

Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 45(15):201-213, 2005

www.scielo.br/paz.htm

ISSN impresso: 0031-1049

ISSN on-line: 1807-0205

ESTRATÉGIAS E MODOS REPRODUTIVOS DE ANUROS (AMPHIBIA) EM UMA POÇA PERMANENTE NA SERRA DE PARANAPIACABA, SUDESTE DO BRASIL

JOSÉ P. POMBAL JR.¹
CÉLIO F.B. HADDAD²

ABSTRACT

Strategies and reproductive modes of anurans (Amphibia) in a permanent pond in Serra de Paranapiacaba, southeastern Brazil. This study describes the temporal patterns, behavioral strategies, reproductive modes, and fecundity of an anuran assemblage in a permanent pond in Serra de Paranapiacaba, municipality of Ribeirão Branco, south of São Paulo State (approximately 24°13'S; 48°46'W; ca. 800 m above sea level). Field work was carried out between January and December 1993, totaling 40 nights of observation. Seven preliminary visits were made before this period and seven additional ones after December 1993. Naturalistic observations usually began before sunset and were concluded around 24:00-01:00 h. On three occasions the observations lasted the entire night. The commonest reproductive strategy among males of different species was that performed by calling male, but the satellite behavior was observed in some species. The calling temporal pattern was prolonged for the species of the assemblage; however, some species called only occasionally. Six different reproductive modes were observed in the pond or on its margins. The SVL of females of different species was positively correlated with egg clutch volume, irrespective of the reproductive mode. The SVL of females was also positively correlated with the number of eggs per clutch, although the correlation is stronger for species with a generalized reproductive mode. However, for species with specialized reproductive mode the number of eggs per clutch was not correlated with the SVL of females. A significant and positive correlation between female SVL and egg diameter was also detected for species with generalized reproductive mode. On the other hand, for species with specialized reproductive mode, female's SVL and egg diameter were negatively correlated. Terrestrial reproductive modes are possibly restricted to small-sized species. Large eggs may face problems of gas exchange due to their longer development period and lower surface/volume ratio.

KEYWORDS: Atlantic Rain Forest, reproductive mode, fecundity, reproductive strategies, breeding behavior, egg clutch.

¹ Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. E-mail: pombal@acd.ufrj.br.

² Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Caixa Postal 199, 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil. E-mail: haddad@rc.unesp.br.

INTRODUÇÃO

As estratégias reprodutivas em anfíbios anuros derivam de uma combinação de atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais, adaptados a certas condições ambientais. Embora muitas espécies de anuros tropicais possam se reproduzir ao longo do ano, a chuva parece ser o fator extrínseco primário no controle dos padrões reprodutivos dessas espécies (Duellman & Trueb, 1986).

Wells (1977a) considerou dois padrões temporais de comportamento reprodutivo em anuros: o explosivo e o prolongado. A reprodução explosiva estende-se por poucos dias, ao passo que a prolongada por várias semanas. Estes dois padrões reprodutivos influenciam as estratégias reprodutivas adotadas pelas populações de anuros (veja Wells, 1977a).

Quanto às estratégias reprodutivas comportamentais, a estratégia do “macho vocalizador” – onde o macho através da vocalização, atrai fêmeas para a reprodução – é a mais difundida. Outras duas estratégias comportamentais podem ser chamadas de “estratégias reprodutivas alternativas” (“alternative mating strategies” sensu Howard, 1978), uma vez que são alternativas à “estratégias do macho vocalizador”, embora não mutuamente exclusivas; são elas (a) “estratégia do macho satélite” (veja Haddad, 1991a) e (b) “estratégia de procura ativa por fêmeas” – apresentada por machos que percorrem o ambiente, sem vocalizar, à procura de fêmeas que são interceptadas para o acasalamento (Haddad, 1991a).

A diversidade de modos de reprodução nos anuros é uma das maiores observada para os vertebrados (Duellman & Trueb, 1986). Nas comunidades de anuros neotropicais, isso se deve à existência de espécies que apresentam modos de reprodução mais generalizados, onde os ovos são depositados diretamente na água, e de espécies que apresentam modos de reprodução mais especializados, inclusive em ambientes terrestres. Entre as diferentes espécies de anuros, é evidente uma tendência a uma menor dependência dos ambientes aquáticos, chegando a ocorrer independência total destes ambientes nos grupos mais especializados (Salthe & Duellman, 1973; Duellman & Trueb, 1986; Duellman, 1989; Hödl, 1990). Comparando-se desovas aquáticas e terrestres, percebe-se uma diminuição no número, aumento no tamanho e redução na pigmentação dos ovos de desovas terrestres (Martin, 1967; Duellman & Trueb, 1986). A alta pluviosidade e a umidade e temperatura elevadas possivelmente influenciaram na diversificação evolutiva de modos de reprodução nas florestas tropicais (Hödl,

1990). Além disso, é possível que a predação tenha exercido forte pressão na evolução de modos menos dependentes da água (Magnusson & Hero, 1991; mas veja Haddad & Prado, 2005). Geralmente pressupõe-se que, em anuros, a desova aquática é a condição reprodutiva primitiva e as desovas terrestres, com desenvolvimento direto, o modo mais derivado (Duellman & Trueb, 1986). Alguns modos reprodutivos evoluíram independentemente em diferentes linhagens filogenéticas, ao passo que outros são conhecidos apenas em uma (Duellman, 1989). Uma tendência evolutiva na reprodução dos anuros foi a remoção dos ovos da água. Como os anuros não desenvolveram estruturas eficientes contra a dessecação de suas desovas, ovos não aquáticos destes animais são conhecidos apenas em ambientes úmidos (Duellman, 1989).

Os objetivos deste estudo foram (1) verificar as estratégias reprodutivas comportamentais, (2) identificar os modos reprodutivos e (3) avaliar suas relações com a fecundidade das espécies de uma taxocenose de anfíbios anuros de uma poça permanente na Mata Atlântica do Sudeste do Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi realizado em uma poça permanente localizada na divisa dos municípios de Ribeirão Branco e Apiaí (aproximadamente 24°13'S, 48°46'W; cerca de 800 m de altitude), Estado de São Paulo. O local de estudo está situado a aproximadamente 22 km da região urbana de Ribeirão Branco, na estrada Ribeirão Branco-Apiáí. É uma área de transição entre a Serra do Mar e o planalto, representada pela região sul da Serra de Paranapiacaba, parte interiorizada da Serra do Mar (para detalhes sobre a poça estudada veja Pomبال, 1997).

A coleta regular de dados foi realizada entre janeiro e dezembro de 1993, totalizando 40 noites de observação (18-21. I; 8-10. II; 20-22. III; 16-18. IV; 21-22. V; 19-20. VI; 12-13. VII; 21-22. VIII; 18-19. IX; 8-10, 29-31. X; 12-14, 26-28. XI; 21-25. XII). Sete visitas preliminares foram realizadas ao local de estudo (X. 1985; XI e XII 1987; I. 1988; I. 1989; XII. 1992 [duas visitas]) e sete posteriores à coleta regular de dados (I, XI e XII. 1994; II e XII 1995; X. 1996; I. 2004). As observações naturalísticas foram iniciadas, em geral, pouco antes do pôr do sol, se encerrando entre 24:00h e 01:00 h. Para as observações de comportamento, os animais não eram iluminados diretamente, ou eram utilizadas lanternas com luz vermelha. Foi feita documentação fotográfica, em diapositivos,

das espécies e de seus comportamentos. Alguns comportamentos foram filmados em vídeo cassete com filmadora Gradiente GCP-120C-VHS, com sensibilidade de 1 lux, o que permitiu a iluminação apenas com lanterna. Durante as observações de comportamento foram utilizados os métodos “animal focal” e “amostragem de seqüências” (“focal-animal sampling”, “sequence sampling”; veja Lehner, 1996). Os dados foram gravados em gravador cassete portátil e posteriormente transcritos para caderneta de campo.

O comprimento rostro-cloacal (CRC) dos adultos foi tomado, geralmente em vida, com um paquímetro com precisão de 0,1 mm. Casais em amplexo foram coletados e transportados para o laboratório em sacos plásticos úmidos. Para a obtenção das desovas, os casais em amplexo foram mantidos em sacos plásticos com água ou, mais raramente, em aquários contendo água. As desovas foram fixadas e mantidas em formalina a 5% para a contagem e medidas dos ovos. Quando não foi possível obter a desova, fêmeas ovadas foram dissecadas para medição e contagem dos óvulos ovarianos maduros.

Os diâmetros dos ovos e óvulos foram medidos em microscópio estereoscópico, com o auxílio de ocular micrométrica; para cada desova foram medidos dez ovos. Com a medida do ovo foi possível estimar seu volume, com a fórmula do volume da esfera ($4/3\pi r^3$). Através da multiplicação do volume médio dos ovos pelo número total de ovos por desova (não foram consideradas as dimensões das cápsulas gelatinosas) foi estimado o volume da desova. Os valores das médias dos tamanhos das fêmeas, do número e diâmetro dos ovos e do volume das desovas, foram usados para compor diagramas de dispersão e nos cálculos de correlação.

As desovas utilizadas e espécimes-testemunho estão depositadas na coleção de anfíbios do Departamento de Zoologia da UNESP, Rio Claro (CFBH) e na coleção de anfíbios do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MNRJ).

RESULTADOS

No apêndice 1 estão listadas todas as espécies encontradas na Fazendinha São Luiz, Município de Ribeirão Branco, sul do Estado de São Paulo. Em negrito as espécies presentes na poça estudada.

1. Estratégias reprodutivas comportamentais

Na taxocenose de anfíbios anuros que vocalizaram na poça estudada, ou em suas margens,

foram observadas três diferentes estratégias comportamentais utilizadas pelos machos durante a reprodução. A estratégia do “macho vocalizador” foi observada entre as 19 espécies presentes na poça. No presente estudo, a estratégia do macho satélite foi observada em diversas ocasiões em *Dendropsophus minutus* (Peters, 1872) (mais de sete observações), inclusive com dois satélites próximos a um único macho vocalizador. Machos de *D. minutus* foram territoriais, apresentando cantos com mais de um tipo de nota, sendo freqüentes combates físicos (para descrições dos encontros agonísticos veja Cardoso & Haddad, 1984). Em *Scinax fuscomarginatus* (A. Lutz, 1925), foi observado um macho, que não vocalizava, próximo a um macho vocalizador (n = 1). Após a remoção do vocalizador, o macho que não vocalizava passou a cantar.

Em três ocasiões foram observados possíveis machos satélites em *Hylosiobas faber* (Wied-Neuwied, 1921); em uma delas, havendo dois possíveis satélites para um macho vocalizador. Em outra ocasião, o par satélite-cantor formou-se após combate físico. Embora os machos de *H. faber* sejam territoriais, toleram machos que não estejam vocalizando nas proximidades. Nitidamente, o estímulo que orienta os machos de *H. faber* para o confronto é o canto, ou os sons produzidos pelos invasores. Em cinco ocasiões, pudemos observar machos residentes de *H. faber* que, após um confronto, davam pequenos saltos a procura do oponente, que às vezes estava ao lado, em silêncio, mas não era percebido. Em uma ocasião, uma fêmea de *H. faber*, que se aproximava do macho residente, foi confundida aparentemente com um macho invasor e foi atacada. O macho residente a agarrou, empurrou e a espetou com o pré-pólex. Após alguns segundos, ele aparentemente percebeu que era uma fêmea e a soltou. Retornando ao ninho de lama, ele voltou a vocalizar, atraiu esta mesma fêmea e após alguns minutos ambos estavam em amplexo. Às vezes, machos solitários (cinco observações) podiam atacar casais em amplexo. Nestas ocasiões o macho em amplexo soltava a fêmea, que podia saltar para longe, e atacava o invasor. Em todas as observações as fêmeas voltaram aos machos com os quais estavam em amplexo, quando estes retornavam às piscinas de lama previamente construídas.

Em *Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826 também foi observado o comportamento de macho satélite (n = 3). Em uma ocasião, dentro de uma pegada de boi onde havia água empoçada, foi observado um macho que apresentava canto alterado, juntamente com um segundo indivíduo que não vocalizava e se movia no interior desta pegada. O macho cantor tentou abraçar o se-

gundo indivíduo e, posteriormente, o macho cantor é que foi abraçado. Treze minutos após, havia na pegada de boi o macho cantor (que ocasionalmente podia emitir uma vocalização alterada) e o outro indivíduo que não vocalizava. Cinquenta e sete minutos após o início da interação entre os machos de *P. cuvieri*, havia apenas o macho cantor dentro da pegada.

Um macho de *Phyllomedusa* triplóide (híbrido entre *P. distincta* B. Lutz, 1950 e *P. tetraploidea* Pombal. & Haddad, 1992; Haddad *et al.*, 1994) foi observado como satélite de um macho de *Phyllomedusa* também triplóide.

Não foi observada no presente estudo nenhuma espécie exibindo tipicamente o comportamento de “procura ativa por fêmeas”. Entretanto, as espécies de *Phyllomedusa* foram observadas deslocando-se pela vegetação enquanto estavam em atividade de vocalização. Todavia, em áreas próximas à poça estudada, o comportamento de procura ativa por fêmeas foi observado em *Scinax rizibilis* (Bokermann, 1964) e *Chiasmocleis leucosticta* (Boulenger, 1888).

2. Padrões temporais de reprodução

Entre os anfíbios anuros associados à poça permanente na Fazendinha São Luís, a maioria das espécies, dentro do contínuo que separa a reprodução prolongada e a explosiva, pode ser considerada como mais próxima da reprodução prolongada. No local de estudo, *Scinax fuscomarginatus* e *Leptodactylus* cf. *ocellatus* (Linneus, 1758) foram observados em atividade de vocalização em apenas alguns dias nos meses de janeiro e outubro, respectivamente. Embora no local de estudo *S. rizibilis* não tenha sido uma espécie abundante, em locais próximos foi muito abundante, apresentando reprodução explosiva. Geralmente as agregações de espécies com reprodução explosiva são muito densas (Wells, 1977a), o que não ocorreu *S. fuscomarginatus* e *L.* cf. *ocellatus* na poça estudada. Quanto às características comportamentais associadas à reprodução explosiva (muitos casais simultaneamente em amplexo, procura ativa por fêmeas, vocalizações sobrepostas), estas também não foram observadas para *S. fuscomarginatus*, *S. rizibilis* e *L.* cf. *ocellatus*, no local de estudo. Muitos casais simultaneamente em amplexo foram observados em *H. faber*; vocalizações sobrepostas foram observadas nas duas espécies de *Bufo*, *B. ictericus* Spix, 1824 e *B. ornatus* Spix, 1824. Entretanto, *Hypsiboas faber* e ambas as espécies de *Bufo* estiveram em atividade de vocalização em dois meses ou mais durante o período de estudos, não caracterizando reprodução explosiva. *Dendropsophus microps* Peters, 1873 e *D. minutus* também apresentaram vocalizações sobrepostas e muitos casais em

amplexo simultaneamente, mas estiveram ativas por vários meses do ano. Assim, não há nenhuma espécie, no presente estudo, que possa ser considerada caracteristicamente como de reprodução explosiva (*sensu* Wells, 1977a).

3. Modos reprodutivos

Seis modos reprodutivos ocorreram na poça estudada ou em suas margens. Abaixo são descritos os modos (adaptado de Haddad & Prado, 2005) e as espécies relacionadas:

Modo 1 – ovos e girinos exotróficos em ambientes lênticos. Foi o mais freqüente entre as espécies da taxocenose estudada. Dez das 19 espécies (52,63%) presentes na poça apresentaram esse modo reprodutivo: *Bufo ictericus*, *B. ornatus*, *Hypsiboas bischoffi* (Boulenger, 1887), *H. prasinus* (Burmeister, 1856), *Dendropsophus microps*, *D. minutus*, *Scinax perereca* Pombal., Haddad & Kasahara, 1995, *Sphaenorhynchus surdus* (Cochran, 1953) e *Proceratophrys boiei* (Wied-Neuwied, 1825). Embora a desova de *S. fuscomarginatus* não tenha sido observada, esta espécie apresenta este modo reprodutivo segundo Cardoso (1981a).

Modo 4 – ovos e estágios larvais iniciais em piscinas de barro; após inundação as larvas exotróficas se desenvolvem em ambientes lênticos. Esse modo reprodutivo foi observado em uma única espécie (5,3%): *Hypsiboas faber*, que também apresentou cuidado parental. As piscinas, geralmente elípticas, medem em média 26,0 x 30,4 cm (DP = 5,7 e 5,2 cm; n = 15) em diâmetro menor e maior, respectivamente, 7,21 cm de profundidade (DP = 1,8 cm, n = 7) e 8,0 cm de amurada (DP = 3,1, n = 10). Em uma única ocasião foi observada uma desova de *H. faber* livre na água, fora da piscina.

Modo 11 – ovos em ninho de espuma na água e girinos exotróficos em ambientes lênticos. Quatro espécies (21,0%) apresentaram esse modo reprodutivo: *Scinax rizibilis*, *Physalaemus cuvieri* e *P. olfersii* (Lichtenstein & Martens, 1856) e *Leptodactylus* cf. *ocellatus*. Apesar do modo reprodutivo desta última espécie não ter sido observado na poça estudada, ele foi observado em locais próximos e corresponde ao modo 11.

Modo 23 – ovos terrestres sobre o solo com desenvolvimento direto (dos ovos eclodem jovens com morfologia de adulto). Uma única espécie apresentou este modo reprodutivo (5,3%). Embora não tenha sido observado no presente estudo, este modo reprodutivo

é relatado para *Eleutherodactylus guentheri* (Steindachner, 1864) em Lynn & Lutz (1946).

Modo 24 – ovos arborícolas; com a eclosão as larvas exotróficas caem das folhas e passam para ambientes lênticos. Duas espécies (10,5%), bem como seus híbridos, apresentaram esse modo reprodutivo: *Phyllomedusa distincta* e *P. tetraploidea*.

Modo 32 – ovos em ninho de espuma em toca subterrânea; girinos endotróficos completam seu desenvolvimento no ninho. Este modo reprodutivo não foi observado, mas é inferido para uma espécie (5,3%) presente na taxocenose estudada, com base em dados de literatura: *Adenomera* cf. *marmorata* Steindachner, 1867 (veja Lutz, 1947; Heyer, 1973; Wassersug & Heyer, 1988).

Na família Bufonidae apenas o modo 1 foi observado. Na família Hylidae os modos 1, 4, 11 e 24 foram observados, ao passo que na família Leptodactylidae os modos encontrados foram 1, 11, 23 e 32.

A média do comprimento rostro-cloacal (CRC) das fêmeas, o número médio de ovos por desova, o diâmetro médio de ovos por desova e o volume médio de ovos por desova estão resumidos na Tabela 1.

Foram encontradas, considerando as espécies em conjunto, correlações positivas significativas entre o CRC das fêmeas e o volume de ovos por desovas, tanto para espécies com modo reprodutivo não especializado (modo reprodutivo 1), como para espécies com modos reprodutivos especializados (no presente estudo, modos reprodutivos 4, 11, 23, 24 e 32) ($r_s = 0,98$, $p < 0,0005$, $n = 10$ e $r_s = 0,8833$, $p < 0,005$, $n = 9$, respectivamente). Quando considerados modos reprodutivos não especializados e especializados em conjunto, também houve correlação positiva e significativa entre o CRC das fêmeas e o volume de ovos por desova ($r_s = 0,93$, $p < 0,0005$, $n = 19$; Fig. 1). Também foram encontradas correlações positivas e significativas entre os CRC das fêmeas e o número de ovos por desova para as espécies com modos reprodutivos não especializados ($r_s = 0,93$, $p < 0,0005$; Fig. 2) e quando considerados em conjunto os modos especializados e não especializados ($r_s = 0,64$, $p < 0,0025$). Este tipo de correlação não foi significativo entre as espécies com modos reprodutivos especializados ($r_s = 0,52$, $p > 0,10$). Foi encontrada uma correlação positiva e significativa entre o CRC das fêmeas e o diâmetro dos ovos entre as espécies com modos reprodutivos não especializados ($r_s = 0,74$, $p < 0,01$; Fig. 3). No entanto, entre as espécies com modos reprodutivos especializados, e quando consideradas em conjunto

TABELA 1. Número, diâmetro e volume médios de ovos por desova e tamanho médio das fêmeas das espécies de anuros que se reproduziram em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Ribeirão Branco, Estado de São Paulo. Média, \pm desvio padrão, (n).

Espécie	Número médio de ovos por desova	Diâmetro médio dos ovos (mm)*	Volume médio de ovos por desova (mm ³)	Tamanho médio das fêmeas (mm)
<i>B. ornatus</i> ^a	4.666,67	1,75	13.103,09	81,0
<i>B. ictericus</i>	19.690 (1)	1,78 (1)	58143,92 (1)	150,0 (1)
<i>D. microps</i>	336 \pm 56,43 (4)	1,17 \pm 0,05 (4)	279,02 \pm 57,63 (4)	31,4 \pm 1,88 (4)
<i>D. minutus</i>	255,47 \pm 77,60 (17)	1,26 \pm 0,08 (17)	272,81 \pm 112,80 (17)	24,98 \pm 1,58 (17)
<i>H. bischoffi</i>	825,5 \pm 27,58 (2)	1,98 \pm 0,16 (2)	33.49,91 \pm 711,16 (2)	61,40 \pm 2,83 (2)
<i>H. faber</i>	3.000 (1)	2,12 \pm 0,28 (1)	12.193 (1)	91,6 (1)
<i>H. prasinus</i>	738 (1)	1,56 (1)	1467 (1)	45,10 \pm 3,68 (2)
<i>P. distincta</i>	213,6 \pm 14,0 (3)	2,59 (1)	1.937,6 (1)	63,33 \pm 3,88 (8) ^{bc}
<i>P. tetraploidea</i>	171,3 \pm 40,6 (3)	2,95 \pm 0,05 (4)	2.331,80 \pm 468,77 (3)	69,73 \pm 1,53 ^{bc}
<i>S. fuscocomarginatus</i>	226 ^d	0,7 ^d	40,59 ^d	20,0 ^e
<i>S. perereca</i>	918 \pm 360,62 (2)	1,12 \pm 0,11 (2)	725 \pm 479,34 (3)	42,67 \pm 0,50 (3)
<i>S. rizibilis</i> ^f	1.261,24 \pm 203,21 (40)	1,09 \pm 0,08 (40)	861,02 \pm 222,57 (40)	33,05 \pm 1,17 (36)
<i>S. surdus</i>	149 (1)	1,72 (1)	396,98 (1)	28,4 (1)
<i>A.</i> cf. <i>marmorata</i> ^{**}	6,5 \pm 0,71 (2)	3,04 \pm 0,12 (2)	96,67 \pm 21,47 (2)	19,20 \pm 0,57 (2)
<i>E. guentheri</i> ^a	32,0	2,67	318,91	36,64
<i>L.</i> cf. <i>ocellatus</i> ^{**}	8436 (1)	1,36 (1)	11.110,97 (1)	90,93 \pm 7,09 (4)
<i>P. cuvieri</i>	564,50 \pm 73,33 (4)	1,37 \pm 0,12 (4)	776,0 \pm 226,96 (4)	29,45 \pm 1,97 (4)
<i>P. olfersii</i>	959,0 \pm 391,74 (2)	1,60 \pm 0,54 (2)	994,91 \pm 512,37 (2)	31,40 \pm 0,71 ^e
<i>P. boiei</i> ^{**}	981,75 \pm 199,3 (4)	1,85 \pm 0,04 (4)	3.251,11 \pm 704,07 (4)	62,08 \pm 6,08 ^h

* Diâmetro médio dos ovos foi calculado a partir da medida de dez ovos; **óvulos ovarianos maduros; (n) = tamanho da amostra; ^aHaddad (1991a); ^bPombal & Haddad (1992); ^cmaterial coletado em diversas localidades; ^dCardoso (1981a); ^eLutz (1973); ^fdados não publicados de R. P. Bastos; ^gHeyer *et al.* (1990); ^hValores obtidos de exemplares fixados.

espécies com modos especializados e a não especializados, não foi encontrada correlação significativa entre o CRC das fêmeas e o diâmetro dos ovos ($r_s = -0,10$, $p > 0,25$ e $r_s = 0,33$, $p > 0,05$, respectivamente). Quanto à relação entre o número e o diâmetro dos ovos, a correlação foi negativa e significativa entre as espécies com modos reprodutivos especializados ($r_s = -0,83$, $p < 0,01$; Fig. 4). Quando consideradas as espécies com modos reprodutivos não especializados, e as espécies com modos especializados e não especializados em conjunto, não foram encontradas correlações significativas ($r_s = 0,53$, $p > 0,05$, e $r_s = -0,28$, $p > 0,05$, respectivamente).

Para *Dendropsophus minutus* e *Scinax rizibilis* foi possível fazer uma análise intraespecífica de correlação entre o CRC das fêmeas, volume da desova, número médio de ovos por desova e diâmetro médio de

ovos por desova. Houve uma correlação positiva e significativa entre os CRC das fêmeas e o volume da desova em *S. rizibilis* ($r_s = 0,40$, $p < 0,01$, $n = 34$), ao passo que para *D. minutus* esta correlação não foi significativa ($r_s = 0,13$, $p > 0,05$, $n = 17$). O CRC das fêmeas esteve significativamente correlacionado com o número médio de ovos por desova tanto em *S. rizibilis* quanto em *D. minutus* ($r_s = 0,57$, $p < 0,0005$, $n = 34$ e $r_s = 0,35$, $p < 0,05$, $n = 17$, respectivamente). O CRC das fêmeas não foi correlacionado significativamente com os diâmetros médios dos ovos em *S. rizibilis* e *D. minutus* ($r_s = -0,03$, $p > 0,05$, $n = 34$ e $r_s = -0,04$, $p > 0,05$, $n = 17$, respectivamente). O número de ovos por desova não foi significativamente correlacionado com os diâmetros médios dos ovos em *S. rizibilis* e *D. minutus* ($r_s = -0,20$, $p > 0,05$, $n = 34$ e $r_s = 0,28$, $p > 0,05$, $n = 17$, respectivamente).

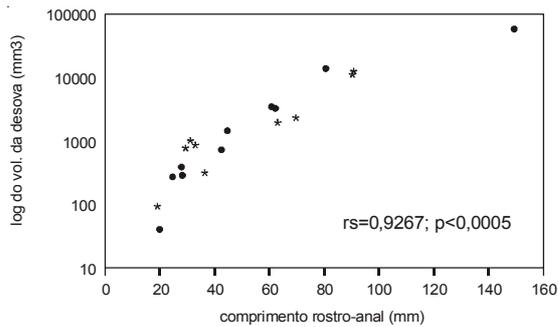


FIGURA 1. Correlação entre o comprimento rostro-cloacal de fêmeas de anuros e o volume de ovos por desova, em espécies com modo de reprodução especializada (*) e não especializada (*) em conjunto em uma poça permanente no município de Ribeirão Branco, Estado de São Paulo.

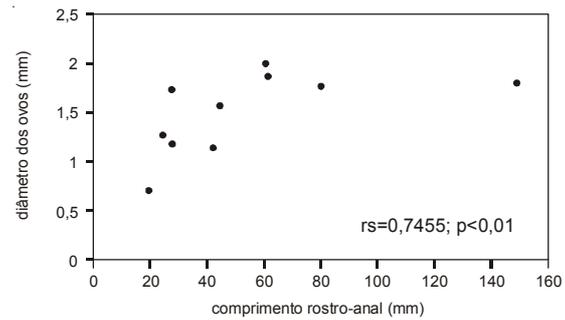


FIGURA 3. Correlação entre o comprimento rostro-cloacal e o diâmetro dos ovos em espécies com modo de reprodução não especializado em conjunto em uma poça permanente no município de Ribeirão Branco, Estado de São Paulo.

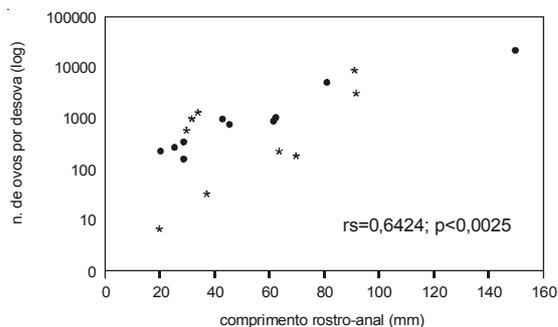


FIGURA 2. Correlação entre o comprimento rostro-cloacal de fêmeas de anuros e o número de ovos por desova, em espécies com modo de reprodução especializada (*) e não especializada (*) em conjunto em uma poça permanente no município de Ribeirão Branco, Estado de São Paulo.

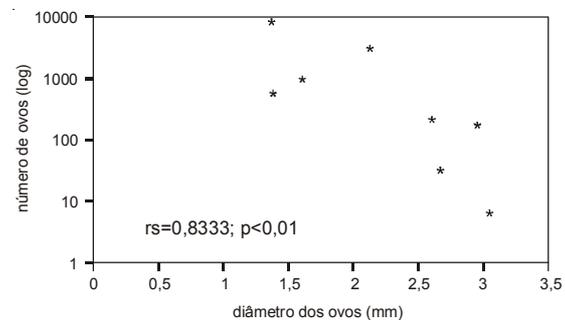


FIGURA 4. Correlação entre o diâmetro e o número dos ovos em espécies com modo de reprodução especializado em conjunto em uma poça permanente no município de Ribeirão Branco, Estado de São Paulo.

DISCUSSÃO

1. Estratégias reprodutivas comportamentais

A estratégia do macho cantor foi observada em todas as espécies de anuros encontradas na poça estudada em Ribeirão Branco. Esta estratégia é muito freqüente, sendo esperado encontrá-la na maioria ou em todas as espécies de anuros em uma taxocenose (Haddad, 1991a). Possivelmente, a origem da vocalização ocorreu no início da história evolutiva dos anuros, o que pode explicar sua presença em quase todas as espécies atuais (Duellman & Trueb, 1986). O mutismo de algumas espécies de anuros (e.g. Jim & Caramaschi, 1979; Heyer, 1982) deve ser considerado uma aquisição secundária (Straughan, 1973).

Machos satélites são conhecidos em diversas espécies de anuros (e.g. Wells, 1977a,b; Perril *et al.*, 1978; Fellers, 1979; Howard, 1978; Arak, 1988; Haddad, 1991b). Wells (1977b) sugere duas hipóteses, não mutuamente exclusivas, para explicar a estratégia satélite: (a) machos satélites estão esperando por vacância de território; (b) machos satélites são parasitas sexuais a espera de fêmeas ovadas que se aproximem do macho cantor, para interceptá-las. Em algumas espécies de anuros os machos podem mudar de uma estratégia reprodutiva para outra, dependendo de interações sociais (Perril *et al.*, 1978; Haddad, 1991b, entre outros). O custo energético da vocalização é muito alto (veja Pough *et al.*, 1992). Assim, os machos com poucas reservas, devido a atividade de vocalização, podem apresentar a estratégia satélite, o que lhes permite, eventualmente, conseguir um amplexo (Arak, 1988). Ou seja, a estratégia satélite pode representar uma economia de energia, ao mesmo tempo em que os machos mantêm alguma possibilidade de sucesso reprodutivo. Além da economia de energia, machos com a estratégia satélite podem sofrer uma pressão menor de predadores acusticamente orientados (veja Ryan, 1985).

No presente estudo, foi relativamente freqüente a estratégia satélite em *Dendropsophus minutus*. Haddad (1991b) observou que nesta espécie os machos satélites são menores que os machos cantores, o que pode indicar que os indivíduos que adotam esta estratégia alternativa de reprodução são mais fracos ou mais jovens. Machos menores gastam proporcionalmente mais energia para cantar (Pough *et al.*, 1992) e este pode ser um dos motivos pelos quais mais freqüentemente estes indivíduos recorram à estratégia satélite. Em espécies nas quais o comportamento de corte não é elaborado, a estratégia de macho satélite é mais viável. Fê-

meas atraídas pelos machos cantores podem ser interceptadas no momento da aproximação final ao macho escolhido e, desta forma, o macho satélite pode ser confundido com o macho cantor e ser aceito pela fêmea (Haddad, 1991a).

Segundo Haddad (1991a), o modo reprodutivo 1 deve favorecer as estratégias reprodutivas alternativas. Em *Hypsiboas faber* (modo reprodutivo 4) a fêmea é atraída pela vocalização de anúncio do macho (Martins & Haddad, 1988; Martins, 1990) até a piscina construída por ele; antes de entrar em amplexo, ela vistoria a piscina e pode rejeitar o macho nesta fase (Martins & Haddad, 1988; Martins, 1990). Entretanto, no local de estudo, foram observados três possíveis machos satélites de *H. faber*. É possível que estes machos satélites estivessem à espera de vacância de território (os locais apropriados para a construção das piscinas eram limitados; Martins *et al.*, 1998), visto que devido ao comportamento da fêmea, é pouco provável o sucesso do parasitismo sexual nesta espécie, exceto, talvez, em altas densidades de fêmeas (veja comentário a seguir).

A estratégia do macho deslocador (quando um macho solitário desloca do dorso da fêmea o macho acasalado; Haddad, 1991a), embora comum no gênero *Bufo* (e.g. Davies & Halliday, 1979; Wells, 1979), inclusive nas duas espécies que ocorreram no local de estudo (Haddad, 1991a; obs. pess.), não foi observada no presente estudo. Em algumas ocasiões, machos solitários de *H. faber* atacaram casais em amplexo. Comportamento semelhante foi observado em *H. rosenbergi* (Boulenger, 1898) (Kluge, 1981), uma espécie considerada próxima de *H. faber* e com biologia semelhante. Talvez este comportamento possa ser atribuído à estratégia do macho deslocador. É difícil explicar este tipo de comportamento em *H. faber*; todavia é possível que um macho territorial confunda o casal em amplexo com um macho invasor. Às vezes pode haver alta densidade de fêmeas nesta espécie (obs. pess.) e, nestas ocasiões, é possível que fêmeas entrem em amplexo e desovem com machos sem piscinas (foi encontrada uma desova de *H. faber* colocada fora da piscina, diretamente na água da poça). Nestas ocasiões, machos que adotaram estratégias reprodutivas alternativas e não construíram piscinas de lama poderiam ter sucesso.

Neste estudo não foi observada nenhuma espécie exibindo tipicamente o comportamento de "procura ativa por fêmeas". Todavia as espécies de *Phyllomedusa* foram observadas andando pela vegetação enquanto estavam em atividade de vocalização. Este comportamento tem sido observado em outras espé-

cies de *Phyllomedusa* sendo considerado como patrulhamento (Matos *et al.*, 2000; Wogel *et al.*, 2005) o que, nestes casos, poderia ser uma variação da procura ativa por fêmeas.

As estratégias do macho deslocador e da procura ativa por fêmeas devem estar associadas, geralmente, a espécies cujas fêmeas apresentem baixa, ou nenhuma, seletividade em relação aos machos (mas veja acima o caso de *Hypsiboas faber*), estando relacionadas às altas densidades de fêmeas e machos no ambiente de reprodução.

2. Padrões temporais de reprodução

Dois padrões temporais de reprodução foram reconhecidos por Wells (1977a): o prolongado e o explosivo. A reprodução prolongada estende-se por várias semanas, ao passo que a explosiva por poucos dias. Todavia, como reconhecido por Wells (1977a), estes padrões representam extremos de um contínuo. O coro de espécies com reprodução explosiva apresenta frequentemente altas densidades, o que interfere no comportamento de corte dos machos (Wells, 1977a). Em Ribeirão Branco, as únicas espécies cujos machos vocalizaram por poucos dias não apresentaram grandes densidades de machos cantores. As espécies que vocalizaram por poucos dias eram raras no local (e.g. *Scinax fuscomarginatus*, *Leptodactylus* cf. *ocellatus*); algumas foram raras na poça, mas abundantes em locais próximos (*Scinax rizibilis*, *Sphaenorhynchus surdus*), onde apresentaram temporada mais prolongada de vocalização (veja Pombal, 1997). Haddad (1991a) verificou que na Serra do Japi, *Bufo ictericus* e *B. ornatus* (onde foi chamado de *B. crucifer* Wied-Neuwied, 1821), embora se reproduzindo ao longo do ano, podem apresentar algumas características associadas à reprodução explosiva (que também estão associadas a altas densidades), como procura ativa por fêmeas e deslocamento de machos. No presente estudo, entretanto, estas espécies não apresentaram tais comportamentos. Isto mostra que a mesma espécie pode apresentar diferentes padrões temporais, ou mesmo diferentes estratégias reprodutivas (visto que estratégias reprodutivas estão associadas a densidades), em diferentes áreas geográficas, ou em diferentes momentos.

Wells (1977a) considera que a reprodução prolongada deve ser a estratégia mais comum, principalmente em espécies tropicais. Isto está de acordo com os resultados aqui obtidos, visto que nenhuma espécie que se reproduziu na poça permanente apresentou um padrão temporal de reprodução que pudesse ser considerado como explosivo.

3. Modos reprodutivos

Os modos reprodutivos são definidos com base em uma combinação de características como, sítio de oviposição, características do ovo e da desova, tipo de cuidado parental (se houver), duração do desenvolvimento e estágio do recém-eclodido (Duellman & Trueb, 1986). Recentemente, os modos reprodutivos de Hylidae da Mata Atlântica e do gênero *Leptodactylus* foram revisados (Haddad & Sawaya, 2000; Prado *et al.*, 2002). Os modos de reprodução em anuros foram revisados por Haddad & Prado (2005), que consideraram 39 modos diferentes contidos em três categorias maiores (ovos aquáticos, ovos terrestres ou arborícolas e ovos retidos no oviduto). Dos 39 modos reconhecidos, 31 podem ser encontrados na região neotropical.

Entre os 31 modos reprodutivos conhecidos para a região neotropical (*sensu* Haddad & Prado, 2005), seis foram observados na poça estudada, sendo dois deles independentes da água. A família Bufonidae apresentou apenas o modo reprodutivo 1. As famílias Hylidae e Leptodactylidae apresentaram quatro modos, sendo que os modos 1 e 11 estiveram presentes em ambas. No presente estudo, 52,6% das espécies apresentaram o modo reprodutivo 1, ao passo que Hödl (1990), comparando quatro áreas da Amazônia, encontrou uma média de 36,2% das espécies apresentando o modo 1, onde a área com proporcionalmente mais espécies com este modo reprodutivo foi Belém, com 51,3%. Basso (1990), trabalhando em Punta Lara, Argentina, encontrou que 82% das espécies estudadas apresentaram o modo reprodutivo 1. Haddad (1991a), na Serra do Japi, em ambiente de Mata Atlântica encontrou 50% das espécies com modo reprodutivo 1. Segundo Duellman (1989) e Hödl (1990), fatores ambientais, como alta umidade, a temperatura relativamente alta e ausência de sazonalidade são importantes para permitir a evolução de modos reprodutivos mais especializados. A falta de chuvas, mesmo por poucos dias, pode desidratar desovas que estejam fora da água (Duellman, 1989). A evolução de diferentes modos reprodutivos nos neotrópicos pode ser decorrente da competição por sítios para reprodução, de respostas a predadores de ovos aquáticos, da imprevisibilidade de evaporação das poças (no caso de ambientes temporários), da competição entre as larvas por alimento, ou de uma combinação destes fatores (Crump, 1974, 1982). Além destes fatores, a topografia acidentada de ecossistemas como a Mata Atlântica, criou inúmeros microhabitats, bem como condições limitantes (e.g., riachos de corredeira que tendem a arrastar ovos e larvas), que certamente foram importantes na evolução de diversos modos reprodutivos (Haddad & Prado, 2005).

Magnusson & Hero (1991) apresentaram a atraente sugestão que a pressão de predação é a principal força para a evolução de modos reprodutivos independentes da água. Todavia, os resultados deste trabalho devem ser vistos com cautela uma vez que seus dados não são robustos, sendo influenciados, em grande parte, por um único ponto fora da nuvem de dados. Se descartado este ponto o resultado estatístico deixa de ser significativo (veja tabela 2 e figura 1 de Magnusson & Hero, 1991). Espécies com reprodução terrestre parecem não apresentar atividade de vocalização fora do período de chuvas. É possível que a imprevisibilidade dos corpos d'água temporários deve ter sido um dos fatores que levaram a modos reprodutivos terrestres em anuros. Todavia, modos reprodutivos terrestres são muito dependentes da umidade propiciada pelas chuvas.

O modo reprodutivo 1 (ovos e girinos exotróficos em ambientes lênticos) é o menos especializado e encontrado no maior número de espécies, sendo considerado o mais basal (Duellman & Trueb, 1986; Hödl, 1990). Bogart (1981), entretanto, critica esta generalização e sugere a possibilidade do modo aquático ser derivado em relação a modos com desenvolvimento terrestre. O mesmo modo reprodutivo pode evoluir independentemente em diferentes linhagens de anuros (Duellman & Trueb, 1986; Duellman, 1989); por exemplo, a desova em ninho de espuma é conhecida em seis famílias de anuros (veja Seymour & Loveridge, 1994). O modo mais generalizado ou os mais especializados, não coincidem necessariamente com os grupos filogenéticos mais ou menos derivados (Duellman & Trueb, 1986). Duellman (1989), entretanto, notou que, considerando as filogenias de Pipidae e Hyperoliidae, os modos reprodutivos menos especializados coincidem com os gêneros, ou espécies, mais basais, ao passo que os modos mais derivados coincidem com os gêneros ou espécies também mais derivados dentro destes grupos.

Hybsiboas faber desova em piscinas de lama construídas pelos machos (Goeldi, 1895; Martins & Haddad, 1988; obs. pess.). Caldwell (1992) observou que em *H. boans* (Linnaeus, 1758) e *H. crepitans* (Wied-Neuwied, 1824) a construção da piscina é facultativa, dependendo do substrato. *Hybsiboas faber* também pode apresentar este tipo de plasticidade comportamental (Feio & Assad, 1993; presente estudo).

Heyer (1969) sugeriu que o gênero *Leptodactylus* (quando ainda incluía *Adenomera*) representa um exemplo de evolução da reprodução aquática para a terrestre, onde *Leptodactylus ocellatus* apresentaria o modo reprodutivo mais basal, ao passo que *Adenomera*, total-

mente independente da água, apresentaria o modo mais derivado. De La Riva (1995), entretanto, mostra que no gênero *Adenomera* existem os modos reprodutivos 30 e 32 (modo 30: ninho em toca, após inundação, girinos exotróficos em poças e riachos; veja Haddad & Prado, 2005). Aqui, o modo reprodutivo de *Adenomera* cf. *marmorata* foi inferido com base em literatura (e.g. Lutz, 1947) e no pequeno número de óvulos ovarianos observados em fêmeas desta espécie. Após as observações de De La Riva (1995), entretanto, é necessária uma confirmação do modo reprodutivo da população aqui estudada.

Salthe & Duellman (1973), estudando aspectos da reprodução de anuros, verificaram diversas relações quantitativas: (a) num mesmo modo reprodutivo, o tamanho dos ovos e o tamanho das fêmeas bem como o número de ovos e o tamanho das fêmeas estão correlacionados; (b) independente do modo reprodutivo, o número e o tamanho dos ovos estão negativamente correlacionados; (c) o aumento do tamanho dos ovos está associado a ambientes lóticos e desenvolvimento terrestre. Crump (1974) encontrou correlação entre os volumes do corpo das fêmeas e o volume de sua desova.

Aqui foi considerado como modo reprodutivo não especializado o modo 1 (Duellman & Trueb, 1986; Haddad & Prado, 2005) (ovos e girinos exotróficos na água, em ambientes lênticos), ao passo que os outros modos reprodutivos encontrados foram considerados especializados (modos 4, 11, 23, 24 e 32 de Haddad & Prado, 2005). Para as espécies encontradas na poça permanente ou suas margens, na Fazendinha São Luís, diversas correlações foram encontradas. Embora aqui não tenhamos usado o volume da fêmea, e sim o comprimento (CRC), este também deve ser uma medida realística. Quando consideramos volume do corpo, podemos ter algumas imprecisões, por exemplo, devido ao volume dos membros, que podem ser mais ou menos desenvolvidos conforme o grupo taxonômico do anuro. O volume dos ovos da desova parece ser um parâmetro mais realista, visto que consideramos o número e o diâmetro simultaneamente, devendo, portanto, estar mais próximo do investimento feito pela fêmea. Kaplan & Salthe (1979) consideraram que o número e o tamanho dos ovos representam o investimento total de um dado período. No presente estudo, foi possível uma análise quantitativa intraespecífica somente para *Dendropsophus minutus* e *Scinax rizibilis*, onde o CRC das fêmeas e o diâmetro dos ovos não foram correlacionados significativamente; houve correlação entre o número de ovos por desova e o CRC; quanto ao volume da desova e o CRC

das fêmeas só houve correlação em *S. rizibilis*. Esta diferença provavelmente representa o uso de estratégias distintas de reprodução. *Dendropsophus minutus* esteve em atividade de vocalização durante praticamente todo o ano, ao passo que *S. rizibilis* vocalizou por um período bem mais curto. Se considerarmos apenas a correlação entre o volume da desova e o tamanho da fêmea, podemos supor que em *D. minutus* as fêmeas desovaram mais de uma vez por ano (veja Haddad, 1987; Ritke *et al.*, 1990), enquanto que em *S. rizibilis* talvez tenha ocorrido uma única ou poucas desovas por fêmea.

Quanto às análises interespecíficas, a relação mais interessante é a correlação do tamanho da fêmea e o volume da desova, nos modos reprodutivos não especializados e especializados considerados separadamente ou em conjunto, relação também encontrada por Crump (1974) e Haddad (1991a). Basso (1990) também encontrou esta relação, mas a maioria das espécies por ele tratadas apresenta modo reprodutivo não especializado. De qualquer forma, mesmo com uma análise mais criteriosa como essa, há a dificuldade em se estimar o investimento energético total naquelas espécies que apresentam cuidado parental. Possivelmente, em espécies nas quais as fêmeas apresentam cuidado parental, esta relação poderia se alterar. Ou seja, o volume da desova poderia ser menor que o esperado. Salthe & Duellman (1973) consideraram o cuidado parental como um mecanismo para compensar a baixa fertilidade. É possível que o caminho evolutivo seja o inverso: o aumento de energia despendida para o cuidado parental levou a uma diminuição no investimento em desova. Além do cuidado parental, as relações alométricas também devem ser consideradas (veja Kaplan & Salthe, 1979). Os gráficos apresentados aqui permitem fazer previsões quanto aos aspectos reprodutivos.

Crump (1982) sugere que os ovos pequenos sejam adaptados a ambientes imprevisíveis, como poças temporárias (em ovos menores o tempo de desenvolvimento intra-oval é menor; mas veja Kaplan, 1980, para resultado diverso), ao passo que ovos grandes e em menor número, inclusive com desenvolvimento direto e cuidado parental, seriam adaptados a ambientes mais estáveis. Os resultados aqui obtidos não apóiam a hipótese de Crump (1982), uma vez que na poça estudada, ou em suas margens, podem ser encontrados tipos variados de desova. Vale lembrar que ovos grandes e em menor número não reduzem o custo reprodutivo (Kuramoto, 1978; Crump & Kaplan, 1979). Kaplan (1980) apresenta uma interpretação mais complexa: ovos grandes podem ser superiores em ambien-

tes com grande competição e muitos predadores; ovos pequenos podem ser vantajosos em ambientes onde o tamanho não é importante para embriões e larvas; um contínuo de estratégias pode ser mantido em ambientes complexos onde a alta densidade depende ou independe destes fatores simultaneamente, randomicamente, ou sazonalmente. Esta última interpretação está de acordo com os resultados aqui obtidos.

Salthe & Duellman (1973) sugerem que a seleção favorece o aumento no número de ovos em anuros grandes, ao passo que favorece o aumento no tamanho dos ovos em anuros pequenos. Estes mesmos autores também sugerem que apenas anuros pequenos e médios apresentam reprodução completamente terrestre e propõem que tamanho pequeno do corpo é uma “pré-adaptação” para a experimentação de modos reprodutivos especializados. Os dados de Crump (1974) e Haddad (1991a) apóiam esta hipótese. No presente estudo, entretanto, os resultados não concordam plenamente com esta generalização; *Hypsiboas faber* e *Leptodactylus* cf. *ocellatus* (modos 4 e 11, respectivamente) são espécies de grande porte. Talvez a generalização de Salthe & Duellman (1973) se aplique apenas ao desenvolvimento completamente terrestre.

O aumento no tamanho dos ovos implica na diminuição de seu número por desova (Salthe & Kuramoto, 1973; este estudo). Ovos e embriões maiores consomem mais oxigênio (Kuramoto, 1975, 1978), além de terem um desenvolvimento mais lento (Salthe & Duellman, 1973). A evolução do desenvolvimento direto, com desova terrestre, deve passar por uma fase de aumento no tamanho do ovo, uma vez que é necessário que haja vitelo suficiente para o completo desenvolvimento dos embriões. Como num modo reprodutivo existe uma correlação positiva entre tamanho das fêmeas e tamanho dos ovos, é possível que a limitação para as espécies maiores terem desenvolvimento completamente terrestre, esteja ligada a problemas de troca gasosa entre um ovo muito grande e o ambiente (veja Seymour & Bradford, 1995).

RESUMO

Este estudo descreve o padrão temporal, as estratégias reprodutivas, os modos reprodutivos e a fecundidade de uma taxocenose de anuros em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, município de Ribeirão Branco, sul do estado de São Paulo (aproximadamente 24°13'S; 48°46'W; ca. 800 m do nível do mar). O Trabalho de campo foi conduzido entre janeiro e dezembro de 1993, totalizando 40 noites de observa-

ções. Sete visitas preliminares foram feitas antes deste período e sete após. Observações naturalísticas normalmente se iniciavam antes do pôr do sol e eram concluídas aproximadamente entre 24:00-01:00 h. Em três ocasiões as observações foram ao longo da noite. A estratégia reprodutiva mais comum entre os machos de diferentes espécies foi a do macho cantor, mas comportamento satélite foi observado em algumas espécies. O padrão temporal foi prolongado para as espécies desta taxocenose; entretanto, algumas espécies podiam vocalizar ocasionalmente. Seis diferentes modos reprodutivos foram observados na poça ou suas margens. O comprimento rostro-cloacal (CRC) das fêmeas de diferentes espécies foi positivamente correlacionado com o volume da desova, independente do modo reprodutivo. O CRC das fêmeas foi positivamente correlacionado com o número de ovos por desova, embora a correlação seja mais forte para espécies com um modo reprodutivo generalizado. Entretanto, para espécies com modo reprodutivo especializado o número de ovos por desova não foi correlacionado com o CRC das fêmeas. Uma correlação positiva e significativa entre o CRC das fêmeas e o diâmetro dos ovos, também foi detectada para espécies com modo reprodutivo generalizado. Por outro lado, para as espécies com modo reprodutivo especializado o CRC das fêmeas e o diâmetro dos ovos foram negativamente correlacionados. Modos reprodutivos terrestres são possivelmente restritos a espécies pequenas. Ovos grandes podem apresentar problemas com a troca de gases devido ao seu longo desenvolvimento e baixa relação superfície/volume.

PALAVRAS-CHAVE: Floresta Atlântica, modo reprodutivo, fecundidade, estratégias reprodutivas, comportamento reprodutivo, desova.

AGRADECIMENTOS

U. Caramaschi, M. Martins, C.F.D. Rocha, I. Sazima e J. Vielliard pela leitura de uma versão preliminar; R.P. Bastos por discussões em diversas fases do estudo; R. Fernandes pelos comentários; Nilson e Newton Mathedi pelo apoio na Fazendinha São Luís; Rogério P. Bastos, Éllen C.P. Pombal, Otávio C. Oliveira, Flávio A. Baldissera Jr., Cynthia P.A. Prado e Luis F. Toledo pela ajuda nos trabalhos de campo; CNPq, FAPERJ e FAPESP pelos apoios financeiros.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arak, A. 1988. Callers and satellites in the natterjack toad: evolutionary stable decision rules. *Animal Behaviour*, 36:416-432.
- Basso, N.G. 1990. Estratégias adaptativas en una comunidad subtropical de anuros. *Cuadernos de Herpetología. Serie Monografías*, 1:1-70.
- Bogart, J.P. 1981. How many times has terrestrial breeding evolved in anuran amphibians? *Monitore Zoologico Italiano. Supplement*, 15(3):29-40.
- Caldwell, J.P. 1992. Diversity of reproductive modes in anurans: facultative nest construction in gladiator frogs. In: Hamlett, W.C. (Ed.). *Reproductive biology of South American vertebrates*. Springer Verlag, Berlin, p.85-97.
- Cardoso, A.J. 1981a. *Organização espacial e temporal na reprodução e vida larvária em uma comunidade de bilídeos no sudeste do Brasil (Amphibia, Anura)*. Dissertação (Mestrado), UNICAMP, Campinas.
- Cardoso, A.J. & Haddad, C.F.B. 1984. Variabilidade acústica em diferentes populações e interações agressivas de *Hyla minuta* (Amphibia, Anura). *Ciência e Cultura*, 36(8):1393-1399.
- Crump, M.L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publication Museum of Natural History, University of Kansas*, 61:1-68.
- Crump, M.L. 1982. Amphibian reproductive ecology on the community level. In: Scott Jr., N.J. (Ed.), *Herpetological communities*. Wildlife Research Report 13, Washington, p.21-36.
- Crump, M.L. & Kaplan, R.H. 1979. Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (Hylidae). *Copeia*, (4):626-35.
- Davies, N.B. & Halliday, T.R. 1979. Competitive mate searching in male common toads, *Bufo bufo*. *Animal Behaviour*, 27:1253-67.
- 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 Environment*, 30(1):15-29.
- Duellman, W.E. 1989. Alternative life-history styles in anuran amphibians: evolutionary and ecological implications. In: Bruton, M.N. (Ed.), *Alternative life-history styles of animals*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p.101-126.
- Duellman, W.E. & Trueb, L. 1986. *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, New York.
- Feio, R.N. & Assad, L.W.F. 1993. Utilização de gramíneas para a construção de ninhos de desova por *Hyla faber* Wied (Amphibia, Hylidae). In: Congresso Latino Americano de Herpetologia, 3. *Resumos*. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, p.160.
- Fellers, G.M. 1979. Aggression, territoriality, and mating behaviour in North American treefrogs. *Animal Behaviour*, 27:107-119.
- Goeldi, E.A. 1895. Contribution to knowledge of the breeding habitats of some tree-frogs (Hylidae) of the Serra dos Orgãos, Rio de Janeiro, Brazil. *Proceedings of London Zoological Society*, 7:89-97.
- Haddad, C.F.B. 1987. *Comportamento reprodutivo e comunicação sonora de Hyla minuta Peters, 1872 (Amphibia, Anura, Hylidae)*. Dissertação (Mestrado), UNICAMP, Campinas.
- Haddad, C.F.B. 1991a. *Ecologia reprodutiva de uma comunidade de anfíbios anuros na Serra do Japi, Sudeste do Brasil*. Tese (Doutorado), UNICAMP, Campinas.
- Haddad, C.F.B. 1991b. Satellite behavior in the Neotropical treefrog *Hyla minuta*. *Journal of Herpetology*, 25(2):226-229.
- Haddad, C.F.B.; Pombal Jr., J.P. & Batistic, R.F. 1994. Natural hybridization between diploid and tetraploid species of leaf-frogs, genus *Phyllomedusa* (Amphibia). *Journal of Herpetology*, 28(4):425-430.
- 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.
- Haddad, C.F.B. & Sawaya, R.J. 2000. Reproductive modes of Atlantic forest hylid frogs: a general overview and the description of a new mode. *Biotropica*, 32 (4b):862-871.
- Heyer, W.R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, 23:1-28.

- Heyer, W.R. 1973. Systematic of the marmortus group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions in Science, Los Angeles*, 252(9):1-50.
- Heyer, W.R. 1982. Two new species of the frog genus *Hylodes* from Caparaó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia: Leptodactylidae). *Proceedings Biological Society of Washington*, 95:377-385.
- Hödl, W. 1990. Reproductive diversity in amazonian lowland frogs. *Fortschritte der Zoologie*, 38:41-60.
- Howard, R.D. 1978. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution*, 32(4):850-71.
- Jim, J. & Caramaschi, U. 1979. Uma nova espécie de *Hyla* da região de Botucatu, São Paulo, Brasil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Biologia*, 39:717-719.
- Kaplan, R.H. 1980. The implications of ovum size variability for offspring fitness and clutch size within several populations of salamanders (*Ambystoma*). *Evolution*, 34(1):51-64.
- Kaplan, R.H. & Salthe, S.N. 1979. The allometry of reproduction: an empirical view in salamanders. *The American Naturalist*, 113(5):671-689.
- Kluge, A.G. 1981. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 160:1-170.
- Kuramoto, M. 1975. Adaptive significance in oxygen consumption of frog embryos in relation to the environmental temperatures. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 52:59-62.
- Kuramoto, M. 1978. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. *Evolution*, 32(2):287-296.
- Lehner, P.N. 1996. *Handbook of ethological methods*. 2^a.ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lutz, B. 1947. Trends towards non-aquatic and direct development in frogs. *Copeia*, (4):242-252.
- Lynn, W.G. & Lutz, B. 1946. The development of *Eleutherodactylus guentheri* Stdnr. 1846. *Boletim do Museu Nacional. Nova Serie Zoologia*, 71:1-46.
- Magnusson, W.E. & Hero, J.-M. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. *Oecologia*, 86:310-318.
- Martin, A.A. 1967. Australian anuran life histories: some evolutionary and ecological aspects. In: Weatherley, A.H. (Ed.), *Australian inland waters and their fauna: eleven studies*. Australian National University Press, Canberra, p.175-191.
- Martins, M. 1990. *História natural do sapo ferreiro (Hyla faber Wied) na região de Campinas, Estado de São Paulo*. Dissertação (Mestrado), UNICAMP, Campinas.
- Martins, M. & Haddad, C.F.B. 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia; Hylidae). *Amphibia-Reptilia*, 9:49-60.
- Martins, M.; Pombal Jr., J.P. & Haddad, C.F.B. 1998. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. *Amphibia-Reptilia*, 19(1):65-73.
- Matos, R.H.R.; Andrade, G.V. & Hass, A. 2000. Reproductive biology and territoriality of *Phyllomedusa hypocondrialis* in northeastern Brazil. *Herpetological Review*, 31(2):84-86.
- Perril, S.A.; Gerhardt, H.C. & Daniel, R. 1978. Sexual parasitism in the green tree frog (*Hyla cinerea*). *Science*, 200:1179-1180.
- Pombal Jr., J.P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, 57(4):583-594.
- Pombal Jr., J.P. & Haddad, C.F.B. 1992. Espécies de *Phyllomedusa* do grupo *burmeisteri* do Brasil oriental, com a descrição de uma espécie nova (Amphibia, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 52(2):217-229.
- Pough, H.F.; Magnusson, W.E.; Ryan, M.J.; Wells, K.D. & Taigen, T.L. 1992. Behavioral energetics. In: Feder, M.E. & Burggren, W.W. (Eds.), *Environmental physiology of the amphibians*. The University of Chicago Press, Chicago, p.395-436.
- Prado, C.P.A.; Uetanabaro, M. & Haddad, C.F.B. 2002. Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization toward terrestriality in the genus. *Copeia*, (4):1128-1133.
- Ritke, M.E.; Babb, J.G. & Ritke, M.K. 1990. Life history of the gray treefrog (*Hyla chrysoscelis*) in western Tennessee. *Journal of Herpetology*, 24(2):135-141.
- Ryan, M.J. 1985. *The túngara frog: a study in sexual selection and communication*. University of Chicago Press, Chicago.
- Salthe, S.N. & Duellman, W.E. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In: Vial, J.L. (Ed.), *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*. University of Missouri Press, Columbia, p.229-249.
- Seymour, R.S. & Bradford, D.F. 1995. Respiration of amphibian eggs. *Physiological Zoology*, 68(1):1-25.
- Seymour, R.S. & Loveridge, J.P. 1994. Embryonic and larval respiration in the arboreal foam nests of the African frog *Chiromantis xerampetina*. *Journal of Experimental Biology*, 197:31-46.
- Straughan, I.R. 1973. Evolution of anuran mating calls: bioacoustical aspects. In: Vial, J.L. (Ed.), *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*. University of Missouri Press, Columbia, p.321-327.
- Wassersug, R.J. & Heyer, W.R. 1988. A survey of internal oral features of leptodactyloid larvae (Amphibia: Anura). *Smithsonian Contribution to Zoology*, 457:1-99.
- Wells, K.D. 1979. Reproductive behavior and male mating success in a neotropical toad, *Bufo typhonius*. *Biotropica*, 11(4):301-307.
- Wells, K.D. 1977a. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, 25:666-693.
- Wells, K.D. 1977b. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). *Ecology*, 58(4):750-757.
- 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*, 39(22):2035-2045.

Recebido em: 14.03.2005

Aceito em: 01.09.2005



APÊNDICE 1

Lista das espécies de anfíbios anuros encontradas no Município de Ribeirão Branco, São Paulo.
Em negrito as espécies presentes na poça estudada.

Família Bufonidae

***Bufo ornatus* Spix, 1824**

***Bufo ictericus* Spix, 1824**

Família Centrolenidae

Hyalinobatrachium eurygnathum (A. Lutz, 1925)

Família Hylidae

Aplastodiscus albosignatus (A. Lutz & B. Lutz, 1938)

Aplastodiscus perviridis B. Lutz, 1950

Bokermanohyla luctuosa (Pombal & Haddad, 1992)

***Dendropsophus microps* (Peters, 1872)**

***Dendropsophus minutus* (Peters, 1872)**

Dendropsophus sanborni (Schmidt, 1944)

Dendropsophus nanus (Boulenger, 1889)

Dendropsophus seniculus (Cope, 1868)

Hypsiboas albopunctatus (Spix, 1824)

***Hypsiboas bischoffi* (Boulenger, 1887)**

***Hypsiboas faber* (Wied-Neuwied, 1821)**

***Hypsiboas prasinus* (Burmeister, 1856)**

Trachycephalus venulosus (Laurenti, 1768)

***Phyllomedusa distincta* B. Lutz, 1950**

***Phyllomedusa tetraploidea* Pombal & Haddad, 1992**

Scinax caldarum (B. Lutz, 1968)

***Scinax fuscomarginatus* (A. Lutz, 1925)**

Scinax fuscovarius (A. Lutz, 1925)

***Scinax perereca* Pombal, Haddad & Kasahara, 1995**

***Scinax rizibilis* (Bokermann, 1964)**

Scinax sp. (gr. *perpusilus*) (apenas ouvido; não observado)

Scinax squalirostris (A. Lutz, 1925)

***Sphaenorhynchus surdus* (Cochran, 1953)**

Família Leptodactylidae

***Adenomera* cf. *marmorata* Steindachner, 1867**

Ceratophrys aurita (Raddi, 1823)

Crossodactylus caramaschii Bastos & Pombal, 1995

Eleutherodactylus binotatus (Spix, 1824)

***Eleutherodactylus guentheri* (Steindachner, 1864)**

Eleutherodactylus sp. (gr. *lacteus*)

***Leptodactylus* cf. *ocellatus* (Linnaeus, 1758)**

Leptodactylus flavopictus A. Lutz, 1926

Leptodactylus fuscus (Schneider, 1799)

Leptodactylus mystacinus (Burmeister, 1861)

Leptodactylus notoaktites Heyer, 1978

Macrogeoglossus alipoi Carvalho, 1946

Odontophrynus americanus (Duméril & Bibron, 1841)

***Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826**

***Physalaemus olfersii* Lichtenstein & Martens, 1856**

Physalaemus sp. (gr. *cuvieri*)

***Proceratophrys boiei* (Wied-Neuwied, 1825).**

Família Microhylidae

Chiasmocleis leucosticta (Boulenger, 1888)

Elachistocleis oralis (Schneider, 1799).