

LUIZA RIEDER CHOLAK

**INVESTIMENTO MATERNO EM ANFÍBIOS ANUROS: A QUESTÃO DA
VARIAÇÃO NO TAMANHO DO OVO**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências do *Câmpus* de Rio Claro,
Universidade Estadual Paulista “Júlio de
Mesquita Filho”, como parte dos requisitos
para obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas (área de concentração:
Zoologia)

Orientador: Profa. Dra. Cynthia Peralta de Almeida Prado

Rio Claro, São Paulo

Julho de 2015

597.8
C547i

Cholak, Luiza Rieder

Investimento materno em anfíbios anuros: a questão da variação no tamanho do ovo / Luiza Rieder Cholak. - Rio Claro, 2015
60 f. : il., figs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro

Orientador: Cynthia Peralta de Almeida Prado

1. Anuro. 2. Investimento materno. 3. Reprodução. 4. "Trade-off". 5. "Bet-hedging". 6. Local de desova. 7. Neotrópicos. I. Título.

INVESTIMENTO MATERNO EM ANFÍBIOS ANUROS: A QUESTÃO DA VARIAÇÃO NO TAMANHO DO OVO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do *Câmpus* de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (área de concentração: Zoologia)

Comissão Examinadora

Dra. Cynthia Peralta de Almeida Prado (orientadora)

Dra. Cinthia Aguirre Brasileiro

Dra. Denise De Cerqueira Rossa-Feres

Rio Claro, ____ de _____ de 2015

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha orientadora, Cynthia, por me guiar nesse período de aprendizagem e amadurecimento, por toda a paciência e conselhos valiosos. Ao professor Prof. Célio Haddad, por ceder seu laboratório e o material da sua coleção, objeto de meu trabalho, e por ser sempre tão acolhedor. Ao professor Silvio Govone, pela gentileza em me auxiliar com as análises, um professor excelente e sempre disposto a ajudar. Agradeço também, desde já, aos membros da banca, pelos conselhos e dicas que, sem dúvida, irão me ajudar muito nessa caminhada de amadurecimento profissional.

A meus pais e meu irmão, pelo apoio incondicional nas minhas escolhas, e em especial na minha carreira, e por serem meu maior exemplo e meu porto seguro.

Aos meus amigos, os de hoje e os de ontem, por serem minha segunda família, me apoiarem, serem pacientes e tirarem meus pés do chão de vez em quando. Com eles meus dias foram muito mais felizes, mais divertidos e mais leves. Aos amigos que são meus companheiros de todos os dias, Mariana e Allison, que me fazem rir, mesmo nos momentos mais difíceis. Ao Rafael, parceiro de todas as horas, com quem compartilho momentos maravilhosos. Ao Luiz, por ter sempre uma palavra de carinho e só me transmitir boas energias. A Gabriela e Gustavo, por estarem do meu lado desde a graduação e apesar da distância. Em especial, agradeço a duas pessoas que, além de amigas, foram parceiras de mestrado, passaram por tudo isso comigo, me ajudaram muito e me permitiram ajudá-las, e foram cruciais na minha vida, Marília e Cilene.

Agradeço também aos colegas de laboratório, por todas as dicas, por doarem seu tempo, pelo carinho e paciência. Entre esses, devo alguns agradecimentos especiais ao Danilo (Jesus), pelas conversas, chás, conselhos e ajudas em campo. Também agradeço à Bianca, Ariadne, Délio e Vinicius, pela boa vontade e disposição em me ajudar nesse processo.

Agradeço por fim, às agências de fomento CAPES e FAPESP, pelo auxílio financeiro.

Cântico XIII

Renova-te.

Renasce em ti mesmo.

Multiplica os teus olhos, para verem mais.

Multiplica-se os teus braços para semeares tudo.

Destrói os olhos que tiverem visto.

Cria outros, para as visões novas.

Destrói os braços que tiverem semeado,

Para se esquecerem de colher.

Sê sempre o mesmo.

Sempre outro. Mas sempre alto.

Sempre longe.

E dentro de tudo.

Cecília Meireles

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	6
ABSTRACT.....	7
INTRODUÇÃO GERAL.....	8
REFERÊNCIAS.....	15

INVESTIMENTO MATERNO EM ANFÍBIOS ANUROS: A QUESTÃO DA VARIAÇÃO NO TAMANHO DO OVO.

	Página
RESUMO.....	20
1 INTRODUÇÃO.....	21
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	24
3 RESULTADOS.....	26
4 DISCUSSÃO.....	38
REFERÊNCIAS.....	42
APÊNDICE I.....	48
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	52

RESUMO

A reprodução é um processo essencial que compõe a história de vida dos seres vivos, porém, é um evento altamente custoso, fisiológica e ecologicamente. O sucesso reprodutivo de um indivíduo depende de diversos fatores, como viabilidade, tamanho e quantidade de descendentes produzidos. Como tempo e energia são limitados, há um “trade-off” na alocação de recursos entre componentes da história da vida, tais como investimento em reprodução e sobrevivência, número e tamanho de filhotes, entre outros. O “fitness” e sobrevivência da prole são altamente dependentes da quantidade de recursos disponibilizada durante seu desenvolvimento, especialmente nas fases iniciais. Assim, alguns modelos foram propostos para tentar determinar o nível de investimento ideal sob determinadas condições, considerando que a prole, nas fases iniciais, está mais vulnerável à variações em fatores bióticos (predação e competição) e abióticos (temperatura e precipitação). Nesse período inicial, a influência dos parentais é de extrema importância para a sobrevivência e aptidão dos descendentes, e pode se dar na forma de cuidado parental, quando presente, e como investimento materno em vitelo. O investimento materno pode exibir plasticidade fenotípica, influenciando traços de importância adaptativa da prole, como tamanho e capacidade de escapar de predadores. Nessa relação da mãe com a prole, há um “trade-off” entre a quantidade de recursos que ela poderá investir sem diminuir seu próprio “fitness”. Assim, a fêmea pode alocar recursos de forma diferenciada, investindo em muitos ovos pequenos ou em poucos ovos grandes. Outra estratégia é investir diferencialmente entre os ovos da mesma desova ou entre desovas da mesma fêmea ou entre fêmeas da mesma população. Esse investimento diferencial pode conferir vantagem adaptativa em ambientes imprevisíveis e constitui uma estratégia “bet hedging”, pois permite que as fêmeas diminuam a variação no seu “fitness” ao longo do tempo. Como os anuros, em geral, apresentam um ciclo de vida anfíbio, com pelo menos uma fase da vida ocorrendo na água, e muitas espécies se reproduzem em ambientes instáveis, estudos de características de história de vida nesse grupo se fazem necessários para entendermos melhor como e quanto o investimento materno influencia na sobrevivência da prole e como o ambiente influencia nesse investimento. Neste trabalho estudamos o investimento maternal em espécies de anuros neotropicals que se reproduzem em diferentes ambientes, buscando avaliar as variações no tamanho do ovo dentro da mesma desova e entre desovas.

Palavras-chave: Reprodução, “trade-off”, “bet-hedging”, local de desova, Neotrópicos

ABSTRACT

Reproduction is an essential process in organism's life history, although very costly in terms of physiology and ecology. An individual's reproductive success depends on many factors, such as viability, size and number of descendents produced. As time and energy are limited, there are trade-offs between components of life history, such as reproductive investment and survivorship, number and size of offspring, among others. Offspring fitness and survivorship are extremely dependent on the amount of resources available during development, especially in the initial phases. Thus, some models have been proposed trying to determine an ideal quantity of investment under certain conditions, considering that offspring environment is crucial in the initial phases, as offspring is more vulnerable to variations in biotic (predation, competition) and abiotic factors (temperature, precipitation). During the initial phases of development, parental influence is of extremely importance for descendants' survivorship and fitness, and may happen in the form of parental care, if any, and as yolk investment. Maternal investment may exhibit phenotypic plasticity, influencing offspring traits of adaptive significance, such as body size and capacity of escaping from predators. In this relationship between mother and offspring, there is a trade-off between the amount of resources she will invest without decreasing her own fitness. Females may allocate energy in different ways, such as producing many small eggs or few large ones. Another strategy is to invest differentially among eggs of the same clutch, or among clutches of the same female, or clutches of females from the same population. This differential investment may provide adaptive advantages in unpredictable environments, as a bet-hedging strategy, allowing females to diminish fitness variation along time. As anurans, in general, have an amphibian life cycle, with at least one aquatic phase, and many species reproduce in unstable environment, studies on life history traits in this group are necessary to better understand how maternal investment influences offspring survivorship and how environment influences such investment. Herein, we studied maternal investment in Neotropical anurans that breed in different environments, trying to evaluate intraclutch and interclutch variation in egg size.

Key-Words: Reproduction, trade-off, bet-hedging, oviposition site, Neotropics

INTRODUÇÃO GERAL

A história de vida é o conjunto de características fisiológicas, morfológicas, ecológicas e comportamentais dos seres vivos que levam à variação em fecundidade e sobrevivência dos indivíduos (KLEMMING, 2002), e compreende três processos básicos e essenciais: manutenção, crescimento - chamados também de processos somáticos (GLAZIER, 1992) – e reprodução (MORRISON & MYERSCOUGH 1989; GLAZIER, 1992). Ao longo da vida, um indivíduo deve produzir energia para que esses três processos possam se realizar. Como esses processos requerem investimento e são igualmente importantes, com eventualmente um sendo prioritário aos outros dependendo da fase de vida, há uma “competição” entre eles, já que os recursos são limitados (GADGIL & BOSSERT, 1970; PARTRIDGE & HARVEY, 1988; GLAZIER, 1992). Sendo assim, restrições e imprevisibilidades ambientais podem ser críticos para aspectos da história de vida dos organismos, tendo efeitos imediatos sobre a taxa de sobrevivência e fecundidade (LINDSTROM, 1999). De acordo com Hirshfield e Tinkle (1975), a teoria de história de vida diz que, em condições ambientais desfavoráveis, é preferível ao adulto, quando iteróparo, investir na sua própria sobrevivência em detrimento de um menor investimento na prole, pois é mais difícil para o juvenil resistir às imprevisibilidades (LINDSTROM, 1999).

Segundo a teoria evolutiva, determinadas estratégias de história de vida são selecionadas de modo a otimizar a eficiência biológica dos organismos (KLEMMING, 2002, p. 159; BRANDT & NAVAS, 2011). As características que tem efeito mais imediato sobre a história de vida e que afetam fortemente a eficácia biológica de um indivíduo são as que concernem fecundidade e sobrevivência. Outras características importantes, como taxa de crescimento, tamanho da prole, tamanho do adulto e taxa de dispersão, também afetam essas estratégias, mas de forma mais indireta (pois geralmente estas características afetam as duas primeiras) (KLEMMING, 2002).

O valor reprodutivo de um indivíduo, tomado em determinada idade, é resultado da sua fecundidade no presente e nos eventos reprodutivos futuros e a probabilidade de que esse indivíduo sobreviva aos próximos eventos reprodutivos. Portanto, é uma medida que leva em conta a fecundidade e a sobrevivência (FISHER, 1930). O investimento na prole atual acarretará em redução da sobrevivência e, consequentemente, redução no investimento em proles futuras (MASMAN et al., 1989; KENAGY et al., 1990; COX & CALSBEEK, 2009). Sendo assim, a prole atual terá um valor mais alto que a prole futura. O valor reprodutivo total

pode ser dividido entre reprodução presente e futura (valor reprodutivo residual). É importante que o valor reprodutivo presente e o residual estejam em equilíbrio em cada fase da vida do indivíduo, para que a eficácia biológica seja otimizada. Calculando os compromissos presente e futuro em cada idade, temos como resultado a quantidade de recursos total que será dispendida pelo indivíduo para reprodução. A isso chamamos “esforço reprodutivo” (KLEMMING, 2002). O modelo de Fisher é normalmente usado para sabermos se o adiamento da reprodução devido a condições desfavoráveis irá favorecer a sobrevivência e a fertilidade dos parentais para os eventos reprodutivos futuros (PARTRIDGE & HARVEY, 1988).

A reprodução é um evento altamente custoso, sendo que esses custos podem ser de dois tipos: fisiológicos, se recursos nutritivos estão envolvidos, e ecológicos se considerarmos riscos como competição e predação (PARTRIDGE & HARVEY, 1988; COX, 2006). O sucesso reprodutivo de um indivíduo pode depender de muitos fatores, como tamanho, número, viabilidade e taxa de produção de ovos/prole/propágulos. Devido a restrições genéticas e funcionais dos organismos, não é possível maximizar todos esses fatores de forma concomitante. Há, portanto, um balanço (“trade-off”) entre esses componentes, de forma que se tenha uma alocação ótima de recursos para garantir o sucesso reprodutivo (ARMBRUSTER et al., 2001). Um dos mais importantes “trade-offs” existentes é aquele entre número de descendentes produzidos e quantidade de recursos disponibilizados para cada um (BOCKELMANN, 1975; MCGINLEY et al., 1987; SINERVO, 1990; DZIMINSKI & ALFORD, 2005; BARBOSA & MAGURRAN, 2010), e a sobrevivência de cada prole e sucesso durante a fase adulta é fortemente dependente dessa quantidade de recursos alocada (MCGINLEY & CHARNOV, 1988). O próprio cuidado parental é um fator que pode limitar a reprodução futura dos parentais, mas essa desvantagem pode ser compensada pelo aumento da sobrevivência e “fitness” dos descendentes individualmente (SALOMON et al., 2005).

Muitos modelos de investimento são buscados em estudos de evolução de estratégias de vida, a fim de tentar determinar estratégias ótimas sob determinadas condições (MARSHALL et al., 2008). Esses modelos, porém, não levam em conta aspectos genéticos, apenas fenotípicos. O modelo de Smith & Fretwell (1974) é clássico, um dos primeiros modelos acerca de investimento materno, segundo o qual há um nível de investimento ótimo quando esse investimento é igual em toda a prole (BOCKELMAN, 1975; CRUMP, 1984; MCGINLEY et al., 1987; MCGINLEY & CHARNOV, 1988; PHILLIPI & SEGER, 1989; GLAZIER, 1992; EINUM & FLEMING, 2004; DZIMINSKI & ALFORD, 2005; DZIMINSKI & ROBERTS, 2005; MARSHALL et al., 2008; JANZEN & WARNER, 2009),

independentemente do tamanho, condição e esforço reprodutivo da mãe (CAPINERA, 1979; GLAZIER, 1992). A validade desse modelo é discutível, pois não leva em conta a variabilidade e inconstância dos ambientes naturais, especialmente no caso de anuros que se reproduzem em ambientes aquáticos efêmeros (DZIMINSKI & ALFORD, 2005), assim, a premissa desse modelo só é válida para ambientes constantes. Em ambientes heterogêneos não vemos um tamanho de prole ótimo, mas sim uma gama de investimentos que variam juntamente com o ambiente (CAPINERA, 1979; CRUMP, 1981; MCGINLEY et al., 1987; MARSHALL et al., 2008) afim de maximizar o “fitness” da mãe e da prole. Além disso, fatores como tamanho, idade e exigência metabólica da mãe devem ser levados em conta (GLAZIER, 1992). Um decréscimo na taxa de crescimento da prole e/ou aumento da mortalidade, resultantes da redução de recursos disponíveis, deve favorecer a produção de menor número de ovos, porém de maior tamanho (GLAZIER, 1992). Devemos lembrar, porém, que modelos de otimização são apenas ferramentas para auxiliar o entendimento de como evoluem essas estratégias. O enfoque genético dessa evolução acaba sendo difícil, pois estabelecer parâmetros que descrevam quantitativamente a variação genética de traços relacionados à história natural requer dados complexos de se obter em populações naturais. Além disso, certas características da história de vida estão sujeitas a mudanças fenotípicas de acordo com as condições em que o indivíduo se encontra. É o que chamamos “plasticidade fenotípica” (KLEMMING, 2002).

O fenótipo expresso por um indivíduo é a soma de seu conjunto gênico (herdada dos parentais) e das influências do ambiente sobre esse conjunto (ROACH & WULFF, 1987). Um pensamento comum é o de que o fenótipo de um determinado indivíduo terá influência apenas na sua própria sobrevivência, no entanto não é isso que observamos. O fenótipo de um indivíduo pode, frequentemente, influenciar a sobrevivência de outros indivíduos e o sucesso reprodutivo de toda a população (SOLEMDAL, 1997). Esse fato evidencia-se nos efeitos maternos, por exemplo (MOUSSEAU & FOX, 1998).

As condições ambientais são especialmente importantes e decisivas no início do desenvolvimento, fase que vai do nascimento/eclosão do ovo, até a maturidade. Nessa fase, onde os indivíduos ficam mais vulneráveis, condições ambientais adversas podem afetar o crescimento, metabolismo, imunocompetência e até desempenho reprodutivo na fase adulta (LINDSTROM, 1999). O tamanho inicial da prole terá, portanto, influência sobre todos esses traços, além de outros como taxa de desenvolvimento, habilidade competitiva, bem como sobre o “fitness” dos pais (JANZEN & WARNER, 2009), todas características importantes à sobrevivência e sucesso dos indivíduos (KAPLAN, 1987; MICHAELS et al., 1988;

MOUSSEAU & FOX, 1998; RÄSÄNEN et al., 2005). Essa ideia é válida para todos os táxons. Em plantas, mecanismos como dispersão e estabelecimento de sementes, germinação e proteção contra predação, funcionam como forças seletivas para tamanho e quantidade de sementes produzidas (LLOYD, 1979; ROACH & WULFF, 1987; MICHAELS et al., 1988). Segundo Salisbury (1942), que propôs uma generalização para produção de sementes, as adversidades ambientais irão favorecer a qualidade das sementes, em detrimento da quantidade (LLOYD, 1979).

Os efeitos do ambiente no início do desenvolvimento podem afetar todo um grupo ou população ao mesmo tempo, diferentemente de efeitos genéticos ou maternos. Em ungulados, por exemplo, vários elementos do “fitness” sofrem variação dependente de fatores ambientais, tais como tempo, doenças e/ou densidade populacional, e tem efeitos importantes no peso, crescimento e sobrevivência do recém-nascido (LINDSTROM, 1999). No caso de anfíbios, três fatores ambientais devem ser levados em conta: (1) parâmetros físicos, como profundidade, diâmetro, temperatura e níveis de oxigênio dos corpos d’água onde as desovas são depositadas; (2) risco de predação, que exerce uma forte pressão sobre o “fitness” da prole; e (3) disponibilidade e qualidade dos recursos alimentares (CRUMP, 1981). As primeiras 24 horas após a eclosão dos ovos são as mais críticas e as mais determinísticas para o “fitness”, pois é o momento onde os predadores tem maior facilidade de atuação, já que a prole está muito suscetível e tem baixíssimo poder de locomoção (KAPLAN & PHILLIPS, 2006). Larvas de tamanho pequeno podem sofrer efeitos deletérios em condições desfavoráveis, como maior risco de predação, competição inter e intraespecífica por alimento e até sofrer com interferências químicas ou comportamentais de larvas maiores (PARICKY & KAPLAN, 1992).

As influências dos parentais são de extrema importância para a variação individual da prole nesse período, mas existe uma certa dificuldade em distinguir quais efeitos são decorrentes da genética transmitida pela mãe, ou quais são efeitos indiretos que afetarão o fenótipo dos descendentes (LINDSTROM, 1999). Em espécies que não exercem cuidado parental, a prole pode conseguir seu suprimento de duas maneiras: endógena, sendo recursos nutritivos do ovo ou da semente, e exógena, onde a aquisição de nutrientes vem de fontes externas (ALCORN & ALLEN, 2009). Nas espécies onde, normalmente, a prole se mantém de recursos endógenos haverá um maior investimento da mãe em suprimento. Já naqueles grupos cuja prole depende tanto dos suprimentos endógenos quanto exógenos para seu desenvolvimento, como por exemplo, em muitos anfíbios e invertebrados marinhos, os custos do investimento parental são minimizados através do “trade-off” entre tamanho e número da

prole. Nesses casos é comumente verificado a ocorrência de variação nessa relação de acordo com a fêmea ou a população (ALCORN & ALLEN, 2009).

A extensão de influências que a mãe pode ter sobre a prole é grande. Desde a determinação do tamanho e número da prole, até o cuidado parental que pode, em muitos casos, ser exercido sobre os ovos/filhotes (MOUSSEAU & FOX, 1998). Muitos traços de grande importância adaptativa para diversos táxons podem ser afetados por influências maternas e, de fato, frequentemente o são, sendo tais influências denominadas de efeitos maternos (MICHIMAE et al., 2009; MATSUURA & KOBAYASHI, 2010). Como exemplos de traços adaptativos estão a capacidade de evitar predadores, escolha de um par reprodutivo e estratégias de história de vida no geral (MICHIMAE et al., 2009). Os efeitos maternos podem, portanto, conferir plasticidade fenotípica à prole, de acordo com as condições ambientais experimentadas pela mãe, que serão transmitidas aos descendentes na forma de alguma variação de caráter (MOUSSEAU & FOX, 1998). O investimento materno pode ser visto como a tentativa de otimização dos “fitness” da fêmea e da prole, ou seja, a fêmea deve conseguir alocar uma quantidade suficiente de recursos para geração de descendentes sem diminuir seu próprio “fitness” (RÄSÄNEN et al., 2008). Estudos realizados com a gramínea *Lolium perenne* mostraram que os efeitos maternos são importantes e evidentes no início do desenvolvimento, mas vão diminuindo ao longo do tempo (ROACH & WULFF, 1987).

O tamanho do ovo é um traço da história de vida que tem particular importância na mediação de influências maternas no fenótipo da prole (MATSUURA & KOBAYASHI, 2010; MOUSSEAU & FOX, 1998; BARBOSA & MAGURRAN, 2010), porém pode haver outros tipos de investimento materno sobre os ovos/sementes, além da quantidade de vitelo, como a alocação de determinados nutrientes e hormônios, como mostram alguns estudos com aves (KRAUSE, 2001) e plantas. O volume total da desova é dado pela combinação entre o tamanho da mesma (número de ovos) e o volume vitelínico dos ovos (LIAO & LU, 2011). A quantidade de recursos energéticos disponíveis para a mãe investir entre os ovos é finita (MARSHALL et al., 2008; LIAO & LU, 2011; CRUMP, 1984). Além disso, a fêmea tem uma determinada quantidade de espaço corporal para estocar os ovos por ela produzidos. Em ambientes estressantes, que são fisiologicamente mais custosos, a fêmea deve direcionar uma maior quantidade de recursos para sua própria manutenção, mas por outro lado também é necessário investir na qualidade da prole, o que muitas vezes altera a quantidade da mesma (RÄSÄNEN et al., 2008). Assim, a fêmea poderá produzir poucos ovos com muito vitelo cada ou uma grande quantidade de ovos com menor quantidade de vitelo (CRUMP, 1984; PARICHY & KAPLAN, 1992; LIPS, 2001; LIAO & LU, 2011). Geralmente, a estratégia de

investimento varia de acordo com as condições ambientais em que a fêmea se encontra e de sua própria condição reprodutiva no momento da reprodução (PARICHY & KAPLAN, 1995; MOUSSEAU & FOX, 1998; MATSUURA & KOBAYASHI, 2010). Características do ambiente, como temperatura e fotoperíodo, podem levar às fêmeas de algumas espécies de insetos (e algumas vezes o macho) a prever que tipo de imprevisibilidade ou adversidade será enfrentada pela prole, levando-as a investir em proles polimórficas, por exemplo (MOUSSEAU & FOX, 1998).

Sob condições ambientais variáveis, espera-se que a produção de muitos ovos pequenos seja selecionada (CRUMP, 1984). Assume-se o pressuposto de que ovos grandes irão resultar em um maior “fitness” individual para a prole que ovos pequenos (CRUMP, 1984; ARMBRUSTER et al., 2001; DZIMINSKI & ALFORD, 2005; MARSHALL et al., 2008). Menor tamanho de ovo, porém, está associado à rápida eclosão em espécies de anuros que se reproduzem em corpos d’água temporários (BRADFORD, 1990). Ovos pequenos eclodem mais rapidamente em ambientes aquáticos efêmeros, pois, além de terem um suprimento menor de vitelo para manter o embrião no ovo por mais tempo, tem a pressão de eclodir antes que a poça seque, podendo as larvas passar a se alimentar por conta própria (BRADFORD, 1990). Variações na qualidade do ambiente da prole podem, portanto, alterar a relação entre tamanho e “fitness” (DZIMINSKI et al., 2009; BARBOSA & MAGURRAN). Investir diferencialmente nos ovos dentro e entre as desovas pode conferir vantagem adaptativa a espécies que se reproduzem nesses ambientes imprevisíveis (CRUMP, 1984; PARICHY & KAPLAN, 1992; EINUM & FLEMING, 2004; DZIMINSKI & ALFORD, 2005). Essa estratégia é denominada “bet hedging” (LIPS, 2001) ou “melhor aposta” e, segundo ela, organismos que vivem sob condições ambientais imprevisíveis terão maior sucesso se conseguirem diminuir a variação no seu “fitness” ao longo do tempo. As estratégias “bet hedging” podem ser de duas formas: conservativa ou diversificada (SIMONS & JOHNSTON, 1997; EINUM & FLEMING, 2004; SIMONS, 2011). A teoria do “bet hedging” foi inicialmente proposta por Cohen em 1966 para descrever o “trade-off” entre quantidade de sementes produzidas e a quantidade delas que germinava em plantas anuais, de acordo com as condições do ambiente (WILBUR & RUDOLF, 2006; KING & MASEL, 2007). Primariamente, estratégias “bet hedging” explicam o “trade-off” entre “fitness” do adulto e reprodução, mas podem ser aplicadas a qualquer tipo de traço (OLOFSSON, RIPA & JONZÉN, 2009).

Tal investimento diferencial nos ovos pode ocorrer tanto entre ovos de uma mesma desova quanto entre ovos de desovas diferentes de uma mesma fêmea, entre desovas de

diferentes fêmeas da mesma população, ou até entre fêmeas de diversas populações da mesma espécie (PHILIPPI & SEGER, 1989; PARICKY & KAPLAN, 1992; MOUSSEAU & FOX, 1998; LÜDDECKE, 2002; DZIMINSKI et al., 2009). As características físicas de ambientes aquáticos temporários são mais variáveis e imprevisíveis que em ambientes aquáticos permanentes, porém nesse segundo, a pressão de predação é maior (CRUMP, 1981). Espera-se que as diferentes pressões exercidas em cada tipo de ambiente – temporário e permanente – resultem em diferenças no “fitness” (DZIMINSKI & ALFORD, 2005) e consequentemente, diferenças em traços da história de vida de espécies adaptadas a cada um desses habitats.

Em algumas aves, o “fitness” da prole está relacionado com o sexo da mesma. Como a seleção de determinado sexo é influenciada pelos custos que cada gênero representa e pelas condições maternas ela pode ser considerada uma característica influenciada pelo ambiente (LOVE et al., 2005). Nesses casos, a mãe pode variar a alocação de investimento hormonal, produzindo uma quantidade maior de filhotes do sexo menos custoso ou investindo mais em um dos sexos (LOVE et al., 2005). Em aves, também é sabido que fêmeas podem modular o investimento “pre-hatch”, manipulando o tamanho do ovo e da desova ou a concentração de componentes internos do ovo (vitelo, hormônios) de acordo com o nível de atratividade do parceiro (GIRAUDEAU et al., 2011). Em plantas, os frutos e sementes são ótimos como medida de “fitness” (MORRISON & MYERSCOUGH, 1989) e o investimento nas sementes se dá através da alocação de diversos tipos de nutrientes (McGINLEY & CHARNOV, 1988; ROACH & WULFF, 1987). Sendo assim, o “fitness” dos descendentes irá depender da proporção de cada um dos nutrientes que é investido (McGINLEY & CHARNOV, 1988). Um fato interessante em plantas, é que o investimento reprodutivo segue uma hierarquia de estruturas: inflorescências, flores individuais e frutos, e óvulos ou sementes individuais, e todas essas estruturas competem entre si por recursos (MORRISON & MYERSCOUGH, 1989).

Anfíbios constituem um grupo que possui características associadas a ambientes heterogêneos e apresentam plasticidade em diversos traços (KAPLAN, 1992). Os anuros, mais precisamente, apresentam comportamentos reprodutivos bem diversificados, com a maior diversidade de modos reprodutivos já descritos dentre os vertebrados tetrápodes (39 no total) (HADDAD & PRADO, 2005). O ciclo de vida dos anuros, em geral, possui pelo menos uma fase larval aquática. Esse ciclo de vida anfíbio apresenta vantagens e desvantagens. Por um lado, as larvas aquáticas podem explorar uma quantidade de nichos que não é explorada pelos adultos. Por outro lado, as larvas sofrem grande pressão de predação e competição, estando sujeitas a uma série de imprevisibilidades ambientais (HADDAD & PRADO, 2005),

como risco de dessecação, principalmente espécies que reproduzem em corpos d'água temporários (DZIMINSKI & ALFORD, 2005). Para espécies que desovam em ambientes instáveis há o risco de que a poça seque antes que os girinos cheguem à metamorfose (NEWMAN, 1992). Caso a poça se mantenha por um período mais longo, as larvas estão sujeitas a um ambiente cuja densidade de indivíduos é maior que a quantidade de recursos disponíveis e a competição será grande. A forma como o esforço reprodutivo materno total disponível vai ser dividida entre a prole pode variar de acordo com vários fatores e essa partilha pode resultar em muitos ou poucos ovos (BOCKELMANN, 1975).

Poucos estudos investigaram as estratégias reprodutivas, avaliando o investimento maternal e a variação no número e tamanho de ovos em espécies de anuros neotropicais (e.g., LIPS, 2001; LÜDDECKE, 2002; PRADO & HADDAD, 2005; PUPIN et al., 2010). Desta forma, este estudo teve como objetivo comparar o investimento materno entre espécies de anuros que se reproduzem em diferentes tipos de ambientes, avaliando a variação intra e inter-desova no tamanho dos ovos.

REFERÊNCIAS

- ALCORN, N. J. & ALLEN, J. D. How do changes in parental investment influence development in echinoid echinoderms? **Evolution and Development**, 11: 719-727. 2009.
- ARMBRUSTER, P., BRADSHAW, W. E., RUEGG, K. & HOLZAPFEL, C. M. Geographic variation and the evolution of reproductive allocation in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. **Evolution**, 55: 439-444. 2001.
- BARBOSA, M. & MAGURRAN, A. E. Guppies control offspring size at birth in response to differences in population sex ratio. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 414-419. 2010.
- BROCKELMAN, W. Y. Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. **The American Naturalist**, 109: 677-699. 1975.
- BRADFORD, D. F. Incubation time and rate of embryonic development in amphibians: the influence of ovum size, temperature, and reproductive mode. **Physiological Zoology**, 63: 1157-1180. 1990.
- COHEN, D. Optimizing reproduction in a randomly varying environment. **Journal of Theoretical Biology**, 12: 119-129. 1966.

- CUNNINGTON, D. C. & BROOKS, R. J. Bet-hedging theory and eigenelasticity: a comparison of the life histories of loggerhead sea turtles (*Careffa careffa*) and snapping turtles (*Chelydra serpentina*). **Canadian Journal of Zoology**, 74: 291-296. 1996.
- COX, R. M. & CALSBEEK, R. Severe costs of reproduction persist in *Anolis* lizards despite the evolution of a single-egg clutch. **Evolution**. 1-10. 2009.
- COX, R. M. A test of the reproductive cost hypothesis for sexual size dimorphism in Yarrow's spiny lizard *Sceloporus jarrovi*. **Journal of Animal Ecology**, 75: 1361–1369. 2006.
- CRUMP, M. L. Variation in propagule size as a function of environmental uncertainty for tree frogs. **The American Naturalist**, 117: 724-737. 1981.
- CRUMP, M. L. Intralutal egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae). **Copeia**, 2: 302-308. 1984.
- DZIMINSKI, M. A. & ROBERTS, J. D. Fitness consequences of variable maternal provisioning in quacking frogs (*Crinia georgiana*). **Journal of Evolutionary Biology**, 19: 144-155. 2005.
- DZIMINSKI, M. A. & ROBERTS, J. D. Fitness consequences of variable maternal provisioning in quacking frogs (*Crinia georgiana*). **Journal of Evolutionary Biology**, 19: 144-155. 2006.
- DZIMINSKI, M. A. & ALFORD, R. A. Patterns and fitness consequences of intralutal variation in egg provisioning in tropical Australian frogs. **Oecologia**, 146: 98-109. 2005.
- DZIMINSKI, M. A., VERCOE, P. E. & ROBERTS, J. D. Variable offspring provisioning and fitness: a direct test in the field. **Functional Ecology**, 23: 164–171. 2009.
- EINUM, S. & FLEMING, I. A. Environmental unpredictability and offspring size: conservative versus diversified bet-hedging. **Evolutionary Ecology Research**, 6: 443–455. 2004.
- GADGIL, M., BOSSERT, W. H. Life historical consequences of natural selection. **The American Naturalist**, 104: 1-24. 1970.
- GIRAUDEAU, M., DUVAL, C., CZIRJÁK, G. Á., BRETAGNOLLE, V., ERAUD, C., MCGRAW, K. J. & HEEB, P. Maternal investment of female mallards is influenced by male carotenoid-based coloration. **Proceedings of the Royal Society of London Series B**, 278: 781-788. 2011.

- GLAZIER, D. S. Effects of food, genotype, and maternal size and age on offspring investment in *Daphnia magna*. **Ecology**, 73: 910-926. 1992.
- HADDAD, C. F. B. & PRADO, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, 55: 207-217. 2005.
- JANZEN, F. J. & WARNER, D. A. Parent-offspring conflict and selection on egg size in turtles. **Journal of Evolutionary Biology**, 22: 2222-2230. 2009.
- KAPLAN, R. H. Developmental plasticity and maternal effects of reproductive characteristics in the frog, *Bombina orientalis*. **Oecologia**, 71: 273-279. 1987.
- KAPLAN, R. H. & PHILLIPS, P. C. Ecological and developmental context of natural selection: maternal effects and thermally induced plasticity in the frog *Bombina orientalis*. **Evolution**, 60: 142-156. 2006.
- KENAGY, G. J., MASMAN, D., SHARBAUGH, S. M. & NAGY, K. A. Energy expenditure during lactation in relation to litter size in free-living golden-mantled group squirrels. **Journal of Animal Ecology**, 59: 73-88. 1990.
- KING, O. D. & MASEL, J. The evolution of bet-hedging adaptations to rare scenarios. **Theoretical Population Biology**, 72: 560-575. 2007.
- KLEMMING, J. M. La evolución de estrategias vitales. In: SOLER, M. (Ed.). Evolución: La base de la Biología. Granada: **S.A.L. Proyecto Sur de Ediciones**, 2002, P. 159-176.
- KRAUSE, D. W. Sex differences in avian yolk hormone levels. **Nature**, 412: 498-499. 2001.
- LINDSTRÖM, J. Early development and fitness in birds and mammals. **Tree**, 14: 343-347. 1999.
- LIPS, K. R. Reproductive trade-offs and bet-hedging in *Hyla calypsa*, a Neotropical treefrog. **Oecologia**, 128: 509-518. 2001.
- LLOYD, D. G. Parental strategies of angiosperms. **New Zealand Journal of Botany**, 17: 595-606. 1979.
- LOVE, O. P., CHIN, E. H., WYNNE-EDWARDS, K. E. & WILLIAMS, T. D. A link between maternal condition and sex-biased reproductive investment. **The American Naturalist**, 166: 751-766. 2005.
- LÜDDECKE, H. Variation and trade-off in reproductive output of the Andean frog *Hyla labialis*. **Oecologia**, 130: 403-410. 2002.
- MARSHALL, D. J., BONDURIANSKY, R. & BUSSIÈRE, L. F. Offspring size variation within broods as a bet-hedging strategy in unpredictable environments. **Ecology**, 89: 2506-2517. 2008.

- MASMAN, D., DIJKSTRA, C., DAAN, S. & BULT, A. Energetic limitation of avian parental effort: Field experiments in the kestrel (*Falco tinnunculus*). **Journal of Evolutionary Biology**, 2: 435-455. 1989.
- MATSUURA, K. & KOBAYASHI, N. Termite queens adjust egg size according to colony development. **Behavioral Ecology**, 21: 1018-1023. 2010.
- McGINLEY, M. A. & CHARNOV, E. L. Multiple resources and the optimal balance between size and number of offspring. **Evolutionary Ecology**, 2: 77-84. 1988.
- McGINLEY, M. A., TEMME, D. H. & GEBER, M. A. Parental investment in offspring in variable environments: Theoretical and empirical considerations. **The American Naturalist**, 130: 370-398. 1987.
- MICHAELS, H. J., BENNER, B., HARTGERINK, A. P., LEE, T. D., RICE, S., WILLSON, M. F. & BERTIN, R. I. Seed size variation: magnitude, distribution, ecological correlates. **Evolutionary Ecology**, 2: 157-166. 1988.
- MICHIMAE, H., NISHIMURA, K., TAMORI, Y. & WAKAHARA, M. Maternal effects on phenotypic plasticity in larvae of the salamander *Hynobius retardatus*. **Oecologia**, 160: 601-608. 2009.
- MORRISON, D. A. & MYERSCOUGH, P. J. Temporal regulation of maternal investment in populations of the perennial legume *Acacia suaveolens*. **Ecology**, 70: 1629-1638. 1989.
- MOUSSEAU, T. A. & FOX, C. W. The adaptive significance of maternal effects. **Trends in Ecology and Evolution**, 13: 403-407. 1998.
- NEWMAN, R. A. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. **BioScience**, 42: 671-678. 1992.
- OLOFSSON, H., RIPA, J. & JONZÉN, N. Bet-hedging as an evolutionary game: the trade-off between egg size and number. **Proceedings of the Royal Society of London Series B**, 276: 2963-2969. 2009.
- PARICHY, D. M. & KAPLAN, R. H. Maternal effects on offspring growth and development depend on environmental quality in the frog *Bombina orientallis*. **Oecologia**, 91: 579-586. 1992.
- PARTRIDGE, L. & HARVEY, P. H. The ecological context of life history evolution. **Science**, 241: 1449-1455. 1988.
- PHILIPPI, T. & SEGER, J. Hedging Ones Evolutionary Bets, Revisited. **Trends in Ecology and Evolution**, 4: 41-44. 1989.

- PRADO, C. P. A. & HADDAD, C. F. B. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the Pantanal, South-Western Brazil. **The Herpetological Journal**, 15: 181-189. 2005
- PUPIN, N. C., GASPARINI, J. L., BASTOS, R. P., HADDAD, C. F. B. & PRADO, C. P. A. Reproductive biology of an endemic *Physalaemus* of the Brazilian Atlantic Forest, and the trade-off between clutch and egg size in terrestrial breeders of the *P. signifier* group. **Herpetological Journal**, 20: 147-156. 2010.
- RÄSÄNEN, K., LAURILA, A. & MERILÄ, J. Maternal investment in egg size: environment- and population-specific effects on offspring performance. **Oecologia**, 142: 546-553. 2005.
- RÄSÄNEN, K., SÖDERMAN, F., LAURILA, A. & MERILÄ, J. Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis*. **Ecology**, 89: 2553-2562. 2008.
- ROACH, D. A. & WULFF, R. D. Maternal effects in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 18: 209-235. 1987.
- SIMONS, A. M. & JOHNSTON, M. O. Developmental instability as a bet-hedging strategy. **Oikos**, 80: 401-406. 1997.
- SIMONS, A. M. Modes of response to environmental change and the elusive empirical evidence for bet hedging. **Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences**, 2011. Publicação eletrônica.
- SINERVO, B. The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. **Evolution**, 44: 279-294. 1990.
- SMITH, C. C. & FRETHWELL, S. D. The optimal balance between size and number of offspring. **The American Naturalist**, 108: 499-506. 1974.
- SOLEMDAL, P. Maternal effects - a link between the past and the future. **Journal of Sea Research**, 37: 213-227. 1997.
- WILBUR, H. M. & RUDOLF, V. H. W. Life-history evolution in uncertain environments: bet hedging in time. **The American Naturalist**, 168: 398-411. 2006.

Universidade Estadual Paulista
Instituto de Biociências
Campus de Rio Claro

LUIZA RIEDER CHOLAK

**INVESTIMENTO MATERNO EM ANFÍBIOS ANUROS: A QUESTÃO DA
VARIAÇÃO NO TAMANHO DO OVO**

Rio Claro

2015

RESUMO

Um dos “trade-offs” mais importantes na natureza é aquele existente entre número de filhotes e a quantidade de recursos alocados individualmente para cada um. Uma fêmea pode, por exemplo, investir em poucos ovos grandes, ou muitos ovos pequenos, dependendo das condições da própria fêmea e do quanto a sobrevivência do filhote é influenciada pelo tamanho inicial. Sendo assim, o investimento materno é um importante modulador da vulnerabilidade da prole nos estágios iniciais do desenvolvimento. Os anfíbios anuros, em geral, apresentam uma fase larval aquática, onde o ambiente de desova tem grande influência na sobrevivência e sucesso dos girinos. No presente estudo, usamos medidas de diâmetro e volume de ovos de 13 espécies de anuros das famílias Leptodactylidae, Hylidae e Bufonidae, com diferentes modos reprodutivos e que se reproduzem em diferentes ambientes. Testamos a hipótese de que diferentes ambientes reprodutivos irão selecionar diferentes formas de investimento na prole pela fêmea, com variação de investimento intra e entre desovas e “trade-off” entre tamanho da desova e número de ovos. Verificamos que a maioria das espécies apresentou variação intra e inter-desova no tamanho dos ovos, mas a variação não esteve relacionada ao ambiente de reprodução (temporário x permanente). A variação intra-desova em tamanho de ovo foi bem maior em desovas de *Physalaemus albonotatus*, o que pode estar relacionado ao ambiente altamente sazonal ao longo da distribuição da espécie. A ausência de diferença na variação intra-desova entre espécies de ambientes permanentes x temporários pode ser um indicativo que as espécies estão adaptadas para enfrentar flutuações e/ou diferentes níveis de pressão independente do ambiente reprodutivo. Enquanto ambientes temporários estão sujeitos à dessecação e flutuações na disponibilidade de recursos, ambientes permanentes podem impor maiores riscos de predação e/ou competição. Experimentos que verifiquem os efeitos do tamanho do ovo sobre o desenvolvimento das larvas, e consequente efeito sobre o “fitness” parental e dos descendentes, além de variações intra e inter-populacionais, são cruciais para elucidar os fatores relacionados à evolução das estratégias reprodutivas em anuros neotropicais.

Palavras-chave: reprodução, “fitness”, “bet hedging”, local de oviposição, Neotrópicos

1 INTRODUÇÃO

Um dos “trade-offs” mais importantes na história de vida dos organismos é aquele existente entre o número de descendentes e a quantidade de recursos investida em cada um (BROCKELMAN, 1975; CRUMP, 1984; MCGINLEY et al., 1987; SINERVO, 1990; DZIMINSKI & ALFORD, 2005). Em espécies que se reproduzem em ambientes onde o tamanho inicial não é decisivo para a sobrevivência da prole, espera-se que a fêmea produza uma grande quantidade de ovos e invista pouco em cada um deles. Por outro lado, se o tamanho inicial afeta fortemente a aptidão (“fitness”) dos descendentes, então é esperado que a fêmea invista mais em cada ovo, produzindo desovas menores (e.g., SMITH & FRETHWELL, 1974; HENDRY et al., 2001; DZIMINSKI & ALFORD, 2005). Portanto, para um dado esforço reprodutivo, o tamanho e o número de ovos podem ser negativamente relacionados (LLOYD, 1979; KAPLAN, 1987). Escolhas da fêmea que possam afetar a prole, positiva ou negativamente, são consideradas efeitos maternos. A escolha do parceiro e a decisão sobre o local de oviposição, por exemplo, são de extrema importância para o sucesso e sobrevivência da prole (MOUSSEAU & FOX, 1998; QVARNSTROM & PRICE, 2001). Assim, em animais como os anfíbios, que se reproduzem em ambientes heterogêneos e apresentam um ciclo de vida complexo, o investimento materno em vitelo pode afetar o tamanho da larva, modulando o nível de vulnerabilidade da prole, principalmente nas primeiras 24 horas após a eclosão dos ovos, quando esta está mais suscetível a predadores (ALFORD & RICHARDS, 1999; DZIMINSKI & ALFORD, 2005; KAPLAN & PHILLIPS, 2006) e tem baixo poder de locomoção (KAPLAN & PHILLIPS, 2006). Variações na qualidade do ambiente da prole podem, também, alterar a relação entre tamanho e “fitness” (DZIMINSKI et al., 2009; BARBOSA & MAGURRAN, 2010).

Modelos teóricos predizem uma quantidade ótima de investimento nos ovos para que o “trade-off” entre tamanho e quantidade de ovos e “fitness” dos pais seja ideal (PARICHY & KAPLAN, 1992; DZIMINSKI et al., 2009), mas isso em uma situação hipotética que assume um ambiente constante e homogêneo para a prole. Um tamanho ótimo de prole, ou seja, que maximize a aptidão, tanto da mãe quanto da progênie, é improvável em ambientes naturais, já que mesmo o mais estável dos ambientes ainda está sujeito a pequenas variações e imprevisibilidade (CAPINERA, 1979; CRUMP, 1981; MCGINLEY et al., 1987; DZIMINSKI & ALFORD, 2005; MARSHALL et al., 2008). Desta forma, em condições naturais, múltiplos tamanhos de prole podem otimizar a aptidão da mesma e dos parentais (DZIMINSKI et al., 2009). A seleção, portanto, deve favorecer um nível de investimento que aumente a aptidão da

prole sem prejudicar fortemente a sobrevivência e o valor reprodutivo dos parentais (SALOMON et al., 2005).

Investir diferencialmente em ovos da mesma desova pode conferir vantagem adaptativa em ambientes estressantes, pois em condições desfavoráveis, os girinos eclodidos de ovos maiores poderão ter maiores chances de sobreviver até a metamorfose, enquanto que condições ambientais propícias podem aumentar as chances de larvas provenientes de ovos pequenos sobreviverem também, aumentando o sucesso da prole como um todo. Esse tipo de plasticidade é denominado estratégia “bet hedging” ou “melhor aposta” (CRUMP, 1984; LIPS, 2001). Foram sugeridas duas formas de estratégia “bet hedging”: (1) a conservativa, que consiste na produção de poucos ovos grandes. Essa estratégia confere vantagem em situações de instabilidade do ambiente, aumentando o sucesso reprodutivo da mãe, já que os recém-eclodidos de ovos grandes tem maior tamanho e maior “fitness”. Em contrapartida, pode diminuir o sucesso em situações de estabilidade, quando ovos menores poderiam ser mais vantajosos. A segunda categoria de estratégia “bet hedging” é (2) a diversificada, quando a fêmea investe individualmente de maneira desigual entre os ovos. Assim, independentemente das condições do ambiente, sempre haverá chance de uma parcela da prole sobreviver (EINUM & FLEMING, 2004). Há estudos que mostram a presença de estratégias “bet-hedging” em vários grupos, como tartarugas (CUNNINGTON & BROOKS, 1996), lagartos (SINERVO, 1990) e plantas (STEPHENSON, 1984; WISE & CUMMINS, 2006).

Diferenças na alocação de vitelo nos ovos pode ocorrer dentro de uma mesma desova, entre as desovas de uma mesma fêmea ou entre as fêmeas de uma mesma população (PHILIPPI & SEGER, 1989; PARICKY & KAPLAN, 1992; MOUSSEAU & FOX, 1998; DZIMINSKI et al., 2009). As características físicas de ambientes aquáticos temporários são mais variáveis e imprevisíveis que em ambientes aquáticos permanentes, porém, nesse segundo a pressão de predação é maior (CRUMP, 1981). Espera-se, portanto, que as diferentes pressões exercidas em cada tipo de ambiente – temporário e permanente – resultem em diferenças no investimento reprodutivo e aptidão (DZIMINSKI & ALFORD, 2005), consequentemente, diferenças em traços da história de vida de espécies adaptadas a cada um desses habitats.

Os anfíbios anuros apresentam a maior diversidade de modos reprodutivos dentre os vertebrados tetrápodes, com 39 modos conhecidos (HADDAD & PRADO, 2005). O modo reprodutivo em anfíbios foi definido como sendo um conjunto de características reprodutivas, tais como local de oviposição, tamanho de ovo e de desova, tipo de desova, tamanho dos

recém-eclodidos e estágio de desenvolvimento na eclosão, duração do desenvolvimento e tipo do cuidado parental, quando presente (SALTHER, 1969; HADDAD & PRADO, 2005; TOLEDO et al., 2011; CRUMP, 2015). O modo reprodutivo ancestral em anuros consiste em desovas depositadas na água, com fase larval aquática (GOMEZ-MESTRE, PYRON & WIENS, 2012), sendo que parte dos nutrientes necessários aos girinos é proveniente do vitelo dos ovos e parte obtida a partir do consumo de alimentos (HADDAD & PRADO, 2005). Esse ciclo de vida anfíbio confere vantagens e desvantagens, pois permite que as larvas explorem recursos que não podem ser explorados pelos adultos (DZIMINSKI & ALFORD, 2005), mas ficam mais vulneráveis a predação e/ou dessecação, principalmente em ambientes aquáticos temporários (WASSERSUG, 1975; CRUMP, 1984; ALFORD, 1999; DZIMINSKI & ALFORD, 2005; DZIMINSKI & ROBERTS, 2006;). De fato, um dos fatores ecológicos que mais influencia a estrutura de comunidade de larvas de anfíbios anuros e uma das maiores causas de mortalidade nessa fase inicial do desenvolvimento é a predação (LAURILA et al., 2002; FULAN & ALMEIDA, 2010). Larvas de tamanho pequeno podem sofrer efeitos deletérios em condições desfavoráveis, como maior risco de predação, competição inter e intraespecífica por alimento e até sofrer com interferências químicas ou comportamentais de larvas maiores (PARICKY & KAPLAN, 1992). Como o conteúdo de vitelo do ovo influencia no tamanho da larva, o investimento materno influencia diretamente a sobrevivência e performance das larvas, com consequências para o “fitness” da mãe e da prole (CRUMP, 1984; DZIMINSKI & ALFORD, 2005; DZIMINSKI et al., 2009).

Conhecer a variabilidade nas características da história de vida de espécies de anuros é de extrema importância para entendermos quais os fatores e os processos envolvidos na evolução desses traços (SUMMERS et al., 2007; TOLEDO et al., 2011; GOMEZ-MESTRE, PYRON & WIENS, 2012). Desta forma, dado que poucos estudos investigaram as estratégias reprodutivas, avaliando o investimento maternal e a variação no número e tamanho de ovos em espécies de anuros neotropicais (e.g., LIPS, 2001; LÜDDECKE, 2002; PRADO & HADDAD, 2005; PUPIN et al., 2010), este estudo teve como objetivo comparar o investimento materno entre espécies de anuros que se reproduzem em diferentes tipos de ambientes. Testamos a hipótese de que espécies que se reproduzem em ambientes mais estáveis, como lagoas permanentes, exibirão menor variação no tamanho dos ovos da mesma desova, enquanto que em ambientes imprevisíveis, como poças, as fêmeas produzirão desovas com quantidades variáveis de vitelo, apresentando maior variação intra-desova quanto ao tamanho dos ovos. Também esperamos que espécies que se reproduzem em ambientes

imprevisíveis exibirão variação inter-desova maior quanto ao tamanho do ovo comparada à variação entre as desovas das espécies de ambientes permanentes.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisadas desovas de 13 espécies de anuros, fixadas e depositadas na Coleção de Anfíbios Célio F. B. Haddad (CFBH), Departamento de Zoologia, I.B., Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro, SP, Brasil (Tabela 1, Apêndice 1). Escolhemos espécies das famílias Hylidae (N = 6), Leptodactylidae (N = 5) e Bufonidae (N = 2), as quais foram separadas em dois grupos, de acordo com o ambiente de desova: (1) espécies que depositam suas desovas em ambientes permanentes, menos sujeitos a alterações, e (2) espécies que desovam em locais temporários ou mais imprevisíveis. As espécies selecionadas para compor o primeiro grupo foram: *Bokermannohyla circumdata*, *Hypsiboas prasinus*, *Physalaemus atlanticus*, *P. crombiei*, *P. olfersii*, *Rhinella crucifer* e *R. icterica*; as espécies do segundo grupo foram: *Dendropsophus minutus*, *D. elegans*, *Physalaemus albonotatus*, *P. cuvieri*, *Scinax rizibilis* e *S. fuscomarginatus* (ver Tabela 1). A maioria dessas espécies é generalista quanto ao uso de habitat (*R. crucifer*, *D. minutus*, *H. prasinus*, *P. cuvieri*, *P. olfersii* e *S. rizibilis*), podendo ser encontradas se reproduzindo em diferentes tipos de ambientes (CUNHA et al., 2010; SILVA-SOARES et al., 2010; BASTOS et al., 2010; SERAFIM et al., 2008; MORAES et al., 2007; ZINA et al., 2007; TOLEDO & HADDAD, 2005; BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002; BASTOS & HADDAD, 1996). Sendo assim, usamos como critério para a classificação das espécies a localidade de coleta das desovas (Apêndice 1), além de informações adicionais da literatura sobre o tipo de ambiente de oviposição mais comum para cada uma.

As espécies escolhidas para este estudo apresentam diferentes modos reprodutivos (*sensu* HADDAD & PRADO, 2005), porém todos são basicamente aquáticos (Tabela 1). *Rhinella crucifer*, *Dendropsophus minutus*, *D. elegans* e *Scinax fuscomarginatus* se enquadram no modo reprodutivo 1, com ovos colocados em corpos d’água lânticos e girinos exotróficos; *Bokermannohyla circumdata* apresenta modo reprodutivo 4, caracterizado por ovos depositados em bacias naturais ou construídas e girinos exotróficos. Espécies que produzem ninhos de espuma e os depositam em corpos d’água, como *Scinax rizibilis*, *Physalaemus atlanticus*, *P. olfersii*, *P. albonotatus*, *P. crombiei* e *P. cuvieri*, são categorizados no modo reprodutivo 11. Algumas espécies apresentam modos reprodutivos alternativos; *Physalaemus crombiei*, *P. olfersii* e *P. atlanticus* também se enquadram no modo

28, com ninhos de espuma depositados em solo úmido, e girinos exotróficos aquáticos; *Hypsiboas prasinus* pode apresentar tanto o modo reprodutivo 1, com ovos depositados com em poças e lagos, quanto o modo 2, onde os ovos são depositados em água corrente. O modo reprodutivo 2 também é observado em *R. icterica* e *R. crucifer*.

O número amostral variou de cinco a dez desovas para cada espécie (Tabela 1). Os parâmetros usados foram número de ovos por desova e duas medidas de tamanho dos ovos, diâmetro e volume. Escolhemos fazer as análises utilizando duas medidas afim de testarmos qual delas é melhor para estimar o conteúdo vitelínico dos ovos. O diâmetro do ovo já foi utilizado por Crump (1984), enquanto que medidas de volume tem sido utilizadas em trabalhos mais recentes (DZIMINSKI & ALFORD, 2005; DZIMINSKI et al., 2009). O tamanho das desovas foi determinado através da contagem dos ovos de cada desova. Para determinar o tamanho dos ovos, vinte ovos de cada desova foram selecionados aleatoriamente e o maior diâmetro de cada ovo foi medido utilizando o programa NIS elements D 3.0, através de imagens registradas por um estereomicroscópio acoplado a um computador. A partir da medida do maior diâmetro foi calculado também o volume de cada ovo, por meio da fórmula de volume de uma esfera: $V = 4/3 \pi r^3$, onde V = volume da esfera e r = raio da esfera (1/2 do diâmetro).

Tabela 1. Espécies utilizadas no estudo, separadas pelas suas famílias. Número de desovas, tipo de ambiente de desova, classificação de acordo com as características das localidades de coleta e modo reprodutivo das espécies.

Família/Espécie	N	Ambiente de desova	Característica do ambiente de desova	Modo reprodutivo
Bufonidae				
<i>Rhinella crucifer</i>	7	aquático	permanente	1
<i>Rhinella icterica</i>	10	aquático	permanente	2
Hylidae				
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	6	aquático	permanente	4
<i>Dendropsophus elegans</i>	10	aquático	temporário	1
<i>Dendropsophus minutus</i>	10	aquático	temporário	1
<i>Hypsiboas prasinus</i>	10	aquático	permanente	1 e 2
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	5	aquático	temporário	1
<i>Scinax rizibilis</i>	10	aquático	temporário	11
Leptodactylidae				
<i>Physalaemus albonotatus</i>	10	aquático	temporário	11
<i>Physalaemus atlanticus</i>	9	aquático/terrestre	permanente	11 e 28
<i>Physalaemus crombiei</i>	9	aquático/terrestre	permanente	11, 14 e 28
<i>Physalaemus cuvieri</i>	5	aquático	temporário	11
<i>Physalaemus olfersii</i>	5	aquático	permanente	11

Variação intra e entre desovas

O coeficiente de variação intra-desova (CV) foi calculado utilizando-se o diâmetro e o volume dos ovos. O CV foi obtido pela razão entre desvio padrão e média do tamanho do ovo para cada desova ($CV = DP/M$). O CV é muito usado em comparações ecológicas da magnitude da variação analisada (MICHAELS et al., 1988). Calculamos também a média dos valores de CV para cada espécie e fizemos a comparação entre os grupos - ambientes permanentes e temporários - através do teste de Mann-Whitney, utilizando o software Past3.

Analizamos a variação em CV entre as desovas da mesma espécie de duas formas: (1) através do método estatístico Kruskal-Wallis, calculado utilizando o software BioEstat 5.0; e (2) através do teste de Levene, que compara variações dentro dos grupos (ZAR, 1999),

utilizando o software Action 2.8. A correlação entre tamanho de ovos e número de ovos por desova foi testada por meio de regressão linear com o programa estatístico Past3. Em todos os testes, os resultados foram considerados significativos quando $p < 0,05$.

3 RESULTADOS

Variação intra-desova

Não encontramos variação significativa entre os valores de CV entre as espécies dos grupos “ambiente temporário” e “ambiente permanente”, para nenhuma das duas medidas (Mann-Whitney: $p > 0,05$) (Figura 1). No entanto, a variação intra desova foi significativa entre as espécies quando comparadas dentro de cada grupo. A comparação foi feita através do teste de Tukey e foi significativa entre espécies de ambiente permanente apenas para medida de diâmetro, e entre as espécies de ambiente temporário o teste teve resultado significativo tanto para diâmetro quanto volume (Figura 2).

Das espécies estudadas, *P. albonotatus* apresentou os maiores valores médios de CV, tanto para medida de diâmetro (CV = 0,054) quanto volume (CV = 0,16), enquanto os menores valores médios foram encontrados para *D. elegans*, também para as duas medidas (diâmetro, CV = 0,021; volume, CV = 0,064; Figura 3). A desova com menor valor de CV pertence a *D. minutus* para diâmetro (0,012) e volume (0,033). Já a desova com maior variação interna foi de *R. icterica* para medida de diâmetro (0,084) e de *P. albonotatus* para medida de volume (0,23). *Physalaemus albonotatus* e *P. olfersii* foram as espécies que apresentaram maior número de desovas com valores de variação mais altos, tanto para diâmetro quanto volume e *D. minutus* apresentou, no geral, variação mais baixa entre suas desovas, também para as duas formas de medida. As variações em CV em *P. albonotatus* e *D. minutus* são mostrados na Figura 4 e todos os valores do coeficiente de variação calculados para cada desova analisada são mostrados nas Tabelas 2 e 3.

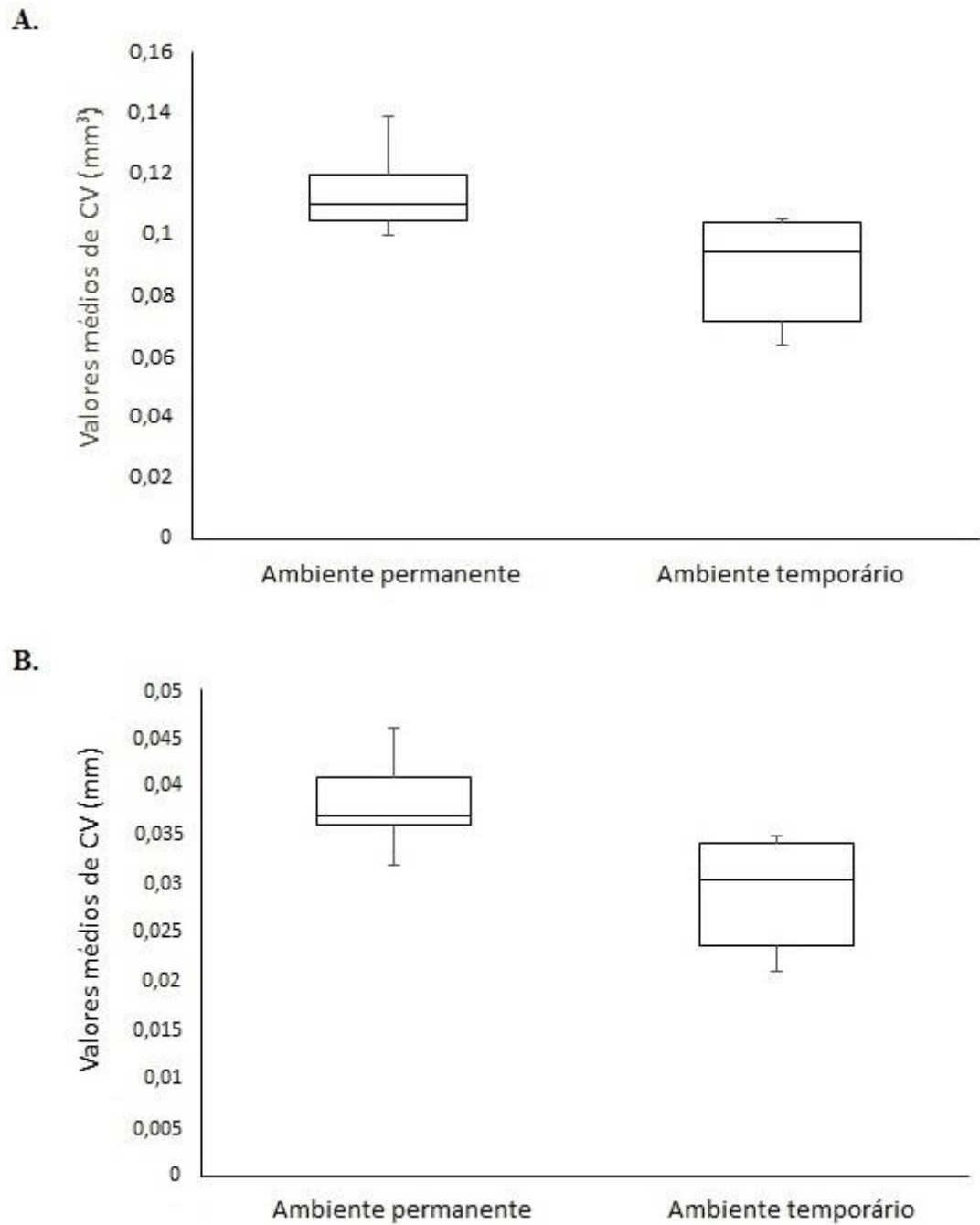


Figura 1. Comparação da variação intra-desova entre espécies de ambiente permanente e temporário. (A) Valores médios de CV calculados utilizando medida de volume e (B) valores médios de CV calculados utilizando medida de diâmetro.

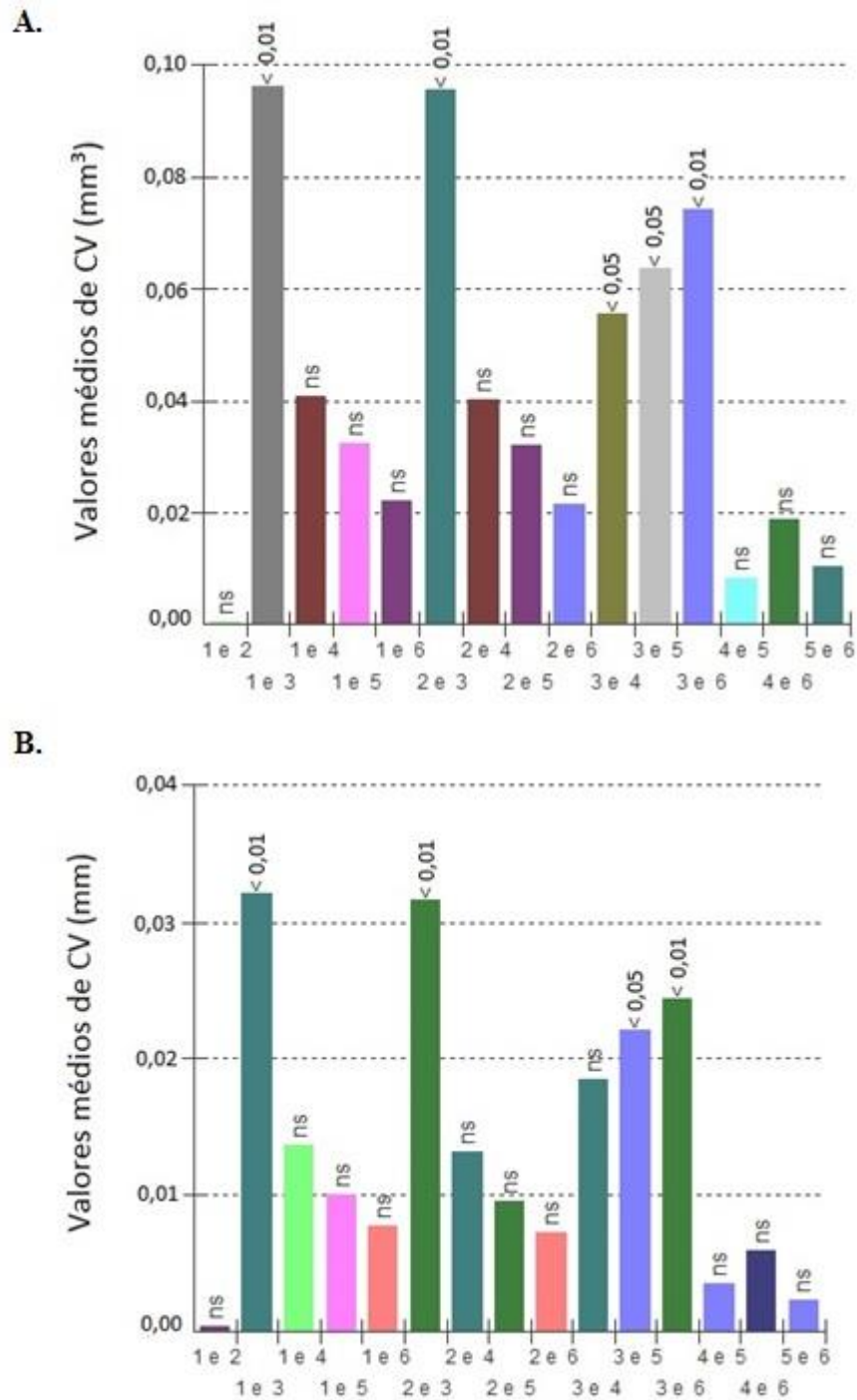


Figura 2. Comparação entre médias dos coeficientes de variação (CV) de ambiente temporário utilizando medida de volume (A) e de diâmetro (B), através do método de Tukey. O resultado do teste não foi significativo para espécies de ambiente permanente. A e B: 1 – *Dendropsophus elegans*; 2 – *D. minutus*; 3 – *Physalaemus albonotatus*; 4 – *P. cuvieri*; 5 – *Scinax fuscomarginatus*; 6 – *S. rizibilis*.

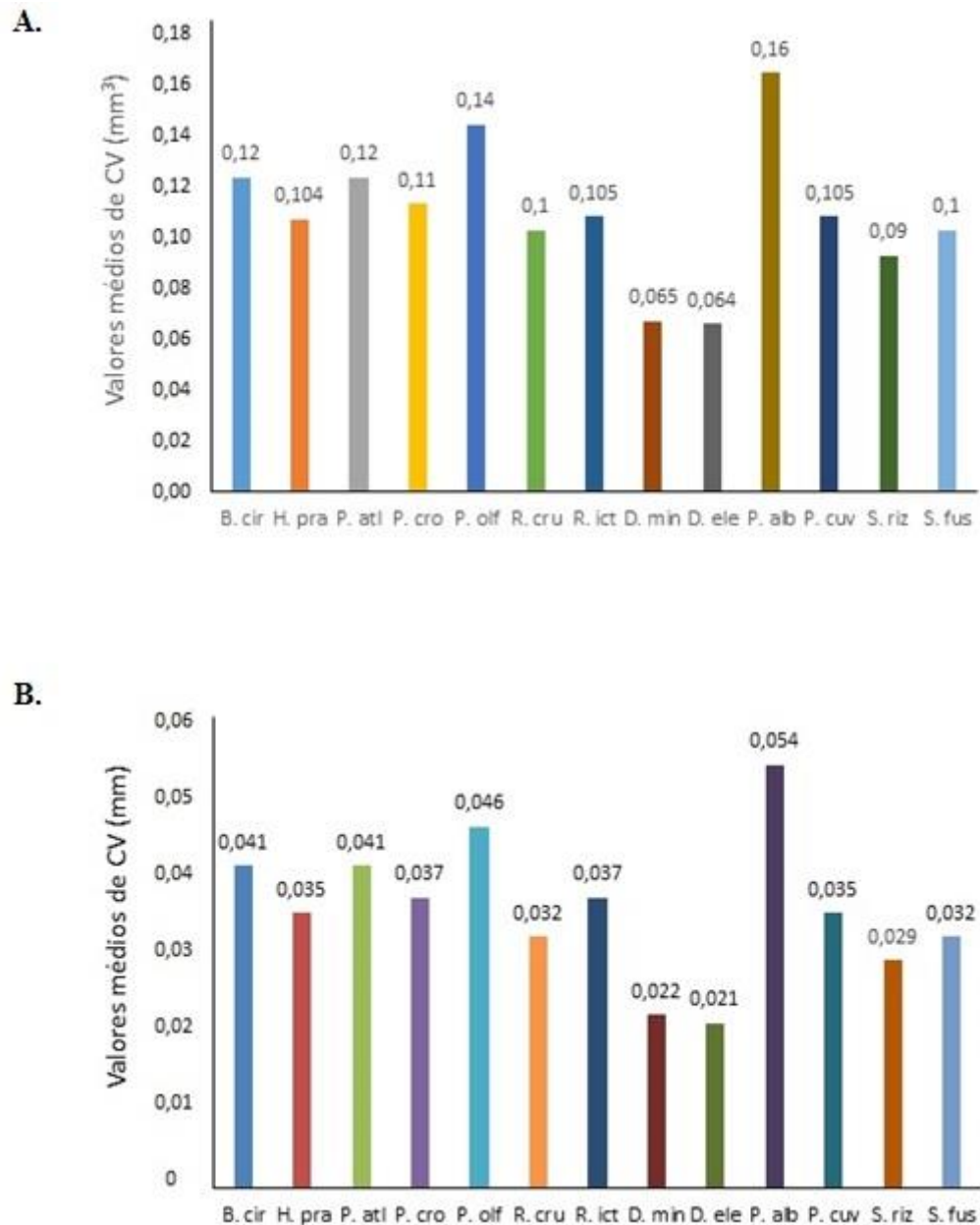


Figura 3. Valores médios de coeficiente de variação (CV), calculados a partir do volume (A) e diâmetro (B), de cada espécie estudada. *Physalaemus albonotatus* (*P. alb*) e *Dendropsophus elegans* (*D. ele*) apresentaram maior e menor valor médio de CV, respectivamente. Espécies de ambiente permanente: *Bokermannohyla circumdata* (*B. cir*), *Hypsiboas prasinus* (*H. pra*), *Physalaemus atlanticus* (*P. atl*), *P. crombiei* (*P. cro*), *P. olfersii* (*P. olf*), *Rhinella crucifer* (*R. cru*) e *R. icterica* (*R. ict*); Espécies de ambiente temporário: *Dendropsophus minutus* (*D. min*), *D. elegans* (*D. ele*), *P. albonotatus* (*P. alb*), *P. cuvieri* (*P. cuv*), *Scinax rizibilis* (*S. riz*) e *S. fuscomarginatus* (*S. fus*).

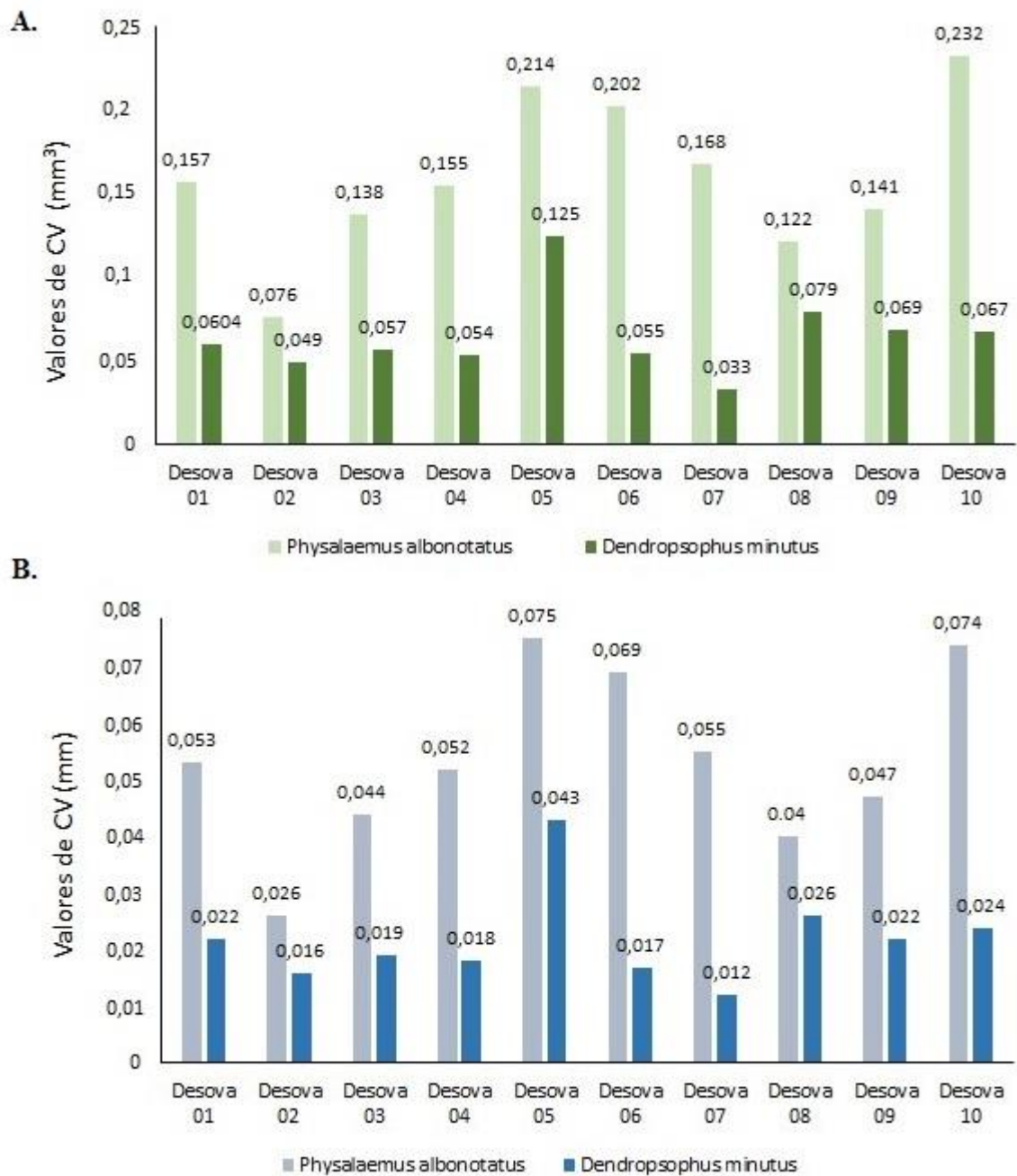


Figura 4. Valores de coeficiente de variação (CV), calculados a partir do volume (A) e diâmetro (B), das espécies de ambiente instável. *Dendropsophus minutus* e *Physalaemus albonotatus* apresentaram maior e menor variação intra-desova, respectivamente

Variação entre desovas

No teste de Kruskal-Wallis a variação no tamanho de ovos foi significativa em todas as espécies, sendo $p < 0,0001$ em todos os casos, tanto para medida de volume quanto de diâmetro (Tabela 4). O teste de Levene se mostrou mais acurado, sendo que houve variação significativa para a maioria das espécies, exceto *B. circumdata*, *P. cuvieri*, *P. olfersii* e *S. fuscomarginatus*, também para ambas formas de medida (Tabela 5).

Encontramos relação negativa significativa entre tamanho dos ovos e número de ovos por desova em *P. albonotatus*, tanto para diâmetro quanto volume, e em *R. crucifer* apenas para diâmetro (Tabela 6).

Tabela 2. Valores do coeficiente de variação (CV) calculado por desova e para cada espécie de anuro desse estudo, utilizando diâmetro dos ovos.
Os valores destacados em negrito são os maiores para cada espécie.

Espécie	Desova 01	Desova 02	Desova 03	Desova 04	Desova 05	Desova 06	Desova 07	Desova 08	Desova 09	Desova 10
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	0,040	0,033	0,039	0,059	0,036	0,036	-	-	-	-
<i>Dendropsophus elegans</i>	0,015	0,015	0,017	0,032	0,017	0,015	0,018	0,038	0,032	0,015
<i>Dendropsophus minutus</i>	0,022	0,016	0,019	0,018	0,043	0,017	0,012	0,026	0,022	0,024
<i>Hypsiboas prasinus</i>	0,039	0,034	0,046	0,030	0,020	0,024	0,061	0,035	0,044	0,015
<i>Physalaemus albonotatus</i>	0,053	0,026	0,044	0,052	0,075	0,069	0,055	0,040	0,047	0,074
<i>Physalaemus atlanticus</i>	0,035	0,041	0,033	0,055	0,033	0,075	0,032	0,034	0,031	-
<i>Physalaemus crombiei</i>	0,029	0,037	0,055	0,033	0,020	0,042	0,053	0,032	0,035	-
<i>Physalaemus cuvieri</i>	0,022	0,029	0,040	0,047	0,037	-	-	-	-	-
<i>Physalaemus olfersii</i>	0,043	0,053	0,039	0,041	0,056	-	-	-	-	-
<i>Rhinella crucifer</i>	0,054	0,013	0,016	0,032	0,020	0,020	0,070	-	-	-
<i>Rhinella icterica</i>	0,084	0,020	0,024	0,036	0,020	0,033	0,065	0,027	0,026	0,035
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	0,023	0,041	0,051	0,022	0,021	-	-	-	-	-
<i>Scinax rizibilis</i>	0,037	0,039	0,022	0,022	0,031	0,052	0,022	0,023	0,024	0,019

Tabela 3. Valores do coeficiente de variação (CV) calculado por desova e para cada espécie de anuro desse estudo, utilizando volume dos ovos.
Os valores destacados em negrito são os maiores para cada espécie.

Espécies	Desova 01	Desova 02	Desova 03	Desova 04	Desova 05	Desova 06	Desova 07	Desova 08	Desova 09	Desova 10
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	0,132	0,097	0,119	0,182	0,105	0,107	-	-	-	-
<i>Dendropsophus elegans</i>	0,044	0,045	0,052	0,097	0,053	0,046	0,055	0,110	0,097	0,045
<i>Dendropsophus minutus</i>	0,06	0,049	0,057	0,054	0,12	0,055	0,033	0,079	0,069	0,067
<i>Hypsiboas prasinus</i>	0,115	0,097	0,133	0,089	0,059	0,075	0,188	0,107	0,128	0,045
<i>Physalaemus albonotatus</i>	0,157	0,076	0,138	0,155	0,214	0,202	0,168	0,122	0,141	0,232
<i>Physalaemus atlanticus</i>	0,107	0,123	0,097	0,158	0,097	0,209	0,095	0,098	0,093	-
<i>Physalaemus crombiei</i>	0,085	0,109	0,156	0,096	0,06	0,116	0,163	0,098	0,105	-
<i>Physalaemus cuvieri</i>	0,067	0,087	0,120	0,141	0,111	-	-	-	-	-
<i>Physalaemus olfersii</i>	0,13	0,16	0,115	0,124	0,166	-	-	-	-	-
<i>Rhinella crucifer</i>	0,165	0,041	0,048	0,102	0,061	0,061	0,213	-	-	-
<i>Rhinella icterica</i>	0,192	0,06	0,071	0,111	0,06	0,097	0,195	0,084	0,075	0,105
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	0,068	0,123	0,163	0,065	0,065	-	-	-	-	-
<i>Scinax ritzibilis</i>	0,112	0,119	0,062	0,064	0,088	0,146	0,07	0,068	0,074	0,061

Tabela 4. Valores de p e H relativos ao teste de Kruskal-Wallis para variação entre as desovas de cada espécie.

Espécies	Diâmetro (mm)		Volume (mm ³)	
	Valor de H	Valor de p	Valor de H	Valor de p
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	93,68	1,13E-15	93,62	1,13E-15
<i>Dendropsophus elegans</i>	99,28	2,20E-17	98,54	2,20E-17
<i>Dendropsophus minutus</i>	147,4	3,07E-21	146,7	3,07E-27
<i>Hypsiboas prasinus</i>	131,9	4,81E-21	131,7	4,81E-24
<i>Physalaemus albonotatus</i>	74,92	5,12E-10	84	2,30E-14
<i>Physalaemus atlanticus</i>	129,8	3,18E-21	129,7	3,18E-24
<i>Physalaemus crombiei</i>	118,4	6,96E-19	118,3	6,70E-22
<i>Physalaemus cuvieri</i>	43,65	7,57E-06	43,58	7,21E-09
<i>Physalaemus olfersii</i>	43,38	8,62E-06	43,27	8,62E-09
<i>Rhinella crucifer</i>	101,4	1,27E-16	95,09	2,37E-18
<i>Rhinella icterica</i>	153,7	1,50E-25	153,6	1,50E-28
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	41,14	2,51E-05	40,7	2,51E-08
<i>Scinax rizibilis</i>	100,1	1,47E-14	99,58	1,47E-17

Tabela 5. Comparação da variação inter-desova em tamanho dos ovos pelo teste de Levene. Número médio de ovos por desova ($\pm$ DP); diâmetro e volume médio dos ovos ($\pm$ DP). Valores de p expressam o grau de significância da variação entre as desovas da mesma espécie para medida de volume e de diâmetro; resultados significativos ($p < 0,05$) destacados em negrito na tabela.

Espécie	N de ovos	Diâmetro dos ovos			Volume dos ovos		
		Tamanho médio (mm)	Valor do teste	Valor de p	Tamanho médio (mm ³)	Valor do teste	Valor de p
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	505,3 $\pm$ 157,47	2,06 $\pm$ 0,18	1,20	3,14E-01	4,71 $\pm$ 1,21	1,87	1,04E-01
<i>Dendropsophus elegans</i>	312,6 $\pm$ 49,85	1,26 $\pm$ 0,03	4,40	3,07E-05	1,05 $\pm$ 0,07	4,95	5,55E-06
<i>Dendropsophus minutus</i>	262,7 $\pm$ 92,7	1,19 $\pm$ 0,05	2,60	7,39E-03	0,89 $\pm$ 0,11	3,59	3,78E-04
<i>Hypsiboas prasinus</i>	801,1 $\pm$ 246,71	1,5 $\pm$ 0,08	2,85	3,55E-03	1,79 $\pm$ 0,28	3,03	2,07E-03
<i>Physalaemus albonotatus</i>	1090,1 $\pm$ 311,78	0,93 $\pm$ 0,045	2,02	3,94E-02	0,42 $\pm$ 0,06	2,01	4,0E-02
<i>Physalaemus atlanticus</i>	79 $\pm$ 25,24	1,54 $\pm$ 0,13	2,82	5,72E-03	1,95 $\pm$ 0,45	3,57	7,38E-04
<i>Physalaemus crombiei</i>	182,55 $\pm$ 64,41	1,47 $\pm$ 0,08	2,40	1,78E-02	1,7 $\pm$ 0,29	4,44	6,56E-05
<i>Physalaemus cuvieri</i>	554,2 $\pm$ 126,58	1,2 $\pm$ 0,04	1,35	2,58E-01	0,92 $\pm$ 0,09	1,27	2,87E-01
<i>Physalaemus olfersii</i>	1103 $\pm$ 225,17	1,36 $\pm$ 0,06	0,54	7,07E-01	1,32 $\pm$ 0,18	0,65	6,29E-01
<i>Rhinella crucifer</i>	4533 $\pm$ 841,77	1,65 $\pm$ 0,1	5,62	3,17E-05	2,36 $\pm$ 0,19	6,81	2,55E-06
<i>Rhinella icterica</i>	681,9 $\pm$ 199,77	2,02 $\pm$ 0,12	3,71	2,65E-04	4,41 $\pm$ 0,79	6,44	5,70E-08
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	484,2 $\pm$ 134,15	0,97 $\pm$ 0,02	2,14	8,22E-02	0,49 $\pm$ 0,035	2,31	6,32E-02
<i>Scinax rizibilis</i>	993,3 $\pm$ 226,42	1,08 $\pm$ 0,03	3,68	2,82E-04	0,66 $\pm$ 0,06	3,39	6,93E-04

Tabela 6. Resultados da regressão linear entre número de ovos por desova e tamanho médio dos ovos para cada espécie do estudo. A regressão foi repetida para médias de diâmetro e volume dos ovos. As regressões significativas em negrito.

Espécies	N de desovas	Diâmetro dos ovos		Volume dos ovos	
		Valor de R ²	Valor de p	Valor de R ²	Valor de p
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	6	0,22	0,35	0,20	0,37
<i>Dendropsophus elegans</i>	10	0,26	0,12	0,26	0,12
<i>Dendropsophus minutus</i>	10	0,03	0,64	0,026	0,66
<i>Hypsiboas prasinus</i>	10	0,074	0,55	0,051	0,54
<i>Physalaemus albonotatus</i>	10	0,74	0,002	0,72	0,002
<i>Physalaemus atlanticus</i>	9	0,031	0,65	0,035	0,63
<i>Physalaemus crombiei</i>	9	0,034	0,64	0,055	0,55
<i>Physalaemus cuvieri</i>	5	0,21	0,55	0,24	0,60
<i>Physalaemus olfersii</i>	5	0,15	0,52	0,14	0,54
<i>Rhinella crucifer</i>	7	0,57	0,047	0,54	0,057
<i>Rhinella icterica</i>	10	0,045	0,56	0,034	0,61
<i>Scinax fuscomarginatus</i>	5	0,003	0,93	0,011	0,86
<i>Scinax rizibilis</i>	10	0,063	0,51	0,065	0,52

4 DISCUSSÃO

Assim como observado no presente trabalho, um estudo avaliando variação intra-desova no tamanho do ovo em 15 espécies de savana na Austrália, também mostrou variação intra-desova para todas as espécies, sendo a variação maior em espécies de ambientes mais imprevisíveis (DZIMINSKI & ALFORD, 2005). Já em outro estudo com hilídeos neotropicais, não houve diferença na variação intra-desova entre espécies de ambientes temporários e permanentes (CRUMP, 1981), como no presente estudo. Investir diferencialmente dentro da desova é vantajoso, pois se as condições ambientais estão desfavoráveis, os girinos eclodidos de ovos maiores terão maiores chances de sobreviver até a metamorfose, enquanto que condições ambientais propícias aumentam a chance de larvas provenientes de ovos pequenos sobreviverem também, aumentando o sucesso da prole como um todo (CRUMP, 1984; DZIMINSKI & ALFORD, 2005). Essa variação, que garante que

pelo menos parte da prole sobreviva sob circunstâncias não propícias, consiste em uma estratégia “bet hedging” (MARSHAL et al., 2008). O fato de não termos encontrado diferença significativa na variação intra-desova entre espécies que se reproduzem em diferentes ambientes pode ser um indicativo de que, em maior ou menor grau, as espécies estão adaptadas a flutuações ou diferentes pressões, mesmo em ambientes aqui classificados como permanentes. Estes resultados estão de acordo com as ideias de Stearns (1976, 1977) de que não apenas diferentes estratégias podem evoluir sob as mesmas pressões, como estratégias similares podem evoluir sob diferentes pressões seletivas. De fato, as características físicas de ambientes aquáticos temporários são mais variáveis e imprevisíveis que em ambientes aquáticos permanentes, porém nesse segundo, a pressão de predação é maior, o que implica que pode ser vantajosa a variação em tamanho de ovo em ambos os tipos de ambiente (CRUMP, 1981; presente estudo).

Entre as desovas das espécies aqui analisadas, em geral, encontramos uma grande variação intra-desova no tamanho dos ovos. Muitos estudos tem procurado entender como e quanto o investimento materno afeta o “fitness” da prole e qual a melhor estratégia de investimento para maximizar a sobrevivência e crescimento dos descendentes sem afetar drasticamente o “fitness” da mãe (HOM, 1988; KAPLAN, 1992; BERNARDO, 1996; XIANG et al., 1997; DZIMINSKI & ALFORD, 2005; KAPLAN & PHILLIPS, 2006; RÄSÄNEN et al., 2008; MICHIMAE et al., 2009). Para isso, modelos de investimento foram propostos. O mais clássico é o modelo de Smith & Fretwell (1974) que propõe que o investimento é ideal quando é igual para toda prole. Outro modelo de “fitness”, de Cohen (1966), prevê que em situações imprevisíveis, a mãe pode produzir prole com variados fenótipos em um único evento reprodutivo (MARSHAL et al., 2008).

Quando variações no tamanho dos ovos e da prole são adaptativas sob diferentes condições, e se essas condições persistem ao longo das gerações, então a variação no tamanho dos ovos e prole pode ser considerada uma estratégia “bet hedging” diversificada (PHILIPPI & SEGER, 1989; EINUM & FLEMING, 2004). “Bet hedging” diversificada está relacionada à capacidade do indivíduo ou da população de responder rapidamente a fatores ambientais aleatórios e imprevisíveis (MENU et al., 2000). Em alguns insetos, as fêmeas podem responder rapidamente a alterações ambientais, modificando a composição ou o tamanho dos ovos, por exemplo (MOUSSEAU & FOX, 1998). Outros exemplos de estratégia “bet hedging” diversificada são as variações no período de dormência das sementes em espécies de plantas de deserto (PHILIPPI, 1993) e na diapausa em insetos (MENU et al., 2000). As estratégias “bet hedging” são encontradas em praticamente todos os grupos de seres vivos.

Essa evolução adaptativa esperada sob determinadas pressões ambientais, no entanto, depende de fatores, tais como frequência dessas pressões sobre a população, capacidade de alteração do genótipo (através de mutações) e fenótipo de acordo com essas flutuações, estímulos ambientais adequados e um balanço entre vantagens e desvantagens das estratégias adotadas (BEAUMONT et al., 2009). A maior variação intra-desova em tamanho do ovo aqui encontrada para *P. albonotatus* sugere que a espécie estaria sob condições persistentes de maior imprevisibilidade ambiental. De fato, as desovas desta espécie aqui analisadas foram coletadas no Pantanal sul-matogrossense, uma região de clima extremamente sazonal e imprevisível, onde a espécie se reproduz em poças temporárias (PRADO et al., 2005). Além disso, a distribuição de *P. albonotatus* se estende até a região do Chaco, caracterizada também por um clima fortemente sazonal e imprevisível (SOUZA et al., 2010). Desta forma, essas condições estressantes podem estar exercendo forte pressão para um aumento na variabilidade intra-desova no tamanho dos ovos em *P. albonotatus*.

Há muitos contrastes nas discussões sobre “fitness” e variação em tamanho de ovo dentro de uma mesma desova ou entre desovas. Por um lado, ovos pequenos eclodem mais rápido que ovos grandes, o que em ambientes estáveis pode ser vantajoso para a fêmea, já que menor quantidade de vitelo pode ser investida em cada ovo (BRADFORD, 1990). Por outro lado, larvas de ovos maiores podem eclodir em maior tamanho, e ser mais resistentes a ambientes pouco nutritivos. Larvas de ovos grandes também metamorfoseiam mais rapidamente. Larvas provindas de ovos pequenos apresentam período larval mais longo, mas em ambientes de alta qualidade metamorfoseiam em maior tamanho comparado a larvas provindas de ovos grandes (BERVEN & CHADRA, 1988; DZIMINSKI & ALFORD, 2005). Trabalho de Marshall et al. (2008), com diversos grupos de invertebrados marinhos (anelídeos, moluscos, equinodermos), mostrou que em ambientes imprevisíveis, onde o “fitness” é maximizado por tamanho de ovo intermediário, investir em tamanhos variados de ovos dentro da mesma postura é mais vantajoso que investir em um único tamanho. Já Einum e Fleming (2004) questionaram se o investimento diferencial feito pelas fêmeas numa mesma desova consiste em estratégia “bet hedging” diversificada, ou se trata-se apenas de restrição fisiológica da fêmea em investir uniformemente entre os ovos. No presente estudo, não pudemos determinar, porém, o valor adaptativo da variação intra-desova nas espécies estudadas, pois para tal consideração seria necessário saber se essa variação tem algum efeito sobre os atributos e “fitness” dos indivíduos (prole e mãe) (DZIMINSKI & ALFORD, 2005).

Diferenças no tamanho do ovo, tanto intra quanto inter-desovas, são interpretadas como variações fenotípicas que permitiriam à prole enfrentar adversidades ambientais,

levando a um aumento do “fitness” parental (CAPINERA, 1979; DZIMINSKI & ALFORD, 2005). Nossos resultados, de forma geral, não mostraram um padrão de variação entre as desovas de espécies características de ambientes instáveis e permanentes. No entanto, encontramos variação inter-desova significativa para a maioria das espécies, independente do ambiente de reprodução e modo reprodutivo, exceto para *B. circumdata*, *P. olfersii* (ambientes permanentes), *P. cuvieri* e *S. fuscomarginatus* (ambientes temporários). Crump (1981) sugeriu que, em espécies com modos reprodutivos diversos, o local de desova não vai influenciar na variabilidade dos ovos, mas sim o tipo de ambiente no qual as larvas irão se desenvolver, já que a pressão seletiva do habitat se daria mais fortemente sobre as larvas e não sobre os ovos. As espécies do presente estudo que não apresentaram variação inter-desova significativa, independente do modo reprodutivo, possuem larvas aquáticas (HADDAD & PRADO, 2005) e exibiram níveis de variação intra-desova equivalentes aos das outras espécies (presente estudo). Apesar de poucas espécies analisadas, sugerimos que dependendo das pressões do ambiente a que as larvas estão sujeitas, tais como risco de dessecação do ambiente aquático (e.g., ambientes efêmeros) e predação e competição (e.g., ambientes permanentes), a variação intra-desova será mais importante que a variação inter-desova.

Todas as análises foram realizadas utilizando duas medidas de tamanho de ovo, diâmetro e volume, a fim de avaliar qual delas é mais adequada à realização desse tipo de estudo (ver sessão Resultados). Crump (1984) utilizou medida de diâmetro em seu trabalho com *R. crucifer*, enquanto outros estudos tem obtido bons resultados utilizando medida de volume dos ovos (DZIMINSKI & ALFORD, 2005; DZIMINSKI & ROBERTS, 2005; DZIMINSKI et al., 2009). No presente estudo, não encontramos diferenças para a maioria das análises entre os tipos de medida, mas para algumas delas o diâmetro mostrou resultados mais expressivos.

Alguns trabalhos tem mostrado que variação no tamanho dos ovos leva a diferenças na taxa de eclosão e tamanho dos recém-eclodidos (CRUMP, 1984; DZIMINSKI & ALFORD, 2005; DZIMINSKI & ROBERTS, 2006; FRANCESCO & BERNARDI, 2009). Experimentos que verifiquem os efeitos do tamanho do ovo sobre o desenvolvimento das larvas, e consequente efeito sobre o “fitness” parental e dos descendentes, são cruciais para elucidar os fatores relacionados à evolução das estratégias reprodutivas em anuros neotropicais. Além disso, hipóteses alternativas devem ser testadas. Por exemplo, diferente de outros estudos (e.g., CRUMP, 1981; DZIMINSKI & ALFORD, 2005), Tejedo & Reques (1994) atribuíram a variação de vitelo intra-desova a condições energéticas maternas ao invés do ambiente da prole. Variações no tamanho dos ovos também podem estar associadas a condições abióticas

como acidez do solo – fêmeas que desovam em solos ácidos investem em ovos maiores que aquelas que desovam em solos de pH neutro (RÄSÄNEN et al., 2008), e diferenças de altitude – fêmeas que vivem em maiores altitudes tem maior tamanho corporal, contribuindo para diferenças no tamanho das desovas (LÜDDECKE, 2002; FICETOLA & BERNARDI, 2009). Desta forma, estudos analisando a variação no tamanho dos ovos a nível intra e inter-populacional, e sua relação com fatores abióticos (e.g., altitude, pH da água/solo, regime de chuvas) e pressões nos ambientes de reprodução (e.g., duração da poça, pressão de predação), são também necessários para tentar elucidar a questão da evolução da variação em tamanho de ovo.

REFERÊNCIAS

- ALFORD, R. A. Ecology: resource use, competition, and predation. Tadpoles: the biology of anuran larvae, ed. RW McDiarmid, R Altig. Chicago: **Univ. Chicago Press**. p: 240-278. 1999.
- ALFORD, R. A. & RICHARDS, S. J. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 30: 133-165. 1999.
- BARBOSA, M. & MAGURRAN, A. E. Guppies control offspring size at birth in response to differences in population sex ratio. **Biological Journal of the Linnean Society**, 100: 414–419. 2010.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. Breeding activity of the Neotropical treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). **Journal of Herpetology**, 30: 355-360. 1996.
- BASTOS, R. P., HADDAD, C. F. B. & POMBAL JR, J. P. Foam nest in *Scinax rizibilis* (Amphibia: Anura: Hylidae). **Zoologia**, 27: 881-886. 2010.
- BEAUMONT, H. J. E., GALLIE, J., KOST, C., FERGUSON, G. C. & RAINEY, P. B. Experimental evolution of bet hedging. **Nature**, 462: 90-94. 2009.
- BERNARDO, J. The particular maternal effect of propagule size, especially egg size: patterns, models, quality of evidence and interpretations. **American Zoologist**, 36: 216-236. 1996.
- BERTOLUCI, J. & RODRIGUES, M. T. Utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do Sudeste do Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, 42: 287-297. 2002.

- BERVEN, K. A. & CHADRA, B. G. The relationship among egg size, density and food level on larval development in the wood frog (*Rana sylvatica*). **Oecologia**, 75: 67-72. 1988.
- BROCKELMAN, W. Y. Competition, the fitness of offspring, and optimal clutch size. **The American Naturalist**, 109: 677-699. 1975.
- BRADFORD, D. F. Incubation time and rate of embryonic development in amphibians: the influence of ovum size, temperature, and reproductive mode. **Physiological Zoology**, 63: 1157-1180. 1990.
- CAPINERA, J. L. Qualitative variation in plants and insects: effect of propagule size on ecological plasticity. **The American Naturalist**, 114: 350-361. 1979.
- CRUMP, M. L. Variation in propagule size as a function of environmental uncertainty for treefrogs. **American Naturalist**, 117: 724-737. 1981.
- CRUMP, M. L. Intracatch egg size variability in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae). **Copeia**, 2: 302-308. 1984.
- CRUMP, M. L. Anuran reproductive modes: evolving perspectives. **Journal of Herpetology**, 49: 1-16. 2015.
- CUNHA, A. K., DE OLIVEIRA, I. S. & HARTMANN, M. T. Anurofauna da Colônia Castelhanos, na Área de Proteção Ambiental de Guaratuba, Serra do Mar paranaense, Brasil. **Biotemas**, 23: 123-134. 2010.
- CUNNINGTON, D. C. & BROOKS, R. J. Bet-hedging theory and eigenelasticity: a comparison of the life histories of loggerhead sea turtles (*Careffa careffa*) and snapping turtles (*Chelydra serpentina*). **Canadian Journal of Zoology**, 74: 291-296. 1996.
- DZIMINSKI, M. A. & ROBERTS, J. D. Fitness consequences of variable maternal provisioning in quacking frogs (*Crinia georgiana*). **Journal of Evolutionary Biology**, 19: 144-155. 2005.
- DZIMINSKI, M. A. & ALFORD, R. A. Patterns and fitness consequences of intracatch variation in egg provisioning in tropical Australian frogs. **Oecologia**, 146: 98-109. 2005.
- DZIMINSKI, M. A., VERCOE, P. E. & ROBERTS, J. D. Variable offspring provisioning and fitness: a direct test in the field. **Functional Ecology**, 23: 164-171. 2009.
- EINUM, S. & FLEMING, I. A. Environmental unpredictability and offspring size: conservative versus diversified bet-hedging. **Evolutionary Ecology Research**, 6: 443-455. 2004.

- FICETOLA, G. F. & BERNARDI, F. Offspring size and survival in the frog *Rana latastei*: from among-population to within-clutch variation. **Biological Journal of the Linnean Society**, 97: 845–853. 2009.
- FULAN, J. A. & ALMEIDA, S. C. Effect of the spatial heterogeneity on the predation of *Scinax fuscovarius* and *Physalaemus cuvieri* tadpoles by Odonata larvae. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 32: 121-124. 2010.
- GOMEZ-MESTRE, I., PYRON, R. A. & WIENS, J. J. Phylogenetic analyses reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. *Evolution*, 66: 3687-3700. 2012.
- HADDAD, C. F. B. & PRADO, C. P. A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, 55: 207-217. 2005.
- HENDRY, A. P., DAY, T. & COOPER, A. B. Optimal size and number of propagules: allowance for discrete stages and effects of maternal size on reproductive output and offspring fitness. **The American Naturalist**, 157: 387-407. 2001.
- HOM, C. L. Optimal reproductive allocation in female dusky salamanders: a quantitative test. **The American Naturalist**, 131: 71-90. 1988.
- KAPLAN, R. H. Developmental plasticity and maternal effects of reproductive characteristics in the frog, *Bombina orientalis*. **Oecologia**, 71: 273-279. 1987.
- KAPLAN, R. H. Greater maternal investment can decrease offspring survival in the frog *Bombina orientalis*. *Ecology*, 73: 280-288. 1992.
- KAPLAN, R. H. & PHILLIPS, P. C. Ecological and developmental context of natural selection: maternal effects and thermally induced plasticity in the frog *Bombina orientalis*. **Evolution**, 60: 142-156. 2006.
- LAURILA, A., PAKKASMAA, S., CROCHET, P-A. & MERILÄ, J. Predator-induced plasticity in early life history and morphology in two anuran amphibians. **Oecologia**, 132: 524-530. 2002.
- LIPS, K. R. Reproductive trade-offs and bet-hedging in *Hyla calypsa*, a Neotropical treefrog. **Oecologia**, 128: 509-518. 2001.
- LLOYD, D. G. Parental strategies of angiosperms. **New Zealand Journal of Botany**, 17: 595-606. 1979.
- LÜDDECKE, H. Variation and trade-off in reproductive output of the Andean frog *Hyla labialis*. **Oecologia**, 130: 403–410. 2002.

- MARSHALL, D. J., BONDURIANSKY, R. & BUSSIÈRE, L. F. Offspring size variation within broods as a bet-hedging strategy in unpredictable environments. **Ecology**, 89: 2506-2517. 2008.
- McGINLEY, M. A., TEMME, D. H. & GEBER, M. A. Parental investment in offspring in variable environments: Theoretical and empirical considerations. **The American Naturalist**, 130: 370-398. 1987.
- MENU, F., ROEBUCK, J-P. & VIALA, M. Bet-hedging diapause strategies in stochastic environments. **The American Naturalist**, 155: 724-734. 2000.
- MICHAELS, H. J., BENNER, B., HARTGERINK, A. P., LEE, T. D., RICE, S., WILLSON, M. F. & BERTIN, R. I. Seed size variation: magnitude, distribution, ecological correlates. **Evolutionary Ecology**, 2: 157-166. 1988.
- MICHIMAE, H., NISHIMURA, K., TAMORI, Y. & WAKAHARA, M. Maternal effects on phenotypic plasticity in larvae of the salamander *Hynobius retardatus*. **Oecologia**, 160: 601-608. 2009.
- MORAES, R. A., SAWAYA, R. J. & BARRELLA, W. Composição e diversidade de anfíbios anuros em dois ambientes de Mata Atlântica no Parque Estadual Carlos Botelho, São Paulo, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, 7: 27-36. 2007.
- MOUSSEAU, T. A. & FOX, C. W. The adaptive significance of maternal effects. **Trends in Ecology and Evolution**, 13: 403-407. 1998.
- PARICHY, D. M. & KAPLAN, R. H. Maternal effects on offspring growth and development depend on environmental quality in the frog *Bombina orientallis*. **Oecologia**, 91: 579-586. 1992.
- PHILIPPI, T. & SEGER, J. Hedging ones evolutionary bets, revisited. **Trends in Ecology and Evolution**, 4: 41-44. 1989.
- PHILIPPI, T. Bet-hedging germination of desert annuals: beyond the first year. **The American Naturalist**, 142: 474-487. 1993.
- PRADO, C. P. A. & HADDAD, C. F. B. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the Pantanal, South-Western Brazil. *The Herpetological Journal*, 15: 181-189. 2005
- PRADO, C. P. A., UETANABARO, M., HADDAD, C. F. B. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. **Amphibia Reptilia**, 26: 211-221. 2005.
- PUPIN, N. C., GASPARINI, J. L., BASTOS, R. P., HADDAD, C. F. B. & PRADO, C. P. A. Reproductive biology of an endemic *Physalaemus* of the Brazilian Atlantic Forest, and

- the trade-off between clutch and egg size in terrestrial breeders of the *P. signifier* group. **Herpetological Journal**, 20: 147-156. 2010.
- QVARNSTRÖM, A. & PRICE, T. D. Maternal effects, paternal effects and sexual selection. **Trends in Ecology & Evolution**, 16: 95-100. 2001.
- RÄSÄNEN, K., LAURILA, A. & MERILÄ, J. Maternal investment in egg size: environment- and population-specific effects on offspring performance. **Oecologia**, 142: 546-553. 2005.
- RÄSÄNEN, K., SÖDERMAN, F., LAURILA, A. & MERILÄ, J. Geographic variation in maternal investment: acidity affects egg size and fecundity in *Rana arvalis*. **Ecology**, 89: 2553-2562. 2008.
- SALOMON, M., SCHNEIDER, J. & LUBIN, Y. Maternal investment in a spider with suicidal maternal care, *Stegodyphus lineatus* (Araneae, Eresidae). **Oikos**, 109: 614-622. 2005.
- SERAFIM, H., CICCHI, P. J. P., IENNE, S. & JIM, J. Anurofauna de remanescentes de floresta Atlântica do município de São José do Barreiro, estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica**, 8: 69-78. 2008.
- SILVA-SOARES, T., HEPP, F., COSTA, P. N., LUNA-DIAS, C., GOMES, M. R., SILVA, A. M. P. T. C. & SILVA, S. P. C. Anfíbios anuros da RPPN Campo Escoteiro Geraldo Hugo Nunes, Município de Guapimirim, Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, 10: 225-233. 2010.
- SINERVO, B. The evolution of maternal investment in lizards: an experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. **Evolution**, 44: 279-294. 1990.
- SMITH, C. C. & FRETHWELL, S. D. The optimal balance between size and number of offspring. **American Naturalist**, 108: 499-506. 1974.
- SOUZA, F.L., UETANABARO, M., LANDGREF-FILHO, P., PIATTI, L., PRADO, C.P.A. Herpetofauna, municipality of Porto Murtinho, Chaco region, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. Check List 6:470–475. 2010.
- STEARNS, S.C. Life history tactics: a review of the ideas. **Quarterly Review of Biology**, 51: 3-47. 1976.
- STEARNS, S.C. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 8: 145-171. 1977.
- STEPHENSON, A. G. The regulation of maternal investment in an indeterminate flowering plant (*Lotus corniculatus*). **Ecology**, 65: 113-121. 1984.

- SUMMERS, K., McKEON, C. S. & HEYING, H. The evolution of parental care and egg size: a comparative analysis in frogs. **Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences**. 2005. Publicação eletrônica.
- SUMMERS, K., McKEON, C. S., HEYING, H., HALL, J. & PATRICK, W. Social and environmental influences on egg size evolution in frogs. **Journal of Zoology**, 271: 225-232. 2007.
- TEJEDO, M & REQUES, R. Plasticity in metamorphic traits of natterjack tadpoles: the interactive effects of density and pond duration. **Oikos**, 71: 295-304. 1994.
- TOLEDO, L. F. & HADDAD, C. F. B. Acoustic repertoire and calling behavior of *Scinax fuscomarginatus* (Anura, Hylidae). **Journal of Herpetology**, 39: 455-464. 2005.
- TOLEDO, L. F., GAREY, M. V., COSTA, T. R. N., LOURENÇO-DE-MORAES, R., HARTMANN, M. T. & HADDAD, C. F. B. Alternative reproductive modes of Atlantic forest frogs. **Japan Ethological Society**. 2011. Publicação eletrônica.
- WASSERSUG, R. J. The adaptive significance of the tadpole stage with commentson the maintenance of complex life cycles in anurans. **American Zoologist**, 15: 405-417. 1975.
- WISE, M. J. & CUMMINS, J. J. Strategies of *Solanum carolinense* for regulating maternal investment in response to foliar and floral herbivory. **Journal of Ecology**, 94: 629-636. 2006.
- XIANG, J., PING-YUE, S., HUA-SONG, Z. & SHUI-YU, F. Reptiles incubation and utilization of energy and material during embryonic development in eggs of *Naja naja atra*. **Journal of Herpetology**, 31: 302-306. 1997.
- ZAR, J. 1999. Biostatistical analysis. New Jersey: **Prentice Hall**.
- ZINA, J., ENNSER, J., PINHEIRO, S. C. P., HADDAD, C. F. B. & TOLEDO, L. F. Taxocenose de anuros de uma mata semidecídua do interior do Estado de São Paulo e comparações com outras taxocenoses do Estado, sudeste do Brasil. **Biota Neotropica**, 7: 49-57. 2007.

Apêndice 1. Localidades e datas de coleta das desovas utilizadas no presente estudo e número de tombo (CFBH) ou de campo, quando presente.

Espécie	Data	Local	Número de registro	Coleção
<i>B. circumdata</i>	25/jan/06	PESM-S. Luis do Paraitinga/SP	10795	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>B. circumdata</i>		PESM-S. Luis do Paraitinga/SP	LOMG025	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>B. circumdata</i>	29/nov/05	PESM-S. Luis do Paraitinga/SP	10041	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>B. circumdata</i>			LOMG168	
<i>B. circumdata</i>			LOMG161	
<i>B. circumdata</i>			LOMG157	
<i>D. elegans</i>	21/set/91	PESM Picinguaba-Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. elegans</i>	22/set/91	PESM Picinguaba-Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. elegans</i>	23/set/91	PESM Picinguaba-Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. elegans</i>	04/out/91	PESM Picinguaba-Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. elegans</i>	06/out/91	PESM Picinguaba-Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. elegans</i>	06/out/91	PESM Picinguaba-Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. elegans</i>	25/out/91	PESM Picinguaba-Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. elegans</i>	17/jan/92	PESM Picinguaba-Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. elegans</i>	17/jan/92	PESM Picinguaba-Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. elegans</i>	17/jan/92	PESM Picinguaba-Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. minutus</i>	25/dez/93	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. minutus</i>	24/dez/93	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. minutus</i>	11/fev/85	Unicamp-Campinas/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>D. minutus</i>	12/fev/85	Unicamp-	-	CFBH - UNESP Rio Claro

		Fzda. Sta. Clara-		
<i>P. albonotatus</i>	24/out/00	Corumbá/MS	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		Fzda. Sta. Clara-		
<i>P. albonotatus</i>	24/out/00	Corumbá/MS	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		Fzda. Sta. Clara-		
<i>P. albonotatus</i>	24/out/00	Corumbá/MS	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>P. atlanticus</i>	20/jan/99	Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>P. atlanticus</i>	20/jan/99	Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>P. atlanticus</i>	20/jan/99	Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>P. atlanticus</i>	20/jan/99	Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>P. atlanticus</i>	20/jan/99	Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>P. atlanticus</i>	20/jan/99	Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>P. atlanticus</i>	20/jan/99	Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>P. atlanticus</i>	20/jan/99	Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>P. atlanticus</i>	01/jan/94	Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. crombiei</i>	19/set/10	Anchieta/ES	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. crombiei</i>	19/set/10	Anchieta/ES	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. crombiei</i>	19/set/10	Anchieta/ES	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. crombiei</i>	19/set/10	Anchieta/ES	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. crombiei</i>	25/nov/94	Aracruz/ES	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. crombiei</i>	25/nov/94	Aracruz/ES	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. crombiei</i>	25/nov/94	Aracruz/ES	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. crombiei</i>	25/nov/94	Aracruz/ES	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. crombiei</i>	22/jan/95	Aracruz/ES	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. cuvieri</i>	21/out/13	Sacramento/MG	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. cuvieri</i>	05/out/90	Corumbataí/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. cuvieri</i>	30/out/03	-	-	CFBH - UNESP Rio Claro

<i>P. cuvieri</i>	25/dez/93	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. cuvieri</i>	28/out/07	Jundiaí/SP	19626	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. olfersii</i>	08/jan/99	S. Bento do Sul/SC	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. olfersii</i>	-	-	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>P. olfersii</i>	-	-	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		Fzda. S. Luis-		
<i>P. olfersii</i>	17/jan/94	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		Fzda. S. Luis-		
<i>P. olfersii</i>	30/jan/88	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. icterica</i>	01/nov/88	S. Japi-Jundiaí/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. icterica</i>	24/out/88	S. Japi-Jundiaí/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. icterica</i>	07/nov/88	S. Japi-Jundiaí/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. icterica</i>	16/ago/88	S. Japi-Jundiaí/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. icterica</i>	16/out/88	S. Japi-Jundiaí/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. icterica</i>	16/out/88	S. Japi-Jundiaí/SP	34971	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. icterica</i>	21/jul/88	S. Japi-Jundiaí/SP	34977	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. icterica</i>	13/set/88	S. Japi-Jundiaí/SP	34978	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. icterica</i>	30/ago/88	-	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. icterica</i>	22/ago/88	-	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>R. crucifer</i>	10/mai/91	Ubatuba/SP	34985	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>R. crucifer</i>	10/mai/91	Ubatuba/SP	34986	CFBH - UNESP Rio Claro
		PESM Picinguaba-		
<i>R. crucifer</i>	10/mai/91	Ubatuba/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. crucifer</i>	-	-	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. crucifer</i>	22/jun/88	S. Japi-Jundiaí/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. crucifer</i>	06/ago/88	S. Japi-Jundiaí/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>R. crucifer</i>	-	S. Japi-Jundiaí/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
		Chapada dos		
<i>S. fuscomarginatus</i>	04/jan/10	Guimarães/MT	36324	CFBH - UNESP Rio Claro
		Chapada dos		
<i>S. fuscomarginatus</i>	04/jan/10	Guimarães/MT	36325	CFBH - UNESP Rio Claro
		Chapada dos		
<i>S. fuscomarginatus</i>	04/jan/10	Guimarães/MT	36326	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>S. fuscomarginatus</i>	04/jan/10	Chapada dos	36327	CFBH - UNESP Rio Claro

		Guimarães/MT		
		Chapada dos		
<i>S. fuscomarginatus</i>	04/jan/10	Guimarães/MT	36328	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>S. rizibilis</i>	29/out/93	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>S. rizibilis</i>	29/out/93	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>S. rizibilis</i>	29/out/93	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>S. rizibilis</i>	29/out/93	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>S. rizibilis</i>	29/out/93	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>S. rizibilis</i>	29/out/93	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>S. rizibilis</i>	29/out/93	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>S. rizibilis</i>	09/dez/92	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro
<i>S. rizibilis</i>	09/dez/92	Ribeirão Branco/SP	-	CFBH - UNESP Rio Claro

CONSIDERAÇÕES FINAIS

- ✓ As espécies de estudo apresentaram, no geral, variação intra-desova significativa. Porém, não encontramos relação entre essa variação e o ambiente de desova.
- ✓ Apesar de ambientes temporários serem mais imprevisíveis, em ambientes permanentes a pressão de predação é maior, o que pode explicar níveis semelhantes de variação intra-desova entre espécies de diferentes ambientes.
- ✓ *Physalaemus albonotatus* foi a espécie com maior variação intra-desova. A localidade de coleta das desovas utilizadas nesse estudo, Pantanal sul-matogrossense, de clima sazonal, pode explicar essa variação maior, pela persistência de pressões do ambiente.
- ✓ A variação inter-desova foi significativa para todas as espécies, exceto para *Bokermannohyla circumdata*, *Physalaemus olfersii* (ambientes permanentes), *P. cuvieri* e *Scinax fuscomarginatus* (ambientes temporários). Essa variação se mostrou independente do modo reprodutivo das espécies e do tipo de ambiente de desova. Essas espécies, porém, apresentaram níveis de variação intra-desova equivalentes às demais espécies. Sugerimos que dependendo das condições do ambiente a variação intra-desova será mais importante que a variação inter-desova.
- ✓ Duas medidas de tamanho de ovo, diâmetro e volume, foram utilizadas afim de determinar qual é a mais adequada. No geral, não detectamos diferenças entre as duas medidas, mas em algumas análises o diâmetro mostrou resultados mais expressivos.
- ✓ Para elucidarmos a questão da evolução no tamanho do ovo em anuros neotropicais, são necessários estudos que analisem as pressões abióticas (e.g., altitude, pH da água/solo, regime de chuvas) e pressões nos ambientes de reprodução (e.g., duração da poça, pressão de predação) em nível de variação tanto intra quanto inter-populacional.
- ✓ Também são necessários estudos que avaliem os efeitos da variação em tamanho de ovo sobre o “fitness” da mãe e da prole para que seja possível determinar o valor adaptativo dessa variação.