FAUSTO NOMURA

Ecologia Reprodutiva e Comportamento de Forrageio e Escavação de Dermatonotus Muelleri (Boettger, 1885) (Anura, Microhylidae)

1910001262

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS
SÃO JOSÉ DO RIO PRETO – SP

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

FAUSTO NOMURA
BIÓLOGO

ECOLOGIA REPRODUTIVA E COMPORTAMENTO DE FORRAGEIO E ESCAVAÇÃO DE *DERMATONOTUS MUELLERI* (BOETTGER, 1885) (ANURA, MICROHYLIDAE)

ORIENTADORA: **PROFA. DRA. DENISE DE CERQUEIRA ROSSA FERES**

Unesp - Inst. de Biociências, Letras e Ciências Exatas - UNESP
BIBLIOTECA
S. J. Rio Preto
t. 1262/04

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, para obtenção do título de mestre em Biologia Animal

-2003-

t591.5
N811e

20404000

Nomura, Fausto.
Ecologia reprodutiva e comportamento de forrageio e escavação de *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885) (Anura, Microhylidae) / Fausto Nomura – São José do Rio Preto : [s.n.], 2003
95 f. : il. ; 30 cm.

Orientador: Denise de Cerqueira Rossa Feres
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista. Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia animal. 2. Dermatonotus muelleri. 3. Animais - Comportamento. 4. Reprodução animal. I. Feres, Denise de Cerqueira Rossa. II. Universidade Estadual Paulista. Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU – 591.5

unesp

DATA DA DEFESA:_____/_____/_____

BANCA EXAMINADORA

TITULARES:

PROFA. DRA. DENISE DE C. ROSSA-FERES:_____
(ORIENTADORA)

PROF. DR. ITAMAR A. MARTINS:_____

PROF. DR. ARIF CAIS:_____

SUPLENTES:

PROF. DR. MÁRCIO R. C. MARTINS:_____

PROF. DR. CÉLIO F. B. HADDAD:_____

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

"A natureza é o corpo inorgânico do homem – isto é, a natureza, na medida em que ela própria não é o corpo humano. 'O homem vive na natureza' significa que a natureza é o seu corpo, com o qual ele deve permanecer em contínuo intercurso se não quiser morrer. Que a vida física e espiritual do homem está vinculada à natureza significa, simplesmente, que a natureza está vinculada a si mesma, pois o homem é parte da natureza".

Karl Marx (1844)

"Tudo que acontecer a terra, acontecerá aos filhos da terra".

Seatl

unesp

A todos aqueles que foram , e são, importantes em minha vida, em especial aos meus pais, Takayuki e Ana Maria, com muito amor.

AGRADECIMENTOS

- À Profa. Dra. Denise C. Rossa Feres, pela orientação, amizade e, principalmente, paciência;
- Ao Fernando Rogério de Carvalho, pela ajuda no campo, discussões sobre *Dermatonotus*, companheirismo e pelo serviço de guia pelos arredores de Vitória Brasil;
- Ao Sr. Oscar, Dona Cida, Cássio e Martha, pela hospitalidade, peixe frito e paciência com as excentricidades de um "caçador de sapos";
- Aos Profs. Drs. Clássius de Oliveira, Eliane Gonçalves de Freitas e Reinaldo J.F. Feres, pelas críticas e sugestões;
- Aos Drs. Elias de Freitas e Lílian Cassati, também pelas críticas e sugestões;
- Aos professores do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, pelo convívio e ensinamentos;
- Aos professores do departamento de Zoologia e Botânica e Departamento de Biologia, também pelo convívio e ensinamentos;
- Ao bioterista Carlos, pela ajuda na manutenção dos animais em cativeiro;
- À Capes, pelo apoio finaceiro;
- Aos amigos de Tupã, Marcelo "Verdura", Yuri "Cabeção", "Guigo", "Beto" e "Niltão" (onde quer que esteja), pelo incentivo, horas de descontração e discussões "filosóficas";
- Aos amigos de Bauru, "Jão" Marcelo, "Jão" Teixeira, André, "Bûr", "Mau-Mau", "Wagnão", "Papai" Gláuber, "Bacalhau", "Dani" Koga e família e Karina, pelos tempos de faculdade;
- Aos amigos de São José do Rio Preto, "Yoda" (c.m.p.), "Jôu" (c.m.p.), Mário (c.m.p.), "Magal" (c.m.p.), Fábio Akashi, Felipe e Carol e Juliana Pacca, Flávio

"ET", Carlos "Póke-bola", Tiago "Docinho", Roberto, "Petérson", "Glé", Natália e "Tatimi", também pelo incentivo, horas de descontração e discussões "filosóficas";

- Aos amigos da pós-graduação, da turma velha (ou nova, do ponto de vista geológico) e da turma nova (ou velha, pelo mesmo ponto de vista);
- À Caroline Giroldo e Dona Anésia B. Giroldo pelo incentivo nos primeiros anos e por me apresentarem a São José do Rio Preto;
- À Mila, por me apresentar à Profa. Denise C. R. Feres;
- Aos espécimes de *Dermatonotus mulleri* que, involuntariamente, permitiram a realização deste trabalho.

CONTEÚDO

Resumo 1

Abstract 3

Introdução Geral 5

Referências Bibliográficas 8

Figuras 12

- Capitulo 1 -

Ecologia reprodutiva de *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885) (Anura, Microhylidae)

- pag. 13 -

Abstract 14

Introdução 15

Material e Métodos 17

Resultados 20

Distribuição temporal 20

Distribuição espacial, sítio de vocalização e estrutura do canto de anúncio 22

Comportamento das fêmeas 23

Comportamento dos machos 24

Comportamento de oviposição 25

História natural 26

Discussão 29

Atividade migratória e sincronismo temporal 29

Ecologia reprodutiva 30

Oportunidades reprodutivas e RSO 34

Ovos 37

Considerações finais 37

Referências Bibliográficas 38

Figuras e Tabelas 47

Apêndice 59

- Capítulo 2 -

Comportamento de forrageio e escavação de *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885) (Anura, Microhylidae)

- pag. 60 -

Abstract 61

Introdução 61

Material e Métodos 63

Comportamento de forrageio 64

Comportamento de escavação 65

Resultados 66

Comportamento de forrageio 66

Comportamento de escavação 69

Discussão 70

Comportamento de forrageamento 70

Comportamento de escavação 73

Considerações finais 80

Referências Bibliográficas 81

Figuras e Tabelas 87

Conclusões Gerais 93

RESUMO. Ambientes com alto grau de heterogeneidade ambiental na distribuição dos recursos, requisitam adaptações específicas que permitem a solução de problemas ecológicos das espécies que ali ocorrem. *Dermatonotus muelleri* é uma espécie endêmica que ocorre em um sistema de alta imprevisibilidade e apresenta adaptações específicas ao hábitat. Uma população de *D. muelleri* foi acompanhada por duas estações chuvosas em Vitória Brasil, região noroeste do Estado de São Paulo. Os objetivos deste trabalho foram: determinar o padrão reprodutivo de *D. muelleri*, com ênfase nos mecanismos de sincronismo reprodutivo entre machos e fêmeas, nos mecanismos de regulação da razão sexual operacional (RSO) e da adaptabilidade de *D. muelleri* à ambientes semi-áridos. Para determinação da RSO, a abundância de machos e fêmeas foi estimada por encontro visual. A abundância de machos em atividade de vocalização foi determinada por levantamento em sítio de reprodução. Estes dados foram correlacionados com os fatores ambientais (temperatura, umidade relativa e chuva). Espécimes coletados foram marcados por amputação de artelhos, e a distância entre machos em atividade de vocalização e entre machos solitários e machos em amplexo foram mensuradas para verificar a ocorrência de seleção sexual. Os comportamentos de machos e fêmeas foram observados pelos métodos do animal focal, de todas as ocorrências e *ad libitum*. As abundâncias mensais de machos e fêmeas foram positivamente correlacionadas com a chuva e com a temperatura mínima do ar, e negativamente com a variação de temperatura. Entretanto, numa escala diária, foi observado um retardo de tempo entre a ocorrência dos eventos reprodutivos e as flutuações ambientais, que foi associado com a fenologia reprodutiva de térmitas, principal alimento de *D. muelleri*. Os machos não defenderam território e exibiram dois padrões diferentes de comportamento de busca ativa, o que torna improvável a ocorrência de seleção sexual pela fêmea. As fêmeas raramente retornaram em eventos

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

reprodutivos posteriores e permaneceram na poça uma única noite por evento reprodutivo. O canto de anúncio do macho pode ser ouvido a grandes distâncias e parece estimular o deslocamento das fêmeas até os corpos d'água. No entanto, as características acústicas do canto não oferecem nenhuma oportunidade para seleção sexual pelas fêmeas. Os machos exibiram comportamentos que reduzem os custos com a comunicação a longas distâncias (seleção de microhábitat específico para a atividade de vocalização, emissão do canto de anúncio com uma única contração da região abdominal). O tipo de canto de anúncio, a flutuação ambiental (chuva, temperatura mínima do ar e/ou variação diária de temperatura) e a concentração de presas, logo após as primeiras chuvas de verão, regulam o sincronismo entre machos e fêmeas durante eventos reprodutivos. A atividade de forrageamento é modulada de acordo com a distribuição espacial dos recursos, sendo desenhada para a predação eficiente de um recurso chave (Isoptera). Esta energia adquirida em um período de tempo limitado, fornece energia para os eventos de reprodução explosiva e para a manutenção dos indivíduos durante o período de estivação. Por outro lado, a atividade de estivação, com construção de uma câmara subterrânea, juntamente com a especialização alimentar, permitem a *D. muelleri* sobreviver em épocas de seca, quando o alimento é escasso. *Dermatonotus muelleri* é a segunda espécie conhecida que apresenta a habilidade de flexionar a cabeça em ângulo agudo, enquanto mantêm a coluna vertebral estacionária, sendo a primeira *Hemisus marmoratus* (Hemisotidae). Em conclusão, a distribuição espacial descontínua das presas e a pronunciada estação seca, atuam fortemente na seleção da tática de forrageamento ativo e do comportamento de escavação com construção de câmara subterrânea, evidenciando um alto grau de especialização de *D. muelleri* à ambientes áridos.

ABSTRACT. The majority of species which lives in environment with a high degree of temporal heterogeneity of the resources distributions presents specific adaptations which allow to solve ecological problems. *Dermatonotus muelleri* is a endemic species which lives in a system of high impredictability, and presents specifics adaptations to the habitat. A population of *D. muelleri* was accompanied for two rainy seasons in Vitória Brasil, northwestern region of São Paulo State. The aims of this study were: determine the reproductive pattern of *D. muelleri*, with emphasis on the mechanisms which determine the synchronism between males and females, the regulation of the operational sex ratio (OSR), and the adaptability of *D. muelleri* to semi-arid environments by the forage and burrow behaviors. For determination of the OSR the abundance of males and females was estimated by visual encounter. The abundance of calling males was determine by survey at breeding site. These data were correlated with environmental factors (temperature, relative humidity and rainfall). Specimens collected were marked by toe clipping and the neighbor distance between calling males and between a clasped pair and a neighbor male were measured to verify the occurrence of sexual selection. The male and female behavior were observed by focal animal, all occurrence and *ad libitum* methods. The monthly abundance of males and females were positively correlated with the rainfall and with the minimum air temperature, and negatively with the air temperature variation. However, at a daily scale, was observed a time lag between the formation of the reproductive events and the environmental fluctuations, which could be associated with the termite reproductive fenology, the principal food item of *D. muelleri*. The males shows no territoriality and exhibit two different patterns of active search behavior, which make improbably the occurrence of females sexual selection. Females rarely return in posterior reproductive events and stay in the pond a only night per reproductive event. The males mating call could be heard

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

for great distances, and should stimulate the females reproductive behavior, but grants no opportunity for sexual selection by females. Males also exhibit behaviors which reduce costs to long distance communication (specific microhabitat selection to calling activity, reproduction in open areas, mating call emission with only one contraction of the chest region). The specialized feeding habits, the calling activity and the environmental fluctuations (rainfall, minimum air temperature and/or temperature air variation) are important to synchronous between males and females of *D. muelleri* during reproductive events. The foraging activity is modulated in accord to spatial distribution of the resources, being designed to a efficient harvesting of a key resource (Isoptera). These energy, harvested in a limited amount of time, must be sufficient to satisfied the reproduction and aestivation activities. In the other hand, the aestivation activity also contribute to the feeding specialization, since allow *D. muelleri* to survive in time when food is scarce. *Dermatonotus muelleri* is the second known species that have the ability to flex the head at an acute angle while keeping the vertebral column stationary, in addition to *Hemisus marmoratus* (Hemisotidae). In conclusion, the patchy spatial distribution of the prey and the severe dry season, act strongly in the selection of the widely foraging tactic and of the burrow behavior with a subterranean chamber, related to the organism maintenance, and shown the high degree of specialization of *D. muelleri* to arid environments.

INTRODUÇÃO GERAL

A região central da América do Sul pode ser considerada como um único domínio biogeográfico denominado Cerrado-Caatinga-Chaco (fig. 1) (DUELLMAN, 1999). Este domínio abrange uma extensa área geográfica (4,655,000 Km^2), desde a porção central e sul do Chaco, Rio Grande de Santiago e da província de Corrientes, na Argentina; leste da Bolivia; Paraguai; até as regiões Centro-Oeste e Nordeste, o Estado de Minas Gerais e a porção noroeste do Estado de São Paulo, no Brasil (ARESKOUG, 2001; DUELLMAN, 1999; FROST, 2002). Devido a extensa área geográfica, o clima varia de sub-úmido, sazonalmente árido (regiões de chaco da Argentina, Paraguai e Bolívia; pantanal brasileiro) até semi-árido (oeste da província chaquena da Argentina, regiões de caatinga e cerrado brasileiro), mas com vegetação fitofisionomicamente uniforme (floresta tropical seca) de aspecto savânico e com regime pluviométrico bimodal, com uma estação chuvosa e pronunciada estação seca (ALVAREZ ET AL., 1996; ARESKOUG, 2001; DUELLMAN, 1999; LAVILLA ET AL., 1995).

A região noroeste do Estado de São Paulo sofreu intenso processo de savanização, devido à substituição da vegetação original (cerrado *latu sensu* e floresta estacional semidecídua) por áreas de pastagens e culturas de café, milho, soja e algodão (CATI, 2002; PROBIO, 1998). O clima da região é do tipo Cwa-Aw de Koppen, classificado como tropical quente e úmido, com uma estação chuvosa e uma pronunciada estação seca (ARID & BARCHA, 1971; ROSSA-FERES, 1997). No entanto, o início da estação chuvosa é imprevisível e os ambientes favoráveis à reprodução de anuros são limitados a corpos d'água temporários, com volume e hidroperíodo variável ano a ano (ROSSA-FERES & JIM, 2001). O sistema resultante gera grande instabilidade temporal e espacial, ocasionando flutuações populacionais (ROSSA-FERES, 1997) e exerce forte pressão seletiva para adaptações morfológicas e/ou comportamentais

específicas a essas condições de hábitat (ANDERSON, 1994; GIESEL, 1976). Estas condições propiciam a ocorrência de espécies endêmicas, as quais são de interesse conservacionista, pois apresentam genótipos únicos (aumentam a diversidade genética), que são restritos a área de distribuição da espécie (CERQUEIRA, 1992; MARES, 1992).

Além disso, como no Brasil o estudo da herpetofauna desenvolveu-se ao longo do curso dos penetração de grandes rios (BRANDÃO & ARAÚJO, 1998), esta região do interior brasileiro permanece pouco estudada (HADDAD, 1998), panorama que vem se revertendo nos últimos anos (e.g. ROSSA-FERES, ET AL., 1999; ROSSA-FERES & JIM, 2001).

Dermatonotus muelleri (Boettger, 1885) (fig. 2) é uma espécie de anuro endêmica ao domínio Cerrado-Caatinga-Chaco (DUELLMAN, 1999) e, no Estado de São Paulo, sua distribuição está restrita à região noroeste, tendo sido registrada em 10 localidades por VIZOTTO (1967). Pertence à família Mycrohylidae, sub-família Microhylinae e apresenta corpo globoso, com cabeça e membros curtos quando comparados ao corpo, uma prega nucal circundando a área timpânica e as partes laterais do pescoço, a coloração dorsal é verde oliváceo, dorso-lateral escuro com manchas circulares claras e ventralmente cinza claro com manchas irregulares claras (CEI, 1980).

Poucos estudos abordam características da história natural ou ecologia de *D. muelleri*, apesar da ampla distribuição geográfica. Os estudos já desenvolvidos estão relacionados aos aspectos taxonômicos (e.g. CARVALHO, 1954; CEI, 1980; LAVILLA, 1992; PARKER, 1934), a ontogenia das larvas e dos elementos carpais (ECHEVERRÍA & LAVILLA, 2000; FABREZI & ALBERCH, 1996; VIZOTTO, 1967), a morfologia do espermatozóide (SCHELTINGA ET AL., 2002) e a vocalização comparada à outros Microhylinae (NELSON, 1973). Além disso, a espécie é relacionada em listas de fauna para a Argentina, Bolívia, Brasil e Paraguai (ALVAREZ ET AL., 1996; ARESKOUG, 2002;

COLLI ET AL., 2002; DE LA RIVA ET AL., 2000; LAVILLA ET AL., 1995; VIZOTTO, *op.cit.*).

Existe um elevado grau de variabilidade nos caracteres osteológicos na família Microhylidae, quando comparados a outras famílias de anuros (WILD, 1995), o que resultou num elevado número de gêneros monoespecíficos, principalmente entre os microhilídeos do novo mundo (dez gêneros com apenas uma espécie) (FROST, 2002; WILD, 1995). A origem desta variação pode estar relacionada ao hábito fossorial, que evoluiu independentemente várias vezes nesta família (WILD, 1995), ou pode estar associada com a miniaturização do tamanho do corpo (HANKEN & WAKE, 1993). No entanto, as duas causas podem ter atuado em conjunto para aumentar a diversificação dos caracteres osteológicos. Para um melhor entendimento das causas da variabilidade em Microhylidae, é necessário um maior conhecimento acerca do comportamento, ecologia e osteologia de muitos destes gêneros, para que estas e outras hipóteses possam ser testadas em um contexto filogenético (WILD, 1995).

Devido à condição de endemismo, o que sugere adaptações específicas às condições ambientais de sua área de distribuição (ANDERSON, 1994), à ampla distribuição pela região interiorana do país e do continente sul-americano, o que permite amplas generalizações das conclusões obtidas, e à falta de estudos da relação espécie-hábitat e da condição monoespecífica do gênero *Dermatonotus*, esta espécie é de óbvio interesse ecológico e evolutivo.

Assim, esta espécie se apresenta como o tema central deste estudo, que está dividido em duas partes. No capítulo 1, será abordado e discutido a fenologia e o comportamento reprodutivo de *D. muelleri*, com ênfase nos mecanismos que regulam o sincronismo reprodutivo entre machos e fêmeas e a razão sexual operacional. No capítulo 2, é analisado o grau de adaptação desta espécie ao hábitat semi-árido de ocorrência da espécie, através dos comportamentos de escavação e forrageamento.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

BIBLIOGRAFIA

ALVAREZ, B.B.; J.A. CESPEDEZ; M.L. LIONS; A. HERNANDO & R. AGUIRRE. 1996. Herpetofauna da las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa (Argentina). **Facena,** Corrientes, **12**: 119-134.

ANDERSON, S. 1994. Area and endemism. **The Quartely Review of Biology,** Chicago, **69** (4): 451-471.

ARID, F.M. & S.F. BARCHA. 1971. Estudo da evapotranspiração na região norte-ocidental do Estado de São Paulo. **Revista de Ciências da Faculdade de Ciências e Letras,** São José do Rio Preto, (1): 94-122.

ARESKOUG, V. 2001. Utilization of remnant dry-forest corridors by the native fauna in a pastural landscape in the Paraguayan Chaco. **CBM:s Skriftserie,** Uppsala, **3**: 25-38.

BRANDÃO, R.A. & A.F.B. ARAÚJO. 1998. Herpetofauna da estação ecológica de águas emendadas, p. 9-18. *In*: J. MARINHO-FILHO; F. RODRIGUES & M. GUIMARÃES (Eds). **Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas.** Brasília, Governo do Distrito Federal,+92p.

CARVALHO, A.L. 1954. A preliminary synopsis of the genera of American microhylids frogs. **Occasional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan,** Michigan, **555**: 1-19.

CATI. 2002. **Previsões e Estimativas de Safras Agrícolas: Levantamento por Municípios – Fevereiro de 2002.** Secretaria de Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo, Instituto de Economia Agrícola – Coordenadoria de Assistência Técnica Integral (CATI), +4p.

CEI, J.M. 1980. **Amphibians of Argentina.** Firenze, Tipografia Il Sedicesimo, +609p.

CERQUEIRA, R. 1992. Diversidade da Amazônia: um mito? **Ciência Hoje,** São Paulo, **81** (14): 5.

COLLI, G.R.; R.P. BASTOS & A.F.B. ARAÚJO. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna, p. 223-241. *In*: P.S. OLIVEIRA & R.J. MARQUIS (Eds.). **The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. New York, Columbia University Press, +396p.

DE LA RIVA, I.; J. KÖLLER; S. LÖTTERS & S. REICHLE. 2000. Ten years of research on Bolivian amphibians: update checklist, distribution, taxonomic problems, literature and iconography. **Revista Española de Herpetologia,** Barcelona, **14**: 19-164.

DUELLMAN, W.E. 1999. Distribution Patterns of Amphibians in South America, p. 255-329. *In*: W.E. DUELLMAN (Ed). **Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective.** Baltimore, The Johns Hopkins University Press.

ECHEVERRÍA, D.D. & E.O. LAVILLA. 2000. Internal oral morphology of tadpoles of *Dermatonotus muelleri* and *Elachistocleis bicolor*. **Journal of Herpetology,** Columbus, **34** (4): 517-523.

FABREZI, M. & P. ALBERCH. 1996. The carpal elements of anurans. **Herpetologica,** Lafayette, **52** (2): 188-204.

GIESEL, J.T. 1976. Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments. **Annual Review of Ecology and Systematics,** Palo Alto, **7**: 57-79.

HADDAD, C.F.B. 1998. Biodiversidade dos Anfíbios no Estado de São Paulo, p. 15-26. *In*: C.A. JOLY & C.E.M. BICUDO. (Org.). **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: Síntese do Conhecimento ao Final do Século XX. 6: Vertebrados.** São Paulo, FAPESP,+69p.

HANKEN, J. & D.B. WAKE. 1993. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance. **Annual Review of Ecology and Systematics,** Palo Alto, **24**: 501-519.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

LAVILLA, E.O. 1992. The tadpole of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae). **Bolletino. Museo Regionale di Scienze Naturales Torino,** Torino, **10** (1): 63-71.

LAVILLA, E.O.; F.B. CRUZ & G.J. SCROCCHI. 1995. Amphibiens et reptiles de la station biologique "Los Colorados" dans la province de Salta, Argentine. **Revue Française d'Aquarologie,** Nancy, **22** (1-2): 51-58.

MARES, M.A. 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. **Science,** Washington, **255**: 976-979.

NELSON, C.E. 1973. Mating calls of the Microhylinae: descriptions and phylogenetic and ecological considerations. **Herpetologica,** Lafayette, **29**: 163-176.

PARKER, H.W. 1934. **A Monograph of the Frogs of the Family Microhylidae.** London, Oxford University Press, +208p.

PROBIO. 1998. **Áreas de domínio do cerrado no Estado de São Paulo**. São Paulo, Imprensa Oficial, Secretaria do Meio Ambiente de São Paulo, +84pp.

ROSSA-FERES, D.C. 1997. **Ecologia de uma comunidade de anfíbios anuros da região noroeste do Estado de São Paulo: microhábitat, sazonalidade, dieta e nicho multidimensional.** Rio Claro, Tese de Doutoramento, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, +178p.

ROSSA-FERES, D.C. & J. JIM. 2001. Similaridade no sítio de vocalização de uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia,** Curitiba, **18** (2): 439-454.

ROSSA-FERES, D.C.; M. MENIN & T. IZZO. 1999. Ocorrência sazonal e comportamento territorial de Leptodactylus fuscus (Anura, Leptodactylidae). **Iheringia Série Zoologia,** Porto Alegre, (87): 93-100.

SCHELTINGA, D.M.; B.G.M. JAMIESON; D.P. BICKFORD; A.A. GARDA; S.N. BÁO & K.R. MCDONALD. 2002. Morphology of the spermatozoa of the Microhylidae (Anura,

Amphibia). **Acta Zoologica,** Stockholm, **83**: 263-275.

VIZOTTO, L.D. 1967. **Desenvolvimento de anuros da região norte-ocidental do Estado de São Paulo.** São José do Rio Preto, Tipografia Rio Preto, +161p.

WILD, E.R. 1994. New genus and species of Amazonian microhylid frog with a phyligenetic analysis of New World genera. **Copeia,** Chicago, **1994** (4): 837-849.

FIGURAS

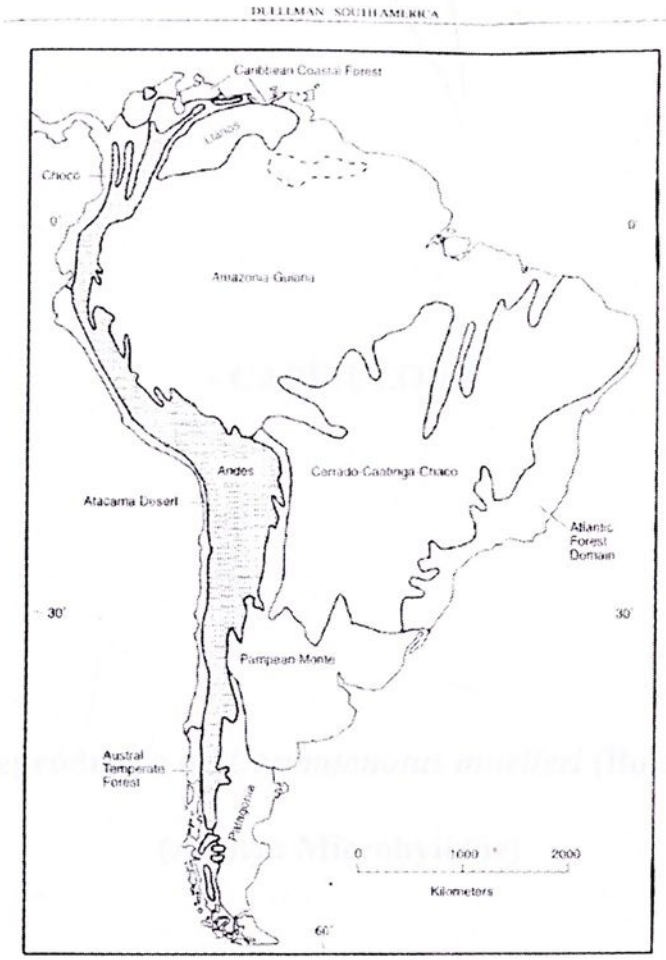


Figura 1. Domínios biogeográficos da América do Sul. Fonte: DUELLMAN (1999).



Figura 2. Macho de *Dermatonotus muelleri* adulto.

- CAPÍTULO 1 -

Ecologia reprodutiva de *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885) (Anura: Microhylidae)

ABSTRACT. Reproductive ecology of *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885) (Anura: Microhylidae). The aims of this study were: determine the reproductive pattern of *Dermatonotus muelleri*, with emphasis in the mechanisms of reproductive synchronism between males and females and the mechanisms of operational sex ratio (OSR) regulation. The abundance of males and females was estimated by visual encounter, for determination of the OSR. The abundance of calling males was determine by survey at breeding site. These data were correlated with environmental factors (temperature, relative humidity and rainfall). Specimens collected were marked by toe clipping and the neighbor distance between calling males and between a clasped pair and a neighbor male were measured for determination of territorial behavior and sexual selection. The male and female behavior were observed by focal animal and all occurrence methods. The abundance of males and females were positively correlated with the rainfall and the minimum air temperature, and negatively with the air temperature variation. However, a time lag was observed between the formation of the reproductive events and the environmental fluctuations, which could be associated with the termite fenology, the principal item in the diet of *D. muelleri*. There is no territory defense and the males presented two different patterns of active search behavior, which make improbably females mate choice. Also, females rarely returned in posterior reproductive events, staying in the pond an only night. The males advertisement call could be heard at great distances, and should have elicit female's reproductive behavior. Males also exhibit several behaviors which reduce costs to long distance communication (selection of specific microhabitat to calling activity, occurrence in open areas, mating call emission with only one contraction of the chest region). The specialized diet, leading to time lag with the rain, the calling activity and the environmental fluctuations (rainfall, minimum air temperature and/or temperature air

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

variation) are important in the synchrony between males and females of *D. muelleri* during reproductive events.

Key words: time lag, mating system, reproductive synchrony, OSR, random mating.

INTRODUÇÃO

Atualmente são conhecidas cerca de 512 espécies de anfíbios anuros no Brasil, das quais 180 espécies ocorrem no Estado de São Paulo. No entanto, informações sobre a história natural deste grupo ainda são escassas (BASTOS ET AL., 2003; HADDAD, 1998). O padrão de distribuição das espécies e dados sobre sua história natural e relações ecológicas, são informações fundamentais para orientar programas de conservação e manejo da diversidade, e para elaboração de testes e teorias sobre populações e comunidades (DUELLMAN, 1999a; MACHADO *et al.*, 1999; SCOTT JR & CAMPBELL, 1982; HEYER *et al.*, 1988; GREENE, 1986, 1994).

Historicamente, os estudos dos anfíbios brasileiros desenvolveram-se ao longo do litoral ou de grandes rios (BRANDÃO & ARAÚJO, 1998) resultando em um maior conhecimento das espécies da Mata Atlântica e Amazônia (*e.g.* HADDAD & SAZIMA, 1992; HEYER & MAXSON, 1983; HEYER *et al.*, 1990), enquanto as espécies de regiões interioranas apenas recentemente tem sido estudadas (*e.g.* BASTOS ET AL., 2003; BRANDÃO & ARAÚJO, 1998; COLLI ET AL., 2002; GUIMARÃES ET AL., 2001; ROSSA-FERES & JIM, 2001). O Brasil central é formado principalmente por áreas de Cerrado, que juntamente com as regiões de Chaco (Argentina, Bolivia e Paraguai) e Caatinga (Brasil), são consideradas por DUELLMAN (1999b) como um único domínio biogeográfico, por apresentarem características ambientais semelhantes (*e.g.* pronunciada estação seca e vegetação savânica). Nestes ambientes, a imprevisibilidade climática segrega espacialmente recursos chaves (sítios de hibernação e/ou estivação,

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

corpos d'água para reprodução, e áreas ricas em presas). Espécies de anuros com distribuição restrita à regiões com tais características, apresentam adaptações morfológicas e/ou comportamentais às condições ambientais (ANDERSON, 1994; BENTLEY, 1966; GIESEL, 1976; SINSCH, 1991; RUIBAL & HILLMAN, 1981; TEJEDO, 1993).

Dermatonotus muelleri (Boettger, 1885) é uma espécie endêmica dessa região biogeográfica - Cerrado-Caatinga-Chaco (DUELLMAN, 1999b), que abrange, no Brasil, os Estados do Centro-Oeste e Nordeste, o Estado de Minas Gerais e a região noroeste do Estado de São Paulo. É um anuro fossorial, que passa a maior parte do ano enterrado, e alimenta-se principalmente de isópteros (CEI, 1980; LAVILLA ET AL., 1995; VIZOTTO, 1967). Apresenta corpo globóide, com cabeça e boca pequenas, dorso de coloração verde musgo e região dorso-lateral preta, com manchas circulares brancas (CEI, 1980). Os estudos já desenvolvidos abordam aspectos taxonômicos (e.g. CARVALHO, 1954; CEI, 1980; LAVILLA, 1992; PARKER, 1934), a ontogenia das larvas e dos elementos carpais (ECHEVERRÍA & LAVILLA, 2000; FABREZI & ALBERCH, 1996; VIZOTTO, 1967), a morfologia do espermatozóide (SCHELTINGA ET AL., 2002) e a vocalização comparada à outros Microhylinae (NELSON, 1973). Além disso, a espécie é relacionada em listas de fauna para a Argentina, Bolívia, Brasil e Paraguai (ALVAREZ ET AL., 1996; ARESKOUG, 2002; COLLI ET AL., 2002; DE LA RIVA ET AL., 2000; LAVILLA ET AL., 1995; VIZOTTO, *op.cit.*). Apesar da ampla distribuição geográfica, a ecologia e o comportamento reprodutivo de *D. muelleri* foram pouco estudados.

Neste estudo, descrevemos o comportamento reprodutivo de *Dermatonotus muelleri*, bem como a ecologia reprodutiva, com ênfase nos mecanismos que regulam: i) o sincronismo reprodutivo entre machos e fêmeas e ii) a razão sexual operacional.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

MATERIAL E MÉTODOS

Foram realizadas 24 visitas, entre abril de 2001 e junho de 2003, em um açude semi-permanente (*sensu* JIM, 1980) de formato trapezoidal (60 x 23 x 31 m), localizado entre áreas de pastagens e de cultivo, em Vitória Brasil, SP (20°12′S, 50°29′W). A vegetação marginal é predominantemente constituída por gramíneas, com poucas dicotiledôneas arbustivas esparsas. Aproximadamente 60% do seu perímetro é formado por margens inclinadas, em ângulos que variam entre 60° e quase 90°, e o restante por margens planas. A profundidade varia, de acordo com o volume d'água e com a inclinação das margens, de poucos centímetros nas margens planas, até mais de 50 cm de profundidade nas margens em barranco. A maior profundidade no interior do corpo d'água é superior a 100 cm. O solo é argiloso, e a água apresenta coloração avermelhada, com pequena quantidade de vegetação emergente, concentrada próxima às margens planas. Um trecho de 8 m da margem plana é completamente destituído de vegetação, formando uma praia de areia, carreada das áreas de cultivo pelas chuvas. Machos de dezessete espécies de anuros, além de *D. muelleri*, utilizam o açude para a atividade de vocalização (apêndice 1).

Os valores mensais de temperatura (média, média mínima, média máxima e variação mínima-máxima) e de umidade relativa foram obtidos na base da Embrapa em Jales, SP, de um posto metereológico distante 14 Km do local de estudo, e os de pluviosidade junto a Secretaria da Agricultura de Vitória Brasil, SP, de um pluviômetro instalado a 4 km do açude. A abundância de machos, de fêmeas e o número de eventos reprodutivos no mês, foram correlacionados com as variáveis ambientais, pelo teste de correlação de Spearman (KREBS, 1999; ZAR, 1999). Para os meses de dezembro/2001, janeiro/2002 e fevereiro/2002, foi possível obter leituras diárias de temperatura e pluviosidade cujos dados foram correlacionados com a abundância diária de machos em

atividade de vocalização pelo teste de Spearman (KREBS, 1999; ZAR, 1999).

A abundância de machos de *D. muelleri* em atividade de vocalização foi estimada pelo método de levantamento em sítio de vocalização ("*surveys at breeding site*", SCOTT, JR & WOODWARD, 1994), por contagem aural em dois pontos fixos ao redor do açude, sendo a abundância considerada a média das duas estimativas. Como as fêmeas não emitem canto de vocalização, para o cálculo da razão sexual operacional (RSO) a abundância de machos e fêmeas foi estimada pelo método de "levantamento por encontro visual" ("*visual encounter surveys*", CRUMP & SCOTT JR, 1994), sendo contados os indivíduos visualizados nas margens, ou a até 50 cm de distância interna ou externamente ao corpo d'água, durante um percurso completo ao longo do perímetro do açude. A RSO foi calculada dividindo-se o número de fêmeas pelo de machos. A abundância de machos e de fêmeas foram correlacionadas à RSO pelo teste de correlação de Pearson, após transformação por Log10 (KREBS, 1999; ZAR, 1999).

Para verificar se existe seleção sexual, o comprimento rostro cloacal (CRC) de fêmeas solitárias, de machos e fêmeas em amplexo e dos machos vizinhos mais próximos a estes casais, foram medidos com paquímetro de precisão 0,05 mm:

I) Para testar se machos maiores têm vantagem na obtenção de fêmeas, os CRC médios de machos em amplexo e de vizinhos mais próximos solitários foram comparados pelo teste t de Student (KREBS, 1999);

II) Para testar se ocorre acasalamento por classe de tamanho ("*size assortative mating*"), o CRC de machos e fêmeas em amplexo foram correlacionados pelo teste de Pearson (KREBS, 1999);

III) Para testar se os machos formam "*leks*" (território de exibição), a distribuição espacial dos machos no açude, foi determinada com base na distância entre machos vizinhos em atividade de vocalização, pela aplicação do teste do Chi-

quadrado, segundo LAMBSHEAD & HODDA (1994);

IV) Para testar se o tamanho dos machos influencia sua distribuição espacial no açude, a diferença de CRC e a distância entre machos vizinhos mais próximos em atividade de vocalização, foram correlacionadas pelo coeficiente de Pearson, após transformação por raiz quadrada (KREBS, 1999; ZAR, 1999);

V) Para testar a ocorrência de territorialidade, a distância entre machos vizinhos foi comparada com categorias de diferença de tamanho (CRC): machos de mesmo tamanho (diferença de CRC inferior a 4 mm); machos com pequena diferença de tamanho (diferença de CRC entre 4 mm e 7 mm); e machos com grande diferença de tamanho (diferença de CRC superior a 7 mm). As médias de distância foram comparadas pelo teste "*one way*" ANOVA, após transformação por log10 (KREBS, 1999; ZAR, 1999).

Para verificar o uso do hábitat ao longo da estação e entre estações de reprodução, machos e fêmeas foram marcados por amputação de artelhos (MARTOFF, 1953) no primeiro evento reprodutivo de cada estação chuvosa e recapturados em todos os eventos reprodutivos posteriores. A marcação foi diferenciada para cada uma das duas estações.

O sítio de vocalização foi determinado registrando-se: o tipo de substrato, tipo de margem, posição do indivíduo no substrato, profundidade e distância até a margem mais próxima. O canto de anúncio de *D. muelleri* foi registrado com gravador portátil acoplado a um microfone cardióide de baixa impedância, posicionado a uma distância de 0,5 a 1,5 m do indivíduo que vocaliza.

As observações do comportamento de machos e fêmeas durante a formação de casais foram efetuadas pelo método do animal focal, *ad libitum* e de todas as ocorrências (LEHNER, 1996), com iluminação de lanterna com foco de luz recoberto por

papel celofane azul. O comportamento de oviposição foi observado, pelos métodos do animal focal e todas as ocorrências (LEHNER, 1996), durante sete excursões ao campo realizadas entre dezembro de 2001 e fevereiro de 2002, e em novembro e dezembro de 2002. As observações eram iniciadas as 0800h e encerradas as 1400h. Para identificação de predadores e do efeito da chuva e do vento sobre os ovos e embriões, foram também realizadas observações *ad libitum* (LEHNER, 1996).

Os dados foram testados para normalidade pelo teste de Kolmogorov-Smirnov, e os dados normais foram comparados através de testes paramétricos [correlação de Pearson (r); teste t de Student (t) e *one way* ANOVA (F) para comparação de médias], e não paramétricos para dados não normais [correlação Spearman (r_s), Mann-Whitney (U) para comparação de médias], apenas quando a transformação por Log10 ou raiz quadrada não normalizava os dados (KREBS, 1999; ZAR, 1999). A transformação por raiz quadrada foi utilizada apenas em séries que continham zeros.

As características acústicas do canto foram analisadas através do software Avisoft PROLAB™, versão light, a distribuição espacial no corpo d'água pelo software Biodiversity Professional™ versão 2, e os demais testes e cálculos estatísticos pelo software Sygmastat™ versão 1.0.

RESULTADOS

Distribuição temporal

Dermatonotus muelleri pode ser encontrado em atividade de forrageio à partir de setembro, quando foram observados sete indivíduos em uma plantação de milho, localizada a sete quilômetros do açude estudado. Entretanto, o período reprodutivo parece restrito a quatro meses por estação chuvosa, de novembro a fevereiro (fig. 1). Neste período, ocorreram de um a três eventos mensais de reprodução, com duração

variável de dois a cinco dias cada um (fig. 2). O número de dias em atividade por mês e a duração dos eventos reprodutivos, tiveram forte correlação com a pluviosidade acumulada entre os eventos (fig. 2). O número de eventos por mês e a abundância de machos e fêmeas foram positivamente correlacionados com a pluviosidade mensal e com a temperatura mínima, e negativamente com a variação de temperatura (tab. 1; fig. 1).

Os picos de atividade reprodutiva nas estações chuvosas de 2001/2002 e 2002/2003 ocorreram em dezembro/2001 e janeiro/2003, respectivamente. Nestes meses, a população de *D. muelleri* apresentou o maior número de dias de atividade reprodutiva e de eventos reprodutivos (sete e nove dias de atividade, respectivamente, e três eventos de reprodução cada) (fig. 2), e maior abundância de machos em atividade de vocalização (fig. 1). Em janeiro/2003 ocorreu também o evento reprodutivo de maior duração, com cinco dias, sendo que os demais tiveram duração de dois a três dias (fig. 2).

Por outro lado, o padrão diário de abundância não apresentou correlação com as variáveis ambientais; apenas a variação de temperatura foi significativamente correlacionada com a abundância de indivíduos em atividade de vocalização, e somente no mês de janeiro (tab. 2). Nessa escala temporal (padrão diário), é possível perceber um retardo de tempo de um ou dois dias entre a ocorrência de chuvas e a formação dos eventos reprodutivos (fig. 3).

Quanto ao uso de hábitat ao longo da estação e entre estações, do total de 141 indivíduos marcados, 64 foram recapturados, sendo 19 na mesma e 45 indivíduos na estação seguinte (tab. 3).

Os machos foram muito mais abundantes do que as fêmeas, o que resultou numa RSO baixa durante todo o período de estudo (fig. 4). Eventos com maior abundância de

machos tiveram um maior número de fêmeas, mas a RSO foi correlacionada somente com o número de fêmeas e não com o de machos (tab. 1). A RSO foi significativamente maior na estação chuvosa de 2002/2003, do que na estação chuvosa de 2001/2002 ($t = -3,76$, $p < 0,01$; fig. 4).

Distribuição espacial, sítio de vocalização e estrutura do canto de anúncio

Não houve diferença significativa na distância entre machos, independente da diferença de tamanho (CRC) ($F = 1,60$; $p > 0,05$; tab. 4). Entretanto, houve uma tendência a machos de tamanho semelhante estarem mais distantes entre si, ou de machos menores permanecerem próximos a machos maiores ($r = -0,30$; $p < 0,01$). Os machos em atividade de vocalização apresentaram distribuição espacial agregada (tab. 5) e selecionaram sítios próximos às margens, sendo que a densidade de indivíduos nas margens inclinadas ($2,69 \pm 0,13$ ind./m; $n = 6$ transectos) foi maior ($t = -3,02$; $p < 0,05$) que nas margens planas ($1,07 \pm 1,36$ ind./m; $n = 4$ transectos).

Os machos de *D. muelleri* apresentam um único saco vocal mediano e vocalizaram sob a vegetação marginal apoiados na margem ou sobre a vegetação emergente no interior do corpo d'água, voltados para fora do açude. Em ambos os sítios, mantinham os braços eretos com o focinho direcionado para o alto, evidenciando a coloração negra do saco vocal (fig. 5). A distância até a margem mais próxima variou mais que a profundidade do sítio de vocalização (fig. 6), mas a maioria dos machos vocalizou nas margens ou próximos a elas (obs. pess.). A coloração do saco vocal e o CRC são as únicas características sexuais secundárias na população estudada (CRC fêmea = $67,2 \pm 6,40$ mm, $n = 151$; CRC macho = $59,3 \pm 4,27$ mm, $n = 458$; $U = 70966,0$, $p<0,01$).

Os machos iniciavam a atividade de vocalização por volta das 1900h. No início, o número de machos era pequeno (20 a 30 indivíduos), atingindo um pico populacional

(1079 ± 816 indivíduos, n = 11) por volta das 2100h – 2200h. Entre estes dois horários, é possível observar vários machos chegando ao corpo d'água pela estrada de terra que passa ao lado do açude. Desde o início do turno de vocalização, os machos vocalizavam em coro, e a atividade de vocalização permanecia intensa até às 0300h. As observações eram encerradas neste período, de modo que não foi possível determinar o horário final do turno de vocalização.

Foram analisados três cantos de anúncio de *D. muelleri* (temperatura do ar - 21,0 ºC), que apresentavam as seguintes características: contínuo, grave, multipulsionado (435,33 ± 125,79 pulsos), de longa duração (5,65 ± 1,23 s), frequência dominante de 1894 ± 43 Hz, escalonado nos primeiros 1,47 ± 0,11 s e terminando abruptamente (fig. 7).

Comportamento das fêmeas

As fêmeas se aproximavam do corpo d'água cerca de duas horas após o início da atividade de vocalização pelos machos, geralmente por volta das 2100h. Assim que chegavam, permaneciam escondidas sob a vegetação, podendo se deslocar pela região marginal, sem serem interceptadas por machos. Quando uma fêmea adentrava o corpo d'água, os machos próximos ao ponto de entrada abandonavam o sítio de vocalização e nadavam em direção à fêmea. Outros machos que estavam em atividade de deslocamento pelo interior do corpo d'água também se aproximavam, na tentativa de interceptar a fêmea. Os machos saltavam sobre o dorso das fêmeas, por trás ou pelas laterais, amplexando-as, em posição axilar. Durante o amplexo, o macho e a fêmea permaneciam colados por meio de uma secreção aderente, aparentemente secretada por ambos. Após o amplexo, a fêmea abandonava o açude com o macho sobre o dorso, escondendo-se na vegetação marginal por cinco horas ou mais, dependendo do horário da formação do casal, antes de iniciar a atividade de oviposição. Nenhuma tentativa de

amplexar fêmeas ocorreu fora d'água.

Seis fêmeas foram encontradas em atividade de forrageio em áreas de pasto ou de cultivo, distantes até 300 m do açude, em duas noites em que havia atividade reprodutiva no açude. O CRC destas fêmeas foi comparado com o daquelas presentes no açude, solitárias e em amplexo (fig. 8). O CRC das fêmeas encontradas em forrageio foi significativamente menor que o das fêmeas em amplexo, mas não diferiu do CRC das fêmeas solitárias.

Comportamento dos machos

Os machos apresentaram dois tipos de atividade de deslocamento: aleatório, nadando ao acaso pelo interior do corpo d'água, poucas vezes se aproximando da margem; e em "meia-lua", nadando em curtos semi-círculos pela margem do corpo d'água (fig. 9), podendo alternar entre os dois.

Como os machos agregam-se preferencialmente junto às margens para a atividade de vocalização, o padrão em "meia-lua" proporciona um grande número de encontros entre os machos que estão se deslocando (intrusos) e os que estão vocalizando (residentes). Nestes encontros, o macho intruso abraça o residente, que pode emitir canto de soltura dependendo da posição do abraço. Em posição axilar, o canto de soltura é emitido rapidamente, e os dois machos se soltam e abandonam o sítio de vocalização; este canto é curto e mais grave que o canto de anúncio, e acompanhado de vibração da caixa toráxica. Quando o amplexo é inguinal, o macho residente pode não emitir o canto de soltura, mas cessa a emissão do canto de anúncio. Ambos os machos permaneciam algum tempo imóveis, até que o macho residente abandonava o sítio e adentrava o corpo d'água, onde se separavam. Em apenas uma ocasião, foi observado dois machos de *D. muelleri* colados pela secreção aderente, tentando vigorosamente se separar. Na maioria dos encontros, o tempo que permanecem unidos parece não ser suficiente para que a

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

secreção mantenha os indivíduos aderidos.

Em ambas as situações o macho residente abandona o sítio, que é ocupado por outro macho que estava se deslocando; este novo macho residente, passa a emitir canto de anúncio. Não necessariamente o macho que ocupa o sítio vago é aquele que deslocou o residente. Assim, machos que se deslocam em "meia-lua" podem alternar entre deslocamento e atividade de vocalização, caso encontrem um sítio de vocalização vago, do qual o residente foi expulso por outros machos em deslocamento "meia lua". Por outro lado, machos em atividade de vocalização podem passar para atividade de deslocamento, tanto "meia lua" quanto aleatória, quando removidos do sítio.

Não houve diferença significativa entre o CRC de machos em amplexo e dos machos vizinhos mais próximos (fig. 10), e o tamanho dos machos em amplexo não foi correlacionado com o tamanho das fêmeas ($r = 0,15$, $p > 0,05$, $n = 77$).

Comportamento de oviposição

A atividade de oviposição se iniciou de madrugada (0500h), quando os casais formados durante a noite adentravam o corpo d'água, e prolongou-se pela manhã e tarde, sendo interrompida apenas por precipitações diurnas ocasionais. Os ovos foram depositados próximos às margens (98,58 cm ± 133,78, $n = 26$), tanto inclinadas quanto planas, com ou sem vegetação. A descrição do etograma e a sequência do comportamento de oviposição são apresentados na fig. 11 e na tab. 6. Em áreas pouco profundas (margens planas), as fêmeas geralmente utilizam a vegetação subaquática para se manterem equilibradas durante a etapa de Elevação (fig. 11.2 A, B; tab. 6). Nas partes mais profundas (margens inclinadas), o mesmo efeito foi conseguido através da movimentação dos membros anteriores. Durante a etapa de Elevação do comportamento de oviposição, o macho utilizou os calcanhares para esticar uma pequena porção de epiderme ventral (fig. 11.2 A, B; tab. 6). Após o estiramento da epiderme ventral, o

unesp

macho posiciona os membros posteriores ao redor e os calcanhares abaixo da cloaca da fêmea. Este estiramento proporciona a formação de um canal, por onde o sêmen do macho escorria. O posicionamento dos membros posteriores e dos calcanhares, durante a etapa de Oviposição (fig. 11.3 A, B; tab. 6), forma uma área limitada para recepção dos óvulos liberados pela fêmea. Podem ser liberados até 40 óvulos de coloração preta, com cápsula gelatinosa transparente. Depois de fertilizados, os ovos são liberados para a superfície d'água, onde permanecem unidos e são empurrados pela ação do vento em direção às margens, o que mistura a desova de vários casais. A sequência de oviposição pode ser repetida de duas a 10 vezes num mesmo local, antes do casal se deslocar para outro local, não necessariamente próximo ao anterior, mas geralmente sim. Depois de várias repetições do comportamento de oviposição, o número de óvulos liberados pela fêmea diminuia gradualmente, até que machos e fêmeas completavam a sequência comportamental sem ocorrer liberação de óvulos. Depois de duas ou três sequências sem liberação de óvulos, machos e fêmeas se separavam.

Como permanecem colados durante o amplexo, machos e fêmeas apresentavam comportamento específico para a separação. O macho apoiava os membros anteriores sobre o dorso da fêmea e, ao distendê-los, elevava a cintura escapular; nesta etapa, a fêmea podia mergulhar e nadar, interpondo ramos de vegetação submersa entre ela e o macho, auxiliando na separação; entretanto, na maioria das vezes, o macho girava cerca de 160° sobre o eixo perpendicular da fêmea e ambos, macho e fêmea, nadavam em direções opostas, até que se separavam (tab. 7). Após a separação, o macho voltava a emitir canto de anúncio, enquanto a fêmea abandonava o açude, refugiando-se na vegetação marginal. Não foi observada formação de casais durante o dia. No início da noite, a fêmea abandonava o açude, enquanto o macho podia permanecer para outras tentativas de reprodução.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

Embora não seja possível afirmar que todas as fêmeas deixam o açude após a oviposição, nas noites seguintes ao primeiro dia de cada evento de reprodução, foi possível observar um grande fluxo de fêmeas que estavam chegando e fêmeas que estavam abandonando o açude. Foi possível distinguir as fêmeas que já haviam se reproduzido daquelas que estavam chegando ao açude, devido a flacidez abdominal das primeiras e por inspeção da cavidade abdominal, por compressão externa.

História natural

Vinte indivíduos (1,39%), de um total de 1438 exemplares de *D. muelleri* verificados, apresentavam deformidades diversas: atrofias de dedos e/ou membros, dedos duplos nas mãos ou nos pés ou projeções ósseas que partiam da articulação entre o fêmur e a tibiofíbula; treze indivíduos (0,9%) foram observados parasitados por sanguessugas e quinze (1,04%) apresentavam o corpo de coloração negra ou castanho-escura, com manchas circulares verde oliva no dorso (tab. 8), diferindo do padrão descrito para a espécie. Machos e fêmeas podem apresentar as deformidades ou o padrão alternativo de cor.

Quinze indivíduos (13 machos e duas fêmeas) foram encontrados mortos. Desses, apenas três não apresentavam ferimentos ou lacerações: uma fêmea ainda amplexada por um macho vivo, e dois machos encontrados flutuando na superfície d'água. Os demais apresentavam a pele virada do avesso (n = 3), indicando predação por marsupiais; pele rasgada e ossos limpos (n = 5), indicando predação por *Athene cunicularia* ou outra ave de rapina (talvez *Caracara plancus* para machos vocalizando durante o dia); marcas de dentes (n = 2), provavelmente causadas por animais domésticos como cães, já que não haviam sido nem parcialmente devorados; e traumas na coluna e cintura pélvica (n = 2), ferimento decorrente de atropelamento por cavalos ou gado. Foi observado um evento de predação por serpente, provavelmente do gênero

Liophis, e um de predação por Heteroptera aquático (Belostomatidae, *Lethocerus* sp).

Em outro corpo d'água, foi observado um evento de predação por *Hidrodinastes gigas* (Colubridae, Xenodontinae). A serpente *Mastigodryas bifossatus* (Colubridae, Colubrinae), potencialmente predadora de anfíbios, é comum no ambiente estudado, embora nenhum evento de predação sobre *D. muelleri* tenha sido observado. Além disso, as sanguessugas, apesar de terem sido encontradas parasitando adultos, são potenciais predadoras de ovos de anuros (KREBS & DAVIES, 1996). Girinos de *Bufo schneideri*, também foram observados alimentando-se da cápsula gelatinosa dos ovos de *D. muelleri*.

Atividades humanas também causaram impactos na população de *D. muelleri*. Em uma ocasião, no final da estação chuvosa de 2001/2002, foram encontrados mortos centenas de girinos de *D. muelleri* e de outras espécies que utilizam o mesmo corpo d'água para reprodução. Nessa ocasião, a área em torno do açude era cultivada com milho tratado com o inseticida organofosforado parathion metílico (tiofosfato de dimetilparanitrofenila, CASTANHO ET AL., 2003). As chuvas do final da estação podem ter carregado o excesso de agrotóxico para o corpo d'água, o que ocasionou a morte dos girinos.

Como os ambientes utilizados para a reprodução, alimentação e estivação são espacialmente segregados, *D. muelleri* necessita realizar migrações periódicas entre estas áreas (ver capítulo 2; obs. pess.). Moradores da região relatam que, no início da estação chuvosa, são frequentes os atropelamentos de "sapos-bola" ou "sapos-bolinha", como são chamados, na região, os exemplares de *D. muelleri*, em estradas da região. Esse tipo de acidente é comum em espécies de anuros que realizam migrações sazonais (BEEBEE, 1996; DUELLMAN, 1999a).



DISCUSSÃO

Atividade migratória e sincronismo temporal

Dermatonotus muelleri realiza migrações sazonais entre as áreas de estivação e de forrageamento e migrações periódicas, durante a estação chuvosa, entre as áreas de forrageio e de reprodução (ver capítulo 2). O deslocamento para as áreas de reprodução é, aparentemente, desencadeado pela diminuição da variação diária na temperatura mínima-máxima e pelo volume de precipitação acumulado entre os eventos reprodutivos (> 50 mm). Assim, a temperatura e a pluviosidade parecem suficientes para explicar o sincronismo reprodutivo entre machos e fêmeas, como também foi observado para *Bufo calamita* Laurenti, 1768 por TEJEDO (1993).

Por outro lado, a comparação dos padrões diários de abundância de machos em atividade de vocalização e de precipitação pluviométrica, evidenciou um retardo de tempo de um ou dois dias entre o aumento do volume de chuva e o início da atividade de reprodução. Neste período, indivíduos de *D. muelleri* foram observados alimentando-se de formas aladas de cupins (Isoptera), antes de se reunirem nos corpos d'água para a atividade de reprodução. Cupins constituem o alimento preferencial da dieta de *D. muelleri* (CEI, 1980; LAVILLA ET AL., 1995; VIZOTTO, 1967) e, as formas aladas de isópteros, formam enxames reprodutivos após chuvas de verão (DIMMIT & RUIBAL, 1980; obs. pess.), disponibilizando uma grande quantidade de alimento de alto valor calórico (BASALINGAPPA, 1970; CMELIK, 1969; FAST, 1964). Assim, o retardo de tempo pode estar relacionado ao balanço energético dos indivíduos: os custos para reprodução nos machos, representados pela atividade de vocalização, risco de predação e competição intra-específica (e.g. ARAK, 1988; WELLS, 1977; GERHARDT, 1994; WOGEL, ET. AL., 2002), e os custos para as fêmeas, relacionados com a produção de óvulos (KREBS & DAVIES, 1996), precisam ser precedidos pela obtenção de energia. Outras

espécies de ambientes áridos, como *Scaphiopus couchii* (Baird, 1854) e *Scaphiopus hammondii* [= *Spea hammondii* (Baird, 1859)], também aproveitam a disponibilidade de alimento (formas aladas de térmitas) após chuvas de verão (DIMMIT & RUIBAL, 1980; RUIBAL ET AL., 1969).

A análise em múltipla escala temporal evidenciou que diferentes padrões ocorrem simultaneamente na população: na escala mensal, os padrões de abundância de machos e fêmeas e do número de eventos reprodutivos são suficientemente explicados pelos fatores climáticos, em especial a pluviosidade e a temperatura, mas mascaram um retardo de tempo entre o aumento do volume de chuva e a formação dos eventos de reprodução, apenas perceptível em uma escala diária.

Adicionalmente, ocorre um aumento na abundância de isópteros durante a estação chuvosa em regiões áridas e semi-áridas (DIMMIT & RUIBAL, 1980; PINHEIRO ET AL., 2002), e a especialização no hábito alimentar de *D. muelleri* nestes insetos (ver capitulo 2), pode reduzir o tempo necessário para saciação dos requerimentos energéticos (SCHOENER, 1971) para as atividades de reprodução e de estivação.

Ecologia reprodutiva

Dermatonotus muelleri apresenta reprodução explosiva (*sensu* WELLS, 1977), caracterizada por agregados de curta duração (uma a cinco noites), com alta densidade de indivíduos por eventos (1079 ± 816 indivíduos, n = 11), sem seleção sexual pela fêmea e com ocorrência dispersa por toda a estação chuvosa.

Machos e fêmeas apresentam chegada sincrônica, com um atraso de duas horas, aproximadamente, na chegada das fêmeas, diferindo da assincronia de até dois dias registrada por VIZOTTO (1967), que considerou a atividade reprodutiva restrita à dois meses por estação chuvosa (outubro e janeiro). Diferenças na duração de períodos reprodutivos podem decorrer de diferenças entre métodos e frequências de

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

levantamentos (SCOTT, JR & WOODWARD, 1994). A amostragem de espécies com eventos reprodutivos curtos, como *D. muelleri,* precisa ser adequada ao ritmo do ciclo reprodutivo, e deve considerar os estímulos que induzem a reprodução (SCOTT, JR & WOODWARD, 1994). Também devido aos curtos eventos reprodutivos, uma assincronia de dois dias na chegada das fêmeas não seria esperada, pois a aquisição rápida de fêmeas é crucial para o sucesso reprodutivo (WELLS, 1977; RYAN, 1980).

Os dados indicam que não ocorre seleção sexual em *D. muelleri*, já que: i) machos maiores não têm vantagem na obtenção de parceiras; ii) o acasalamento não ocorre por classes de tamanho; iii) não há territorialidade; iv) há grande abundância de machos que exibem comportamento de busca ativa por fêmeas; e v) o local de entrada das fêmeas no corpo d'água ocorre é imprevisível.

A ausência de territorialidade, em machos de *D. muelleri*, pode ser explicada pela alta densidade de machos durante eventos reprodutivos (o que aumenta os custos da defesa de território devido a alta frequência de encontros) e em função da imprevisibilidade do local de entrada de fêmeas no corpo d'água (a defesa de território não garante acesso à fêmeas). Machos não defendem territórios de exibição e não oferecem oportunidades de seleção para as fêmeas, embora as características do canto de anúncio de *D. muelleri* acumulem grande quantidade de energia, o que é, segundo RYAN & KEDDY-HECTOR (1992), importante para a estimulação de fêmeas para a atividade de reprodução.

Por outro lado, as características (longa duração, multipulsionado e de baixa frequência) do canto de *D. muelleri* aumentam a distância de propagação do som e é provável que atuem na estimulação do deslocamento das fêmeas até o corpo d'água. Comunicação a longas distâncias, entre machos e fêmeas, é vantajosa apenas para espécies que se reproduzem em ambientes imprevisíveis (ARAK, 1983; SINSCH, 1990,

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

1991), devido à importância do balanço energético para a sincronização da atividade reprodutiva (este trabalho). Como as fêmeas investem mais na reprodução do que machos (DIMMIT & RUIBAL, 1980; KREBS & DAVIES, 1996), a comunicação a longa distância evita o deslocamento de fêmeas, até o ambiente de reprodução, sem que machos estejam presentes, contribuindo na economia de energia para a produção de óvulos e diminuindo o risco de mortalidade por predação (ARAK, 1983; SINSCH, 1990, 1991).

Machos de *D. muelleri*, em consequência, devem apresentar mecanismos que reduzam o custo da atividade de vocalização, aumentado pela concentração de energia no canto. A seleção de microhábitat para a emissão de canto de anúncio pode aumentar a eficiência do som produzido (veja GERHARDT, 1994 para uma revisão) e determinar, em *D. muelleri*, a distribuição agregada dos machos nas margens inclinadas do corpo d'água. Embora VIZOTTO (1967) e NELSON (1973), baseando-se em comunicação pessoal de VIZOTTO, considerem que machos de *D. muelleri* possam vocalizar tanto nas margens quanto flutuando pelo corpo d'água, a posição mediana e as características anatômicas do saco vocal desta espécie são incompatíveis com a vocalização flutuante e não observamos nenhum macho vocalizando flutuando pelo corpo d'água.

Outros fatores também reduzem os gastos com a atividade de comunicação a longas distâncias: i) o comportamento de emissão do canto de anúncio em *D. muelleri*, com uma única contração da caixa toráxica (obs. pess.), que reduz gastos metabólicos; ii) a ocorrência em áreas abertas, que apresentam menor interferência física à propagação do som; e iii) o hábito noturno, que também reduz a interferência à propagação de ondas sonoras devido a formação de um canal de baixa atenuação próximo ao solo, decorrente de fenômenos atmosféricos relacionados à inversões de temperatura (ver GERHARDT, 1994).

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

Qualquer macho pode vocalizar caso encontre sítio adequado, no entanto, machos que vocalizam teriam menor oportunidade para a obtenção de fêmeas, uma vez que o sítio de vocalização esta localizado nas margens e o amplexo ocorre apenas no interior do corpo d'água. Assim, o deslocamento em "meia-lua" provavelmente está relacionado à procura de sítio de vocalização, enquanto que o deslocamento aleatório é mais eficiente na interceptação de fêmeas. Em conseqüência da alta densidade de machos durante os eventos reprodutivos de *D. muelleri*, o deslocamento em "meia-lua" ocasiona uma alta taxa de encontros entre machos, com consequente desocupação do sítio de vocalização, e estabelece uma alternância entre machos na atividade de canto e de busca ativa por fêmeas. Esta alternância de atividades entre machos é vantajosa, já que é improvável a seleção de parceiros pelas fêmeas (WELLS, 1977; TEJEDO, 1993) e a atividade de vocalização, embora não tenha benefícios para o indivíduo em si, é necessária para a estimulação reprodutiva de fêmeas, sendo benéfica para a população.

Durante o amplexo, outras espécies de microhilídeos, além de *D. muelleri*, também são auxiliadas por uma substância aderente, geralmente secretada por células especiais presentes na derme ventral do macho (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Acredita-se que isto esteja associado ao formato globoso do corpo e aos membros curtos das espécies neste grupo, os quais não permitem um amplexo, axilar ou inguinal, adequado (DUELLMAN & TRUEB, 1986), já que as cloacas do macho e da fêmea ficam distantes (HALLIDAY, 1983), acarretando numa diminuição no sucesso de fertilização. Algumas modificações comportamentais no padrão básico de oviposição aquática (*sensu* DUELLMAN & TRUEB, 1986) em *D. muelleri* parecem evitar este paradoxo do "insucesso reprodutivo": i) a formação de uma área para recepção dos óvulos; ii) a liberação de óvulos em grande quantidade; e iii) a formação de um canal para transporte de gametas masculinos até os óvulos. LAVILLA ET AL. (1995) observaram casais de *D. muelleri*,

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

depositando ovos um a um, no corpo d'água, o que pode sugerir que a grande quantidade de óvulos não é necessária para compensar a diminuição do sucesso de fertilização. Entretanto, LAVILLA ET AL. (1995) podem ter observado casais no final da atividade de oviposição, quando o número de ovos liberados é reduzido, ou realmente pode existir variação interpopulacional, devido à variação geográfica (SINSCH, 1988a).

Em *D. muelleri* este comportamento pode ter sido modificado para atuar como um mecanismo de guarda da fêmea. Isto evita a remoção de machos amplexados, muito maiores ou menores que a fêmea, por outros machos (HALLIDAY, 1983).

Em conjunto, a alta densidade de machos; as características do canto de anúncio, adequadas para a comunicação à longa distância; a alternância de machos entre atividade de vocalização e de busca ativa por fêmeas; o amplexo por meio de secreção aderente; o comportamento de oviposição, que prescinde de acasalamento por classe de tamanho; e a imprevisibilidade no local de entrada das fêmeas no corpo d'água, sugerem um sistema aleatório de acasalamento.

Oportunidades reprodutivas e RSO

Os dados de marcação e recaptura indicam fidelidade para o sítio de reprodução, pois os machos utilizam o mesmo corpo d'água ao longo da estação chuvosa, e machos e fêmeas podem retornar ao mesmo açude em estações chuvosas consecutivas. Em ambientes onde os corpos d'água utilizados para reprodução apresentam volume e hidroperíodo variáveis ano a ano, esta fidelidade pode ser vantajosa. Ao retornar ao mesmo ambiente onde tentativas anteriores foram bem sucedidas, machos e fêmeas eliminam a necessidade de busca aleatória por sítio adequado (SINSCH, 1988b, 1990), pois existe uma maior chance de que estes ambientes apresentem condições propícias para a atividade reprodutiva.

Entretanto, fêmeas de *D. muelleri* raramente retornaram para novas tentativas de

reprodução em uma mesma estação. Embora isto possa ser um reflexo da menor probabilidade de encontro de fêmeas em anuros (DONNELY, 1989), várias observações indicam que as oportunidades para reprodução das fêmeas são limitadas. Em fêmeas de *D. muelleri*, é perceptível uma redução de biomassa após a oviposição, em função da desova total de óvulos. Assim, o tempo de saciação dos requerimentos energéticos relacionados à reprodução é maior para as fêmeas, devido à necessidade de energia adicional para a produção de óvulos (DIMMITT & RUIBAL, 1980). Como o investimento energético de machos é menor, um maior número de machos são capazes de ingerir alimento suficiente, entre eventos reprodutivos, capaz de proporcionar novas oportunidades de reprodução. Assim, os machos podem aumentar o sucesso reprodutivo encontrando e fertilizando muitas fêmeas, enquanto estas o fazem aumentando a taxa de transformação de alimento em óvulos (KREBS & DAVIES, 1996).

Como apenas a abundância de fêmeas foi positivamente correlacionada à RSO, isto pode indicar respostas funcionais diferentes para os estímulos ambientais entre machos e fêmeas (WAGNER & SULLIVAN, 1992). Quando fenômenos ambientais afetam a sobrevivência da coorte, a seleção natural incrementará a capacidade de resposta aos estímulos ambientais que permitam melhores condições para a reprodução, especialmente das fêmeas, devido ao maior investimento reprodutivo (GIESEL, 1976; LOW, 1978). Fêmeas de *D. muelleri* com óvulos foram observadas alimentando-se em noites com atividade reprodutiva, sem se dirigirem posteriormente ao açude. Assim, o grau de excitação das fêmeas, aos estímulos ambientais, parece mediado por requerimentos energéticos endógenos, que dependem da quantidade de recursos alimentares disponíveis. Em períodos de pouco alimento, as fêmeas utilizam a energia disponível para a sobrevivência, o que seleciona melhores condições ambientais para a reprodução e sobrevivência da coorte, simplesmente porque a fêmea não se reproduz



(ver GIESEL,1976). Como fêmeas numa mesma população apresentam variabilidade no grau de saciação dos requerimentos energéticos endógenos, apresentarão, por consequência, variação na resposta aos estímulos ambientais, aumentando o revezamento entre fêmeas por evento reprodutivo. Assim, em *D. muelleri*, mesmo que a razão sexual na população seja 1:1, a RSO sempre será desviada para o número de machos, devido às diferenças no período de tempo necessário para a maturação gonadal entre machos e fêmeas e diferenças nas respostas aos estímulos ambientais entre fêmeas de uma mesma população, mediadas por fatores energéticos-nutricionais. Se tais considerações forem aplicáveis para outras espécies de anuros, explicaria porque a RSO desviada para o número de machos é um fenômeno comum neste grupo (DUELLMAN & TRUEB, 1986).

As diferenças na duração e na RSO encontradas entre as estações chuvosas de 2001/2002 e de 2002/2003, deixam claro que existe uma relação entre fatores climáticos, recursos reprodutivos e padrões reprodutivos. No período estudado, a estação chuvosa de 2002/2003 foi mais curta e a RSO maior do que em 2001/2002. Como na região os recursos reprodutivos para *D. muelleri* são dependentes da estação chuvosa (alimento e ambientes para reprodução), a diminuição da duração da estação, concentrou os recursos e as oportunidades para a reprodução. Como a RSO para *D. muelleri* variou apenas em função do número de fêmeas, e como as fêmeas são mais exigentes quanto às condições nutricionais e climáticas, o encurtamento da estação chuvosa em 2002/2003 aumentou o sincronismo reprodutivo intra e intersexual da população estudada com os estímulos ambientais, tanto climáticos quanto alimentares, refletido como um aumento na RSO, devido a maior presença de fêmeas no corpo d'água.

As observações feitas com *D. muelleri* sugerem que, mesmo espécies de

ambientes com marcada sazonalidade, podem apresentar reprodução prolongada, caso tenham acesso a recursos para reprodução (e.g. alimento e corpos d'água) não dependentes de fatores climáticos.

Ovos

Não há cuidado parental em *D. muelleri*. A proteção dos ovos e dos girinos é limitada ao efeito de grupo da oviposição em massa (KREBS & DAVIES, 1996) e a coloração preta dos ovos e embriões ("hatchlings", *sensu* MCDIARMID & ALTIG, 1999) pode indicar a presença de substâncias impalatáveis, como já descrito para outras espécies (CROSSLAND & ALFORD, 1998; CROSSLAND & AZEVEDO-RAMOS 1999; HEYER ET AL., 1975).

Espécies que depositam os ovos no espelho d'água necessitam de concentrações de oxigênio maiores do que as encontradas diluídas na água (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Durante os eventos de reprodução de *D. muelleri*, precipitações pluviométricas podem ocasionar a submersão dos ovos (obs. pess.). CEI (1980) também observou ovos submersos, provavelmente devido ao efeito da chuva. Assim, a coloração preta dos ovos pode reduzir o tempo de exposição às chuvas e aos predadores, acelerando a atividade metabólica pelo aumento de temperatura por absorção de energia solar. Em contrapartida, os ovos expostos à radiação ultravioleta, podem apresentar falhas de clivagem que originam deformidades nos adultos. Outras causas para as deformidades podem ser atribuídas aos parasitas ou, mais provavelmente, ao efeito de agrotóxicos. A frequência das deformidades na população pode fornecer uma medida quantitativa da qualidade ambiental.

Considerações finais

Os estímulos climáticos, especialmente chuva e temperatura, o "boom" de alimento e o canto de anúncio adequado para a comunicação a longas distâncias, atuam

em conjunto na sincronização reprodutiva entre machos e fêmeas. A variação de temperatura e o volume de chuva são estímulos ambientais para as atividades de migração entre áreas de estivação, de forrageio e de reprodução, mas a atividade de vocalização também atua na estimulação de fêmeas, a longas distâncias, para o deslocamento até os corpos d'água. Oportunidades de reprodução de machos e fêmeas são mediadas pelas diferenças no investimento reprodutivo (DIMMITT & RUIBAL, 1980), pelo tempo de maturação gonadal e pelos eventos alimentares. Machos apresentam espermatogênese contínua e necessitam de menor quantidade de energia para a manutenção da atividade reprodutiva, o que permite que participem de vários eventos reprodutivos numa mesma estação e diminui o revezamento por evento; fêmeas apresentam desova total e necessitam de maior quantidade de energia para a manutenção da atividade reprodutiva, o que limita o número de eventos do qual participam, e aumenta o revezamento por evento (fig. 12). Desta maneira, a RSO tenderá sempre a ser desviada para o número de machos, mesmo que a razão sexual da população seja 1:1. Os padrões reprodutivos são influenciados pelos fatores climáticos e pela dependência dos recursos reprodutivos (alimento e ambientes para reprodução) às condições climáticas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVAREZ, B.B.; J.A. CESPEDEZ; M.L. LIONS; A. HERNANDO & R. AGUIRRE. 1996. Herpetofauna da las provincias de Corrientes, Chaco y Formosa (Argentina). **Facena,** Corrientes, **12** :119-134.

ANDERSON, S. 1994. Area and endemism. **The Quartely Review of Biology,** Chicago, **69** (4): 451-471.

ARAK, A. 1983. Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses.

Nature, London, **306**: 261-262.

ARAK, A. 1988. Callers and satellites in the natterjack toad: evolutionary stable decision rules. **Animal Behaviour,** London, **36** (2): 416-432.

ARESKOUG, V. 2001. Utilization of remnant dry-forest corridors by the native fauna in a pastural landscape in the Paraguayan Chaco. **CBM:s Skriftserie,** Uppsala, **3**: 25-38.

BASALINGAPPA, S. 1970. The differential occurrence of fat in the various castes and undifferentiated instars of the termite *Odontotermes assmuthi* – the result of discriminate feeding. **Journal of Animal Morphology and Physiology,** Baroda, **17** (1-2): 106-110.

BASTOS, R.P.; J.A.O. MOTTA; L.P. LIMA & L.D. GUIMARÃES 2003. **Anfíbios do Floresta Nacional de Silvânia, Estado de Goiás.** Goiânia, Stylo Gráfica e Editora, +82p.

BEEBEE, T.J.C. 1996. **Ecology and Conservation of Amphibians.** London, Chapman & Hall, +214p.

BENTLEY, P.J. 1966. Adaptations of Amphibia to arid environments. **Science,** Washington, **152**: 610-623.

BRANDÃO, R.A. & A.F.B. ARAÚJO. 1998. Herpetofauna da estação ecológica de águas emendadas, p. 9-18. *In*: J. MARINHO-FILHO; F. RODRIGUES & M. GUIMARÃES. (Eds). **Vertebrados da Estação Ecológica de Águas Emendadas.** Brasília, Governo do Distrito Federal, +92.

CASTANHO, G.M.; C.M.P. VAZ & M.A.S. MACHADO. 2003. Electroanalytical procedure for the determination of Methylparathion in soil suspensions and its application for sorption studies with brazilian soils. **Journal of Brazilian Chemical Society,** São Paulo, **14** (4): 594-600.

CARVALHO, A.L. 1954. A preliminary synopsis of the genera of American microhylids frogs. **Occsional Papers, Museum of Zoology, University of Michigan,** Michigan, **555**:1-19.

CEI, J.M. 1980. **Amphibians of Argentina.** Firenze, Tipografia Il Sedicesimo, +609p.

CMELIK, S.H.W. 1969. The neutral lipids from various organs of the termite *Macrotermes goliath*. **Journal of Insect Physiology,** Oxford, **15**: 839-849.

COLLI, G.R.; R.P. BASTOS & A.F.B. ARAÚJO. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna, p. 223-241. *In*: OLIVEIRA, P.S. & MARQUIS, R.J. (Eds.). **The Cerrados of Brazil. Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna**. New York, Columbia University Press, +396p.

CROSSLAND, M.R. & C. AZEVEDO–RAMOS. 1999. Effects of *Bufo* (Anura:Bufonidae) Toxins on tadpole from native and exotic *Bufo* Habitats. **Herpetologica,** Lafayette, **55** (2): 192-199.

CROSSLAND, M.R. & R.A. ALFORD. 1998. Evaluation of the toxicity of eggs, hatchlings and tadpoles of the introduced toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) to native Australian aquatic predators. **Australian Journal of Ecology,** Carlton, **23**: 129-137.

CRUMP, M. & N.J. SCOTT JR. 1994. Visual encounter Surveys, p. 84-92. *In*: W.R. HEYER; M.A. DONNELLY; , R.W. MCDIARMID; L.A.C. HAYEK & M.S. FOSTER. (Eds). **Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Amphibians**. Washington D. C., Smithsonian Institution Press, +364.

DE LA RIVA, I.; J. KÖLLER; S. LÖTTERS & S. REICHLE. 2000. Ten years of research on Bolivian amphibians: update checklist, distribution, taxonomic problems, literature and iconography. **Revista Española de Herpetologia,** Barcelona, **14**: 19-164.

DIMMIT, M.A. & R. RUIBAL. 1980. Exploitation of food resources by spadefoot toads

(*Scaphiopus*). **Copeia,** Lawrence, **1980** (4): 854-862.

DONNELY, M.A. 1989. Demographic effects of reproductive resource supplementation in a territorial frog, *Dendrobates pulmilio*. **Ecological Monographs,** Lawrence, **59** (3): 207-221.

DUELLMAN, W.E. 1999a. Global Distribution of Amphibians: Patterns, Conservation, and Future Challenges, p. 1-30. *In*: W.E. DUELLMAN (Ed). **Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective.** Baltimore, Johns Hopkins University Press.

DUELLMAN, W.E. 1999b. Distribution Patterns of Amphibians in South America, p. 255-329. *In*: DUELLMAN, W.E. (Ed). **Patterns of Distribution of Amphibians: a Global Perspective.** Baltimore, The Johns Hopkins University Press.

DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB. 1986. **Biology of Amphibians.** New York, McGraw-Hill Book Company, +670p.

ECHEVERRÍA, D.D. & E.O. LAVILLA. 2000. Internal oral morphology of tadpoles of *Dermatonotus muelleri* and *Elachistocleis bicolor*. **Journal of Herpetology,** Columbus, **34** (4): 517-523.

FAST, P.G. 1964. Insects lipids: a review. **Memoirs of the Entomological Society of Canada,** Ottawa, **37**: 3-50.

FABREZI, M. & P. ALBERCH. 1996. The carpal elements of anurans. **Herpetologica,** Lafayette, **52** (2): 188-204.

GERHARDT, H.C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. **Annual Revew of Ecology and Systematics,** Palo Alto, **25**: 293-324.

GIESEL, J.T. 1976. Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments. **Annual Review of Ecology and Systematics,** Palo Alto, **7**: 57-79.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

GREENE, H.W. 1986. Natural history and Evolutionary Biology, p. 99-108. *In*: M.E. FEDER & G.V. LAUDER. (Eds). **Predator – Prey Relationships**. Chicago and London, The University of Chicago Press, +196.

GREENE, H.W. 1994. Systematic and natural history, foundations for understanding and conserving biodiversity**. The American Zoologist,** Chicago, **34**: 48-56.

GUIMARÃES, L.D.; L.P. LIMA; R.F. JULIANO & R.P. BASTOS. 2001. Vocalizações de espécies de anuros (Amphibia) no Brasil Central. **Boletim do Museu Nacional, nova série,** Rio de Janeiro, **474**: 1-14.

HADDAD, C.F.B. 1998. Biodiversidade dos Anfíbios no Estado de São Paulo, p. 15-26. *In*: C.A. JOLY & C.E.M. BICUDO. (Org.). **Biodiversidade do Estado de São Paulo, Brasil: Síntese do Conhecimento ao Final do Século XX. 6: Vertebrados.** São Paulo, FAPESP, +71.

HADDAD, C.F.B. & I. SAZIMA. 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japi, p. 188-211. *In*: MORELLATO, L.P.C. (Org). **História Natural da Serra do Japi.** Campinas, Editora da UNICAMP/FAPESP, III+321.

HALLIDAY, T. 1983. Do frogs and toads choose their mates? **Nature,** London, **306**: 226-227.

HEYER, W.R.; R.W. MACDIARMID & D.L. WEIGMANN. 1975. Tadpoles, predation and pond habits in the tropics. **Biotropica,** Manchester, **7** (2): 100-111.

HEYER, W.R. & L.R. MAXSON. 1983. Relationships, zoogeography, and speciation mechanisms of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). **Arquivos de Zoologia,** São Paulo, **30** (5): 341-373.

HEYER, W.R.; A.S. RAND & O.L. PEIXOTO. 1988. Decimations, extinctions, and colonizations of frog populations in southeast Brazil and their evolutionary implications. **Biotropica,** Manchester, **20** (3): 230-235.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

HEYER, W.R.; A.S. RAND; C.A.G. CRUZ; O.L. PEIXOTO & C.E. NELSON. 1990. Frogs of Boracéia. **Arquivos de Zoologia,** São Paulo, **31** (4): 231-410.

JIM, J. 1980. **Aspectos ecológicos de anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura).** Tese de Doutoramento. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, +322p.

KREBS, C.J. 1999. **Ecological Methodology**. Menlo Park, Addison Wesley Longman Inc, +620p.

KREBS, J.R. & N.B. DAVIES. **Introdução à Ecologia Comportamental.** São Paulo, Atheneu Editora, +420p.

LAMBSHEAD, P.J.D. & M. HODDA. 1994. The impact of disturbance on measurements of variability in marine nematode populations. **Vie et Milieu,** Paris, **44**: 21-27.

LAVILLA, E.O. 1992. The tadpole of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae). **Bolletino. Museo Regionale di Scienze Naturales Torino,** Torino, **10** (1): 63-71.

LAVILLA, E.O.; F.B. CRUZ & G.J. SCROCCHI. 1995. Amphibiens et reptiles de la station biologique "Los Colorados" dans la province de Salta, Argentine. **Revue Française d'Aquarologie,** Nancy, **22** (1-2): 51-58.

LEHNER, P.N. 1996. **Handbook of Ethological Methods. 2 ed.** New York, Garland STPM Press, +403p.

LOW, B.S. 1978. Environmental uncertainty and the parental strategies of marsupials and placentals. **The American Naturalist,** Chicago, **983** (112): 197-213.

MACHADO, R.A.; P.S. BERNARDE; S.A.A. MORATO & L. ANJOS. 1999. Análise comparada da riqueza de anuros entre duas áreas com diferentes estados de conservação no município de Londrina, Paraná, Brasil (Amphibia, Anura). **Revta Bras. Zool.,** Curitiba, **16** (4): 997-1004.

MARTOFF, B.S. 1953. Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. **Ecology,**

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

Durham, **34**: 165-174.

MCDIARMID, R.W. & R. ALTIG. 1999. Research: Materials and Techniques, p. 7-23. *In*: R.W. MCDIARMID & R. ALTIG. 1999. **Tadpoles: the Biology of Anuran Larvae.** Chicago and London, The University of Chicago Press, +444.

NELSON, C.E. 1973. Mating calls of the Microhylinae: descriptions and phylogenetic and ecological considerations. **Herpetologica,** Lafayette, **29**: 163-176.

PARKER, H.W. 1934. **A Monograph of the Frogs of the Family Microhylidae.** London, Oxford University Press, +208pp.

PINHEIRO, R.; I.R. DINIZ; D. COELHO & M.P.S. BANDEIRA 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. **Austral Ecology,** Carlton, **27**: 132-136.

ROSSA-FERES, D.C. & J. JIM. 2001. Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia,** Curitiba, **18** (2): 439-454.

RUIBAL, R. & S. HILLMAN. 1981. Cocoon structure and function in the burrowing hylid frog, *Pternohyla fodiens*. **Journal of Herpetology,** Columbus, **15** (4): 402-408.

RUIBAL, R.; L. TEVIS, JR & V. ROIG. 1969. The terrestrial ecology of the spadefoot toad *Scaphiopus hammondii*. **Copeia,** Lawrence, **1969** (3): 571-584.

RYAN, M.J. 1980. The reproductive behavior of the bullfrog (*Rana catesbiana*). **Copeia,** Lawrence, **1980** (1): 108-114.

RYAN, M.J. & A. KEDDY-HECTOR. 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. **The American Naturalist,** Chicago, **139** (supl.): S4-S35.

SCHELTINGA, D.M.; B.G.M. JAMIESON; D.P. BICKFORD; A.A. GARDA; S.N. BÁO & K.R. MCDONALD. 2002. Morphology of the spermatozoa of the Microhylidae (Anura, Amphibia). **Acta Zoologica,** Stockholm, **83**: 263-275.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

SCOTT JR, N.J. & B.D. WOODWARD. Surveys at breeding sites, p. 84-92. *In*: W.R. HEYER; M.A. DONNELLY; R.W. MCDIARMID; L.A.C. HAYEK & M.S. FOSTER. (Eds). **Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Amphibians**. Washington D. C., Smithsonian Institution Press, +364p.

SCOTT JR, N.J. & H.W. CAMPBELL. 1982. A chronological bibliography, the history and status of studies of herpetological communities, and suggestions for future research, p. 39-47. *In*: N.J. SCOTT JR. (Ed.). **Herpetological communities.** Washington, D. C., Wildlife Research Report, XIII+230p.

SINSCH, U. 1988a. Temporal spacing of breeding activity in the natterjack toad, *Bufo calamita*. **Oecologia,** Berlin, **76**: 399-407.

SINSCH, U. 1988b. Seasonal changes in the migratory behaviour of the toad *Bufo bufo*: direction and magnitude of movements. **Oecologia,** Berlin, **76**: 390-398.

SINSCH, U. 1990. Migration and orientation in anurans amphibians. **Ethology, Ecology and Evolution,** Firenze, **2**: 65-79.

SINSCH, U. 1991. Mini-review: the orientation behaviour of amphibians. **Herpetological Journal,** Columbus, **1991** (1): 541-544.

SCHOENER, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics,** Palo Alto, **2**: 369-404.

TEJEDO, M. 1993. Do male natterjack toads join larger breeding choruses to increase mating success? **Copeia,** Lawrence, **1993** (1): 75-80.

VIZOTTO, L.D. 1967. **Desenvolvimento de anuros da região norte-ocidental do Estado de São Paulo.** São José do Rio Preto, Tipografia Rio Preto, +161p.

WAGNER, JR, W.E. & B.K. SULLIVAN. 1992. Chorus organization in the gulf coast toad (*Bufo valliceps*). **Copeia,** Lawrence, **1992** (3): 647-658.

WELLS, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. **Animal Behaviour,**

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

London, **25**: 666-693.

WOGEL, H.; P.A. ABRUNHOSA & J.P. POMBAL, JR. 2002. Atividade reprodutiva de *Physalaemus signifer* (Anura, Leptodactylidae) em ambientes temporários. **Iheringia, série Zoologia,** Porto Alegre, **92** (2): 57-70.

ZAR, J.H. 1999. **Biostatistical analysis.** New Jersey, Prentice Hall, +123p.

FIGURAS E TABELAS

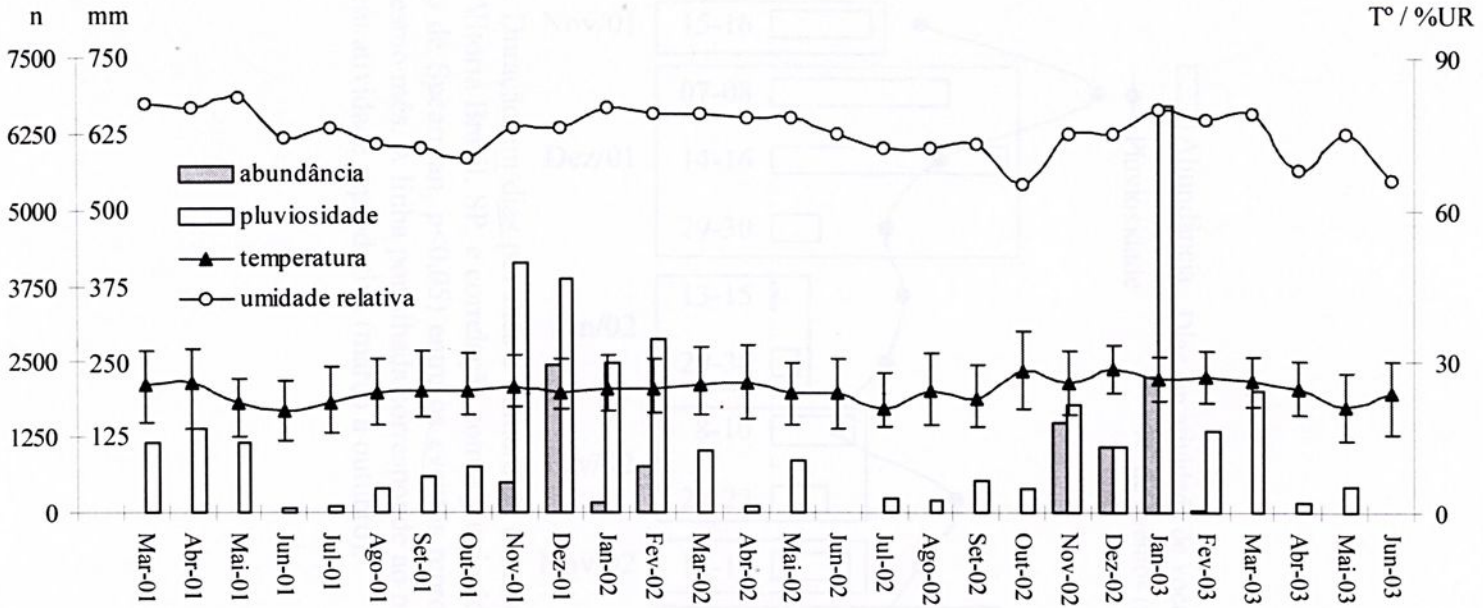


Figura 1. Padrão sazonal de abundância da população de *Dermatonotus muelleri* em Vitória Brasil, SP. Dados pluviométricos – Secretaria da Agricultura de Vitória Brasil, SP. Dados de temperatura e umidade relativa – Embrapa, Jales, SP.

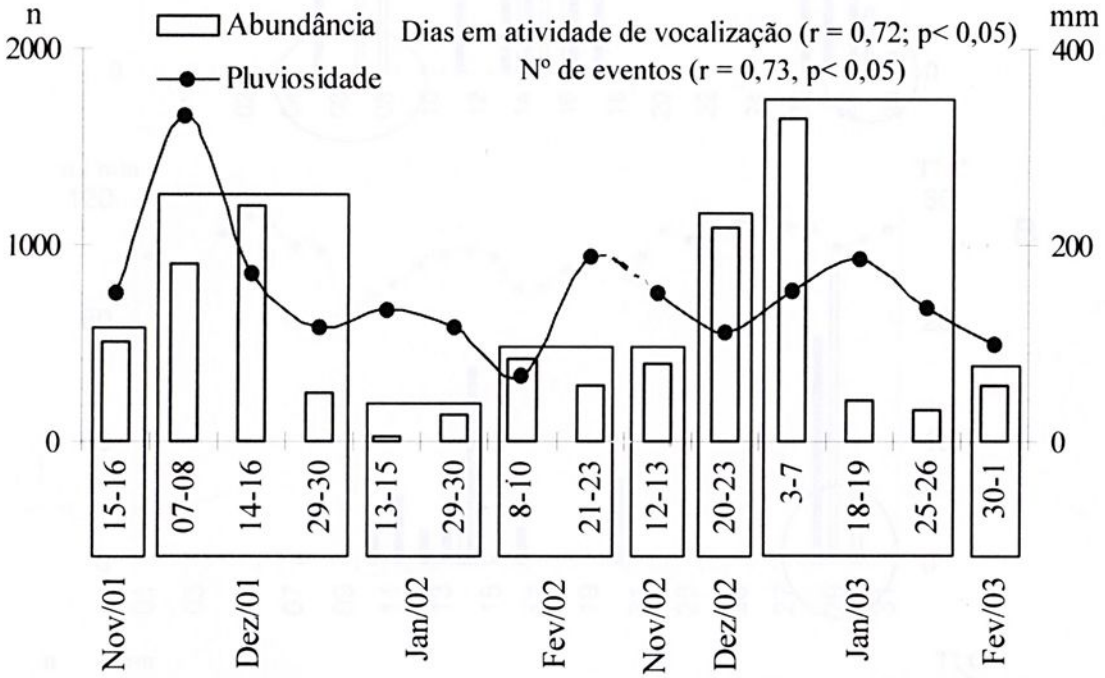


Figura 2. Duração em dias por mês e número de eventos de reprodução de *Dermatonotus muelleri*, Vitória Brasil, SP, e correlação com a pluviosidade acumulada (r = coeficiente de correlação de Spearman, p<0,05) entre os eventos reprodutivos. O quadro indica eventos em um mesmo mês. A linha pontilhada corresponde ao período onde não foi encontrado *D. muelleri* em atividade reprodutiva (março a outubro).

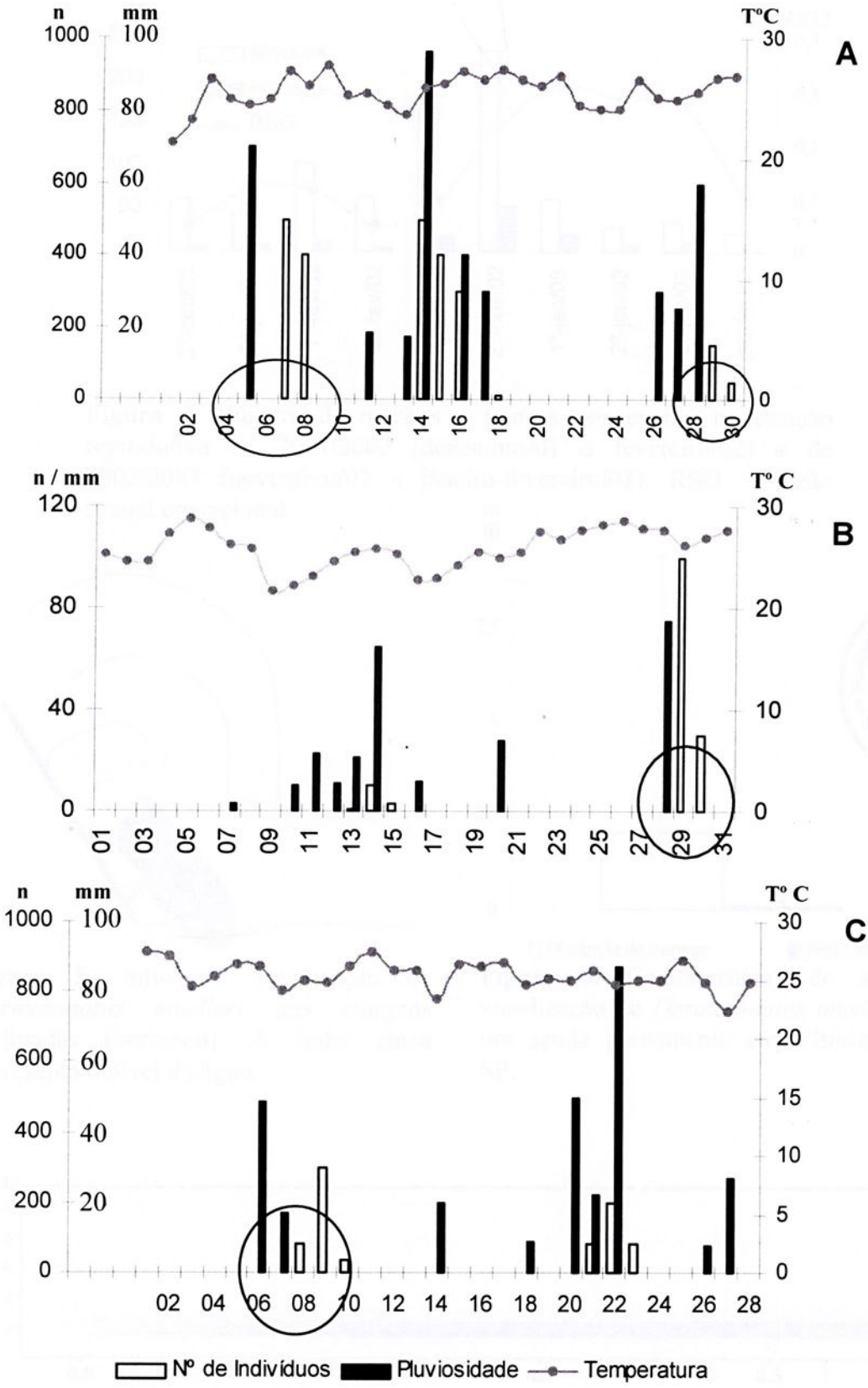


Figura 3. Distribuição temporal de *Dermatonotus muelleri* nos meses de dezembro/2001 (**A**), janeiro/2002 (**B**) e fevereiro/2002 (**C**), em um açude permanente em Vitória Brasil, SP. Os círculos indicam o retardo de tempo.

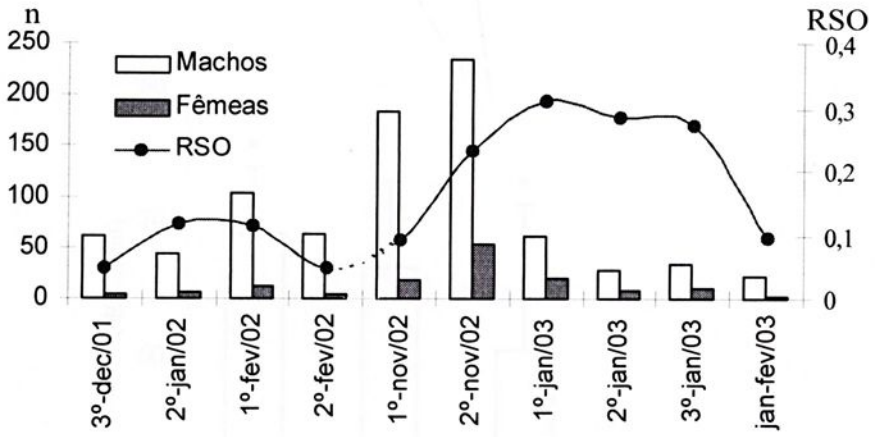


Figura 4. Número de machos e fêmeas por evento na estação reprodutiva de 2001/2002 (dezembro/01 a fevereiro/02) e de 2002/2003 (novembro/02 a janeiro-fevereiro/03). RSO = razão sexual operacional.

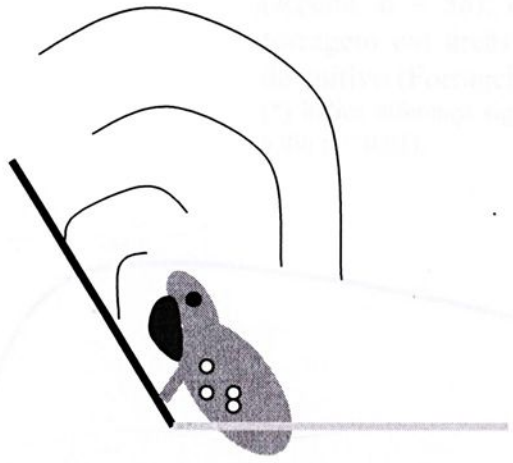


Figura 5. Sítio de vocalização de *Dermatonotus muelleri* nas margens inclinadas (barranco). A linha cinza representa o nível da água.

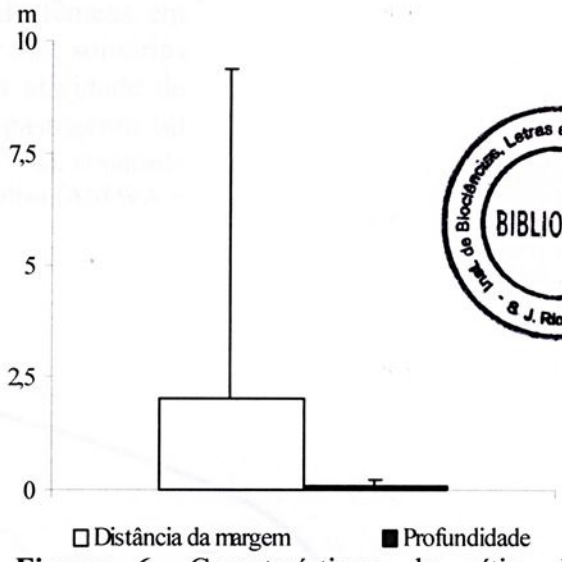


Figura 6. Características do sítio de vocalização de *Dermatonotus muelleri*, em um açude permanente em Vitória Brasil, SP.

Unesp - Biociências, Letras e Ciências Exatas - UNESP
BIBLIOTECA
S. J. Rio Preto

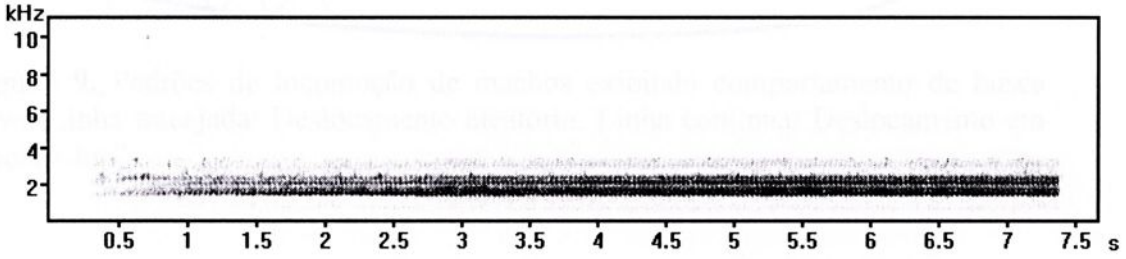


Figura 7. Sonograma do cano de anúncio de *Dermatonotus muelleri*.

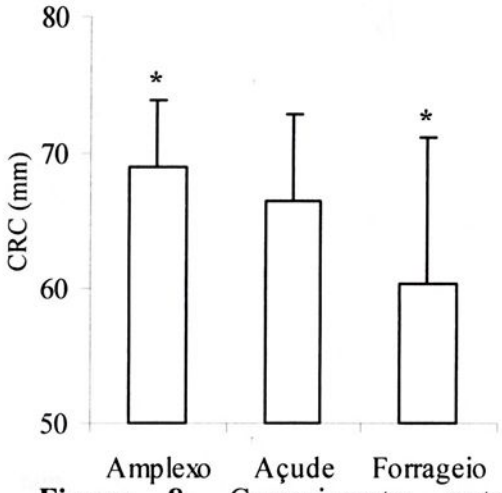


Figura 8. Comprimento rostro-cloacal (CRC) médio de fêmeas em amplexo (Amplexo, n = 33); solitárias (Açude, n = 58); e em atividade de forrageio em áreas de pastagenm ou de cultivo (Forrageio, n = 6). O símbolo (*) indica diferença significativa (ANOVA = 5,49; $p < 0,01$).

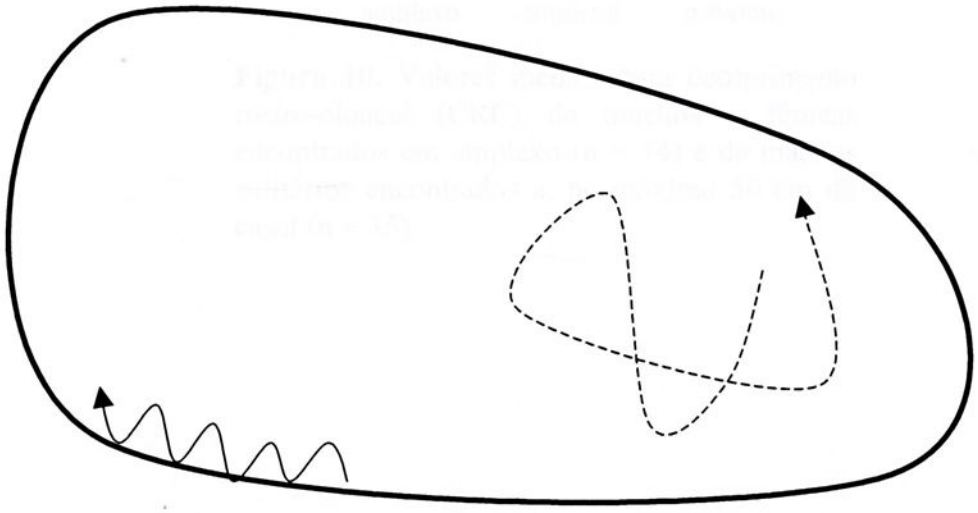


Figura 9. Padrões de locomoção de machos exibindo comportamento de busca ativa: Linha tracejada: Deslocamento aleatório. Linha contínua: Deslocamento em "meia – lua".

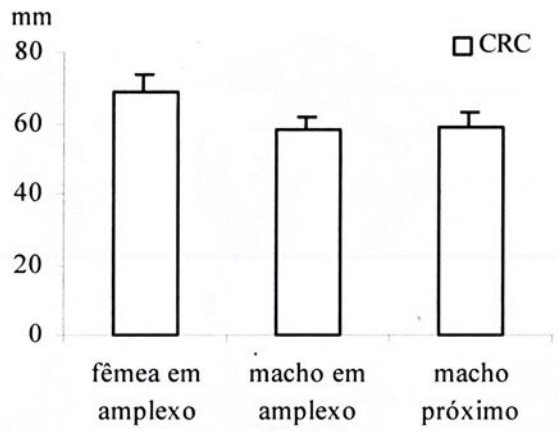


Figura 10. Valores médios para comprimento rostro-cloacal (CRC) de machos e fêmeas encontrados em amplexo (n = 34) e de machos solitários encontrados a, no máximo 50 cm do casal (n = 35).

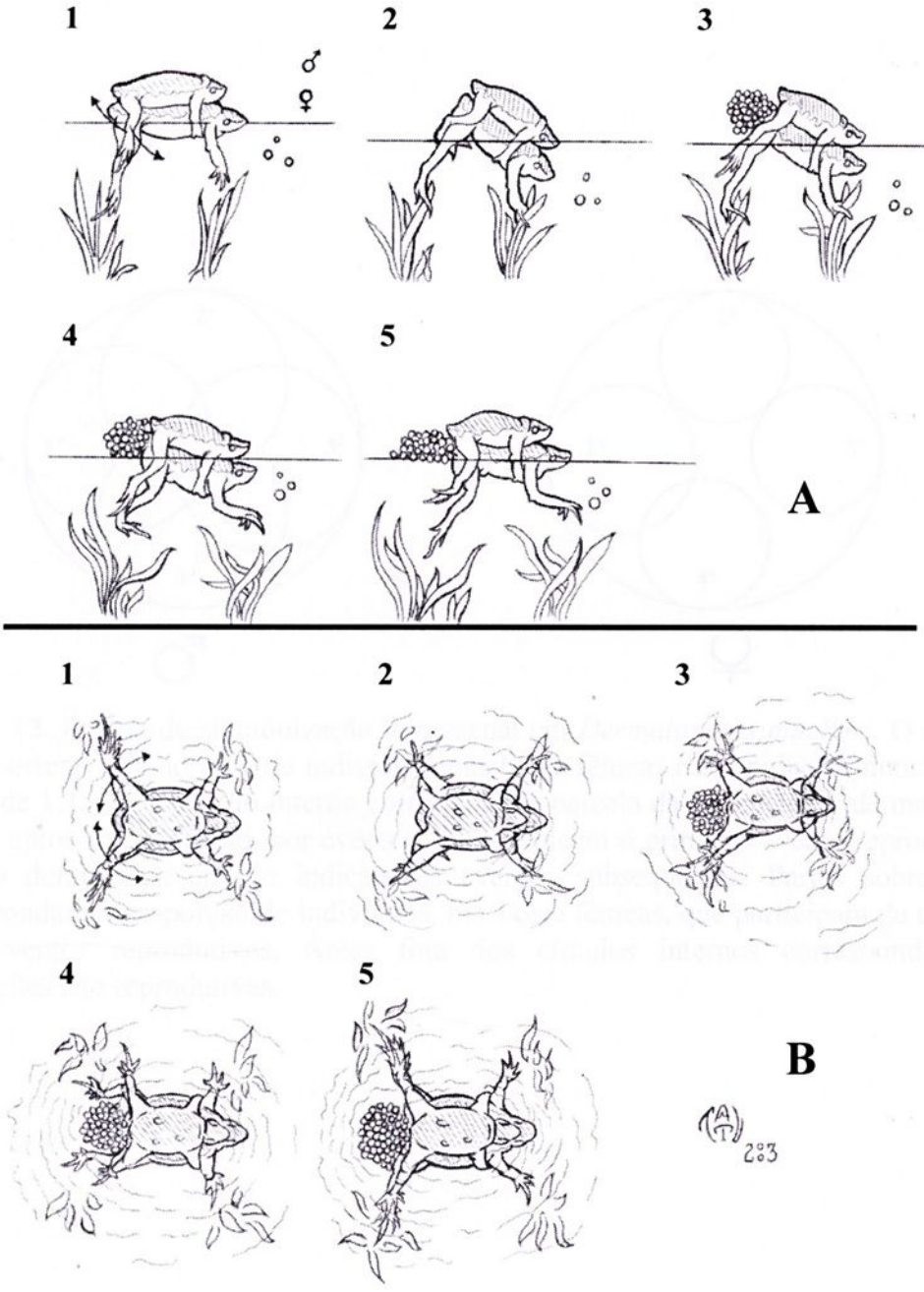


Figura 11. Comportamento de oviposição de *Dermatonotus muelleri.* **A**) Vista lateral. **B**) Vista Dorsal. Os números correspondem a descrição no etograma e indicam a seqüência comportamental. Mesmos números nas figuras **A** e **B** indicam a mesma etapa.

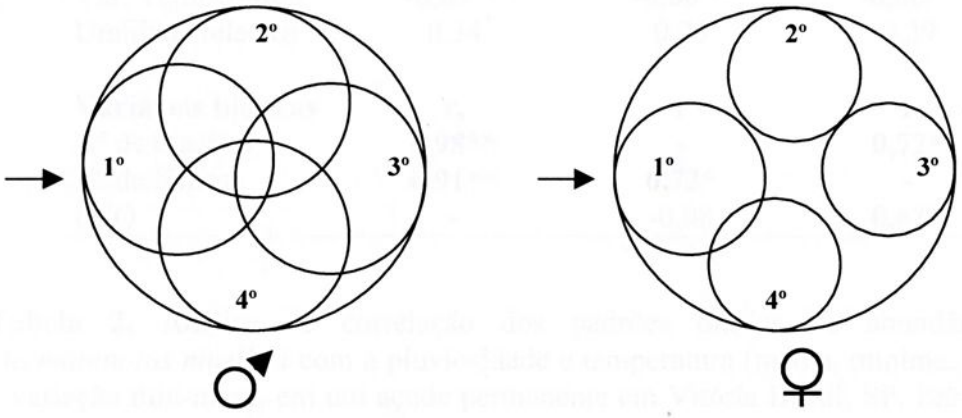


Figura 12. Padrão de sincronização intrasexual em *Dermatonotus muelleri*. O círculo maior corresponde ao total de indivíduos machos e fêmeas na população, numa razão sexual de 1:1. Cada círculo interno corresponde a parcela das populações de machos e fêmeas aptos a reprodução, por eventos. Setas indicam o primeiro evento reprodutivo, número dentro dos círculo indicam os eventos subsequentes. Partes sobrepostas correspondem à proporção de indivíduos, machos e fêmeas, que participam de dois ou mais eventos reprodutivos. Áreas fora dos círculos internos correspondem às populações não reprodutivas.

Tabela 1. Correlação do número de eventos reprodutivos por mês e da abundância de machos e de fêmeas, com variáveis climáticas e bióticas. Em negrito, correlação significativa. O símbolo (*) indica p< 0,05; o símbolo (**) indica p< 0,01.

	Eventos Reprodutivos	**Abundância**	
		Machos	**Fêmeas**
Variáveis abióticas	r_s	r_s	r_s
Pluviosidade	**0,73****	**0,71****	**0,61****
Temp. média	**0,39***	**0,41***	**0,43***
Temp. mínima	**0,68****	**0,68****	**0,62****
Temp. máxima	0,19	0,22	0,24
Var. Temperatura	**-0,67****	**-0,60****	**-0,66****
Umidade relativa	0,34	0,29	0,29
Variáveis bióticas	r_s	r	r
Nº de machos	**0,98****	-	**0,72***
Nº de fêmeas	**0,91****	**0,72***	-
RSO	-	-0,08	**0,63***

Tabela 2. Análise de correlação dos padrões diários de abundância de *Dermatonotus muelleri* com a pluviosidade e temperatura (média, mínima, máxima e variação min-max), em um açude permanente em Vitória Brasil, SP. Em negrito, valores com resultado significativo.

	Dezembro/01		Janeiro/02		Fevereiro/02	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p
Pluviosidade	0,03	> 0,05	0,12	> 0,05	0,08	> 0,05
Temp. média	0,04	> 0,05	0,01	> 0,05	- 0,16	> 0,05
Temp. mínima	0,17	> 0,05	0,19	> 0,05	0,17	> 0,05
Temp. máxima	- 0,10	> 0,05	- 0,12	> 0,05	- 0,35	> 0,05
Variação temp.	- 0,28	> 0,05	**- 0,36**	**< 0,05**	- 0,36	> 0,05

Tabela 3. Marcação e recaptura de uma população de *Dermatonotus muelleri* em Vitória Brasil, SP.

	Total		Machos		Fêmeas	
	N	%	N	%	N	%
Marcados em 2001/02	59	100	56	100	3	100
Marcados em 2002/03	82	100	69	100	13	100
Recapturados em 2001/02						
marcados	19	32,2	19	33,93	-	-
não marcados	218	-	191	-	27	12,00
Recapturados em 2002/03						
marcados em 2001/02	18	30,51	17	30,36	1	33,33
marcados em 2002/03	27	32,93	25	36,23	2	15,38
não marcados	1015	-	836	-	179	79,56

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

Tabela 4. Distância média entre machos vizinhos mais próximos em relação à categorias de diferença de tamanho.

	Machos de mesmo tamanho	Machos c/ pequena diferença de tamanho	Machos c/ grande diferença de tamanho
Distância (cm)	34,91 ± 18,55	30,10 ± 16,81	28,53 ± 16,37
CRC do macho maior do par	57,95 ± 2,77	55,63 ± 2,08	53,75 ± 2,19
CRC do macho menor do par	59,81 ± 2,89	60,73 ± 2,00	62,59 ± 2,39
Diferença de CRC	1,87 ± 1,30	5,1 ± 0,64	8,85 ± 1,54
N	47	19	15

Tabela 5. Distribuição espacial de *Dermatonotus muelleri* em um açude semi-permanente em Vitória Brasil, SP.

Data	Distribuição	Média	Variância	Chi-quadrado	GL	N
13-Nov-02	Agregada	32,37	723,70	581,2815	26	20
20-Dez-02	Agregada	31,89	254,03	207,115	26	31
21-Dez-02	Agregada	28,22	346,95	319,6299	26	25
22-Dez-02	Agregada	16,30	391,83	625,15	26	14
Período total	Agregada	37,71	813,17	2156,20	100	90

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

Tabela 6. Etograma do comportamento de oviposição de *Dermatonotus muelleri*. Os números correspondem as etapas comportamentais ilustradas na fig. 11.

COMPORTAMENTO	DESCRIÇÃO
1. Amplexo	• **FÊMEA:** entra na água. **MACHO:** Aproxima-se da fêmeas por trás ou pelas laterais; pula sobre a fêmeas, enquanto tenta agarrá-la com os membros anteriores. **AMPLEXO:** Axilar, colado por secreção pegajosa.
2. Elevação	• **FÊMEA:** Eleva o corpo sobre a água enquanto submerge a cabeça e a cintura escapular; pode se apoiar sob vegetação submersa ou manter o corpo equilibrado por movimentos natatórios dos membros anteriores. **MACHO:** Flexiona os membros posteriores e aproxima seus calcanhares de sua própria cloaca; distende os membros posteriores, esticando sua pele ventral e formando um canal até a cloaca da fêmea; posiciona os calcanhares abaixo da cloaca da fêmea.
3. Oviposição	• **FÊMEA:** libera os ovos no espaço formado entre os membros posteriores do macho. **MACHO:** libera o esperma pelo canal formado pela pele ventral esticada.
4. Subelevação	• **FÊMEA:** flexiona as pernas, retornando a posição inicial; os ovos entram em contato com a superfície da água e começam a flutuar e as cápsulas gelatinosas aumenta em volume. **MACHO:** desliza os calcanhares até as articulações dos membros posteriores da fêmea, a medida que esta flexiona os membros posteriores.
5. Espera	• **FÊMEA:** seleciona um novo sítio ou recomeça a sequência de oviposição. **MACHO:** permanece em latência até a fêmea começar a se deslocar, onde auxilia na flutuação e no deslocamento pela movimentação dos membros posteriores, ou recomeça a sequência de oviposição.

Tabela 7. Etograma do comportamento de liberação do amplexo em *Dermatonotus muelleri*.

COMPORTAMENTO	DESCRIÇÃO
Preparar	• **MACHO:** Distende os membros anteriores, elevando a cintura escapular. **FÊMEA:** Mergulha e nada através de vegetação submersa, posicionando galhos entre o ventre do macho e o dorso da fêmea. **OBS:** Os dois comportamentos podem ocorrer consecutiva ou separadamente.
Girar	• **MACHO:** Gira quase 180° em seu eixo.
Descolar	• **MACHO E FÊMEA:** Nadam em direções opostas.
Separar	• **MACHO:** Procura sítio adequado e reinicia a atividade de vocalização. **FÊMEA:** Abandona o açude e se esconde na vegetação marginal.

Figura 8. Indivíduos de *Dermatonotus muelleri* que apresentam deformidades, parasitismo por sanguessugas ou padrão de cor alternativo. Um mesmo indivíduo pode apresentar mais de uma característica. Total refere-se ao total de indivíduos observados.

	Total		Machos		Fêmeas	
	N	%	N	%	N	%
C/ deformidade	20	1,39	19	1,57	1	0,44
Sanguessuga	13	0,90	13	1,07	0	0
Padrão de cor alternativo	15	1,04	14	1,15	1	0,44
Total	1438	100	1213	100	225	100

APÊNDICE I

Lista das espécies encontradas em um açude artificial semi-permanente (20°12′S, 50°29′W) em Vitória Brasil, SP.

Taxon
Bufonidae
Bufo schneideri Werner, 1894
Hylidae
Hylinae
Hyla elianeae Napoli & Caramaschi, 2000
Hyla nana Boulenger, 1889
Hyla minuta Peters, 1872
Hyla raniceps (Cope, 1862)
Phrynohyas venulosa (Laurenti, 1768)
Scinax fuscovarius (Cochran, 1952)
Scinax similis (A. Lutz, 1925)
Leptodactylidae
Leptodactylinae
Leptodactylus fuscus (Schneider, 1799)
Leptodactylus cf mystacinus
Leptodactylus gr ocellatus
Leptodactylus podicipinus (Cope, 1862)
Physalaemus cuvieri Fitzinger, 1826
Physalaemus fuscomaculatus (Steindachner, 1864)
Physalaemus nattereri (Steindachner, 1863)
Microhylidae
Microhylinae
Dermatonotus muelleri (Boettger, 1885)
Elachistocleis bicolor (Guérin Menéville, 1838)

- CAPÍTULO 2 -

Comportamento de forrageio e escavação de *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885) (Anura: Microhylidae)

ABSTRACT. Foraging and burrowing behavior of *Dermatonotus muelleri* (Boettger, 1885) (Anura: Microhylidae). Environment with a high degree of temporal heterogeneity of the resources distributions, demand specifics adaptations which allow to solve ecological problems related to these habitats. *Dermatonotus muelleri* is a endemic species which lives in a system of highly unpredictability, and presents specifics adaptations to the environment. The forage activity is modulated according to the spatial distribution of the resources, being designed to a efficient harvesting of key resources. These energy harvested in a limited amount of time, must be sufficient to satisfied the reproduction and aestivation activities. In the other hand, the aestivation activity also contribute to the feeding specialization, since allow *D. muelleri* to survive when food is scarce. The subterranean site proportioned by the burrow behavior, provide a refuge during the dry season, and also could provide eventual opportunities to subterranean feeding. *Dermatonotus muelleri* is the second known species that have the ability to flex the head at an acute angle while keeping the vertebral column stationary, in addition to *Hemisus marmoratus* (Hemisotidae). In conclusion, the patchy spatial distribution of the prey and the severe dry season, act strongly in the selection of the widely foraging tactic and burrow behavior with a subterranean chamber, related to the organism maintenance, and shown a high degree of specialization of *D. muelleri* to arid environments.

Key words: key resources, semi-arid regions, cerrado, dig, Isoptera.

INTRODUÇÃO

O conceito de adaptação está relacionado a performances diferenciais entre fenótipos sob condições naturais (GREENE, 1986). Assim, o comportamento atua como um elo de ligação entre o organismo e seu ambiente, sendo um componente necessário para a análise evolucionária completa da forma (GREENE, 1986). Fenótipos diferentes

denotam habilidades diferentes de exploração de recursos, os quais são distribuídos em um sistema ambiental de três dimensões: espaço, tempo e alimento (MACARTHUR & PIANKA, 1966).

Em qualquer ecossistema, as relações existentes são complexas, envolvendo a interação de diversas espécies, que são também afetadas por mecanismos dependentes da densidade e pela imprevisibilidade ambiental (GANS, 1984). Muitos componentes do hábitat, como disponibilidade de alimento, grau de predação e condições climáticas, variam com o tempo e espaço em amplitude, frequência e no grau de previsibilidade de ambos (WILBUR ET AL., 1974). Nesta situação, cada indivíduo apresenta um conjunto de características com desenho coadaptado ao ambiente, que torna possível a solução de problemas ecológicos específicos (STEARNS, 1976). Assim, o indivíduo pode assimilar uma quantidade finita e limitada de energia, que deve ser dividida em amplos compartimentos destinados ao crescimento, necessidades metabólicas basais e reprodução (GIESEL, 1976). Características bióticas e abióticas atuam conjuntamente, determinando à quantidade de energia que cada organismo desloca para cada aspecto de sua história de vida (GANS, 1986; WILBUR ET AL., 1974).

De modo geral, anuros são conhecidos por serem obrigatoriamente dependentes da água para sobreviver, por apresentarem tegumento de alta permeabilidade à água e capacidade osmoregulatória pouco eficiente (KATZ, 1989). Assim, em hábitats de clima árido ou semi-árido, as populações de anuros são submetidas a condições ambientais severas, que selecionam adaptações principalmente relacionadas à obtenção rápida de energia, a fim de saciar os custos reprodutivos e acumular reservas para um período de estivação (DIMMIT & RUIBAL, 1980).

Dermatonotus muelleri (Boettger, 1885) é uma espécie com distribuição restrita ao domínio biogeográfico Cerrado-Caatinga-Chaco (DUELLMAN, 1999), caracterizado

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

por possuir vegetação de aspecto savânico e duas estações definidas pelo regime pluvial: uma estação seca e uma chuvosa, com clima que varia de sazonalmente árido a semi-árido (DUELLMAN, 1999). Na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil, tais características climáticas compõem um sistema de alta imprevisibilidade, o que limita os ambientes favoráveis à reprodução de anuros a poças temporárias, com hidroperíodo e volume d'água variáveis ano a ano (ROSSA-FERES & JIM, 2001). Os exemplares de *D. muelleri* possuem porte médio (fêmeas: 67,20 mm; machos: 59,30 mm; capítulo 1), se alimentam principalmente de isópteros e apresentam hábitos fossoriais (CEI, 1980; LAVILLLA ET AL., 1995; VIZOTTO, 1967). Machos e fêmeas permanecem enterrados durante a estação seca, e a atividade reprodutiva é restrita ao período chuvoso do ano. A atividade reprodutiva é caracterizada por eventos de curta duração, desencadeados tanto por fatores abióticos (e.g. pluviosidade) quanto bióticos (boom alimentar durante enxames de reprodução de Isópteros) (capítulo 1).

Neste trabalho, descrevemos os comportamentos de forrageamento e escavação de *Dermatonotus muelleri*, procurando verificar seu grau de adaptação ao hábitat semi-árido onde a espécie ocorre.

MATERIAL E MÉTODOS

Vinte e quatro espécimes de *Dermatonotus muelleri* foram coletados em um açude semi-permanente (20°12´S, 50°29´W), em Vitória Brasil, SP, durante eventos reprodutivos ocorridos entre outubro/2001 e fevereiro/2002. Os animais foram mantidos em terrários no Laboratório de Ecologia Animal, UNESP – São José do Rio Preto, SP, Brasil, onde foram realizadas as observações dos comportamentos de forrageamento e de escavação. Comportamentos antipredatórios e de fuga (*sensu* BRODIE JR, ET AL., 1991) foram observados na natureza, durante os eventos reprodutivos, pelo método do

animal focal e de todas as ocorrências (LEHNER, 1998).

Comportamento de forrageio

Os espécimes foram observados sob duas condições experimentais: menor área e menor dispersão de presas (Arena Pequena, 40 x 50 cm) e maior área e maior dispersão de presas (Arena Grande, 100 x 200 cm). Em ambas as arenas, o substrato foi constituído por solo argilo-arenoso (3:1), com 30 cm de profundidade na Arena Grande e 15 cm na Arena Pequena. Nenhum refúgio (pedras, troncos, galhos secos ou folhas) foi deixado disponível durante as observações. Na Arena Grande foram introduzidos 20 exemplares e na Arena Pequena quatro exemplares de *Dermatonotus muelleri*, que foram alimentados com operárias de cupins (Isoptera), oferecidos "*ad libitum*".

Cinco sessões prévias foram realizadas para a categorização e codificação do repertório comportamental. O etograma e o fluxograma foram elaborados com base em dados obtidos durante quatro sessões de observação na Arena Pequena e dez na Arena Grande. As sessões de observação foram realizadas entre fevereiro e abril de 2001 e março e abril de 2002, pelo método do animal focal (LEHNER, 1998) e eram iniciadas ao ocaso e encerradas dez minutos após a captura do último cupim. Para as observações, foi utilizada uma lanterna com filtro de papel celofane azul, a fim de reduzir a perturbação sobre os espécimes pelo efeito da luz artificial.

Para determinar se a distância inicial entre *D. muelleri* e o ponto de liberação das presas influenciava o tempo de captura (tempo decorrido entre o início da atividade do adulto até a primeira captura), a Arena Grande foi demarcada e mapeada em 25 quadrantes de 20 X 40 cm. Em cada sessão, um exemplar de *D. muelleri* era considerado como Animal Focal. O quadrante introdução das presas no terrário era sorteado e o quadrante do espécime de *D. muelleri* era registrado. Para determinar a distância entre o predador e a presa, foi traçada uma reta a partir do centro do quadrante

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

inicial do predador até o centro do quadrante de introdução das presas. Utilizando os valores de largura e comprimento dos quadrantes, foi obtido um triângulo retângulo com catetos de valores conhecidos. Assim, a distância mínima entre predador e presa foi considerada como sendo equivalente ao valor da hipotenusa deste triângulo retângulo, calculada pelo Teorema de Pitágoras ($Hip^2 = Cat^2 + Cat^2$). A relação entre a distância das presas e o tempo de captura da primeira presa, foi verificada pelo teste de correlação de Pearson (r) (KREBS, 1999).

As frequências de cada comportamento foram quantificadas e o fluxograma da atividade de forrageio de *D. muelleri* foi elaborado para comparação entre as duas condições experimentais (Arena Grande e Arena Pequena). Para comparação das frequências de cada comportamento entre as arenas experimentais, foi utilizado o teste t de Student (KREBS, 1999). Para comparação das frequências entre as categorias comportamentais na Arena Grande, foi utilizado o teste "*one way*" ANOVA, com o teste Bonferroni *a posteriori* para contraste de médias (SOKAL & RHOLF, 1995). Já na Arena Pequena, como as frequências das categorias comportamentais não apresentaram distribuição normal e também não foi possível a normalização por equalização matemática, foi utilizado o teste ANOVA *on ranks*, com o teste Dunn *a posteriori* para contraste de médias (SOKAL & RHOLF, 1995).

Comportamento de escavação

Nove sessões preliminares foram realizadas para categorização do repertório e caracterização da sequência comportamental. As observações (n = 11) foram realizadas pelo método do animal focal (LEHNER, 1998), entre fevereiro e abril de 2001 e março e abril de 2002, no período entre 1630h e 2100h. Os exemplares de *Dermatonotus muelleri* foram observados em uma arena de vidro com 7 x 14 x 100 cm, preenchida com solo argilo-arenoso (3:1) até 90 cm de profundidade. As dimensões reduzidas de

largura e comprimento e as laterais de vidro desta arena, possibilitaram a observação do comportamento no interior da câmara subterrânea, independente da posição e profundidade de construção da mesma. O tempo de duração de cada etapa da sequência de escavação foi registrado com o auxílio de um cronômetro analógico.

RESULTADOS

Comportamento de forrageio

O repertório comportamental da atividade de forrageio (tab. 1) pode ser dividido nas seguintes categorias:

- Exploração: comportamentos relacionados à exploração do ambiente e a localização de presas;

- Alimentação: comportamentos de captura e ingestão de presas;

- Limpeza Corporal: comportamentos relacionados à auto-limpeza. Os indivíduos (machos e fêmeas) utilizam as mãos e os pés para limpar a região ventral anterior e posterior, respectivamente, e apenas as mãos para limpar os olhos, a cabeça e a região gular. O movimento de limpeza da região ventral, incluindo a porção gular, é realizado ao longo do eixo longitudinal do corpo, da região anterior para a posterior. Para a cabeça e os olhos, o movimento é realizado ao longo do eixo sagital, da região mediana para a lateral.

- Deslocamento vertical: comportamentos relacionados à escavação.

Alguns comportamentos foram observados apenas em uma das arenas (tab. 1): Permanecer no Túnel e Voltar ao Túnel na Arena Pequena e "Farejar" e Água na Arena Grande (fig. 1, tab. 1). Os demais comportamentos do grupo Deslocamento Vertical, não foram considerados exclusivos da Arena Pequena, pois ocorriam antes do início das sessões de observação na Arena Grande. Na Arena Pequena, ao final do forrageamento,

quando não haviam mais presas disponíveis, os exemplares de *D. muelleri* voltavam à câmara subterrânea de onde emergiram, pelo túnel aberto durante sua saída à superfície. Além disso, retornavam ao túnel sempre que perturbados durante a atividade de forrageio, enquanto na Arena Grande, os túneis não eram utilizados como abrigo durante o forrageamento, sendo explorados apenas em busca de presas.

Em ordem decrescente, os comportamentos de maior frequência na Arena Grande foram Buscar, Parar e Capturar, enquanto que na Arena Pequena foram Capturar, Parar e Buscar (fig. 1). A frequência dos comportamentos Capturar, Parar e Buscar diferiram estatisticamente entre as arenas experimentais: Parar e Buscar tiveram maior frequência na Arena Grande e Capturar na Arena Pequena (fig. 1). Na Arena Grande, Buscar e Parar foram significativamente mais frequentes que todos os outros comportamentos, mas não diferiram entre si; Capturar foi mais frequente que Inchar, Farejar, Auto-limpeza e Água ($F = 39,1$; $p < 0,0001$; tab. 2). Na Arena Pequena, apenas Capturar foi significativamente mais frequente que Cavar e Voltar ao Túnel ($H = 24,80$; $p < 0,0032$; tab. 3).

O comportamento Parar na Arena Pequena teve maior duração (obs. pess.) e, consequentemente, menor frequência que na Arena Grande. Logo, na Arena Grande, os indivíduos de *D. muelleri* movimentaram-se mais. No entanto, isto não resultou em maior número de presas capturadas (número de presas capturadas/indivíduo: Arena Grande = $27,6 \pm 10,12$, $n = 10$; Arena Pequena = $56,5 \pm 30,65$, $n = 4$; $t = 2,27$, $p < 0,05$), pois o sucesso de captura na Arena Grande foi menor (taxa de encontro/captura de presas: Arena Grande = $0,61 \pm 0,10$, $n = 10$; Arena Pequena = $0,80 \pm 0,11$, $n = 4$; teste $t = 3,31$; $p < 0,01$). Não foi observado nenhum tipo de interação agonística entre indivíduos em atividade de forrageamento, em nenhuma das arenas experimentais.

Na fig. 2 estão representados os fluxogramas da atividade de forrageamento nas

duas condições. Na Arena Grande (fig. 2A), o indivíduo procurava ativamente grupos de presas ou trilhas de feromônios, representado como o maior fluxo, número de setas, para o comportamento Buscar. Embora Sentar tenha o mesmo fluxo, a frequência do fluxo (largura das setas) é menor. Quando localizavam as presas, os espécimes de *D. muelleri* permaneciam parados, executando apenas movimentos de captura, se deslocando para outras áreas apenas quando diminuía a frequência de capturas (obs. pess.). A distância entre a posição inicial dos predadores e a das presas foi positivamente correlacionada com o tempo até a primeira captura ($r = 0,75$, $p < 0,05$, $n=10$; tab. 4). Na Arena Pequena (fig. 2B), o indivíduo permanecia parcialmente no túnel ou próximo a sua entrada e, após sua emergência, assumia imediatamente a tática (*sensu* CHAPLEAU ET AL., 1988) senta-espera, representado como o maior fluxo para os comportamentos Parar e Capturar, retornando ao túnel quando perturbado e ao final da atividade de forrageio. Geralmente retornava ao mesmo túnel de onde emergiu, mas também podia escavar um novo túnel.

Dos comportamentos de Defesa e Fuga observados na natureza (tab. 5), apenas os da categoria Fuga foram observados em laboratório: Mergulho-e-submersão e Evasão. Na Arena Grande, quando perturbados, os indivíduos deslocavam-se na direção oposta à fonte de perturbação ou adentravam na água e refugiavam-se no fundo do recipiente artificial. O comportamento de Mergulho-e-natação provavelmente seria observado, caso o recipiente de água tivesse maior área. Em apenas uma ocasião, um macho adulto evadiu-se e abrigou-se no mesmo túnel de onde emergiu. Na Arena Pequena os indivíduos se deslocavam rapidamente em direção ao túnel e lá se abrigavam.

Comportamento de escavação

Os indivíduos de *Dermatonotus muelleri* enterram-se escavando com os membros anteriores, com a cabeça posicionada em um ângulo de quase 90° em relação ao corpo, com o focinho encostado no solo, o que fornece apoio para a cintura escapular durante o movimento de remoção do solo com os membros anteriores (tab. 6, fig. 3A). Nesta etapa, o solo é removido para os lados, com movimentos alternados dos membros anteriores. Depois que a cintura escapular fica abaixo do nível do solo, os indivíduos deixam de remover o substrato pelos lados, arremessando-o por baixo do corpo, também com movimentos alternados dos membros anteriores, utilizando os pés para empurrar o solo acumulado sob o corpo para trás (tab. 6, fig. 3B). Após estar totalmente abaixo do nível do solo, empurra o solo acumulado sob o corpo para trás e para cima, fechando o túnel enquanto cava até o local onde construirá a câmara subterrânea (tab. 6, fig. 3C). Para construção da câmara subterrânea (fig. 3C, seta), *D. muelleri* assume posição paralela em relação ao nível do solo, e distende conjuntamente os membros anteriores e posteriores, pressionando o solo acima do corpo com a região dorsal. Alarga a câmara lateralmente com movimentos laterais dos membros anteriores. Para aumentar a profundidade da câmara, utiliza os membros posteriores, movimentando-os alternadamente contra o solo, num movimento de varredura, de maneira similar a outros anuros que escavam com os membros posteriores, e.g. *Glyphoglossus molossus* Günther, 1869 "1868" (EMERSON, 1976). O tempo total para completar a seqüência do comportamento foi de 71 s ± 30, 66 (n = 11), e a etapa de maior duração foi Enterrar o Corpo (fig. 4).

DISCUSSÃO

Comportamento de forrageio

A utilização de cupins como alimento durante as observações do comportamento de forrageio foi baseada em observações naturalísticas e na análise do conteúdo estomacal de exemplares de *D. muelleri*. A dieta de seis espécimes de *D. muelleri*, coletados durante eventos reprodutivos, foi constituída preponderantemente por formigas (55,34%, n = 202 ítens) ou cupins (23,35%, n = 85 ítens), mas os cupins representam um maior volume da dieta (formigas = 0,59 ml; cupins = 21,25 ml) (NOMURA & ROSSA-FERES, dados não publicados).

A alimentação especializada em cupins e formigas é geralmente associada ao hábito fossorial e a morfologia especializada: corpo curto, globular, cabeça e olhos pequenos e ausência de tímpano (DUELLMAN & TRUEB, 1986; EMERSON, 1976; ISACCH & BARG; 2002; TRUEB & GANS, 1983). Essas características são encontradas em *D. muelleri* e em outros microhilídeos (RÖDEL & BRAUN, 1999; SOLÉ ET AL., 2002). Em bufonídeos, a especialização na predação de formigas foi relacionada à pequena largura da boca e à ausência de dentes (ISACCH & BARG, 2002), características também encontradas em *D. muelleri*.

Dermatonotus muelleri apresentou táticas (*sensu* CHAPLEAU ET AL., 1988) distintas nas duas condições experimentais: forrageamento senta-espera na Arena Pequena e forrageamento ativo na Arena Grande. Predadores que adotam a tática senta-espera são sendentários, atacando aquelas presas que entram em seu campo de visão; já predadores que forrageiam ativamente buscam pelas presas, permanecendo mais em movimento (PERRY, 1999). Na natureza, *D. muelleri* apresenta comportamento de forrageamento ativo (obs. pess.), como observado na Arena Grande. Nesta Arena, as presas encontravam maior oportunidade de fuga e de dispersão do que na Arena

Pequena, o que explica a redução do sucesso de captura e a menor quantidade de presas capturadas por indivíduo. Já a agregação das presas foi maior nas reduzidas dimensões da Arena Pequena favorecendo a adoção do comportamento senta-espera. Assim, as dimensões da área de forrageamento determinaram o padrão de distribuição das presas que, por sua vez, influenciou na tática alimentar exibida por *D. muelleri*.

A tática senta-espera é geralmente associada ao hábito alimentar especializado (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Espécies com hábito alimentar especializado, que forrageiam busca ativa apresentam mecanismos antipredatórios eficientes, como as toxinas de algumas espécies de bufonídeos e dendrobatídeos e locomoção saltatória (DUELLMAN & LIZANA, 1994; DUELLMAN & TRUEB, 1986; STRÜSSMANN ET AL., 1984). Aparentemente, a pressão de predação é um fator limitante para a adoção da tática de busca-ativa. *Dermatonotus muelleri* tem alimentação especializada e forrageia por busca ativa se deslocando por caminhada, mas não apresenta mecanismos antipredatórios eficientes (*sensu* BRODIE JR ET AL., 1991).

Uma possível explicação para a associação entre especialização alimentar e a tática de busca-ativa com locomoção por caminhada em *D. muelleri*, pode estar nas características do hábitat. Em ambientes de clima imprevisível, recursos chave, como alimento e ambientes propícios para reprodução, podem estar segregados espacialmente, obrigando os anuros a realizarem migrações entre estas áreas (SINSCH, 1988). Em decorrência dessas características do hábitat, a locomoção por caminhada em anuros, é selecionada por pressões derivadas da tática alimentar e da necessidade de deslocamento entre manchas de hábitat; caso a pressão de predação fosse mais relevante, a locomoção saltatória seria esperada (DUELLMAN & LIZANA, 1994; EMERSON, 1976). A locomoção por caminhada é vantajosa para as atividades migratórias ou prolongadas, devido ao menor custo aeróbico quando comparado à

locomoção saltatória, que limita a quantidade de tempo de atividade dos anuros e exige um grande período de latência entre estes eventos, para reposição do déficit aeróbico (DUELLMAN & TRUEB, 1986; EMERSON, 1976; POUGH, 1980). Nestas condições ambientais, a atividade de forrageamento ativo proporciona uma maior probabilidade de encontro de presas e oportunidades para a localização de fontes de recursos concentrados (EMERSON, 1976).

Na área de estudo, exemplares de diversas espécies de anuros foram observados alimentando-se em termitários: *Elachistocleis bicolor* (Guérin Méneville, 1838), *Scinax fuscavarius* (A. Lutz, 1925), *Physalaemus nattereri* (Steindachner, 1863) e *Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826 (obs. pess.). Esta observação, e o aumento da abundância de isópteros durante a estação úmida (PINHEIRO ET AL., 2001), indica que os cupins constituem um recurso chave para várias espécies de anuros da região. Apesar de não ter sido observado em termitários, *D. muelleri* pode especializar-se em cupins, uma vez que exibe táticas alternativas, que possibilitam suportar períodos onde o recurso não está disponível: comportamento de escavação e construção de uma câmara subterrânea para estivação durante a estação seca. Po outro lado, especialização alimentar propicia uma redução do tempo necessário para a obtenção dos requerimentos energéticos básicos, após um longo período de estivação. Além disso, essa energia é necessária para as atividades metabólicas basais do organismo, para a reprodução e para acúmulo de energia para o próximo período de estivação (DUELLMAN & TRUEB, 1986; GRIFFITHS, 1975; SCHOENER, 1971). Por outro lado, o comportamento de procura em ambientes escassos em presas, aumenta o custo energético da atividade de forrageio, e esta tática apenas alcança um ponto ótimo se o indivíduo for capaz de estimar a abundância de presas a fim de ordenar a busca em diferentes áreas (SCHOENER, 1971).

Dois comportamentos presentes no repertório de *D. muelleri* podem estar

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

relacionados à avaliação da riqueza e/ou abundância de itens alimentares, nas áreas de forrageio: "Farejar" e Vibrar o Dedo IV do Membro Posterior. O primeiro comportamento, é relacionado à percepção olfativa das trilhas de feromônios utilizados na comunicação de insetos sociais (RUPERT & BARNES, 1994; DUELLMAN & TRUEB, 1986). Uma vez localizada a trilha, os espécimes poderiam segui-la até uma área de maior abundância (DUELLMAN & TRUEB, 1986), exatamente como observado na Arena Grande. Isso reduz os gastos com a procura aleatória e tempo de procura, e forneceria indícios da abundância e do tipo de presas (formigas ou cupins) disponíveis para captura.

Já o comportamento Vibrar o Dedo IV do Membro Posterior, pode estar relacionado com a atração de cupins por imitação de algum sinal vibratório de comunicação. Em algumas ocasiões, foram observados cupins mordendo os membros posteriores de indivíduos em ambas as arenas, mas não foi possível relacionar este comportamento da presa ao comportamento específico de vibração do dedo do predador. Pelo menos uma outra espécie de anuro, apresenta comportamento semelhante para atração de presas (e.g. *Ceratophrys calcarata* Boulenger, 1890), mas é dirigido à presas visualmente orientadas (MURPHY, 1976 *apud* DUELLMAN & TRUEB, 1986). Esta hipótese será testada em trabalho futuro.

Comportamento de escavação

A maioria dos anuros erguem ou abaixam suas cabeças movendo seus corpos para cima ou para baixo, ou arqueando suas costas e estendendo suas pernas, como em posturas defensivas (CEI, 1980; DUELLMAN & TRUEB, 1986; EMERSON, 1976). *Dermatonotus muelleri* é capaz de flexionar a cabeça em um ângulo de quase 90° independente da movimentação corporal; *Hemisus marmoratus* e *Dermatonotus muelleri* são as únicas espécies conhecidas com este comportamento (EMERSON, 1976;

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

este trabalho).

Uma outra diferença entre *Dermatonotus muelleri* e os demais anuros escavadores, é o fato de enterrarem primeiro a cabeça: 95% dos anuros se enterram pela parte posterior do corpo, escavando com os membros posteriores (EMERSON, 1976). Algumas destas espécies são capazes de cavar para frente quando no subsolo, com diferentes graus de eficiência (e.g. *Rhinophrynus dorsalis* Duméril & Bibron, 1845, TRUEB & GANS, 1983; *Bufo calamita* Laurenti, 1768 e *B. viridis* Laurenti, 1768, EMERSON, 1976). As espécies restantes (5%), podem utilizar a cabeça e o focinho [e.g. *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799), MARTINS, 1988; *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1799) e *E. bicolor*, obs. pess.] ou os membros anteriores [e.g. *Hemisus marmoratus* (Steindachner, 1863), EMERSON, 1976; *Dermatonotus muelleri*, este trabalho] para se enterrarem. Espécies que utilizam o focinho para escavação, geralmente o fazem para construção de ninhos subterrâneos (EMERSON, 1976; MARTINS, 1988), com exceção das duas espécies de *Elachistocleis* (obs. pess.).

A escavação com os membros posteriores é considerada uma exadaptação (*sensu* GOULD & VRBA, 1982 *apud* EMERSON, 1994) da locomoção aos saltos, pois exige poucas modificações no desenho da estrutura corporal básica dos anuros (EMERSON, 1976). Em espécies que escavam com o focinho, mas não utilizam os membros anteriores para remoção do substrato (e.g. *L. fuscus*), tais modificações também não representam grandes desvios deste padrão corporal (FREITAS, 2001). Já para as espécies que removem o substrato com os membros anteriores, como *D. muelleri,* o comportamento de escavação exige maiores modificações do desenho estrutural do corpo dos anuros, especialmente dos músculos e ossos relacionados ao crânio e à cintura escapular (EMERSON, 1976; FREITAS, 2001).

VIZOTTO (1967) descreve o comportamento de escavação de *D. muelleri* "à

semelhança de *Eupemphix nattereri* (= *Physalaemus nattereri*)", que escava com os membros posteriores. Apesar de, na construção da câmara subterrânea, *Dermatonotus muelleri* empregar movimentos semelhantes à escavação com membros posteriores, não foram observados indivíduos utilizando estes movimentos para a atividade de escavação. A semelhança do comportamento de alargamento da câmara subterrânea, em *D. muelleri*, com os movimentos de escavação de espécies que utilizam os membros posteriores, indicam que a espécie ancestral de *D. muelleri* provavelmente escavava com os membros posteriores. *Hemisus marmoratus*, pode eventualmente escavar com os membros posteriores, alternando para escavação com membros anteriores uma vez abaixo do nível do solo (EMERSON, 1976). Em *H. marmoratus*, a escavação com membros anteriores pode ser uma especialização secundária, por proporcionar a construção eficiente de sistemas de túneis subterrâneos, mas também devido a maior eficiência na atividade de escavação (EMERSON, 1976). PACKER (1963) registrou que *Heleioporus eyrei* (Gray, 1845), espécie que escava com os membros posteriores, demora de 6,6 a 7,3 min. para se enterrar, enquanto que a sequência comportamental completa em *D. muelleri* variou entre 0,5 a 2 min., dependendo da profundidade da câmara subterrânea. *Hemisus marmoratus* apresenta uma velocidade escavação de 16 cm/min., enquanto que a velocidade de escavação em *G. molossus*, que escava com os membros posteriores, é de 5,9 cm/min. (EMERSON, 1976).

Independente do tipo de comportamento de escavação apresentado, o hábito fossorial pode proporcionar uma gama de oportunidades ecológicas: alimentação e movimentação subterrânea; alimentação na superfície e quiescência subterrânea; alimentação na superfície e torpor subterrâneo sazonais; e construção de ninhos subterrâneos (EMERSON, 1976; KAMINSKY *ET AL.*, 1999; MARTINS, 1988; PACKER, 1963; SINSCH, 1988).

A importância ecológica do comportamento de escavação em *D. muelleri*, está intimamente associada as características do ambiente de ocorrência da espécie (capíulo 1). Devido à estação seca, *D. muelleri* apresenta comportamento de forrageio na superfície e comportamento de escavação, para construção da câmara subterrânea de estivação, sazonalmente delimitados: forrageiam na estação chuvosa e passam a estação seca na câmara subterrânea. O acompanhamento de um indivíduo em um terrário de vidro, permitiu observar que o espécime se enterrou em profundidades entre 6 e 53 cm, construindo câmaras subterrâneas com cerca de 5 a 10 mm de espaço ao seu redor, permanecendo enterrado por sete meses. Indivíduos mantidos em terrários no laboratório, também deixaram de forragear a partir de maio e a partir de março já não são mais encontrados indivíduos em atividade de reprodução no campo (capítulo 1). RUIBAL ET AL. (1969) estudando a ecologia de *Scaphiopus hammondii* [=*Spea hammondii* (Baird, 1859)], anuro que ocorre de hábitat xérico, descrevem que os animais se enterram em profundidades entre 8 e 91 cm, permanecendo em contato com terra por todos os lados, por até nove meses. Várias outras espécies de anuros utilizam o comportamento de escavação para suportar períodos de seca (e.g. BASTOS & ABE, 1998; HOFFMAN & KATZ, 1989; RUIBAL ET AL., 1969).

Os agricultores da região de Vitória Brasil, SP, relatam a presença de grandes quantidades de *D. muelleri* encontrados durante a atividade de tombamento de terra na preparação para plantio e substituição de culturas. Os indivíduos são encontrados associados à raízes de citros, café e milho. Aparentemente, estas áreas são utilizadas por *D. muelleri* como sítio de estivação, onde permanecem enterrados durante a estação seca. Mantendo uma concentração osmótica igual à tensão de umidade do solo, anuros podem permanecer enterrados por longos períodos de tempo e evitar a perda excessiva de água (HOFFMAN & KATZ, 1989; RUIBAL ET AL., 1969). O controle da concentração

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

osmótica pode ser feito pela produção e retenção de uréia: se a produção de uréia aumentar a uma taxa igual a tensão de umidade do solo, evita-se a perda de água para o solo (McClanahan, Jr, 1972; Ruibal, 1969). Por paresentar este mecanismo de retenção de água, *S. hammondii* elimina grandes quantidades de urina quando removidos de seu sítio de estivação (Ruibal et al., 1969). *Dermatonotus muelleri* também apresentou este comportamento nas ocasiões que era visto emergindo ou quando era desenterrado (obs. pess.), reforçando a idéia do controle osmótico pela retenção de uréia no corpo.

O contato com o solo por todos os lados, é mais eficiente para a absorção de água do solo pelo diferencial osmótico (Hoffman & Katz, 1989; Ruibal et al., 1969), mas não é eficiente em condições de solos extremamente secos, onde o potencial de água no solo seria muito baixo para ser contornado pela retenção de solutos nos fluidos corporais (McClanahan et al., 1976). Nesta situação, casulos, formados por camadas de pele morta, podem atuar como uma barreira mais efetiva para a retenção de água (Lee & Mercer, 1967; McClanahan et al., 1976). Indivíduos de *D. muelleri* desenterrados durante o período de estivação, também apresentavam o corpo envolvido por esta camada de pele morta, exceto as aberturas bucal e nasais (obs. pess.). Assim, o hábitat de *D. muelleri* passa por períodos extremamente secos, onde a retenção de uréia provavelmente atua como uma reserva de água em vez de mecanismo de controle osmótico (Bentley, 1966; Lee & Mercer, 1967), e a perda d'água é evitada pela formação do casulo e pela construção da câmara subterrânea, que diminui a superfície de contato entre o espécime e o solo.

É possível que *D. muelleri* apresente comportamento alimentar subterrâneo, uma vez que o comportamento de escavação apresenta características que, segundo Duellman e Trueb (1986) e Emerson (1976), são adequadas para a alimentação

subterrânea, como a construção de um sistema de túneis estáveis, o posicionamento dos órgãos sensoriais olfativo e auditivo no sentido da escavação, a construção de uma câmara subterrânea com espaço necessário para captura de presas, e o casulo constituído por uma camada delgada de pele, não fechada na boca, que pode permitir alguma movimentação sem afetar sua integridade estrutural.

Assim, *D. muelleri* pode eventualmente alimentar-se na câmara subterrânea, ou durante a atividade de escavação, caso encontre presas acessíveis ou seus ninhos subterrâneos. O microhábitat de estivação de *D. muelleri*, em áreas de cultivos de café, citros e milho, proporciona o encontro com larvas de insetos que atacam as raízes das plantas destas culturas. Pelo menos uma espécie de térmita [*Procornitermes striatus* (Hagen, 1858)] é uma importante praga em culturas de milho, larvas de duas espécies de coleóptero, *Naupactus cervinus* (Boh., 1840) e *N. rivulosus* (Oliv., 1790), são pragas em citros e café, e a larva de uma espécie de mosca, *Chiromyzia vittata* Wied, 1820, é praga de raízes de café (GALLO ET AL., 2002). Embora não tenha sido feito nenhum teste de predação, o tamanho das larvas (*N. cervinus* = 5 mm; *N. rivulosus* = 22 mm; *C. vittata* = 25 mm; GALLO ET AL., 2002), não elimina a possibilidade de captura. Mesmo que as larvas de *N. rivulosus* e *C. vittata* possam ser consideradas grandes quando comparadas aos cupins, o tamanho indicado é o comprimento máximo da larva, podendo ser encontrados tamanhos menores (GALLO ET AL., 2002). Ainda assim, durante eventos reprodutivos de cupins, *D. muelleri* foi observado alimentando-se de formas reprodutivas aladas, capturando-as com a língua e manipulando-as com a boca para engolir seguindo o eixo longitudinal do corpo do térmita (comprimento de térmitas aladas = 16,85 ± 1,64; n = 9; obs. pess.). Este comportamento possibilita a ingestão de presas grandes.

Apesar de poder se alimentar enquanto enterrado, *D. muelleri* e outros anuros

fossoriais apresentam regulação endógena de ritmicidade biológica. *Scaphiopus couchii* BAIRD, 1854, apresenta período de inatividade mesmo quando condições de luminosidade, temperatura e umidade, foram mantidas constantes em laboratório, permanecendo enterrados por 8 meses (MCCLANAHAN, 1972). Todos os exemplares de *D. muelleri* mantidos em laboratório, permaneceram enterrados entre quatro e sete meses. Este padrão pode ser considerado representativo do ritmo em livre-curso (*sensu* ROTENBERG ET AL., 1999), presente em *D. muelleri* e outros anuros fossoriais. Assim, a chuva não é um estímulo necessário para a emergência destes anuros (MCCLANAHAN, 1972; RUIBAL ET AL. 1969) e mecanismos intrínsecos, como esgotamento das reservas nutricionais adquiridas durante o período de atividade, podem ser determinantes para o final do período de estivação. Espécimes de *D. muelleri* e de *S. hammondii* podem ser encontrados, em atividade de forrageamento, antes do início da estação chuvosa (RUIBAL ET AL., 1969; capítulo 1). Indivíduos de *S. hammondii*, retirados dos respectivos sítios subterrâneos, apresentavam algum conteúdo no estômago, o que demonstra atividade na superfície anterior ao início da estação chuvosa (RUIBAL ET AL., 1969).

O ritmo circanual (*sensu* ROTENBERG ET AL., 1999) de anuros fossoriais, aparentemente, envolve migrações verticais no solo, durante o período de estivação. No início da estação seca, apresentam geotaxia positiva, atingindo as maiores profundidades no decurso deste período e, próximo ao final da estação seca, esta tendência se inverte e os anuros aproximam-se da superfície, expondo o focinho ou parcialmente o corpo, por longos períodos (BRAGG, 1965 *apud* RUIBAL ET AL., 1969; RUIBAL ET AL., 1969). A emersão noturna verificada em *D. muelleri* é semelhante à descrita para *S. hammondii* e *H. eyrei* (PACKER, 1963; RUIBAL ET AL., 1969), e expõe os animais às condições climáticas, as quais estimulam a atividade de forrageamento ou

não, caso as condições sejam desfavoráveis. Neste caso, os animais permanecem enterrados ou podem ser excitados à atividade de forrageamento por estimulação endógena, i.e., ausência de reservas nutricionais.

Considerações finais

A distribuição de presas e a pronunciada estação seca, são importantes na determinação das atividades de forrageamento e de estivação de *D. muelleri*. A especialização alimentar também está intimamente relacionada com a atividade de estivação. Caso condições metabólicas intrínsecas, i.e. nutricionais, sejam determinantes para a duração do período de estivação, uma situação de baixa reserva de alimento pode acarretar o final deste período em épocas inadequadas. Devido à estação seca na região, o solo permanece superficialmente compactado (obs. pess.), e os espécimes permaneceriam aprisionados nas câmaras subterrâneas. A seleção de sítio de estivação associada a raízes de plantas de sistemas agrícolas, pode apresentar valor adaptativo, uma vez que o solo destas culturas são mantidos úmidos através de irrigação artificial e, pelas pragas associadas, podem permitir eventos de alimentação subterrânea.

Manter um balanço energético positivo em ambientes de clima imprevisível, onde os recursos apresentam distribuição descontínua, parece ser um fator limitante para a atividade reprodutiva. Os organismos apenas deslocam energia para as atividades reprodutivas uma vez saciados os requerimentos metabólicos basais e os gastos com o forrageamento (GIESEL, 1976). O comportamento de forrageamento (busca ativa), o hábito alimentar especializado numa presa extremamente nutritiva e o comportamento de escavação são importantes para a atividade de reprodução (capítulo 1), pois garantem um balanço energético positivo, e permitem que os espécimes concentrem energia para o esforço reprodutivo. Assim, os comportamentos de forrageamento e de escavação apresentam alto valor adaptativo para a espécie, sendo moldados por pressões do hábitat

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

e do clima, como a distribuição de presas e a pronunciada estação seca.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BASTOS, R.P. & ABE, A.S. 1998. Dormancy in the Brazilian horned toad *Ceratophrys aurita* (Anura, Leptodactylidae). **Ciência e Cultura Journal of the Brazilian Association for the Advancement of Science,** São Paulo, **50** (1): 68-70.

BENTLEY, P.J. 1966. Adaptations of Amphibia to arid environments. **Science,** Washington, **152**: 619-623.

BRAGG, A.N. 1965. **Gnomes of the Night.** Philadelphia, Univ. Penna. Press. *Apud*: R. RUIBAL; L. TEVIS JR & V. ROIG. 1969. The terrestrial ecology of *Scaphiopus hammondii*. **Copeia,** Lawrence, **1969** (3): 571-584.

BRODIE JR, E.D.; D.R. FORMANOWICZ JR & E.D. BRODIE III. 1991. Predator avoidance and antipredator mechanisms: distincts pathways to survival. **Ethology Ecology and Evolution,** Firenze, **3**: 73-77.

CEI, J.M. 1980. **Amphibians of Argentina.** Firenze, Tipografia Il Sedicesimo, +609p.

CHAPLEAU, F.; P.H. JOHANSEN & M. WILLIANSON. 1988. The distinction between pattern and process in evolutionary biology: the use and abuse of the term 'strategy'. **Oikos,** Copenhagen, **53**: 136-138.

DIMMITT, M.A. & R. RUIBAL. 1980. Exploitation of food resources by spadefoot toads (*Scaphiopus*). **Copeia,** Lawrence, **1980** (4): 854-862.

DUELLMAN, W.E. 1999. Distribution patterns of amphibians in South America, p. 255-329 . *In*: W.E. DUELLMAN. (Ed). **Patterns of distribution of amphibians: a global perspective.** Baltimore, The Johns Hopkins University Press.

DUELLMAN, W.E. & M. LIZANA. 1994. Biology of a sit-and-wait predator, the leptodactylid frog *Ceratophrys cornuta*. **Herpetologica,** Lafayette, **50** (1): 51-64.

DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB. 1986. **Biology of amphibians.** New York, McGraw-Hill Book Company, +670p.

EMERSON, S.B. 1976. Burrowing in frogs. **Journal of Morphology,** New York, **149**: 437-458.

FREITAS, E.F.L. 2001. **Adaptações esqueléticas para a escavação em *Leptodactylus fuscus* e *Physalaemus nattereri* (Anura, Leptodactylidae).** Botucatu, Tese de doutoramento, Instituto de Biociências, UNESP, +72p.

GALLO, D.; O. NAKANO; S. SILVEIRA-NETO; R.P.L. CARVALHO; G.P. BAPTISTA; E. BERTI-FILHO; J.R.P. PARRA; R.A. ZUCCHI; S.B. ALVES; J.D. VENDRAMIM; L.C. MARCHINI; J.R.S. LOPES & C. OMOTO. **Entomologia Agrícola.** Piracicaba, FEALQ, +920p.

GANS, C. 1986. Functional morphology of predator-prey relationships, p. 6-23. *In*: M.E. FEDER & G.V. LAUDER. (ed). 1986. **Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates.** Chicago e London, The university of Chicago Press, +197p.

GIESEL, J.T. 1976. Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments. **Annual Review of Ecology and Systematics,** Palo Alto, **7**: 57-79.

GOULD, S.J. & E. VRBA. 1982. Exaptation: a missing term in the science of form. **Paleobiology,** Jacksonville, **8**: 4-15. *Apud*: S. EMERSON. 1994. Testing pattern predictions of sexual selection: a frog example. **The American Naturalist,** Chicago, **145** (5): 848-869.

GREENE, H.W. 1986. Natural history and evolutionary biology, p. 99-108. *In*: M.E. FEDER & G.V. LAUDER. (ed). 1986. **Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates.** Chicago e London, The



university of Chicago Press, +197p.

GRIFFITHS, D. 1975. Prey availability and the food of predators. **Ecology,** Durham, **56**: 1209-1214.

HOFFMAN, J. & U. KATZ. 1989. The ecological significance of burrowing behaviour in the toad (*Bufo viridis*). **Oecologia,** Berlin, **81**: 510-513.

ISACCH, J.P. & M. BARG. 2002. Are bufonid toads specialized ant-feeders? A case test from the Argentinean flooding pampa. **Journal of Natural Hystory,** London, **36**: 2005-2012.

KAMINSKY, S.K.; K.E. LINSENMAIR & T.U. GRAFE. 1999. Reproductive timing, nest construction and tadpole guidance in the African pig-nosed frog, *Hemisus marmoratus*. **Journal of Herpetology,** Columbus, **33** (1): 119-123.

KATZ, U.1989. Strategies of adaptation to osmotic stress in anuran Amphibia under salt and burrowing conditions. **Comparative Biochemistry And Physiology,** New York**, 93A** (4): 499-503.

KREBS, C.J. 1999. **Ecological Methodology**. Menlo Park, Addison Wesley Longman Inc, +620p.

LAVILLA, E.O.; F.B. CRUZ & G.J. SCROCCHI. 1995. Amphibiens et reptiles de la station biologique "Los Colorados" dans la province de Salta, Argentine. **Revue Française d'Aquarologie,** Nancy, **22** (1-2): 51-58.

LEE, A.K. & E.H. MERCER. 1967. Cocoon surrounding desert-dwelling frog. **Science,** Washington, **157**:87-88.

LEHNER, P.N. 1998. **Handbook of Ethological Methods. 2 Ed**. Cambridge, Cambridge University Press, +672p.

MACARTHUR, R.H. & E.R. PIANKA. 1966. On optimal use of a patchy environment. **The American Naturalist,** Chicago, **100** (916): 603-609.

MARTINS, M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). **Revista Brasileira de Biologia,** São Carlos, **48** (4): 969-977.

MCCLANAHAN JR, L. 1972. Changes in body fluids of burrowed spadefoot toads as a function of soil water potential. **Copeia,** Lawrence, **1972** (2): 209-216.

MCCLANAHAN JR, L.; V.H. SHOEMAKER & R. RUIBAL. 1976. Structure and function of the cocoon of a Ceratophryd frog. **Copeia,** Lawrence, **1976** (1): 179-185.

MURPHY, J.B. 1976. Pedal luring in the leptodactilidae frog, *Ceratophrys calcarata* Boulenger. **Herpetologica,** Lafayette, **32**: 339-341. *Apud*: W.E. DUELLMAN & L. TRUEB. 1986. **Biology of amphibians.** New York, McGraw-Hill Book Company, +670p.

PACKER, W.C. 1963. Dehydration, hydration, and burrowing behavior in *Heleioporus eyrei* (Gray) (Leptodactylidae). **Ecology,** Durham, **44** (4): 643-651.

PERRY, G. 1999. The evolution of search modes: ecological versus phylogenetic perspectives. **The American Naturalist,** Chicago, **153** (1): 98-109.

PINHEIRO, F.; I.R. DINIZ; D. COELHO & M.P.S. BANDEIRA. 2002. Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. **Austral Ecology,** Carlton, **27**: 132-136.

POUGH, F.H. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods. **The American Naturalist,** Chicago, **115** (1): 92-112.

RÖDEL, M.O. & U. BRAUN. 1999. Association between anurans and ants in a west African savanna (Anura: Microhylidae, Hyperoliidae and Hymenoptera: Formicidae). **Biotropica,** Washington, **31** (1): 178-183.

ROSSA-FERES, D.C. & J. JIM. 2001. Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfíbios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia,** Curitiba, **18** (2): 439-454.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

ROTENBERG, L.; N. MARQUES & L. MENNA-BARRETO. 1999. Desenvolvimento da Cronobiologia, 23-44. *In*: N. MARQUES & L. MENNA-BARRETO. (orgs.). **Cronobiologia: Princípios e Aplicações.** Rio de Janeiro e São Paulo, Editora Fiocruz/Edusp, +321.

RUIBAL, R.; L. TEVIS JR & V. ROIG. 1969. The terrestrial ecology of *Scaphiopus hammondii*. **Copeia,** Lawrence, **1969** (3): 571-584.

RUPERT, E.E. & R.D. BARNES. 1994. **Invertebrates Zoology. 6 Ed.** New York, Faunders College Publishing, +1056p.

SCHOENER, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics,** Palo Alto, **2**: 369-404.

SINSCH, U. 1988. Seasonal changes in the migratory behaviour of the toad *Bufo bufo*: direction and magnitude of movements. **Oecologia,** Berlin, **76**: 390-398.

SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1995. **Biometry. 3 Ed.** W.H. New York, Freeman and Company, +887p.

SOLÉ, M.; L. KETTERL; M. DI-BERNARDO & A. KWET. 2002. Ants and termites are the diet of the microhylid frog *Elachistocleis ovalis* (Schneider, 1799) at an *Araucaria* forest in Rio Grande do Sul, Brazil. **Herpetological Bulletin,** London, **79**: 14-17.

STEARNS, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. **The Quarterly Review of Biology,** Chicago, **51** (1): 3-47.

STRÜSSMANN, C.; M.B.R. VALE; M.H. MENEGHINI & W.E. MAGNUSSON. 1984. Diet and foraging mode of *Bufo marinus* and *Leptodactylus ocellatus*. **Journal of Herpetology,** Columbus, **18** (2): 138-146.

TRUEB, L. & C. GANS. 1983. Feeding specialization of the Mexican Burrowing toad, *Rhinophrynus dorsalis* (Anura: Rhinophrynidae). **Journal of Zoology,** London, **199**: 189-208.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

VIZOTTO, L.D. 1967. **Desenvolvimento de anuros da região norte-ocidental do Estado de São Paulo.** São José do Rio Preto, Tipografia Rio Preto, +161p.

WILBUR, H.M.; D.W. TINKLE & J.P. COLLINS. 1974. Environmental certainty, trophic level, and resource availability in life history evolution. **The American Naturalist,** Chicago, **108** (964): 805-817.

FIGURAS E TABELAS

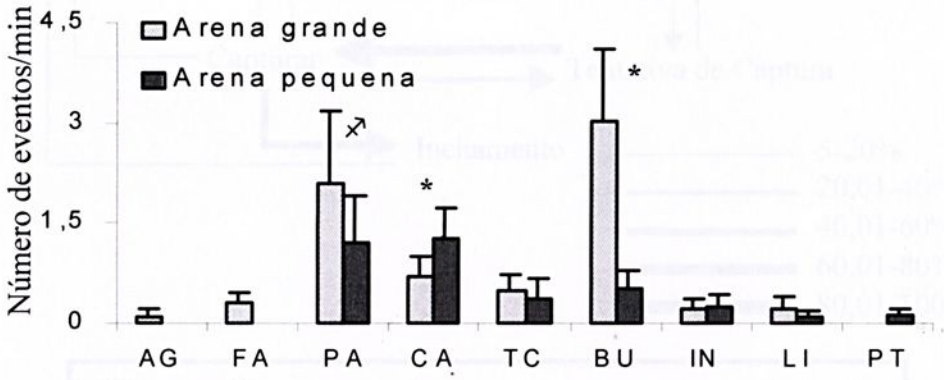


Figura 1. Número de eventos por categoria comportamental em duas arenas experimentais com dimensões diferentes. AG – água; FA – farejar; PA – parar; CA – capturar; TC – tentativa de captura; BU – buscar; IN – inchar; LI – auto-limpeza; PT - permanecer no túnel. Os símbolos indicam diferenças significativas na frequência de mesmos comportamentos nas diferentes arenas: (*) $p < 0,05$, (↗) $p = 0,079$.

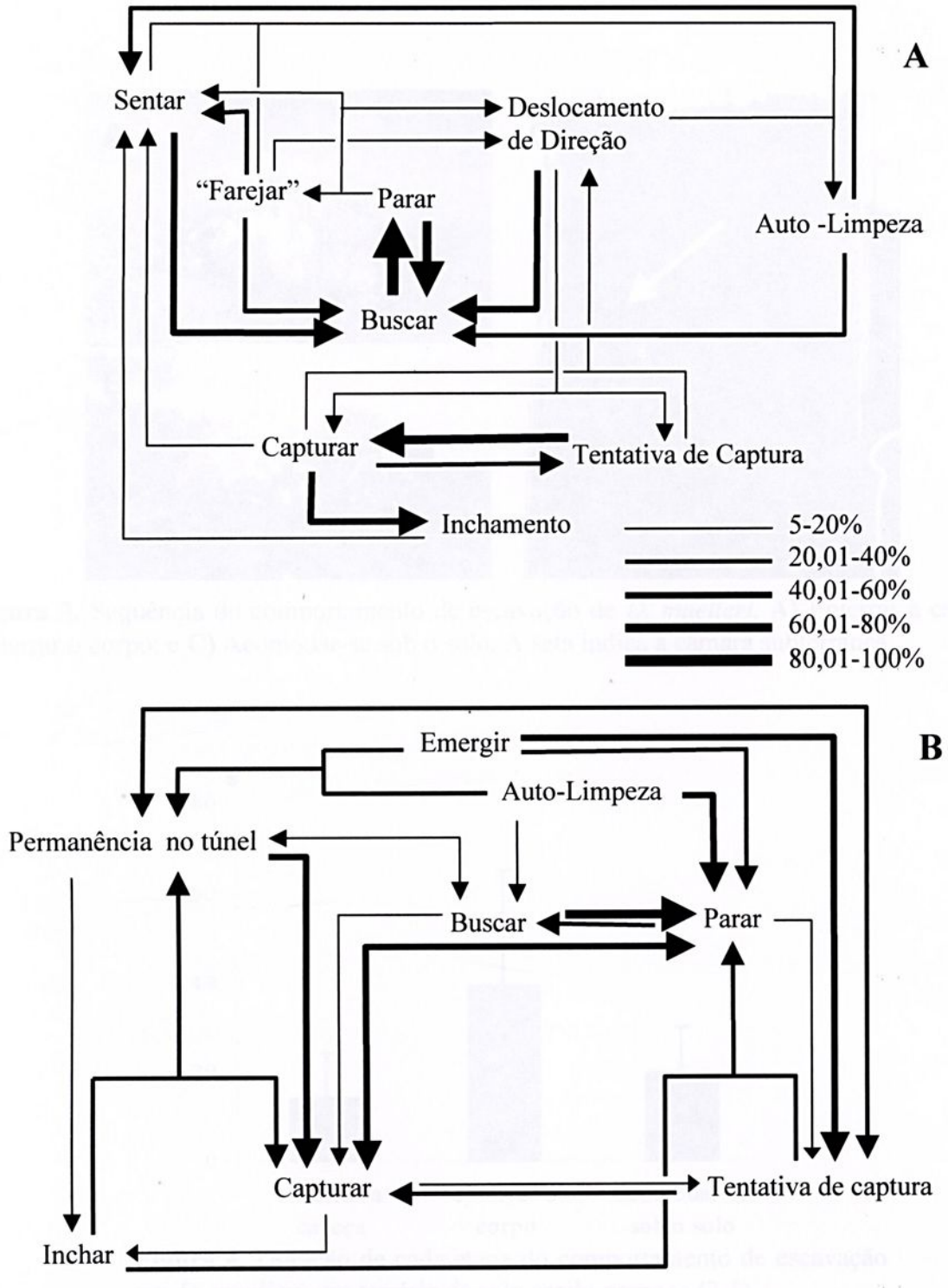


Figura 2. Fluxograma da atividade de forrageio de *Dermatonotus muelleri*: (**A**) Arena Grande e (**B**) Arena Pequena.

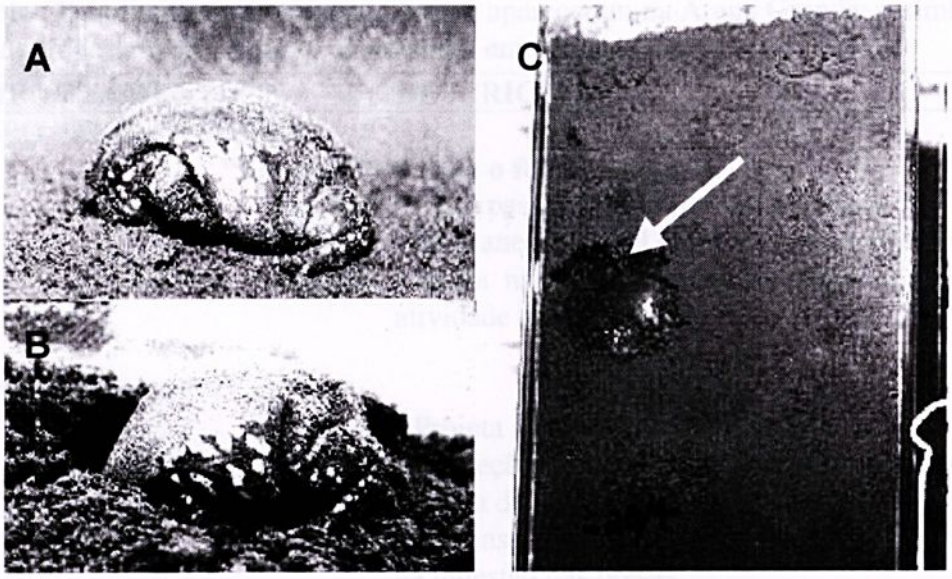


Figura 3. Sequência do comportamento de escavação de *D. muelleri.* **A)** Enterrar a cabeça; **B)** Enterrar o corpo; e **C)** Acomodar-se sob o solo. A seta indica a câmara subterrânea.

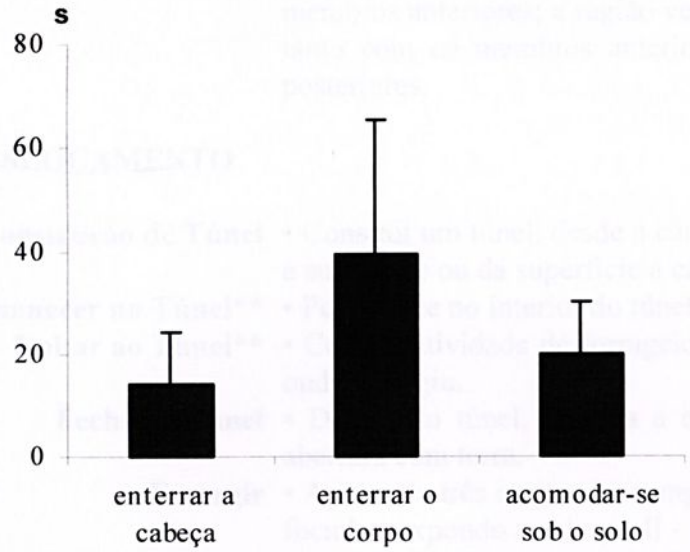


Figura 4. Duração de cada etapa do comportamento de escavação em *D. muelleri*, em terrário de solo argilo-arenoso (3:1).

Tabela 1. Repertório comportamental de forrageio de *Dermatonotus muelleri*. O símbolo (*) indica comportamentos que só apareceram na Arena Grande; o símbolo (**) indica comportamentos que só apareceram em arena pequena.

COMPORTAMENTO	DESCRIÇÃO
GRUPO "EXPLORAÇÃO"	
"Farejar"*	• **Toca o focinho no solo.**
Buscar	• Cada passo emitido por deslocamento.
Parar	• Permanece imóvel entre eventos de deslocamento.
Água*	• Entra na água; pode permanecer imóvel ou em atividade de natação.
GRUPO "ALIMENTAÇÃO"	
Capturar	• Projeta a língua em arremessos rápidos.
Tentativa de Captura	• Projeção rápida da língua que não resulta em captura de presas.
Inchar	• Expansão lateral da região abdominal, que auxilia na ingestão das presas.
Vibrar o Dedo IV Posterior	• Movimenta o dedo IV posterior no eixo vertical, batendo a falange no solo.
GRUPO "AUTO-LIMPEZA"	
Limpeza do corpo	• Limpa a cabeça, inclusive os olhos, com os membros anteriores; a região ventral pode ser limpa tanto com os membros anteriores quanto com os posteriores.
GRUPO "DESLOCAMENTO VERTICAL"	
Construção de Túnel	• Constrói um túnel, desde a câmara subterrânea até a superfície ou da superfície à câmara subterrânea.
Permanecer no Túnel**	• Permanece no interior do túnel.
Voltar ao Túnel**	• Cessa a atividade de forrageio e volta ao túnel de onde emergiu.
Fechar o Túnel	• Dentro do túnel, reinicia a escavação e fecha a abertura com terra.
Emergir	• Apresenta três etapas: I - rompe o substrato com o focinho, expondo a cabeça; II - emerge até a cintura escapular; e III – emerge totalmente ou permanece com os membros posteriores dentro do túnel.
Novo Túnel	• Constrói novo túnel (ver **etograma de escavação**).

Tabela 2. Valores do teste Bonferroni *a posteriori*, para diferenças na frequência das categorias comportamentais na Arena Grande. Em negrito diferenças significativas. AG – água; FA – farejar; PA – parar; CA – capturar; TC – tentativa de captura; BU – buscar; IN – inchar; LI – auto-limpeza.

	BU	PA	CA	TC	IN	LI	FA	AG
BU	-	2,61	**7,14**	**8,53**	**10,59**	**10,98**	**11,32**	**12,52**
PA		-	**4,53**	**5,92**	**7,98**	**8,37**	**8,71**	**9,44**
CA			-	1,39	**3,45**	**3,83**	**4,17**	**4,91**
TC				-	2,06	2,44	2,79	**3,52**
IN					-	0,38	0,72	1,46
LI						-	0,34	1,07
FA							-	- 0,73
AG								-

Tabela 3. Valores do teste Dunn *a posteriori*, para diferenças na frequência das categorias comportamentais na Arena Pequena. Em negrito diferenças significativas. FA – farejar; PA – parar; CA – capturar; TC – tentativa de captura; BU – buscar; IN – inchar; LI – auto-limpeza; PT - permanecer no túnel; VT - voltar ao túnel; CV – cavar; EM - emergir.

	BU	PA	CA	TC	IN	LI	PT	EM	VT	CV
BU	-	0,00	1,00	0,39	1,00	1,87	0,39	1,85	2,53	2,37
PA		-	1,00	0,39	1,00	1,87	0,39	1,85	2,53	2,37
CA			-	1,40	2,00	2,87	1,40	2,85	**3,53**	**3,37**
TC				-	0,61	1,47	0,00	1,46	2,14	1,97
IN					-	0,86	0,61	0,85	1,53	1,37
LI						-	1,47	0,02	0,67	0,50
PT							-	1,46	2,14	1,97
EM								-	0,68	0,52
VT									-	0,17
CV										-

Tabela 4. Posição e distância inicial entre o predador e a presa, e tempo até a primeira captura na Arena Grande.

	Réplicas									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Quadrante inicial no terrário										
D. muelleri	3	9	18	14	14	14	14	15	14	23
cupins	13	6	5	10	8	20	23	12	8	20
Distância (cm)	80	60	126,49	44,72	44,72	44,72	82,46	60	44,72	56,57
Tempo até 1° captura (s)	275	96	324	84	101	96	160	133	210	23

Tabela 5. Etograma do repertório comportamental de defesa e fuga de *D. muelleri*.

COMPORTAMENTO	DESCRIÇÃO
GRUPO "DEFESA"	
Postura corporal com elevação	• Abaixa a cabeça encostando o focinho no solo; Posiciona os membros anteriores arqueados, à frente da cabeça, escondendo o focinho sob as mãos; Arqueia o dorso e incha as laterais do corpo, formando um sulco na linha vertebral; Eleva a parte posterior do corpo, distendendo os membros posteriores.
Postura corporal sem elevação	• Como acima, exceto a última etapa.
GRUPO "FUGA"	
Mergulho-e-natação	• Mergulha e nada em direção ao centro do açude, pode estar totalmente submerso ou nadando pouco abaixo da superfície; Deslocamento longo.
Mergulho-e-submersão	• Mergulha e nada em direção ao fundo do açude; Esconde-se entre a vegetação submersa; Deslocamento curto.
Evasão	• Deslocamento rápido intercalado ou não com saltos curtos; refugia-se sob vegetação e permanece imóvel.

Tabela 6. Etograma do comportamento de escavação de *D. muelleri*.

COMPORTAMENTO	DESCRIÇÃO
Enterrar a cabeça	• Flexiona a cabeça em ângulo de 90º em relação ao corpo, encostando o focinho no solo; inicia a escavação com os membros anteriores, em movimentos alternados, removendo a terra para os lados;
Enterrar o corpo	• Após a imersão da cintura escapular, continua a escavação, removendo a terra por sob o corpo e empurrando-a com os membros posteriores;
Acomodar-se sob o solo	• Constrói uma câmara subterrânea, onde adota a posição paralela em relação ao nível do solo.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

CONCLUSÕES GERAIS

1) Os estímulos climáticos, especialmente chuva e temperatura, o "boom" de alimento e o canto de anúncio adequado para a comunicação a longas distâncias, atuam em conjunto na sincronização reprodutiva entre machos e fêmeas.
2) A diminuição na variação diária de temperatura e o aumento no volume de chuva são estímulos ambientais para a migração das áreas de estivação, para as de forrageio e reprodução.
3) O canto de anúncio de longa duração, baixa frequência e multipulsionado, atua na estimulação das fêmeas, a longas distâncias, para o deslocamento até os corpos d'água, mas não apresenta oportunidade de seleção de machos pelas fêmeas.
4) Os machos participam de vários eventos reprodutivos numa mesma estação, com pouco revezamento por evento (31 % de recaptura numa mesma estação); as fêmeas apresentam desova total, o que limita o número de eventos do qual participam, e aumenta o revezamento por evento (13 % de recaptura numa mesma estação). Desta maneira, a RSO tenderá sempre a ser desviada para o número de machos, mesmo que a razão sexual da população seja 1:1.
5) A análise em múltipla escala temporal evidenciou que diferentes padrões ocorrem simultaneamente na população: na escala mensal, os padrões de abundância de machos e fêmeas e do número de eventos reprodutivos são suficientemente explicados pelos fatores climáticos, em especial a pluviosidade e a temperatura, mas mascaram um retardo de tempo entre o aumento do volume de chuva e a formação dos eventos de reprodução, apenas perceptível em uma escala diária.
6) A dieta especializada em cupins, que apresentam pico populacional após chuvas de verão, explica o atraso de cerca de dois dias entre a ocorrência de chuva e os eventos reprodutivos de *Dermatonotus muelleri*.

cm 1 2 3 4 5 6 7 unesp 11 12 13 14 15 16 17 18

7) A especialização alimentar e a imprevisibilidade do regime de chuva e, consequentemente, do hidroperíodo e volume dos corpos d'água disponíveis para a reprodução, torna a reprodução explosiva em Dermatonotus muelleri, uma tática bem sucedida em ambientes semi-áridos, como a região noroeste do Estado de São Paulo.

8) O comportamento de amplexo com o auxílio de uma substância aderente atua como um mecanismo de guarda da fêmea e permite amplexo sem formação de classes de tamanho ou favorecimento de machos maiores.

9) A não ocorrência de acasalamento por classe de tamanho poderia levar à diminuição do sucesso de fertilização. O comportamento de oviposição de *Dermatonotus muelleri* contorna o paradoxo do "insucesso reprodutivo" pela formação de uma área de recepção dos óvulos, pela grande quantidade de óvulos liberados pela fêmea e pela formação de um canal pelo macho, que aumenta a eficiência de transporte do esperma até os óvulos.

10) A distribuição espacial descontínua das presas e a pronunciada estação seca, são fatores determinantes na seleção das táticas de forrageamento com locomação por caminhada e de estivação em câmara subterrânea de *Dermatonotus muelleri*.

11) *Dermatonotus muelleri* é a segunda espécie conhecida capaz de flexionar a cabeça em ângulo de quase 90° sem movimentação corporal.

12) O sítio de estivação associado a raízes de plantas de sistemas agrícolas, pode apresentar valor adaptativo, uma vez que o solo destas culturas são mantidos úmidos através de irrigação artificial e, pelas pragas associadas, podem permitir eventos de alimentação subterrânea.

13) A chuva não é um estímulo para o final do período de estivação.

14) O comportamento de forrageamento (busca ativa), o hábito alimentar especializado



em cupins e o comportamento de escavação são táticas que permitem a atividade reprodutiva de *Dermatonotus muelleri*, pois possibilitam a localização de presas distribuídas de forma descontínua e permitem sobreviver durante a estação desfavorável do ano.

15) Os comportamentos de forrageamento por busca ativa e de escavação apresentam alto valor adaptativo para *Dermatonotus muelleri*, sendo moldados por pressões do hábitat e do clima, como a distribuição de presas e a pronunciada estação seca e indicam um elevado grau de adaptação às condições xéricas da região.

unesp