluviométrico anual de 1900 mm (IBAMA, 2002) (Figura 1).

Toda a área está compreendida na Zona tropical de clima marítima; com alta pluviosidade devido a elevada taxa de umidade trazida do oceano pelos ventos marítimos e que encontra anteparo na Serra do Mar, havendo assim precipitação na costa regularmente durante todo o ano, além de haver elevadas temperaturas propiciando um dos ecossistemas mais complexos, com uma grande diversidade de anuros, que é o grupo mais abundante dentro dos anfíbios (AB'SABER, 1977; IBAMA, 2002; FAIVOVICH *et al.*, 2005).

Os municípios de Mangaratiba e Angra dos Reis formam um complexo geográfico e turístico denominado Costa Verde, inserido no domínio ecológico da Mata Atlântica, onde ocorre a predominância de Floresta Ombrófila Densa, e em menor proporção as áreas das formações pioneiras de influência marinha (restinga) e fluviomarinhas (mangues) segundo as classificações de AB'SABER (1977).

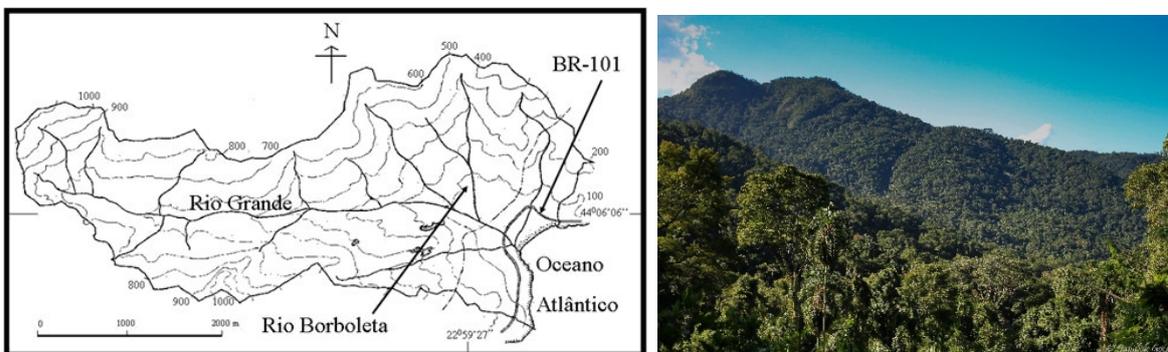


FIGURA 1. A - Mapa da ReRP; B - vista da trilha para a Pedra do Corisquinho na Reserva Rio das Pedras (ReRP).

III.2 - Procedimento de Campo

Foram realizadas 20 excursões à Reserva Rio das Pedras (ReRP), com duração que variaram de três a vinte e cinco dias, de acordo com a intensidade de atividade reprodutiva observado para a espécie. Foram totalizados 115 dias em campo, no período compreendido entre Janeiro de 2015 a Janeiro de 2016, sendo que a partir de Junho de 2015 o esforço amostral foi intensificado, totalizando 95 dias de campo durante o período Junho de 2015 até Janeiro de 2016. A intensificação do esforço amostral ocorreu devido a intensificação da atividade sexual observada durante diversos momentos neste período. Foram realizadas excursões durante o ano de 2014, porém a intensa seca durante este ano, afetou diretamente o comportamento reprodutivo desta população de *D. brevipollicatus*, e conseqüentemente o resultado do presente estudo. Não foram encontrados adultos em atividade durante 2014.

A princípio, não se estabeleceu pontos fixos de observação devido ao fato da espécie em estudo ser bromelígena, o que torna seu potencial de ocorrência muito amplo dentro da Mata Atlântica pela diversidade e abundância de bromeliáceas existentes neste bioma. Porém após ser verificada a presença de um adulto ou desova, o ponto de posicionamento global foi marcado através do aparelho GPSmap 62st GARMIN e, periodicamente monitorado.

Devido a inúmeras tentativas da busca ativa em altitudes mais elevadas na Reserva Rio das Pedras (ReRP), preferiu-se concentrar o esforço de amostragem à um intervalo de altitude de 10 a 80 metros altitude.

Para encontrar os adultos, embriões e girinos foi utilizada somente a técnica de busca ativa, com expedições diurnas e noturnas. A busca ativa foi realizada com o auxílio de uma lanterna de mão e uma de cabeça. A lanterna de mão foi de fundamental importância, inclusive na busca ativa diurna, para inspecionar o interior das axilas foliares das bromélias. Neste caso foi preferencialmente usada uma pequena lanterna de mão com ajuste de foco, para um melhor ajuste e visualização do microambiente fitotelmata. Já para as observações de comportamento dos adultos durante a noite foi utilizando uma lanterna com filtro de luz vermelha, aplicando a luz em baixa intensidade e procurando não direcionar o foco diretamente aos indivíduos observados, utilizando a luz periférica do foco da lanterna durante as observações, a fim de minimizar o efeito da luz no comportamento dos adultos. Uma pinça de 30 cm de comprimento foi constantemente utilizada para manipular as folhas das bromélias, assim como retirar folhas, galhos e outros detritos maiores que comprometiam a visualização adequada do microambiente.

A inspeção de bromélias epífitas no dossel e fixadas em paredões rochosos, foi realizada com o auxílio de equipamentos de arborismo e rapel, como: corda estática de 60 metros, dois ascensores, um freio descensor (Grigri), cadeira de escalada (boldrier), mosquetões, luvas de couro.

Em campo foram obtidos dados ecológicos através de longos períodos de observação à adultos, embriões e girinos. Não se estabeleceu um horário fixo para a realização das observações devido à natureza pouco seletivo da espécie em relação ao período diário de atividade reprodutiva, procurando-se passar o maior tempo possível observando os sítios reprodutivos com adultos ou embriões presentes, principalmente quando se verificava sinais de atividade reprodutiva como, vocalizações ou simplesmente a maior exposição dos adultos sobre as folhas das bromélias. Foram adotados as técnicas “Amostragem de todas as ocorrências” e “Amostragem de sequenciais” para esforço amostral de observação do comportamento reprodutivo, e aspectos ecológicos dos embriões e girinos, e a técnica de “Amostragem instantânea” para a o desenvolvimento ontogenético, segundo DEL-CLARO (2004), e sem limite de tempo.

As observações foram registradas através de anotações no aplicativo OneNote e gravações de áudios pelo aplicativo Gravador Pro, ambos para Windows fone, no aparelho Lumia 1020.

O registro fotográfico foi capturado através da lente Canon EF 100mm f/2.8L Macro IS USM e o Flash circular Canon O-ring lite mr 14ex macro ou iluminação externa acoplados a câmera Canon 5d mark II. O registro fotográfico dos espécimes foi fundamental para a realização deste trabalho, o qual apresentou cinco importantes funções: foto identificação dos machos adultos; reconhecimento do sexo em campo; reconhecimento do estágio de desenvolvimento dos embriões e girinos; confeccionar um histórico fotográfico de cada sítio reprodutivo; ilustrar detalhadamente o trabalho.

Foto identificação dos adultos foi realizada através de fotografias close-up ou macrofotografia de vários ângulos de cada animal no decorrer de suas atividades ou em repouso no sítio reprodutivo, para a posterior análise dos padrões de manchas e cicatrizes em cada espécime, para os quais foi designado uma nomeação numérica, onde foram identificados 14 machos no decorrer do trabalho. Eles foram nomeados de acordo com a ordem cronológica em que foram encontrados.

O reconhecimento do sexo em campo foi realizado através da macrofotografia da mão dos adultos, na qual foi possível identificar a calosidade nupcial.

O reconhecimento dos estágios de desenvolvimento embrionários e larvais em campo também foi realizado através da macrofotografia de diversos ângulos dos embriões e girinos no ambiente natural.

Foi confeccionado um histórico fotográfico para cada sítio reprodutivo, no qual foi realizado através da organização sequencial e minuciosa das fotos tiradas durante estudo através do programa de edição e armazenamento Adobe Photoshop Lightroom 5.7.1. Os sítios foram subdividindo em: eventos reprodutivos, manutenção dos machos no sítio reprodutivo, eventos de interação agonística, desenvolvimento e aspectos ecológicos dos embriões e girinos. A confecção do histórico fotográfico foi fundamental para a realização deste trabalho, pois o programa utilizado proporciona organização de diversos catálogos e manipulação das fotos sem alterar os arquivos originais, e fluidez para visualização de um grande volume de fotos e seus metadados. As fotos foram analisado concomitantemente as anotações de campo, auxiliando a descrição do comportamento desta espécie, além de fidelizar e proporcionar robustez aos dados de comportamento coletados em campo. Além de ilustrar as atividades descritas, as fotos apresentam os metadados contendo as informações do equipamento e configuração utilizadas, bem como a data e horário de cada uma. Foram realizadas, analisadas e organizadas um total de 3565 fotos.



FIGURA 2. A - Monitoramento de casal; B - Lente macro 100mm e ring flahs; C - Câmera com teleobjetiva 70-300mm.

Foram realizados vídeos do comportamentos dos adultos, utilizando a lente teleobjetiva Canon Ef 70-300mm F/4-5.6l Is Usm acoplada a câmera Canon 5d mark II. Neste caso foi utilizada uma lente teleobjetiva com a finalidade de manter a maior distância possível dos adultos, para que minha presença não influenciasse no comportamento dos adultos. As filmagens foram realizadas apenas durante o dia. Algumas tentativas foram realizadas durante a noite emitindo uma luz artificial, porém não foram bem sucedidas pois

a emissão da luz necessária para a filmagem inibia o comportamento natural dos adultos. As filmagens foram posteriormente analisadas, auxiliando na descrição mais detalhada de determinados comportamentos observados como a sequência de sinais visuais de agressividade realizada por machos durante as interações agonísticas.

Foi medida a temperatura e o ph da água contida nos microambientes fitotelmata que continham desova utilizando o aparelho Hanna HI98130. Não foi possível utilizar o aparelho Hanna HI98130 para medir aís parâmetros em alguns dos microambientes com desova, pois eram demasiadamente pequenos. Os parâmetros ambientais de temperatura e umidade do ar foram medidos através do termo-higrômetro digital minipa mt-240.

Os ovos das desovas foram medidos através de um paquímetro.



FIGURA 3. Equipamentos utilizados para inferir os parâmetros ambientais (Termo-higrômetro digital minipa mt-240, PHmetro Hanna HI98130).

III. 3 - Procedimentos laboratoriais

O desenvolvimento ontogenético dos girinos foi fotografado através da câmera MOTICAM 2000, acoplada ao microscópio estereoscópio QUIMIS IB 9001 e o programa MOTIC IMAGES PLUS 2.0. A identificação dos estágios larvais foi baseada na tabela de GOSNER (1960).

Todo o material fixado está tombado na coleção do Laboratório de Biossistemática de Anfíbios da UNIRIO. Os girinos e embriões estão tombados por lotes de acordo com a

data e local de coleta, porém os girinos receberam além do número de tombo do lote, um número individual, sendo armazenados separadamente.

IV - RESULTADOS

IV.1 - Sítios de vocalização e oviposição

O *D. brevipollicatus* utilizou oito espécies diferentes de bromélias como refúgio e sítio de vocalização: *Aechmea blanchetiana* (Baker) L.B.Smith, *Aechmea nudicaulis* (Linnaeus) Grisebach, *Bilbergia amoena* (Loddiges) Lindley, *Hohenbergia augusta* (Vellozo) E. Morren, *Neoregelia johannis* (Carrière) L.B.Smith, *Nidularium angraensis* E. Pereira & Leme, *Nidularium billbergioides* (Schultes f.) L.B.Smith e *Nidularium innocentii* Len. Estas espécies variaram muito com relação ao seu tamanho, comprimento e largura das folhas (Figuras 5 a 12).

Durante o ano de 2015 foram verificados aproximadamente 60 machos vocalizando em bromélias fixadas no solo (*Aechmea blanchetiana*, *Bilbergia amoena*, *Hohenbergia augusta*, *Nidularium innocentii*, *Neoregelia johannis*) e aproximadamente 20 vocalizando em espécies de bromélias epífitas e rupícolas fixadas em árvores e paredões rochosos (*Bilbergia amoena*, *Nidularium angraensis*, *Nidularium billbergioides*).

A maioria dos machos vocalizando e se refugiando foram encontrados na espécie *Bilbergia amoena*.

Durante o esforço amostral no ano de 2015 foram realizadas algumas investidas em bromélias rupícolas fixadas em paredões rochosos e epífitas no dossel da mata a alturas mais elevadas. Foram verificados seis machos vocalizando em bromélias em paredões rochosos e quatro em bromélias no dossel, à distâncias de quatro metros ou mais do solo.

Os espécimes observados apresentaram muita habilidade em escalar troncos e folhas utilizando as dilatação dos dedos (Figura 4).



FIGURA 4. Machos se deslocando com grande habilidade para escalar utilizando suas dilatações dos dedos e artelhos.

Espécie	Classificação segundo o ambiente encontrado	FIGURA
<i>Aechmea blanchetiana</i>	Terrestre	1
<i>Bilbergia amoena</i>	Terrestre; rupícola; epífita	2
<i>Hohenbergia augusta</i>	Terrestre	3
<i>Neoregelia johannis</i>	Terrestre	4
<i>Nidularium angraensis</i>	Epífita; terrestre	5
<i>Nidularium billbergioides</i>	Epífita	6
<i>Nidularium innocentii</i>	Terrestre	7
Não identificada	Rupícola, epífita	8

Tabela 1. Espécie das bromélias que foram utilizadas como sítio de vocalização para o *D. brevipollicatus*; classificação de cada espécie quanto ao ambiente encontrado; Figura referente a cada espécie.



FIGURA 5. *Aechmea blanchetiana*



FIGURA 6. *Bilbergia amoena*



FIGURA 7. *Hohenbergia augusta*



FIGURA 8. *Neoregelia johannis*



FIGURA 9. *Nidularium angraensis*



FIGURA 10. *Nidularium billbergioides*



FIGURA 11. *Nidularium innocentii*



FIGURA 12. Não identificada

A oviposição foi verificada em apenas quatro das sete espécies de bromeliáceas (*Bilbergia amoena*, *Aechmea blanchetiana*, *Nidularium angraensis* e *Hohenbergia augusta*), onde as axilas foliares destas três espécies apresentam tamanhos bem variados. Sugerindo um padrão pouco uniforme em relação ao tamanho dos microambiente selecionadas para oviposição.

As desovas foram encontradas nas axilas basais das bromélias, onde estavam mais protegidos da incidência solar, com exceção dos embriões da axila 2 da Desova 17 que foram depositados no copo central da Bromélia D no Sítio 7 (Figura 16) (Tabela 2).

O microambiente fitotelmata onde foram registrados as desovas e girinos de *D. brevipollicatus* apresentaram sedimentos finos e uma quantidade relativamente pequena de detritos maiores (Figura 13), com exceção dos fitotelmatas dos Sítios 3 e 4, representados pela espécie de bromeliácea *A. blanchetiana* e *H. augusta* respectivamente, que apresenta um porte maior e conseqüentemente axilas foliares maiores, abrigando um volume maior de água e detritos grandes como folhas e pequenos gravetos, assim como o copo central onde foi encontrado parte da Desova 17 (Figuras 14, 15 e 16).

Foi inferido a temperatura e o ph da água contida nos fitotelmatas de sete desovas (Desovas 5, 6, 7, 8, 9, 10 e 12), pois os fitotelmatas das outras desovas apresentaram tamanho reduzido, com volume de água muito pequenos, não sendo possível a utilização do aparelho de inferência de ph (FT-P98130). Os sete fitotelmatas que tiveram seu ph e temperatura inferidos apresentaram uma variação de 3,2°C de temperatura, com a máxima de 22,2°C em dezembro e mínima de 19°C em Julho. O ph variou de 3,44 a 5,28, onde o ph mais ácido foi verificado no fitotelmata do Sítio 3 (Desova 7), e o mais básico no Sítio 2.

Foram registradas três diferentes medidas da altura em relação ao solo para as bromeliáceas com desova. Onde 14 desovas foram encontradas em bromélias no solo e três fixadas em arvores (Desovas 5, 11 e 12). As Desovas 5 e 11 do Sítio 2, foram encontradas em uma bromélia (*N. angraensis*) fixadas em uma arvore a 60 cm do solo, e a Desova 11 do Sítio 5 em duas bromélias (*B. amoena*) fixadas na primeira bifurcação de uma arvore à altura de 80 cm do solo.

Sítio	Desova	Bromélia - (Espécie)	Número de ovos				Total
			Axila 1	Axila 2	Axila 3	Axila 4	
1	1	A - (<i>B. amoena</i>)	6	5	9	-	20
1	2	B - (<i>B. amoena</i>)	7	15	-	-	22
1	3	C - (<i>B. amoena</i>)	5	-	-	-	5
1	4	D - (<i>B. amoena</i>)	7	4	-	-	11
2	5	A - (<i>N. angraensis</i>)	18	11	-	-	29
2	6	B - (<i>N. angraensis</i>)	5	3	-	-	8
2	12	A - (<i>N. angraensis</i>)	6	3	-	-	11
3	7	A - (<i>A. blanchetiana</i>)	18	-	-	-	18
4	8	A - (<i>H. augusta</i>)	4	4	-	-	8
4	9	A - (<i>H. augusta</i>)	4	-	7	-	11
4	10	A - (<i>H. augusta</i>)	-	4	-	4	9
5	11	A - (<i>B. amoena</i>)	7	5	-	-	12
7	13	A - (<i>B. amoena</i>)	7	-	-	-	7
7	14	B - (<i>B. amoena</i>)	5	13	-	6	24
7	15	B - (<i>B. amoena</i>)	10	-	5	-	15
7	16	C - (<i>B. amoena</i>)	3	5	-	-	8
7	17	D - (<i>B. amoena</i>)	4	4	-	-	8

Tabela 2. Número do sítio reprodutivo com suas referidas desovas; Bromélia individualizada por letras em cada sítio e espécie da bromélia; número de ovos depositado em cada axila; número total de ovos por desova.



FIGURA 13. Axila com sedimentos finos (Desova 14)

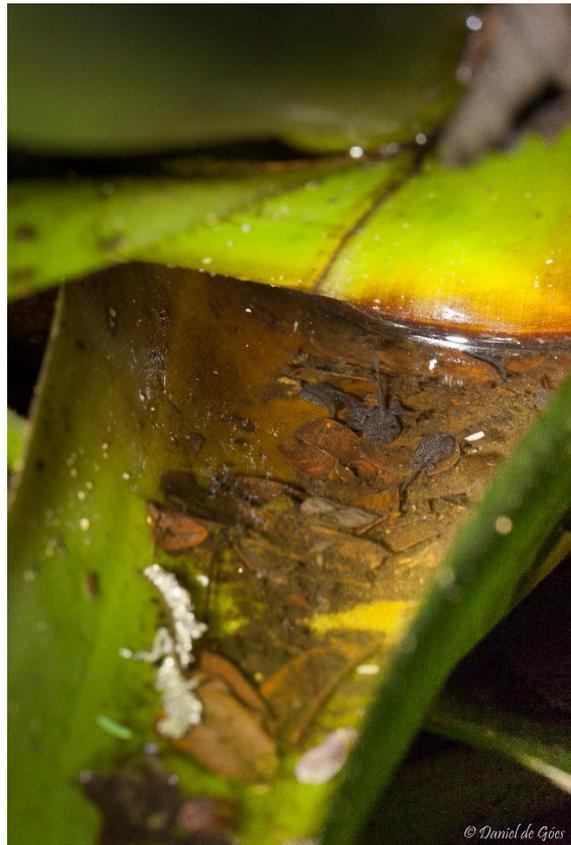


FIGURA 14. Axila da desova 7 com detritos grandes.



FIGURA 15. Axila da desova 9 com folhas grandes



FIGURA 16. Copo central com muitos detritos (Des. 17).

II.2. Desova

No total foram encontrados 17 desovas com embriões em diferentes estágios de desenvolvimento durante o ano de 2015, das quais seis foram encontradas no momento da oviposição e uma recentemente depositada (Tabela 3).

O *D. brevipollicatus* apresentou o comportamento de compartimentalização para 82% das oviposições (Figuras 17 e 18). Das dezessete desovas encontradas doze foram compartimentalizadas em duas axilas, e duas em três e apenas três não foram compartimentalizadas (Tabela 2). A compartimentalização foi sempre realizada entre axilas da mesma bromélia (Figuras 19 e 20), com exceção da Desova 11, que foi compartimentalizada em duas axilas de bromélias vizinhas, porém estas estavam muito juntas, fixadas à uma árvore.

Foi verificado a postura de duas desovas na mesma axila para os Sítios reprodutivos 4 e 7. No Sítio 7 as desovas 14 e 15 foram depositadas na Axila 1 da Bromélia B em datas diferentes, onde embriões em diferentes estágios ontogenéticos se desenvolveram concomitantemente (Figura 21). O mesmo ocorreu com os embriões das Desovas 8 e 9 na Axila 1 do Sítio 4. No Sítio 4 foi ainda verificado a postura de uma terceira desova (Desova 10), compartimentalizada nas Axila 2 e 4, onde seus embriões dividiram a Axila 2 com girinos de parte da Desova 8. Porém a os girinos desta já estavam nos estágios finais de metamorfose quando a Desova 10 foi depositada (Figura 22).

O número de ovos por desova foi consideravelmente variado, como é possível observar na Tabela 2, onde as menores desovas (Desova 3, 6, 8, 13, 16 e 17) apresentaram de 5 a 8 ovos apenas (Figuras 23), enquanto as maior apresentou vinte e nove ovos (Desova 5) (Figuras 24).

Todas as desovas apresentaram ovos pequenos, com média de 2,3 milímetros de diâmetro envolto por uma peça capsula gelatinosa, com média de 5,2 milímetros de diâmetro.



Figura 17. Compartimentalização da Desova 1.



Figura 18. Compartimentalização da Desova 2.



Figura 19. Desova 1 compartimentalizada.



Figura 20. Desova 14 compartimentalizada.

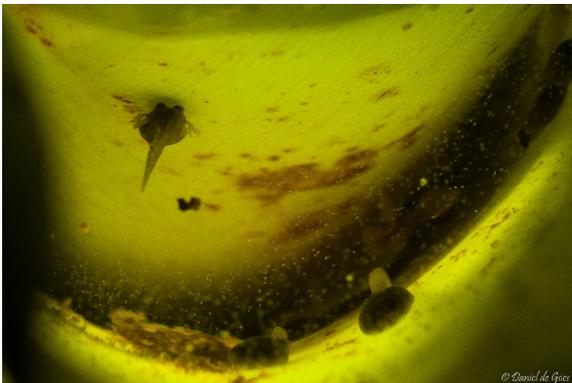


Figura 21. Girinos em Est. diferentes (Desovas 14 e 15)



Figura 22. Ovos com RM (Desovas 8 e 10).



Figura 23. Parte da maior desova encontrada (Desova 5).

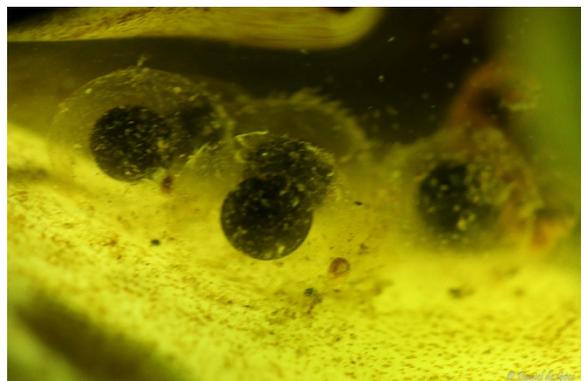


Figura 24. Exemplo de desova pequena. (Desova 6).

IV.3 – Aspectos do desenvolvimento ontogenético especializado.

O *D. brevipollicatus* apresenta ao longo do seu desenvolvimento ontogenético algumas peculiaridades que foram observadas através da microfotografia realizada em laboratório (Figuras 25 a 46), e da macro fotografia em campo (Figuras 47 a 54). Onde os embriões apresentaram estruturas embrionárias como brânquias externas, ventosas de fixação e formato do corpo, pertinentes aos estágios embrionários 21, 22, 23, 24 da tabela de GOSNER, concomitantemente com o surgimento dos botões dos membros anteriores pertinentes aos estágios larvais 26 e 27. (Figuras 27 a 30).

A partir da regressão total da brânquia do lado direito, do surgimento do espiráculo do lado esquerdo e do fim do processo de desaparecimento das ventosas orais (Figuras 29 e 30), o desenvolvimento larval passa assumir o padrão da tabela, porém neste momento os girinos já apresentavam a proporção comprimento/diâmetro dos brotos dos membros posteriores equivalente ao estágio 28 da tabela. A partir do estágio 29 finalmente apresentam apenas as características do estágio larval e não compartilham mais nenhuma estrutura com os estágios embrionários da tabela, pois além das brânquias externas terem regredido, as ventosas orais também sumiram. (Figuras 31)

Foram encontrados dezessete desovas durante o ano de 2015 (Tabela 3). Seis das dezessete desovas foram acompanhadas desde o momento da oviposição (Desovas 1, 2, 3, 4, 6 e 10), das quais duas foram interrompidas devido a morte de todos os embriões (Desovas 2 e 10). As Desovas 1, 3 e 4 apresentaram o tempo de desenvolvimento embrionário e larval muito parecidos (51 a 53 dias). Porém a Desova 6 apresentou o tempo consideravelmente menor de 44 dias. As outras onze desovas foram encontradas em diferentes estágios de desenvolvimento, das quais as desovas 5, 16 e 17 também apresentaram óbito para todos os embriões e/ou girinos, não sendo possível calcular o tempo de desenvolvimento larval. As Desovas 7, 8, 9, 11, 12, 13, 14 e 15 apresentaram sobreviventes até o final do processo de metamorfose, além de terem sido encontrados em períodos embrionários, o que tornou possível calcular o tempo de desenvolvimento larval para os girinos destas desovas (Tabela 3).

DESOVA	ESTÁGIOS OBSERVADOS	DATA QUE FOI ENCONTRADA	DATA DA MORTE DA DESOVA	FIM DA METAMORFOSE	TOTAL DE DIAS
1	1 até 46	08/07/2015	-	28/08/2015	51
2	1 até 19	24/07/2015	31/07/2015	Interrompida	7
3	1 até 46	26/07/2015	-	17/09/2015	53
4	1 até 46	28/07/2015	-	16/09/2015	51
5	(?)	03/09/2015	(?)	Interrompida	(?)
6	1 até 46	03/09/2015	-	18/10/2015	45
7	17 até 46	05/10/2015	-	11/11/2015	38
8	30 até 46	06/10/2015	-	31/10/2015	29
9	18 até 46	07/10/2015	-	11/11/2015	36
10	1 até 38	25/10/2015	27/11/2015	Interrompida	34
11	20 até 46	31/10/2015	-	05/12/2015	36
12	21/26 até 46	11/11/2015	-	13/12/2015	33
13	14 até 46	26/11/2015	-	07/01/2016	42
14	14 até 46	26/11/2015	-	06/01/2016	41
15	22/26 até 46	09/12/2015	-	11/01/2016	34
16	22/26	09/12/2015	(?)	Interrompida	(?)
17	21/26	09/12/2015	(?)	Interrompida	(?)

Tabela 3. Número de cada desova; estágios de desenvolvimento observados; data que foi encontrada cada desova; data da morte para as desovas que apresentaram óbito para todos os embriões ou girinos; data do fim do processo de metamorfose; número total de dias de observação para cada desova.

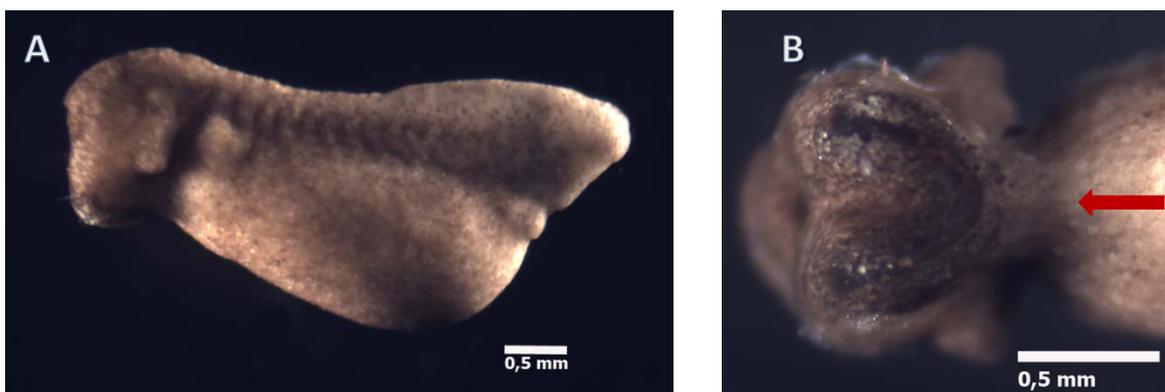


FIGURA 25. Embrião no estágio 18. A - vista lateral; B – detalhe da formação das ventosas de fixação. Lote (UNIRIO 4666), exemplar (15).

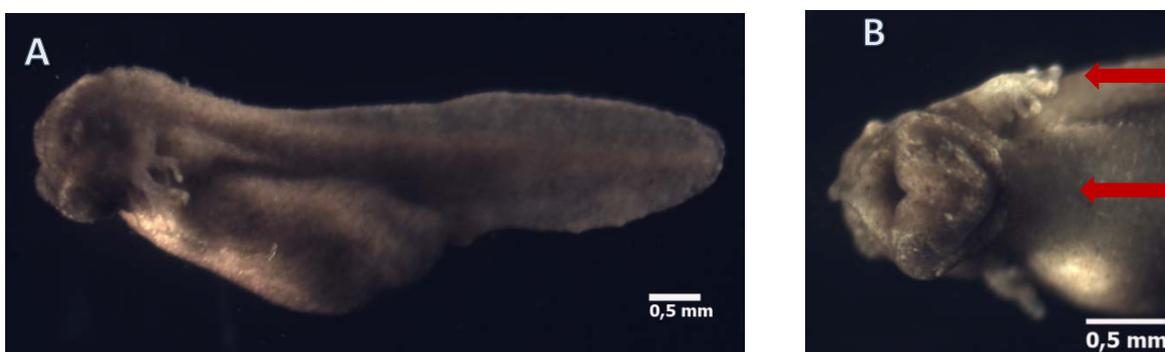


FIGURA 26. Embrião no estágio 20. A - vista lateral; B – detalhe da formação das ventosas de fixação, da boca e das brânquias externas. Lote (UNIRIO 4666), exemplar (9).

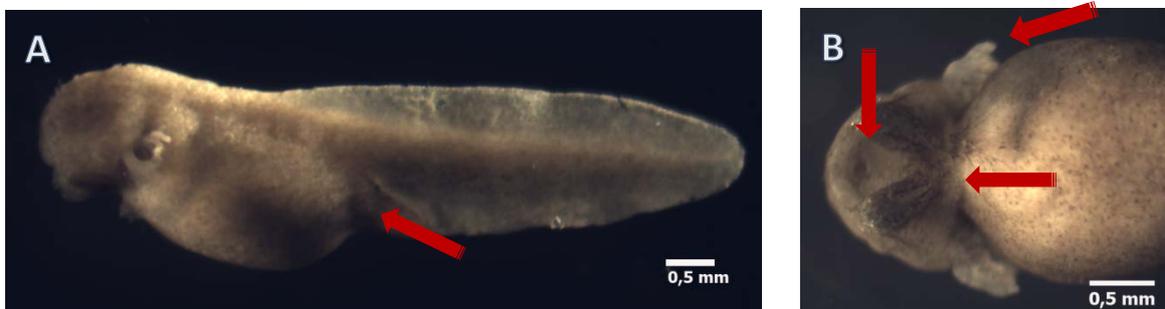


FIGURA 27. Embrião no estágio 21/26. A - vista lateral; B – detalhe da formação das ventosas de fixação, da boca e das brânquias externas. Lote (UNIRIO 4666), exemplar (11).



FIGURA 28. Embrião no estágio 22/26. A - vista lateral; B – detalhe da formação das ventosas de fixação da boca e das brânquias externas. Lote (UNIRIO 4666), exemplar (2).

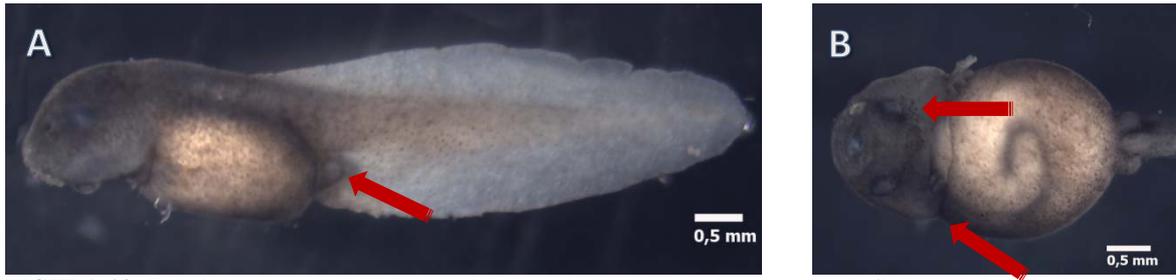


FIGURA 29. Embrião no estágio 23/27. A - vista lateral; B – detalhe das ventosas de fixação da boca e da regressão brânquias do lado direito. Lote (UNIRIO 4666), exemplar (3).



FIGURA 30. Larva no estágio 25/28. A - vista lateral; B – detalhe das ventosas de fixação da boca. Lote (UNIRIO 4667), exemplar (18).



FIGURA 31. Larva no estágio 29. A - vista lateral; B – detalhe da boca. Lote (UNIRIO 4665), exemplar (48).



FIGURA 32. Larva no estágio 30. A - vista lateral; B – detalhe da boca. Lote (UNIRIO 4665), exemplar (50).



FIGURA 33. Larva no estágio 31. A - vista lateral; B – detalhe da formação da perna, em vista lateral. (UNIRIO 4665), exemplar (61).

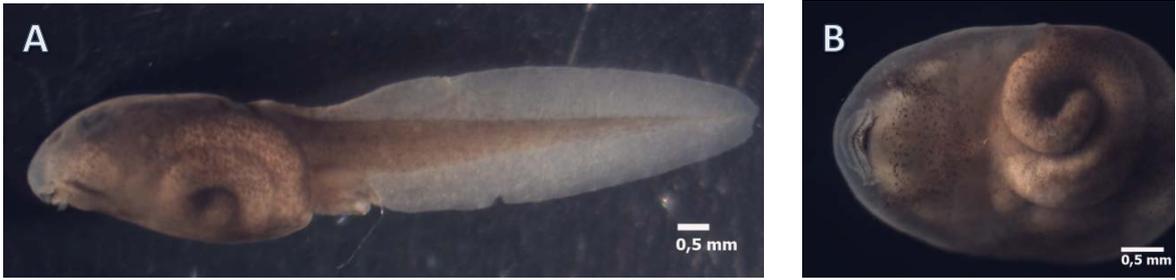


FIGURA 34. Larva no estágio 32. A - vista lateral; B – detalhe do intestino, em vista ventral. (UNIRIO 4668), exemplar (71).

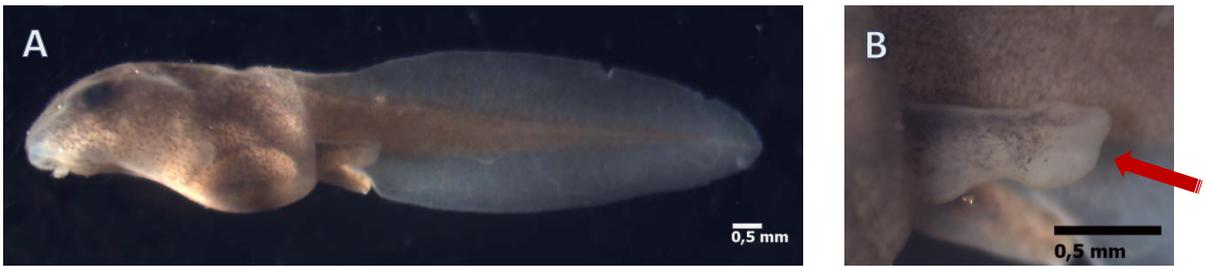


FIGURA 35. Larva no estágio 33. A - vista lateral; B – detalhe da formação da perna, em vista lateral. (UNIRIO 4668), exemplar (73).



FIGURA 36. Larva no estágio 34. A - vista lateral; B – detalhe da formação da perna, em vista lateral. (UNIRIO 4668), exemplar (78).



FIGURA 37. Larva no estágio 35. A - vista lateral; B – detalhe da formação da perna, em vista lateral. (UNIRIO 4668), exemplar (85).



FIGURA 38. Larva no estágio 36. A - vista lateral; B – detalhe da formação da perna, em vista lateral. (UNIRIO 4668), exemplar (86).

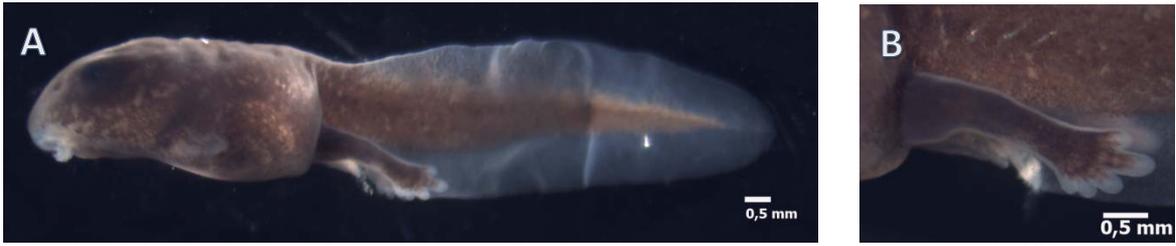


FIGURA 39. Larva no estágio 37. A - vista lateral; B – detalhe da formação da perna, em vista lateral. (UNIRIO 4668), exemplar (87).



FIGURA 40. Larva no estágio 39-40. A - vista lateral; B – detalhe da formação da perna e do tubo anal, em vista ventral. (UNIRIO 4665), exemplar (40).

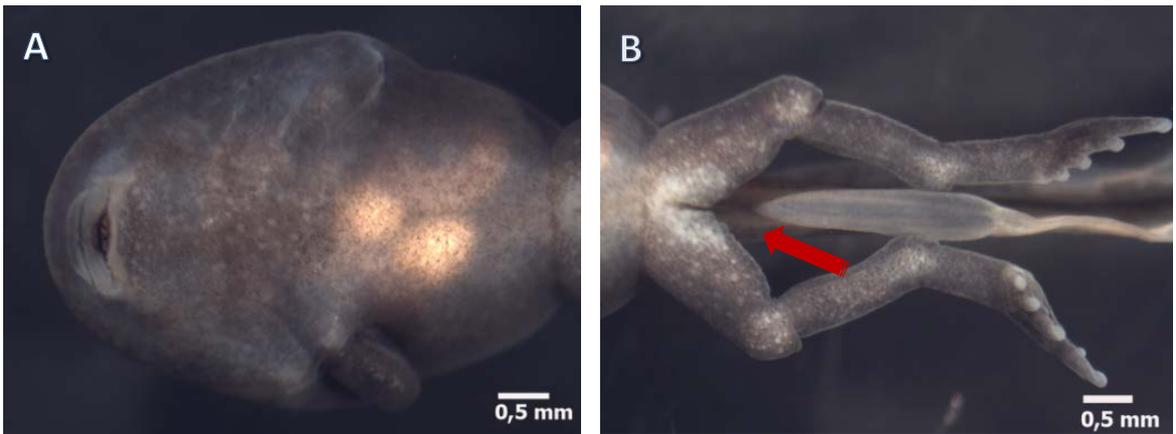


FIGURA 41 Larva no estágio 41. A - vista lateral; B – detalhe do início do surgimento do braço esquerdo; C – detalhe da formação da perna e do desaparecimento do ânus, em vista ventral. (UNIRIO 4669), exemplar (69).

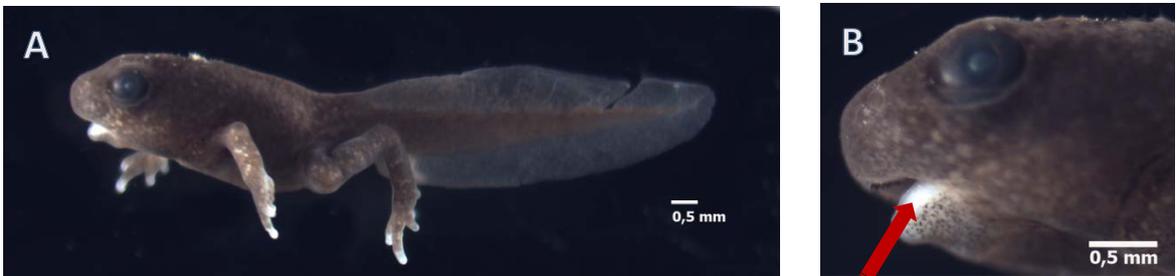


FIGURA 42 Larva no estágio 42. A - vista lateral; B – detalhe da boca, em vista lateral. (UNIRIO 4669), exemplar (72).

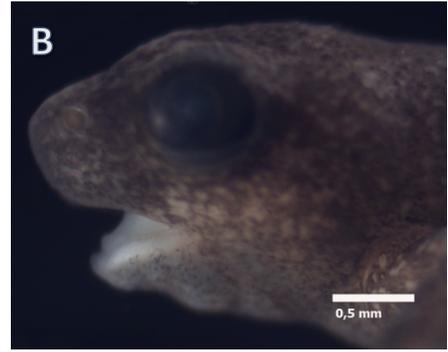


FIGURA 43. Larva no estágio 43. A - vista lateral; B – detalhe da boca, em vista lateral. (UNIRIO 4669), exemplar (75).

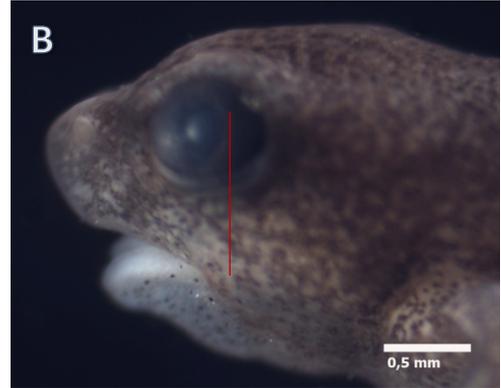


FIGURA 44. Larva no estágio 44. A - vista lateral; B – detalhe da boca, em vista lateral. (UNIRIO 4669), exemplar (80).

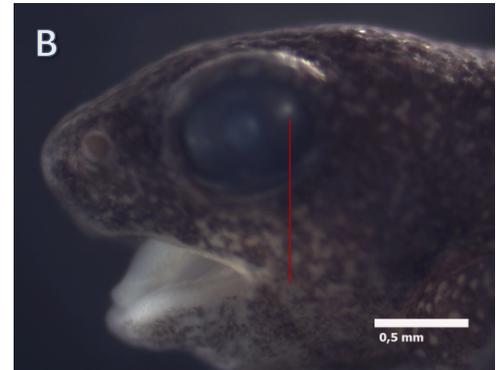


FIGURA 45. Larva no estágio 45. A - vista lateral; B – detalhe da boca, em vista lateral. (UNIRIO 4669), exemplar (77).

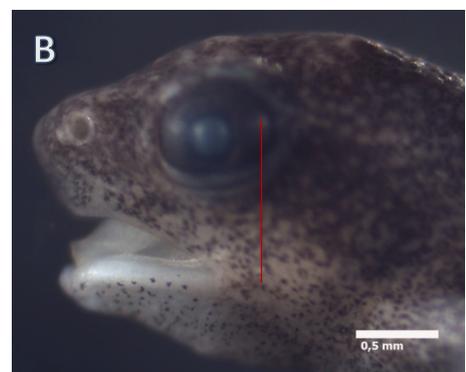


FIGURA 46. Larva no estágio 46. A - vista lateral; B – detalhe da boca, em vista lateral. (UNIRIO 4669), exemplar (84).

Registro fotográfico resumido do desenvolvimento ontogenético em campo.



Figura 47. Estágio 1

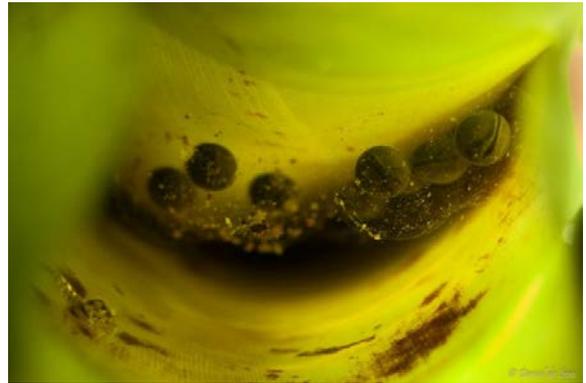


Figura 48. Estágio 14



Figura 49. Estágio 17



Figura 50. Estágio 20



Figura 51. Estágio 22/26

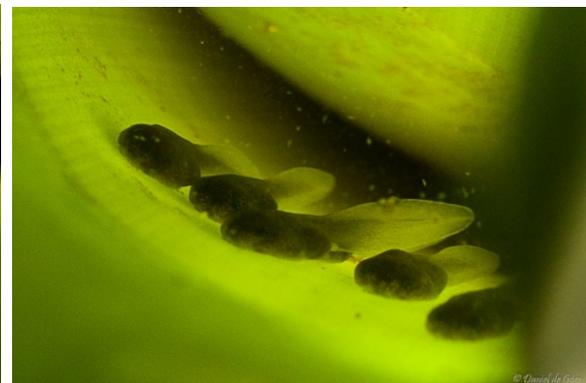


Figura 52. Estágio 31



Figura 53. Estágio 40



Figura 54. Estágio 46

IV.4. Aspectos ecológicos dos embriões e girinos

IV.4.1 - Alimentação

A Desova 7 foi depositada em um fitotelmata maior, facilitando a visualização dos girinos e favoreceu a observação do comportamento destes em seu ambiente natural. Aonde foi possível verificar girinos, ainda em estágios iniciais de desenvolvimento consumindo embriões mortos, em processo avançado de decomposição (Figura 55). No Sítio 5 foi possível verificar minúsculas larvas não identificadas sendo consumidas por girinos da Desova 11 (Figura 56).



FIGURA 55. Girinos da Desova 7 consumindo um girino morto em estágio de putrefação.



FIGURA 56. Girino da desova 11 consumindo uma pequena larva

IV.4.2 - Mortalidade

A maior causa da mortalidade de embriões nas desovas ocorreu devido a diminuição do nível da água associado ao acúmulo de matéria orgânica nas axilas. As Desovas 2, 5 apresentaram óbito para todos os embriões devido o processo de ressecamento do ambiente fitotelmata. As Desovas 1, 4, 6, 9, 11, 12 e 17 apresentaram óbito a todos os embriões de uma das axilas onde foram depositadas as desovas, porém a outra parte sobreviveu.

Os girinos apresentaram uma mortalidade baixa, com exceção das desovas 11, 16 e 17 onde morreram todos os girinos, em estágios avançados de desenvolvimento, devido à eventos catastróficos. Os girinos da desova 11 morreram devido à queda de um grande galho sob o Sítio 4, destruindo esta bromélia. Os girinos das Desovas 16 e 17 morreram devido ao ressecamento total dos ambientes fitotelmatas, aonde foram depositados estas desovas, assim como ocorreu no Axila 2 da Desova 14, onde morreram todos os girinos, em estágios avançados (Tabela 4).

Os apresentaram uma tolerância maior ao ressecamento, evidenciadas na desova 10, onde os girinos no estágio 27, a julgar pela proporção das patas, resistiram durante cinco dias à um nível muito baixo de água. Ao final deste período os girinos praticamente não tinham mais condições de natação (Figura 60 e 61). Outra ocasião de tolerância ocorreu com os girinos no estágio 42 da desova 11, que suportaram o ressecamento quase total da axila durante quatro dias (Figuras 62 e 63). Em ambos os casos a chuva encheu as axilas, após o período mencionado, salvando os girinos da morte.

A morte de todos os embriões das Desovas 2, 5 e parte das Desovas compartimentalizadas 1, 11 e 12 foram sucedidas por larvas saprófitas, ainda não identificadas, que consumiram os embriões mortos e as capsula gelatinosa remanescente (Figuras 57 e 58). Na Desova 5 (a maior desova encontrada), além das larvas saprófitas, foi verificado o surgimento de fungos nas duas axilas desta desova, que finalizaram o processo de decomposição da matéria orgânica oriunda do grande número de embriões mortos (Figuras 59 e 60).

NUMERO DE ÓBITOS (% POR DESOVA)

DESOVA	ESTÁGIOS OBSERVADOS	NÚMERO DE OVOS	EMBRIÕES	GIRINOS	TOTAL
1	1 até 46	20	11 (64,3 %)	0 (0,0 %)	11 (64,3 %)
2	1 até 19	22	22 (100 %)	0 (0,0 %)	22 (100 %)
3	1 até 46	5	0 (0,0%)	0 (0,0 %)	0 (0,0 %)
4	1 até 46	11	5 (45,5 %)	0 (0,0 %)	5 (45,5 %)
5	(?)	29	29 (100 %)	0 (0,0 %)	29 (100 %)
6	1 até 46	8	4 (50,0%)	0 (0,0 %)	4 (50,0 %)
7	17 até 46	18	8 (61,1 %)	2 (0,0 %)	10 (55,5 %)
8	30 até 46	8	0 (0,0 %)	1 (12,5 %)	1 (12,5 %)
9	18 até 46	11	5 (45,5 %)	0 (0,0 %)	5 (45,5 %)
10	1 até 38	9	2 (22,2 %)	7 (77,8 %)	9 (100 %)
11	20 até 46	12	4 (33,3%)	0 (0,0 %)	4 (33,3 %)
12	21/26 até 46	11	8 (72,7 %)	0 (0,0 %)	8 (72,7 %)
13	14 até 46	7	0 (0,0 %)	0 (0,0 %)	0 (0,0%)
14	14 até 46	24	3 (12,5 %)	13 (54,1 %)	16 (66,6 %)
15	22/26 até 46	15	0 (0,0 %)	2 (12,5 %)	2 (12,5 %)
16	22/26	8	0 (0,0 %)	8 (100 %)	8 (100 %)
17	21/26	8	4 (50%)	4 (50 %)	8 (100 %)

TABELA 4. Número da desova; estágios de desenvolvimento observados em cada desova; número de ovos depositados ou embriões encontrados em cada desova; número e percentual de embriões e girinos mortos; número e percentual do total de óbitos por desova.



FIGURA 57. Parte da Desova 1

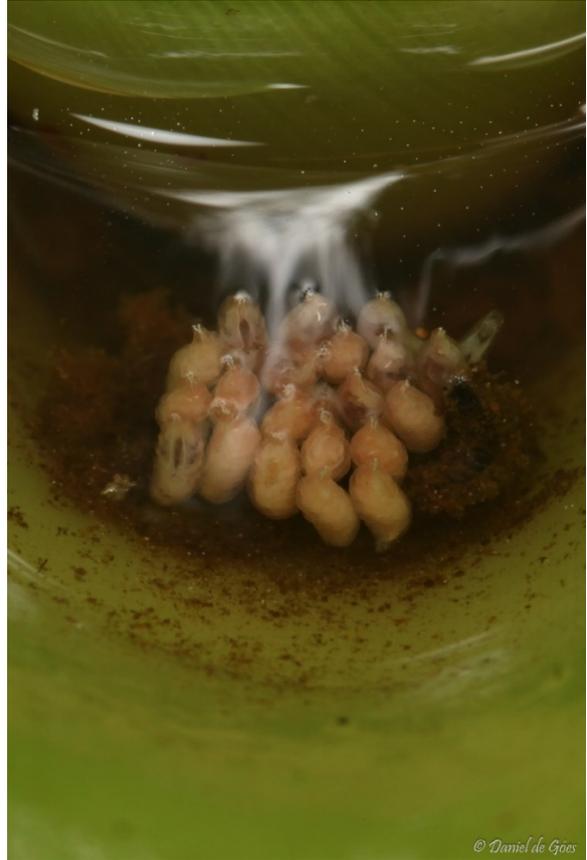


FIGURA 58. Larvas detritívoras consumindo os omortos



FIGURA 59. Desova 6 com volume baixo de água.



FIGURA 60. Fungos após a morte da Desova 6.



FIGURA 61. Girinos da Desova 10 (Est. 27).

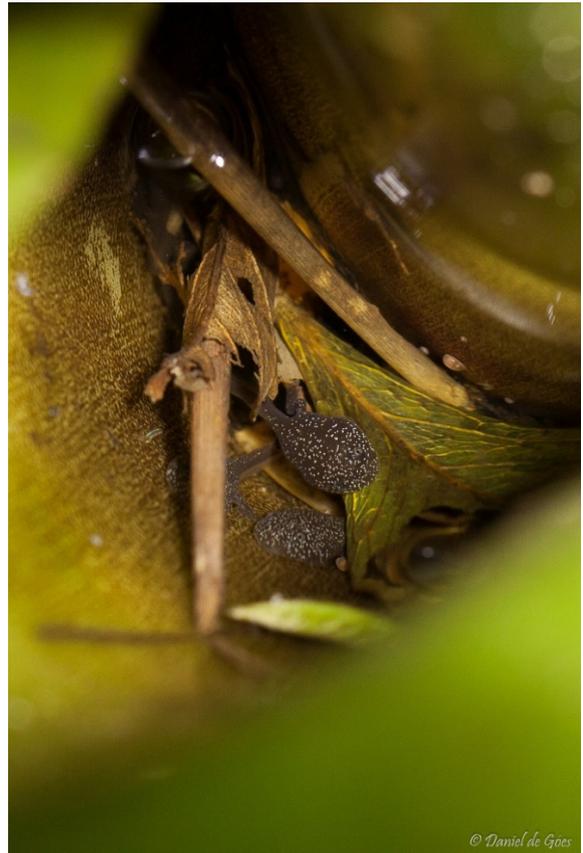


FIGURA 62. Os girinos da Desova 10 (Est. 40).

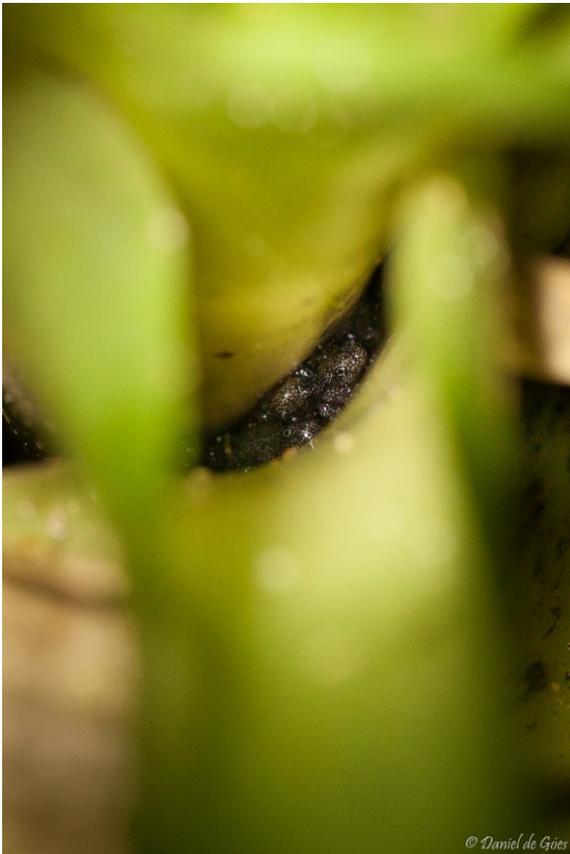


FIGURA 63. Girinos da Desova 11 com axila seca.



FIGURA 64. Girinos da Desova 11 após a chuva.

IV.4.3 - Predação

Foram avistados, observados e fotografados vários potenciais predadores visitando e conferindo as desovas (Tabela 5). No Sítio 4 foi verificada duas lacraias forrageando a bromeliácea e conferindo os fitotelmatas um por um. Uma das lacraias foi flagrada tateando com suas antenas os embriões expostos e fora da água da Desova 10 (Figura 70), assim como ocorreu com um opilhão na mesma desova (Figura 68). Diferentes espécies de aranhas e opilhões foram verificados forrageando dentro dos microambientes fitotelmatas que continham embriões e/ou girinos (Figuras 65 a 69), assim como formigas de grande porte (Figura 71). Uma espécie de inseto da Ordem Dermoptera foi flagrado compartilhando o ambiente fitotelmata de duas desovas diferentes, sendo que em uma delas (Desova 11) esse inseto foi verificado junto com os girinos, em uma situação em que a fitotelmata estava praticamente seco (Figura 72). Foi verificada, inclusive, a presença de ninfas de uma espécie bromelígena de Zygoptera, inseto da ordem *Odonata*, conhecida como voraz predadora de girinos, se desenvolvendo concomitantemente nas mesmas axilas dos girinos nas desovas 7, 8, 9, 14 e 15. Os girinos não apresentavam nenhuma mudança aparente no seu comportamento com a aproximação das ninfas de *Odonata* (Figura 73). Porém em nenhuma situação foi verificado a predação dos embriões ou girinos.

POTENCIAIS PREDADORES	SÍTIOS	DESOVAS	FIGURAS
ARANHAS	1; 7	1; 3; 11; 16; 17	65; 66
OPILHÕES	3; 4; 7	7; 8; 10; 15; 16	67; 68; 69
LACRAIAS	4	8; 10	70
FORMIGAS GRANDES	1; 2; 3; 4; 7	1; 3; 7; 13	71
INSETO DA ORDEM DERMOPTERA	5; 7	11; 13	72
NINFA DE ZYGOPTERA	3; 4; 7	7; 8; 9; 14; 15	73

TABELA 5. Potenciais predadores de embriões e girinos do *D. brevipollicatus*; Sítios e Desovas onde foram visto forrageando; Figuras ilustrativas de alguns de artrópodes predadores que foram flagrados muito próximos aos girinos.



FIGURA 65. Aranha estava no copo central da desova 17



FIGURA 66. Aranha na axila da Desova 16



FIGURA 67. Opilhão na folha das Desovas 15 e 16

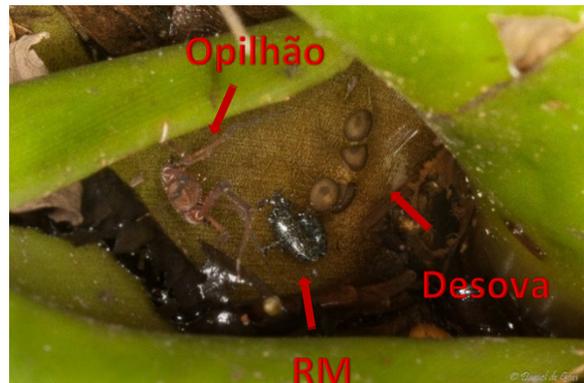


FIGURA 68. Opilhão, RM e ovos das Desova 8 e 10



FIGURA 69. Opilhão folha da desova 8.



FIGURA 70. Lacraia vasculhando a axila das Desovas 8 e 10



FIGURA 71. Formiga vasculhando a axila com RM.



FIGURA 72. Girinos compartilhando a axila com inseto (Ordem Dermoptera).



FIGURA 73. Larva de Odonata se desenvolvendo na mesma axila das Desovas 14 e 15.

IV.5 - Dimorfismo sexual nos adultos

Foi observado a presença de calosidade nupcial para todos os machos adultos encontrados em campo. Esta estrutura representou a única estrutura da morfologia externa de dimorfismo sexual na espécie. O reconhecimento desta estrutura foi fundamental para o reconhecimento do sexo em campo, quando os machos não estavam vocalizando. Esta estrutura foi reconhecida através da macro fotografia da mão dos adultos (Figura 76). Os machos apresentaram a fenda vocal indistinta. As fêmeas identificadas (n=17) apresentaram o CRA (comprimento rostro-anal) visivelmente maior que os machos (Figura 74 - C). Porém os indivíduos não foram medidos no presente estudo, com o intuito de influenciar menos possível no comportamento natural dos espécimes observados.



FIGURA 74. Vista lateral. A - Fêmea (UNIRIO 4560); B - Macho (UNIRIO 4547); C - Casal em amplexo

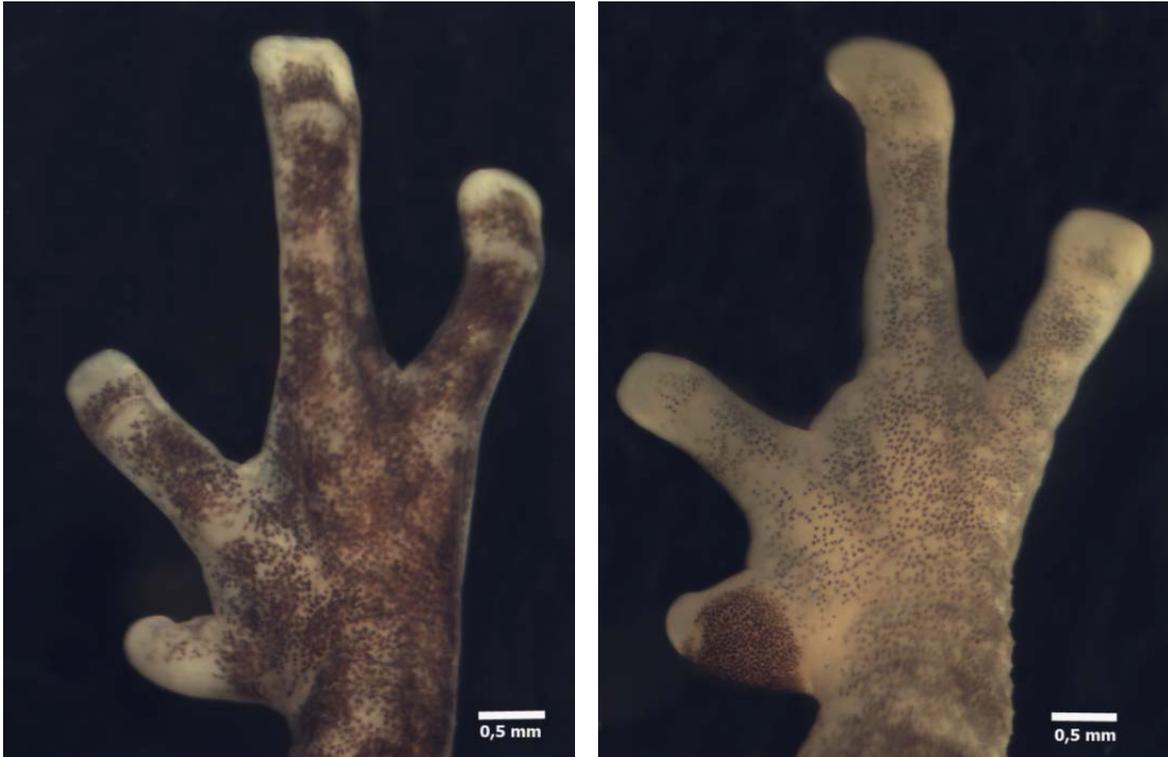


FIGURA 75. Microfotografia no microscópio estereoscópio da mão dos adultos em vista dorsal. A – mão da fêmea (UNIRIO 4625) sem calosidade nupcial; B – mão do macho (UNIRIO 4547) com calosidade nupcial.



FIGURA 76. Exemplo de macro fotografia da mão dos espécimes utilizada para identificação do sexo em campo através da verificação da calosidade nupcial. A – mão da fêmea sem calosidade nupcial; B – mão do macho com calosidade nupcial.

II.6 - Períodos e hábitos reprodutivos

No ano de 2015 foi verificado a vocalização, desovas, comportamentos de interação agonística entre os machos, durante os meses de Junho, Julho, Agosto, Setembro, Outubro, Novembro e Dezembro.

A vocalização desta espécie foi observada esporadicamente e na maior parte das vezes de forma isolada, com o registro de poucos machos vocalizando. Porém foi verificado a intensificação da atividade reprodutiva do *D. brevipollicatus* no mês de Julho e Outubro. Durante estes meses foi observado um maior número de machos vocalizando, aproximadamente seis por dia (treze dias) além de terem sido flagrados quatro eventos de reprodução, envolvendo amplexo (Um em Junho e três em Julho) e cinco desovas encontradas em Julho.

A intensificação da atividade sexual dos machos, observada pela maior exposição, e vocalização, apresentou uma profunda correspondência à ocorrência de chuvas. Todos os eventos expressivos de vocalização foram observados após fortes chuvas, durante chuvas moderadas ou precedendo uma chuva. Em nenhuma ocasião, porém, foi verificado a vocalização durante uma forte chuva, apesar do visível aumento da atividade e excitação dos machos, que nesta ocasião se apresentaram sempre expostos nas folhas das bromeliáceas, mas sem vocalizar. A atividade de vocalização dos machos apresentou uma forte correlação com a umidade relativa do ar alta e temperaturas amenas. A amplitude da temperatura em dias que haviam machos vocalizando (n=34) foi de 26,5 a 27 graus durante o dia e 20 a 22,9 graus durante a noite, e a umidade relativa do ar foi de 72% a 79% durante o dia, e 87% a 92% durante a noite.

A espécie em questão, porém, apresentou pouca especificidade com relação ao horário de vocalização. Os machos foram observados vocalizando durante todos os períodos do dia, inclusive durante tardes ensolaradas, após uma forte chuva na noite anterior (n=6), quando mata se encontrava molhada com os ambientes fitotelmatas repletos de água, e somente em locais protegidos da incidência solar direta. Ao longo dos meses de Junho de 2015 a Janeiro de 2016 foram observados eventos de vocalização, por um ou mais machos, em todos os períodos do dia (manha n=20; tarde n=25; noite n=30 aproximadamente). Incluindo os eventos de vocalizações de interações agonísticas, durante os confrontos entre machos residentes e invasores.

Foram flagrados cinco amplexos durante o ano de 2016. A primeiro amplexo flagrado ocorreu no dia 25 de Julho. Nesta ocasião o casal permaneceu em amplexo sobre a folha de um bromélia (*Billbergia amoena*) praticamente imóvel durante 27 horas e meia (19:10 horas do dia 25/06/15 até 22:40 horas do dia 26/06/15). O casal após todo este tempo em amplexo se soltou sem reproduzir (Figura 77). Os outros quatro amplexos foram bem sucedidos, e culminaram com a oviposição das Desovas 1, 2 e 3 no Sítio 1 durante o mês de Julho (Figuras 78, 79 e 80), e na Desova 6 no Sítio 2. O segundo amplexo teve duração de duas horas (18:00 até 21:07 horas do dia 08/07/15) (Figura 78). O terceiro apresentou duração de vinte e sete horas (17:06 horas do dia 23/07/15 até 20:00 horas do dia 24/07/15) (Figura 79). O quarto amplexo apresentou duração de 18 horas (18:00 horas do dia 26/07/15 até as 12:00 horas do dia 26/07/15) (Figura 80). O quinto amplexo foi flagrado apenas no momento da oviposição, não sendo possível inferir sua duração.

Todos os amplexos foram do tipo axilar. O segundo e o terceiro amplexos ocorreram com a presença de um segundo macho que competia intensamente pela posição do macho amplexado, como foi visto no item anterior desta seção, onde o segundo macho além de digladiar na tentativa de deslocar seu oponente, agarrava-se lateralmente a fêmea em uma espécie de amplexo lateral, inclusive entrando no interior das axilas com o casal no momento da oviposição. Durante os cinco amplexos observados a humidade relativa do ar variou de 83% a 94% e tempera de 19 a 25 graus celsius.



FIGURA 77 – Casal que não reproduziu.



FIGURA 78 - Machos 1 e 2 e uma fêmea no Sítio 1



FIGURA 79 – Evento 1 do sítio 1 (Macho 3 uma fêmea).



FIGURA 80 – Evento 3 do sítio 1 (Macho 2 e uma fêmea)

IV.7 - Manutenção do território, reprodução e cuidado parental

O presente estudo reconheceu existência de diversos sítios de vocalização, porém apenas oito deles foram considerados como sítios reprodutivos permanentes e acompanhados durante o ano de 2015 (Tabela 6), uma vez que para estes foi verificado o sucesso reprodutivo e/ou um longo período de manutenção por um macho residente. Outros potenciais sítios reprodutivos foram verificados devido a presença de machos vocalizando, porém não foram aqui considerados devido à ausência da manutenção do território pelo macho vocalizador ou a presença de desova, que confirmaria o sucesso reprodutivo em algum momento.

Em dois dos oito sítios reprodutivos, foi verificado apenas a manutenção e defesa do território por um machos, porém sem sucesso reprodutivo durante o ano de 2015. Nas outras seis ocasiões os machos tiveram êxito na reprodução. Apenas em um dos seis sítios para quais foi observado êxito na reprodução, não foi verificado a manutenção e defesa do território pelo progenitor da desova (Sítio 3) (Tabela 6).

O comportamento de manutenção e defesa do território por um macho residente, foi acompanhado pela presença constante de um segundo macho oportunista (n=6). Em um dos casos haviam três machos residindo o sítio, porém este sítio apresenta um grande número de bromélias (*A. blanchetia*) juntas (Sítio 1). Os Sítios 1, 3, 4, 7 e parte do Sítio 2 foram representados por bromélias terrestres fixadas no solo (Figuras 81, 83, 84, 87 e 82 respectivamente). Os Sítios 5, 6 e parte do 2 são representados por bromélias epífitas fixadas a uma árvore (Figuras 85, 86 e 82 respectivamente), e o Sítio 8 por uma espécie rupícola fixada a um paredão rochoso (Figura 88).

Os machos foram reconhecidos e individualizados em cada sítio reprodutivo através dos padrões de manchas dorsais e rostrais, assim como a identificação de cicatrizes em determinados espécimes. Estes machos foram identificados posteriormente através da análise das macro fotografias e fotografias close-up de vários ângulos, durante suas atividades e em repouso (Tabela 6).

Sítio	Posicionamento Global	Eventos	Desova	Machos envolvidos
1	23 K 0591838 / UTM 7457205	1	1	1 e 2
1	23 K 0591838 / UTM 7457205	2	2	2 e 3
1	23 K 0591838 / UTM 7457205	3	3	3
1	23 K 0591838 / UTM 7457205	4	4	2
2	23 K 0592133 / UTM 7457153	1	5	4 e 5
2	23 K 0592133 / UTM 7457153	2	6	4 e 5
2	23 K 0592133 / UTM 7457153	3	12	4 e 5
3	23 K 0592208 / UTM 7457175	1	7	-
4	23 K 0591950 / UTM 7457222	1	8	6 e 7
4	23 K 0591950 / UTM 7457222	2	9	6 e 7
4	23 K 0591950 / UTM 7457222	3	10	6 e 7
5	23 K 0592238 / UTM 7457208	1	11	8
6	23 K 0592149 / UTM 7457160	-	-	9 e 10
7	23 K 0592238 / UTM 7457205	1	13	11 e 12
7	23 K 0592238 / UTM 7457205	2	14	11 e 12
7	23 K 0592238 / UTM 7457205	3	15	11 e 12
7	23 K 0592238 / UTM 7457205	4	16	11 e 12
7	23 K 0592238 / UTM 7457205	5	17	11 e 12
8	23 K 0592218 / UTM 7457205	-	-	13 e 14

Tabela 6: Número dos Sítios reprodutivos com seus referidos pontos de posicionamento global, número dos eventos reprodutivos de cada sítio, número da desova e machos envolvidos em cada evento.



FIGURA 81 – Sítio 1



FIGURA 82 – Sítio 2



FIGURA 83 – Sítio 3



FIGURA 84 – Sítio 4



FIGURA 85 – Sítio 5



FIGURA 86 – Sítio 6



FIGURA 87 – Sítio 7



FIGURA – 88 – Sítio 8

O primeiro sítio reprodutivo (Sítio 1) (Tabela 6), foi representado por um aglomerado de bromélias da espécie *Billbergia amoena*, considerado aqui como um único sítio reprodutivo devido à proximidade entre elas (Figura 1) e pela manutenção dos mesmos três machos residindo, reproduzindo, competindo pelas fêmeas. Foi verificada a ocorrência de quatro eventos reprodutivos neste sítio durante o mês de Julho de 2015.

O primeiro evento reprodutivo ocorreu no dia 8 de julho, no qual foi observado todas as etapas do evento reprodutivo, do amplexo até a fim do processo de metamorfose das girinas. Este evento teve a participação de dois machos (Macho 1 e Macho 2) e de uma fêmea. Aparentemente quem reproduziu foi o Macho 1, pois este estava amplexado convencionalmente à fêmea. Porém o Macho 2 estava agarrado lateralmente à fêmea, e entrou junto ao casal nas duas axilas, durante a oviposição e fertilização dos óvulos (Figura 89).

O Macho 1 apresentou constante presença no sítio reprodutivo nos primeiros quatro dias após a reprodução, se mantendo sempre próximo a Desova 1 (Tabela 6), ao lado ou sobre o ambiente fitotelmata que a continha (Figura 90). Após os primeiros quatro dias, sua constância foi diminuindo, até que a partir do dia 23 de Julho não foi mais visto no sítio. O abandono prematuro dos embriões, aparentemente, ocorreu devida a mortalidade de grande parte deles, e o aparecimento de várias larvas, ainda não identificadas, que estavam consumindo os embriões mortos em uma das axilas que continham a Desova 1 (Figura 58).

O segundo evento reprodutivo ocorrido no Sítio 1 teve início no dia 23 de Julho e perdurou até a noite do dia 24, quando finalmente ocorreu a oviposição por uma segunda fêmea e fertilização dos óvulos (Desova 2). Esta desova teve a participação de um novo macho (Macho 3) e possivelmente do Macho 2. O Macho 3 estava em amplexo com a fêmea e o Macho 2 estava novamente agarrado lateralmente ao casal durante a fertilização dos óvulos dentro das axilas (Figura 91), assim como ocorreu no primeiro evento. O Macho 3 protegeu a Desova 2 durante três dias (Figura 92). Posteriormente a Desova 2 também foi negligenciada, pois os embriões (estágio 18) estavam morrendo, devido ao excesso de detritos acumulados nestas axilas associado à diminuição do nível da água. Assim como na Desova 1, desenvolveram-se larvas detritívoras, que consumiram os embriões mortos. Desta vez todos os embriões das duas axilas morreram no dia 31 de Julho.

O terceiro evento ocorreu um dia após do segundo (25 de Julho) em uma bromélia vizinha, e contou com a participação apenas do Macho 3, que reproduziu com uma terceira fêmea sem interrupção de outros machos produzindo a Desova 3 (Figura 93). Os girinos da

Desova 3 completaram o processo de metamorfose no dia 16 de setembro, e o Macho 3 foi visto no Sítio 1 até o dia 9 de Setembro, além de ter sido flagrado em íntima proximidade e, aparentemente, em posição de defesa aos embriões da Desova 3 diversas vezes (n=8) (Figura 94).

O quarto e último evento reprodutivo do primeiro sítio ocorreu no dia 28 de Julho. Envolveu apenas o Macho 2, que desta vez conseguiu amplexar e reproduzir com uma fêmea gerando a Desova 4. O Macho 2 além de ter participado dos dois primeiros eventos reprodutivos, disputando pelas duas primeiras fêmeas e possivelmente fecundado alguns de seus óvulos (Desova 1 e 2), continuou sendo visto e fotografado frequentemente perambulando por este sítio até o dia 19 de Outubro, inclusive sob a folha aonde estavam sendo criadas sua desova (Desova 4).

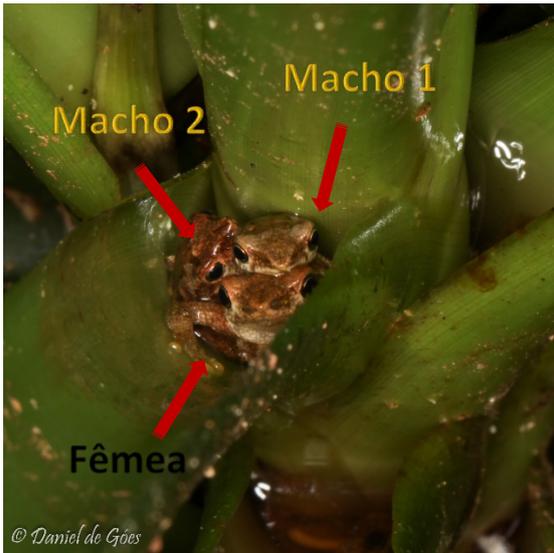


FIGURA 89. Momento da oviposição e fertilização (Desova 1).



FIGURA 90. Macho 1 em postura de defesa à Desova 1.

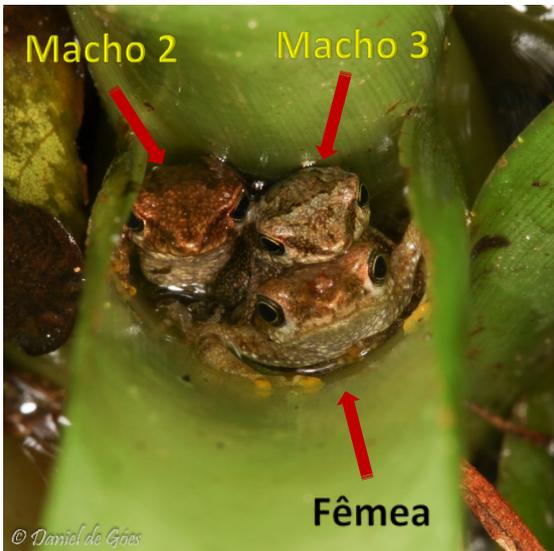


FIGURA 91. Momento da oviposição e fertilização (Desova 2).



FIGURA 92. Macho 3 em postura de defesa à Desova 2.

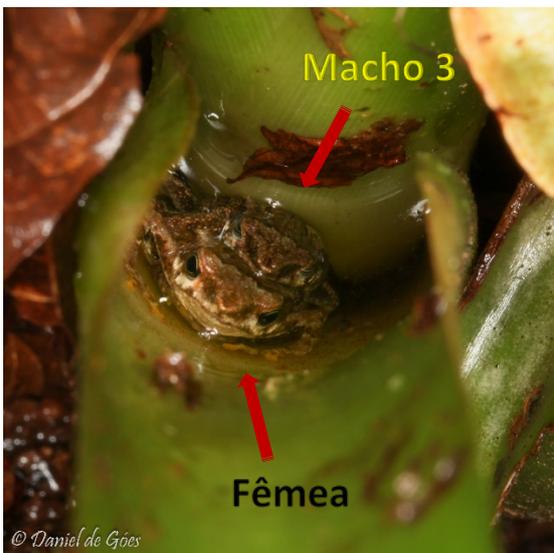


FIGURA 93. Macho 3 reproduzindo com uma terceira fêmea.



FIGURA 94. Macho 3 em guarda aos girinos da Desova 3

O segundo sítio reprodutivo (Sítio 2) foi constituído por bromeliáceas da espécie *N. angraensis*, onde havia três fixas em uma pequena árvore morta e duas no solo na base da mesma árvore (Figura 82). Esse sítio foi dominado pelo Macho 4, que foi observado vocalizando e forrageando pelas bromélias durante o mês de Setembro de 2015 a Janeiro de 2016. Um segundo macho (Macho 5) foi identificado dividindo o sítio com o Macho 4 a partir do dia 10 de Dezembro. Em 2015 ocorreram três eventos reprodutivos neste sítio, os dois primeiros ocorreram no início de Setembro e o terceiro no início do mês de dezembro.

O primeiro evento deste sítio ocorreu por volta do dia 5 de Setembro a julgar pelo estágio inicial dos ovos no dia em que foram encontrados (Desova 5) (Figura 59). Provavelmente contou com a participação do macho 4, que até este momento era o único macho presente neste sítio, e o qual foi visto diversas vezes rodeando o local antes e depois da desova, porém o evento não foi flagrado. A Desova 5 foi rapidamente abandonada, devido ao processo de ressecamento do fitotelmata e morte de todos os embriões (Figura 60).

O segundo evento ocorreu poucos dias após o primeiro, no dia 8 de Setembro, e contou com a participação do Macho 4, gerando a Desova 6 (Figura 95). Esta foi depositada nas axilas de um dos *N. angraensis* que estava na base da pequena árvore. Apesar do Macho 4 ter apresentado fidelidade ao Sítio 2, não foi verificada a guarda da Desova 6. O Macho 6 foi flagrado sempre nas bromélias fixadas na árvore. Quatro dos oito ovos depositados sobreviveram e chegaram até o fim do processo de metamorfose (Tabela 4) (Figura 96).

O terceiro evento do Sítio 2, assim como o primeiro não foi flagrado desde o início, e a Desova 12 foi encontrada no dia 11 de Novembro com embriões em estágios entre 21/26 (Tabela 3), porém novamente tudo leva a crer que o Macho 4 é o progenitor, pois ainda era o único macho presente no sítio. Para a Desova 12 foi verificada a constante presença do Macho 4, que foi diversas vezes flagrado sobre uma das axilas que continham a desova, sempre próximo aos embriões e larvas até o fim do processo de desenvolvimento (Figura 97) no dia 13 de Dezembro, além de ser flagrado em íntima proximidade com os recém-metamorfoseados (RM) (Figura 98). Os recém-metamorfoseados foram saindo da axila na qual se desenvolveram, dispersando pelas bromélias do Sítio 2 ao longo de três dias (Figura 99). O Macho 4 permaneceu utilizando este sítio, como refúgio e para vocalização até meados de Janeiro de 2016, quando foi realizada a última campanha de campo.



FIGURA 95. Desova 5 no Sítio 2

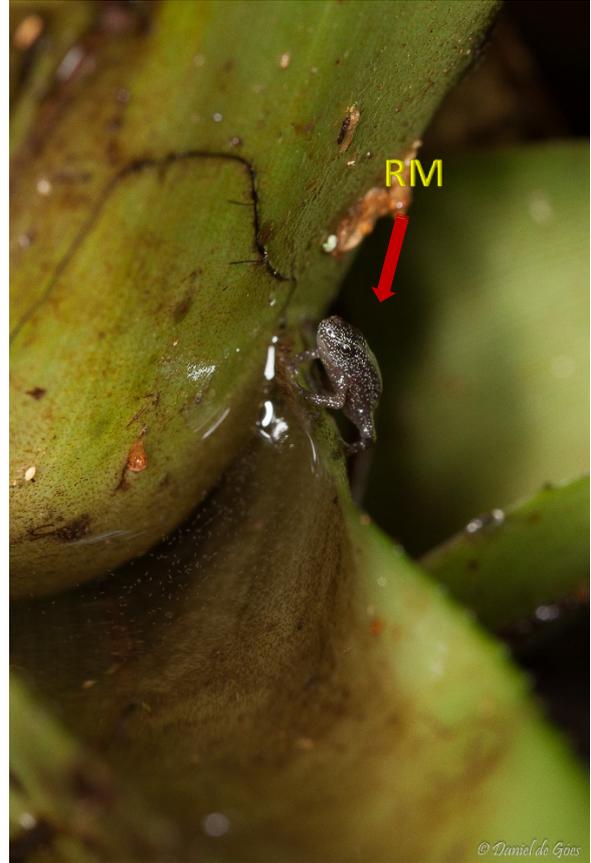


FIGURA 96. Recem-metamorfoseado da Desova 5

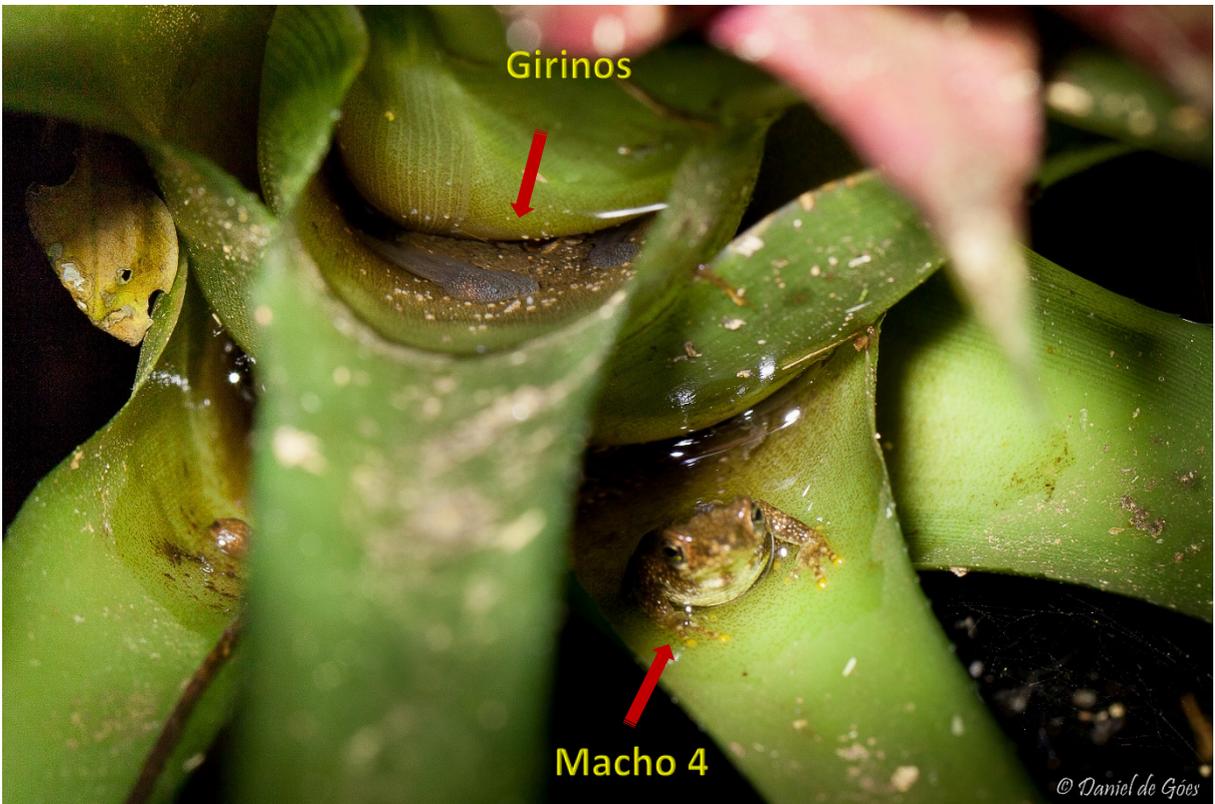


FIGURA 97. Macho 4 cuidando dos girinos da desova 12 no Sítio 2



FIGURA 98. Macho 4 e um recém metamorfoseado da Desova 12.

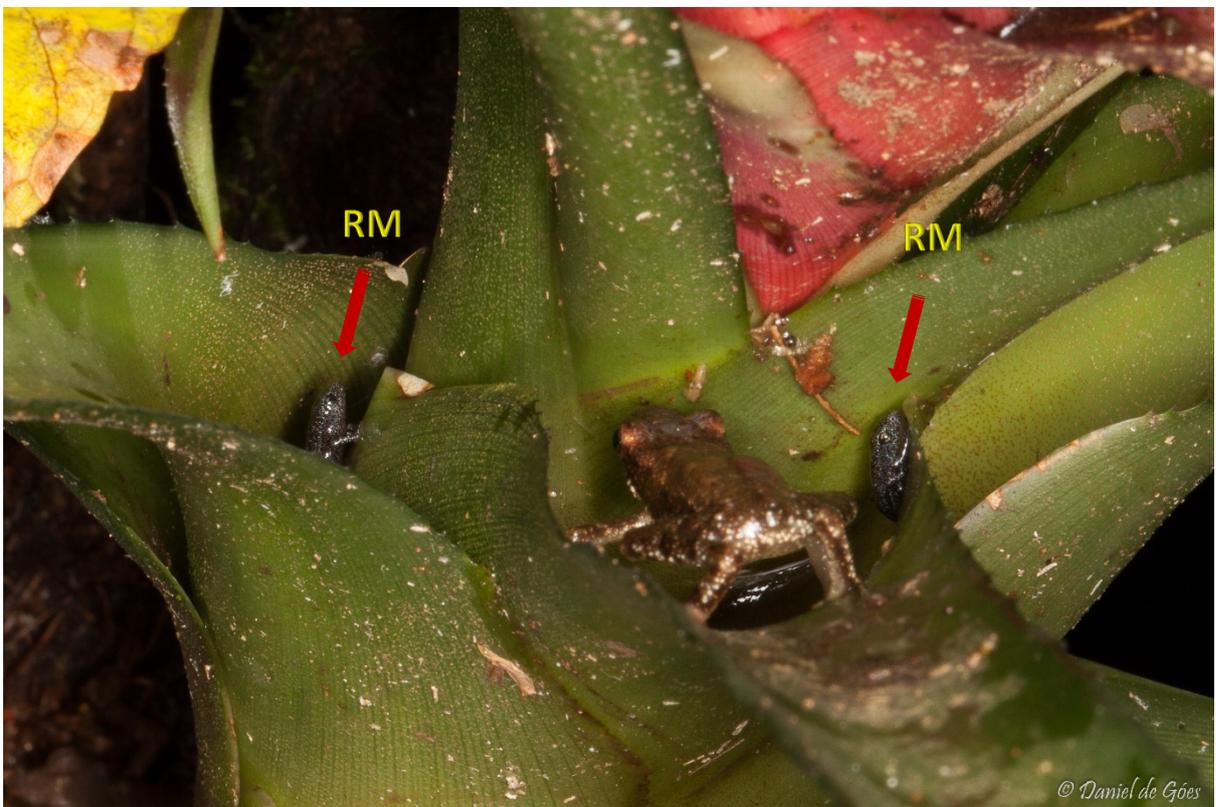


FIGURA 99. Recém metamorfoseados da desova 12 dispersando pelo Sitio 2.

O terceiro sítio reprodutivo (Sítio 3) (Tabela 6) representado por uma bromeliácea de grande porte introduzida no interior da reserva Rio das Pedras (*Aechmea blanchetiana*), fixada em um barranco (Figura 83), Onde foi depositado uma grande desova (Desova 7) (Figura 100). Foi verificado a presença de um adulto na folha da axila no início, quando foi encontrado a desova, porém neste caso sua presença não perdurou durante o desenvolvimento dos embriões (Figura 101).



FIGURA 100. Macho adulto encontrado apenas no começo de desenvolvimento da Desova 7.



FIGURA 101. Girinos abandonados da grande desova 7.

O quarto sítio reprodutivo (Sítio 4) (Tabela 6) foi representado por uma única bromélia terrestre (*H. augusta*), isolada de outras bromélias no interior da mata (Figura 84). Esta espécie, assim como a *A. blanchetiana*, possui um porte maior dos que as outras espécies. Neste sítio foi verificada a ocorrência de três desovas diferentes, depositadas no período compreendido entre o final de Setembro ao final de outubro. Foi observado a presença de um macho dominante e vocalizador (Macho 6) acompanhado de outro macho pequeno e oportunista (Macho 7) durante todo o mês de Outubro até o dia 26 de Novembro, quando foram visto pela última vez. O abandono deste sítio pelos Machos 6 e 7, provavelmente ocorreu devido à queda de um grande galho sobre a bromélia, destruindo parcialmente este sítio. Foi flagrado um intenso evento de interação agonística entre os machos, descrito com detalhes na próxima tópico desta seção, porém ambos permaneceram no sítio. O Sítio 4, apesar do isolamento, apresentou grande sucesso reprodutivo, onde foi verificado três eventos reprodutivos bem sucedidos, gerando três desovas (Desova 8, 9 e 10) (Tabela 6). Estes eventos não foram flagrados, não sendo possível saber qual dos dois machos estavam envolvidos em cada desova e avaliar a eficiência das duas estratégias, neste caso. Porém foi constante a guarda do Macho 6 às Desovas 8 e 10. Ele foi flagrado diversas vezes se posicionando à frente das axilas dessas desovas, aparentemente na tentativa de proteger os embriões ou girinos (Figura 102), algumas vezes inclusive entrando dentro das axilas devido algum estresse externo, como por exemplo a minha aproximação com o equipamento fotográfico, quando os girinos apresentavam o comportamento de se refugiar atrás do macho (Figura 103). O Macho 7, por sua vez, foi flagrado diversas vezes na axila ao lado que continha parte da desova 9 (Figura 104).



FIGURA 102. Macho 6 na vigília dos girinos da desova 8.



FIGURA 103. Girinos da desova 8 se refugiando atrás do macho 6.



FIGURA 104. Os Machos 6 e 7 cuidando das Desovas 9 e 10.

O quinto sítio reprodutivo (Sítio 5) (Tabela 6) foi novamente representado por bromélias da espécie *Billbergia amoena*, que se encontra fixa em uma árvore (Figura 85). Este sítio foi dominado apenas por um macho residente (Macho 8), que reproduziu uma única vez no dia 23 de Outubro gerando a Desova 11. O Macho 8 permaneceu no sítio durante parte do desenvolvimento dos seus girinos, mantendo íntima relação com eles (Figura 105). No dia 20 de Novembro o Macho 8 abandonou este sítio, pois o microambiente fitotelmata deste sítio começou a ressecar, baixando nível de água e diminuindo a viabilidade de desenvolvimento dos girinos, tornando a defesa dos embriões uma tarefa inútil, além de perder as características propícias à novos eventos de reprodução. Os girinos da Desova 11, porém, conseguiram sobreviver e prosseguir com o desenvolvimento larval, finalizando a metamorfose no dia 05 de Dezembro, apesar de terem permanecido por 4 dias (22 até 26 de Novembro) com o ambiente fitotelmata praticamente seco, onde estes girinos se desenvolveram com o microambiente apenas húmido, e sem a presença do Macho ((Figuras 106 e 107).



FIGURA 105. Macho 8 e Desova 11 no Sítio 5.



FIGURA 106. Girinos da Desova 11 com a axila seca.



FIGURA 107. Recém metamorfoseado da Desova 11.

O sexto sítio reprodutivo (Sítio 6) (Tabela 6) foi mais uma vez representado pela bromeliácea *Billbergia amoena*, fixa em uma árvore a 150 centímetros do solo, no interior da mata bem próximo a margem do Rio Grande (Figura 86). Este sítio foi dominado pelo Macho 9 durante um longo período compreendido entre o dia 24 de Julho, quando foi avistado pela primeira vez, até o dia 20 de Dezembro (Figura 108). Foi verificado a presença de um segundo macho (macho 10), avistado pela primeira vez no dia 26 de Novembro (Figura 109). Não foi verificado o sucesso reprodutivo à nenhum dos dois machos, porém os dois foram flagrados entrando em combate corporal diversas vezes, como está descrito na próximo item desta seção. Apesar da ausência de sucesso reprodutivo e da intensidade dos combates entres os dois machos, ambos permaneceram no sítio até meados de Janeiro, quando foi realizado a última campanha de campo.



FIGURA 108. Macho 9 no Sítio 6.



FIGURA 109. Machos 9 e 10 no Sítio 6.

O sétimo sítio (Sítio 7) (Tabela 6) foi formado por dez bromélias, (*Billbergia amoena*), enfileiradas próximas ao alojamento dos pesquisadores da Reserva Rio das pedras (ReRP). Estas bromélias se encontram no solo, parcialmente sombreadas por uma goiabeira (Figura 87). Este sítio foi dominado pelo macho residente e vocalizador (Macho 11) que curiosamente o foi flagrado em três ocasiões durante o dia, vocalizando empoleirado na goiabeira sobre as bromélias do sítio a dois metros do solo (Figura 110). Este macho foi visto vocalizando ou se refugiado nas bromélias e na vegetação de epífitas no tronco da goiabeira durante os dias 26 de Novembro a 20 de Dezembro de 2015. Este sítio também apresentou a constante presença de um segundo macho oportunista que não vocalizava (Macho 12), porém não foi flagrado nenhuma comportamento de interação agonística entre eles (Figura 111). As desovas do Sítio 7 foram encontradas, no dia 26 de Novembro, pouco tempo após a oviposição, não sendo possível verificar qual dos dois machos que estavam envolvidos em cada desova. Este sítio apesar de possuir características extremamente favoráveis a reprodução, a julgar pelo grande número de desovas ali encontradas (n=5) (Desova 13, 14, 15, 16 e 17) em um curto intervalo de tempo, apresenta um caráter ainda mais efêmero e vulnerável ao ressecamento do que o normal. O Sítio 7 se encontra em uma área parcialmente aberta e exposta a incidência solar direta (Figura 87), diferente dos outros sítios, que foram encontrados no interior da mata. Com isso o abandono prematuro do macho residente provavelmente ocorreu devido a um curto período de oito dias sem chover, que foi o suficiente para secar vários dos ambientes fitotelmatas, incluindo o ressecamento total de uma axila que continha 15 girinos em desenvolvimento.



FIGURA 110. Macho 11 vocalizando no vegetação epífita no a 210 cm do solo e Sítio 7.



FIGURA 111. Macho 11 vocalizando à direita e Macho 12 à esquerda calado, no sítio 7.

O oitavo sítio reprodutivo (Sítio 8) (Tabela 6) ocorreu em um bromeliácea de uma espécie rupícola ainda não identificada, fixada em um paredão de pedra a 210 centímetros do solo, aonde foi verificado a manutenção por um macho residente e vocalizador (Macho 13). Este permaneceu no sítio durante todo mês de dezembro, e foi constantemente acompanhado por um segundo macho oportunista menor (Macho 14) (Figura 112). Foi observado interações agonísticas entre esses machos diversas vezes, porém os dois se mantiveram no sítio. Até meados de Janeiro de 2016 não foi verificado o sucesso reprodutivo para nenhum dos dois.



FIGURA 112. Machos 13 e 14 no sítio 8.

IV.8 - Interação agonística e manutenção do território

As interações agonísticas que serão aqui descritas foram representadas pelo combate entre dois machos (macho residente e vocalizador vs machos oportunista e invasor). Essas interações ocorreram em duas circunstâncias distintas: (1) O confronto entre dois machos envolvendo somente a defesa do território (sítio reprodutivo) pelo macho residente, sem a presença de uma fêmea. (2) O confronto físico, envolvendo os dois machos e uma fêmea, durante o evento reprodutivo (amplexo, compartimentalização da desova e fertilização) ou seja uma disputa direta para amplexar e reproduzir com a fêmea.

As interações do tipo (1) apresentaram diversas etapas bem definidas; perseguição do macho invasor pelo macho residente, interação através de sinais visuais, vocalização de interação agonística e finalmente o embate físico. O objetivo foi subjugar o adversário ou simplesmente derruba-lo do sítio reprodutivo, empurrando-o frontalmente ou aplicando golpes com os membros anteriores e até mesmo utilizando os membros anteriores para deslocar os membros do oponente, desequilibrando-o. Em todas as circunstâncias que antecederam o combate por território, o macho residente e vocalizador apresentou o comportamento de se deslocar intensamente pelo sítio reprodutivo vocalizando em diversas direção (n=14). Ao se encontrarem frente a frente, o macho residente iniciava as exibições de sinalização visual de agressividade realizados concomitantemente com a vocalização de interação agonística. Nos confrontos flagrados durante o dia o macho residente realizou movimentos rápidos com os membros anteriores e posteriores, na frente do macho invasor. Os movimentação dos membros anteriores foram realizados de cima para baixo e de baixo para cima, de forma a levantar e abaixar um dos membros, rápido e vigorosamente, sobre o substrato (folha da bromélia). Os movimentos com os dois membros posteriores consistiram em “chutes” vigorosos (extensão e contração rápida dos membros posteriores), movimento conhecido como “foot flagging”. O macho residente exibia essa sinalização visual hora frontalmente ao oponente, hora de costas, possivelmente para exibir o vigor dos seus golpes com os membros anteriores. Foi também verificado para o macho residente, o movimento de abaixar e levantar, erguendo o corpo do substrato através do alongamento dos quatro membros “body raising”. Os eventos de interação agonística flagrados durante a noite apresentaram intensa vocalização, por parte do macho residente na maior parte das vezes, porém, as exibições de sinais de visuais foram mais rápidas e simplórias, nas quais foi verificado apenas as exibição do tipo “foot flagging”.

Durante a intensa vocalização e exibição dos sinais de agressividade pelo macho residente, o macho invasor apresenta uma postura passiva sem emitir sinais sonoros ou visuais, mantendo o corpo e a cabeça comprimidos sob o substrato (folha da bromélia), na maior parte das vezes (n=6). Porém quando o confronto físico já era eminente, devido a aproximação do macho residente, o macho invasor começava a apresentar alguns sinais de agressividade como o comportamento de golpear o ar com os membros posteriores (“foot flagging”).

O primeiro evento de interação agonística do tipo (1) ocorreu no Sítio 4 (Tabela 6), envolvendo os Machos 6 e 7. Este evento de interação perdurou durante toda a madrugada do dia 18 para 19 de outubro, tendo início as 22:40 horas, com a emissão de canto de encontro pelo macho maior e vocalizador (Macho 6). O embate físico se consumou as 22:05 quando o Macho 6, após ficar frente a frente com o macho oportunista (Macho 7), apresentou exibições visuais de agressividade do tipo “foot flagging” e logo após saltou sobre o Macho 7, amplexando-o (Figura 113). O Macho 7 começou a se deslocar e aplicar golpes com os membros posteriores, tentando se desvencilhar. Após dois minutos o Macho 7 conseguiu se soltar e se posicionou bem na margem da folha da bromélia. O Macho 6 se aproximou, e novamente tentou subir sobre Macho 7 e subjuga-lo. Porém neste momento o Macho 7 aplicou um golpe com um dos membros anteriores, derrubando o Macho 6 da bromélia. O Macho 6 logo depois de cair no solo, escalou a bromélia através de um pequeno arbusto vizinho, e continuou perseguindo seu oponente oportunista, sempre emitindo vocalização, enquanto o Macho 7 permanecia em silêncio e evitando se movimentar muito. Depois de dez minutos de perseguição, o Macho 6 conseguiu encontrar o Macho 7. Desta vez o Macho 6 foi vitorioso, utilizando seu membros anteriores para agarrar e deslocar os membros posteriores do Macho 7, derrubando-o no solo (Figuras 114). Este também logo escalou de volta a bromélia, porém assumiu uma postura passiva, totalmente diferente da do Macho 6, se mantendo em silêncio e se deslocando com a aproximação do seu rival, com o intuito de evitar um novo confronto. Neste caso o Macho 7, aparentemente, tinha o objetivo apenas de se beneficiar do macho residente e vocalizador, interceptando uma fêmea atraída pelo canto do Macho 6, e não tinha o intuito de expulsá-lo do sítio. Os dois foram vistos diversas vezes lado a lado sem apresentarem nenhum tipo de agressividade durante a manutenção do sítio pelos dois. Neste sítio não foi possível classificar os machos em residentes e invasor, pois os dois foram encontrados juntos desde a primeira vez.



FIGURA 113. Macho 6 subjugando o Macho 7 no Sítio 4.

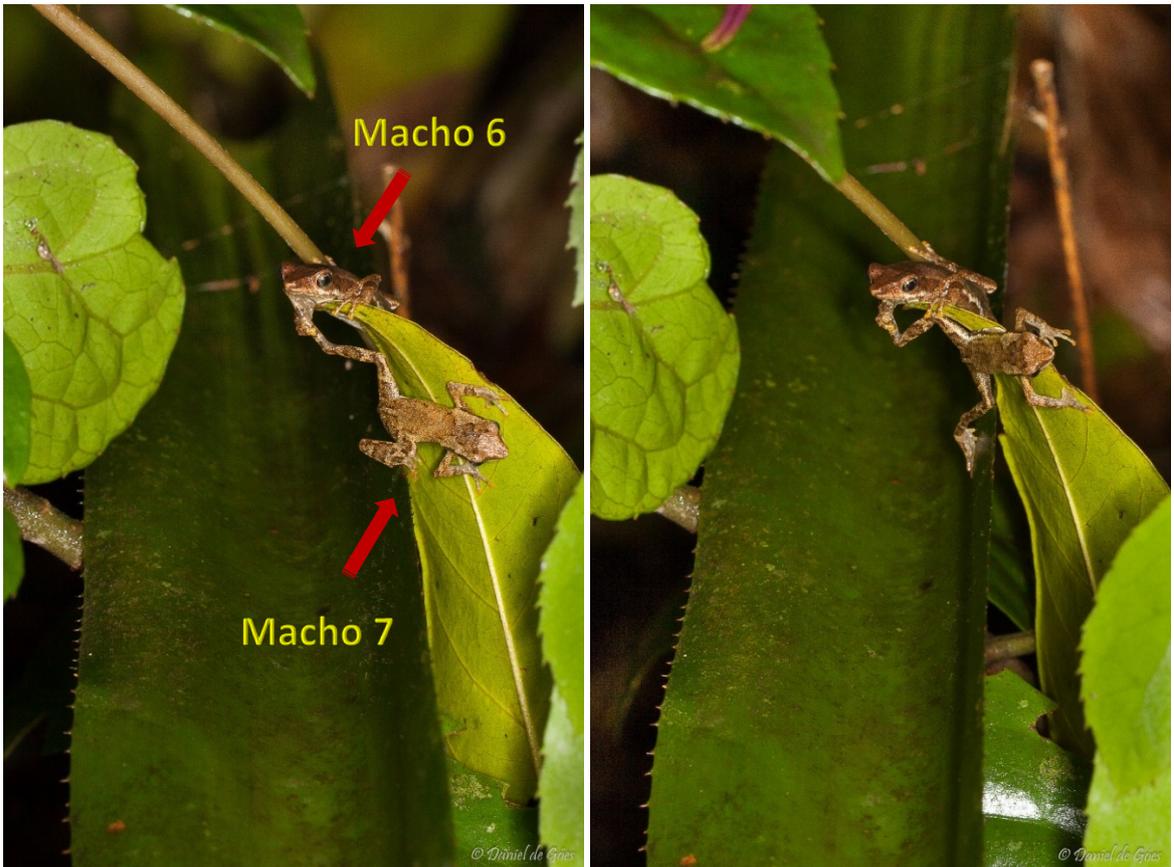


FIGURA 114. Macho 6 puxando um dos membros anteriores do Macho 7, desequilibrando e derrubando-o do Sítio 4.

O segundo evento de interação agonística do tipo (1) foi flagrado no Sítio 2 no dia 11 de Dezembro com participação dos Machos 4 e 5. O Macho 4 estava muito ativo perambulando e vocalizando pelo sítio, enquanto o Macho 5 se mantinha calado e quase sem se movimentar. O confronto teve início as 23 horas, quando os dois machos se posicionaram frente a frente na folha principal do sítio (Figuras 115). Neste caso ambos os machos assumiram uma postura agressiva durante as interações que precederam os combates. Apresentando intensa vocalização concomitantemente à exibições visuais do tipo “foot flagging”. Em seguida entraram em combate corporal, que se iniciou as 23:15, quando o macho invasor (Macho 5) atacou frontalmente o macho residente (Macho 4), agarrando-o pela cintura escapular, arrancando-o da axila (Figuras 116). Posteriormente o Macho 5 girou sobre o corpo do Macho 4, assumindo uma posição semelhante a do amplexo axilar. Nesta ocasião, porém, o Macho 5 não estava utilizando o primeiro dedo, com sua calosidade nupcial para se fixar às axilas como ocorre no amplexo axilar, mas sim para provocar injurias ao seu oponente, inclusive aos olhos (Figuras 117). O embate corporal teve duração de 12 minutos. As 23:27 o Macho 5 soltou seu oponente, porém continuou vocalizando e perseguindo o Macho 4. Nesta situação o macho residente (Macho 4) era menor que o macho invasor (Macho 5) e foi subjugado, porém permaneceu em seu sítio até meados de Janeiro. Já seu oponente vitorioso (Macho 5) foi visto pela última vez no dia 18 de Dezembro. Durante este período, porém, ambos foram vistos lado a lado sem apresentar nenhum sinal de agressividade (Figuras 118).



FIGURA 115. Machos 4 e 5 frente a frente no Sítio 2.



FIGURA 116. Macho 5 agarrando frontalmente o Macho 4.



FIGURA 117. Macho 5 girando sobre o Macho 4.



FIGURA 118. Macho 5 utilizando o 1 dedo no combate.



FIGURA 118. Machos 4 e 5 convivendo em aparente harmonia, durante período que não estavam ativos sexualmente, no Sítio 2.

A terceira dupla de machos que apresentou comportamento de interação agonística do tipo (1) foram os Machos 13 e 14 no Sítio 8. O Macho 13 apresentou sua atividade sexual intensificada nos dias 8 a 15 de dezembro, quando foi observado se movimentando pela bromélia e vocalizando diversas vezes, durante todos os períodos do dia, inclusive durante manhãs ensolaradas sucedidas à noites chuvosas. Foram observados cinco combates físicos anteceditos de vocalizações e sinalizações visuais de agressividade durante estes dias. As interações agonísticas ocorreram sempre nos momentos de maior excitação. No dia 8 foi observado o Macho 13 subjugar o Macho 14 em dois momentos diferentes a partir 20 horas. Nestas ocasiões o Macho 13 estava vocalizando intensamente e perambulando pela bromélia, enquanto o Macho 14 se mantinha calado e quase sem se movimentar. O confronto se deu logo após o encontro frente a frente, quando o Macho 13 rapidamente saltou sobre o Macho 14, amplexando-o (Figura 119). O macho 13, nesta situação, andou pela da folha bromélia, aplicando golpes com os membros anteriores afim de se desvencilhar, até que quando chegaram a ponta da folha o Macho 13 soltou seu oponente e retornou para o interior da axila foliar onde estava. No dia 13 de dezembro eles entraram em confronto corporal em três momentos diferentes, entre 10 e 15 horas. As interação que antecederam os combates

corporais durante o dia foram mais longas, pois envolveram um longo período de exibição visual, onde o Macho 13 exibiu o repertório completo de sinais visuais acompanhado de intensa vocalização. As exibições visuais realizadas pelo Macho 13 durante o dia apresentaram uma duração em média de 15 minutos. O Macho 13, após todos as sinalizações de agressividade se aproximava e pulava sobre o macho 14, agarrando-o pela cintura escapular (Figura 121). Os dois se empurravam frontalmente, na tentativa de derrubar o oponente da folha da bromélia. Outra tática adotada pelo Macho 13 foi girar sobre o corpo do oponente, na tentativa de aplicar um amplexo axilar (Figura 122), porém este movimento foi combatido por intensos golpes com os membros posteriores pelo Macho 14. O Macho 14 exibiu sinais visuais de agressividade do tipo “foot flagging” quando o confronto físico já era eminente e canto de soltura quando amplexado ou agarrados frontalmente pela cintura escapular. O Macho 13 dominou e subjugou o macho 14 em todas as cinco ocasiões observadas. O Macho 14 apresentou uma postura de submissão após as derrotas, comprimindo o corpo sobre a folha (Figura 122), e se deslocando pela bromélia com a aproximação do Macho 13, na tentativa de evitar outro combate corporal, porém não abandonou o sítio e sua condição oportunista. Os dois machos foram observados neste sítio de 1 de Dezembro a 5 de Janeiro.



FIGURA 119. Macho 13 amplexando o Macho 14 no Sítio 8 (20h)



FIGURA 120. Sequência de ações que antecederam o ataque do Macho 12 ao Macho 13. (13:30 horas).

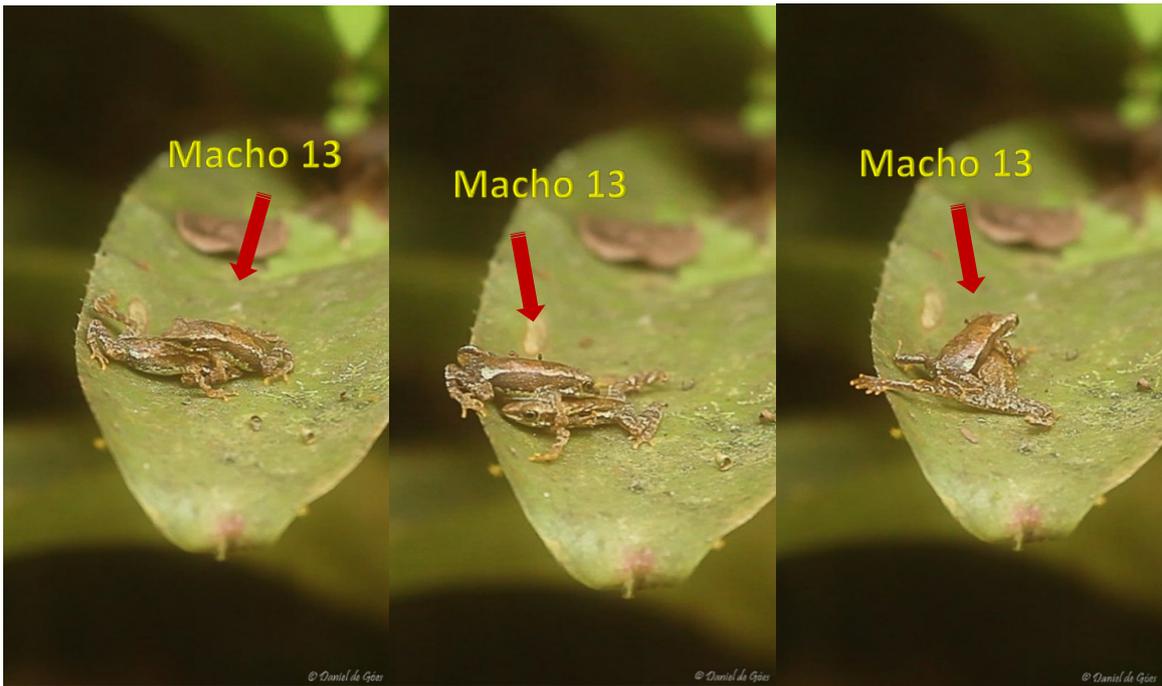


FIGURA 121. Sequência de ações que sucederam o ataque onde os machos se empurravam frontalmente na tentativa de derrubar seu oponente do sitio, que se encontrava a 200cm do solo. Por último o Macho 12 girando sobre o Macho 13, quando ambos começaram a desferir vigorosos golpes com os membros traseiros.



FIGURA 121. Macho 13 adotando uma postura de submissão, comprimindo o corpo sobre a bromélia, enquanto o Macho 14 retornava à axila foliar vocalizando.

O quarto evento de interação agonística do tipo (1) ocorreu no Sítio 6. Neste sítio, assim como no Sítio 2, o macho invasor (Macho 10) era maior do que o macho residente (Macho 9), e não parecia estar satisfeito com a condição de macho oportunista. Os dois machos apresentaram grande agressividade durante a comunicação antecedendo o combate físico. Houve intensa vocalização e sinalizações visuais de agressividade de ambos os machos antes do embate corporal. Eles foram flagrados entrando em confronto corporal nos dias 10 e 13 de Dezembro. Dois eventos de interação foram flagrados durante o dia, quando foi observado o repertório completo de sinais visuais de comunicação agressiva, com duração de 7 e 9 minutos acompanhados de vocalização de interação agonística por ambos os machos. Durante a noite foram flagrados repetidos eventos de interação agonística (n=5), onde os combates foram mais diretos, antecedidos por rápida exibição de comunicação visual do tipo “foot flagging”, apesar da intensa vocalização apresentada por ambos. Durante os combates corporais ocorridos à noite foi observado intensa agressividade. Eles ficaram perambularam pelo sítio, perseguindo um ao outro e digladiando durante grande parte da noite de 13 de Dezembro (20h as 22:20h). Os dois alternaram intensamente de posição, onde foi verificada vitórias e derrotas para ambos os machos (Figuras 122 a 124). Foi verificada a intenção do Macho 10 causar injúrias aos olhos do Macho 9, utilizando o primeiro dedo com suas calosidades nupciais (Figura 123). Apesar da intensidade dos embates físicos, os dois machos permaneceram no sítio após os combates.

Em todas as situações de interação agonística do tipo (1) as condições climáticas estavam extremamente favoráveis a reprodução, e os machos estavam sexualmente ativos, pois foi verificada a vocalização de outros machos durante estes dias. Todos os casos de confrontos foram intercalados por longos períodos de convívio pacífico entre os machos nos momentos em que estes não estavam sexualmente ativos.



FIGURA 122. Macho 9 tomando a iniciativa no combate.



FIGURA 123. Macho 9 amplexando o Macho 10.



FIGURA 124. Macho 10 amplexando o Macho 9.



FIGURA 125. Macho 10 utilizando subjugando o Macho 9.

A interação agonística do tipo (2) (disputa direta por uma fêmea) foi flagrada apenas duas vezes. O primeiro evento interação tipo (2) ocorreu no Sítio 1 durante o primeiro evento reprodutivo deste sítio, envolvendo o macho oportunista (Macho 1), que interceptou a fêmea atraída pelo macho vocalizador (Macho 2). O Macho 1 logo entrou em amplexo axilar com fêmea, e o Macho 2 amplexou a fêmea lateralmente. Iniciando um intenso conflito, onde ambos os machos desferiam vigorosos golpes com os membros posteriores, com objetivo de deslocar e expulsar seu oponente de sua posição. Em algumas situações, no momento em que a fêmea estava se deslocando de uma axila para a outra para compartimentalizar a desova, o combate se intensificava entre os dois machos. A fêmea também tentava golpear o Macho 2, enquanto se movimentava pela bromélia (Figuras 126 a 128). Este evento de combate teve a duração de uma hora e quinze minutos, intercalando momentos de tréguas e intensa agressividade, quando ambos os machos desferiam golpes e vocalizavam ao mesmo tempo. O combate cessou apenas quando o evento reprodutivo teve fim, com a oviposição e a fertilização por um ou ambos os machos. O Macho 2 soltou a fêmea e se dirigiu para fora da axila, seguido quase que imediatamente pelo Macho 1, porém este permaneceu na folha da segunda compartimentalização, mantendo guarda à desova (Figura 129).



FIGURA 126. Fêmea se deslocando pela bromélia.



FIGURA 127. Fêmea compartimentalizando a Desova 1.



FIGURA 128. Fêmea e Machos no momento da oviposição.



FIGURA 129. Macho 1 de guarda após a reprodução.

O segundo evento de interação agonística tipo (2), também ocorreu no Sítio 1 e contou com a participação do Macho 2 novamente, um terceiro macho menor (Macho 3) e uma nova fêmea. Este evento foi bem mais longo, com a duração de duas horas e trinta minutos. A princípio havia apenas o Macho 3, que foi encontrado em amplexo com a fêmea as 17 horas do dia 23 de Julho e permaneceu em amplexo até as 21:30 horas do dia seguinte (Figura 130). Sendo que a partir das 19 horas do dia 24 de Julho foi verificada a aproximação do Macho 2, dando início a disputa direta pela fêmea. A disputa perdurou até o fim do evento reprodutivo as 21:30 horas. Nesta ocasião não foi flagrado o momento que antecedeu o amplexo do Macho 3 com a fêmea, não sendo possível saber se este macho estava utilizando uma estratégia oportunista, como a de um macho satélite, ou se ele estava vocalizando ativamente. A partir das 19 horas do dia 24 o Macho 2, após visualizar o casal em amplexo, novamente iniciou uma sequência de insistentes tentativas de destituir o macho menor (Macho 3) da sua posição, utilizando os membros anteriores e posteriores para golpear seu oponente. Em quatro ocasiões o Macho 2 pulou sobre o Macho 3, e com seus membros anteriores puxava seu oponente pela cabeça ou pela cintura escapular com objetivo de arranca-lo de cima da fêmea. A insistente agressividade do Macho 2, fazia com que o casal ficasse extremamente inquieto, se movimentando e golpeando com os membros posteriores. Ambos indivíduos do casal em amplexo golpeavam o Macho 2 com vigorosos golpes dos membros anteriores. Porém os intensos golpes desferidos pelo casal não foram suficientes para abalar a obstinação do Macho 2, que continuava perseguindo o casal para onde estes fossem. O Macho 2 derrubou o casal amplexado da bromélia em duas ocasiões diferentes, e continuou perseguindo e atacando o casal no solo nas duas ocasiões. O casal voltou para a mesma bromélia nas duas ocasiões, apesar de haverem várias outras bromélias da mesma espécie (*Billbergia amoena*) ao lado.

Os três entraram na primeira axila as 18h, e lá permaneceram por uma hora, onde ocorreu a primeira oviposição (Figura 130). Logo em seguida a fêmea saiu da axila com os dois machos fixados à ela (Figura 131), e continuou se movimentando pela bromélia. As 19:50 horas, após o casal perambular pela bromélia, golpeando o Macho 2, eles conseguiram despista-lo parcialmente e entraram em outra axila para reproduzir novamente. O Macho 2, por sua vez continuou vocalizando e perambulando à procura do casal. Ao encontrar o casal, ele novamente entrou dentro da axila, agarrando o Macho 3 pela cabeça, aplicando uma espécie de “mata leão” e puxando-o para traz na tentativa de arranca-lo da sua posição (Figura 132). Por fim, as 21:10 horas, eles acabaram de se reproduzir, dando fim à interação

agonística. O Macho 3 foi o primeiro a sair da axila, se deslocando para a ponta da folha, aonde permaneceu parado até as 22 horas. O Macho 2 saiu da axila logo em seguida, se deslocando para a axila ao lado, onde não havia desova. A fêmea permaneceu dentro da axila da segunda desova até as 22 horas (Figura 134). Ambos os machos pararam de vocalizar e cessaram o combate.



FIGURA 130. Confronto dentro da primeira axila.



FIGURA 131. Trio se deslocando.

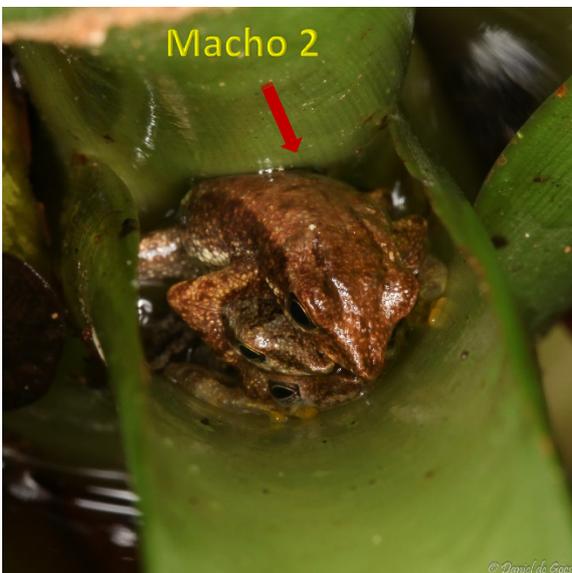


FIGURA 132. Confronto dentro da segunda axila.

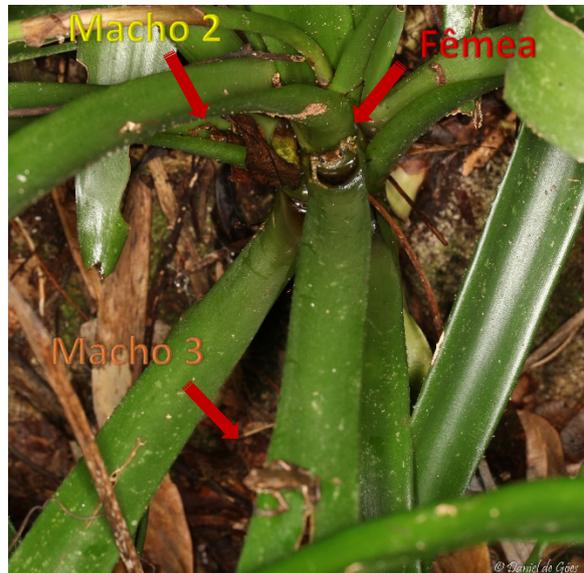


FIGURA 133. Momento que acabou a reprodução.

V – DISCUSSÃO

V.1 - Sítios de vocalização e oviposição

O *Dendrophryniscus brevipollicatus* é uma espécie com reprodução dependente dos vegetais da família bromeliáceae, pois sua ontogenia é especializada, já que o desenvolvimento de suas larvas ocorre, exclusivamente, nas axilas das bromélias. Esta característica peculiar classifica esta espécie como bromelígena (PEIXOTO, 1995), o que foi corroborado com os resultados do presente estudo, no qual todas as desovas desta espécie foram encontrados em axilas de bromélias. O *D. brevipollicatus* utilizou oito espécies diferentes de bromélias (*Aechmea blanchetiana*, *Bilbergia amoena*, *Hohenbergia augusta*, *Neoregelia johannis*, *Nidularium angrensis*, *Nidularium billbergioides*, *Nidularium innocentii* e uma espécie não identificada) como sítio reprodutivo (vocalização e/ou oviposição). Estas espécies variaram muito com relação ao tamanho, comprimento e largura das folhas, tamanho das axilas e substrato de fixação. A oviposição, porém, foi verificada em apenas quatro espécies, *Aechmea blanchetiana*, *Bilbergia amoena*, *Neoregelia johannis* e *Nidularium angraensis*, que também apresentam características e tamanhos distintos. A primeira delas, *A. blanchetiana* é uma espécie de grande porte, foi introduzida na (RERP), apresenta um porte bem maior e conseqüentemente o fitotelmata maior, mostrando um padrão pouco uniforme das espécies de bromélias selecionadas como sítio reprodutivo, dessa forma considerei-a como oportunismo em relação as outras espécies selecionadas para oviposição.

As observações dos eventos 1, 2, 3, 4 do Sítio 1 e o evento 2 do Sítio 2, os quais foram observados todas etapas dos eventos reprodutivos, desde a vocalização até a fertilização dos óvulos, me permitiu verificar que as bromélias selecionados pelos machos como sítios de vocalização funcionou também como sítio de oviposição, conferindo um caráter ainda mais importante à seleção de um microambiente fitotelmata favorável à reprodução e desenvolvimento das larvas pelo macho para a seleção sexual. Dessa forma a fêmea provavelmente leva em consideração, a qualidade dos sítios reprodutivos selecionados e defendidos pelo machos. Outro fato que reforça essa suposição é a manutenção do sítio reprodutivo e o grande esforço desempenhado por machos residentes em defender o território (sítio reprodutivo), mesmo na ausência de fêmeas, como foi observado e descrito nos item IV dos resultados.

Das trinta e uma axilas selecionados para a oviposição (Tabela 2), trinta foram encontrados em axilas basais das bromélias, com exceção do Axila 2 da Desova 17, a qual seus 4 embriões morreram em estágios iniciais de desenvolvimento (Figura 16). Este fato sugere uma preferência por axilas que proporcionem aos ovos e larvas um abrigo mais protegido, evitando a exposição excessiva ao sol e diminuindo as chances de aquecimento e evaporação da água contida nas axilas. O mesmo não foi observado para as desovas de *Scinax tupinamba* Silva & Alves- Silva, 2008, outra espécie bromelígena que coabita com *D. brevipollicatus*, onde apesar das desovas e girinos desta espécie terem sido registrados em duas espécies iguais de bromélias (*Bilbergia amoena* e *Aechmea blanchetiana*) e até mesmo na mesma planta como foi observado por GÓES (2012). Os adultos não apresentaram seletividade às axilas mais protegidos para oviposição, e sim para as maiores e mais expostas. Os girinos de *S. tupinamba* foram diversas vezes encontrados inclusive no copo central das bromélias, que ficam bem mais expostas à incidência solar e à potenciais predadores. Isto sugere que a estratégia reprodutiva da *S. tupinamba*, possua menos preocupação com a exposição das larvas dando mais prioridade ao tamanho das axilas e ao seu potencial aporte de nutrientes. A diferença da estratégia reprodutiva destas duas espécies bromelígenas pode estar relacionada ao fato dos girinos de *D. brevipollicatus* serem extremamente frágeis e bem menores do que os girinos de *S. tupinamba*, tornando essencial a seleção de um ambiente mais protegido para o desenvolvimento embrionário e larval.

Outra questão que apoia esta linha de raciocínio é que o *D. brevipollicatus*, na maior parte das vezes, compartimentaliza a desova e apresenta ovos com uma grande quantidade de vitelo que proporciona aos girinos, pouca ou nenhuma necessidade de se alimentarem durante seu desenvolvimento. Associado a isso eles possuem tamanho corporal diminuto (Média comprimento total, CT= 10,70mm, no estágio 31) (GÓES, 2012), e são muito pouco ativos, o que sugere uma baixa atividade metabólica e reduzido custo energético para manutenção do seu metabolismo. Tais características tornam possível ao *D. brevipollicatus* a seleção de um ambiente menor e mais protegido, com menor suporte de nutrientes, uma vez que a competição intraespecífica é suavizada devido à redução do número de girinos por axila proporcionado pela compartimentalização das desovas e pouca necessidade dos girinos se alimentarem. Diferente para *S. tupinambá*, onde a seleção de um ambiente com um bom aporte de nutrientes é de grande importância para o desenvolvimento das seus girinos, pois são obrigatoriamente exotrófico, necessitando ingerir alimento durante todo o desenvolvimento larval (modo reprodutivo 6), segundo HADDAD & PRADO (2005), além

dos girinos possuírem um tamanho corporal relativamente grande (CT aproximadamente = 25mm, no estágio 31) e serem bem ativos, aumentando consideravelmente o custo energético para se manterem durante a fase larval. Questão que provavelmente também influencia na compartimentalização das desovas feitas pela *S. tupinamba*, amenizando a competição intraespecífica entre os girinos, otimizando o espaço reduzido e a oferta limitada de nutrientes encontrados no ambiente fitotelmata.

A maioria das desovas foi encontrada em bromélias fixadas no solo (n=14) porém foi verificado a oviposição de três desovas (Desovas 5, 11 e 12) em bromélias fixadas em arvores (Sítios 2 e 5) a uma distância do solo de 60 e 80 cm respectivamente. Os sítios reprodutivos apresentaram uma variação de distância do solo de zero a 210 cm, corroborando com as distâncias inferidas das desovas encontradas no ano de 2011 por GÓES (2012) (zero, 80 cm e 120 cm). Os registros de quatro adultos em bromélias epífitas no dossel, seis em bromélias rupícolas em paredões rochosos acima de quatro metros de altura no ano de 2015 e a captura de um adulto em bromélia no dossel a 4,5m de altura do solo no ano de 2011 por GÓES (2012), somados a habilidade do *D. brevipollicatus* e em escalar proporcionadas por características morfológicas, como o formato esguio do seu corpo e dilatações nas pontas dos artelhos, indicam a presença desta espécie no dossel e em ambientes altos de costões rochosos. Os Sítios reprodutivos 6 e 8, formados por bromélias epífitas e rupícolas a uma distância do solo de 150 e 210 cm, respectivamente, corroboram com possibilidade da espécie não só habitar, mas também reproduzirem em bromélias no dossel e paredões rochosos à alturas do solo mais elevadas, apesar de quase não terem sido escutados machos vocalizando em bromélias no dossel, provavelmente devido à dificuldade de ouvir o canto débil desta espécie a maiores distâncias.

Outra questão que influenciou nos resultados encontrados para distância do solo para os sítios reprodutivos, foi o menor esforço amostral empenhado nas bromélias epífitas no dossel e rupícolas fixadas em paredões rochosos, devido à dificuldade do acesso, verificação minuciosa e observação destas bromélias, limitando a ocorrência dos sítios às bromélias mais próximas do solo.

V.2 – Desova

A variação de ovos por desova encontrada no presente estudo destoou da variação citada por FOUQUET *et al*, 2012, de 50 a 65 ovos, retirada da nota de CARVALHO (1949).

A posterior consulta a esta nota nos possibilitou inferir um equívoco na citação de FOUQUET *et al*, 2012, onde CARVALHO (1949) sugeriu uma variação de apenas 5 a 6 ovos por desova, levantando ainda a possibilidade desta espécie compartimentalizar a sua desova, corroborando em parte com o presente estudo, pois na maior parte das vezes, as desovas realmente foram compartimentalizadas, porém a variação do número de ovos por desova foi de 5 a 29 ovos no ano de 2015, corroborada pela variação encontrada durante as coletas no ano de 2011 por GÓES (2012) de 14 a 40 ovos, destoando da variação sugerida por CARVALHO (1949).

Provavelmente as desovas encontradas por CARVALHO (1949), pertenciam na verdade a uma espécie de *Scinax* do grupo *perpusilla*, pois o exemplar utilizado por ele para a descrição do girino de *D. brevipollicatus*, infelizmente, pertencia a uma espécie deste grupo, o que já havia sido observado por IZECKSOHN & CRUZ (1972). Outro aspecto que sugere isto, é o fato das coletas realizadas por CARVALHO (1949) terem sido feitas na região de Angra dos Reis, localidade vizinha onde a espécie *Scinax tupinamba* do grupo *perpusilla* foi descrita por SILVA & ALVES- SILVA (2008). Esta espécie deposita em média cinco ovos em cada axila, muito semelhante a variação achada por CARVALHO (1949) e ainda possui o comportamento de compartimentalização da desova (SILVA & ALVES- SILVA, 2008). Somado a estes fatos, o diâmetro dos ovos analisados por CARVALHO (1949) coincidem com o diâmetro analisado por esses autores, com 3 mm e destoam do diâmetro inferido em campo, para os ovos recém fertilizados, de 2,3mm e das medidas realizadas por GÓES (2012), onde a média do diâmetro dos embriões no estágio 13 foi 2,30mm (n=10) e a média dos ovócitos maduros igual a 2,20mm (N=48).

A análise das desovas encontradas no presente estudo corrobora em parte com o que já havia sido observado por LUTZ (1932), CARVALHO (1949) e IZECKSOHN (1993), onde em *D. brevipollicatus* as fêmeas depositam um reduzido número de ovos com muito vitelo segundo (IZECKSOHN 1993, PEIXOTO 1995), porém neste trabalho essa afirmação se confirmou em parte, pois foi verificado a postura de desovas relativamente numerosas com até 29 ovos, assim como no ano de 2011 foi verificado desovas com até com 40 embriões por GÓES (2012). Foi também verificado que os ovos possuem pigmentação escura contrariando o observado por LUTZ (1932), CARVALHO (1949) e IZECKSOHN (1993), que relataram a gema como amarela sem pigmento escuro.

Das dezessete desovas encontradas em 2015, apenas as Desovas 3, 7 e 13 não foram compartimentalizadas. Destas apenas a Desova 7 era relativamente grande, com 18

embriões depositados em uma única axila basal de uma espécie de grande porte introduzida no interior da mata (*Aechmea blanchetiana*). Esta espécie de bromélia apresenta folhas grandes e largas e conseqüentemente microambiente fitotelmata grandes e com um aporte de água e nutrientes maior do que das outras espécies selecionadas para a oviposição pelo *D. brevipollicatus*. Nesta mesmo sítio foi verificado três grandes desovas no ano de 2011, com 25, 35 e 40 embriões (GÓES, 2012), as quais também foram depositadas em uma única axila basal, sendo as duas últimas as maiores desovas já registradas para esta população de *D. brevipollicatus*. Estas quatro ocorrências demonstram um grande oportunismo do *D. brevipollicatus*, não só em relação à seleção para oviposição de uma espécie introduzida, mas também na compartimentalização ou não das desovas de acordo com o número de ovos a serem depositados e o tamanho das axilas do fitotelmata previamente selecionado, a fim de não sobrecarregar o microambiente, provocando uma maior mortalidade devido a mudanças nas condições químicas da água ou por competição intraespecífica entre os girinos, tendo em visto o espaço e os nutrientes limitados destes microambientes.

Apesar do oportunismo do *D. brevipollicatus* em relação a oviposição não compartimentalizada nas bromeliáceas de grande porte, a estratégia de compartimentalização foi verificada para 82% das desovas (n=14) no ano de 2015. A maior parte das desovas foi depositada em uma espécie de bromélia de pequeno porte *Billbergia amoena* (n=10), seguida pela espécies de médio porte *Nidularium angrensis* (n=3), e a bromélia *Hohenbergia augusta* (n=3), que apesar de ser uma espécie de grande porte possui folhas estreitas e conseqüentemente o ambiente fitotelmata médio. A grande ocorrência de desovas compartimentalizadas em fitotelmatas pequenos e médios sugere uma preferência a microambientes menores e mais protegidos para a criação dos embriões e girinos, assim como uma estratégia de dividir a desova para aumentar as chances de sobrevivência da prole. O que foi verificado para diversas desovas (Desovas 1, 4, 6, 9, 11, 12, 14 e 17), onde uma parte dos embriões morreu devido ao ressecamento ou acúmulo de detritos em uma das axilas e a parte que estava na outra axila sobreviveu.

As observações de interação agonísticas do tipo (2) no Sítio 1, descritas no item IV.8 dos resultados, mostrou que o comportamento de compartimentalização das desovas, foi acompanhado de uma incessante perseguição ao casal pelo macho não amplexado. Onde o casal, a não ser no momento da oviposição, golpeava e perambulava pelo sítio, no intuito de afastar e despistar segundo macho. Isto levanta a possibilidade de mais uma motivação para a compartimentalização das desovas. O comportamento de compartimentalização pode estar

também associado a questão das interações agonísticas do tipo (2), (disputa direta pela fêmea durante a reprodução), uma vez que foi verificada a constante presença de um segundo macho nos sítios reprodutivos observados (75%).

V.3 – Aspectos do desenvolvimento ontogenético especializado.

IZECKSOHN (1970) já havia mencionado a dificuldade de enquadramento dos embriões e larvas desta espécie nos diferentes estágios das tabelas de LAMBAUGH e VOLPE (1957) ou de GOSNER (1960), pois observou que alguns caracteres definidores de fases diferentes persistiam concomitantemente, inclusive verificou que em embriões no estágio 21 já começa a surgir os botões dos membros anteriores, corroborando com o que foi observado no presente estudo em ambiente natural, e por GÓES (2012) através da criação de girinos em laboratório. Os estágios embrionários finais 21, 22, 23, 24 apresentam características condizentes com os estágios larvais iniciais 26, 27 da tabela de GOSNER (1960), onde apesar dos embriões apresentarem todas as estruturas pertinentes aos estágios embrionários, como brânquias externas, ventosas de fixação, além do próprio formato do corpo que ainda possui o aspecto de embrião até o estágio 21 já se verifica a ocorrência dos botões dos membros anteriores (Figura 27), como também foi observado por GÓES (2012) para os embriões e girinos criadas em laboratório. Os botões dos membros anteriores já são visíveis em embriões do estágio 21, o que pela tabela de GOSNER só ocorre no estágio 26. Os últimos estágios embrionários 23 e 24 os botões assumem a relação comprimento/diâmetro referente ao estágio 27 da tabela GOSNER. Com isso os girinos desta espécie quando atingem o estágio 25, marcado por ser considerado o primeiro estágio larval, onde ocorre o desaparecimento total das brânquias externas e o surgimento do espiráculo, já possuem a relação comprimento/diâmetro das patas traseiras referente ao estágio 28 da tabela de GOSNER (1960). Do estágio 28 em diante, porém, as características passam a seguir o padrão da tabela de GOSNER (1960), o que era esperado, pois apesar *D. brevipollicatus* possuir uma ontogênese especializada, ele pertence à família Bufonidae, a qual foi utilizada como base para a confecção da tabela de GOSNER (1960). IZECKSOHN (1970) atribuiu o desenvolvimento diferenciado desta espécie ao fato dela possuir a ontogênese especializada, cujos embriões dispõem de grande reserva de vitelo devendo apresentar um período embrionário mais prolongado do que o observado nos bufonídeos.

O tempo total do desenvolvimento ontogenético verificado no ambiente natural, sujeito às diversas variáveis ambientais, variou de 44 a 53 dias, para as quatro desovas acompanhadas desde sua oviposição, que sobreviveram até o final da metamorfose (Tabela 3) Esta notável variação sugere uma plasticidade da espécie em relação ao tempo de desenvolvimento larval, que provavelmente está associado a instabilidade dos microambientes selecionados, pois como já foi discutido nas no primeiro item desta seção, além dos microambientes fitotelmata constituírem um ambiente vulnerável ao ressecamento, foi observado que a maioria dos fitotelmatas selecionados pelo *D. brevipollicatus* para oviposição são de bromélias de pequeno e médio porte que apresentam uma capacidade de armazenamento de água pequeno em suas axilas foliares, o que torna esses microambientes ainda mais instável e suscetíveis ao ressecamento. Com isso os girinos de *D. brevipollicatus*, aparentemente, possuem uma certa plasticidade com relação a duração dos últimos estágios larvais, apresentando a capacidade de acelerar o processo de autólise da cauda, quando o volume de água apresenta em um volume crítico a sua sobrevivência, onde essas estruturas passam a ser extremamente desvantajosas para o seu deslocamento, e conseqüentemente sua sobrevivência. Provavelmente uma adaptação à pressão seletiva, devido volatilidade do microambiente em que se desenvolvem.

V. 4 - Aspectos ecológicos dos embriões e girinos

V.4.1 – Alimentação

IZECKSOHN & CRUZ (1972) já haviam mencionado na descrição do girino de *D. brevipollicatus* a grande quantidade de vitelo presente em seus ovos e a persistência do vitelo no intestino das larvas até a metamorfose, sugerindo que elas possivelmente não necessitassem ingerir qualquer alimento durante o seu desenvolvimento. Isso fortalece a classificação desta espécie no modo reprodutivo número 8 (HADDAD & PRADO 2005) e em parte corroborado com GÓES (2012), quando foram criados alguns girinos para o estudo ontogenético, sem nenhuma oferta de alimento e chegaram até o final do desenvolvimento larval. Em outra ocasião, porém, os girinos foram criados com suporte alimentar, sendo observada uma mortalidade reduzida, além de um porte claramente mais robusto em comparação aos girinos que não foram alimentados, para todos os estágios observados, inclusive aos recém-metamorfoseados. Isto, somado ao fato do girino de *D. brevipollicatus*

apresentar o aparelho digestório e bocal bem formados, sugere oportunismo da espécie, que apesar de possivelmente não necessitar ingerir qualquer alimento durante o seu desenvolvimento larval, parece não desperdiçar alimentos disponíveis na água. Esta hipótese foi confirmada em campo no presente estudo, onde foram flagrados eventos de ingestão de diminutas larvas presentes no fitotelmata da Desova 11, e até mesmo o consumo de embriões mortos em estágio de putrefação por girinos sadios da Desova 7.

V.4.2 - Mortalidade

O maior índice de mortalidade ocorreu durante as fases embrionárias, onde a primeira e a terceira maiores desovas (Desova 2 e 5) apresentaram óbito para todos os embriões em estágios iniciais. Sendo que as duas ocasiões ocorreram, provavelmente, devido a diminuição do nível da água nos fitotelmatas que continham estas desovas. Associado ao grande número de ovos presentes nestas desovas, especula-se que pode ter havido mudança na temperatura e na composição química da água, como a diminuição do oxigênio dissolvido e alteração do pH da água contida nestes microambientes, que não foram toleradas pelos embriões. Embora tais parâmetros não tenham sido inferidos, neste caso pela dificuldade de aferição, será preciso uma investigação mais profunda a respeito da causa da elevada mortalidade dos embriões, assim como para a constante presença de larvas de insetos detritívoras nas desovas com embriões mortos.

Apesar da grande mortalidade de embriões devido a diminuição do nível da água dos ambientes fitotelmatas, sobretudo nas grandes desovas, os girinos apresentaram uma grande tolerância a diminuição do nível da água, e conseqüentemente às variações de temperatura e química da água.

V.4.3 - Predação

Em cinco das dezessete desovas encontradas foi verificada a presença de ninfas de Zygoptera, um insetos da ordem *Odonata*, que são conhecidas como vorazes predadores de girinos, porém ao contrário do que se esperava, não foi verificado nenhum sinal de predação por parte destas ninfas aos embriões e girinos de *D. brevipollicatus*. Aparentemente os girinos e ninfas Zygoptera apresentaram uma convivência harmônica durante o desenvolvimento larval de ambas espécies, onde os girinos se mostraram indiferentes a

presença destas ninfas (Figura 73). As observações aos sítios de oviposição verificaram, além da presença naiadaes de Zygopteras, a visita de diversos outros potenciais predadores aos sítios de oviposição. A aparente fragilidade e vulnerabilidade dos embriões e girinos de *D. brevipollicatus*, associado ao seu valor nutricional, nos levaram a crer que fossem presas de grande interesse à inúmeros potenciais predadores que vivem ou forrageiam nestes ambientes. Porém ao contrário do que se esperava, não foi verificado nenhum evento de predação aos girinos, o que sugere a possibilidade de uma defesa química dos embriões e girinos desta espécie. Essa possibilidade seria reforçada pelo fato de girinos de outras espécies da família *Bufo* possuírem defesa química, como a impalatabilidade dos girinos de espécies do gênero *Rhinella*, à predadores vertebrados, (SILVA & GIARETTA, 2009) porém essa defesa química dos girinos de *Rhinella* não apresenta a eficácia para predadores invertebrados. Ainda assim, a constante presença das náíades de Zygoptera e outros potenciais predadores invertebrados junto com os embriões e girinos e a ausência de eventos de predação aos girinos, reforçam a possibilidade de alguma defesa química desta espécie.

V.5 – Dimorfismo sexual

Alguns importantes estruturas morfológicas que diferenciam o sexo desta espécie foram apontadas no por GÓES (2012), como: o primeiro dedo do macho é bem reduzido, o antebraço do macho é um pouco mais espesso do que o da fêmea, o macho apresenta comprimento rostro-anal (CRA) menor que o da fêmea. Este último se mostrou relevante, porém menos expressiva que a verificada por IZECKSOHN (1993), no material de *D. brevipollicatus* da cidade do Rio de Janeiro, localidade tipo. IZECKSOHN (1993) observou o CRA máximo para os machos de 22mm e para as fêmeas de 26mm, enquanto que no material analisado da população de Mangaratiba por GÓES (2012) estas medidas foram respectivamente 21,85mm (UNIRIO 776) e 23,90mm (UNIRIO 2615), apresentando a média do CRA igual a 21,62 mm (n=9) para as fêmeas e 19,56 mm (n=21) para os machos, onde as fêmeas são em média 9,6% maiores que os machos. O comprimento rostro-anal (CRA) assim como as diferenças de tamanho do primeiro dedo e da espessura do antebraço, porém não foram utilizado para o reconhecimento do sexo em campo pois estas características são muito sutis e deixaria dúvidas na identificação de uma fêmea jovem. Além da dificuldade de identificação destas estruturas em campo, a fenda vocal não se

apresenta como caráter morfológico de dimorfismo sexual para os machos, pois esta estrutura não é distinguível nos machos, o que já havia sido observado por IZECKSOHN (1993). Até mesmo para os adultos que foram dissecados (n=7) por GÓES (2012) para a análise das gônadas, foi encontrado dificuldade para identificação do sexo. Onde os cinco machos analisados geraram, a princípio, grande dúvida com relação ao sexo, pois as gônadas masculinas nesta espécie apresentam diminutos glomérulos dando o aspecto de um ovário imaturo. No entanto, foi possível a confirmação do sexo dos machos, assim como em todos os machos do presente estudo através da verificação da calosidade nupcial.

A estrutura da morfologia externa selecionado para a identificação do sexo dos espécimes em campo foi a calosidade nupcial enegrecida na base do primeiro dedo dos machos. A calosidade nupcial já havia sido observado por IZECKSOHN (1993). GÓES (2012) apresentou esta estrutura como a principal característica de diferenciação sexual, no qual foram analisados 21 machos e todos possuíam a calosidade nupcial enegrecida na base do primeiro dedo (figura 75). IZECKSOHN (1993) observou que os machos da população da cidade do Rio de Janeiro (localidade tipo), apresentam calosidades nupciais indistintas, no mesmo trabalho analisou materiais de outras localidades como Parapaniacaba, onde se observou que os machos exibiam calosidades nupciais claras e exemplares da Serra da Bocaina que as tinham enegrecidas, sendo que esta última apresenta conectividade direta à localidade da população deste trabalho.

V.6 - Períodos e hábitos reprodutivos

Dendrophryniscus brevipollicatus apresenta ontogenia especializada onde sua reprodução é associada e dependente dos vegetais da família bromeliáceae. Este tipo de ambiente é tipicamente lântico e potencialmente temporário onde as chuvas representam a única fonte de armazenamento e renovação de água. Durante os períodos mais secos se verificou a ausência ou grande redução do volume de água nas axilas das bromélias, tornando pouco viável a reprodução desta espécie em determinadas épocas do ano como Abril, Maio, assim como uma drástica redução na atividade reprodutiva durante anos de seca, como foi verificado nos anos de 2013 e 2014.

Dendrophryniscus brevipollicatus ao que tudo indica possui a época de reprodução pouco definida, marcada pelo oportunismo da espécie em relação à ocorrência das chuvas. As considerações de CARVALHO (1949) em seu trabalho sobre os hábitos de

“*Dendrophryniscus brevipollicatus*”, a respeito do período reprodutivo desta espécie, em parte corroboram com as observações deste estudo, quando ele sugere que o período reprodutivo do *D. brevipollicatus* dura quase o ano todo, porém ele excluiu o período compreendido entre o final de maio a setembro, diferindo dos resultados obtidos neste estudo. Foi observado, justamente, uma intensificação reprodutiva nos meses de Julho de 2015, quando foi verificado um considerável número de machos vocalizando por dia (n=7) e foi flagrado a ocorrência de 4 eventos reprodutivos completos, corroborando com as observações de GÓES (2012) nos meses de Julho de 2010 e Julho de 2011 quando foram observados surpreendentes números de machos vocalizando na Reserva Rio das Pedras (ReRP), formando um grande coro reprodutivo com a duração de três noites, além de terem sido encontrados duas desovas e dois casais em amplexo. GÓES (2012) também mencionou que estes eventos se repetiram nos meses seguintes, pois foram encontrados girinos e desovas nos meses de Julho, Setembro, Novembro, Dezembro e Janeiro. O que foi confirmado mais uma vez ao longo do intenso esforço amostral no ano de 2015, com eventos reprodutivos e/ou ocorrência de desovas em Junho, Julho, Setembro, Outubro, Novembro e Dezembro de 2015. CARVALHO (1949), menciona que nos meses de Março e Abril observou e coligiu muitas posturas, com embriões e girinos em diversos estágios de desenvolvimento, o que também não corrobora com os resultados obtidos no presente estudo. Assim como em GÓES (2012), foram observadas apenas vocalizações isoladas marcadas pela ocorrência das chuvas, com ausência de eventos reprodutivos e ocorrência de desovas durante este período. As larvas coletadas e descritas por CARVALHO (1949), porém, não correspondem as características morfológicas das larvas do *D. brevipollicatus*, tão pouco a descrição dos ovos e o número de ovos por desova, como foi mencionado no item V.2 desta seção.

Segundo WELLS (1977), existem dois padrões temporais de comportamento reprodutivo adotados pelos anuros de acordo com a estratégia reprodutiva de cada população: o explosivo e o prolongado. *Dendrophryniscus brevipollicatus* parece possuir a época de reprodução pouco definida, marcada pelo oportunismo da espécie em relação à ocorrência das chuvas, o que corrobora com DUELLMAN & TRUEB, (1986), quando afirmam que embora muitas espécies de anuros tropicais possam se reproduzir ao longo do ano, a chuva parece ser o fator extrínseco primário no controle dos padrões reprodutivos dessas espécies.

A espécie em questão, *D. brevipollicatus*, apresenta uma padrão difícil de ser enquadrado em um dos dois padrões reprodutivos propostos por WELLS (1977). A dificuldade de classificação desta espécie com relação ao padrão temporal de comportamento reprodutivo, possivelmente está relacionada à peculiaridade do seu sítio de oviposição. Apesar do ambiente fitotelmata utilizado por esta espécie ser muito efêmero e potencialmente temporário muitas vezes se mantém permanente devido ao eficiente sombreamento proporcionado pelas próprias folhas das bromeliáceas e pela densa Floresta Atlântica, além da arquitetura extremamente eficaz das bromeliáceas na captação e armazenamento de água pluvial, diferente das poças temporárias, nas quais a água também é drenada. As coleções de água acumulada no solo da Floresta Atlântica são ambientes altamente instáveis, pois da mesma maneira que se formam rapidamente por ação das fortes chuvas de verão, pode secar devido à evaporação e absorção da água pelo solo e raízes. Estas características selecionam a ocorrência de espécies extremamente oportunistas, com reprodução explosiva e desenvolvimento rápido como *Trachycephalus mesophaeus* Hensel, 1867 e *Chiasmocleis carvalhoi* (= *lacrimae*), que estão presentes na RERP e apresentam o típico padrão explosivo segundo CARVALHO-E-SILVA *et al.* (2002); PRADO *et al.* (2003) e CRUZ *et al.* (1997). A ocorrência das larvas destas espécies, ao contrário das larvas de *D. brevipollicatus* foram registradas pontualmente e limitadas aos períodos chuvosos em que se formam estas poças temporárias, agregando um grande número de girinos provenientes de diferentes desovas, porém em estágios de desenvolvimento larval semelhantes. Tendo em vista que estas espécies possuem o tempo de desenvolvimento larval extremamente curto, onde as larvas mudam de estágio rapidamente, somado ao fato das larvas de diferentes desovas encontradas estarem sempre em estágios de desenvolvimento igual ou muito parecido, estima-se um período de atividade reprodutiva muito rápida para estas espécies. *Dendrophryniscus brevipollicatus*, ao que tudo indica, possui eventos reprodutivos sequenciais e relativamente curtos, porém não tão curtos como *T. mesophaeus* e *C. lacrimae*. Foi verificada atividade reprodutiva no mês Julho, Outubro, Setembro, Outubro, Novembro e Dezembro, porém com os períodos de atividade reprodutiva limitados a poucos dias (3 dias), sempre nos períodos mais chuvosos, quando a mata se encontrava mais úmida.

Em nenhuma ocasião foi verificada a vocalização durante uma forte chuva, apesar do aumento da atividade sexual observado através da visível excitação dos machos, que nesta ocasião se apresentaram sempre expostos nas folhas das bromeliáceas, mas sem

vocalizar. Esse comportamento de não vocalizar durante as fortes chuvas está provavelmente associado à estratégia de não desperdiçar energia, uma vez que a espécie apresentar um canto débil, que seria totalmente abafado pelo barulho das fortes chuvas sobre a mata. O que foi corroborado com a observação de início da atividade vocal, com a diminuição das fortes chuvas.

V.7 - Manutenção do sítio reprodutivo e cuidado parental

Em anuros, a forma mais comum de cuidado parental é a atenção dispensada aos ovos, que são mantidos em condições ideais de umidade, protegidos contra adversidade ambiental e predadores. A presença constante de um adulto junto à desova pode reduzir a vulnerabilidade à predação; espécie que assiste ovos em um local com ninho subterrâneo ou arbóreo e não parte para forragear pode ser menos exposta a predador (CRUMP, 1996). A segunda forma de cuidado parental é a assistência às larvas, que pode durar até o final do desenvolvimento larval (WELLS, 1981; DUELLMAN & TRUEB, 1986; MARTINS, 2001)

JUNGFER & WEYGOLDT (1999) propuseram a existência de três estratégias adaptativas entre os anfíbios bromelígenas, das quais uma delas sabidamente envolve comportamento de cuidado parental de assistência às larvas: (I) desova pouco numerosa e canibalismo entre as larvas (WEYGOLDT, 1981; GIARETTA, 1996), representado pelos Hilídeos do gênero *Phyllodytes* (GIARETTA, 1996); (II) cuidado parental e girinos sendo alimentados pelas fêmeas através da postura de ovos não fertilizados (WEYGOLDT, 1980; ZIMMERMANN & ZIMMERMANN, 1981; JUNGFER, 1987, 1996; UEDA, 1986; MEYER, 1992; BRUST, 1993; JUNGFER *et al.*, 1996; THOMPSON, 1996) presentes em hilídeos como *Osteopilus brunneus* (LANNOO *et al.*, 1987), *Osteocephalus oophagus* (JUNGFER & WEYGOLDT, 1999), *Anotheca spinosa* (JUNGFER, 1996) e do dendrobatídeo *Dendrobates pumilio* (WEYGOLDT, 1980; 1987); (III) poucos ovos com muito vitelo e larvas endotróficas (BLOMMERS-SCHLOSSER, 1975; WEYGOLDT & CARVALHO-E-SILVA, 1991; GLAW & VENCES, 1994) esta estratégia ocorre no microhilídeo *Syncope antenori* (KRUGEL & RICHTER 1995) e nos bufonídeos *Frostius pernambucensis* e três espécies do gênero *Dendrophryniscus*, incluindo *D. brevipollicatus* (PEIXOTO, 1995).

No presente estudo, porém, foi verificado que apesar da espécie em questão apresentar ovos contendo muito vitelo, as desovas podem ser relativamente numerosas para

uma espécie bromelígena e as larvas são facultativamente exotróficas. Os machos adultos foram observados continuamente em íntima relação com os embriões, girinos e recém metamorfoseados, flagrado diversas vezes em uma postura de defesa à estes durante o período de desenvolvimento ontogenético e manutenção dos sítios reprodutivos pelos machos. Esse comportamento sugere um cuidado parental por parte dos machos, que a princípio limita-se à vigília e proteção dos adultos à seus ovos e girinos. Esta espécie não apresentou nenhum tipo de comportamento de cuidado parental mais derivado e especializado, como o transporte das larvas pelos adultos e nem a postura de ovos não fertilizados pelas fêmeas, para alimentar as larvas, como já foi observado para várias espécies da família *Dendrobatidae* (SILVERSTONE, 1973; WELLS, 1978; 1980 a, b; DUELLMAN & TRUEB, 1986), assim como qualquer outro tipo de contribuição logística ou nutricional proporcionada dos adultos aos girinos.

A guarda contínua dos sítios de oviposição é descrito por WEYGOLDT (1986) como uma condição ancestral para a família *Dendrobatidae*. Apesar da relativa proximidade filogenética entre as famílias *Dendrobatidae* e *Bufo*, a possibilidade desta característica comportamental representar uma sinapomorfia entre as espécies da família *Dendrobatidae* e as espécies do gênero *Dendrophryniscus* é refutada, devido à ausência de registros deste padrão de comportamento para os outros gêneros da família *Bufo*. Assim como estudos filogenéticos recentes do gênero *Dendrophryniscus*, (FOUQUET, *et al.* 2012), apontam que a característica relacionada ao sítio de oviposição da espécie *Dendrophryniscus leucomystax*, a única do gênero que não tem a ontogenia associada às bromeliáceas e sim a ambientes lânticos de coleções de água no solo são as mais primitivas do gênero, enquanto que as características das espécies bromelígenas são as mais derivadas.

Tendo em vista que *D. leucomystax* apresenta desovas numerosas e ovos com pouco vitelo depositados em coleções de água parada no solo (IZECKSON. E., 1968), é muito improvável que esta espécie apresente cuidado parental. Este tipo de investimento qualitativo na criação da prole é mais esperado em espécies como o *D. brevipollicatus*, que não investem em um grande número de ovos, mas sim na sobrevivência da maioria, apresentando desovas menos numerosas, ovos maiores e com mais vitelo, do que foi verificados para o *D. leucomystax* por IZECKSON (1968). Associado a isto o microambiente fitotelmata proporciona maior eficiência na existência deste tipo de comportamento de proteção à prole, devido ao reduzido espaço à qual está confinada facilitando a vigília e proteção dos embriões e principalmente dos girinos. O mesmo não

ocorre com desovas depositadas em corpos de água maiores, onde a capacidade de vigília e proteção se torna extremamente difícil e ineficiente devido ao potencial de dispersão dos girinos neste tipo de ambiente.

Isto sugere que a evolução da ontogenia especializada e associada à microambientes fitotelmatas e o comportamento de cuidado parental, extremamente derivado entre os anfíbios anuros, provavelmente estão associadas. Onde o comportamento de proteção à prole verificada para a espécie *D. brevipollicatus*, possivelmente presente nas outras espécies bromeligenas do gênero, é compartilhadas com espécies bromelígenas da família *Dendrobatidae*, devido o processo de convergência adaptativa. O possibilidade da ontogenia associada à fitotelmatas estar associado ao comportamento de cuidado parental refuta ainda mais a ideia de sinapomorfia entre estes táxons, pois apesar da proximidade filogenética entre as Famílias *Bufo* e *Dendrobatidae*, a condição bromeligena é derivada dentro do gênero *Dendrophryniscus* e ainda mais derivada para a Família *Bufo*.

O comportamento de cuidado parental no *D. brevipollicatus* provavelmente representa o início da especialização deste comportamento no gênero, uma vez que a evolução do comportamento de cuidado parental na espécie, provavelmente está relacionado à sua condição bromelígena, que apresenta caráter derivado para o gênero *Dendrophryniscus*. Outra questão que nos levou a refletir sobre esta possibilidade é a existência de comportamentos de cuidado parental extremamente derivado e especializado observado para outras espécies de anuros bromelígenas, onde os girinos são alimentados pelas fêmeas através da postura de ovos não fertilizados, como visto anteriormente

Em anuros, o cuidado parental pode ser facultativo (MARTINS *et al.*, 1998), maternal, paternal ou biparental (DUELLMAN & TRUEB, 1986; BICKFORD, 2004). Em *D. brevipollicatus* o comportamento de defesa dos girinos foi observado apenas para o macho, o qual foi acompanhado do comportamento de territorialidade e manutenção do sítio reprodutivo. Possivelmente um comportamento surgiu ou se aprofundou na espécie influenciado pelo outro, com isso a evolução do cuidado paternal no *D. brevipollicatus* provavelmente está relacionado, não só ao microambiente fitotelmata de sua ontogenia especializada, mas também ao comportamento de territorialidade do macho. O comportamento de cuidado paternal de proteção aos embriões e larvas desempenhado concomitantemente a manutenção e defesa do sítio reprodutivo apresenta coerência com a natureza qualitativa da estratégia reprodutiva da espécie.

A maior parte dos sítios reprodutivos que permaneceram viáveis para o desenvolvimento das larvas e para futuros eventos reprodutivos foram mantidos pelos machos durante longos períodos de tempo. As desovas foram acompanhadas por seus pais até o final do processo de metamorfose e dispersão dos recém metamorfoseados pelo sítio, onde o pai manteve íntima proximidade com sua prole durante todo este período. Porém, tendo em vista a natureza volátil do microambiente fitotelmata, dependente da ocorrência das chuvas para se manter funcional do ponto de vista reprodutivo, alguns dos fitotelmatas que continham desova (n=5) sofreram processo de ressecamento e foram abandonadas pelos seus pais.

O intenso cuidado parental seguido por esporádicas visitas e abandono aos girinos no decorrer do desenvolvimento foi observado por JUNCÁ (1998) para a espécie *Colostethus stepheni* Martins, 1989. Para o *D. brevipollicatus*, porém não parece apresentar este tipo de comportamento de abandono gradativo aos girinos no decorrer do desenvolvimento, e sim um abandono repentino e prematuro em resposta ao processo de ressecamento do microambientes fitotelmata, perdendo suas características favoráveis a reprodução, inviabilizariam o desenvolvimento dos girinos ali presentes. Tendo em vista que o custo energético com o cuidado parental pode reduzir a capacidade dos pais em investir em outras proles (TRIVERS, 1972), o investimento a uma prole possivelmente inviável representaria um crucial desperdício de energia e tempo para o sucesso reprodutivo do espécime.

Tendo em vista as observações de campo e as considerações feitas até aqui, o presente estudo propõem uma nova estratégia adaptativa para o *D. brevipollicatus* entre os anfíbios bromelígenas: onde as desovas podem ser relativamente numerosas e compartimentalizadas, com girinos facultativamente exotróficos e apresenta cuidado paternal aos girinos, consistindo na vigília e defesa aos embriões e girinos, sem nenhum tipo de contribuição logística ou nutricional proporcionada para os girinos. Assim como assumir que a espécie classificada no Modo reprodutivo 8 (Ovos e girinos endotróficos em água acumulada em troncos ou plantas aéreas) segundo Haddad & Prado (2005), também pode ser classificada no Modo 6 (Ovos e girinos exotróficos em água acumulada em troncos ou plantas aéreas). Sendo mais apropriado a criação de um novo modo reprodutivo para a espécies. (Ovos e girinos facultativamente exotróficos em água acumulada em troncos ou plantas aéreas).

V.8 - Interação agonística associada à defesa do território.

A área de vida, ou uso do espaço, é fundamental para a espécie e o produto de suas atividades biológicas básicas, sendo esperado que ocorra fidelidade à uma parte da área de ocorrência. Desta forma, espécies que possuem alto grau de fidelidade a determinados ambientes (DUELLMAN & TRUEB, 1994) e defendem toda ou parte da área de vida contra indivíduos da mesma espécie, e eventualmente de outras espécies, apresentam comportamento territorial. A espécie *D. brevipollicatus* pode ser considerado territorial, pois os machos apresentam grande fidelidade à parte da área de vida, defendendo-a contra machos intrusos da mesma espécie através de vocalizações, sinais visuais e combates físicos.

Para espécies territoriais, o comportamento esperado quando os indivíduos iniciam suas atividades é o estabelecimento do território, independente se a atividade é diurna ou noturna. A territorialidade, porém parece estar associada as espécies que possuem padrões de reprodução do tipo prolongada, nas quais os sítios reprodutivos utilizados estão disponíveis ao longo do ano e a reprodução pode se estender (BATESON, 1983; NARVAES & RODRIGUES, 2005; WELLS, 2007), assim como foi verificado para o *D. brevipollicatus*, o qual foi registrado vocalizando durante todo o ano, porém com maior frequência e intensidade da atividade reprodutiva a partir do mês de junho e se estendendo até meados de Janeiro. Os machos de *D. brevipollicatus* estabeleceram território previamente, no qual foi verificado a manutenção para alguns indivíduos durante longos períodos, que provavelmente corresponderam à todo o período de intensificação reprodutiva. É interessante verificar se a fidelidade desses sítios se prolonga aos período do ano com baixa intensidade reprodutiva para a espécie (Fevereiro, março, abril e maio), e se os espécimes voltam a ocupar os sítio durante o período de intensificação reprodutiva do ano seguinte.

As disputas por território ocorrem pela posse de um espaço que dará ao residente prioridade aos recursos (ex: abrigo, alimento, parceiros, sítios reprodutivos) daquele local. Teoricamente, as vantagens para o animal em estabelecer e manter um território são energéticas e reprodutivas (WELLS, 2007). Acreditamos que o território defendido pelo *D. brevipollicatus* possui um caráter principalmente reprodutivo. Onde a importância da defesa do território motivadas pela limitação de recursos energéticos parecem ter importância secundária, pois foi observado que a área defendida pelo macho residente é pequena e não

correspondem a sua área total de forrageamento para obtenção de recursos alimentares. Sendo os efeitos reprodutivos, que ocorrem tanto pelo acesso direto aos parceiros na sua área, quanto pelo aumento de atratividade, e conseqüentemente, aumento do sucesso reprodutivo (WELLS, 1977), representam a principal motivação à defesa do território. No entanto, isso não significa que os machos não se alimentam dentro do território, mas que a prioridade deva ser a atração de fêmeas, oviposição e cuidado à prole. Outra questão que corrobora com essa ideia é que o *D. brevipollicatus* não apresentou sinais de agressividade com a aproximação de indivíduos da outra espécie bromelígena (*Scinax tupinamba*) que coabita com esta população, além dos machos residentes de *D. brevipollicatus* terem apresentado longos períodos de harmonia com os machos invasores e oportunistas, durante períodos em que não estavam ativos sexualmente, intercalados com períodos de hostilidade durante os períodos de maior atividade sexual. Espécies territoriais, como *Oophaga pumilio* (Schmidt, 1857) (Prohl, 1997) e *Allobates caeruleodactylus* (Lima & Caldwell, 2001) (Lima et al., 2002) também não defendem o território contra machos não residentes que estão apenas se deslocando.

Os comportamentos subsequentes ao encontro de indivíduos de territoriais parecem ser escalonados, com uma seqüência de comportamentos agressivos com intensidade crescente, podendo chegar ao confronto físico. A princípio, o escalonamento da agressividade nas disputas é típico de anuros territoriais (WOGEL et al., 2004; GIASSON & HADDAD, 2007). O escalonamento é uma série de comportamentos pré-confronto corporal (NARINS, 2003), que tem como função minimizar os riscos de danos físicos no combate, que podem ser derivados de seleção natural (MIRANDA et al., 2008). O combate causa ferimentos, e por isso o uso de sinais serve para alertar o macho intruso, evitando o confronto.

Machos de *D. brevipollicatus* defendem ativamente o território a partir de vocalizações, exibições visuais e posteriormente confronto corporal. As fêmeas não possuem este repertório comportamental de comunicação, porém apresentaram comportamento agressivo durante o amplexo, quando houve aproximação de um segundo macho. Em algumas situações, no momento em que a fêmea estava se deslocando de uma axila para a outra, compartimentalizando a desova, o combate se intensificava entre os dois machos e a fêmea também tentava golpear o macho invasor, enquanto se movimentava pela bromélia. Provavelmente este comportamento era para se desvencilhar do segundo macho, pois além da fêmea ficar com sua mobilidade comprometida com dois machos amplexados

a ela, estes estavam se golpeando e vocalizando, colocando-os em uma situação de extrema vulnerabilidade à predação.

A vocalização é considerada a principal forma de comunicação nos anuros, porque a maioria das espécies tem hábito noturno e esta não depende da disponibilidade de luz (DUELLMAN & TRUEB, 1994). Mas, além de vocalizar, algumas espécies de anfíbios anuros utilizam sinais visuais como comunicação adicional ou alternativa a acústica (WELLS, 1977; HADDAD & GIARETTA, 1999). A comunicação visual provavelmente evoluiu pela pressão das condições do ambiente (HODL & AMÉZQUITA, 2001) e é associada, principalmente, a espécies diurnas que ocorrem em locais com alto grau de ruído, como corredeiras e cachoeiras (ENDLER, 1992; LINDQUIST & HETHERINGTON, 1996; HODL & AMÉZQUITA, 2001). A vocalização débil do *D. brevipollicatus* associado aos barulhos produzidos e ruídos que ocorrem no interior da Mata Atlântica, provavelmente favoreceram a evolução da comunicação visual nesta espécie. Outra característica que corrobora com essa ideia é o fato do *D. brevipollicatus* apresentarem hábito tanto noturno quanto diurno, onde os eventos de interação agonísticas verificados durante o dia foram repletos de sinalizações visuais associados às vocalizações, já nos eventos noturnos de interações as exibições de sinais visuais foram muito mais simplórias e rápidas, normalmente resumindo-se a sinalização do tipo “*foot flagging*”.

A sinalização visual em anuros provavelmente evoluiu a partir da ritualização de movimentos intencionais, antes não utilizados para comunicação favorecidos pelas pressões do ambiente. Os sinais visuais são exibidos principalmente em contextos reprodutivos, para aumentar a probabilidade de atrair parceiros, e em encontros agonísticos (Wells, 1980b; Lindquist & Hetherington, 1996; Preininger et. al, 2009). Para o *D. brevipollicatus*, o comportamento de sinalização visual foi verificado apenas durante as interações agonísticas entre machos, porém não pode ser descartada a possibilidade da espécie apresentar sinais visuais de comunicação precedendo os eventos reprodutivos entre macho e fêmea, uma vez que o momento que precede o amplexo foi flagrado e observado apenas duas vezes, sendo que uma delas, um macho oportunista interceptou a fêmea atraída pela vocalização de outro, o que torna necessário uma maior esforço amostral para elucidar esta questão.

O *D. brevipollicatus* possui repertório comportamental que exhibe diversos sinais visuais de agressividade comuns a outras espécies de anuros da Mata Atlântica. Esses encontros são escalonados desde disputas com exibições de sinais acústicos e visuais até confronto físico. A primeira reação do macho residente ao encontrar um macho intruso é

emitir o canto de anúncio em postura de alerta, logo em seguida sinalizar com os membros anteriores e posteriores “*foot flagging*”, além erguer o corpo “*body raising*”. Defesa similar ocorre em outras espécies, como em *Colostethus inguinalis* (*Dendrobatidae*) que ergue o corpo do substrato e emite o canto de anúncio (WELLS, 1980b). O “*foot flagging*” é considerado o sinal visual mais difundido entre os anuros (HODL & AMÉZQUITA, 2001). Este sinal é exibido por diversas outras espécies (HODL & AMÉZQUITA, 2001; AMÉZQUITA & HODL, 2004; HARTMANN et al., 2004;. HARTMANN et al., 2005; WELLS, 2007; PREININGER et al., 2009). Além disso, o comportamento de “*foot flagging*” é o sinal mais distinto e observado com maior frequência em relação à outras sinalizações na Mata Atlântica (HADDAD & GIARETTA, 1999; HODL & AMÉZQUITA, 2001; AMÉZQUITA & HODL, 2004; PREININGER et al., 2009), tanto em encontros agonísticos quanto em conjunto com o canto de anúncio. Esse sinal foi o mais frequente durante as interações agonísticas entre os *D. brevipollicatus* também, exibidos até mesmo nas interações agonísticas flagradas durante a noite.

VI – CONCLUSÕES

- 1) Dentre os caracteres de dimorfismo sexual presentes em *Dendrophryniscus brevipollicatus* o da calosidade nupcial escura na base do primeiro dedo é a mais evidente em campo para identificar os machos.
- 2) *Dendrophryniscus brevipollicatus* possui a época de reprodução marcada pelo oportunismo da espécie em relação à ocorrência das chuvas, podendo ocorrer nos meses de Junho a Janeiro, se intensificando nos meses mais frios de Junho e Julho.
- 3) A oviposição foi verificada em apenas quatro espécies de Bromeliáceas: *Aechmea blanchetiana*, *Bilbergia amoena*, *Neoregelia johannis* e *Nidularium angraensis*.
- 4) O número de ovos por desova varia de 5 a 40, com 2,3 mm de diâmetro, sendo compartimentalizada na diversas axilas das bromélias.
- 5) Os estágios de desenvolvimento embrionário ocorrem diferentes das tabelas usuais de anuros, onde nos últimos estágios embrionários a espécie apresenta concomitantemente

estruturas correspondente aos primeiros estágios larvais, abreviando esta fase de desenvolvimento, uma especialização própria da espécie ao hábito endotrófico e a seu microambiente de desenvolvimento efêmero.

- 6) As desovas foram acompanhadas por seus pais até o final do processo de metamorfose e dispersão dos recém metamorfoseados pelo sítio, onde o pai manteve íntima proximidade com sua prole durante todo este período.
- 7) A maior parte dos sítios reprodutivos, que permaneceram viáveis para o desenvolvimento das larvas e para futuros eventos reprodutivos, foram mantidos pelos machos durante longos períodos de tempo.
- 8) Em *D. brevipollicatus* ocorre cuidado parental de natureza paterna com defesa dos ovos, embriões, girinos até recém-metamorfoseados.
- 9) O comportamento de cuidado paternal é desempenhado concomitantemente à manutenção e defesa do sítio reprodutivo, coerente com a natureza qualitativa da estratégia reprodutiva da espécie.
- 10) O presente estudo propõem uma nova estratégia adaptativa para o *D. brevipollicatus* entre os anfíbios bromelígenas: as desovas podem ser relativamente numerosas e compartimentalizadas, com girinos facultativamente exotróficos e apresentando cuidado paternal, limitado a proteção dos embriões e girinos sem nenhum tipo de contribuição nutricional proporcionada para os girinos.
- 11) Propõem também a criação de um novo Modo reprodutivo entre os anuros: Ovos e girinos facultativamente exotróficos em água acumulada em troncos ou plantas aéreas.
- 12) *D. brevipollicatus* é territorial, defendendo contra machos intrusos da mesma espécie através de vocalizações, sinais visuais e combates físicos.

- 13) As fêmeas não possuem repertório comportamental de comunicação, porém apresentam comportamento agressivo durante o amplexo, quando há aproximação de um segundo macho.
- 14) Os comportamentos subsequentes ao encontro de indivíduos de territoriais são escalonados, com uma sequência de comportamentos agressivos com intensidade crescente, podendo chegar ao confronto físico.
- 15) *D. brevipollicatus* apresentam hábito reprodutivo noturno e diurno.
- 16) Ocorrem eventos de interação agonística repletos de sinalizações visuais associados às vocalizações durante o dia, já nos eventos noturnos de interações as exibições de sinais visuais são muito mais simplórias e rápidas, resumindo-se a sinalização do tipo “*foot flagging*”.

VII- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AB'SABER, A.N. 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. **Geomorfologia**. Vol.: 52. São Paulo: USP, Instituto de Geografia.

ALTIG, R. 1970. A key to the tadpoles of the continental United States and Canada. **Herpetologica**. Vol.:26: 180-207.

AMÉZQUITA, A., & HODL, W. 2004. How, when and where to perform visual displays: the case of the amazonian frog *Hyla parviceps*. **Herpetologica**, 60(4), 420–429.

ANDRADE, E.V.E.; ALBERTIM, M.; MOURA, G.J.B. 2009. First record of the use of bromeliads by *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1977) (Anura: Microhylidae). **Biota Neotropica**. v. 9, n.4 p. 257-259.

ARAK, A. 1983. Vocal interactions, call matching and territoriality in a Sri Lankan treefrog, *Philautus leucorhinus* (Rhacophoridae). **Animal Behaviour**, 31: 292-302.

BICKFORD, D. P. 2004. Differential parental care behaviors of arboreal and terrestrial microhylid frogs from Papua New Guinea. **Behav Ecol Sociobiol** 55:402–409.

BLOMMERS-SCHLOSSER, R. M. A. 1975. Observations on the larval development of some Malagasy frogs, with notes on their ecology and biology (Anura: Dicrophinae, Scaphiophryninae and Cophylinae). **Beaufortia** 24: p. 7-26.

BOULENGER, G. A. 1882. Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the Collection of the British Museum. Second Edition. London: **Taylor and Francis**. (*Hyla granosa* p. 358 Pl. XXIV, figs. 2, 3).

BRUST, D. G. 1993. Maternal brood care by *Dendrobates pumilio*: A frog that feeds its young. **Journal of Herpetology** 27(1): 96-98.

CARVALHO, A. L. 1949. Notas sobre os hábitos de "*Dendrophryniscus brevipollicatus*" Espada (Amphibia, Anura). **Revista Brasileira de Biologia**. 9(2):223-227.

CARVALHO-E-SILVA, A.M.P.T., SILVA, G.R. & CARVALHO-E-SILVA, S.P.C.S. 2008. Anuros da Reserva Rio das Pedras, Mangaratiba, RJ, Brasil. **Biota Neotropical**. 8(1):200-209:

CARVALHO-E-SILVA, A.M.P.T.; MONGIN M.M.; IZECKSOHN E. & CARVALHO-E-SILVA. S.P. 2010. A new species of *Dendrophryniscus* Jiménez de la Espada from the Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, State of Rio de Janeiro, Brazil (Amphibia, Anura, Bufonidae). **Zootaxa** 2632:46-52.

CARVALHO-E-SILVA, S.P. & CARVALHO E SILVA, A.M.P.T. 1994. Descrição das larvas de *Ololygon albicans* e de *Ololygon trapicheiroi* com considerações sobre sua biologia (Amphibia, Anura, Hylidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, 54: 55-62.

CARVALHO-E-SILVA, S.P., PINTO A.L.C. & CARVALHO-E-SILVA, A.M.P.T. 2002. Aspectos da reprodução, da vocalização e da larva de *Trachycephalus mesophaeus* Hensel (Amphibia, Anura, Hylidae). **Aquarium**, 19-24.

COCHRAN, D. M. 1955. Frogs of Southeastern Brazil. **Bulletin U. S. National Museum**. 206: 1-409.

COSTA, P. N. & CARVALHO-E-SILVA, A. M. T. 2008. Ontogenia e Aspectos Comportamentais da Larva de *Phasmahyla guttata* (Lutz, 1924) (Amphibia, Anura, Hylidae). **Biota Neotropical**. 8(4): 219-224

CRUZ, C.A.G.; CARAMASCHI, U. & IZECKSOHN, E. 1997. The genus *Chiasmocleis* Méhelÿ, 1904 (Anura, Microhylidae) in the Atlantic Rain Forest of Brazil, with description of three new species. **Alytes**, 15(2):49-71.

CRUZ, C.A.G. & FUSINATTO, L.A. 2008 A new species of *Dendrophryniscus* Jiménez de la Espada, 1871 (Amphibia, Anura, Bufonidae) from the Atlantic Forest of Rio Grande do Sul, Brazil. **South American Journal of Herpetology**, 3, 22–26.

DUELLMAN, W.E. 1970. Hylid frogs of Middle America. Museum Natural History, University of Kansas Monographs 1. **Lawrence**, 753 pp.

DUELLMAN, W.E. 1989. 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.

DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, Nueva York. 670 p.

DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. 1994. *Biology of amphibians*. **The Johns Hopkins University Press** - Baltimore and London, USA. Xxi+670p.

ENDLER, J. A. (1992). Signals, signal conditions, and the direction of evolution. **The American Naturalist**, 139, 125–153.

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

FOUQUET, A., RECODER, R., TEIXEIRA, JR. M., CASSIMIRO, J., AMARO, R. C., CAMACHO, A., DAMASCENO, R., CARNAVAL, A. C., MORITZ, C., RODRIGUES, M. T. 2012. Molecular phylogeny and morphometric analyses reveal deep divergence between Amazonia and Atlantic Forest species of *Dendrophryniscus*. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 62 (2012) 826–38.

FROST, DARREL R., 2016. Amphibian Species of the world: na Online Reference. Version 6.0, Eletronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/ampphibian/index.php>. **American Museum of Natural History**, New York, USA.

GIARETTA, A. A. 1996. Reproductive specializations of the bromeliad frog *Phyllodytes luteolus*. **Herpetologica**, 30: 96-97.

GIASSON, L. O. M., & HADDAD, C. F. B. (2007). Mate choice and reproductive biology of *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) in the Atlantic Forest, southeastern Brazil. **American Journal of Herpetology**, (2), 157–164.

GLAW, F. & VENCES, M. 1994. A fieldguide to the amphibians and reptiles of Madagascar. 2nd edition. **Vences & Glaw Verlag**, Köln, 480 pp. + 48 colour Pages.

GÓES, D. B. 2012. Ontogenia e Biologia Reprodutiva de *Dendrophryniscus brevipollicatus* Jimenez de La Espada, 1871 (Amphibia, Anura, Bufonidae). Monografia (UNIRIO).

GOSNER, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. **Herpetologica**, 16:183-190.

CRUMP ML. 1996. Parental care among the amphibia. *Adv. Stud. Behav.* 25: 109-144.

HAAS, A. 2003. Phylogeny of frogs as inferred from primarily larval characters (Amphibia; Anura). **Cladistics** 19:23-89.

HADDAD, C. F. B., & GIARETTA, A. A. 1999. Visual and acoustic communication in the Brazilian tree frog, *Hylodes asper* (Anura: Leptodactylidae). **Herpetologica**, 55(3), 325–333.

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

HARTMANN, M. T., HARTMANN, P. A., & HADDAD, C. F. B. (2004). Visual signaling and reproductive biology in a nocturnal treefrog, genus *Hyla* (Anura: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, 25, 395–406.

HARTMANN, M. T., GIASSON, L. O. M., HARTMANN, P. A., & HADDAD, C. F. B. 2005. Visual communication in Brazilian species of anurans from the Atlantic forest. **Journal of Natural History**, 39(19), 1675–1685.

HENSEL, R. 1867. Beiträge zur näheren Kenntniss der brasilianischen Provinz São Pedro do Rio Grande do Sul. **Zeitschrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin** 2: 227-269,342-376.

HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C.A.G.; PEIXOTO, O. L. & NELSON, C. E. 1990. Frogs of Boracéia. **Arg. Zool.**, São Paulo, 31: 231-410.

HODL, W., & AMÉZQUITA, A. 2001. Visual signaling in anuran amphibians. In M. J. Ryan (Ed.), **Anuran communication** (pp. 121–141). Washington.

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

HUTCHINS, W.E.; W.E. DUELLMAN & N. SCHLAGER. 2003. Grzimek's animal life encyclopedia, Volume 6: Amphibians. Gale Group, Farmington Hills.

IBAMA 2002. Base de dados disponível em <http://www2.ibama.gov.br/unidades/parques/reuc/1003.html>

IZECKSOHN, E. 1968. Nova espécie de *Dendrophryniscus* do Estado do Rio de Janeiro (Amphibia, Salientia). **Revista Brasileira de Biologia**. 28 (4):357-62.

IZECKSOHN, E. 1993. Nova espécie de *Dendrophryniscus* da região Amazônica (Amphibia, Anura, Bufonidae). **Revista Brasileira de Biologia** [online]. 1993, vol.10, n.3, pp. 407-412. ISSN 0101-8175.

IZECKSOHN, E. 1993b. Três novas espécies de *Dendrophryniscus* Jimenez de la Espada das regiões sudeste e sul do Brasil (Amphibia, Anura Bufonidae). **Revista Brasileira de Biologia** 10 (3): 473-488.

IZECKSOHN, E. & CRUZ C.A.G. 1972. Notas sobre os girinos de *Dendrophryniscus leucomystax* Izecksohn e *D. brevipollicatus* Espada (Amphibia, Anura, Bufonidae). **Arquivos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro**. 2 (2):63-69.

LINDQUIST, E. D., & HETHERINGTON, T. E. (1996). Field studies on visual and acoustic signaling in the “earless” Panamanian golden frog *Atelopus zeteki*. **Journal of Herpetology**, 30, 347–354.

JUNCA, F. A. 1998. Reproductive biology of *Colostethus stepheni* and *Colostethus marchesianus* (Dendrobatidae), with the description of a new anuran mating behavior. **Herpetologica** 54:377-387.

JUNGFER, K. H. 1987. Beobachtungen an *Ololygon boulengeri* (Cope,1887) und anderen “Knickzehen laubförschen.” **Herpetofauna**, 9 (46): 6-12.

JUNGFER, K. H. 1988. Froschlurche von Fortuna, Panama. II. Hylidae (2), Centrolenidae, Dendrobatidae. **Herpetofauna**, 10 (56), 6–12.

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

JUNGFER, K. H. & WEYGOLDT, P. 1999. Biparental care in the tadpole feeding Amazonian tree frog, *Osteocephalus oophagus*. **Amphibia-Reptilia**, 20: 235-249.

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

KRUGEL, P. & RICHTER, S. 1995. Syncope antenori - A bromeliad breeding frog with free swimming, non-feeding tadpoles (Anura, microhylidae). **Copeia** 4:955-963.

LANNOO, M.J.; TOWNSEND, D.S. & WASSERSUG, R.J. 1987. Larval life in the leaves: arboreal tadpole types, with special attention to the morphology, ecology and behavior of the oophagous *Osteopilus brunneus* (Hylidae) larva. **Fieldiana Zoology**. 38: 1 - 31.

LIMBAUGH, BEVERLY A. & VOLPE P. E. 1957. Early development of the Gulf coast toad, *Bufo valliceps* Wiegmann. **American Museum. Novitates**, no. 1842, pp. 1-32, figs. 1-10, tables 1-2.

LUTZ, A. 1932. Sur la biologie des batraciens du Brésil. **C. R. Soc. Biol.**, Paris, 109:755-756.

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

MARTINS, M. 1989. Nova espécie de *Colostethus* da Amazônia Central (Amphibia: Dendrobatidae). **Revista Brasileira de Biologia** 49(4):1009-1012.

MARTOF, B. S. 1953. Territoriality in the green frog *Rana clamitans*. **Ecology** 34:165-174

McDIARMID, R. W. 1971. Comparative morphology and evolution of frogs of the neotropical genera *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Melanophryniscus* and *Oreophrynella* *Bull. Los Angeles County Museum Natural History*. 12:1- 66.

McDIARMID, R.W, & ALTIG, R. 1999. Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. **University of Chicago Press**, Chicago and London, USA. Xiv-444p.

MEE, M. 1999. Bromélias brasileiras. **Instituto de Botânica de São Paulo**. São Paulo.

MELIN, 1941. Contributions to the knowledge of Amphibia of South America. *Göteborgs Vetensk. Samh. Handl.* (6) 1B 4, 1-71, figs.

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

MIRANDA-RIBEIRO, A.D. 1920. Os Brachycephalideos do Museu Paulista (com três espécies novas). **Revista do Museu Paulista**. São Paulo 12: 307-316.

MIRANDA-RIBEIRO, A.D. 1926. Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios (Anura) Brasileiros. **Arquivos do Museu Nacional**. Rio de Janeiro, 27: 1-227.

MIRANDA, D. B., GAREY, M. V., MONTEIRO-FILHO, E. L. & HARTMANN, M. T. 2008. Sinalização visual e Biologia Reprodutiva de *Dendropsophus werneri* (Anura: Hylidae) em área de Mata Atlântica no Estado do Paraná, Brasil. **Pap. Avulsos Zool**, 48(29), 335–343.

NARVAES, P., & RODRIGUES, M. T. 2005. Visual communication , reproductive behavior , and home range of *Hylodes dactylocinus* (Anura , Leptodactylidae). **Phyllomedusa**, 4, 147– 158

PEIXOTO, O. L. 1995. Associação de anuros a bromeliáceas na mata Atlântica. **Revista da Universidade Rural**, Sér. Ciênc. da Vida, Seropédica, 17(2):75-83.

PRADO, G.M.; J.H. BORGIO, P.A. ABRUNHOSA, & H. WOGEL, 2003. Comportamento reprodutivo, vocalização e re-descrição do girino de *Phrynohyas mesophaea* (Hensel, 1867) no sudeste do Brasil (Amphibia, Anura: Hylidae). **Boletim do Museu Nacional**, 510: 1-11.

PREININGER, D., BOECKLE, M., & HODL, W. 2009. Communication in noide enviroments II: Visual signaling behavior of male foot flagging frogs *Staurois latopalmaris*. **Herpetologica**, 65(2), 166–173.

RECODER, R. S.; TEIXEIRA, M. J.; CASSIMIRO, J. CAMACHO A. & TREFAUT M. R. 2010. A new species of *Dendrophryniscus* (Amphibia, Anura, Bufonidae) from the Atlantic Rainforest of southern Bahia, Brazil. **Zootaxa** 2642: 36–44.

SILVA, H.R. & ALVES-SILVA, R.. 2008. New coastal and insular species of the bromeligenous *Scinax perpusillus* group, from the State of Rio de Janeiro, Brazil (Anura, Hylidae). **Zootaxa** 1914: 34-44.

SILVA W. R. AND A. A. GIARETTA 2009. On the natural history of *Leptodactylus sypfax* with comments on the evolution of reproductive features in the *L. pentadactylus* species group (Anura, Leptodactylidae). **Journal of Natural History** 43: 191- 203.

SILVERSTONE, P.A. 1973. Observations on the behavior and ecology of a Colombian poison-arrow frog, the Kokõé-pá (*Dendrobates histrionicus* Berthold). **Herpetologica** 29: 295-301.

THOMPSON, R. L. 1996. Larval habitat, ecology, and parental investment of *Osteopilus brunneus* (Hylidae). In: R. Powell & R. W. Henderson, editors. **Contributions to West Indian Herpetology: a tribute to Albert Schwartz**. Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca. p. 259–269.

UEDA H. 1986. Reproduction of *Chirixalus eiffingeri* (Boettger). **Scientific Report Laboratory Amphibian Biology**. Hiroshima Univ. 8: 109-116.

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

WELLS, K.D. 1977a. The courtship of frogs. In: D.H. Taylor & S.I. Guttman (eds). **The reproductive biology amphibians**, pp.233-262. Plenum Press, New York and London.

WELLS, K.D. 1978. Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behaviour. **Animal Behaviour**. 26:1051-1063.

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

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

WELLS KD. 1981. Parental behavior of male and female frogs. In RD Alexander, DW Tinkle, eds. **Natural selection and social behavior: recent research and new theory**. New York: Chiron Press, pp. 184-197

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

WEYGOLDT, P. 1981. Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie von *Phyllodytes luteolus* (Wied 1824) im Terrarium (Amphibia: Salientia: Hylidae). **Salamandra** 17:1-11.

WEYGOLDT, P. 1987. Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). **Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung** 25(1):51-67.

WEYGOLDT, P. & CARVALHO-E-SILVA. S. P. 1991. Observations on mating, oviposition, egg sac formation and development in the egg-brooding frog *Fritziana goeldii*. **Amphibia-Reptilia** 12:67-80.

WOGEL, H., WEBER, L., & ABRUNHOSA, P. 2004. The tadpole, vocalizations and visual displays of *Hylodes nasus* (Anura: Leptodactylidae). **Amphibia-Reptilia**, 25(2), 219–227.

ZIMMERMANN, H. & ZIMMERMANN, E. 1981. Sozialverhalten, Fortpflanzungsverhalten and Zucht der Farberfrosche *Dendrobates histrionicus* and *D. lehmanni* sowie einiger anderer Dendrobatiden. **Z. Kölner Zoo.**, 24,83-99.