



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

ANA CAROLINA BRASILEIRO MELO

**INFLUÊNCIA DE CARACTERÍSTICAS ACÚSTICAS E CORPÓREAS EM
DISPUTAS AGONÍSTICAS DE *Pithecopus nordestinus* (ANURA:
PHYLLOMEDUSIDAE)**

FORTALEZA

2018

ANA CAROLINA BRASILEIRO MELO

INFLUÊNCIA DE CARACTERÍSTICAS ACÚSTICAS E CORPÓREAS EM DISPUTAS
AGONÍSTICAS DE *Pithecopus nordestinus* (ANURA: PHYLLOMEDUSIDAE)

Dissertação submetida ao curso de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia Terrestre.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Cascon

Coorientador: Prof. Dr. Daniel Cunha Passos

FORTALEZA

2018

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária

Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

- M485i Melo, Ana Carolina Brasileiro.
Influência de características acústicas e corpóreas em disputas agonísticas de *Pithecopus nordestinus* (Anura: Phyllomedusidae) / Ana Carolina Brasileiro Melo. – 2018.
33 f. : il.
- Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2018.
Orientação: Prof. Dr. Paulo Cascon.
Coorientação: Prof. Dr. Daniel Cunha Passos.

1. Disputa agressiva. 2. Vocalização. 3. Canto territorial. 4. Caatinga. I. Título.

CDD 577

ANA CAROLINA BRASILEIRO MELO

INFLUÊNCIA DE CARACTERÍSTICAS ACÚSTICAS E CORPÓREAS EM DISPUTAS
AGONÍSTICAS DE *Pithecopus nordestinus* (ANURA: PHYLLOMEDUSIDAE)

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia Terrestre.

Aprovada em ___/___/___

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Cascon (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Profa. Dra. Diva Maria Borges-Nojosa
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Profa. Dra. Milena Wachlevski Machado
Universidade Federal Rural do Semiárido (UFERSA)

À minha família, base de minhas conquistas.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Paulo Cascon pela orientação e ao prof. Daniel Cunha Passos pela coorientação neste trabalho. Aos professores participantes da banca examinadora, Diva Maria Borges-Nojosa e Milena Wachlevski Machado e Daniel Cassiano Lima, pelas colaborações e sugestões. A Frede Lima, Daniel Passos, Elvis Franklin, Manassés Vasconcelos, Victor Paula, Efigênia Cordeiro e Nayane pela colaboração nas atividades de campo e aos colegas do PPGERN (UFC), pelas reflexões e sugestões acerca do projeto. O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

RESUMO

A vitória em encontros agonísticos geralmente é acompanhada de benefícios diretos ou indiretos aos vencedores, que contribuem para sua aptidão evolutiva. Características morfológicas são importantes preditores da vitória em disputas agressivas em muitos grupos de animais, mas em anuros a comunicação acústica desempenha um importante papel nas interações intrasexuais. Apesar do uso de vocalizações ser amplamente conhecido como intermediador de interações agonísticas neste grupo, o conhecimento acerca da influência, especialmente de parâmetros temporais do canto para o sucesso de disputas físicas ainda é pouco compreendido. A atividade de vocalização demanda um alto gasto metabólico, assim, os machos necessitam ajustar o investimento em vocalizações de modo a manter o nível de competição e o gasto energético. Neste trabalho, avaliamos como o tamanho corporal e o canto influenciam o sucesso em disputas agonísticas entre machos do anuro *Pithecopus nordestinus* em ambiente marcadamente sazonal (Caatinga *stricto sensu*). Além disso, de forma a contribuir para a compreensão da emissão de cada canto em contexto associado à interações agonísticas, avaliamos como a proporção em que os cantos são emitidos se dá em diferentes contextos de interação intrasexual. Constatamos que comprimento, massa corporal e condição não influenciaram no sucesso em disputas agonísticas, assim como anteriormente registrado para a mesma espécie em florestas úmidas. Por outro lado, encontramos uma relação positiva entre taxa do canto agressivo e a vitória nas disputas. A proporção de cantos Territorial I aumentou com a redução da distância entre machos, e a do canto de Anúncio diminuiu. Concluímos que traços acústicos são importantes preditores de vitórias em disputas agonísticas entre machos de *P. nordestinus* em detrimento de atributos de tamanho corporal e que modificações na emissão dos cantos ocorrem em relação a diferentes contextos de interação intrasexual.

Palavras-chave: Disputa agressiva. Vocalização. Canto territorial. Caatinga.

ABSTRACT

Victory in agonistic encounters is usually accompanied by direct or indirect benefits to the winners, which contribute to their fitness. Morphological characteristics are important predictors of victory in aggressive disputes in many animal groups, but in anurans the acoustic communication plays an important role in the intrasexual interactions. Although the use of vocalizations is widely known as an intermediary of agonistic interactions, the influence of these chants on the success of physical disputes is still poorly understood in this group. The activity of vocalization requires a high metabolic expenditure, thus, males need to adjust the investment in vocalizations in order to maintain the level of competition and the energy expenditure. In this work, we evaluated how body size and the call influence success in agonistic disputes between male *Pithecopus nordestinus* anurans in a markedly seasonal environment (Caatinga stricto sensu). In addition, in order to contribute to the comprehension of the emission of each corner in context associated with the agonistic interactions, we evaluate how the proportion in which the calls are emitted occurs in different contexts of intrasexual interaction. We verified that length, body mass and condition did not influence the success in agonistic disputes, as previously registered for the same species in humid forests. On the other hand, we find a positive relationship between aggressive call rate and victory in disputes. The proportion of Territorial call I increased with the reduction of the distance between males, and that of call decreased. We conclude that acoustic traits are important predictors of victories in agonistic disputes among males of *P. nordestinus* to the detriment of body size attributes and that modifications in the emission of calls occur in relation to different contexts of intra-sexual interaction.

Keywords: Aggressive dispute. Vocalization. Territorial call. Caatinga.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Macho adulto de <i>Pithecopus nordestinus</i> registrado no município de Groaíras, Ceará, Brasil, maio, 2017.....	14
Figura 2 - Localização do município de Groaíras (ponto escuro), Ceará, no mapa do Brasil.....	15
Figura 3 - Diferenças no padrão de coloração do flanco de quatro indivíduos adultos de <i>Pithecopus nordestinus</i>	18
Figura 4 - Sequência de eventos que abrangeram a formação e conclusão de disputas físicas entre machos.....	20
Figura 5 - Proporção média (%) de cantos de Anúncio, Territorial I e Territorial II, emitidos por machos de <i>Pithecopus nordestinus</i> em diferentes contextos de interação intrasexual.....	21
Figura 6 - Proporção média (%) de cantos de Anúncio, Territorial I e Territorial II, emitidos, por machos vencedores e perdedores de <i>P. nordestinus</i> durante disputas físicas.....	22
Figura 7 - Exibições visuais realizadas por machos de <i>Pithecopus nordestinus</i>	23
Figura 8 - Distribuição de medidas de massa (A), comprimento rostro-cloacal (B) e condição (C) entre machos vencedores e perdedores nas interações agonísticas.....	24
Figura 9 - Regressão logística da taxa de repetição do canto Territorial I entre machos vencedores e perdedores nas interações agonísticas.....	25

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Comportamentos associados à vitória ou derrota em disputas agonísticas entre machos de <i>Pithecopus nordestinus</i> e frequência em que foram observados.....	19
Tabela 2 - Contexto das exibições visuais realizadas por machos de <i>Pithecopus nordestinus</i>	23

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	MATERIAS E MÉTODOS	14
2.1	<i>Modelo de estudo</i>	15
2.2	<i>Área de estudo</i>	16
2.3	<i>Coleta de dados</i>	19
2.4	<i>Análise estatística</i>	19
3	RESULTADOS	19
4	DISCUSSÃO	26
4.1	<i>Comportamento agonístico</i>	26
4.2	<i>Influência de características corpóreas e acústicas no sucesso em interações agonísticas</i>	28
5	CONCLUSÃO	30
	REFERÊNCIAS	31

1. INTRODUÇÃO

Comportamentos relacionados à disputa, envolvendo, além de confrontos físicos, atitudes de ameaça, exibição e submissão são tratados como interações agonísticas (Scott; Fredericson, 1951). Os embates podem ser graduais quanto à agressividade, tendo geralmente, como última instância, disputas físicas (Reichert; Gerhardt, 2011). A resolução de confrontos geralmente é acompanhada de benefícios diretos ou indiretos aos vencedores, como a posse de sítios reprodutivos e fêmeas para o acasalamento (Webster, 1999). As disputas agonísticas, entretanto, também acarretam custos, como alto gasto energético e maior vulnerabilidade a predadores e parasitas (Hamilton; Zuk, 1982). A seleção intrasexual é uma forma de competição intraespecífica em que indivíduos do mesmo sexo, geralmente machos, disputam de forma direta por coespecíficos do sexo oposto para o acasalamento (Darwin, 1871). O sucesso nestas disputas pode afetar a aptidão evolutiva (*fitness*) individual, visto que o sucesso reprodutivo é limitado pelo acesso a parceiros para a reprodução (Hosken; House, 2011).

Um importante preditor da vitória em disputas agonísticas é a assimetria entre os concorrentes. Tais diferenças são baseadas especialmente na capacidade de luta e no valor de recursos disputados (e.g. Bergman; Olofsson; Wiklund, 2010; Junior; Peixoto, 2012). Em disputas que envolvem contato físico, características morfológicas que conferem força ou capacidade de causar e suportar injúrias, como massa, tamanho corporal e tamanho de ornamentos utilizados para lutas, estão dentre os importantes preditores da capacidade de luta, enquanto que, em disputas que ocorrem sem contato físico, características que conferem resistência, como nível de reservas energéticas são mais importantes (Marden; Waage, 1990; Vieira; Peixoto, 2013).

Nos anuros, a comunicação acústica desempenha um papel relevante na intermediação de interações intrasexuais (Wells, 1988), atuando na defesa e manutenção de territórios e como modo de prover informações acerca da qualidade e agressividade dos indivíduos (Reichert; Gerhardt, 2011; Osiejuk; Jakubowska, 2017). Os parâmetros do canto podem estar relacionados a atributos físicos dos machos, como menor frequência dominante e maior taxa de repetição de canto em machos maiores (Guimarães; Bastos, 2003; Giasson; Haddad, 2006). Entretanto, nem sempre o êxito nas interações agonísticas está associado a características morfológicas (Wogel; Abrunhosa; Pombal Jr., 2002; Jones; Dixon; Forstner, 2011).

Apesar do uso de vocalizações ser amplamente conhecido como intermediador de interações agonísticas neste grupo, o conhecimento acerca da influência, especialmente de parâmetros temporais do canto para o sucesso de disputas físicas ainda é pouco compreendido (Dyson; Reichert; Halliday, 2013). A atividade de canto demanda um alto gasto metabólico, assim, os machos necessitam ajustar o investimento em vocalizações de modo a manter o nível de competição adequado sem exaurir totalmente sua energia (Grafe, 2005). Parâmetros acústicos como taxa de repetição e duração do canto, por exemplo, são importantes fatores positivamente associado ao consumo de oxigênio na emissão de vocalização (Taigen; Wells, 1985). Além disso, a emissão acústica com elevado gasto energético (e.g. intensidade, complexidade e taxa de repetição de canto), por exemplo, está relacionada à capacidade superior em atrair fêmeas para o acasalamento em muitas espécies de anuros (Ryan, 1988; Táranó; Herrera, 2003). Segundo o princípio de *handicap*, a capacidade em manter características dispendiosas pode ser um sinal honesto da aptidão individual (Zahavi, 1975).

Neste trabalho avaliamos a influência de características morfológicas e bioacústicas no sucesso em disputas físicas entre machos de uma espécie de anuro, em uma área de Caatinga no nordeste brasileiro. Deste modo, formulamos as seguintes hipóteses, seguidas de previsões:

Hipótese 1 – Machos com maior tamanho corporal têm maior probabilidade de sucesso nas disputas agonísticas.

Previsão 1 – Machos com maior massa, comprimento rostro-cloacal ou em melhor condição, terão maior probabilidade de vitória em interações agonísticas.

Hipótese 2 – A vitória nas disputas agonísticas está relacionada a uma maior frequência de emissão de sinais acústicos.

Previsão 2 – Machos com maior taxa de repetição de cantos obterão mais sucesso em disputas agonísticas.

De forma a contribuir para a compreensão da emissão de cantos no contexto associado às interações agonísticas, avaliamos também como se dá a proporção de cantos emitidos em diferentes contextos de interação intrasexual. Além disso, compreender com mais segurança os contextos em que diferentes cantos são emitidos é importante para classificá-los de forma mais precisa. A terminologia na ciência é importante para avançar em diferentes questões de interesse e conflitos no uso de nomes podem gerar equívocos e atrasos na obtenção de um conhecimento coerente (Toledo et al., 2014).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Modelo de estudo

Pithecopus nordestinus (Caramaschi, 2006) é um anuro da família Phyllomedusidae (Figura 1) amplamente distribuído no nordeste brasileiro (Caramaschi, 2006), sendo encontrado em ambientes como Caatinga *stricto sensu*, matas úmidas de altitudes elevadas, resquícios de Mata Atlântica e vegetação litorânea (Borges-Leite; Rodrigues; Borges-Nojosa, 2014; Santana et al., 2015; Ferreira-Silva et al., 2016). A espécie possui hábito arborícola, utilizando especialmente herbáceas e arbustos para vocalização (Caldas et al., 2016). Possui como modo reprodutivo a postura de desovas com cápsulas gelatinosas em folhas. Após a eclosão dos ovos, os girinos caem em corpos d'água sob a vegetação, onde se desenvolvem até atingir a metamorfose (Modo reprodutivo 24, Haddad; Prado, 2005). O período reprodutivo desta espécie é variável. Caldas et al. (2016), por exemplo, constatou uma duração mais curta (fevereiro e julho) na Caatinga *stricto sensu*, em relação à Floresta Atlântica (janeiro a novembro).

Figura 1 – Macho adulto de *Pithecopus nordestinus* registrado no município de Groaíras, Ceará, Brasil, maio de 2017.



Fonte: autoria própria.

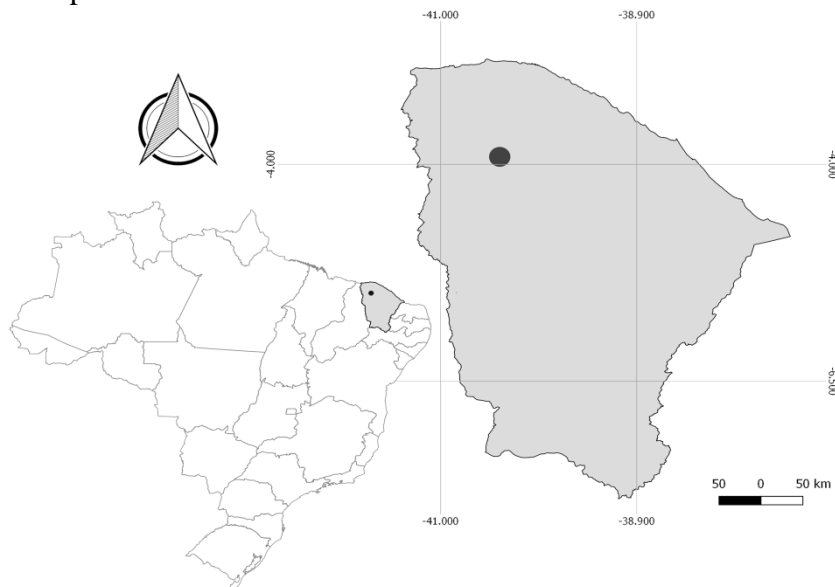
Os machos de *P. nordestinus* vocalizam em agregados reprodutivos e se envolvem em interações agonísticas, utilizando cantos e disputas físicas (Vilaça; Silva; Solé, 2011; Caldas et al., 2016). A espécie exibe um repertório vocal composto por, pelo menos, três tipos de

cantos: um canto de anúncio e dois cantos territoriais. O canto Territorial I é emitido em contexto agressivo, mas sempre intercalado por cantos de anúncio, ou durante disputas físicas (*fight call*) (Vilaça; Silva; Solé, 2011; Toledo et al., 2014). O canto Territorial II também é realizado em circunstância agressiva, entretanto também foram emitidos durante o manuseio por pesquisadores, sugerindo a função de canto de angústia (*distress call*) (Vilaça; Silva; Solé, 2011).

2.2. Área de estudo

O estudo foi realizado no município de Groaíras (Figura 2), localizado no noroeste do estado do Ceará (3°54'48"S; 40°23'00"W). A temperatura média da região varia entre 26 e 28 °C, o clima é Tropical Quente Semi-Árido e a pluviosidade média anual é de 904,5 mm, com chuvas que se concentram de janeiro a abril (IPECE, 2016). A fitofisionomia da região é constituída principalmente por vegetação de Caatinga arbustiva aberta, floresta caducifolia espinhosa e floresta mista dicótilo-palmácea (IPECE, 2016).

Figura 2 – Localização do município de Groaíras (ponto escuro), Ceará, no mapa do Brasil.



Fonte: produzido por Frede Lima-Araujo.

O estudo foi desenvolvido em quatro corpos d'água, duas represas (açudes) e duas lagoas temporárias situadas em duas localidades: Itamaracá, com uma represa e uma lagoa separadas por 500 m e Lagoa do Peixe, com uma represa e uma lagoa distantes 700 m uma da outra. Os pontos mais distantes entre as duas localidades encontram-se a cerca de 8,7 km. As

áreas apresentavam vegetação predominantemente herbácea e arbustiva nas margens e/ou interior dos corpos d'água, mas também algumas arbóreas.

2.3. Coleta de dados

Os dados foram coletados entre fevereiro e maio de 2017, durante a estação chuvosa, período em que os machos estiveram ativos vocalmente. A maioria das amostragens foi realizada entre 18h e 00h (70% das observações), horário que abrange maior atividade de vocalização desta espécie (Ferreira-Silva *et al.*, 2016). O restante das coletas foi realizada durante o amanhecer e início da manhã, quando a atividade de vocalização era persistente.

Após detectar um indivíduo alvo para observação, nos posicionamos há cerca de um metro do mesmo. Um tempo de habituação de até cinco minutos foi realizado, caso o espécime alterasse de forma clara o comportamento devido à presença do observador, como parar de vocalizar abruptamente. As disputas foram observadas do início ao fim, sempre que possível. Nos casos em que as disputas foram registradas já no decurso das lutas, elas foram observadas até o fim.

Câmeras digitais Sony DSC HX200v e Canon SX50, posicionadas a cerca de um metro de distância do animal focal foram utilizadas para registro audiovisual. Coletamos vocalizações dos machos em disputas físicas e avaliamos a taxa de repetição (número de cantos/minuto) dos cantos emitidos. Os dados coletados referentes à comunicação vocal foram analisados por exame dos registros de vídeo. O tamanho das amostras analisadas foi bastante variável, tendo, em média $3,37 \pm 4,15$ minutos (0,08 – 17, mediana 1,79), visto que o tempo de duração das disputas físicas também foi bastante variável, e duraram de cinco segundos, até 20 minutos ($3,67 \pm 5,4$, mediana 1,74).

Adicionalmente também avaliamos a proporção em que os cantos de *P. nordestinus* são emitidos em diferentes contextos de interação intrasexual, de modo a esclarecer o uso de cada canto especialmente em contextos associados à interação agonística. A proporção de cantos foi baseada na taxa de repetição dos cantos emitidos (Anúncio, Territorial I e Territorial II), e analisada pela fórmula (número de cantos emitidos durante um intervalo de tempo / intervalo de tempo (s) / 60). Uma média foi extraída das réplicas e assim feito o gráfico de proporção média. Os cantos foram classificados segundo a descrição apresentada por Vilaça, Silva e Solé (2011). A proporção de cantos emitidos foi analisada durante as disputas físicas (amostras de $4,7 \pm 4,4$ minutos min de duração, mediana 2,08), antes das disputas físicas até o

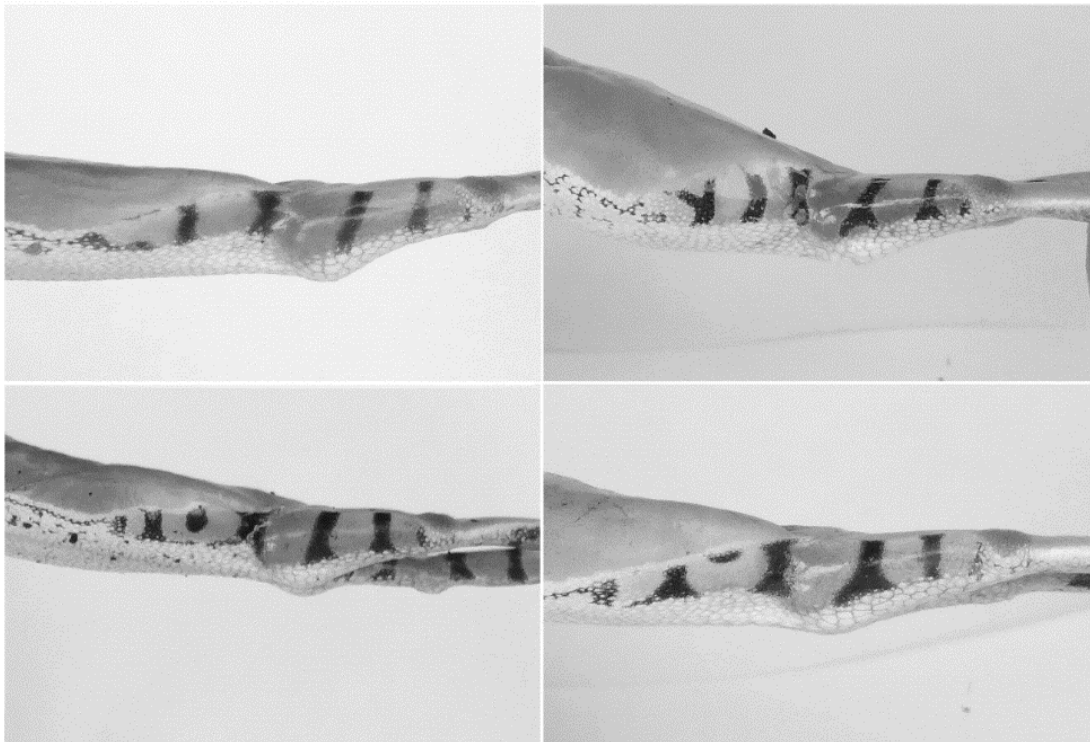
momento do contato físico entre machos (amostras de $3,4 \pm 1,75$ min de duração), e entre machos vocalizando a mais de um metro de distância de vizinhos coespecíficos (amostras de $4 \pm 2,5$ min de duração). A distância entre machos coespecíficos, quando maior que um metro, foi medida com uso de fita métrica (resolução 1 cm) ou estimada visualmente. Todas as amostras analisadas para extração da média tinham duração superior a um minuto, visto que, amostras com intervalo de tempo muito curto (e.g. em uma disputa física de 5 s com 5 cantos territorial II emitidos), podem ser superestimadas quando convertido os dados em minutos.

A análise de registros de vídeo também possibilitou a detecção da emissão de exibições visuais associados ao comportamento agonístico, o que contribui para a compreensão dos elementos que envolvem as disputas físicas. Para identificar sinais visuais, levamos em consideração movimentos redundantes, conspícuos, estereotipados e inseridos em um contexto social (Hödl; Amézquita, 2001). Examinamos as filmagens quanto à ocorrência de diferentes tipos de exibições visuais (movimentos dos membros e diferentes posturas corpóreas). Então, categorizamos as exibições de acordo com o contexto social em que foram executadas. Para caracterizar as exibições, registramos as respectivas posturas corpóreas e classificamos as mesmas com base nas descrições disponíveis (Hödl; Amézquita, 2001; Hartmann et al., 2005; Sá; Zina; Haddad, 2016), e contabilizamos a frequência dos movimentos adotados pelos indivíduos em cada tipo de exibição, assim como quais cantos estavam associados a emissão das exibições. Estimamos a distância entre os machos em interação nas filmagens utilizando como parâmetro o tamanho médio dos machos da população $3,18 \pm 0,15$ (n = 109), aferindo à distância entre machos observados nas imagens.

Após as observações, os indivíduos foram capturados manualmente e tiveram medidas a massa, com utilização de dinamômetro (resolução de 0,01 g) e o comprimento rostro-cloacal (CRC), com utilização de paquímetro (resolução de 0,1 mm). Após as medições, os indivíduos foram fotografados na região do flanco direito e esquerdo (Figura 3), onde apresentam marcas naturais que permitem identificar individualmente os espécimes (Oliveira; Nogueira; Eterovick, 2012; Oliveira 2017). Em laboratório, as fotografias de cada espécime foram analisadas por comparação individual das marcas com auxílio do software I3S (Sistema interativo de Identificação individual, <http://www.reijns.com/i3s/index.html>). Comparamos primariamente o lado esquerdo do flanco, e na dúvida de uma identificação segura, comparamos também o lado direito. Depois da coleta de dados os indivíduos foram soltos no mesmo local

de captura. O esforço amostral total foi de 218 horas/homem de atividade de campo e as amostras de vídeo compreenderam no total 599, 68 minutos de duração.

Figura 3 - Diferenças no padrão do flanco de quatro indivíduos adultos de *Pithecopus nordestinus*.



Fonte: Frede Lima-Araujo.

Consideramos uma disputa física qualquer contato físico que aconteceu durante o curso de uma interação agonística (Reichert; Gerhardt, 2011). Consideramos perdedor de uma disputa daquele indivíduo que apresentou, pelo menos, dois dentre os seguintes comportamentos: fugiu da área de combate, adotou uma postura submissa dentro ou fora do local de embate e não vocalizou após a disputa física. Foi considerado vencedor o indivíduo que apresentou, pelo menos, dois dentre os seguintes comportamentos: permaneceu na área de combate imediatamente após as disputas, não manteve postura submissa e vocalizou após a briga. De alguns indivíduos foi possível observar apenas dois dentre os três comportamentos. Quando ambos os espécimes em combate apresentavam duas características mínimas para

considerá-los como vitoriosos, uma terceira característica positiva à vitória, em relação ao rival, auxiliou a definir o vencedor (Tabela 1). Disputas em que não foi possível definir um vencedor, foram desconsideradas para análise.

Tabela 1 – Comportamentos associados à vitória ou derrota em disputas agonísticas entre machos de *Pithecopus nordestinus* e frequência em que foram observados, n = 30 disputas físicas.

COMBINAÇÃO DE CRITÉRIOS	STATUS	FREQUÊNCIA
FICAR+CANTAR+ERGUIDO	VENCEDOR	0,41
FICAR+NÃO CANTAR+SUBMISSO	PERDEDOR	0,13
SAIR+CANTAR+ERGUIDO	VENCEDOR	0,09
SAIR+CANTAR+ERGUIDO+DESEMPATE	PERDEDOR	0,07
SAIR+ NÃO CANTAR+ERGUIDO	PERDEDOR	0,05
SAIR+ NÃO CANTAR+SUBMISSO	PERDEDOR	0,09
SAIR+ NÃO CANTAR	PERDEDOR	0,16

Fonte: Dados da pesquisa. Legenda: Ficar – manter-se no sítio da briga após o embate; Sair – retirar-se do sítio em que ocorreu o embate; Cantar – vocalizar após as brigas; Não cantar – manter-se silencioso após as brigas; Submisso - abdômen junto ao substrato, em silêncio, com membros às vezes recolhidos. Erguido – abdômen afastado do substrato, ausência de postura submissa.

2.4. Análise estatística

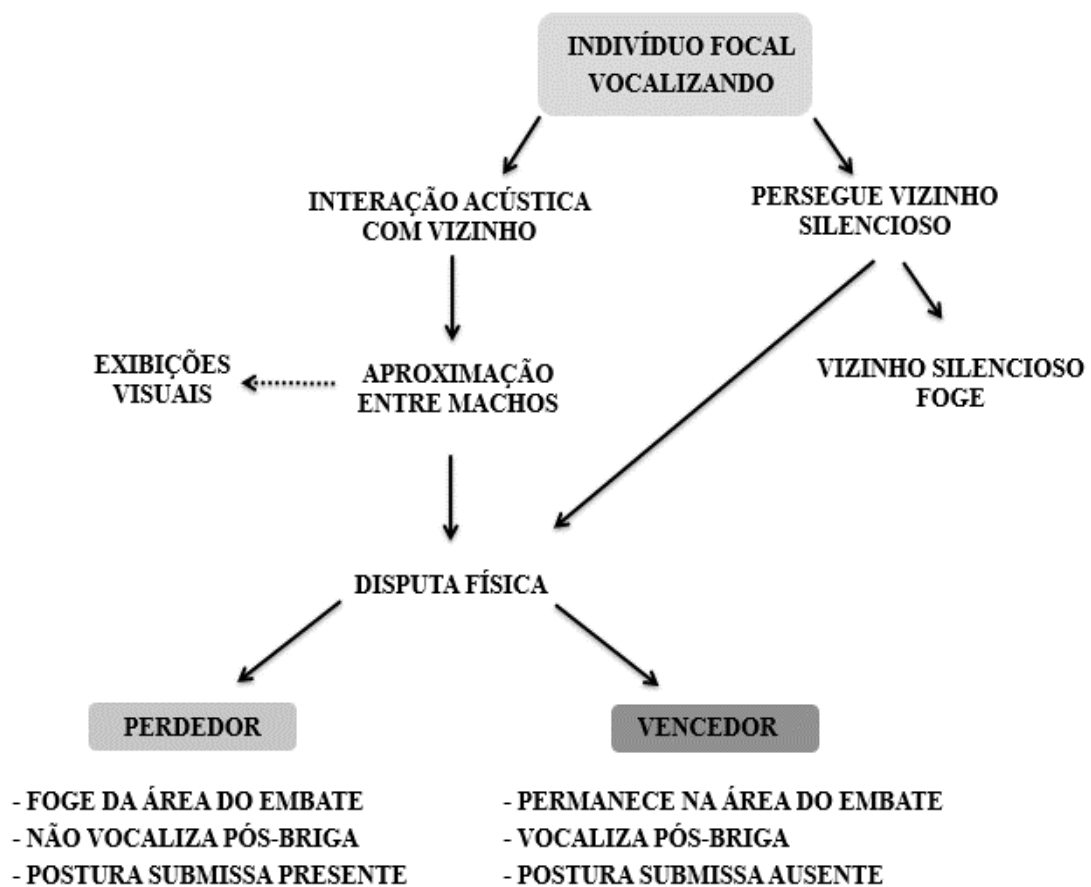
Comparamos características morfológicas (massa, CRC e condição), assim como a taxa de repetição do canto entre machos vencedores e perdedores nas disputas agressivas por regressão logística. Conduzimos todas as análises estatísticas no software R v.3.3.0 (R Core Team, 2016). Para todos os testes, atribuímos o nível de significância $\alpha = 0,05$ e fornecemos as estatísticas descritivas como: média \pm desvio padrão (mínimo – máximo).

3. RESULTADOS

Dentre os indivíduos amostrados, analisamos um total de 30 disputas físicas entre machos, precedidas ou não de interação acústica entre os concorrentes (Figura 4). Além destas, outras disputas físicas decorreram de machos que perseguiram casais em amplexo ($n = 7$), entretanto, não utilizamos estes dados nas análises, por apresentarem um contexto particular, e

por não ser possível utilizar todas as características selecionadas para avaliar vitória e derrota nestas disputas.

Figura 4 - Sequência de eventos que abrangeram a formação e conclusão de disputas físicas entre machos



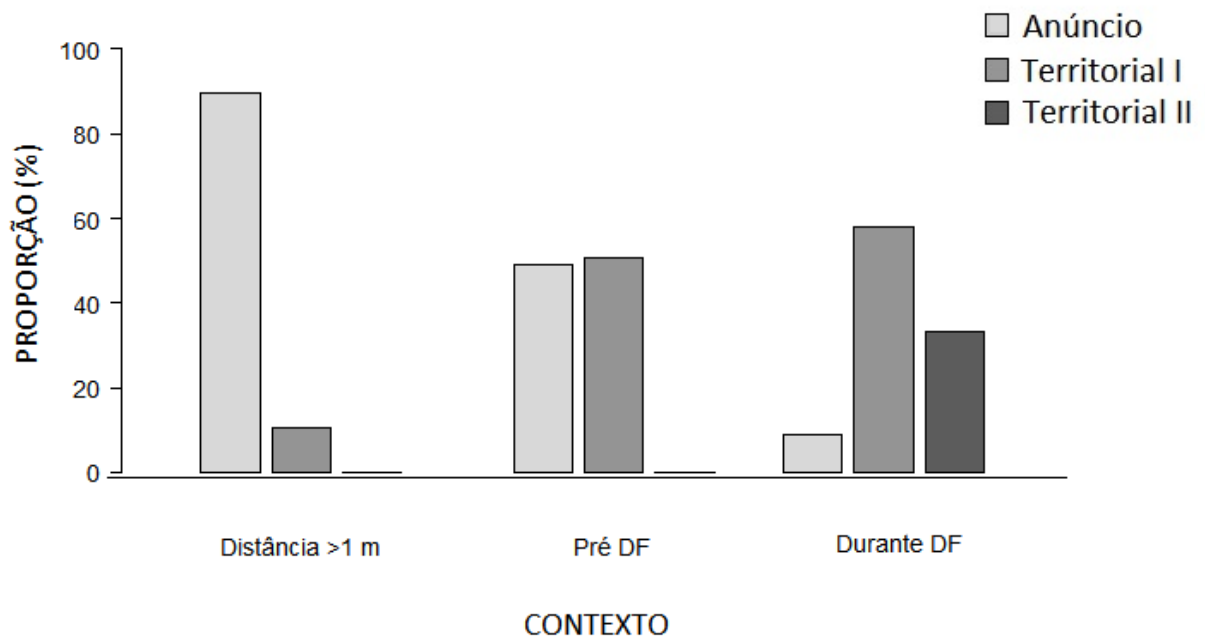
Fonte: Elaborado pelo autor.

Do total de embates amostrados, 15 começaram a ser observados antes do início das disputas físicas e 15 no curso deste comportamento. As disputas físicas observadas antes de sua formação decorreram tanto de dois machos vocalizantes ($n = 5$; 33,3%), como de um vocalizante com outro silencioso ($n = 8$; 53,3%). Em duas disputas não foi possível detectar a atividade de vocalização de ambos os concorrentes antes das disputas físicas.

As interações acústicas entre machos variaram quanto a proporção dos diferentes cantos emitidos em diferentes contextos sociais. Quando a distância entre machos foi superior

a 1 m ($n = 10$ indivíduos), a emissão de cantos de anúncio por minuto foi predominante (89,5%). O canto Territorial II não foi emitido neste contexto. Quando a distância entre machos foi próxima, precedendo às disputas físicas, a proporção de cantos agressivos aumentou (47,4%), aproximando-se da proporção de cantos de anúncio emitidos (52,6%). O canto Territorial II não foi emitido neste contexto entre os indivíduos analisados ($n = 11$ indivíduos). Em machos interagindo acusticamente durante as disputas físicas ($n = 26$ indivíduos), o canto Territorial I foi o mais emitido (61,04%), seguido do canto Territorial II (32,3%). Cantos de Anúncio foram pouco emitidos neste contexto (6,65%) (Figura 5).

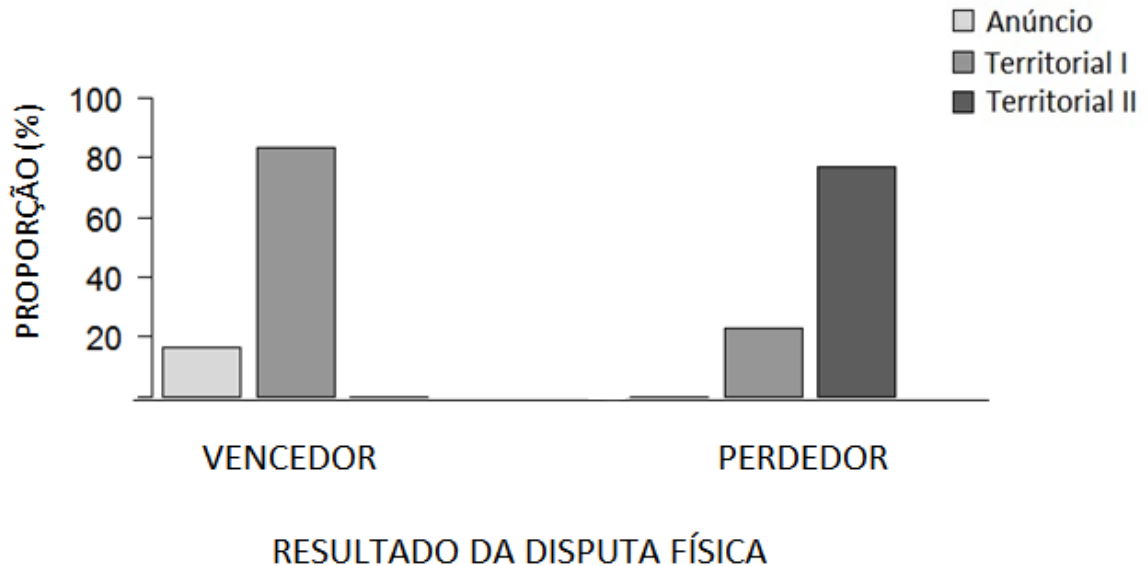
Figura 5 - Proporção média (%) de cantos de Anúncio, Territorial I e Territorial II, emitidos por machos de *Pithecopus nordestinus* em diferentes contextos de interação intrasexual.



Fonte: elaborada pelo autor. Legenda: Durante DF - (durante disputas físicas); Pré DF- antes de disputas físicas; Distância > 1 m – Vizinho mais próximo em distância superior a 1 m.

Vale salientar que, durante as disputas físicas, o canto Territorial II foi emitido predominantemente por machos em desvantagem (Figura 6).

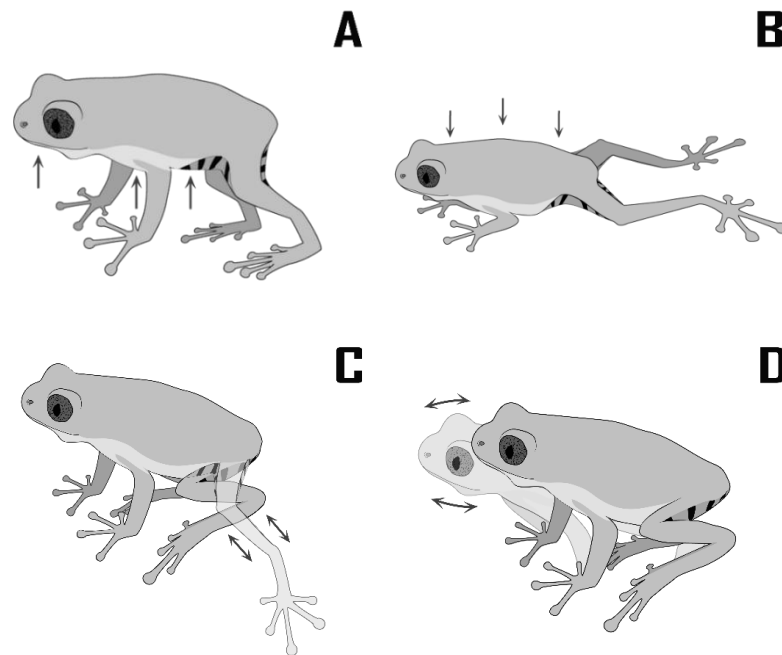
Figura 6 - Proporção média (%) de cantos de Anúncio, Territorial I e Territorial II, emitidos por machos vencedores e perdedores de *P. nordestinus* durante disputas físicas.



Fonte: elaborada pelo autor.

Exibições visuais foram realizadas ($n = 16$ indivíduos) direcionadas a rivais, compreendendo os movimentos, *body raising*, *body lowering*, *leg kicking* e *body jerking*. Em *body raising* o corpo é elevado com ajuda dos quatro membros. Nesta posição o corpo se afasta mais ainda do solo (Figura 7. A). *Leg kicking* consiste em esticar e repor rapidamente a perna traseira (Figura 7. C) e *body jerking* num movimento de impulso com o corpo para frente sem tirar as patas dianteiras do solo. Após o impulso o corpo volta à posição inicial (Figura 7. D) (Hödl; Amézquita, 2001; Hartmann et al., 2005). Os movimentos anteriormente citados foram realizados a distância inferior a 50 cm do rival coespecífico. *Body lowering* consiste em abaixar o abdômen totalmente sobre o substrato (Figura 7. B), às vezes com cabeça e membros recolhidos junto ao corpo.

Figura 7 – Exibições visuais realizadas por machos de *Pithecopus nordestinus*.



Fonte: Produzido por Fred Lima-Araujo. Setas apontadas para uma única direção indicam movimentos mais duradouros, sem repetição constante (A e B). Setas com direções contrárias indicam movimentos rápidos e repetidos (C e D). A – *Body raising*; B – *Body lowering*; C – *Leg kicking*; D – *Body jerking*.

Os movimentos foram realizados acompanhados ou não de sinais acústicos, em diferentes contextos associado às interações agonísticas (Tabela 2).

Tabela 2 – Contexto das exibições visuais realizadas por machos de *Pithecopus nordestinus*.

Movimento	Contexto de exibição	Repetições	Cantos	n
Corpo estacionário				
<i>body raising</i>	Machos a curta distância em interação vocal, ou ao final de disputas físicas, sobre macho em postura abaixada (<i>Body lowering</i>).	Movimento Único	Ter I, An	2
<i>body lowering</i>	Após fuga de disputas físicas, ou ao final de disputas físicas, sob macho concorrente em postura erguida, por vezes vocalizando.	Movimento Único	-	12

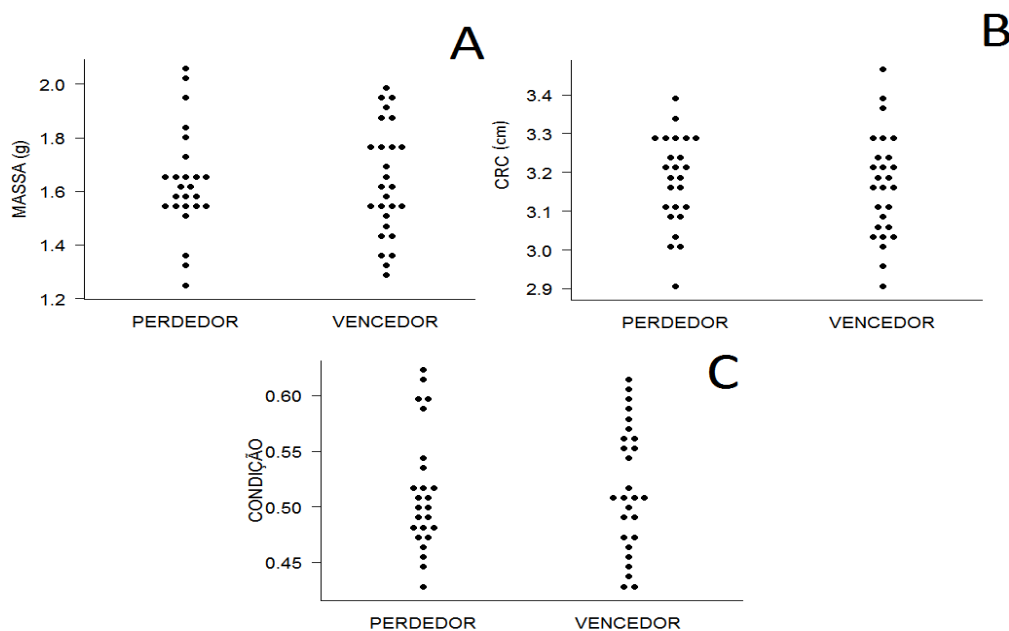
Corpo em movimento

<i>body jerking</i>	Antecedente às disputas físicas ou sobre machos em postura abaixada.	4±1,94 (1-8)	Ter I	9
<i>leg kicking</i>	Machos a curta distância em interação vocal, ou ao final de disputas físicas sobre machos em postura abaixada.	4,3±4,04 (2-9)	Ter I, An	3

Fonte: Elaborado pelo autor. Legenda: Ter I – canto Territorial I; An – canto de Anúncio; n = número de indivíduos que perfomaram o movimento.

A massa dos machos vencedores nas disputas físicas foi, em média, de $1,64 \pm 0,2$ g ($1,29 - 2,0$, $n = 27$) e dos perdedores foi de $1,63 \pm 0,2$ ($1,24 - 2,05$, $n = 25$). O CRC dos vencedores foi, em média de $3,17 \pm 0,1$ ($2,9 - 3,46$, $n = 27$) e dos perdedores $3,18 \pm 0,1$ ($2,9 - 3,4$, $n = 25$). A condição dos vencedores foi, em média, de $0,51 \pm 0,056$ ($0,43 - 0,61$) e dos perdedores $0,5 \pm 0,053$ ($0,43 - 0,62$). (Figura 8).

Figura 8 - Distribuição de medidas de massa (A), comprimento rostro-cloacal (B) e condição (C) entre machos vencedores e perdedores nas interações agonísticas.



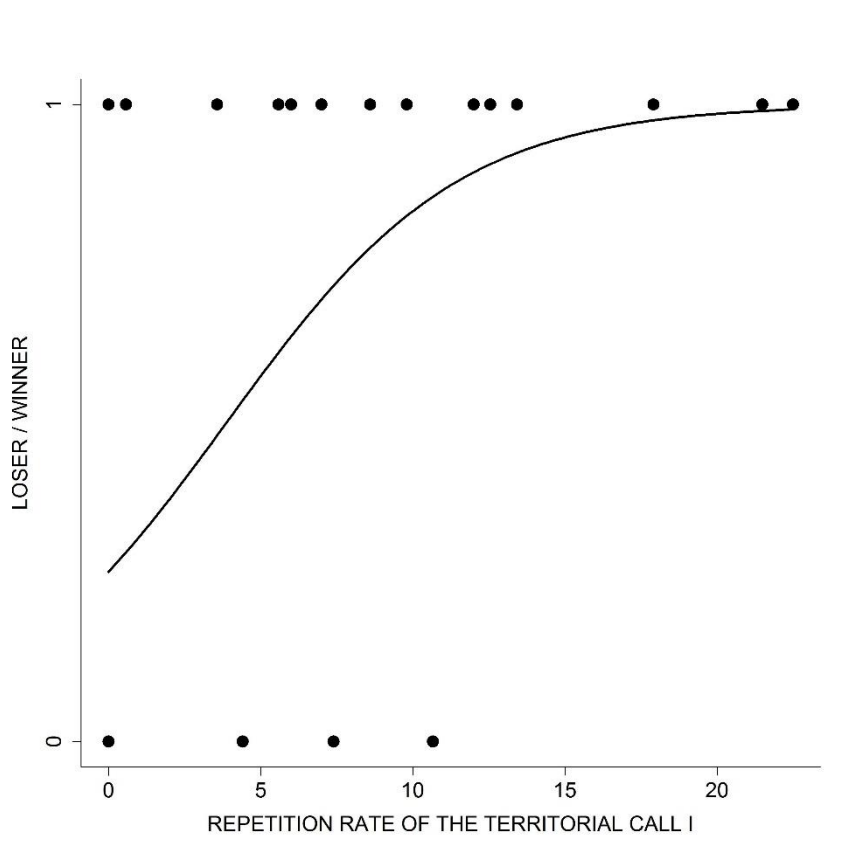
Fonte: Elaborado pelo autor.

Não houve influência da massa (Coef = 0,10715, ep = 1,3959, $z = 0,077$, $p = 0,94$, $n = 52$ indivíduos), CRC (Coef = 0,7455, ep = 2,222, $z = -0,335$, $p = 0,94$, $n = 52$

indivíduos) e condição (Coef = 1,0805, ep = 5,1771, z = 0.209, p= 0,835, n= 52 indivíduos) no sucesso nas disputas físicas.

A taxa de repetição do canto agressivo (Territorial I), emitido durante disputas físicas influenciou positivamente o sucesso nas interações agonísticas (Coef = 0,26, ep = 0,09, df = 36, p<0,01, Figura 9).

Figura 9 – Regressão logística da taxa de repetição do canto Territorial I entre machos vencedores e perdedores nas interações agonísticas.



Fonte: Elaborado pelo autor.

A taxa de repetição do canto de anúncio (Coef = 88,98, ep = 12,09, z-valor = 0,007, p = 0,99) e do canto Territorial II (Coef = -22,71, ep = 45,59, z-valor = -0,005, p= 0,99) emitido durante disputas físicas, não influenciou o sucesso nestes embates.

4. DISCUSSÃO

4.1 *Comportamento agonístico*

As disputas agonísticas entre machos de *P. nordestinus* apresentaram diferentes etapas, que incluem interações acústicas, exibições visuais e embates físicos. As brigas entre animais podem progredir em nível de agressividade. Nos anuros podem avançar de cantos de anúncio emitidos em antifonia entre vizinhos, para a emissão de cantos agressivos, apresentação de displays visuais (nas espécies que detêm deste comportamento) e por fim embates físicos (Wogel et al., 2004; Reichert; Gerhardt, 2011). A gradação de cantos agressivos se dá por modificação de parâmetros temporais, como aumento no número de notas e taxa de repetição de canto, e menos frequentemente, parâmetros espectrais, como a frequência dominante (Morais et al., 2012; Reichert; Gerhardt, 2013). O investimento na emissão destes parâmetros, dependente de contexto social, pode variar com a redução da distância entre machos ou se tratar de uma resposta à emissão de cantos de coespecíficos, através da competição acústica (Osiejuk; Jakubowska, 2017). Constatamos que em *P. nordestinus* há um investimento gradual na proporção do canto Territorial I emitido em relação aos outros cantos com a redução da distância entre machos. O investimento mais elevado em cantos agressivos, entretanto, reduziu o investimento em cantos de anúncio. Se nesta espécie o canto de anúncio possui importante função para atração de fêmeas para o acasalamento, como é descrito na literatura, e se cantos agressivos são menos atraentes para fêmeas (Wells; Schwartz, 2006), então um *trade-off* entre atrair fêmeas ou repelir machos pode estar ocorrendo.

Cantos agressivos em anuros são emitidos no âmbito de interações intrasexuais, entretanto, denominações específicas podem ser inferidas de acordo com variações no contexto social. “Canto territorial” é utilizado para inferir a defesa de territórios, “canto de encontro” quando a emissão acústica precede interações agressivas em contexto de curto alcance, e “canto de luta” quando são emitidas vocalizações durante as disputas físicas (Toledo et al., 2014). Inconsistências no uso de nomes na ciência podem trazer problemas de interpretação ou uso inadequado. Segundo Wells (2007), o termo “canto territorial”, às vezes pode ser usado incoerentemente, pois é aplicado apenas em situações que envolvem defesa de territórios, e não em qualquer contexto agressivo não relacionado, além disso, às vezes é aplicado a espécies que não são claramente territoriais. O canto “Territorial I” está presente em diferentes contextos para *P. nordestinus*, além do apresentado na publicação de descrição do canto. Durante disputas físicas, por exemplo, é mais plausível denominá-lo de “fight call”, de acordo com a sugestão de Toledo et al. (2014). Para especificar determinados contextos talvez seja mais interessante

utilizar denominações específicas, como canto territorial e canto de luta, mas para apresentar um contexto mais amplo ao qual o canto está envolvido, a denominação “canto agressivo” poderia ser mais adequada do que “canto territorial” (Wells, 2007).

O canto Territorial II é descrito para *P. nordestinus* associado a interações agressivas entre machos, além disso, também esteve presente durante o manuseio dos espécimes pelos pesquisadores (Vilaça; Silva; Solé, 2011). Devido a este fator, os mesmos sugerem que este poderia se tratar de um canto de angústia (*distress call*). Este canto é emitido por anuros quando fogem ou são capturados por predadores, por vezes com a boca aberta, com a possível função de assustar seus agressores (Toledo et al., 2014; Mângia; Garda, 2015). Além dos contextos já descritos, o canto territorial II também está presente quando machos estão sobre o dorso de fêmeas caminhando pela vegetação, como observado durante o desenvolvimento do presente estudo. Durante as disputas físicas, este canto é emitido predominantemente por machos em desvantagem. Além disso, observamos que este canto pode estar acompanhado de vibrações abdominais. Estas vibrações também foram realizadas durante disputas físicas, mas sem emissão de som audível. Segundo Penna e Veloso (1982), a vibração de advertência pode ser um mecanismo de liberação que consiste em contrações musculares do abdômen e tórax. Através destas constatações acreditamos que a denominação “canto territorial” não seja a mais adequada para inferir a função deste canto, visto que os contextos de emissão não estão associados à defesa territorial.

Esta é a primeira vez que as exhibições visuais *body raising*, *body jerking* e *leg kicking* são registrados para *P. nordestinus*. Em contexto intrasexual, tais movimentos são considerados como sinais agressivos (Hödl, W; Amézquita, 2001; Hartmann et al., 2005). Movimento semelhante a *body lowering* foi reportado por Vilaça, Silva e Solé (2011) para a espécie, realizado por machos atacados fisicamente. Movimentos semelhantes às exhibições visuais estavam presentes durante intenso contato físico entre machos de *P. nordestinus*, aparentemente como forma de desacoplar o rival de si próprio ou de galhos em que se encontravam. A realização de movimentos semelhantes neste contexto reforça a ideia de que estes sejam sinais derivados de movimentos pré-existentes com função agressiva, que sinalizam a intenção do transmissor (Jansen; Köhler, 2008).

Comportamentos associados à disputas intrasexuais são registrados de forma semelhante para outros Phyllomedusidae, como a presença de confrontos físicos (Halloy; Espinoza, 2000; Abrunhosa; Woguel, 2004; Jansen; Köhler, 2008; Venâncio; Melo-Sampaio,

2010; Costa; Guimarães; Bastos, 2010; Oliveira; Nogueira; Eterovick, 2012; Nali; Borges; Prado, 2015), a invasão de amplexo por machos solteiros (Woguel; Abrunhosa; Pombal Jr, 2004; 2005; Venâncio; Melo-Sampaio, 2010; Oliveira, 2017) e a emissão de sinais visuais (e.g. *Phyllomedusa sauvagii* (Halloy; Espinoza, 2000), *Phyllomedusa burmeisteri* (Abrunhosa; Wogel, 2004), *Phyllomedusa boliviana* (Jansen; Köhler, 2008) e *Pithecopus rohdei* (Wogel et al., 2004).

4.2 Influência de características corpóreas e acústicas no sucesso em interações agonísticas

Assim como observado para o ambiente de Mata Atlântica (Vilaça; Sliva; Solé, 2011), não encontramos influência de massa, CRC e condição no sucesso em disputas agonísticas entre machos de *P. nordestinus*. Como o uso de estratégias reprodutivas pode variar entre ambientes com diferentes condições, esperávamos que características corpóreas pudessem ter maior influência nas disputas entre machos na Caatinga *stricto sensu* em comparação com o ambiente de Mata Atlântica, visto disputas físicas serem estratégias mais frequentes para o sucesso em interações intrasexuais em espécies de anuros de reprodução sazonal que em espécies de reprodução prolongada (Wells, 1977; Dyson; Reichert; Halliday, 2013; Bee; Reichert; Tumulty, 2016), e pelo fato de características corpóreas serem amplamente relacionado ao sucesso de disputas com contato físico (Vieira; Peixoto, 2013).

Registramos uma relação positiva entre taxa de repetição do canto agressivo e sucesso nas disputas físicas. Apesar da relação entre vocalização e resolução de confrontos agonísticos em anuros ainda não ser muito explorada, os principais estudos disponíveis que tratam deste fim abrangem a influência parâmetros espectrais. A frequência dominante pode ser um fator de predição na resolução de confrontos agonísticos (Reichert; Gerhardt, 2013), além de ser um indicativo da capacidade de luta, visto poder existir uma relação entre frequência dominante, considerado um parâmetro estático e atributos corporais (e.g. Giasson; Haddad, 2006; Bastos et al., 2011). Algumas espécies, entretanto, são capazes de alterar a frequência dominante dos cantos durante interações intrasexuais, às vezes, independente de características corpóreas dos machos, deste modo, é questionável se este parâmetro pode ou não ser tratado como um sinal honesto da capacidade de luta (Bee; Perrill; Owen, 2000; Bee; Reichert; Tulmuty, 2016). Acerca da influência de parâmetros temporais na resolução de disputas agonísticas Burmeister et al. (2001) não registraram relação entre comprimento do canto e

aspectos relacionados à organização de pulsos com a atitude de atacar um intruso ou abandonar uma disputa.

A vitória em disputas agressivas associada a taxas de repetição do canto mais elevadas vai ao encontro a hipóteses que tratam acerca da manutenção de características onerosas como sinal da qualidade dos indivíduos. Hamilton e Zuk (1982), propõem que a capacidade de manter ornamentos elaborados ou comportamentos dispendiosos é um sinal da boa saúde dos indivíduos pela ausência ou controle de parasitas. Já o princípio de *handicap* afirma que a manutenção de características custosas são um indicativo honesto da aptidão (Zahavi, 1975).

Acerca dos resultados dos embates físicos, várias das interações analisadas deram-se entre machos vocalizadores e machos silenciosos (77%), ou que emitiram apenas canto territorial II, indicativo de submissão e estresse. Todos estes embates tiveram machos vocalizadores como vencedores, em detrimento dos machos silenciosos. Algumas hipóteses sugerem que a motivação pode ser importante fator para a decisão de confrontos, deste modo, machos vocalizadores poderiam ter mais a perder com a derrota em disputas agressivas, que machos silenciosos, devido a uma assimetria em investimentos realizados ou nas recompensas alcançadas (Krebs, 1982). Em *Phitecopus rohdei*, por exemplo, machos residentes (indivíduos que possuem posse de um território) obtêm mais sucesso em disputas agonísticas, independente de massa ou tamanho corporal (Woguel et al., 2004). Em *Physalaemus signifer*, os indivíduos que vencem as lutas geralmente são cantores, residentes e agressores (tomam a iniciativa para a luta), enquanto que os perdedores são satélites, intrusos e agredidos (Woguel; Abrunhosa; Pombal Jr., 2002).

Em nossa pesquisa, machos que venceram as disputas físicas obtiveram domínio sobre o sítio de vocalização após as brigas, enquanto que perdedores fugiram do sítio ou permaneceram em postura submissa. Em espécies que necessitam de recursos físicos limitados para reprodução adequada, machos que obtêm maior sucesso na defesa destes recursos geralmente adquirem sucesso em acasalar com um maior número de fêmeas (Martins; Pombal Jr.; Haddad, 1998). *Pithecopus nordestinus* realiza oviposição em plantas, que também podem ser usadas como sítios de vocalização por machos (Caldas et al., 2016). Se a posse de sítios de vocalização for importante para o sucesso de acasalamento, então, vencer disputas agressivas possa influenciar no sucesso reprodutivo. Avaliar se existe relação entre o sucesso de

acasalamento e a posse de sítios de vocalização é uma forma de compreender a força da seleção sexual nesta espécie e a importância das disputas agressivas para o sucesso reprodutivo.

5. CONCLUSÃO

Concluimos que em *Pithecopus nordestinus* o comportamento acústico, expresso na taxa de repetição do canto agressivo (canto Territorial I) durante as brigas, é mais importante para prever o sucesso em interações agressivas que massa, CRC e condição corporal dos machos.

REFERÊNCIAS

- ABRUNHOSA, P. A.; WOGEL, H. Breeding behavior of the leaf frog *Phyllomedusa burmeisteri* (Anura: Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 25, p. 125-135, 2004.
- ARNOTT, G.; ELWOOD, R. W. Assessment of fighting ability in animal contests. **Animal Behaviour**, v. 77, p. 991–1004, 2009.
- BASTOS, R. P.; ALCANTARA, M. B.; MORAIS, A. R.; LINGNAU, R.; SIGNORELLI, L. Vocal behaviour and conspecific call response in *Scinax centralis*. **Herpetological Journal**, v. 21, p. 43–50, 2011.
- BEE, M. A.; PERRILL, S. A.; OWEN, P. C. Male green frogs lower the pitch of acoustic signals in defense of territories: A possible dishonest signal of size? **Behavioral Ecology**, v. 11, p. 169-77. 2000.
- BEE, M.A; REICHERT, M.S.; TUMULTY, J. Assessment and recognition of competitive rivals in anurans, **Advances in the Study of Behavior**, v. 48, p. 161-249, 2016.
- BERGMAN, M.; OLOFSSON, M.; WIKLUND, M. O. Contest outcome in a territorial butterfly: the role of motivation. **Proceedings of Royal Society**, v. 277, p. 3027–3033, 2010.
- BORGES-LEITE, M.J.; RODRIGUES, J. F. M.; BORGES-NOJOSA, D. M. Herpetofauna of a coastal region of northeastern Brazil, **Herpetology Notes**, v. 7, p. 405-413, 2014.
- BURMEISTER, S.J.; OPHIR, A.G.; RYAN, M.J.; WILCZYNSKI, W. 2002. Information transfer during cricket frog contests, **Animal Behaviour**, v. 64, p. 715–725.
- CALDAS, F. L. S.; SILVA, B. D.; DE-CARVALHO, C. B.; SANTOS, R. A. D.; SANTANA, D. A.; GOMES, F. F. A.; FARIA, R. G. *Phyllomedusa nordestina* (northeast orange-legged leaf frog). Physical attack. **Herpetological Review**, v. 43, n.4, p.635, 2012.
- CALDAS, F. L. S.; SILVA, B. D.; SANTOS, R. A. D.; SANTANA, D. A.; GOMES, F. F. A.; FARIA, R. G. Autoecology of *Phyllomedusa nordestina* (Anura: Hylidae) in areas of the Caatinga and Atlantic Forest in the State of Sergipe, Brazil. **North-Western Journal of Zoology**, v.12, n.2. p. 271-285, 2016.
- CARAMASCHI, U. Redefinição do Grupo de *Phyllomedusa hypochondrialis*, com redescricao de *P. megacephala* (Miranda-Ribeiro, 1926), revalidação de *P. azurea* Cope, 1862 e descrição de uma nova espécie (Amphibia, Anura, Hylidae). **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 64, n.2, p. 159-179, 2006.
- COSTA, T. B.; GUIMARÃES, L. D.; BASTOS, R. P. Territorial and mating behaviour in *Phyllomedusa azurea* (Anura: Hylidae) at a temporary pond in West-Central Brazil. **Phyllomedusa**, v.9, n. 2, p. 99-108. 2010.
- DARWIN, C. **The descent of man and selection in relation to sex**. London, UK: John Murray, 1871 475 p.

- DYSON, M.L.; REICHERT, M.S.; HALLIDAY, T.R. Contests in amphibians. In: HARDY, I.C.W.; BRIFFA, M (eds.). **Animal Contests**. Cambridge University Press, 2013.
- FERREIRA-SILVA, C.; OLIVEIRA, D. B.; OLIVEIRA, H. F.; ÁVILA, R. W. Spatial and temporal distribution in two anuran communities in the Chapada do Araripe, Northeastern Brasil. **Biota Neotropica** v. 16, n. 1, p. e0166, 2016.
- GIASSON, L. O. M.; HADDAD C. F. B. Social Interactions in *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) and the Significance of Acoustic and Visual Signals. **Journal of Herpetology**, v. 40, n.2, p.171–180, 2006.
- GRAFE, T. U. Anuran choruses as communication networks. In: **Animal Communication Networks** (Mcgregor, P. K., ed.). Cambridge University Press, p. 277 – 299, 2005.
- GUIMARÃES, L. D.; BASTOS, R. P. Vocalizações e Interações Acústicas em *Hyla raniceps* (Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva. **Iheringia, Série Zoologia**, v. 93, n. 2, p. 149-158, 2003.
- HADDAD, C.F.B., PRADO, C.P.A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **Bioscience**, v. 55, n. 3, p. 207-217, 2005.
- HALLOY, M.; ESPINOZA, R. E. Territorial encounters and threat displays in the Neotropical frog *Phyllomedusa sauvagii* (Anura: Hylidae). **Herpetological Natural History**, v. 7, n. 2, p. 175-180, 2000.
- HAMILTON, W. D.; ZUK, M. Heritable True Fitness and Bright Birds: A Role for Parasites? **Science New Series**, v. 218, n. 4570, p. 384-387, 1982.
- HARTMANN, M. T.; GIASSON, L. O. M.; HARTMANN, P. A.; HADDAD, C. F. B. Visual communication in Brazilian species of anurans from the Atlantic forest. **Journal of Natural History**, v. 39, n.19, p.1675–1685, 2005.
- HÖDL, W; AMÉZQUITA, A. Visual signaling in anuran amphibians, In: **Anuran communication** (Ryan, M.J, ed.). Washington: Smithsonian Institution Press, p. 121- 141, 2001.
- HOSKEN, D. J.; HOUSE, C. M. Sexual selection. **Current Biology**, v. 21, n. 2, p. 62-65, 2011.
- IPECE - INSTITUTO DE PESQUISA E ESTRATÉGIA ECONÔMICA DO CEARÁ. **Perfil básico Municipal – Groaíras 2016**. Disponível em: http://www.ipece.ce.gov.br/perfil_basico_municipal/2016/Groairas.pdf Acesso em: 22 set. 2016.
- JANSEN, M; KÖHLER, J. Intraspecific Combat Behavior of *Phyllomedusa boliviana* (Anura: Hylidae) and the Possible Origin of Visual Signaling in Nocturnal Treefrogs. **Herpetological Review**, v. 39, n.3, p. 290–293, 2008.

- JONES, M. C.; DIXON, J. R.; FORSTNER, M. R. J. Is Bigger Always Better? Mate Selection in the Houston Toad (*Bufo houstonensis*). **Journal of Herpetology**, v. 45, n. 4, p. 455–456, 2011.
- JUNIOR, R. S. L.; PEIXOTO, P. E. C. Males of the dragonfly *Diastatops obscura* fight according to predictions from game theory models. **Animal Behaviour**, v. 85, 663e669, 2013.
- KREBS, J. R. Territorial defence in the great tit (*Parus major*): do residents always win? v.11, p. 185-194, 1982.
- LIPINSKI, V. M.; CALDART, V. M.; IOP, S. Visual Communication in *Hypsiboas curupi* (Anura: Hylidae) at Parque Estadual Turvo, Southern Brazil. **Phyllomedusa**, v. 11, n. 1, p. 71-74, 2012.
- MÂNGIA, S.; GARDA, A. A. Distress call and defensive display of *Proceratophrys cristiceps* (Müller, 1883) (Amphibia, Anura, Odontophrynidae). **Herpetology Notes**, v.8, p. 11-14. 2015.
- MARDEN, J. H.; WAAGE, J. K. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. **Animal Behaviour**, v. 39, p. 954-959, 1990.
- MARTINS, M.; POMBAL JR., J.; HADDAD, C. F. B. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*, **Amphibia-Reptilia**, v.19, p. 65-73, 1998.
- MORAIS, A. R.; BATISTA, V. G.; GAMBALE, P. G.; SIGNORELLI, L.; BASTOS, R. P. Acoustic communication in a Neotropical frog (*Dendropsophus minutus*): vocal repertoire, variability and individual discrimination. **Herpetological Journal**, v. 22, p. 249–257, 2012.
- NALI, R. C.; BORGES, M. M.; PRADO, C. P. A. Advertisement and release calls of *Phyllomedusa ayeaye* (Anura: Hylidae) with comments on the social context of emission. **Zoologia**, v. 32, n. 4, p. 263–269, 2015.
- OLIVEIRA F. F.R de. Mating behaviour, territoriality and natural history notes of *Phyllomedusa ayeaye* Lutz, 1966 (Hylidae: Phyllomedusinae) in southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, DOI: 10.1080/00222933.2017.1296196, 2017.
- OLIVEIRA F. F.R de.; NOGUEIRA, P. A. G; ETEROVICK, P. C. Natural history of *Phyllomedusa megacephala* (Miranda-Ribeiro, 1926) (Anura: Hylidae) in southeastern Brazil, with descriptions of its breeding biology and male territorial behavior. **Journal of Natural History**, v. 46, n. 1-2, p.117-129, 2012.
- OSIEJUK, S. T.; JAKUBOWSKA, A. Song duration mediates responses of territory owner in a songbird species with a small song repertoire. **Acta ethologica**, v. 20, p.137-145, 2017.
- PENNA, M.; VELOSO, A. The Warning Vibration of *Pleurodema thaul*. **Journal of Herpetology**, v. 16, n.4, p. 408-410, 1982.

POMBAL JR., J. P.; HADDAD, C. F. B. Estratégias e modos reprodutivos em anuros. In: NASCIMENTO, L. B.; OLIVEIRA, M. E. **Herpetologia no Brasil II**. Belo Horizonte: Sociedade Brasileira de Herpetologia, 2007.

REICHERT, M. S.; GERHARDT, H. C. The role of body size on the outcome, escalation and duration of contests in the grey treefrog, *Hyla versicolor*. **Animal Behaviour**, v. 82, p. 1357e1366, 2011.

REICHERT, M. S.; GERHARDT, H. C. Gray tree frogs, *Hyla versicolor*, give lower-frequency aggressive calls in more escalated contests. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 67, n.5, p.795-804, 2013.

RYAN, M. J. Energy, calling and selection. **Integrative and Comparative Biology**, v. 28, n. 3, p. 885–898, 1988.

SÁ, F.P.; ZINA, J.; HADDAD, C. F. B. Sophisticated Communication in the Brazilian Torrent Frog *Hylodes japi*. **PLoS ONE**, v.11, n. 1, p. 1-24, 2016.

SANTANA, D.J., MÂNGIA, S., SILVEIRA-FILHO, R.R., BARROS, L.C.S., ANDRADE, I., NAPOLI, M.F., JUNCÁ, F., GARDA, A.A. Anurans from the Middle Jaguaribe River Region, Ceará State, Northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v.15, n.3, p. e20150017, 2015.

SCOTT, J. P.; FREDERICSON, E. The causes of fighting in mice and rats. **Physiological Zoology**, v. 24, p. 273-309, 1951.

TAIGEN, T. L.; WELSS, K. D. 1985. Energetics of vocalization by an anuran amphibian (*Hyla versicolor*), **Journal of Comparative Physiology**, v. 155, p. 163–170.

TÁRANO, Z.; HERRERA, E. A. Female Preferences for Call Traits and Male Mating Success in the Neotropical Frog *Physalaemus eneseffae*. **Ethology**, v. 109, p. 121-134, 2003.

TOLEDO L. F.; MARTINS, I. A.; BRUSCH, D. P.; PASSOS, M. I.; ALEXANDRE, C.; HADDAD, C. B. F. The anuran calling repertoire in the light of social context, **Acta Ethologica**, DOI 10.1007/s10211-014-0194-4, 2014.

VENÂNCIO, P.R.; MELO-SAMPAIO, P. R. Reproductive behavior of the giant leaf frog *Phyllomedusa bicolor*, **Phyllomedusa**, v. 9, n. 1, p. 63-67, 2010.

VIEIRA, M. C.; PEIXOTO, P. E. C. Winners and losers: a meta-analysis of functional determinants of fighting ability in arthropod contests. **Functional Ecology**, v. 27, p. 305-313, 2013.

VILAÇA, T.R. A.; SILVA, R. S. S.; SOLÉ, M. Vocalization and territorial behaviour of *Phyllomedusa nordestina* Caramaschi, 2006 (Anura: Hylidae) from southern Bahia, Brazil. **Journal of Natural History**, v. 45, n.29–30, p.1823–1834, 2011.

WEBSTER, M. S.; ROBINSON, S. K. Courtship Disruptions and Male Mating Strategies: Examples from Female-Defense Mating Systems. **American naturalist**, v. 154, n. 6, p. 717 – 729, 1999.

WELLS, K. D. The social behaviour of anuran amphibians. **Animal Behaviour**, v. 25, p. 666 – 693, 1977.

WELLS, K. D. The effect of social interactions on Anuran vocal behaviour. In: Fritsch, B.; Wilezynski, W.; Ryan M. J.; Hetherington, T.; Walkowiak, W. (eds.). **The evolution of amphibian auditory system**. New York: Wiley, p. 433 – 453, 1988.

WELLS, K. D. **The Ecology and Behaviour of Amphibians**. Chicago: The University of Chicago Press, 1148p, 2007.

WELLS, K. D.; SCHWARTZ, J. J. The Behavioral Ecology of Anuran Communication. In: Narins, P. M.; Feng, A. S.; Fay, R. R.; Popper, A. N. (orgs.). **Hearing and Sound Communication in Amphibians**. Springer Handbook of Auditory Research, v. 28, p. 44-86, 2006.

WOGEL, H.; ABRUNHOSA, P. A.; POMBAL JR, J. P. Atividade reprodutiva de *Physalaemus signifer* (Anura, Leptodactylidae) em ambiente temporário. **Iheringia. Série Zoologia**, v.92, n. 2. 2002.

WOGEL, H.; ABRUNHOSA, P. A.; POMBAL JR, J. P. Vocalization and aggressive behavior of *Phyllomedusa rohdei* (Anura: Hylidae). **Hepertological Review**, v. 35, n.3, p. 239–243, 2004.

WOGEL, H.; ABRUNHOSA, P. A.; POMBAL JR, J. P. 2005. Breeding behaviour and mating success of *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil. **Journal of Natural History**, v.39, n.22, p. 2035–2045, 2005.

WOGEL, H.; POMBAL JR., J. P. Comportamento Reprodutivo e Seleção Sexual em *Dendropsophus bipunctatus* (Spix, 1824) (Anura, Hylidae). **Papéis Avulsos de Zoologia – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo**, v. 47, n.13, p. 165-174, 2007.

ZAHAVI, A. A selection for a handicap. **Journal of Theoretical Biology**, v. 53, p. 205-214, 1975.