UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS

INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Aspectos da biologia reprodutiva e descrição do girino de *Adenomera* aff. *simonstuarti* (Anura: Leptodactylidae) de florestas de areia branca na Amazônia Central, Brasil

MANAUS, AMAZONAS

JUNHO/2023

CIANIR MENDONÇA DOS SANTOS

Aspectos da biologia reprodutiva e descrição do girino de *Adenomera* aff. *simonstuarti* (Anura: Leptodactylidae) de florestas de areia branca na Amazônia Central, Brasil

Orientador: Prof. Dr. Miquéias Ferrão

Coorientadora: Prof. Dra. Albertina Pimentel Lima

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Amazonas como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

Manaus, Amazonas

Junho/2023

Ficha Catalográfica

Ficha catalográfica elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Santos, Cianir Mendonça dos
S237a Aspectos da biologia reprodutiva e descrição do girino de Adenomera aff. simonstuarti (Anura: Leptodactylidae) de florestas de areia branca na Amazônia Central, Brasil / Cianir Mendonça dos Santos . 2023
39 f.: il. color; 31 cm.

Orientador: Miquéias Ferrão
Coorientadora: Albertina Pimentel Lima
Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Universidade Federal do Amazonas.

1. Comportamento. 2. Morfologia. 3. Ninho de espuma. 4. Territorialidade. 5. Vocalização. I. Ferrão, Miquéias. II. Universidade Federal do Amazonas III. Título

CIANIR MENDONÇA DOS SANTOS

Aspectos da biologia reprodutiva e descrição do girino de *Adenomera* aff. *simonstuarti* (Anura: Leptodactylidae) de florestas de areia branca na Amazônia Central, Brasil

Orientador: Prof. Dr. Miquéias Ferrão
Coorientadora: Prof.ª Dra. Albertina Pimentel Lima

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Amazonas como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre pelo Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

APROVADA EM: 30 de Junho de 2023

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Miquéias Ferrão
Universidade Federal do Amazonas

Prof. Dr. Marcelo Nogueira de Carvalho Kokubum
Universidade Federal de Campina Grande

Prof. Dr. Fabrício Hiroiuki Oda
Universidade Estadual de Maringá

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha filha, Carmem Mendonça de Souza por ser a razão do viver, ao meu esposo Carlos Felipe da Silva Melo por todo cuidado e apoio para que meus objetivos possam ser alcançados. Aos demais familiares e ao meu amigo Gabriel Amaral, por constituírem meu alicerce emocional. Aos meus amigos Bryan e Silionamã por todo o suporte em campo, conversas, conselhos, encontros, risadas e parceria que certamente foram primordiais para me manter firme durante esses mais de dois anos.

À Universidade Federal do Amazonas e ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, pela estrutura e apoio técnico para a realização deste trabalho. Ao Programa de Pós-graduação em Zoologia. Ao meu orientador Dr. Miquéias Ferrão da Silva Júnior e à minha coorientadora Dra. Albertina Pimentel Lima por todos os ensinamentos passados, pelas conversas e conselhos. A estas duas pessoas, toda minha admiração e respeito como pesquisadores e cientistas.

Agradeço à todas as pessoas que contribuíram de alguma forma com os meus trabalhos, em especial, à Joelma Mendonça da Costa, que com seu conhecimento e experiência, se tornou minha companhia em campo e amiga para a vida. À família de Alindomar Lopes e Jânio Moura, que me acolheu em sua casa para minha coleta de dados. À servidora da SEDUC/AM Sra. Selma, pelo olhar humanizado quando foi necessário me ausentar por certo período das minhas atividades laborais.

A todos os amigos que fiz durante o período do curso, Claudia Souza, Mylena Kaizer, (...) obrigada pelas trocas e encontros que tivemos, como foi bom conhecer cada um de vocês, me divertir e compartilhar experiências. Aos meus professores de toda a vida escolar e acadêmica que sem eles, certamente jamais alcançaria esta formação. Aos meus alunos por compreender todos os contratempos que os afetaram em algum aspecto.

Em especial à minha mãe Mercedes de Almeida Moreira (*in memoriam*), que não me gestou, mas que por sua bondade, altruísmo e amor incondicional, me permitiu sobreviver com suas palavras de carinho e incentivo aos estudos. A todos vocês, com muito amor, OBRIGADA!

Essa não é uma história do bem contra o mal ou de ambientalistas versus desenvolvimentistas. Essa é uma história do quanto o conhecimento é essencial para a conservação da biodiversidade. É a base segura para um diálogo objetivo e transformador.

Marcelo Marcelino de Oliveira

Resumo

O conhecimento da biologia reprodutiva dos anuros pode auxiliar na compreensão de padrões ecológicos e evolutivos, bem como na descrição de novas espécies. Além disso, pode ser fundamental para apoiar ações de conservação, uma vez que os anuros são os vertebrados mais ameaçados globalmente. Leptodactylidae é uma das famílias de anuros neotropicais com a biologia reprodutiva mais diversa e bem documentada. Dentre seus membros, *Adenomera* é o único gênero com espécies apresentando girinos endotróficos, o que o torna um interessante sistema de estudo na área de biologia reprodutiva. No presente estudo, descrevemos aspectos da biologia reprodutiva e da morfologia externa de girinos de *Adenomera* aff. *simonstuarti* – uma espécie sendo formalmente descrita, de matas ciliares de areia branca na Amazônia central. Uma grade de transectos de 800 m^2 foi implantada na Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro (Iranduba, Amazonas, Brasil) para aquisição de dados sobre aspectos reprodutivos da espécie-alvo. O pico da atividade reprodutiva de *A.* aff. *simonstuarti* ocorre na estação chuvosa, mas os eventos reprodutivos também ocorrem na estação seca. Os machos são vocalmente ativos, principalmente ao entardecer e ao amanhecer, mas também vocalizam esporadicamente ao longo do dia. Os machos também são territoriais e responsáveis pela construção das câmaras subterrâneas utilizadas para a oviposição. As fêmeas são guiadas para as câmaras pelos machos, enquanto os machos emitem chamados de corte ao longo do percurso. O canto de corte é semelhante em estrutura ao canto de anúncio, enquanto o canto territorial apresenta maior complexidade estrutural. O amplexo ocorre dentro da câmara previamente escavada, que é redonda ou elíptica, com 25–32 mm de diâmetro por 18–22 mm de profundidade. O ninho de espuma é constituído por uma espuma viscosa e densa, onde são depositados 5–7 ovos de cor creme-amarelado. As evidências sugerem que a espuma onde os ovos são postos é produzida em conjunto pelo casal. Os girinos têm dorso escuro e grande quantidade de vitelo no ventre. A morfologia dos girinos é semelhante à de outras espécies de *Adenomera*, exceto pela presença de um espiráculo, que é incomum em girinos endotróficos desse gênero. O desenvolvimento larval é completado 16 dias após a oviposição. O comprimento médio do corpo dos metamorfos, logo após deixarem o ninho é de aproximadamente 6,12 mm e seu peso é de 0,0285 g. A biologia reprodutiva de *Adenomera* aff. *simonstuarti* descrita aqui se assemelha ao de outros congêneres. No entanto, a presença de um espiráculo em seus girinos endotróficos pode representar uma adaptação evolutiva ao habitat ocupado pela espécie, que sofre inundações frequentes

durante a estação chuvosa. Essa estrutura morfológica está comumente presente em girinos exotróficos que completam seu desenvolvimento livremente na água, mas não em girinos endotróficos.

Palavras-chave: comportamento; morfologia; ninho de espuma; territorialidade; vocalização.

Abstract

Knowledge on anuran breeding biology may support the comprehension of ecological and evolutionary patterns, as well as new species descriptions. Moreover, it may be fundamental to support conservation actions, since anurans are the most globally threatened vertebrates. Leptodactylidae is one of the Neotropical anuran families with the most diverse and well-documented breeding biology. Among its members, *Adenomera* is the only genus with species presenting endotrophic tadpoles, which makes it an interesting study system in the field of breeding biology. In the present study, we describe aspects of the breeding biology and the external morphology of tadpoles of *Adenomera* aff. *Simonstuarti* – a species being formally described from white-sand riparian forests in Amazonia. An 800 m^2 grid of transects was implanted in the Rio Negro Sustainable Development Reserve (Iranduba, Amazonas, Brazil) for data acquisition regarding breeding aspects of the target species. The peak of breeding activity of *Adenomera* aff. *simonstuarti* occurs in the rainy season, but reproductive events also occur at a lower intensity in the dry season. Males are vocally active mostly at dusk and dawn but also vocalize sporadically throughout the day. Males are also territorials and responsible for building the underground chambers used for oviposition. Females are guided into the chambers by males, while males emit courtship calls along the course. The courtship call is similar in structure to the advertisement call, while the territorial call presents greater structural complexity. The amplexus occurs within the previously-excavated chamber, which is round or elliptical and has 25–32 mm diameter by 18–22 mm depth. The nest comprises a viscous and dense foam, where 5–7 yellowish-cream eggs are laid. Evidences suggests that the foam where eggs are laid is produced jointly by the couple. Tadpoles have a dark dorsum and have a large amount of yolk in the belly. The tadpole morphology is similar to that of other species of *Adenomera*, except for the presence of a spiracle, which is unusual in endotrophic tadpoles of this genus. Larval development is completed

16 days after oviposition. The average body length of metamorphs just after leaving the nest is approximately 6.12 mm and their weight 0.0285 ± g. The breeding biology of *Adenomera* aff. *simonstuarti* described here resembles that of other congeners. However, the presence of a spiracle in their endotrophic tadpoles may represent an evolutionary adaptation to the habitat occupied by the species, which undergoes frequent flooding during the rainy season. This morphological structure is commonly present in exotrophic tadpoles that complete their development freely in water, but not in endotrophic tadpoles.

Keywords: behavior; morphology; foam nest; territoriality; vocalization.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO **11**

2. MATERIAL E MÉTODOS **14**

2.1. Área de estudo e desenho amostral 14

2.2. Padrão de atividade vocal diária 16

2.3 Territorialidade 16

2.4 Interação macho/fêmea 16

2.5 Canto territorial e de corte 17

2.6 Caracterização da câmara, espuma e desova 18

2.7 Morfologia externa de girinos e metamórficos 18

2.8 Produção de espuma por girinos 19

3. RESULTADOS **19**

4. DISCUSSÃO **30**

AGRADECIMENTOS **32**

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS **33**

Introdução

A biologia reprodutiva de anuros tem intrigado cientistas desde os primórdios do século XVIII, tendo seu estudo proliferado principalmente nas últimas seis décadas (Schulte *et al*., 2020). Tais estudos são majoritariamente descritivos e abordam aspectos como cuidado parental, modo reprodutivo, comunicação acústica, período de atividade vocal, territorialidade, local de oviposição e características das desovas, ovos e dos girinos. Estas informações têm sido notoriamente importantes para a formulação e teste de hipóteses em diversos campos da biologia, como na ecologia (Magnusson & Hero, 1991; Grant *et al*., 2012;Touchon & Worley, 2015; Rosa *et al*., 2023), taxonomia (Padial *et al*., 2010; Lima *et al*., 2020; Ferrão *et al*., 2022), sistemática (de Sá *et al*., 2014;Grant *et al*., 2017; Orrico *et al*., 2020) e biologia evolutiva (Pereira *et al*., 2015; Tonini *et al*., 2020; Furness *et al*., 2022; Liedtke *et al*., 2022). Além disto, o conhecimento sobre a biologia reprodutiva pode subsidiar o manejo conservacionista de espécies ameaçadas por impactos provenientes de distúrbios antrópicos (Preininger *et al*., 2012; Greggor *et al*., 2019). Embora esse conhecimento seja baseado principalmente em espécies tropicais, a biologia reprodutiva para diversas espécies amazônicas permanece pouco explorada ou mesmo desconhecida.

Dentre os anuros tropicais, Leptodactylidae é uma das famílias com a biologia reprodutiva melhor documentada, sendo também uma das mais ricas em modos reprodutivos. Essa riqueza de modos reprodutivos reflete a diversidade na biologia reprodutiva dos membros desta família, que pode variar abruptamente tanto entre gêneros quanto entre espécies de um mesmo gênero. Por exemplo, algumas espécies fazem ninho de espuma em cavidades subterrâneas independentes de corpos d'água (*e.g. Leptodactylus fallax, L. pentadactylus*: Silva & Giaretta, 2009; Menin *et al*., 2010), enquanto outras depositam ovos em cavidades próximas ou conectadas a corpos d'água (*e.g.*, *L. labyrinthicus*, *L. knudseni*, *L. rhodomystax*: Rodrigues *et al*., 2007; Silva & Giaretta, 2008; Pinto & Menin, 2017). Há também espécies que depositam os ovos em ninhos flutuantes de espumas em lagoas e corpos d'água perene (*e.g.*, *Physalaemus*, *Pleurodema*, *L.* gr. *latrans*; Haddad & Prado, 2005; Nascimento *et al*., 2021) ou sobre a lâmina d'água dentro de formigueiros do gênero *Atta* (*e.g.*, *Lithodyteslineatus*; Schlüter & Regös, 1996; Nascimento *et al.*, 2021), e as que depositam os ovos diretamente na água (*e.g.*, *Pseudopaludicola* e *Pleurodema*; Giaretta & Facure, 2009). Há ainda espécies que depositam os ovos diretamente no solo enlameado próximo a corpos d'água (*e.g.*,

Paratelmatobius mantiqueira; Moroti *et al.*, 2022) ou nas axilas com água de bromélias terrícolas (*e.g.*, *Crossodactylodes itambe*; Santos *et al.*, 2017).

As desovas em Leptodactylidae podem conter desde poucas dezenas de ovos (*e.g.*, *Pseudopaludicola*, *Paratelmatobius yepiranga*; Giaretta & Facure, 2009; Garcia *et al*., 2009) até milhares deles (*e.g.*, *Leptodactyluslabyrinthicus*; Zina & Haddad, 2005). Os ovos podem ser despigmentados (*e.g.*, *L. knudseni*; Pinto & Menin, 2017), parcialmente (*e.g.*, *Pseudopaludicola. saltica*; Giaretta & Facure, 2009) ou completamente pigmentados (*e.g.*, *Crossodactylodes itambe*, *Pleurodema guayapae*; Santos *et al.*, 2017; Valetti *et al.*, 2014). Os girinos de algumas espécies completam seu desenvolvimento inteiramente dentro dos ninhos de espuma, enquanto em outras espécies os girinos iniciam o desenvolvimento nos ninhos de espuma (*e.g.*, *L. knudseni*; Pinto & Menin, 2017) ou sobre rochas úmidas (*e.g.*, *Paratelmatobius poecilogaster*; Pombal & Haddad, 1999) e concluem seu desenvolvimento na água. Algumas espécies possuem ainda girinos com desenvolvimento inteiramente dentro da água (*e.g.*, *Pseudopaludicola*, *Crossodactylodes itambe*; Giaretta & Facure, 2009; Santos *et al*., 2017). Girinos podem ser detritívoros (*e.g.*, *Crossodactylodes itambe*; Santos *et al*., 2017), onívoros (*e.g.*, *L. natalensis*; Protázio *et al.*, 2020), carnívoros (*e.g.*, *L. pentadactylus*, *L. rhodomystax*; Magnusson & Hero, 1991; Rodrigues *et al*., 2007).

Embora com biologia reprodutiva altamente diversa, todos os gêneros de Lepdtodactylidae possuem em comum girinos exotróficos – aqueles livre-natantes que se alimentam de itens disponíveis no meio onde se desenvolvem. A única exceção é *Adenomera* (Heyer *et al*., 1990; Kokubum & Giaretta, 2005; Kokubum & Souza, 2008; Menin *et al*., 2009; Menin & Rodrigues, 2013; Cassini *et al*., 2020), que apresenta espécies com girinos terrestres endotróficos – aqueles que se nutrem exclusivamente do vitelo e não necessitam meio aquático para completar seu desenvolvimento larval. Até o momento, apenas os girinos de *A. guarani*, *A. saci* e *A. thomei* (e possivelmente os de *A. diptyx* e *A. martinezi*: Zaracho *et al*., 2023) são conhecidos por serem exotróficos e completarem seu desenvolvimento na água (Heyer, 1973; Dela Riva, 1995; Almeida & Angulo, 2006; Carvalho & Giaretta, 2013; Zaracho *et al*., 2017; Zaracho *et al*., 2023). Esta diferença entre espécies torna o gênero *Adenomera* um interessante sistema de estudo não apenas do ponto de vista evolutivo (Pereira *et al.*, 2015), mas também reprodutivo. Além disto, o conhecimento acerca da biologia reprodutiva em *Adenomera* são pontuais e restrito a poucas espécies.

Adenomera são leptodactilídeos de pequeno porte (< 35 mm) que habitam a serapilheira de áreas florestadas e abertas por toda a América do Sul a leste dos Andes (Frost, 2023). Assim como nas espécies do grupo *Leptodactylus fuscus*, machos utilizam o focinho em formato de pá para construir as câmaras onde os ovos são depositados (Kokubum & Giaretta, 2005; Kokubum & Sousa, 2008). Além da presença de girinos endotróficos, *Adenomera* também se difere da maioria dos Leptodactilinae pelo baixo número de ovos depositados pelas fêmeas da maioria das espécies (3–33 ovos: Bernarde *et al.*, 1999; Kokubum & Souza, 2008; Borges-Leite *et al*., 2015), exceto *A. diptyx* que pode depositar até 146 ovos (De La Riva, 1995; Almeida & Angulo, 2002; Zaracho & Kokubum, 2017). Embora pouco estudada, a espuma onde os ovos se desenvolvem (*e.g.*, *A. hylaedactyla*) é rica em proteína e composta pincipalmente por proteobactérias do gênero *Pseudomonas*, associadas por serem agentes de defesa microbiótica (Monteiro *et al*., 2023). Os girinos de algumas espécies (*e.g.*, *A. hylaedactyla*, *A. thomei*) são capazes de produzir bolhas de ar para a manutenção da espuma onde eles se desenvolvem (Almeida & Angulo, 2002; Kokubum & Giaretta, 2005; Kokubum & Sousa, 2008; Menin *et al*., 2009). Divergências morfológicas interespecíficas nos girinos de *Adenomera* têm sido associadas ao ambiente onde eles se desenvolvem, como por exemplo o espiráculo, ausente ou pouco desenvolvido em girinos endotróficos (*e.g.*, *A. andreae*, *L. hylaedactylus*: Menin *et al*., 2009; Menin & Rodrigues, 2013) e presentes e desenvolvidos em girinos exotróficos (*e.g.*, *A. bokermanni*, *A. diptyx*, *A. thomei*; Heyer, 1973; De La Riva, 1995; Almeida & Ângulo, 2006).

Machos de algumas espécies vocalizam durante o entardecer no início do período reprodutivo, que coincide com a estação chuvosa, podendo estender o período de atividade vocal por todo o dia no auge da estação (De La Riva, 1995; Pombal, 1997; Kwet & Angulo, 2002; Kokubum & Giaretta, 2005). Embora reportado para outros Leptodactylinae, pouco se conhece sobre territorialidade em *Adenomera*. Kokubum & Giaretta (2005) reportaram comportamento territorial em *Adenomera* sp. do Cerrado de Minas Gerais; nesta espécie, machos mudaram de canto de anúncio para canto territorial quando um macho intruso se aproximava a ~30 cm de distância, e combate físico ocorreu quando machos se aproximavam a menos de 20 cm um do outro. Em *A*. aff. *hylaedactyla* do sudoeste da Amazônia acreana, Kokubum & Souza (2008) reportaram a emissão de canto territorial quando machos intrusos se aproximaram a ~2 m de distância do macho em atividade vocal, porém o combate físico não foi observado.

Embora a biodiversidade de anuros em florestas sobre solos arenosos na Amazônia Central seja pouco conhecida, três espécies de *Adenomera* ocorrem neste tipo de ambiente na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro (RDS Rio Negro) município de Iranduba, Amazonas, Brasil: *A. andreae*, *A. hylaedactyla* e *A*. aff. *simonstuarti*. Aspectos da biologia reprodutiva de *A. andreae* e *A. hylaedactyla* foram apresentados por Menin *et al*. (2009) e Menin & Rodrigues (2013). Quanto a *Adenomera* aff. *simonstuarti*, esta se trata de uma nova espécie do complexo *A. simonstuarti* em processo de descrição formal. De acordo com Martins *et al*. (in press), a ocorrência de *A*. aff. *simonstuarti* parece estar restrita a margens de igarapés de pequeno e médio porte em áreas de florestas de areia branca sob regimes de inundação. Tendo em vista a especialização neste tipo de habitat, *A*. aff. *simonstuarti* pode apresentar aspectos reprodutivos distintos das demais espécies menos especialistas de *Adenomera* da Amazônia central. Além disso, conhecer a biologia reprodutiva de *A*. aff. *simonstuarti* pode ser importante para subsidiar ações conservacionistas futuras, uma vez que áreas ripárias de florestas de areia branca onde a espécie ocorre vem sofrendo modificações antrópicas. Assim, no presente estudo caracterizamos os seguintes aspectos da biologia reprodutiva de *A*. aff. *simonstuarti*: (*i*) padrão de atividade vocal diária de machos; (*ii*) territorialidade em machos; (*iii*) interações comportamentais macho/fêmea; (*iv*) canto territorial e de corte; (*v*) aspectos quantitativos e qualitativos do ninho e desova; (*vi*) morfologia externa de girinos; e (*vii*) capacidade de produção de espuma por girinos.

Materiais e Métodos

Área de estudo e desenho amostral

A área de estudo está localizada na Comunidade Santa Inês, Reserva de Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro, margem direita do baixo rio Negro (3°03'31.0"S, 60°45'42.0"W; 73 m acima do nível do mar; Figura 1A). O local abriga formações de vegetação típicas de solos predominantemente arenosos (veja Adeney *et al.*, 2016). Duas categorias de fitofisionomia ocorrem nesse tipo de solo na RDS Rio Negro: campinas, caracterizadas como ambientes abertos com manchas de vegetação arbustiva ou gramínea (copa < 7 m) sobre matriz de solo exposto; e campinaranas, caracterizadas como florestas de dossel fechado com predominância de arvores de tronco fino com no máximo 20 m de altura (Adeney *et al.*, 2016). De acordo com a classificação de Köppen, o clima

predominante na região é do tipo *Afi* – Tropical Chuvoso, com temperatura média anual de 25,6º C e precipitação anual média de 2.300 mm (INMET, 2014).

A coleta de dados em campo foi realizada no período de 5 de janeiro a 4 de fevereiro 2022 e 11–16 de maio de 2022, que corresponde ao início da estação chuvosa e seca na região, respectivamente. Um sistema de grade foi instalado em uma área de 800 m^2 localizada as margens de um igarapé de fluxo contínuo, de modo a viabilizar a tomada de dados reprodutivos com menor grau de perturbação. Nesta área foram abertos cinco transectos paralelos principais de 40 m de extensão, espaçados a cada ~5 m (Figura 1B). Adicionalmente, três transectos de 20 m de extensão foram abertos para conectar o início, meio e fim dos transectos principais (Figura 1B).

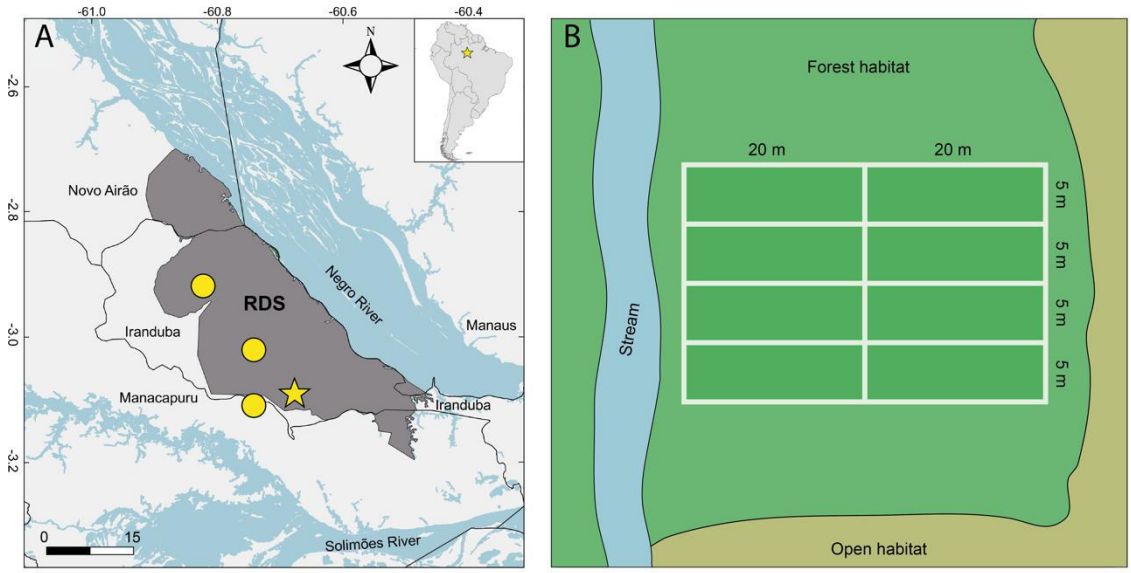

Figura 1. (**A**) Reserva de Desenvolvimento Sustentável (RDS) Rio Negro, Amazonas, Brasil e (**B**) representação esquemática da grade de amostragem. Símbolos amarelos = ocorrência conhecida de *Adenomera* aff. *simonstuarti*; estrela amarela = localização da grade de amostragem. Linhas brancas no painel **B** denotam os transectos da grade de amostragem.

A autorização para realização deste estudo na Reserva do Desenvolvimento Sustentável do Rio Negro foi concedida pela Secretaria de Estado do Meio Ambiente do estado do Amazonas, Brasil (processo nº 01.01.030101.003202/2021-21). A licença de coleta foi expedida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação através do Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (processo nº 81575-1), sujeita à aprovação de todos os procedimentos éticos de captura e coleta. Foram seguidas as diretrizes da

Resolução CFBIO N ° 301 de 08/12/2012 do Conselho Federal de Biologia (CFBIO), que trata dos procedimentos de captura, contenção, liberação e coleta de vertebrados.

Padrão de atividade vocal diária

Um monitoramento piloto de quatro dias foi realizado em dezembro de 2021 para determinar o período de atividade acústica de machos (diurno, crepuscular, noturno) e definir os principais horários de atividade. Após este piloto, territórios de 15 machos em atividade reprodutiva foram marcados e numerados dentro da grade de estudo. Estes foram monitorados durante 30 dias nos principais períodos de atividade acústica constatados no monitoramento piloto (04:00–07:00 e 15:00–19:00 horas). A passagem pelos territórios foi realizada a cada hora pelo mesmo observador, que registrou cada macho como vocalmente ativo ou inativo.

Territorialidade

Foi realizado experimento de *playback* em campo para testar se machos de *Adenomera* aff. *simonstuarti* apresentam algum sinal de territorialidade. O experimento foi conduzido no crepúsculo, caracterizado como o período de maior atividade vocal dos machos. Dez machos vocalmente ativos foram confrontados com a reprodução do canto de anúncio típico emitido pela espécie (Martins *et al*., in press). Este canto foi anteriormente obtido de um macho na área de estudo não incluso no experimento. O canto foi reproduzido por dois minutos através de caixa de som portátil (7 cm altura x 7 cm largura x 3 cm profundidade) fixada sobre a serapilheira a 1 m de distância de cada macho focal. Os seguintes comportamentos foram caracterizados como resposta agressiva ao *playback*: sair de esconderijos, subir em poleiros, aproximação da caixa de som, movimentos agitados não usuais (*e.g.*, saltitar, inflar saco vocal direcionado a caixa de som), emissão de vocalização diferente a do canto de anúncio (*e.g.*, canto territorial). Cada um dos 10 machos foi testado apenas uma vez para evitar pseudorréplica.

Interação macho/fêmea

As interações entre machos e fêmeas de *Adenomera* aff. *simonstuarti* foram descritas com base em quatro observações realizadas em campo. As observações se iniciaram a partir do momento em que a fêmea foi avistada próxima ao macho em atividade vocal. A

metodologia emprega na observação da interação macho/fêmea é a *Ad libitum* (sensu Altmann, 1974), que consiste na observação a vontade da interação, sem tempo de duração predeterminado.

Canto territorial e de corte

Além do canto de anúncio descrito por Martins *et al.* (in press), machos de *Adenomera* aff. *simonstuarti* emitem canto territorial e canto de corte. A classificação dos últimos dois tipos de canto foi feita com base no contexto social em que foram emitidos e seguindo definições sumarizadas em Toledo *et al*. (2015). O canto de corte foi emitido por quatro machos durante a aproximação e condução das fêmeas até câmara utilizada como ninho, bem como dentro da câmera após a entrada da fêmea. O canto territorial foi registrado sendo emitidos por machos durante a aproximação de outros machos, e foi confirmado posteriormente no teste de territorialidade utilizando playback.

Foram gravados dois cantos de corte e dois cantos territoriais emitidos por machos não coletados. Os cantos foram gravados com o microfone embutido de um celular Moto G30 (Motorola Mobility LLC, EUA) e armazenados em formato ".wav" com taxa de amostragem de 44.1 kHz e tamanho de amostra de 16 bits. O celular estava posicionado a aproximadamente 100 cm de distância dos machos durante a vocalização. A temperatura do ar durante no momento das gravações foi de ~26º C. Os cantos serão depositados na Fonoteca Neotropical Jacques Vielliard (**FNJV**) da Universidade de Campinas (SP, Brasil).

Cantos territoriais tiveram a duração, número de notas, duração das notas, número de pulsos por nota, intervalo entre notas e frequências mínima, máxima e dominante analisadas. Por serem estruturalmente mais simples, cantos de corte tiveram apenas a sua duração, frequências mínima, máxima e dominante analisadas. Os parâmetros temporais e espectrais foram analisados no *Raven* 1.6 configurado com janela = Blackman, largura da banda do filtro = 65 Hz, sobreposição = 90%, hop size = 2.5 ms e transformação discreta de Fourier = 2,048 points. As frequências mínimas e máximas foram medidas 20 db abaixo da frequência dominante para evitar interferência de ruído de fundo; foram medidas na primeira e segunda nota do canto territorial e são apresentadas como média, desvio padrão e valores mínimo e máximo. As demais medidas de ambos os cantos são apresentadas como valores mínimo e máximo devido ao baixo número de cantos disponíveis para analisar (n = 2). A frequência dominante foi obtida através da função

Peakfrequency. As ilustrações gráficas dos cantos foram produzidas na plataforma *R* (R Core Team, 2022) com os pacotes *seewave* 2.1.0 (Sueur *et al*., 2008) e *tuneR* 1.3.2 (Liggese*t al*., 2017). *Seewave* foi configurado com janela = Hanning, FFT = 256 pontos e sobreposição = 90%.

Caracterização da câmara, espuma e desova

As câmaras foram localizadas em campo por meio da observação de casais em atividade reprodutiva (*e.g.*, emissão de canto de corte sob o solo, casais se direcionando para as câmaras). A caracterização quantitativa e qualitativa da câmara produzidas por *Adenomera*aff. *simonstuarti* foi descrita a partir de duas câmaras obtidas em campo. O diâmetro e profundidade das câmaras foram aferidos com paquímetro digital com precisão de 0.01 mm. Para viabilizar a tomada de medidas e descrição qualitativa do formato, contramoldes das câmaras foram confeccionados através do preenchimento destas com gesso líquido de acordo com Giaretta & Kokubum (2004). A coloração e a densidade da espuma onde o desenvolvimento larval é realizado, bem como a coloração dos ovos recém postos, foi descrita com base em anotações e fotos de três ninhos. O número de ovos foi aferido por meio de inspeção visual e contagem direta.

Morfologia externa de girinos e metamórficos

Girinos de *Adenomera* aff. *simonstuarti*foram mortos por superdosagem de benzocaína liquida diluída em água, conservados em formalina 5% e posteriormente depositados na Coleção Zoológica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (**INPA-H**), Manaus, Amazonas, Brasil. O estágio de desenvolvimento larval foi determinado de acordo com Gosner (1960). Quinze medidas morfométricas foram tomadas de 10 girinos nos estágios 35 e 41 com auxílio de micrômetro acoplado em lupa estereoscópica (precisão 0.01 mm) seguindo Altig & McDiarmid (1999: comprimento total [**TL**], comprimento do corpo [**BL**], comprimento da cauda [**TAL**], altura máxima da cauda [**MTH**], altura do músculo da cauda [**TMH**], largura do músculo da cauda [**TMW**], distância entre narinas [**IND**], distância entre órbitas [**IOD**]), Lavilla & Scrocchi (1986: altura do corpo [**BH**], largura do corpo na altura do espiráculo [**BW**], distância olho-narina [**END**], diâmetro do olho [**ED**] e largura do disco oral [**ODW**]), Lima *et al*. (2015: largura do corpo na altura dos

olhos [**HW**]) e Lins *et al*. (2018: comprimento do tubo anal [**VTL**]). A descrição da morfologia externa foi feita com base em sete girinos no estágio 35.

O tempo decorrido entre oviposição e a saída de metamórficos do ninho de espuma foi computado a partir de um ninho contendo cinco ovos, mantido em laboratório com variação natural da temperatura ambiente. O comprimento rostro-cloacal (**SVL**) de cinco juvenis recém metamorfoseados foi tomado de acordo com Duellman (1970), através do software ImageJ utilizando fotografias digitais com escala. O peso corpóreo destes mesmos metamórficos foi aferido com balança digital (precisão 0.0001 g).

Produção de espuma por girinos

Algumas espécies de *Adenomera* possuem girinos capazes de produzir bolhas de ar para a manutenção da espuma na qual eles se desenvolvem (Kokubum & Giaretta, 2005; Kokubum & Souza, 2008; Menin *et al*., 2013). A habilidade de produção de espuma por girinos de *A.* aff. *simonstuarti* foi testada por meio de experimento em laboratório com três girinos em estágio de desenvolvimento ~41. Girinos foram retirados do ninho de espuma e lavados delicadamente com água desclorada para a total retirada de resquícios de espuma. Após isto, os girinos foram acomodados em placa de Petri contendo apenas uma lâmina d'água, de modo a evitar ressecamento e não permitir nado livre. O experimento foi mantido em temperatura ambiente (~27º C) e vistoriado a cada duas horas por 48 horas. Com exceção do uso de placa de Petri, os demais procedimentos seguiram Kokubum & Souza (2008) e Menin *et al*. (2013).

Resultados

Padrão de atividade vocal diária

Machos de *Adenomera* aff. *simonstuarti* vocalizam na serapilheira de florestas de areia branca (campinaranas) situadas próximo a igarapés de pequeno e médio porte, sendo encontrados em atividade vocal próximos a raízes de arbustos ou troncos caídos (Figura 2). Embora machos emitam cantos de anúncio esporadicamente ao longo de todo o dia e noite, durante a estação chuvosa a atividade acústica se concentra no amanhecer (04:00–06:00 h) e no entardecer (15:00–19:00 h), sendo este último o principal período de atividade (Figura 3). Durante o início dos picos de atividades, machos vocalizam escondidos abaixo de folhas caídas (n = 8) e raízes (n = 7), se expondo sobre a serapilheira

nos períodos de maior atividade (05:00 e 18:00 h). Durante chuvas moderadas e fortes, machos diminuem ou cessam completamente a atividade vocal. A emissão de cantos é esporádica no período seco.

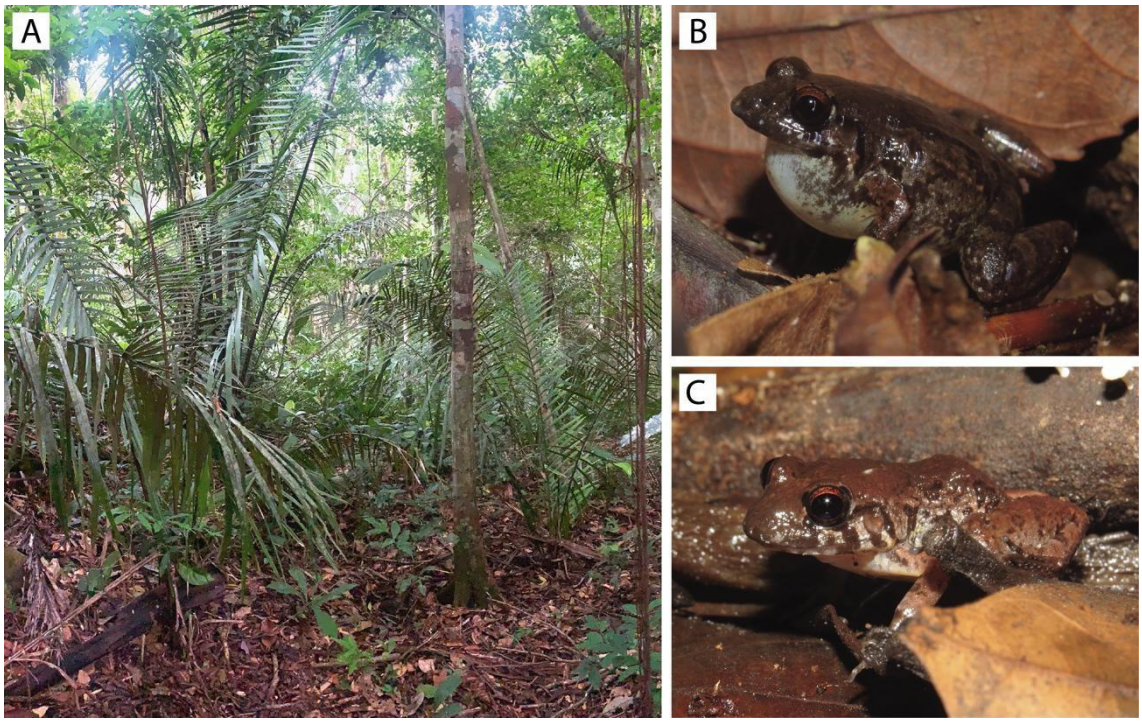

Figura 2. Floresta sobre areia branca (A) onde machos (B) e fêmeas (C) de *Adenomera* aff. *simonstuarti* ocorrem na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Iranduba, Amazonas, Brasil.

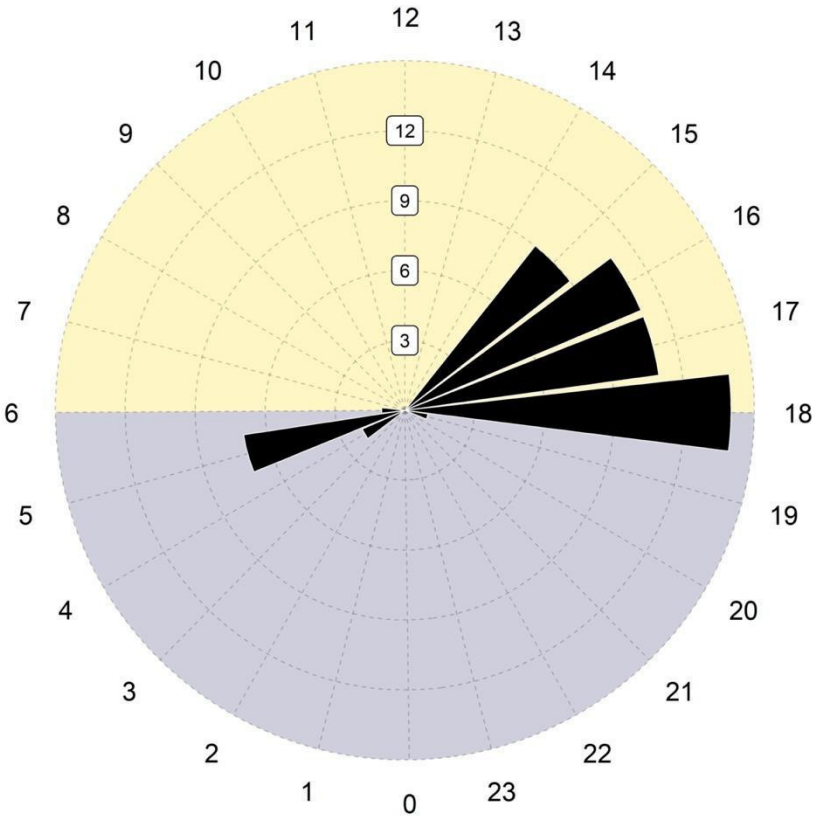

Figura 3. Padrão de atividade vocal de machos (n = 15) de *Adenomera* aff. *simonstuarti* na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Iranduba, Amazonas, Brasil. Círculos tracejados indicam o total de machos vocalmente ativos em cada hora do dia, representadas do lado externo por números de 0 a 23.

Territorialidade

Machos de *Adenomera* aff. *simonstuarti* produziram poucos comportamentos indicativos de territorialidade. Dentre os 10 machos testados, apenas um emitiu canto territorial (veja descrição abaixo) e outro se moveu em direção a caixa de som. Adicionalmente, nenhum combate físico foi observado entre machos durante os 40 dias de atividades de campo.

Interação macho/fêmea

Enquanto machos (Figura 2B) apresentam vocalmente ativos por algumas horas no amanhecer e entardecer, fêmeas (Figura 2C) só foram encontradas ativas sobre a serrapilheira da floresta após as 18:00 h. Este é o período em que machos foram ouvidos emitindo canto de corte e eventos reprodutivos foram iniciados (n = 5).

No evento 1 (~18:00 h), a fêmea se aproximou de um macho que emitia canto de anúncio exposto sobre a serapilheira ao lado da base do tronco de um arbusto (diâmetro da base = ~5 cm). O macho passou a emitir canto de corte, assim que a fêmea esteve visualmente exposta, a ~20 cm de distância. Logo após visualizar a fêmea, o macho saltou em direção a ela e, após breve contato físico, passou a caminhar lentamente em direção a base do arbusto onde a câmara estava localizada. A fêmea seguiu o macho durante todo o trajeto, enquanto este emitia canto de cortejo. Ao chegar na região da câmara, o macho pressionou seu focinho sob a serrapilheira de aparência não compactada e adentrou a câmara; a fêmea entrou na câmara pelo mesmo local que o macho e logo em seguida a este. Fêmea e macho permaneceram na câmara por 10 minutos. Durante todo este período o macho emitiu canto de corte. Por razão desconhecida, a fêmea abandonou o local e seguiu em direção ao macho vizinho que se localizava a aproximadamente 1.5 m de distância (evento 2). O macho continuou emitindo canto de corte após a saída da fêmea e só deixou o ninho após 13 minutos, voltando a emitir canto de anúncio no mesmo local em que exercia essa atividade antes da interação com a fêmea. Após a saída do macho, a câmara foi vistoriada e não foi encontrado evidência de espuma e ou de ovos.

O comportamento da fêmea e macho no evento 2 (~18:20) aconteceu de forma similar ao evento 1, até o momento de entrada na câmara, que se localizava entre raízes de arbusto a ~30 cm de distância de onde o macho emitia canto de anúncio. Divergentemente, o macho cessou a emissão de canto de corte, após a entrada da fêmea na câmara, permanecendo em silencio durante toda a noite. Às 5:28 h da manhã, o macho emitiu canto de anúncio e às 5:56 h saiu da câmara, e voltou a emitir canto de anúncio sobre a serapilheira. A fêmea, no entanto, permaneceu na câmara até as 10:15 h da manhã, momento em que começava a chover. A câmara foi vistoriada logo em seguida e em seu interior foram encontrados ovos recém postos e imersos em espuma.

No evento 3, a interação macho/fêmea se iniciou ~18:00 h e da mesma maneira que no evento 2. Entretanto, a câmara se localizava abaixo da serapilheira acumulada sobre raízes de samambaias. O casal permaneceu na câmara até horário não determinado do dia seguinte. Às 7:00 da manhã, a câmara foi vistoriada e constatou-se que o casal ainda permanecia em seu interior e que a espuma já havia sido produzida. Na ausência de evidência da saída do casal, a câmara foi vistoriada novamente as 18:00 h; no entanto, ovos não foram encontrados em seu interior. Vale ressaltar que, ~22:00 h, um grande

número de formigas de correição do gênero *Nomamyrmex* passaram pela região onde a câmara estava localizada.

No evento 4, o primeiro contato macho/fêmea ocorreu as 19:15 h. A fêmea seguiu o macho até a câmara localizada por abaixo da serapilheira entre às raízes de um arbusto. O casal permaneceu em silencio por toda a noite no interior da câmara, entretanto estes deixaram a câmara sem que fossem percebidos. A câmara foi vistoriada 49 horas após a entrada do casal; o casal não estava mais presente e em seu interior foi encontrado ninho de espuma com ovos fertilizados.

No evento 5, como descrito no evento 1, fêmea e macho entraram na câmara aproximadamente as 18:00 h. Entretanto, dez minutos após a entrada do casal, a fêmea se retirou da câmara por razão desconhecida e o macho saiu logo após sua retirada. A câmara foi investigada após a saída do casal e constatou-se, mais uma vez, a ausência de espuma ou ovos.

Canto de corte e territorial

O canto de corte de *Adenomera* aff. *simonstuarti* (n = 3) é similar em estrutura ao canto de anúncio (veja Martins *et al*., in press), sendo composto por uma única nota pulsada. O canto tem duração de 217–266 ms e 23–30 pulsos (Figura 4A–D). É composto por dois harmônicos; a frequência dominante de 3,359–3,445 Hz está localizada no harmônico fundamental (Figura 4D). A frequência mínima é de 2,895–2,961 Hz e a máxima de 5,082–5,086 Hz.

O canto territorial (n = 2) é composto por duas notas pulsadas e tem duração de 245–252 ms (Figura 4E–H). A primeira nota é constituída por 2–3 pulsos e tem duração de 16–25 ms, enquanto a segunda nota é composta por 4 pulsos e tem duração de 47–49 ms. O intervalo entre notas é de 173–187 ms. Diferente dos parâmetros temporais, as frequências não divergem entre notas. A frequência mínima é de 3,076 ± 144 Hz (2,952–3,277 Hz; n = 4), a máxima de 3,924 ± 72 Hz (2,952–3,277 Hz; n = 4) e a dominante de 3,597 ± 45 Hz (3,562–3,656 Hz; n = 4).

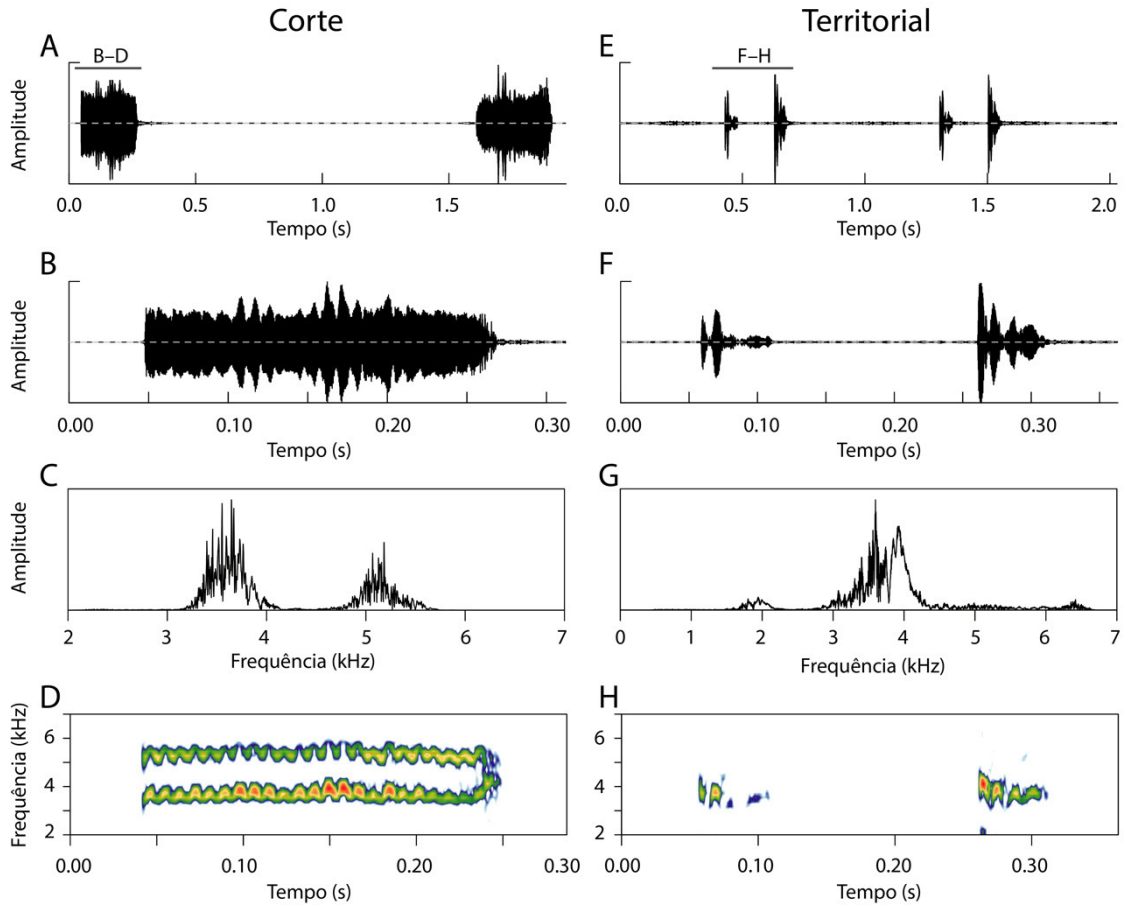

Figura 4. Canto de corte (**A–D**) e territorial (**E–H**) de *Adenomera* aff. *simonstuarti* gravados na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Iranduba, Amazonas, Brasil. Espectrogramas mostrando dois (**A**) e um canto (**B**) canto de corte, e seu espectro de frequência (**C**) e sonograma (**D**). Espectrogramas mostrando dois (**A**) e um canto (**B**) canto territorial, e seu espectro de frequência (**C**) e sonograma (**D**). Note que cantos de corte são compostos por apenas uma nota pulsada, enquanto cantos territoriais são compostos por duas notas pulsadas. Indivíduos não coletados.

Caracterização da câmara, espuma e desova

Câmaras confeccionadas por machos de *Adenomera* aff. *simonstuarti* são construídas em solo úmido logo abaixo da serapilheira (n = 5). Embora a floresta onde a espécie ocorre esteja sobre solos de areia branca, as câmaras são construídas na primeira camada composta por matéria orgânica decomposta que se assemelha a terra preta. As câmaras não possuem túnel de entrada; os animais acessam a câmara pela sua porção superior ao pressionar o focinho sob o solo em direção ao interior da câmara. As duas câmaras preenchidas com gesso possuem tamanho similar (Figura 5); a primeira tem formato

arredondado com 32.2 mm de diâmetro e 21.7 mm de profundidade; a segunda câmara apresenta formato elíptico e possui 24.9 mm de diâmetro e 18.4 mm de profundidade.

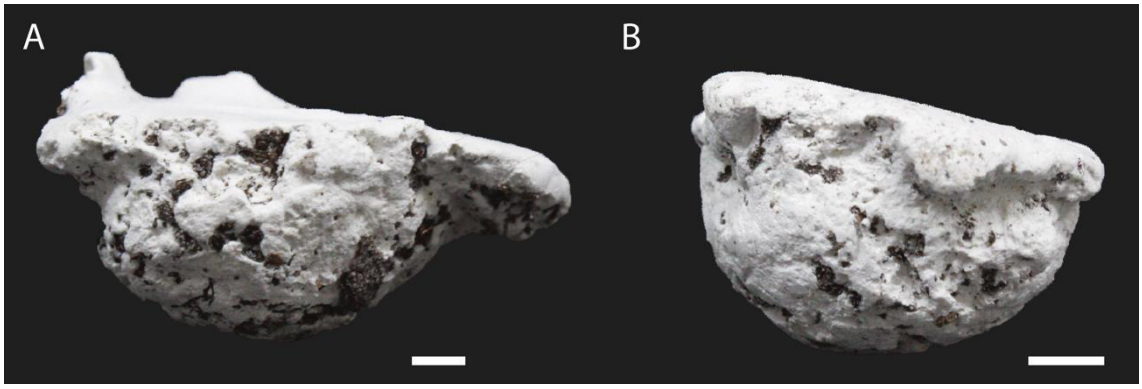

Figura 5. Contramolde de câmaras construídas por machos de *Adenomera* aff. *simonstuarti* na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Iranduba, Amazonas, Brasil. Barras de escala: 5 mm.

A espuma encontrada dentro das câmaras (n = 3) é muito densa e viscosa, e apresenta coloração branca (Figura 6A–I). A densidade e viscosidade da espuma diminuem no decorrer do desenvolvimento dos girinos, enquanto o tamanho das bolhas de ar que formam a espuma aumentam de tamanho (Figura 6B–H). Embora não tenham sido registrados os atores responsáveis pela produção de espuma (*e.g.*, macho antes do amplexo; pelo casal durante amplexo; pela fêmea após o amplexo), uma câmara vistoriada após tentativa fracassada de acasalamento não apresentou espuma em seu interior.

O número de ovos nos ninhos de espuma variou pouco entre desovas (n = 3). Dos dois ninhos coletados na estação chuvosa (janeiro 2022), um continha 7 ovos fertilizados e outro continha 6 ovos. O ninho coletado no início da estação seca (maio 2022) continha 5 ovos. Não foram encontrados ovos não fertilizados em nenhum dos ninhos analisados. O diâmetro dos ovos não foi aferido devido ao baixo número de ninhos encontrados e o alto risco de inviabilizar o desenvolvimento embrionário. Os ovos recém postos possuem o polo animal e vegetal de coloração inteiramente creme amarelado. Esta coloração se manteve até o quinto dia de desenvolvimento após oviposição (Figura 6C). Os ovos do ninho coletado na estação seca demoraram 16 dias para completar o desenvolvimento larval.

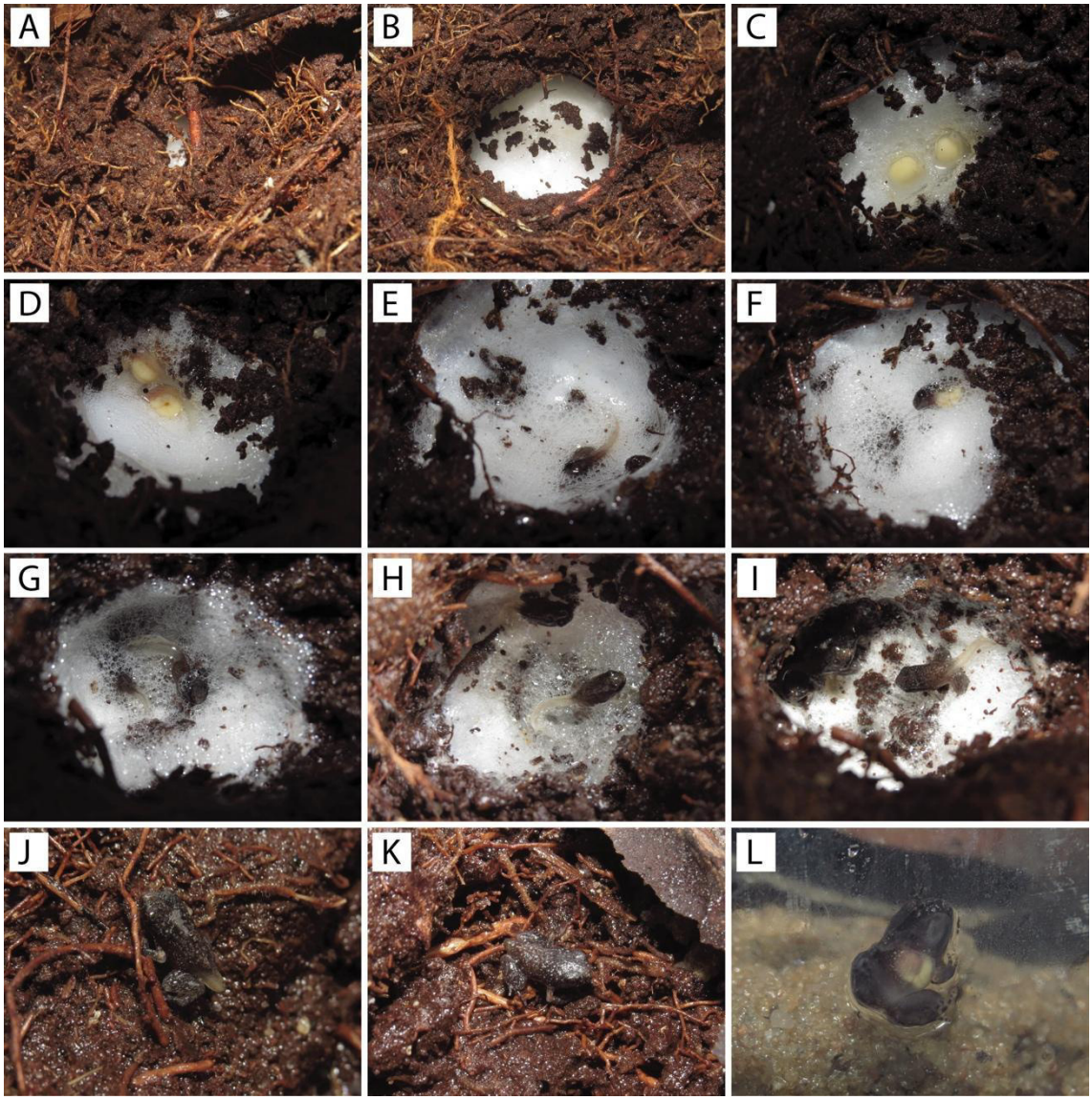

Figura 6. Ninho de espuma (**A–B**), desenvolvimento de girinos (**C–I**) e metamórficos (**J–L**) de *Adenomera* aff. *simonstuarti* na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Iranduba, Amazonas, Brasil. Ninho de espuma posto no dia 15/05/2022 (**A–B**). Desenvolvimento dos girinos: dia 19/05/2022 (**C**); dia 21/05/2022 (**D**); dia 23/05/2022 (**E**); dia 25/05/2022 (**F**); dia 27/05/2022 (**G**); dia 28/05/2022 (**H**); dia 29/05/2022 (**I**). Metamórficos: dia 30/05/2022 (**J**); e dia 31/05/2022 (**K–L**).

Morfologia externa de girinos e metamórficos

Medidas morfométricas são apresentadas na Tabela 1. Corpo oval em vista dorsal, lateral e ventral (Figura 7A–C); BH 86–96% e 51–58% do BW e BL, respectivamente; comprimento do corpo 36–41% do TL; constrição bem-marcada na região postorbital, mais perceptível em vista dorsal do que ventral, e menos evidente em alguns girinos.

Focinho arredondado em vista dorsal, ligeiramente truncado em vista lateral; distância olho-narina 6–7% do BL. Região entre as narinas é convexa; distância entre narinas 44–52% do IOD. Narinas pequenas, arredondadas, localizadas e direcionadas anterolateralmente; visíveis em vista lateral, pouco visíveis em vista dorsal e não visíveis em vista ventral; localizadas mais próximas do focinho do que dos olhos; borda externa das narinas sem protuberância carnuda; bordas lisas, ligeiramente abaixo do nível da região marginal. Olhos grandes; diâmetro do olho 34–39% e 139–190% do IOD e END, respectivamente; localizados lateralmente, direcionados anterolateralmente. Região entre as orbitas concava; distância interorbital 46–50% do BW.

Espiráculo presente, muito pequeno, sinistral; direcionado posterodorsalmente, localizado logo acima da borda da superfície lateral do corpo, no nível da inserção do membro posterior ao corpo; pouco visível em vista dorsal e lateral; abertura elíptica e pequena, mais estreita do que a largura da base do espiráculo; parede interna formada apenas pela parede do corpo. Intestino largo e enrolado, posicionados ventralmente, perpendicular ao eixo principal do corpo, escondendo outros órgãos internos. Tubo anal medial, com deslocamento sinistral; em forma de vírgula, dorsalmente direcionado; abertura anal muito pequena, arredondada, direcionada dorsalmente; majoritariamente livre da barbatana ventral, parede dorsal ligada apenas próximo da sua junção ao corpo. Cauda moderadamente longa, seu comprimento 142–178% e 59–64% do BL e TL, respectivamente; baixa, altura máxima da cauda 83–94% do BH; ponta da cauda arredondada. Músculo caudal moderadamente robusto com extremidade fortemente acuminada, sua ponta atinge a ponta da cauda; mais alto do que largo perto da junção com o corpo, largura do músculo da cauda 70–79% da TMH; altura do músculo da cauda 43–49% do MTH. Nadadeira dorsal em forma de arco; emerge na região posterior da porção posterior do corpo; mais alta que o corpo; ligeiramente mais alta que a nadadeira ventral; altura máxima na porção central. Nadadeira ventral pouco arqueada; altura máxima no meio da cauda; mesma altura ou menor que o limite ventral corpo. Disco oral pequeno, ODW 29–33% do BW; não emarginado; localizado e direcionado anteroventralmente (Figura 7D); lábio superior e inferior presentes e normais; lábio anterior com 4–6 papilas curtas e arredondadas na região lateral, organizadas em linha reta, entremeadas por um grande gap medial; lábio posterior projetado posteriormente, com 3–6 papilas arredondadas curtas na região lateral, organizadas em linha reta, intercaladas por um gap medial; gap anterior maior que a posterior. Papilas submarginais ausentes. Bainha da

mandíbula queratinizada apenas nas bordas; bainha da mandíbula superior em forma de arco e bainha da mandíbula inferior em forma de V. Serrilhas se estendem por todo o comprimento de ambas as bainhas. Dentes labiais ausentes.

Em preservativo, superfície dorsal do corpo marrom; porção anterior mais escura que a posterior, com vermiculação translúcida muito fina na metade posterior; membros posteriores dorsais translúcidos com grande quantidade de melanóforos. Cauda na maior parte cinza translúcida, marrom na junção cauda/corpo; musculatura caudal cinza esbranquiçada; nadadeiras cinza-translúcido; pequenos melanóforos sobre a musculatura caudal. Tubo anal cinza translúcido. Superfície ventral do corpo cinza translúcida com grande quantidade de melanóforos na porção anterior; porção posterior totalmente translúcida, exceto pela região lateral, que é castanho claro.

O comprimento rostro-cloacal (CRC) médio de metamórficos de *Adenomera* aff. *simonstuarti* logo após deixarem o ninho de espuma é de 6.12 ± 0.10 mm (5.95–6.20 mm; n = 5) e o peso corpóreo médio é 0.0285 ± 0.0007 g (0.0275–0.0295 g; n = 5). A coloração dos metamórficos não é similar a de adultos. O dorso é inteiramente cinza escuro com diminutos pontos brancos (Figura 6K), enquanto o ventre é cinza médio (Figura 6L), exceto pelo ventre cinza translucido que permite visualizar a pleura de coloração esbranquiçada.

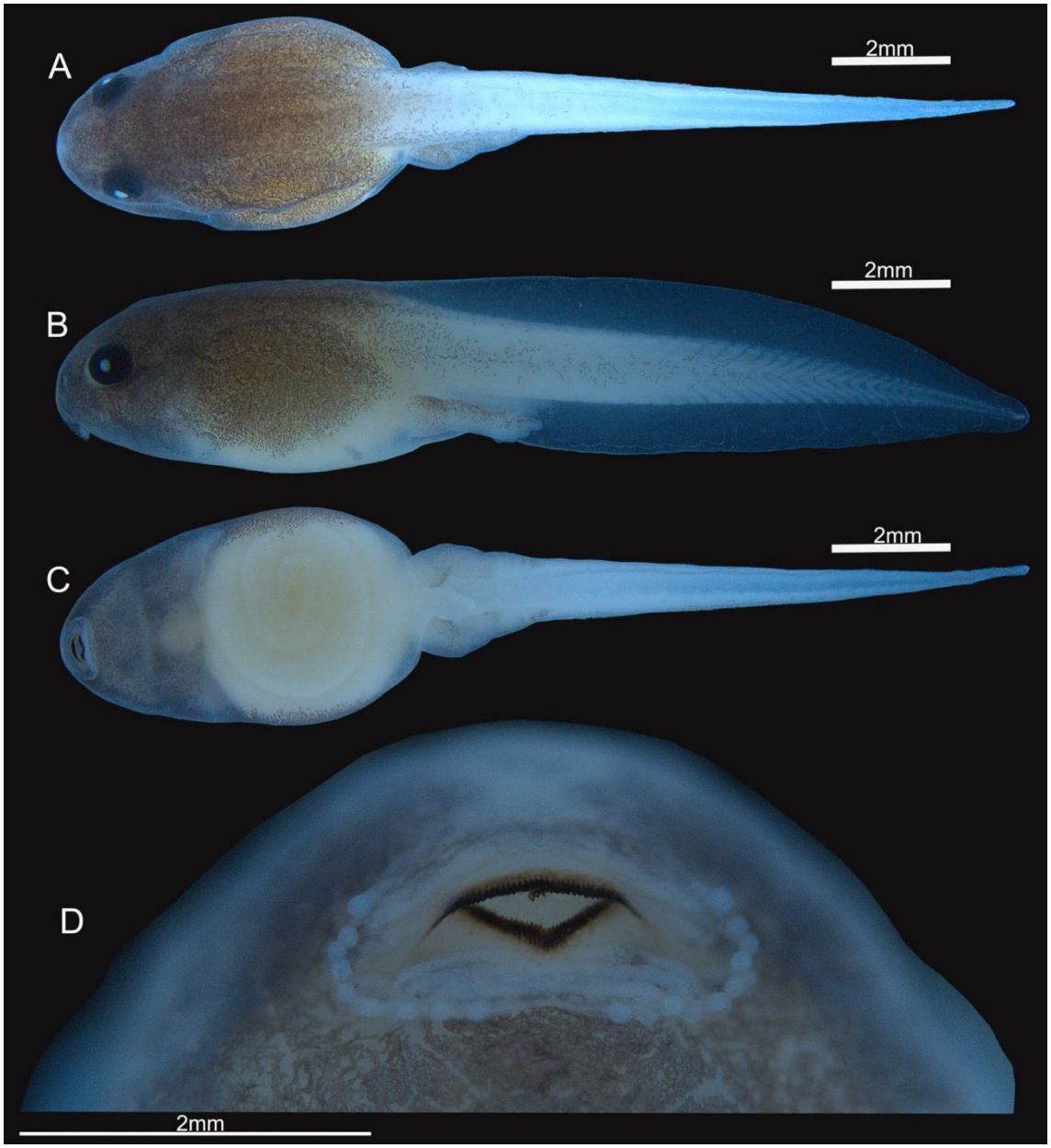

Figura 7. Girino típico de *Adenomera*aff. *simonstuarti* no estágio de desenvolvimento 35 coletados na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Iranduba, Amazonas, Brasil. Vista dorsal (A), lateral (**B**) e ventral (**C**) do corpo. Vista ventral da região anterior do corpo evidenciando o disco oral (**D**).

Tabela 1. Medidas morfométricas (mm) de girinos de *Adenomera* aff. *simonstuarti* no estágio de desenvolvimento larval 35, coletados na Reserva de Desenvolvimento Sustentável Rio Negro, Iranduba, Amazonas, Brasil. Veja o texto principal para definição dos acrônimos. Abreviação: n = tamanho amostral. Valores dispostos em média ± desvio padrão (mínimo–máximo).

Medidas	Estágio 35 (n = 7)	Estágio 41 (n = 3)
BH	3.08 ± 0.15 (2.94–3.34)	2.50 ± 0.00 (2.50–2.50)
BL	5.63 ± 0.21 (5.40–6.00)	5.13 ± 0.15 (5.00–5.30)
BW	3.40 ± 0.13 (3.19–3.56)	2.79 ± 0.12 (2.66–2.88)
ED	0.60 ± 0.04 (0.56–0.67)	0.67 ± 0.04 (0.63–0.71)
END	0.38 ± 0.02 (0.35–0.40)	0.40 ± 0.03 (0.38–0.43)
HW	2.77 ± 0.12 (2.58–2.88)	2.58 ± 0.09 (2.50–2.68)
IND	0.76 ± 0.03 (0.70–0.79)	0.75 ± 0.09 (0.67–0.84)
IOD	1.63 ± 0.08 (1.54–1.73)	1.65 ± 0.11 (1.54–1.76)
MTH	2.67 ± 0.12 (2.48–2.80)	2.12 ± 0.04 (2.08–2.16)
ODW	1.03 ± 0.04 (0.96–1.09)	0.89 ± 0.05 (0.85–0.95)
TAL	9.23 ± 0.78 (7.80–10.10)	9.17 ± 0.35 (8.80–9.50)
TL	14.86 ± 0.91 (13.30–16.10)	14.30 ± 0.35 (13.90–14.50)
TMH	1.66 ± 0.07 (1.55–1.75)	1.04 ± 0.07 (1.00–1.13)
TMW	1.25 ± 0.08 (1.14–1.35)	1.18 ± 0.04 (1.14–1.22)
VTL	0.76 ± 0.11 (0.63–0.95)	0.74 ± 0.11 (0.63–0.86)

Produção de espuma por girinos

Os girinos de *Adenomera* aff. *simonstuarti* não produziram espuma durante o experimento realizado em laboratório.

Discussão

As evidências aqui apresentadas indicam que *Adenomera* aff. *simonstuarti* se reproduz principalmente na estação chuvosa, mas eventos reprodutivos também ocorrem na estação seca. Embora seja incomum em *Adenomera*, reprodução prolongada também acontece em *A. hylaedactyla* (Menin *et al*., 2009). No caso de *A.* aff. *simonstuarti*, a reprodução no período seco pode ser viabilizada pelo habitat ripário ocupado pela espécie (Martins *et al*., in press), que se mantém mais úmido durante a estação seca quando comparado a áreas não ripárias. Machos cantam esporadicamente ao longo de todo o dia, mas apresentam picos de atividade vocal com poucas horas de duração no entardecer e no amanhecer. A duração do pico de atividade diária costuma ser maior em outras espécies de *Adenomera*. Por exemplo, *A. hylaedactyla* vocaliza principalmente entre

14:00–06:00 h (pico as 18:00 h: Menin *et al*., 2009), enquanto *A.* aff. *hylaedactyla* vocaliza principalmente entre 09:00–00:00 h (pico as 18:00–19:00 h: Borges-Leite *et al*., 2015).

O canto de corte de *Adenomera* aff. *simonstuarti* é o primeiro a ser descrito até o momento para *Adenomera*. Este se assemelha estruturalmente ao seu canto de anúncio, ambos compostos por uma única nota pulsada. Entretanto, o canto de corte é emitido com frequência dominante mais baixa (3,359–3,445 Hz *vs* 3,746–4,349 Hz: Martins *et al*., in press). Por outro lado, o canto territorial é o mais divergente entre os três tipos de vocalizações, sendo formado por duas notas pulsadas, a primeira de menor duração do que a segunda. Canto territorial é conhecido para *Adenomera* sp. de Minas Gerais e *A. thomei*, e se assemelham em estrutura a última nota do canto de *A.* aff. *simonstuarti* por apresentar um prolongamento do último pulso e se diferenciam por apresentarem dois harmônicos (Kokubun & Giaretta, 2005; Almeida & Angulo, 2006). Embora pouco estudado, os dados apresentados aqui e por Kokubum & Giaretta (2005) e Almeida & Angulo (2006) mostram que o canto territorial em *Adenomera* apresenta divergência interespecífica e pode representar um importante conjunto de caracteres na diagnose de espécies, servindo como fonte adicional de evidência em estudos taxonômicos integrativos.

Com base nos dados observados no presente estudo, o modo reprodutivo apresentado por *Adenomera* aff. *simonstuarti* pode ser classificado como Modo 22 de Duellman & Trueb (1986), Modo 32 de Haddad & Prado (2005), Modo 21 de Crump (2015) ou Modo 62 de Nunes-de-Almeida *et al*. (2021), que se caracterizam pela presença de ninhos de espuma construído em câmaras escavadas e girinos endotróficos que completam seu desenvolvimento no ninho de espuma. O baixo número de ovos depositados nos ninhos de espuma por *A.* aff. *simonstuarti* (5–7) se assemelha ao de outras *Adenomera* com girinos endotróficos (*e.g.*, Kokubum & Giaretta, 2005; Kokubum & Souza, 2008; Menin *et al*., 2009; Borges-Leite *et al*., 2015) e tem sido apontado como um *trade-off* em favor do tamanho dos ovos e jovens em anuros (veja Furness *et al*., 2022). Os girinos de *A.* aff. *simonstuarti* levam 16 dias para completar seu desenvolvimento, tempo similar ao de outras espécies com girinos endotróficos (*e.g.*, 11–13 dias em *A.* aff. *hylaedactyla* [Kokubum & Souza, 2008], 8 dias em *A. hylaedactyla* [Menin *et al*., 2009]), porém muito inferior ao de espécies com girinos exotróficos (*e.g.*, 77 dias em *A. thomei* [Almeida & Angulo, 2002] e mais de 25 dias em *A. guarani* [Zaracho & Kokubum,

2017]). As características da desova e do desenvolvimento larval de *A.* aff. *simonstuarti*, bem como o de outras congêneres, mostram que *Adenomera* representa um interessante modelo de estudo para se entender as vantagens adaptativas da terrestrialidade reprodutiva em anuros neotropicais.

A morfologia externa do girino de *Adenomera* aff. *simonstuarti* se assemelha a de girinos endotróficos de outras espécies de *Adenomera*. Entretanto, a presença de espiráculo em *A.* aff. *simonstuarti* a distingue de girinos endotróficos de suas congêneres simpátricas, *A. hylaedactyla* e *A. andreae* (Menin *et al*., 2009; Menin & Rodrigues, 2013), ede *A*. aff. *hylaedactyla* do sudoeste da Amazônia (Kokubum& Souza, 2008). A ausência de dentes labiais vomerianos distingue os girinos de *A.*aff. *simonstuarti* daqueles de *A.* aff. *bokermanni* (Heyer, 1973), *L. diptyx* (De La Riva, 1995), *A. saci* (Carvalho &Giaretta, 2013) e *A. thomei* (Almeida & Angulo, 2006). Até o momento, o único girino endotrófico que apresenta espiráculo é o de *Adenomera* sp. de Minas Gerais (Kokubum & Giaretta, 2005). Entretanto, o girino de *A.*aff. *simonstuarti* se diferencia desse por possuir a mandíbula inferior em formato de V (formato de arco em *Adenomera* sp.: Kokubum & Giaretta, 2005).

A ausência de espiráculo em girinos endotróficos tem sido associadaa terrestrialidade (Altig& Johnston, 1989). Em *Adenomera*, a presença de espiráculo foi reportada até o momento apenas em girinos exotróficos de *A.* aff. *bokermanni*, *A. diptyx*, *A. saci*, *A. thomei*e girinos endotróficos de *Adenomera* sp.e *Adenomera* aff. *simonstuarti* (Heyer, 1973; Dela Riva, 1995; Kokubum, 2005; Kokubum & Giratta, 2005; Almeida & Angulo, 2006; Carvalho & Giaretta, 2013; Zaracho & Kokubum, 2017). *Adenomera* aff. *Simonstuarti* é restrita a florestas ripárias, e as áreas onde os ninhos são construídos passam por alagamento eventual após chuvas intensas. Embora seus girinos completem o desenvolvimento dentro do ninho de espuma, a presença de espiráculo em *Adenomera*aff. *simonstuarti* pode representar uma adaptação ao ambiente onde os ninhos são construídos. Entretanto, estudos fisiológicos testando a funcionalidade do espiráculo e a taxa de sobrevivência de girinos em meio aquático são necessários para testaresta hipótese.

Agradecimentos

Este estudo foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM) por meio do Programa Institucional de Apoio à Pós-Graduação Stricto Sensu

(POSGRAD) concedido ao PPG-Zoologia-UFAM; contou com apoio logístico do Centro de Estudos Integrados da Biodiversidade Amazônica (CENBAM) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Agradecimentos a Joelma Mendonça da Costa, Alindomar Lopes, Janio Moura e Anthony S. Ferreira pelo auxílio durante coleta de dados em campo; a Anderson Bueno (Instituto Federal Farroupilha) pela elaboração do gráfico windrose; Anthony S. Ferreira pelas fotografias das câmaras. Miquéias Ferrão foi financiado pelo Harvard Museum of Comparative Zoology, David Rockefeller Center for Latin American Studies of Harvard University e Projeto Estratégia Nacional para a Conservação de Espécies Ameaçadas de Extinção (GEF Pró-Espécies/ICMBio). Bryan C. Martins recebeu bolsa de mestrado da FAPEAM.

Referências

Adeney, J.M., Christensen, N.L., Vicentini, A., Cohn-haft, M. 2016. White-sand Ecosystems in Amazonia. Biotropica, 48, 7–23.

Almeida, A.P. & Angulo, A. (2002) *Adenomera*aff. *marmorata* (NCN). Reproduction. Herpetological Review, 33(3), 197–198.

Almeida, A. P. & A. Angulo. 2006. A new species of *Leptodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the state of Espírito Santo, Brazil, with remarks on the systematics of associated populations. Zootaxa, 1334:1-25.

Altig, R. & Johnston, G.F. 1989. Guilds of Anuran Larvae: Relationships among Developmental Modes, Morphologies, and Habitats. Herpetologica, 3, 81–109.

Altig, R. & McDiarmid, R.W. (1999) Body plan: development and morphology. In: McDiarmid, R.W. & Altig, R. (Eds.), Tadpoles: The biology of anuran larvae. The Universityof Chicago Press, Chicago, Illinois, pp. 24−51.

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. Behaviour, 49: 227–267.

Bernarde, P.S., Kokubum, M.N.C., Machado, R.A. & Anjos, L. (1999) Uso de habitats naturais e antrópicos em uma localidade no estado de Rondônia, Brasil (Amphibia, Anura). Acta Amazonica, 29, 555–562.

Borges-Leite, M. J., Rodrigues, J. F., Gondim, P. M., & Borges-Nojosa, D. M. (2015). Reproductive activity of *Adenomera* aff. *hylaedactyla* (Anura: Leptodactylidae) in a coastal area of Brazil, Animal Biology, 65(2), 101-111.

Carvalho TR, Giaretta AA. 2013. Taxonomic circumscription of *Adenomera martinezi* (Bokermann, 1956) (Anura: Leptodactylidae: Leptodactylinae) with the recognition of a new cryptic taxon through a bioacoustic approach. Zootaxa, 3701(2):207–237.

Cassini, C. S., Taucce, P. P. G., de Carvalho, T. R., Fouquet, A., Solé, M., Haddad, C. F. B., et al. 2020. One step beyond a broad molecular phylogenetic analysis: Species delimitation of *Adenomera marmorata* Steindachner, 1867 (Anura: Leptodactylidae). PLoS ONE 15(2): e0229324.

De la Riva, I. (1995) A new reproductive mode for the genus *Adenomera* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): Taxonomic implications for certain Bolivian and Paraguayan populations. Studies on Neotropical Fauna and the Environment, 30, 15–29.

de Sá, R.O., Grant, T., Camargo, A., Heyer, W.R., Ponssa, M.L., & Stanley, E. L. 2014. Systematics of the Neotropical genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): Phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. South American Journal of Herpetology 9: 1–128.

Duellman, W.E. 1970. The hylid frogs of Middle America 1. Monograph of the Museum of Natural History, the University of Kansas, 1, 1–428.

Ferrão, M., Hanken, J. & Lima, A. P. 2022. A new nurse frog of the *Allobates tapajos* species complex (Anura: Aromobatidae) from the upper Madeira River, Brazilian Amazonia. PeerJ 10(e13751): 1–36.

Furness, A.I., Venditti, C., Capellini, I. (2022): Terrestrial reproduction and parental care drive rapid evolution in the trade-off between offspring size and number across amphibians. PLoS Biol. 20 (1): e3001495.

Garcia P.C.A., Berneck B.V.M., Costa C.O.R. 2009. A new species of *Paratelmatobius* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) from Atlantic Rain Forest of southeastern Brazil. South American Journal of Herpetology 4:217–224.

Giaretta, A.A. &Facure, K.G. (2009) Habitat, egg-laying behaviour, eggs and tadpoles of four sympatric species of *Pseudopaludicola* (Anura, Leiuperidae), Journal of Natural History, 43, 995-1009.

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

Greggor, A. L., Blumstein, D. T., Wong, B. B., & Berger-Tal, O. 2019. Using animal behavior in conservation management: a series of systematic reviews and maps. *Environmental Evidence*, 8(1), 1-3.

Grant, R. A., Halliday, T., and Chadwick, E. A. 2012. Amphibians' response to the lunar synodic cycle – A review of current knowledge, recommendations and implications for conservation. Behav. Ecol., 24, 53–62.

Grant, T., Rada, M., Anganoy-Criollo, M.A., Batista, A., Dias, P.H.S., Jeckel, A.M., Machado, D.J., & Rueda-Almonacid, J.V. 2017. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives revisited (Anura: Dendrobatoidea). South American Journal of Herpetology, 12: 1–90.

Greggor, A. L., Blumstein, D. T., Wong, B. B., & Berger-Tal, O. 2019. Using animal behavior in conservation management: a series of systematic reviews and maps. Environmental Evidence, 8(1), 1-3.

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.

Heyer, W. R. 1973. Systematics of the *marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). – Contributions in Science. Natural History Museum of Los Angeles County, 251: 1–50.

Heyer, W.R., Bellin, M.S. (1973). Ecological notes on five sympatric *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) from Ecuador. Herpetologica, 29(1), 66–72.

Heyer W. R., Rand A. S., Cruz C. A. G., Peixoto O. L., Nelson C. E. 1990. Frogs of Boracéia. Arq Zool. 31:231–410.

INMET. Instituto Nacional de Meteorologia. 2014. Disponível em: http://www.inmet.gov.br.

Giaretta, A.A. & Kokubum, M.N.C. (2005) Reproductive ecology of *Leptodactylus furnarius* Sazima and Bokermann, 1978 a frog that lay eggs in underground chambers (Anura, Leptodactylidae). Herpetozoa, 16:115–126.

Kokubum, M.N.C. & Giaretta, A.A. (2005) Reproductive ecology and behaviour of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae) with endotrophic tadpoles: systematic implications. Journal of Natural History, 39, 1745–1758.

Kokubum, M.N.C. & Sousa, M.B. (2008) Reproductive ecology of *Leptodactylus* aff *hylaedactylus* (Anura, Leptodactylidae) from an open area in Northern Brazil. South American Journal of Herpetology, 3, 15–21.

Kwet, A., & Angulo, A. 2002. A new species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylidae) from the Araucaria forest of Rio Grande do Sul (Brazil), with comments on the systematic status of southern populations of the genus. *Alytes* 20:28–43.

Lavilla, E.O. &Scrocchi, G.J. (1986) Mofometríalaval de los géneros de Telmatobiinae (Anura: Leptodactylidae) de Argentina y Chile. Physis, 44, 39–43.

Liedtke, H.C., Wiens, J.J. & Gomez-Mestre, I. The evolution of reproductive modes and life cycles in amphibians. Nat Commun 13, 7039 (2022).

Ligges, U., Krey, S., Mersmann, O. &Schnackenberg, S. 2017. tuneR: Analysis of music and speech. Disponível em https://CRAN.R-project.org/package/tuneR.

Lima, A.P., Simões, P.I., Kaefer, I.L. 2015. A new species of *Allobates* (Anura: Aromobatidae) from Parque Nacional da Amazônia, Pará State, Brazil. Zootaxa, 3980, 501–525.

Lima, A.P., Ferrão, M., & Silva, D. 2020. Not as widespread as thought: integrative taxonomy reveals cryptic diversity in the Amazonian nurse frog *Allobates tinae* (Melo-Sampaio, Oliveira & Prates, 2018) and description of a new species. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research, 58:1173–1194.

Lins, A.C., De Magalhaes, R.F., Costa, R.N., BrandÃo, R.A., Py-Daniel, T.R., Miranda, N.E., Maciel, N.M., Nomura, F., Pezzuti, T.L. (2018). The larvae of two species of *Bokermannohyla* (Anura, Hylidae, Cophomantini) endemic to the highlands of central Brazil. Zootaxa, 4527(4), 501–20.

Magnusson WE, Hero JM. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. Oecologia.; 86: 310–318.

Martins, B.C., Mônico, A.T., Souza, J.R.D., Hanken, J., Lima, A.P., & Ferrão, M. (in press). A new species of foam-nesting frog (Anura: Leptodactylidae: *Adenomera*) belonging to *Adenomera simonstuarti* complex from white-sand forests of central Amazonia, Brazil. *Herpetologica*.

Menin, M., Almeida, A.P. & Kokubum, M.N.C. (2009) Reproductive aspects of *Leptodactylus hylaedactylus* (Anura: Leptodactylidae), a member of the *Leptodactylus marmoratus* species group, with a description of tadpoles and calls. Journal of Natural History, 43, 2257–2270.

Menin, M, Lima, A.P., Rodrigues, D.J. 2010. The tadpole of *Leptodactylus pentadactylus* (Anura: Leptodactylidae) from central Amazonia. Zootaxa, 2508: 65-68.

Menin, M. & Rodrigues, D. J. 2013. The terrestrial tadpole of *Leptodactylus andreae* (Anura, Leptodactylidae), a member of the *Leptodactylus marmoratus* species group. Zootaxa, 3683 (1), 92–94.

Monteiro, F.A.C., Bezerra, S.G.S., Castro, L.G.Z., Oliveira, F.A.S., Normando, L.R.O., Melo, V.M.M., Hissa, D.C. 2023. Neotropical frog foam nest's microbiomes. Microorganisms, 11(4):900.

Moroti, M.T., Severgnini, M.F., Bolovon, J.P., Toledo, L.F., Muscat, E. 2022. Filling the knowledge gaps of *Paratelmatobius mantiqueira* (Anura: Leptodactylidae): tadpole, acoustic repertoire, and life history traits. Journal of Natural History, 56:37-40, 1563-1584.

Nascimento, F.A.C., de Sá, R. O., Garcia, P.C.A. 2021. Larval anatomy of monotypic painted ant nest frogs *Lithodytes lineatus* reveals putative homoplasies with the *Leptodactylus pentadactylus* group (Anura: Leptodactylidae). Zoologischer Anzeiger, 290: 135–147.

Orrico, V.G.D., Grant, T., Faivovich, J., Rivera-Correa, M., Rada, M.A., Lyra, M.L., Cassini, C.S., Valdujo, P.H., Schargel, W.E., Machado, D.J., Wheeler, W.C., Barrio-Amorós, C., Loebmann, D., Moravec, J., Zina, J., Solé, M., Sturaro, M.J., Peloso, P.L.V., Suarez, P. and Haddad, C.F.B. (2021) The phylogeny of Dendropsophini (Anura: Hylidae: Hylinae). Cladistics, 37: 73-105.

Padial, J. M., Miralles, A., Dela Riva, I., & Vences, M. 2010. The integrative future of taxonomy. Frontiers in zoology, 7(1), 1-14.

Pereira, E.B., Collevatti, R.G., Kokubum, M.N. et al. (2015) Ancestral reconstruction of reproductive traits shows no tendency toward terrestriality in leptodactyline frogs. BMC Evol Biol 15, 91 (2015)

Pinto, R.M.C., & Menin, M. (2017) Aspects of the natural history of *Leptodactylus knudseni* Heyer, 1972 (Anura: Leptodactylidae) in a pristine forest in Central Amazonia, Brazil, with comments on ontogenetic variation of its tadpoles, Journal of Natural History, 51, 2523–2534.

Pombal, J.P., Jr. 1997. Distribuição especial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Biologia 57:583–594.

Pombal J.P., Haddad C.F.B. (2005) Estratégias e modos reprodutivos de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. Papeis Avulsos de Zoologia, 45, 201-213.

Preininger, D., Weissenbacher, A., Wampula, T., &Hödl, W. 2012. The conservation breeding of two foot-flagging frog species from Borneo, Staurois parvus and Stauroisguttatus. AmphibReptileConserv, 5, 45-56

Protázio, A.S., Gama, V., Silva, S.V., Santos, C.G.C., Oliveira, J.K.G. 2020. Diet of tadpoles for five anuran species of northeast Brazil. Journal of Limnology, 79(2).

R Core Team. 2022. A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Disponívelem http://www.r-project.org.

Rodrigues D.J., Menin M., Lima A.P. 2007. Redescription of the tadpole of *Leptodactylus rhodomystax* (Anura: Leptodactylidae) with natural history notes. Zootaxa. 1509:61–67.

Rosa, M.V., Ferrão, M., Pequeno, P.A.C.L. & Lima, A.P. 2023. How do tree density and body size influence acoustic signals in Amazonian nurse frogs? Bioacoustics. Vol. 32, 1–15.

Santos, M.T.T., Pezzuti, T.L., Barata, I.M., Leite, F.S.F., Garcia, P.C.A. 2017. The Tadpole of the Microendemic, Bromeligenous *Crossodactylodes itambe* (Anura, Leptodactylidae) from the Endangered 'Campo Rupestre' of Southeastern Brazil, with Additional Comments on Natural History. South American Journal of Herpetology, 12(1), 14–23.

Schulte, L.M., Ringler, E., Rojas, B., & Stynoski, J.L. 2020. Developments in amphibian parental care research: History, present advances, and future perspectives. Herpetological Monographs, 34(1), 71-97.

Schlüter, A., Regös, J. 1996. The tadpole of *Lithodytes lineatus* – with note on the frogs resistance to leaf-cutting ants (Amphibia: Leptodactylidae). StuttgarterBeitr. Naturk. Ser. A, 536: 1-4.

Silva, W. R., Giaretta, A. A. 2008. Further notes on the natural history of the South American pepper frog, *Leptodactylus labyrinthicus* (Anura, Leptodactylidae). Braz J Biol.68:403–407.

Silva, W. R. &Giaretta, A. A. 2009. On the natural history of *Leptodactylus syphax* with comments on the evolution of reproductive features in the *L. pentadactylus* species group (Anura, Leptodactylidae). Journal of Natural History, 43, 191–203.

Sueur J, Aubin T, Simonis C. 2008. Seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. Bioacoustics, 18:213–226.

Toledo, L.F., Martins, I.A., Bruschi, D.P., Passos, M.A., Alexandre, C. & Haddad, C.F.B. 2015. The anuran calling repertoire in the light of social context. Acta ethologics, 18, 87–99.

Tonini JFR, Ferreira RB, Pyron A. 2020. Specialized breeding in plants affects diversification trajectories in Neotropical frogs. Evolution.; 74: 1815–1825.

Touchon JC, Worley JL. 2015. Oviposition site choice under conflicting risks demonstrates that aquatic predators drive terrestrial egg-laying. Proc Biol Sci.; 282: 20150376.

Valetti, J.A., Grenat, P.R., Baraquet, M., Martino, A.L. (2014). Reproductive biology of *Pleurodema guayapae* (Anura: Leptodactylidae: Leiuperinae). Revista de Biologia Tropical, 62, 184–193.

Zina, J., & Haddad, C.F.B. (2005). Reproductive activity and vocalizations of *Leptodactylus labyrinthicus* (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Brazil. Biota Neotropica, 5(2), 119–129.

Zaracho, V. H., & Kokubum, M. N. C. 2017. Reproduction and larval morphology of *Adenomera diptyx* (Anura: Leptodactylidae) from the Argentinean humid Chaco and Brazilian Pantanal. Salamandra, 53, 1 –9.