

História natural de Phyllomedusa distincta, na
Mata Atlântica do Município de Sete Barras,
Estado de São Paulo (Amphibia, Anura, Hylidae)

Luciano Mendes Castanho 295

Orientador: Dr. Adão José Cardoso

Este exemplar corresponde à rejeição final
da tese defendida pelo (a) candidato (a)
Luciano Mendes Castanho
e aprovada pela Comissão Julgadora.

[Handwritten signature]
16 jan 94

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de
Campinas, como parte dos
requisitos para obtenção do título
de Mestre em Ciências Biológicas
(Área de Ecologia).

CAMPINAS

Estado de São Paulo - Brasil

janeiro - 1994

Aos meus pais,
Lúcia e Oscar

Agradecimentos

Ao Dr. Adão José Cardoso, pela orientação desde 1986.

Às Doutoradas Iara Maria Silva de Luca, Maria do Carmo Alberto-Rincón e Ivanira José Bechara, do Departamento de Histologia e Embriologia da Unicamp, pelo auxílio na análise histológica.

Aos Doutores Ivan Sazima, Célio F. B. Haddad, Paulo S. Oliveira e Augusto S. Abe pela leitura da versão de pré-banca e pelas valiosas sugestões apresentadas.

Ao Dr. George J. Shepherd pela versão do Summary.

Em especial, agradeço a Sônia Buck e Dr. Nelson Buck pela convivência gratificante durante os trabalhos de campo. Ao Dr. Ivan Sazima, pelo auxílio no campo e pelas fotos das Figs. 3 e 6. A Auro Maluf, Eduardo N. Ramirez, Júnia Esteves, Mariluce R. Messias, Mônica T. Shimabukuro e Paulo Roberto Manzani pelo auxílio no campo.

A todos os amigos e amigas de graduação e mestrado, em especial aos colegas do "curso rústico" de Linhares.

A todos os amigos e amigas do Depto. de Zoologia e do Museu de História Natural da Unicamp.

Aos meus pais, pelo "paitrocínio" e por todo o apoio.

Ao Depto. de Histologia e Embriologia pela permissão de uso da câmara escura.

Ao Instituto Florestal de São Paulo e ao Diretor do Parque Estadual de Carlos Botelho, Sr. Bento Vieira Netto, pela permissão para os trabalhos de campo.

Ao Cepagri (Unicamp) e ao DAEE, pelos dados climatológicos.

Ao CNPq pela bolsa de mestrado (Proc. 130337/90-0).

Índice

	página
Introdução Geral.....	1
Local de estudos.....	3
Capítulo 1 - Comportamento reprodutivo de <i>Phyllomedusa distincta</i>	7
I - Introdução.....	7
II - Material e Métodos.....	9
III - Resultados.....	10
III - 1. Caracterização da população estudada.....	10
III - 2. Reprodução.....	11
III - 2.1. Sítios de corte.....	12
III - 2.2. Vocalizações.....	12
III - 2.3. Amplexo.....	13
III - 2.4. Defesa dos territórios e Sinalização visual.....	14
III - 2.5. Período reprodutivo e Padrão temporal de reprodução.....	18
III - 2.6. Evolução do sistema de acasalamento em <i>P. distincta</i>	19
III - 2.7. Tipos de território.....	21
III - 2.8. Estratégias reprodutivas.....	21
2.8.1. Desalojamentos e acasalamentos múltiplos.....	25
III - 2.9. Desova.....	28
2.9.1. Elaboração.....	28
2.9.2. Características.....	29
III - 2.10. Girinos e Jovens recém metamorfoseados.....	31

IV - Discussão.....	32
IV - 1. Caracterização da população.....	32
IV - 2. Reprodução.....	33
IV - 2.1. Sítios de corte.....	33
IV - 2.2. Vocalizações.....	34
IV - 2.3. Amplexo.....	35
IV - 2.4. Defesa dos territórios e Sinalização visual.....	36
IV - 2.5. Período reprodutivo e Padrões temporais de reprodução.....	38
IV - 2.6. Evolução dos sistemas de acasalamento em anuros.....	39
2.6.1. Seletividade potencial da fêmea.....	39
2.6.2. Hipótese sobre evolução dos sistemas de acasalamento.....	39
IV - 2.7. Tipos de território.....	44
IV - 2.8. Estratégias reprodutivas.....	44
2.8.1. Machos-satélite, desalojamentos e acasalamentos múltiplos.....	45
IV - 2.9. Desovas.....	48
2.9.1. Elaboração.....	49
2.9.2. Características.....	50
IV - 2.10. Girinos e Jovens recém-metamorfoseados.....	50
 Capítulo 2 - Muda diária em <u>Phyllomedusa distincta</u> : aspectos morfológicos e comportamentais.....	 51
I - Introdução.....	51
II - Material e Métodos.....	54
III - Resultados.....	55
III - 1. "Torpor" diurno e comportamento de muda.....	55
III - 2. Modificações da pele durante a muda.....	60

IV - Discussão.....	64
IV - 1. "Torpor" diurno e comportamento de muda.....	64
IV - 2. Modificações da pele durante a muda.....	69
Capítulo 3 - Vertebrados predadores de <u>Phyllomedusa distincta</u>	70
I - Introdução.....	70
II - Material e método.....	71
III - Resultados.....	71
III - 1. Predadores de desovas.....	71
III - 2. Predadores de girinos.....	73
III - 3. Predadores de adultos.....	75
IV - Discussão.....	76
IV - 1. Predadores de desovas.....	76
IV - 2. Predadores de girinos.....	77
IV - 3. Predadores de adultos.....	79
Conclusões.....	82
Resumo.....	84
Summary.....	87
Literatura citada.....	90

Introdução Geral

A Subfamília Phyllomedusinae (Hylidae) forma um grupo bastante especial entre os anuros. Possui características particulares, como a presença de pupila vertical, grande quantidade de polipeptídeos semelhantes à bradiquinina e à physalemina na pele, girinos com espiráculo ventral e desovas pendentes sobre a água, na vegetação (Duellman 1968) ou em fendas de rocha (Lutz & Lutz 1939).

Atualmente é constituída por seis gêneros: Pachymedusa (México), Agalychnis (México e América Central), Phyllomedusa (Américas do Sul e Central), Hylomantis, Phrynomedusa e Phasmahyla (esses três últimos ocorrendo na Mata Atlântica, no Brasil) (Duellman 1968; Cruz 1990).

As espécies de Phyllomedusa formam um "ninho fechado", envolvendo seus ovos e pequenas cápsulas gelatinosas, com uma ou mais folhas (P. iheringii - von Ihering 1886; P. sauvagei - Agar 1909; P. rohdei - Lutz & Lutz 1939; P. trinitatis em Trinidad - Kenny 1966; P. hypocondrialis - Pyburn & Glidewell 1971; P. tomopterna - Lescure 1974; P. tarsi - Crump 1974; P. grupo perinesos - Cannatella 1982; P. tetraploidea - Pombal-Jr & Haddad 1992). Em algumas espécies, a desova é colocada em folhas abertas (P. medinai - Funkhouser 1962; P. trinitatis na Venezuela - Rivero & Esteves 1969 citado por Langone et al. 1985; P. palliata - Crump 1974). De modo semelhante, Phasmahyla envolve seus ovos em folhas pendentes sobre poços e remansos de riachos (P. jandaia - Bokermann & Sazima 1978; P. cochranae - Haddad & Sazima 1992). Phrynomedusa coloca seus ovos imersos em uma gelatina espessa em fendas de rocha e as cápsulas sem ovos também

estão presentes (P. appendiculata - Lutz & Lutz 1939). Hylomantis supostamente desova em folha enrolada ou em folhas reunidas, acima da superfície de poças de águas calmas (Cruz 1988). Tanto Pachymedusa quanto Agalychnis formam desovas abertas, colocando seus ovos, junto com uma substância gelatinosa, em folhas pendentes sobre a água. Antes da desova, o casal em amplexo dirige-se até a lagoa, onde a fêmea enche sua bexiga de água, que é depositada, posteriormente, junto com os ovos (Bagnara et al. 1986; Pyburn 1970).

O envolvimento dos ovos com folhas provavelmente diminui a taxa de evaporação de água e reduz a predação (Crump 1974). Esse tipo de desova promove um período pré-eclosão longo e livra os embriões dos predadores aquáticos, nas fases iniciais do desenvolvimento (Pyburn 1980).

Phyllomedusa distincta B. Lutz ocorre nas regiões litorâneas da Serra do Mar, nos Estados de São Paulo, Paraná e Santa Catarina (veja mapa da distribuição em Pombal-Jr & Haddad 1992 ou em Haddad et al., no prelo). Cruz (1982), com base em caracteres larvários, inclui P. distincta, P. burmeisteri, P. rohdei, P. centralis e P. ayeaye no grupo de P. hypocondrialis. Pombal-Jr & Haddad (1992) consideram que o grupo burmeisteri, no Brasil oriental, é formado por P. burmeisteri burmeisteri, P. burmeisteri bahiana, P. iheringii, P. tetraploidea e P. distincta; esses mesmos autores ressaltam que a situação taxonômica desse grupo ainda é confusa, sendo motivo de discordância entre vários pesquisadores.

Não há estudos acerca da biologia de P. distincta e as poucas informações disponíveis tratam principalmente de características morfológicas e da taxonomia de larvas (Cruz 1982) e de adultos (Pombal-Jr & Haddad 1992).

Meu objetivo foi estudar a história natural de P. distincta, aumentando os conhecimentos sobre essa espécie e seu habitat. Este estudo está dividido em três capítulos, enfatizando aspectos distintos da biologia dessa espécie: no primeiro analiso o comportamento reprodutivo; no segundo descrevo o comportamento de muda diária e, no terceiro relato observações sobre os predadores vertebrados de P. distincta.

Local de Estudos

Esta pesquisa foi feita no Parque Estadual de Carlos Botelho (24° 12' S; 47° 55' W), Município de Sete Barras, Estado de São Paulo. Realizei as observações de campo numa lagoa artificial, de forma praticamente retangular, com cerca de 20 m X 7 m, situada próxima ao alojamento de pesquisadores, na Estação de Sete Barras, km 46 da estrada São Miguel Arcanjo a Sete Barras, à altitude de 60 m. Essa lagoa foi construída há aproximadamente 15 anos, para movimentar uma roda d'água e à sua volta foi plantado um gramado onde há algumas árvores e pequenos arbustos à beira da água (Fig. 1). Seu fundo é barroso e possui profundidade máxima de cerca de 1,5 m. Há pouca vegetação aquática, concentrada nas margens. Ao norte da lagoa, a aproximadamente 15 m de distância, há um riacho de água cristalina e leito pedregoso, com cerca de 3 m de largura e 0,5 m de profundidade. A oeste, há um charco no local onde havia um açude. A cerca de 50 m da lagoa, ao sul, atravessando a estrada, encontra-se a mata bem preservada.

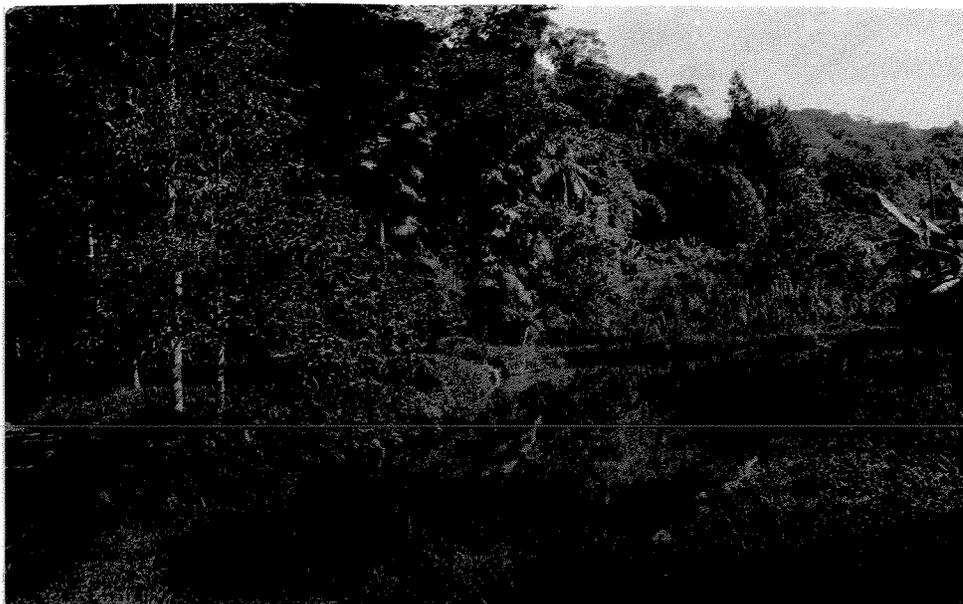


Figura 1 - Lagoa situada atrás do alojamento de pesquisadores, Estação de Sete Barras, Parque Estadual de Carlos Botelho, Município de Sete Barras, SP (24°12'S; 47°55'W). À esquerda notam-se duas árvores grandes na beira da água, e uma melastomatácea de porte médio, utilizadas como principais sítios reprodutivos. Uma pequena bica está localizada no canto da lagoa, no lado esquerdo, ao fundo. A saída da água pode ser identificada ao fundo da figura, no lado direito.

A vegetação predominante no Parque Estadual de Carlos Botelho pode ser classificada como floresta pluvial tropical (referências em Custodio Filho et al. 1992). O clima da região pode ser classificado de úmido-mesotérmico, segundo Thornthwaite & Mather (1955). Dados climáticos da região estão representados na Figura 2a e mostram pluviosidade acentuada e duas fases distintas: uma mais úmida, quando a média das precipitações mensais excede 300 mm, abrangendo os meses

de dezembro a março e outra fase onde chove menos que vai de abril a novembro. O regime de chuvas nos anos de 1991 e 1992 pode ser considerado habitual para a região (Fig. 2b). As temperaturas são elevadas, com média anual para o município de Sete Barras de 22,4 °C; julho é o mês mais frio e tem média de 17,4 °C, ao passo que dezembro é o mês mais quente, com média de 25,4 °C. Obtive os dados climáticos através do Sistema de Informações do Cepagri/ Unicamp e do Centro Tecnológico de Hidráulica e Recursos Hídricos, sendo que a pluviosidade foi registrada no posto meteorológico F4-056R, situado no local de estudos, a aproximadamente 20 m da lagoa e os dados de temperatura do ar são uma média dos registros de vários postos do município de Sete Barras.

Na lagoa encontrei as seguintes espécies de anfíbios, além de P. distincta: Bufonidae: Bufo crucifer, B. ictericus; Hylidae: Hyla albomarginata, H. elegans, H. faber, H. semilineata, H. minuta, Scinax aff. cuspidata, S. altera, S. hayii.

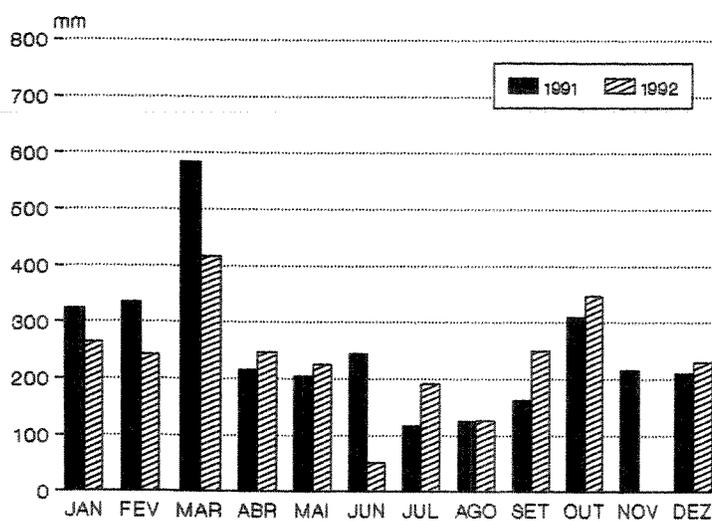
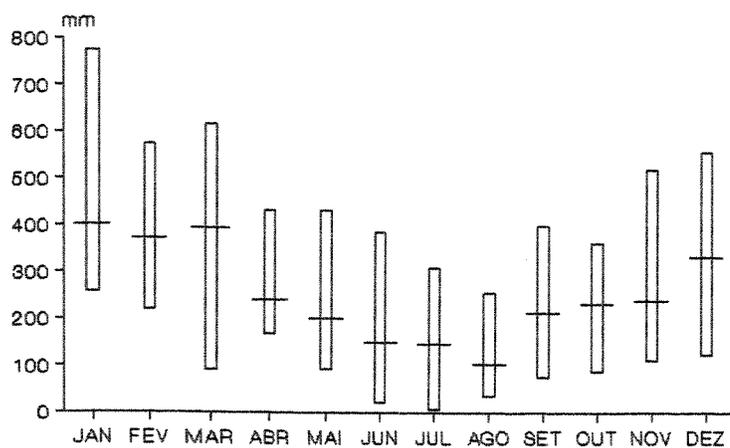


Figura 2 - (a) Perfil pluviométrico da Estação de Sete Barras, Parque Estadual de Carlos Botelho, Município de Sete Barras, Estado de São Paulo. Dados de maio de 1991 a abril de 1993. (b) Pluviosidade no período de estudo.

Capítulo 1 - Comportamento reprodutivo de Phyllomedusa distincta

I - Introdução

A duração do período reprodutivo dos anfíbios está relacionada a fatores como os padrões temporais de chuvas e de temperatura, duração dos sítios reprodutivos, variações na pressão dos predadores e ocorrência de espécies competidoras. Esses fatores provavelmente afetam a "janela de tempo" ("time window") em que o desenvolvimento com sucesso de determinada população pode ser possível (Arak 1983). A duração do período reprodutivo é o fator principal na determinação do sistema de acasalamento exibido por uma população, em particular. Sistema de acasalamento de uma população pode ser definido como a estratégia comportamental geral empregada para obter parceiros e engloba características como: (1) número de parceiros adquiridos; (2) maneira de aquisição; (3) características dos casais e (4) padrões de cuidado parental providos por cada sexo (Emlen & Oring 1977).

De modo geral, as espécies de anuros têm sido classificadas em dois padrões temporais de reprodução: o explosivo e o prolongado (Wells 1977a). Espécies com padrão explosivo se reproduzem num espaço de tempo muito curto, quando comparece ao local de desova, grande quantidade de machos e fêmeas sexualmente maduros. A chegada desses indivíduos, em grande número, faz com que a razão sexual operacional seja próxima a 1:1. Nessa situação, é comum que os machos exibam procura ativa por fêmeas e não defendam territórios (Wells

1977a). A pequena duração do período reprodutivo faz com que a oportunidade de um macho conseguir se acasalar pela segunda vez seja reduzida (Davies 1991) e reduz a variância do sucesso reprodutivo dos machos, pois um ou poucos indivíduos não conseguem monopolizar fisicamente o acesso às fêmeas receptivas (Trivers 1972; Emlen & Oring 1977). No padrão explosivo, as vocalizações apresentam, provavelmente, pouca importância na atração de fêmeas a um macho particular.

Num outro extremo, há o padrão prolongado, caracterizado por uma estação reprodutiva de vários meses. Para as espécies com esse padrão, a chegada das fêmeas ao local de reprodução é assincrônica, fazendo com que a razão sexual operacional seja desviada para um excesso de machos (Emlen & Oring 1977). Como a quantidade de fêmeas é pequena, é improvável que os machos aumentem seu sucesso reprodutivo aumentando a taxa de encontro com outros indivíduos (Wells 1977a; Arak 1983). Neste padrão, o sucesso reprodutivo de um macho depende muito mais da sua capacidade de atrair fêmeas ao sítio de canto e manter distância segura de outros machos. "Lek" ("sensu" Bradbury 1981) e comportamento territorial são, portanto, comumente observados no padrão prolongado (Wells 1977a; Arak 1983). Nas espécies que exibem esse padrão, machos mais fortes e/ou atrativos podem obter várias fêmeas, sucessivamente. As vocalizações são importantes para o acasalamento e há maiores oportunidades, em relação ao padrão explosivo, para que ocorra seleção sexual (Davies 1991).

Apesar da utilidade da classificação de Wells (1977a), ela não se adapta a todos os anuros; esse mesmo autor reconhece que os sistemas de acasalamento de populações de uma espécie podem diferir localmente, de acordo com fatores ambientais. Crump (1974) encontrou

quatro padrões temporais de reprodução em 81 espécies de anuros do Equador: (1) contínuo - reprodução todas as noites, exceto naquelas secas e com luar; (2) oportunista - reprodução regular após chuvas fortes; (3) esporádico úmido - reprodução esporádica após chuvas fortes; (4) esporádico seco - reprodução esporádica durante infreqüentes períodos de seca. Essa classificação reflete, em parte, a complexidade do comportamento reprodutivo de espécies de anuros neotropicais e a necessidade de novos estudos sobre essas espécies. Phyllomedusa distincta, no Parque Estadual de Carlos Botelho, apresenta características dos padrões explosivo e prolongado, simultaneamente, o que, por si, justifica o presente estudo.

II - Material e Métodos

Fiz viagens esporádicas entre o final de 1990 e início de 1991, para a tomada de dados preliminares. Visitei mensalmente o local de estudos no período de setembro de 1991 a fevereiro de 1992. Cada viagem durou geralmente quatro dias. A parte principal do estudo se constituiu de observações naturalísticas noturnas, com amostragem de "animal focal" ou "todas as ocorrências" (Lehner 1979). Para tanto, usei lanterna comum, por vezes coberta com um filtro de celofane vermelho. Anotei o número de machos ativos, número de fêmeas, presença de desovas, girinos e predadores potenciais e efetivos de anfíbios. Registrei o comportamento dos animais através de fotografias, com uma câmera Pentax K-1000, macro-objetiva de 100 mm e flash eletrônico. Mantive, em laboratório, girinos de uma desova de P. distincta, para observação de seu comportamento em aquário.

Nesse capítulo, o termo "macho solteiro" refere-se àquele que, no momento considerado, não está em amplexo com a fêmea. Howard (1981) atribui o termo "macho oportunista" àquele macho que canta de um sítio de desova potencial mas não o defende ; no presente estudo, esse termo está sendo usado de maneira mais ampla, referindo-se a qualquer macho que emprega uma estratégia reprodutiva alternativa (comportamento satélite, desalojamentos, acasalamentos múltiplos). Nesse capítulo a expressão "período reprodutivo" se refere a uma única população, enquanto que "estação reprodutiva" se refere à espécie, como um todo, conforme critério de Wells (1977a).

III - Resultados

III - 1. Caracterização da população estudada

Dois machos de P. distincta medidos apresentaram 55 e 57 mm de Comprimento Rostro Anal (CRA); duas fêmeas possuíam CRA de 69 e 71 mm. Além de dimorfismo sexual no tamanho, há diferenças no formato do focinho, sendo o do macho mais acuminado que o da fêmea (Fig. 4). Além disso, o macho apresenta asperidade nupcial na falange do polegar. A região dorsal, de ambos os sexos, possui coloração verde que varia de verde-musgo a verde acastanhado uniforme. O ventre possui coloração variável, podendo ser completamente branco ou ter manchas amarelas, sendo que a região gular pode ser completamente amarela; a parte oculta dos membros é vermelha e, comumente, manchas amareladas estão presentes nos flancos (Fig. 4).

III - 2. Reprodução

Durante o dia, na temporada reprodutiva, encontrei indivíduos de P. distincta imóveis sobre a vegetação arbustivo/arbórea em estado de "torpor" ("sensu" Blaylock et al. 1976), sempre em número inferior ao encontrado em atividade noturna. Isso indica que, durante o amanhecer, os machos procuram abrigo na vegetação mais distante dos sítios de corte. As fêmeas, por sua vez, aparentemente só se dirigem à lagoa para desovar e, assim que isso ocorre, afastam-se do local. Raramente encontrei fêmeas em torpor nas proximidades da lagoa. Uma possível explicação para esse comportamento é que a alta concentração de indivíduos das diferentes espécies no local pode ser atrativa para predadores de anfíbios, sendo vantajoso para os indivíduos de P. distincta permanecerem aí o menor tempo possível. Alternativamente, a lagoa pode não ser um sítio adequado para outras atividades igualmente essenciais, e.g. alimentação, e as fêmeas não têm porque permanecer no local. Para as fêmeas é também interessante se afastar dos machos, que entram em amplexo com qualquer fêmea da espécie, mesmo com as que não apresentam óvulos desenvolvidos (obs. pess.).

A densidade de machos na lagoa variou ao longo do ano, sendo que no início do período reprodutivo, em setembro de 1991, havia cinco machos vocalizando de maneira esporádica; no pico do período, em novembro e dezembro de 1991, havia cerca de 20 machos em intensa atividade de vocalização; ao final do período, em fevereiro de 1992, havia cerca de cinco machos em atividade de vocalização pouco intensa.

O número de fêmeas que visitou a lagoa numa noite foi bem menor que o de machos ativos. O número máximo de fêmeas que

observei numa noite foi de seis e o número de machos girou em torno de 20; nessa situação, a razão sexual operacional é 3,33: 1. A chegada das fêmeas geralmente ocorre após as 21:00 h. Fora da temporada de vocalizações, não observei indivíduos dessa espécie nos arredores da lagoa.

III - 2.1. Sítios de corte

Durante a temporada reprodutiva, os machos vocalizam ao redor da lagoa: no gramado, nos arbustos e nas árvores. Há maior concentração deles nos locais adequados à postura das desovas, isto é, nas árvores e arbustos que possuem folhas pendentes sobre a água. Nesses locais, a taxa de encontro das fêmeas é bem maior, caracterizando um "hotspot" ("sensu" Davies 1991). Na área, existem poucos locais adequados à ovipostura: 1 árvore de grande porte (ca.7m de altura), 1 goiabeira pequena (Myrtaceae) (ca.1,5 m) e 1 melastomatácea (ca.1m). A árvore grande e a melastomatácea, situada na base de seu tronco, foram os sítios onde observei a maior concentração de machos (que chegou a ser de dez na árvore e quatro na melastomatácea), e a maior quantidade de desovas.

III - 2.2. Vocalizações

Phyllomedusa distincta iniciou seu turno de vocalizações logo após o anoitecer e permaneceu em atividade até o amanhecer. Durante as primeiras horas do turno, há intensa atividade de vocalização das diversas espécies de anuros que se reproduzem na lagoa, tornando as vocalizações de P. distincta pouco distinguíveis ao ouvido humano, devido à

interferência acústica. À medida em que o tempo passa, as várias espécies de anfíbios diminuem sua atividade, mas *P. distincta* continua bastante ativa e suas vocalizações passam a sobressair no ambiente. Aparentemente há três tipos de vocalizações, sendo que dois deles são emitidos freqüentemente e um outro que só é emitido quando há uma aglomeração muito grande de machos próximos entre si.

III - 2.3. Amplexo

O reconhecimento das fêmeas pelos machos parece ser feito por características como tamanho, ausência de emissões sonoras e, talvez, pelo modo de locomoção. Se um macho permanecer em silêncio e se movimentar próximo a outros, será abordado por esses e, se não vocalizar, será amplexado, como se fosse uma fêmea. Em uma ocasião observei um macho (A), que foi agarrado por outro (B) e que, mesmo vocalizando, não foi solto; outro macho, (C), notou a movimentação e procurou desalojar o macho amplexante B para tentar entrar em amplexo com o macho A, agindo, portanto, como se este último fosse uma fêmea. O macho A, além de emitir vocalizações, passou também a sinalizar com as pernas.

O início do amplexo ocorre com a simples subida do macho no dorso da fêmea. O amplexo é axilar e ocorreu tanto no gramado como na vegetação de maior porte. A seguir, o macho vocaliza, provavelmente para estimular a fêmea, e esta se dirige ao sítio de desova. É possível que, nesse momento, a vocalização seja importante no reconhecimento específico e a fêmea não caminhe até o sítio de desova se a vocalização não for de um macho da mesma espécie. A vocalização do macho

durante o amplexo é semelhante aos dois tipos de vocalização emitidas mais freqüentemente pelo macho solteiro.

III - 2.4. Defesa dos territórios e Sinalização visual

Há defesa de territórios móveis e os machos se confrontam com outros machos muito próximos. O confronto físico geralmente envolve perseguição por um dos machos, abraços semelhantes a amplexo, coices e empurrões. Algumas vezes, antes ou após o confronto físico, um dos machos pode virar-se e afastar-se do outro macho, elevando as pernas alternadamente, com movimentos circulares, e vocalizando (Fig. 3). Machos isolados também podem sinalizar de forma semelhante. A elevação alternada das pernas é, aparentemente, uma sinalização que poderia significar que o indivíduo que a realiza está se afastando de outro macho, talvez inibindo o início ou a continuação de um confronto físico. Em uma ocasião, observei o confronto físico entre dois machos em um ramo; em um determinado momento, os machos se separaram, caminhando para direções opostas e elevando suas pernas alternadamente. As sinalizações com as pernas são dirigidas para indivíduos situados atrás do macho que as realiza. O macho que sinaliza com as pernas pode perceber a posição do macho, para o qual dirige a sinalização, com o auxílio da visão, do tato ou da audição (baseada nas vocalizações deste último). A visão parece ser um sentido muito desenvolvido nessa espécie, pois os machos mostram-se atentos aos movimentos ao seu redor. Dois machos podem permanecer vocalizando a uma pequena distância um do outro, desde que não possam se ver mutuamente. Machos em amplexo, durante o deslocamento ao sítio de

desova, vocalizam e elevam alternadamente as pernas, aparentemente sinalizando, quando percebem outros machos próximos (Fig. 4).

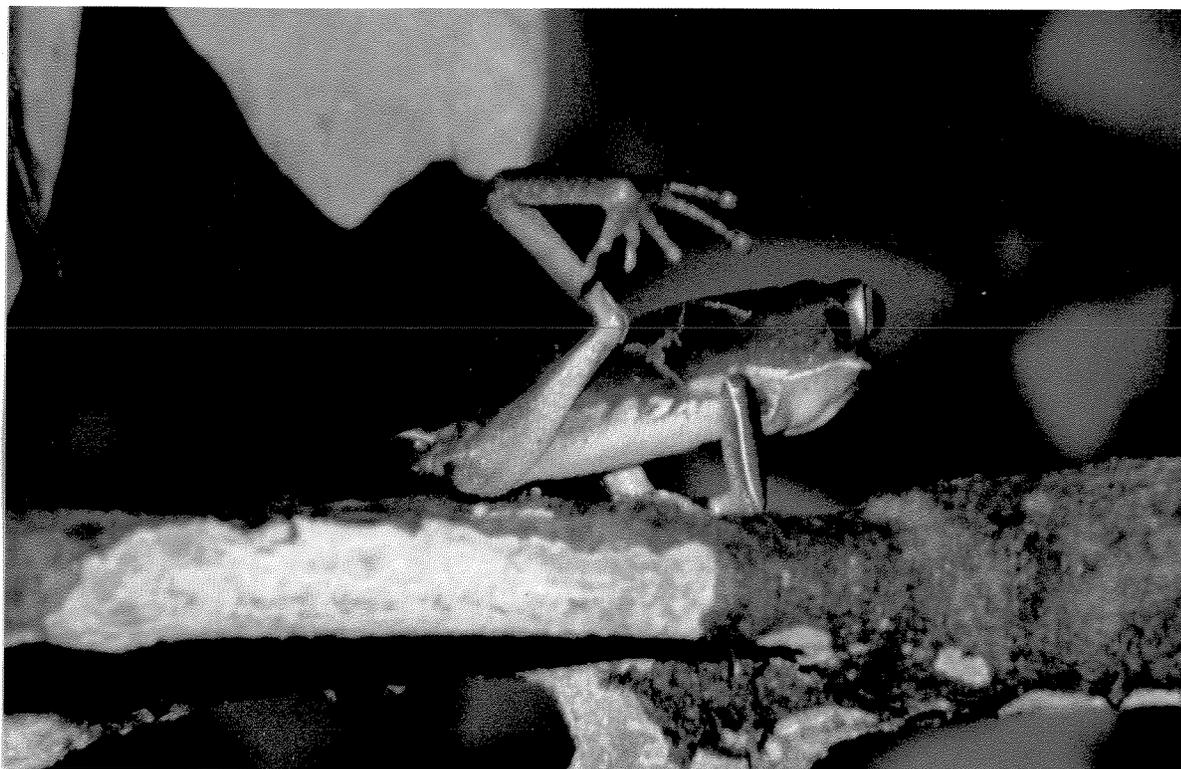


Figura 3 - Sinalização com as pernas realizada por um macho solteiro de Phyllomedusa distincta, vocalizando em um ramo de árvore. Estação de Sete Barras, Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras (São Paulo). Foto Ivan Sazima.



Figura 4 - Sinalização com as pernas realizada por um macho de Phyllomedusa distincta em amplexo, vocalizando em um ramo de árvore. Note também os dimorfismos sexuais no formato do focinho e tamanho do corpo. Estação de Sete Barras, Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras (São Paulo).

O comportamento de sinalização com as pernas pode ter evoluído segundo a seqüência: (a) num primeiro momento, durante os conflitos territoriais entre os machos solteiros, o macho perdedor, ao se afastar, usaria as pernas traseiras para escoicear o macho ganhador, se este o perseguisse; (b) haveria seleção para diminuição da intensidade dos conflitos e a sinalização com as pernas passaria a ser suficiente para por fim neste tipo de situação, sendo que o macho que exibisse o comportamento sinalizaria sua desistência da luta e se afastaria; (c) machos que estavam em amplexo e escoiceavam os machos intrusos (d) passaram a sinalizar com as pernas com finalidade semelhante, isto é, passar rapidamente pela proximidade de outros machos sem a necessidade de lutar. A sinalização do macho que está em amplexo não parece ser eficiente em desencorajar a perseguição do casal pelos machos solteiros. A sinalização do macho amplexante, aparentemente, envolve movimentos mais freqüentes das pernas que a sinalização observada no macho solteiro. Os machos, possivelmente, percebem que o casal em amplexo não é, apenas, um macho solteiro sinalizando com as pernas e vocalizando. A ineficácia da sinalização do macho amplexado em inibir a perseguição por outros machos sugere que esse comportamento não evoluiu nesse contexto e reforça a idéia de que a evolução poderia ter sido decorrente dos confrontos entre os machos solteiros.

A utilização de sinais visuais na comunicação não é comum em anfíbios anuros, e ocorre principalmente em espécies diurnas que vivem em ambientes sujeitos a grande interferência acústica (e.g. riachos de corredeira). A evolução de comunicação visual em P. distincta pode estar relacionada à grande capacidade visual dessa espécie, que permitiria eficácia desse tipo de sinais, mesmo à noite.

III - 2.5. Período reprodutivo e Padrão temporal de reprodução

No período de estudos, o início da temporada de vocalizações de P. distincta ocorreu em setembro de 1991 e o término, em fevereiro de 1992, coincidindo com a época mais chuvosa do ano. Apesar desse padrão ser comum aos anfíbios, devido à sua dependência da água, este não parece ser um fator limitante à reprodução de P. distincta, pois mesmo nos meses em que a precipitação é menor, ainda chove bastante e a lagoa, onde essa espécie se reproduz, permanece cheia durante todo o ano. Outros fatores, portanto, podem estar influenciando na sazonalidade da reprodução, como temperatura e fotoperíodo.

Constatei a presença de desovas a partir de outubro de 1991, o que indica o início efetivo do período reprodutivo. Em fevereiro de 1992 havia somente cerca de cinco machos vocalizando de forma esporádica e não encontrei fêmeas, nem desovas, indicando que o período reprodutivo estava terminando.

Apesar da longa duração do período reprodutivo, P. distincta exibe várias características atribuídas a espécies com reprodução explosiva, isto é, espécies que se reproduzem em um período de tempo muito curto (Wells 1977a). A evolução das características das espécies de reprodução explosiva tem sido atribuída à reduzida oportunidade dos indivíduos de se reproduzir, devido ao curto espaço de tempo em que as condições ambientais são adequadas à essa atividade; isso leva à existência de estratégias de alto investimento energético, como a procura ativa por fêmeas. Em P. distincta, suponho que esses fatos ocorrem em ordem inversa: a alta densidade dos machos levaria à existência de estratégias

de alto investimento que fazem com que cada macho permaneça um período curto no sítio de corte. Se minhas suposições estiverem corretas, o que ocorre com a população estudada é a alternância de machos, cada qual permanecendo pouco tempo em corte e exibindo características de alto investimento, durante todo o período reprodutivo (essas suposições não foram confirmadas, pois não marquei nem acompanhei os indivíduos).

III - 2.6. Evolução do sistema de acasalamento em P.

distincta

Em anfíbios com período reprodutivo longo, como P. distincta, o padrão de corte mais comum é atração da fêmea através das vocalizações seguida por interações macho-fêmea, à curta distância. Minha hipótese é que a evolução de procura ativa por fêmeas em P. distincta tenha sido favorecida pelo modo de locomoção dos Phyllomedusinae (caminham ao invés de pular), pela grande competição entre os machos, sua alta densidade nos sítios de corte, e pela complexidade estrutural desses sítios, que não favorece a localização fácil do macho pela fêmea. Por exemplo, uma fêmea que está na base do tronco de uma árvore e que se sinta atraída pelas vocalizações de um macho que está na extremidade de um ramo, terá que percorrer um caminho que provavelmente passará por territórios de outros machos. Um comportamento de encontro macho-fêmea baseado nas vocalizações e em interações à curta distância não seria evolutivamente estável, pois qualquer estratégia em que o macho intercepte a fêmea que passe em seu território seria seletivamente

favorecida e se espalharia por toda a população. Outra dificuldade que a fêmea teria para encontrar o macho escolhido, é que ela dificilmente encontraria um caminho pela árvore que a levasse diretamente a este macho. A baixa seletividade potencial das fêmeas de P. distincta não permitiria a evolução de comportamentos de encontro macho-fêmea baseados nas vocalizações e favoreceria a evolução da procura ativa por fêmeas.

III - 2.7. Tipo de território

Quando os machos estavam afastados entre si, costumeiramente defendiam territórios fixos. Quando os machos estavam próximos um do outro, o que foi mais comum quando sua densidade era alta, os machos costumeiramente se deslocavam e se confrontavam com os machos próximos, caracterizando a defesa de territórios móveis. Aparentemente, o fator mais importante na determinação do tipo de território a ser defendido por um macho é a proximidade de outros machos, que não depende diretamente de sua densidade na lagoa.

III - 2.8. Estratégias reprodutivas

Detectei a existência de duas estratégias reprodutivas distintas exibidas pelos machos. Uma com alto custo (indicado pela alta frequência de confrontos físicos) e alto ganho (indicado pela alta frequência de encontro de fêmeas) e outra com baixo custo (indicado pela baixa frequência de confrontos físicos) e baixo ganho (indicado pela baixa frequência de encontro de fêmeas):

Estratégia 1 : Alto custo - alto ganho

Nessa estratégia, os machos permanecem vocalizando no "hotspot" ("sensu" Davies 1991). Num local desse tipo, a probabilidade de encontrar uma fêmea é alta mas o envolvimento em confrontos com os outros machos é muito freqüente. Quando uma fêmea chega a esse local, ela é rapidamente interceptada pelo primeiro macho que a encontra, e não tem nenhuma oportunidade de escolher seu parceiro. As vocalizações dos machos, aparentemente, são usadas principalmente nos confrontos territoriais e teriam pouca função na atração de fêmeas a um macho particular. A aglomeração de machos vocalizando nesse sítio pode funcionar na atração de fêmeas para o "hotspot", ou estas simplesmente se dirigem à árvore pelas características desse sítio.

A intensa atividade de vocalização e o envolvimento em lutas com outros machos são provavelmente energeticamente dispendiosos e podem causar, inclusive, injúria (Lutz 1960; Fellers 1979). A queda de um macho da árvore é resultado comum das brigas e também representa um custo para o macho que cai na água, pois este sai do "hotspot" e diminui sua probabilidade de encontrar uma fêmea. Essas características podem ter sido determinantes na evolução da sinalização exibida pelos machos, que interromperia o conflito antes que seu custo seja muito alto.

Hipoteticamente, essa estratégia de alto investimento não pode ser mantida durante toda a temporada reprodutiva, pois as reservas energéticas dos machos precisam ser repostas através da alimentação. Suponho que enquanto os machos estão em atividade de corte, não consigam se alimentar suficientemente e, por isso, permaneçam curtos períodos no sítio de corte, alternando-os com períodos de alimentação,

longe da lagoa. A curta permanência no sítio de corte reduz a oportunidade de um macho de se acasalar. Isso pode ter favorecido a evolução dos acasalamentos múltiplos, que apesar da provável pequena taxa de fertilização do(s) macho(s) invasor(es), ainda é uma estratégia que pode garantir a esse(s) macho(s) a transmissão de seus genes (Fig. 5).

Estratégia 2 : Baixo custo - baixo ganho

Nessa estratégia, os machos vocalizam no gramado; nesse local, a densidade de machos é pequena e a probabilidade de encontro de fêmeas também é menor. As vocalizações podem funcionar na atração das fêmeas a um determinado macho e a oportunidade de seleção de parceiros pela fêmea é maior. Confrontos com outros machos são incomuns. Conseqüentemente, o gasto energético e o risco de injúria causado por esses conflitos são menores que na estratégia 1. Em contrapartida, o tempo de deslocamento até o sítio de desova ("hotspot") é maior que na estratégia 1 e o risco de interceptação por outros machos é grande, tanto pelos que estão no gramado como pelos que estão no "hotspot" (Fig. 5).

Atualmente, o emprego de várias estratégias reprodutivas pela mesma espécie está sendo interpretado com o uso de Teoria dos Jogos (Maynard Smith 1974). Essa teoria pressupõe que um macho tenha noção da estratégia que os outros estão empregando e escolha a estratégia que ele próprio irá empregar de acordo com o seu potencial e a relação custo/benefício que a estratégia escolhida irá lhe proporcionar.

De acordo com a abordagem acima, se a maioria dos machos de P. distincta está empregando a estratégia 1, é mais vantajoso para um macho

empregar a estratégia 2, pois, apesar da baixa probabilidade de encontrar uma parceira (pequeno ganho), os gastos com manutenção de territórios e os riscos de injúria são menores (pequeno custo). Por outro lado, se a maioria dos machos está empregando a estratégia 2, é vantajoso para um macho empregar a estratégia 1, pois a probabilidade de encontro de fêmeas é muito maior, apesar dos maiores custos em manter o território e o maior risco de injúria. A população pode estar empregando as estratégias de acordo com um equilíbrio dinâmico, de modo que a relação custo/ganho das duas estratégias seja bastante semelhante, como previsto pela Teoria dos Jogos (Maynard Smith 1974).

É possível, também, que os machos que estejam empregando a estratégia 2 sejam machos recém-chegados à lagoa e não tiveram oportunidade de chegar ao "hotspot", ou são os machos que caíram da árvore durante as disputas.

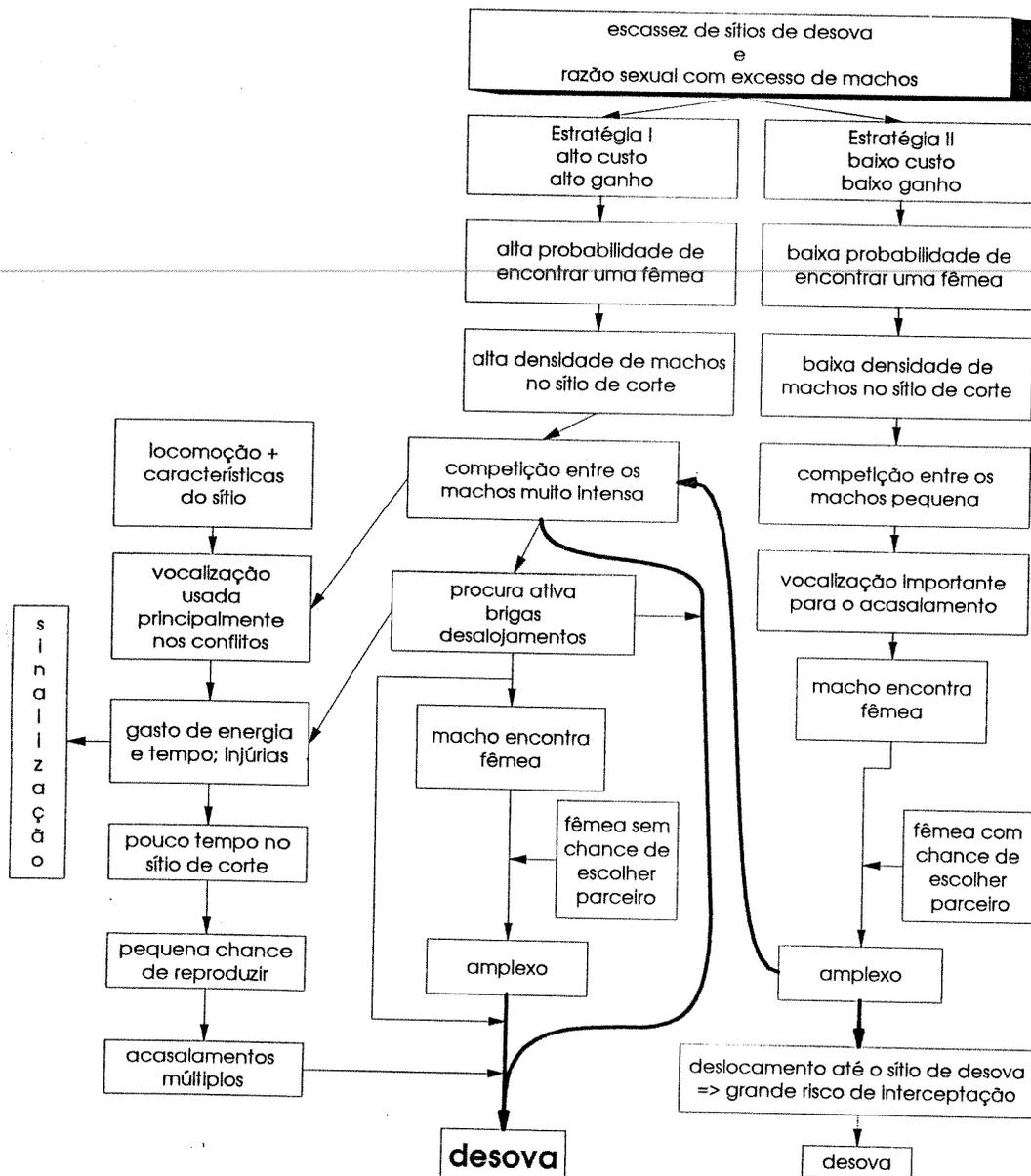


Figura 5 - Esquema hipotético das estratégias reprodutivas de P. distincta.

A existência dessas duas estratégias pode ser uma característica restrita à população estudada, pois em um local onde haja sítios de corte/desova em quantidade suficiente para o número de machos em corte, seria esperado que os machos vocalizassem exclusivamente nas árvores e nos arbustos, não no gramado, pois *P. distincta* possui características morfológicas especializadas para a vida arbórea. Em um local com abundância de sítios de corte/desova, os machos poderiam vocalizar distantes uns dos outros e se envolver menos freqüentemente em confrontos com outros machos. A probabilidade de encontro com uma fêmea deveria ser semelhante para os diferentes machos, supondo-se que as fêmeas cheguem ao sítio de desova sem uma direção preferencial. As fêmeas que chegam ao local, teriam maior oportunidade de escolher seus parceiros, e as características das vocalizações poderiam ser importantes para tal.

III - 2.8.1. Desalojamentos e acasalamentos múltiplos

Durante o deslocamento ao sítio de desova, o casal pode ser interceptado por outros machos que tentam tomar a posição do macho que está em amplexo, desalojando-o. O macho amplexante pode sinalizar com as pernas ao perceber a presença de outros machos próximos (Fig. 4), tal qual os machos solteiros fazem em confrontos territoriais. Se houver tentativa de desalojamento, o macho amplexante pode escoicear o macho invasor com as pernas. Apesar de ter presenciado várias tentativas de desalojamento, em nenhuma delas o macho "usurpador" teve sucesso.

Durante a ovipostura, outros machos podem se juntar ao casal para tentar fertilizar alguns ovos. Em uma ocasião, presenciei três machos tentando fertilizar a desova de uma fêmea, ao mesmo tempo (Fig. 6). Nessa ocasião, uma brisa leve soprava do casal em direção a esses dois machos, que estavam próximos ao centro da árvore. Esses dois machos se dirigiram para esse casal, apesar de outros três casais estarem desovando, em outros locais da copa. Aparentemente, esses machos localizam o casal visualmente, mas a utilização do olfato também pode ser importante. Essa estratégia alternativa é um tipo de parasitismo sexual, onde os machos solteiros tentam fertilizar alguns ovos, transmitindo seus genes e aumentando sua aptidão. Presenciei outras vezes a tentativa de machos solteiros de se juntar a um casal que já havia iniciado sua desova, o que indica que essa estratégia possa ser comum nessa população.

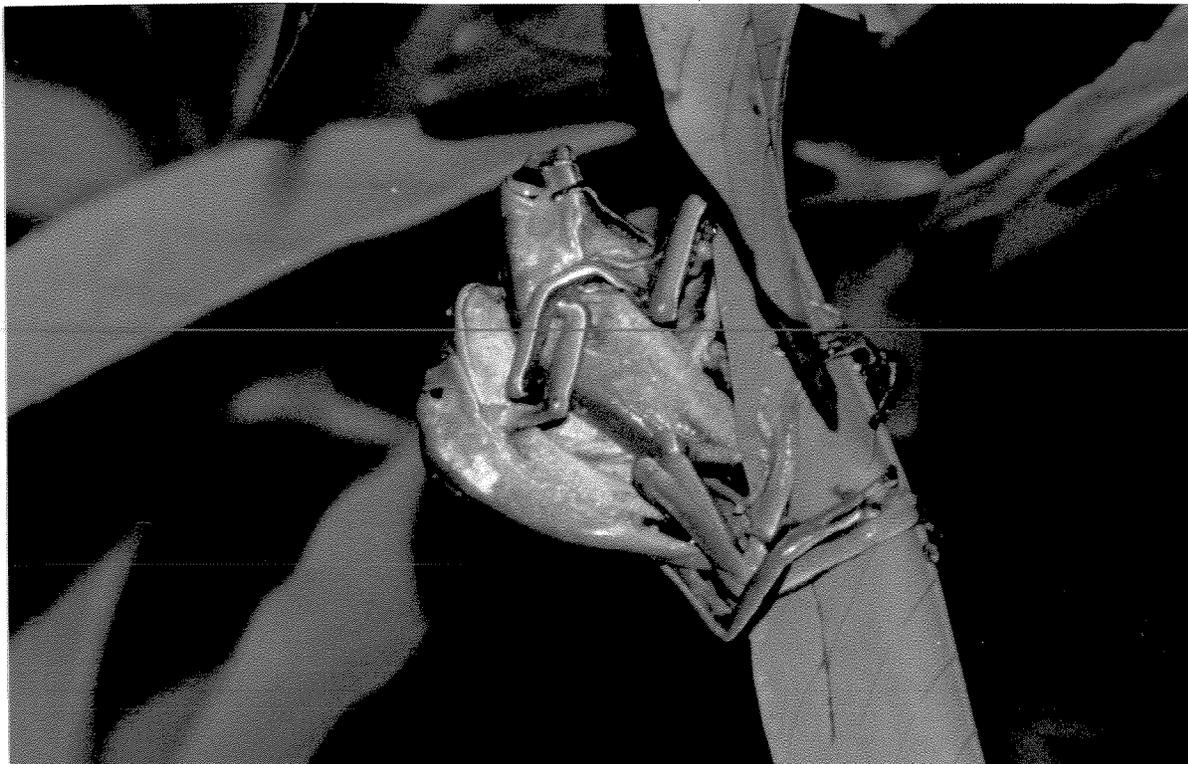


Figura 6 - Acasalamento múltiplo entre uma fêmea de Phyllomedusa distincta e três machos (corpos de dois deles visíveis na figura; do terceiro apenas a perna direita está visível). Estação de Sete Barras, Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras (São Paulo). Foto: Ivan Sazima.

III - 2.9. Desova

III - 2.9.1. Elaboração

A fêmea em amplexo tem noção da localização espacial dos sítios de desova em relação à água, pois a maioria das desovas foi depositada em folhas situadas imediatamente sobre a água. Somente em uma única ocasião encontrei uma desova depositada em uma folha de goiabeira, que não estava situada sobre a água, a cerca de 2 m da lagoa; mesmo assim, isso ocorreu em uma noite com chuva intensa, o que pode ter motivado o engano da fêmea em amplexo. Ao chegar a uma folha pendente sobre a água, a fêmea a inspeciona e se esta não for adequada, sai à procura de outra. Ao encontrá-la, a fêmea se posiciona de modo a fechar a extremidade da folha com seus pés, formando um receptáculo para seus ovos; o macho permanece com a cloaca próxima à da fêmea, eliminando espermatozóides sob os ovos e auxiliando no fechamento da folha com seus pés (Fig. 7). Após o início da ovipostura, o macho não mais vocaliza. A desova é iniciada na extremidade da folha que vai sendo fechada à medida que o casal se desloca em direção ao pecíolo, mantendo os ovos no seu interior. Esse processo de oviposição dura em torno de uma hora. Ao chegar à base da folha, a fêmea provavelmente emite algum sinal e o macho a abandona; a fêmea ainda permanece por cerca de 15 minutos na folha, terminando a desova.



Figura 7 - Casal de Phyllomedusa distincta desovando em folha de melastomatácea situada a cerca de 5 cm acima do nível da água. Estação de Sete Barras, Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras (São Paulo).

III - 2.9.2. Características

A desova é geralmente formada em uma única folha, grande o suficiente para envolver os ovos, embora algumas sejam formadas com o ajuntamento de 2 ou 3 folhas de tamanho médio (folhas novas de melastomatácea) ou, conforme constatei em uma única observação, pelo ajuntamento de várias folhas de gramínea ("erva-cidreira"). Na desova típica, a folha é dobrada por sua parte abaxial, sendo que observei o dobramento adaxial uma única vez. As bordas da folha ficam unidas por cápsulas gelatinosas sem ovos, depositadas pela fêmea. Na parte

superior da desova há também um tampão formado por essas cápsulas, isolando os ovos fertilizados do meio externo, provavelmente protegendo-os (Fig. 8). Os ovos são brancos e medem cerca de 5 mm de diâmetro. Na desova bem formada, isto é, naquela em que a(s) folha(s) recobre(m) os ovos de modo que eles não fiquem em contato com o meio externo, o número de ovos mortos é pequeno. Na desova encontrada na erva-cidreira, as áreas de contato entre os ovos e o meio externo eram maiores e, conseqüentemente, o número de ovos mortos foi maior. Duas desovas analisadas possuíam 228 e 200 ovos, sendo que o número de ovos mortos por dessecação foi de 13 (5,7%) e de 12 (6%) ovos, respectivamente; os ovos mortos estavam em contato direto com o ar; todos os ovos restantes eram férteis. Em laboratório, quando os girinos dessas desovas alcançaram o estágio 25 de Gosner (1960), romperam a cápsula do ovo e caíram na água.

Na árvore, as desovas comumente são depositadas em uma faixa de aproximadamente 1,5 m da parte inferior da copa, que se inicia a cerca de 2,5 m acima da superfície da água. Na melastomatácea e na goiabeira, as desovas são depositadas a qualquer altura, podendo ficar a poucos centímetros acima da água. O número máximo de desovas que observei sendo feitas em uma única noite foi de cinco.

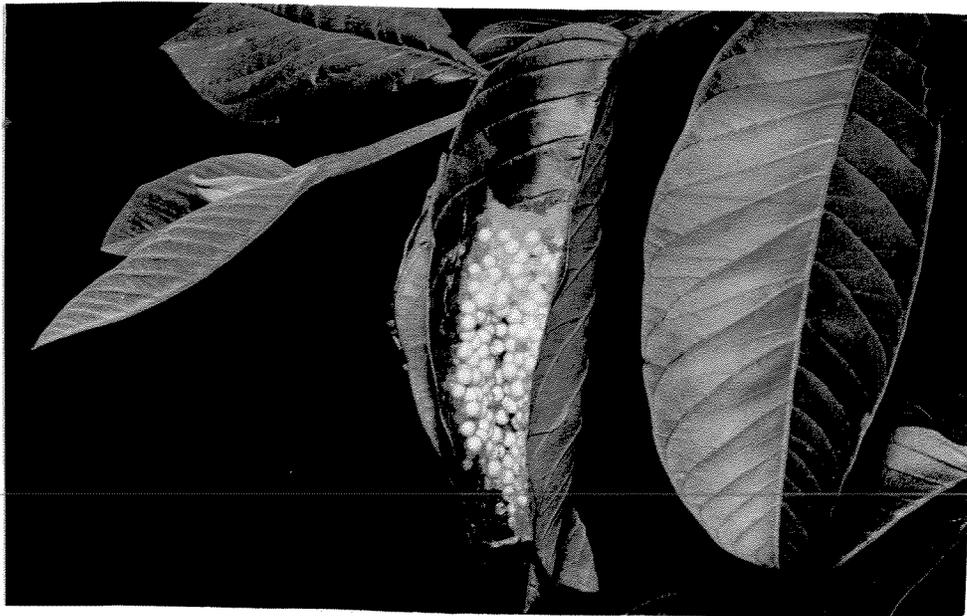


Figura 8 - Desovas de Phyllomedusa distincta em folha de goiabeira. Em primeiro plano, uma desova aberta para mostrar a disposição dos ovos e das cápsulas gelatinosas sem ovos; parcialmente encoberta, uma desova intacta. Estação de Sete Barras, Parque Estadual de Carlos Botelho, Sete Barras (São Paulo).

III - 2.10. Girinos e Jovens recém-metamorfoseados

A quantidade de girinos de P. distincta na lagoa durante a temporada reprodutiva é muito grande. Os girinos ficam concentrados junto à pequena bica que abastece de água a lagoa. Os nutrientes que vêm com a água e a maior quantidade de oxigênio dissolvido provavelmente são os fatores que causam a aglomeração dos girinos nessa região. Durante a noite, permanecem em posição quase vertical, com a boca em contato com o filme da água. Durante o dia, ficam no fundo da lagoa e sobem rapidamente à superfície para tomar ar,

descendo em seguida. O tempo que os girinos permanecem na superfície é muito pequeno e é improvável que eles se alimentem durante essa atividade. Ainda assim, durante a subida, podem ser predados por aves. Quando os girinos são pequenos (com cerca de 1,5 cm), permanecem todo o tempo na superfície. Em laboratório, os girinos exibiram comportamento semelhante, que parece estar associado exclusivamente à iluminação, já que o aquário possuía um aerador (oxigenador) que permanecia permanentemente ligado.

Observei jovens recém-metamorfoseados próximos à lagoa durante a noite e também nas primeiras horas da manhã (09:00 h). Quando saem da água, estão no estágio 45 de Gosner (1960) e possuem cauda arroxeadada, de tamanho quase igual ao do corpo, as partes ocultas dos membros têm coloração predominante alaranjada, podendo haver pequenas manchas arroxeadadas. Em laboratório, a cauda regride completamente em três dias.

IV -Discussão

IV - 1. Caracterização da população

Pombal-Jr & Haddad (1992), ao estudarem as espécies de Phyllomedusa do grupo burmeisteri, encontraram locais no Vale do Ribeira (São Paulo), onde P. distincta hibrida com P. tetraploidea, e verificaram que o caráter taxonômico mais importante para a diferenciação dessas espécies é a coloração das pernas, já que a semelhança morfológica entre elas é muito grande e suas vocalizações tem estrutura praticamente idêntica. O surgimento de híbridos indica

que o isolamento reprodutivo entre essas duas espécies não é completo. Na população de P. distincta estudada por mim, aparentemente, não há comportamentos específicos para o acasalamento. Essa característica torna o estudo da reprodução dessa espécie nas zonas de contato com outras congêneres, especialmente interessante, para a análise dos mecanismos de isolamento reprodutivo.

P. distincta é a menor das espécies do grupo burmeisteri; o comprimento dos machos variou de 46,6 a 66,0mm ($X= 52,26$; $DP=4,14$; $n=67$) em medições feitas para toda a zona de distribuição conhecida (Pombal-Jr & Haddad 1992). Apesar de ter feito pequeno número de medições no presente estudo, observei que os machos da população do Parque Estadual de Carlos Botelho possuem tamanho próximo à média observada por Pombal-Jr & Haddad (1992).

IV -2. Reprodução

IV -2.1. Sítios de corte

Os estudos acerca dos hábitos reprodutivos dos Phyllomedusinae têm mostrado que os machos comumente cantam em arbustos localizados à margem ou sobre a água. Kenny (1966) relata que os machos de P. trinitatis também cantam no chão e A. J. Cardoso (com. pess.) observou comportamento semelhante em P. hypocondrialis em região de caatinga. Suponho que esse comportamento está relacionado à escassez de sítios de corte disponíveis, como aqui observado para P. distincta. Em contrapartida, C. F. B. Haddad (com. pess.) observou que machos P. tetraploidea, em Ribeirão Branco (São Paulo), vocalizam no

chão, nas noites de luar, ocultos sob ramos, mesmo quando há sítios disponíveis sobre a vegetação. Esse comportamento sugere que, em noites claras, P. tetraploidea se oculta de predadores visualmente orientados, mas não há dados disponíveis na literatura que apoiem ou discordem dessa interpretação.

IV -2.2. Vocalizações

Pombal-Jr & Haddad (1992) registraram que as vocalizações de P. distincta, P. tetraploidea e de P. iheringii possuem estruturas praticamente idênticas. A ausência de divergência nas vocalizações em várias espécies de Atelopus pode ser atribuída a dois fatores: (1) a simpatria entre as espécies é muito rara; (2) as vocalizações não funcionam na atração das fêmeas. Nesse gênero, o isolamento específico baseado nas vocalizações e modificações nas vocalizações geradas por seleção sexual por parte das fêmeas podem ser pouco importantes (Cocroft et al. 1990). Também é reconhecida a importância de sinais visuais na comunicação no gênero Atelopus, no qual os padrões de coloração dos machos, que são bastante variáveis, podem ser mais importantes que as vocalizações para o acasalamento (McDiarmid 1971). P. distincta aparentemente se encaixa nas condições propostas por Cocroft et al. (1990), mas os dados sobre comportamento reprodutivo e estrutura das vocalizações dessa espécie e de outras do gênero ainda são insuficientes para tirarmos conclusões consistentes.

No grupo burmeisteri (Pombal-Jr & Haddad 1992) e no grupo perinesos (Cannatella 1982), a coloração das partes ocultas dos membros é o caráter taxonômico diferencial mais importante. Como sinalização

visual faz parte do repertório comportamental de P. distincta, suponho que a coloração das partes ocultas dos membros possa ser utilizada pelos indivíduos de Phyllomedusa para a identificação do "status" específico de outros indivíduos.

IV -2.3. Amplexo

Em P. trinitatis, Kenny (1966) observou que ambos os sexos são vocais, sendo o canto das fêmeas menos intenso e comum que o dos machos; os machos produzem dois tipos de canto, sendo que um deles está associado ao acasalamento. As fêmeas de Agalichnis callidryas parecem ser atraídas pelo canto de um determinado macho e se dirigem a ele, mesmo quando há outros próximos; ao se aproximar do macho, a fêmea gira seu corpo em 180° e o macho a monta (Pyburn 1970). Machos de P. trinitatis amplexam inclusive os machos de outras espécies (Kenny 1966). Os machos de Pachymedusa dacnicolor vocalizam durante o amplexo, emitindo cantos similares aos de acasalamento, em ritmo mais freqüente (Pyburn 1970). Também os machos de P. hypocondrialis (Pyburn & Glidewell 1971) e os de P. distincta vocalizam durante o amplexo, indicando que o canto tem outra função além da atração de fêmeas. Essa função pode ser de reconhecimento específico e hipoteticamente pode permitir que a fêmea selecione seu parceiro, por exemplo, não se encaminhando até o sítio de desova se o macho não for de seu agrado.

Em cativeiro, fêmeas de P. dacnicolor que não estão fisiologicamente preparadas para o acasalamento emitem sons e vibram a parede do corpo, mas isso não adianta pois o macho permanece em

amplexo, guardando a fêmea contra outros machos, por longos períodos (Bagnara et al. 1986). Em P. distincta, não observei comportamento semelhante, uma vez que as fêmeas só vêm ao local de reprodução quando estão com óvulos desenvolvidos e se afastam do local assim que ocorre a desova. As observações de Bagnara et al. (1986) podem advir de seu estudo ter sido feito com uma população cativa e, portanto, forçando encontros que possivelmente ocorreriam numa frequência muito baixa em populações naturais.

IV -2.4. Defesa dos territórios e Sinalização visual

A definição de território que melhor se aplica aos anuros é a de Noble (1939), que considera território como sendo "qualquer área defendida" (Haddad 1989). Da defesa de territórios em anuros geralmente participam: sinalização de ocupação do território, vigilância do território e expulsão de invasores (Haddad 1989). A defesa de territórios parece ser o padrão comum na sub-família Phyllomedusinae, sendo feita através de vocalizações e confronto físico entre os machos (Laurent 1973; Pyburn 1970; Bagnara et al. 1986). Machos de P. hypocondrialis vocalizam de posições fixas, cada qual em sua mancha de vegetação e não foram observados em confrontos físicos intrassexuais; ocasionalmente giram o corpo, dirigindo as vocalizações para outra direção (Pyburn & Glidewell 1971).

Segundo Pombal-Jr (1992), os fatores que levaram à evolução da comunicação visual nos anuros foram: (1) visão bem desenvolvida; (2) dificuldade de comunicação acústica devido à interferência sonora ou à baixa intensidade das vocalizações emitidas pelo anuro. Creio que a

sinalização visual também pode evoluir a partir da ritualização do comportamento agressivo dos machos, como aqui sugerido para P. distincta.

Sinalização visual, envolvendo movimentos das pernas, foi observada para algumas espécies diurnas, que vivem em riachos encachoeirados e, portanto, sujeitas à interferência provocada pelo ruído da água: Staurois parvus (Ranidae) (Harding 1982), S. latopalmatus (Davison 1984), Hylodes asper (Leptodactylidae) (Giaretta & Haddad 1991; observação pessoal). Em espécies diurnas, que habitam folheda de mata, sinalização visual foi relatada para Brachycephalus ephippium (Brachycephalidae), que sinaliza movendo os braços (Pombal-Jr 1992) e Atelopus varius (Bufonidae) que sinaliza movendo braços e pernas (Crump 1988). A possível função dessas sinalizações é a atração de fêmeas (Harding 1982) ou defesa de territórios (Crump 1988; Pombal-Jr 1992). P. distincta é a única espécie noturna e o único hilídeo onde se relatou sinalização visual. A suposta função da sinalização com movimentos das pernas é submissão a outro macho, talvez evitando o confronto físico direto ou interrompendo esse confronto. Em outras espécies, como Atelopus chiriquiensis, o macho sinaliza submissão permanecendo imóvel, com o corpo achatado contra o substrato e com as pernas estendidas (Jaslow 1979); já um macho de Brachycephalus ephippium pode inibir o ataque de outro, exibindo suas costas ou flancos e permanecendo imóvel (Pombal-Jr 1992). O escalonamento das seqüências comportamentais, envolvendo aumento da intensidade da agressão, é adaptativo pois permite que os conflitos se encerrem antes do envolvimento em confronto físico, que além da possibilidade de

causar injúria, é energeticamente dispendioso (revisão em Haddad 1989).

Pyburn (1970) observou um casal de A. callidryas sendo interceptado por um macho solteiro; a uma distância de cerca de 8 cm um do outro, os machos elevaram suas partes posteriores e vibraram seus corpos com curtas e abruptas vibrações das pernas. Esse comportamento tem semelhanças com as sinalizações visuais de P. distincta, pois é executado por um macho amplexado, quando percebe a aproximação de outro, e envolve movimentos das pernas. Pyburn (1970) acredita que é uma tentativa de um macho de enganar o outro, mas não explica as razões, nem o significado dessa suposição. Esse autor observou confrontos físicos somente entre os machos solteiros e machos em amplexo.

IV -2.5. Período reprodutivo e padrões temporais de reprodução

Cardoso & Haddad (1992) observaram, em Poços de Caldas (Minas Gerais), que os períodos reprodutivos de Phasmahyla cochranæ e o de Phyllomedusa ayeaye se iniciam em meados de outubro e terminam em meados de dezembro e janeiro, respectivamente, coincidindo com a época chuvosa da região. Esse período coincide com o de P. distincta no Parque Estadual de Carlos Botelho.

IV -2.6. Evolução dos sistemas de acasalamento em anuros

Segundo Arak (1983), duas são as razões pelas quais o sistema de acasalamento de uma população pode variar: (1) existem estratégias alternativas; (2) o sistema muda com as variações de densidade.

Em baixas densidades, machos de Bufo calamita cantam em posições estacionárias; com o aumento da densidade, os machos modificam gradativamente o comportamento e passam à procura ativa de fêmeas (Arak 1983). O mesmo ocorre para B. crucifer e B. ictericus, na Serra do Japi, sendo que em densidades intermediárias, é comum os machos alternarem períodos de vocalização com períodos de procura ativa por fêmeas (Haddad 1991). Em Atelopus varius o nível de agressão aumenta com o aumento da densidade (Crump 1988); padrão semelhante também foi observado em Hyla rosenbergi (Kluge 1981) e em Rana catesbeiana (Howard 1981). Vários trabalhos com outros vertebrados demonstraram que variações na densidade implicam em trocas de territorialidade por hierarquias de dominância (referências em Crump 1988).

2.6.1. Seletividade potencial da fêmea

O tipo de sistema de acasalamento depende da densidade de machos e da razão sexual operacional no sítio de reprodução (Arak 1983). Acredito que além desses fatores, a seletividade da fêmea e a capacidade de ambos os sexos de evitar machos oportunistas deve ser considerada na determinação do sistema de acasalamento que uma determinada população irá exibir em um determinado momento.

Haddad (1991) verificou que em uma comunidade de anuros da Serra do Japi (Jundiá, São Paulo) as espécies em que as fêmeas são notadamente seletivas em relação às vocalizações dos machos (Scinax fuscovaria e H. prasina), ou que selecionam os machos com base nas vocalizações destes associadas às características das tocas utilizadas para desova (H. leucopygia), não exibem nenhuma das nove características típicas de reprodução explosiva mencionadas por Wells (1977a). Já as espécies onde as fêmeas são notadamente passivas (B. ictericus e B. crucifer) exibem cerca de seis dessas características, apesar de serem as únicas espécies que se reproduziram ao longo de todo o ano. Isso sugere que o potencial da fêmea em selecionar seus parceiros é o principal fator, que atua na determinação do sistema de acasalamento das espécies dessa comunidade.

B. pardalis, apesar de possuir um período reprodutivo curto, de cerca de cinco dias, não possui características de reprodução explosiva, como procura ativa por fêmeas. Além disso, as fêmeas dessa espécie supostamente selecionam seus parceiros sexuais (Cherry 1992). Esse comportamento contraria a teoria vigente na literatura. Segundo Cherry (1992), esse comportamento é, provavelmente, uma adaptação para evitar acasalamentos com B. rangeri, que apresenta sobreposição espacial e temporal na reprodução com B. pardalis. Essas observações confirmam as minhas suposições para a importância da seletividade potencial da fêmea para a determinação do sistema de acasalamento dos anuros.

Alternativamente, se os machos de B. pardalis exibissem procura ativa por fêmeas, esse comportamento provavelmente atrairia mais mangustos (que são predadores dessa espécie) que a atividade de vocalização, que ocorre em meio à vegetação densa (Cherry 1992). O

comportamento de procura ativa por fêmeas, dos machos de Bufo crucifer, provoca turbulência na água e atrai predadores, como a barata-d'água Lethocerus grandis (Haddad & Bastos 1993) e pode ser uma forte pressão seletiva para a evolução do comportamento reprodutivo nessa espécie.

O comportamento das fêmeas de rejeitar os machos oportunistas foi relatado para várias espécies, como Rana clamitans (Wells 1977b), R. catesbeiana (Howard 1981) Bufo calamita (Arak 1988a, b) e Hyla versicolor (Fellers 1979). Os machos oportunistas de B. calamita que conseguem o amplexo também podem ser rejeitados pela fêmea, mas esta dificilmente consegue soltar-se (Arak 1988b). Uma das funções desse comportamento da fêmea seria evitar acasalamentos heteroespecíficos (Arak 1988b), ou evitar acasalamentos com machos "inferiores".

Arak (1988a) observou um macho territorial de B. calamita ir de encontro à fêmea, quando percebeu a aproximação de um macho satélite. Em geral, o comportamento dos machos precipitados (que não esperam a aproximação da fêmea) tem sido interpretado como uma forma de defesa contra machos ladrões de fêmeas (Arnold 1976 citado em Arak 1988a).

2.6.2. Hipótese sobre evolução dos sistemas de acasalamento

Essa é uma tentativa de relacionar as variações nas densidades dos machos com a capacidade das fêmeas de selecionar seus parceiros sexuais e sua importância na determinação dos sistemas de acasalamento nos

anuros. Em baixas densidades, fêmeas seletivas prefeririam os machos "pacientes", com tendência a esperar sua aproximação para iniciar o amplexo, pois machos "precipitados" seriam prontamente rejeitados. Essa seria uma adaptação para que as fêmeas pudessem avaliar os machos quanto ao "status" específico e outras características importantes para elas. Essa avaliação poderia considerar os sinais de corte emitidos pelos machos, como vocalizações e sinalizações visuais. Nessa situação, a defesa de territórios fixos, pelos machos, poderia proporcionar maior atratividade para as fêmeas, já que, no território, os sinais do macho residente sofrem menor interferência dos sinais de outros machos (Fig. 9).

Com o aumento da densidade de machos, aumentaria a competição pelas fêmeas e a probabilidade de existência de estratégias alternativas, como machos-satélite e desalojadores, que proporcionam aos machos que a empregam, um aumento na possibilidade de conseguir parceiras. Os custos para a defesa de territórios pelos machos, também seriam maiores, pois a quantidade de machos invasores aumentaria. Aumentaria, também, os custos para a fêmea de escapar de machos oportunistas. Os machos territoriais passariam a ter que tomar decisões sobre ir de encontro à fêmea e evitar que ela seja interceptada pelos machos-satélite, correndo o risco de serem rejeitados por ela, ou esperar pela fêmea, correndo o risco de perdê-la para um macho-satélite. Haveria, portanto, alteração na mobilidade dos machos e a correspondente transição dos tipos de territórios, passando de fixos para móveis. Haveria, também, aumento na tendência dos machos territoriais de expulsar satélites de seu território (aqui referido como comportamento anti-satélite) e de tentar desalojar machos em amplexo (Fig. 9).

Quando a densidade de machos é muito grande, a defesa de territórios se tornaria anti-econômica e os machos passariam a procurar as fêmeas ativamente (Fig. 9); nessa situação, as fêmeas só poderiam conseguir os "melhores machos" indiretamente, se dirigindo para regiões onde a densidade de machos é maior e onde a competição intrasexual faz com que apenas os machos mais fortes consigam aí permanecer.

Se a fêmea não é eficiente em detectar e escapar dos machos oportunistas, a transição entre os territórios fixos e a procura ativa ocorreria com um menor aumento da densidade de machos (Fig. 9). As fêmeas poderiam maximizar sua aptidão sendo seletivas quando a densidade de machos é baixa e se dirigindo a regiões com alta concentração de machos, quando a densidade deles é alta.

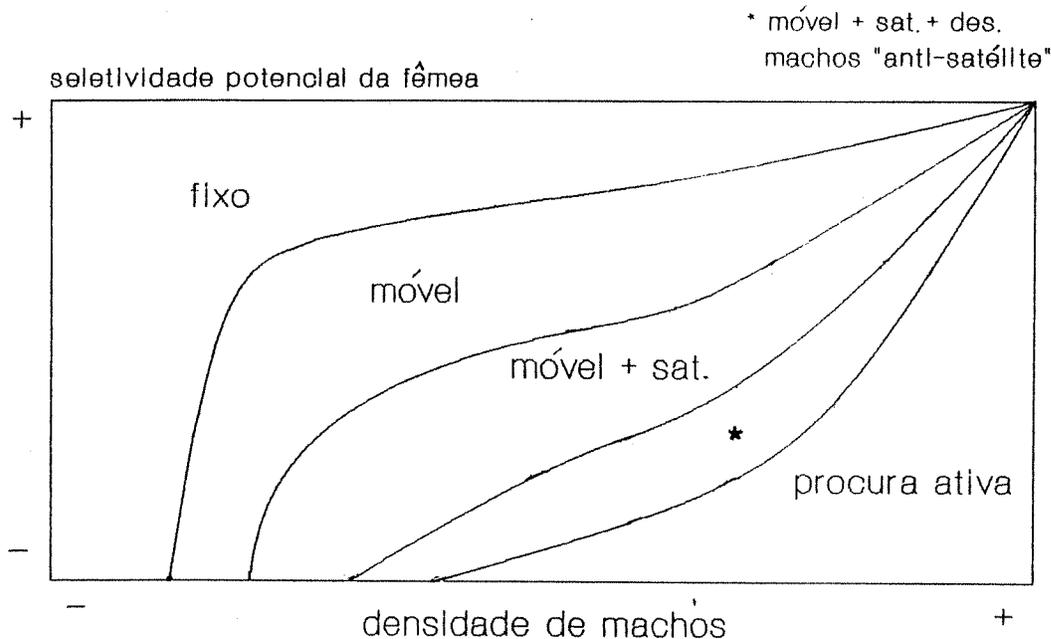


Figura 9 - Relação hipotética entre a densidade de machos e a seletividade potencial das fêmeas na determinação do sistema de acasalamento dos anuros.

IV -2.7. Tipos de território

Machos de P. dacnicolor estabelecem territórios fixos (Bagnara et al. 1986). Já os machos de A. callicdryas movem-se frequentemente e emitem vocalizações em várias direções, aparentemente, delimitando seu território (Pyburn 1970). Os machos dessa espécie geralmente mantêm um espaçamento de cerca de 50 cm entre si (Pyburn 1970). Como visto na seção IV -2.6., o estabelecimento de territórios, o tipo de território e sua ocorrência em determinada população, pode estar intimamente relacionado à densidade de machos no sítio de corte, sendo difícil estabelecer um padrão geral para uma espécie em toda sua zona de distribuição. Por exemplo, se o espaçamento entre os machos nos sítios de corte é grande, a frequência de encontros entre os machos é pequena e pode ser possível estabelecer territórios fixos; se o espaçamento entre os machos é pequeno, torna-se custoso defender territórios fixos, e é mais provável a defesa de territórios móveis, ou seja, um território em que o próprio macho é o centro. Em situações em que a defesa de territórios é muito dispendiosa, pode ocorrer a simples tolerância entre os machos (Crump 1988; Arak 1983).

IV -2.8. Estratégias reprodutivas

A alta proporção de machos por fêmea implica que machos mais fortes e/ou atrativos consigam maior número de acasalamentos. Isso faz com que machos menores e/ou menos atrativos empreguem estratégias alternativas, mesmo que elas não proporcionem grande sucesso reprodutivo (Krebs & Davies 1990). Por exemplo, em algumas espécies

com padrão explosivo, como Bufo bufo (Davies & Halliday 1979) e Rana temporaria, machos maiores se concentram ao redor dos sítios de desova e tentam desalojar machos em amplexo que se dirigem à lagoa; machos pequenos, por sua vez, procuram por fêmeas distante desses sítios (Arak 1983). A ocorrência de estratégias alternativas é particularmente comum em espécies que vocalizam distantes dos sítios de oviposição (Arak 1983).

O estudo de estratégias alternativas de reprodução envolve várias dificuldades, como quantificação de custos e benefícios das diferentes estratégias e tamanho amostral (Davies 1982).

IV -2.8.1. Machos-satélite, desalojamentos e acasalamentos múltiplos

Em algumas espécies de anuros foi observado que um macho pode permanecer silencioso e se colocar próximo a outro que está cantando; a fêmea que é atraída pelo canto deste último por vezes é interceptada pelo macho silencioso, que é o satélite ("sensu" Perril et al. 1978). Não observei essa estratégia em P. distincta, e as tentativas de machos solteiros de desalojar machos amplexados são bastante freqüentes, o que corresponde à minha previsão para espécies onde a fêmea seja pouco seletiva ao escolher o macho e a densidade destes no sítio de corte seja grande. Os machos de P. distincta também exibem comportamento anti-satélite, investigando qualquer macho que não vocalize e esteja próximo. O comportamento de desalojar machos em amplexo me parece intimamente relacionado aos acasalamentos múltiplos, por exemplo, quando um casal de A. callidryas passa próximo a um macho solteiro, esse

freqüentemente tenta desalojar o macho que está em amplexo: ou o macho amplexante expulsa o invasor ou ambos fertilizam a desova (Pyburn 1965, 1970). Os acasalamentos múltiplos de P. distincta podem ter surgido nesse contexto, mas agora ocorrem independentemente, com o macho solteiro simplesmente se aproximando do casal que já iniciou a desova.

Durante a caminhada de casais em amplexo de P. distincta até o sítio de desova, freqüentemente há a tentativa de desalojamento do macho em amplexo por machos solteiros. Em P. dacnicolor, casais em amplexo costumam ser abordados por machos solteiros enquanto se deslocam até a água (Bagnara et al. 1986). Quando um macho solteiro de P. dacnicolor se aproxima de um casal, o macho amplexante responde com vocalizações fortes e vibrações do corpo (Wiewandt 1971 citado em Bagnara et al. 1986). Pyburn (1970) observou um macho de P. dacnicolor tentando se colocar ao lado de um casal que estava desovando, mas foi expulso pelo macho amplexante, que era maior. Quando a desova é iniciada, o macho de P. dacnicolor não mais vocaliza, e só volta a fazê-lo se for incomodado por outros machos (Wiewandt 1971 citado em Bagnara et al. 1986).

Tanto os machos satélites quanto os desalojadores que obtém sucesso na captura da fêmea podem fertilizar toda a desova, enquanto que nos acasalamentos múltiplos, a paternidade é dividida e a competição entre os espermatozóides dos diferentes machos pode influir nas estratégias reprodutivas (Fukuiama 1991). Aparentemente há duas situações onde os acasalamentos múltiplos ocorrem: (1) vários machos colaboram na construção de um ninho e essa participação aumenta as chances de sucesso no desenvolvimento da desova (Coe 1974); (2) os

machos se comportam egoisticamente e sua participação em nada contribui para a sobrevivência dos embriões (Kasuya et al. 1987; Fukuiama 1991; Jennions et al. 1992).

Bagnara et al. (1986) atribuem a presença de acasalamentos múltiplos em P. dacnicolor à alta densidade de machos e a possibilidade deles se reproduzirem várias vezes numa estação.

Nas desovas de P. dacnicolor e A. callidryas, que não são envolvidas por folha, o macho que está em amplexo reage à aproximação do macho invasor; comportamento semelhante ocorre em Chiromantis xerampelina, espécie que faz ninhos de espuma na vegetação suspensa sobre a água, onde o macho amplexante compete com outros machos pela proximidade de sua cloaca com a da fêmea (Jennions et al. 1992). Já em P. distincta, cuja desova é envolvida por folha, o macho amplexante aparentemente não reage à aproximação de outro(s). Isso pode ser decorrente da posição privilegiada do macho amplexante de P. distincta, que permanece com a cloaca próxima à da fêmea e junto à abertura da folha. Já nas outras espécies mencionadas, um macho invasor ainda consegue depositar seu esperma diretamente sobre a desova, justificando a maior agressividade do macho amplexante. Uma outra explicação seria que o custo da interrupção da desova para expulsar o macho invasor influiria na decisão do casal sobre como se comportar (Fukuiama 1991).

Os acasalamentos múltiplos só seriam esperados para espécies que ovipõem num espaço limitado (e.g. ninho de espuma) onde os espermatozoides dos diferentes machos conseguem fertilizar os ovos; provavelmente é por essa razão que estratégia semelhante não foi observada em espécies que reproduzem em corpos d'água maiores

(Fukuiama 1991). Parker (1984) sugere que os acasalamentos múltiplos em Agalichnis callidryas e Pachymedusa dacnicolor dão margem para que ocorra competição entre os espermatozoides dos diferentes machos, para fertilizar a desova. Jennions et al. (1992) acreditam que o mesmo ocorre nos acasalamentos múltiplos de C. xerampelina e sugerem que a presença dessa estratégia depende das habilidades do macho: (1) de liberar esperma sem estar em amplexo, (2) reconhecer o sinal de liberação dos ovos sem estar em amplexo e (3) de localizar fêmeas à distância.

IV -2.9. Desovas

Kenny (1966) observou que os machos de P. trinitatis que estão em atividade de corte possuem coloração verde vivo antes da desova e ficam marrom-oliva após esse processo. Os machos de P. distincta também apresentam diferenças de tonalidade do verde entre os indivíduos numa mesma noite, mas não consegui estabelecer uma correlação entre a cor e o fato do macho ter participado ou não de uma desova; provavelmente, a coloração está relacionada ao estado hormonal do macho e pode ser independente da participação em uma desova.

As fêmeas de P. trinitatis desovam mais de uma vez no período reprodutivo, machos também fecundam mais de uma desova por período (Kenny 1966). C. F. B. Haddad (com. pess.) dissecou fêmeas de P. distincta, em Ribeirão Branco (São Paulo), logo após estas terem desovado e registrou a presença de óvulos desenvolvidos nos ovários, indicando que estas fêmeas desovariam novamente, após alguns dias.

Provavelmente, o mesmo ocorre para a população de P. distincta do Parque Estadual de Carlos Botelho.

IV -2.9.1. Elaboração

O comportamento das fêmeas de selecionar as folhas que envolverão a desova é importante, pois uma folha inadequada pode permitir o contato direto dos ovos com o ar, causando a morte dos ovos, por dessecação. Pyburn (1965) observou uma fêmea de Agalychnis callidryas testar e rejeitar três folhas, até encontrar uma adequada para a desova. Os ninhos variáveis de P. tomopterna indicam que sua construção não é estereotipada (Lescure 1974). Pombal-Jr & Haddad (1992) encontraram desovas de P. tetraploidea em folhas de gramíneas e folhas espinhosas de solanáceas. Ao desovar, as espécies de Phyllomedusa podem se adaptar a diversas condições, segundo a disponibilidade de material (Rivero & Esteves 1969 citado em Langone et al. 1985).

Como em P. distincta, a fêmea de P. dacnicolor sinaliza de algum modo o final da desova e permanece sobre ela liberando fluido. Langone et al. (1985) também observaram as fêmeas de P. iheringii terminando as desovas sem o macho.

O comportamento de desova das espécies de Phyllomedusa aparentemente possui uma estrutura básica formada pelas etapas (a) encontro macho-fêmea, (b) amplexo, (c) encontro de local adequado à ovipostura, (d) desova propriamente dita e (e) término da desova pela fêmea solitária.

IV -2.9.2. Características

As descrições de desovas de Phyllomedusa nem sempre são suficientemente detalhadas de modo a permitir sua caracterização adequada. De modo geral, existem características comuns às desovas das espécies desse gênero: (1) ovos grandes (cerca de 5 mm de diâmetro) e brancos, (2) ovos envolvidos por uma substância gelatinosa, na forma de cápsulas sem ovos, (3) ovipostura na vegetação suspensa sobre algum reservatório de água. Pyburn (1980) demonstrou que as cápsulas sem ovos encontradas nas desovas de P. hypocondrialis previnem a dessecação e a morte dos embriões durante 8-9 dias, que é o período pré-eclosão. O fluido contido nessas cápsulas provavelmente é constituído por água metabólica (Pyburn 1980).

IV - 2.10. Girinos e Jovens recém-metamorfoseados

Minhas observações correspondem às de Marques (1986) que registrou que a eclosão dos ovos de P. distincta ocorre no estágio 23 de Gosner (1960), cerca de sete dias após a desova. Outros girinos de Phyllomedusinae também eclodem nesse estágio (P. hypocondrialis - ; A. callidryas - Pyburn 1970) e em um período semelhante (P. iheringii - Langone et al. 1985; P. dacnicolor - Bagnara et al. 1986).

Capítulo 2 - Muda diária em Phyllomedusa distincta: aspectos morfológicos e comportamentais

I - Introdução

A pele é um órgão fundamental para as trocas gasosas nos anfíbios. Vários experimentos laboratoriais mostraram que pelo menos 30% da entrada total de oxigênio e cerca de 60% da eliminação de gás carbônico se dá através da pele (Feder & Burggren 1985). Mas, as mesmas características que fazem da pele uma efetiva membrana respiratória (pequena espessura e alto grau de vascularização) também facilitam a perda d'água evaporativa. Portanto, é comum encontrar, nas mais diversas espécies de anfíbios terrestres, a presença de diferentes tipos de mecanismos que os auxiliam a diminuir essa perda. Esses mecanismos vão desde a simples procura de abrigo até a situação extrema em que o anfíbio se enterra, quando não há água disponível no ambiente. Essa última situação pode ser exemplificada por Scaphiopus couchii (Pelobatidae), que cava uma toca no chão e forma em volta de si um casulo constituído por várias camadas de células queratinizadas da epiderme; este casulo permite que o anfíbio sobreviva por longos períodos, em estivação, até a chegada da próxima chuva (Lee & Mercer 1967).

A pele dos anfíbios é também bastante glandular. Geralmente há dois tipos de glândulas cutâneas: mucosas e granulosas. As glândulas mucosas estão uniformemente distribuídas sobre o corpo e produzem uma secreção pegajosa que auxilia na manutenção da umidade da pele,

facilitando a respiração cutânea. As glândulas granulosas podem estar amplamente distribuídas ou aparecer em grupos compactos, formando protuberâncias, em sítios específicos da pele. Sua secreção venenosa tem ação na defesa contra predadores (Duellman & Trueb 1986) e, também, função antimicrobial e micostática, fornecendo ao animal uma prevenção eficiente contra infecções cutâneas (Croce et al. 1973). Um terceiro tipo de glândula alveolar cutânea foi descrita por Blaylock et al. (1976); essas glândulas contêm material lipídico e, aparentemente, são restritas às espécies de *Phyllomedusinae*. Ao amanhecer, essas pererecas espalham o material lipídico sobre a pele, numa seqüência complexa de movimentos ("wiping behavior") e, então, permanecem imóveis sobre a vegetação, em estado de "torpor", durante o período iluminado do dia (Blaylock et al. 1976). O filme lipídico formado sobre a pele é eficiente na redução de perda d'água por evaporação até temperaturas de 35 °C, quando há desagregação da camada lipídica e acentuado aumento da evaporação cutânea (McClanahan et al. 1978). Em "torpor", a taxa metabólica de *P. sauvagii* se mantém constante, mesmo com o aumento da temperatura (McClanahan et al. 1978).

Uricotelismo, i.e., excreção de resíduos nitrogenados na forma de ácido úrico, foi observado em *Phyllomedusa sauvagii*, sob condições laboratoriais. Essa espécie excreta ácido úrico, mesmo quando há água disponível em seu terrário (Shoemaker et al. 1972). Shoemaker et al. (1972) sugerem que o uricotelismo pode ser facultativo, visto que o relato de Carlisky et al. (1968, citado em Shoemaker et al. 1972) registra a excreção de uréia (ureotelismo) em *P. sauvagii*. Uricotelismo faz com que a perda de água pelos excretas possua um valor equivalente a cerca de 5 a 10% do valor de outros anfíbios; essa taxa é muito similar à de

répteis do deserto (Shoemaker et al. 1972). Uricotelismo, nos anfíbios, é somente conhecido em Phyllomedusa e Chiromantis (Rhacophoridae) e parece estar intimamente relacionado à impermeabilidade da pele, também presente neste último gênero (Drewes et al. 1977).

A muda regular da camada celular queratinizada externa da pele é um fenômeno comum nos vertebrados. Nos anfíbios, esse processo pode ocorrer em diferentes intervalos, cuja extensão varia com vários fatores, como espécie, idade do animal e condições ambientais (Larsen 1976). O comportamento de muda dos anuros apresenta componentes comuns para as espécies estudadas. Bendsen (1956) dividiu esse comportamento em três fases: descolamento da camada córnea por secreções mucosas, remoção da camada córnea e extensão e secagem da "pele nova". De modo geral, a muda ocorre da seguinte maneira: inicialmente, a pele se torna opaca e, tempo depois, o anfíbio adota postura característica e a mantém por um período variável, com as pernas esticadas e o corpo recurvado; começam, então, movimentos de retração dos olhos e abertura da boca, com movimentos da mandíbula. A seguir vêm contrações abdominais, acompanhadas por movimentos de esfregação do corpo com os membros. Algumas vezes o anfíbio ingere a camada córnea e permanece com o corpo elevado do substrato até que a "pele nova" seque (Bendsen 1956, Larsen 1976). Analisando, ao microscópio óptico, a pele de vários indivíduos de Bufo bufo em diferentes fases do ciclo de muda, Budtz & Larsen (1973) dividiram o comportamento de muda em cinco fases, de acordo com as mudanças químicas da epiderme, evidenciadas por métodos histoquímicos: (a) fase entre mudas, (b) fase de preparação, (c) fase de muda inicial, (d) fase de muda tardia e (e) fase de diferenciação. A essas fases, correspondem

outras quatro fases caracterizadas pelo comportamento e aparência macroscópica da pele: durante as fases (a) e (b) não é observado comportamento de muda e o estrato córneo permanece aderido à camada de reposição; na fase (c), é adotada a postura de muda e os movimentos de retirada da camada córnea se iniciam; na fase (d), é observado o comportamento de muda típico e a camada córnea é retirada, estando a pele recoberta por muco; na fase (e) o muco gradualmente desaparece.

O objetivo deste estudo é descrever o comportamento de muda que ocorre diariamente em Phyllomedusa distincta e que está relacionado com a passagem da fase de "torpor" para o estado ativo, ao anoitecer. Tento, também, relacionar as mudanças estruturais na epiderme e nas glândulas cutâneas com o comportamento de muda, com as condições físicas do habitat dessa espécie e com o seu modo de vida.

II - Material e Métodos

A caracterização do local das observações de campo se encontra no item "Local de Estudos". No campo, observei 10 machos e três fêmeas e, em laboratório, oito machos adultos, provenientes deste mesmo local. No campo, dei ênfase à observação do comportamento de muda, adotando o método de animal focal (Lehner 1979), com vista desarmada e iluminação com lanterna. Em laboratório, procedi à análise da estrutura da pele dos indivíduos, utilizando, para padronização, somente machos. Esses machos foram mantidos em terrário por 1 ou 2 dias até serem mortos por decapitação, pois o tratamento com anestésicos causa esvaziamento das glândulas cutâneas (obs. pess.). Pedacos da pele dorsal e ventral foram retirados, colocados sobre papel de filtro e fixados em

solução de Bouin. Esses pedaços foram processados segundo os métodos histológicos usuais e incluídos em parafina. Cortes de 5 μ m de espessura foram corados com hematoxilina e eosina e pelo método tricrômico de Masson. A evidenciação das glândulas cutâneas lipídicas foi feita através da fixação do material em solução de formol-cálcio a 10%, cortes por congelamento a 10 μ m e coloração por Sudan black (solução saturada em etanol 60%).

III - Resultados

III - 1. "Torpor" diurno e comportamento de muda

Ao amanhecer, *P. distincta* dirige-se ao poleiro onde irá passar o período iluminado do dia e esfrega sua pele como fazem outras espécies do gênero ("wiping behavior", Blaylock et al. 1976) mas com uma seqüência de poucos e rápidos movimentos. Em um indivíduo observado, esse comportamento durou cerca de 5 s. Após isso, o anfíbio permanece imóvel, com os olhos fechados e os membros adpressos ao corpo, em estado de "torpor" ("sensu" Blaylock et al. 1976) (Fig. 10). Nesse estado, o anuro é pouco responsivo a interferências externas, i.e., se tocado, demora para reagir e foge muito lentamente. Portanto, em torpor, pode ficar muito vulnerável à predação. O anfíbio pode permanecer em "torpor" exposto à radiação solar direta, com o corpo orientado paralelamente ou perpendicularmente a uma folha (Fig. 10) ou orientado perpendicularmente a um ramo. Ao anoitecer, indivíduos de ambos os sexos deixam o "torpor" e ficam ativos, com um comportamento complexo que compreende três fases distintas: a-

abertura gradual dos olhos (AGO), b- limpeza do corpo (LC) e c- abertura da boca e contrações do corpo (ABCC).



Figura 10 - Macho adulto de Phyllomedusa distincta durante "torpor" diurno.

Fase a - Abertura Gradual do Olhos (AGO)

Nesta fase, o anfíbio permanece em postura semelhante à de "torpor" e abre os olhos gradualmente; esta abertura está intimamente relacionada ao decréscimo da iluminação natural. Ao final desta fase, os olhos do anfíbio estão completamente abertos.

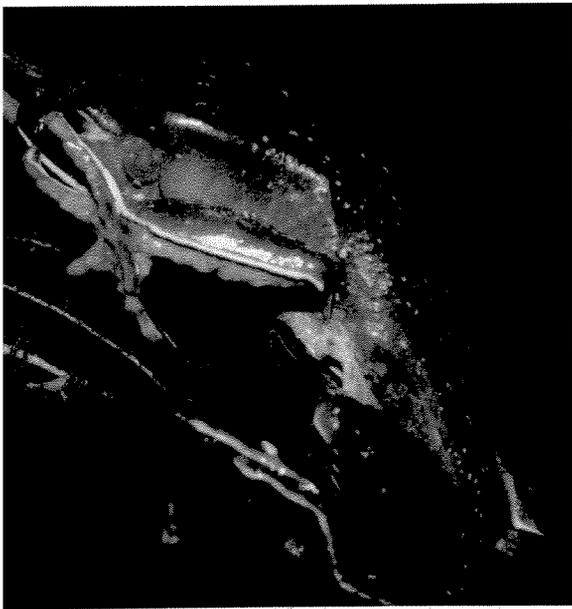
Se o anfíbio é iluminado nessa fase, ele gradualmente fecha os olhos. Se o animal for manipulado, tenta escapar caminhando ou saltando, mas seus movimentos são muito lentos quando comparados aos

indivíduos ativos. Quando a perturbação é interrompida, o indivíduo recomeça a AGO.

Fase b - Limpeza do corpo (LC)

Imediatamente após AGO, o anfíbio curva seu corpo e remove o material acumulado na superfície da pele. Esse material, provavelmente, é composto pela camada córnea, por secreções glandulares e por detritos trazidos pelo vento, aderidos sobre o animal. O comportamento de limpeza consiste em movimentos das pernas e dos braços. O lado do corpo onde esses movimentos começam é variável, mas em um dos indivíduos observei a seguinte seqüência de movimentos: limpeza com a pé direito, limpeza com o mão direita, limpeza com a pé esquerdo (Fig. 11a), limpeza com o mão esquerda (Fig. 11b). Com a mão, o anfíbio realiza a esfregação em movimentos que percorrem desde o meio do dorso até os olhos, incluindo também o flanco. Com o pé, os movimentos abrangem a parte posterior dorsal. Se o material não for completamente removido, movimentos adicionais de limpeza podem ser feitos. Na maioria das observações, pedaços da camada córnea permaneceram aderidos ao substrato em que o anfíbio está apoiado, mas também é comum sua permanência nos cantos da boca do animal. Não observei qualquer ingestão desse material pelos anfíbios. Ao final desta fase, as regiões esfregadas se mostraram úmidas e brilhantes.

a



c

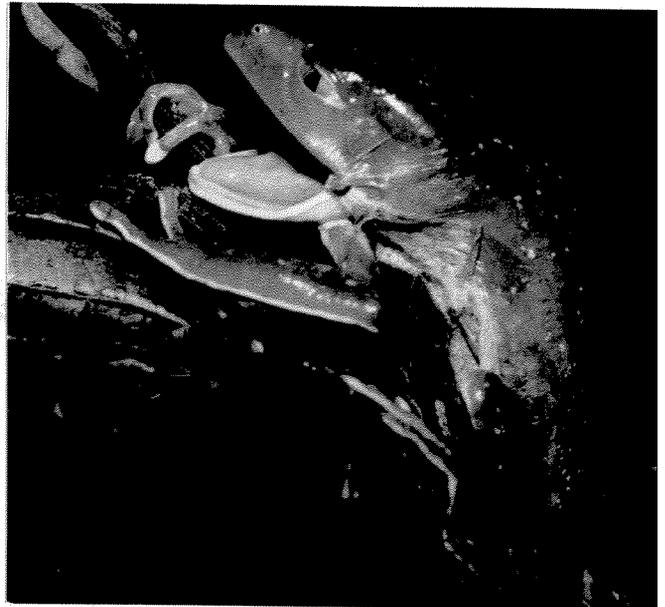


Figura 11 - Comportamento de muda diária em Phyllomedusa distincta. (a) retirada de material com a perna; (b) retirada de material com a mão; (c) abertura da boca e contrações do corpo. Note o material que se desprende da pele e se acumula na região abdominal, bem como a aparência brilhante do anfíbio após a muda (compare com Fig. 10).

Fase c - Abertura da Boca e Contrações do Corpo

Sucedendo a LC, o animal curva seu corpo e escancara a boca cerca de 20 vezes, a intervalos aproximados de 8 s (Fig. 11c). Durante a abertura da boca, somente a mandíbula se move, balançando lateralmente. Após isso, há contrações abdominais que seguem da parte inferior do corpo em direção à boca (Fig. 11c). Cada contração abdominal pode ser acompanhada por abertura da boca, mas esses movimentos não são necessariamente sincronizados. As contrações aparentemente facilitam a retirada da camada córnea, já que os movimentos de limpeza não atingem a região abdominal. Essa fase dura aproximadamente 5 min. Movimentos de LC também podem ser incluídos nessa fase para auxiliar na remoção de restos da camada córnea.

Após o comportamento de muda, os anfíbios tornam-se ativos e seus movimentos são bem mais rápidos que antes da muda.

Após o início das fases b e c, os animais não interrompem a seqüência comportamental, quando iluminados. Não manipulei nenhum anfíbio durante essas fases para verificar sua resposta.

Três jovens, recém-metamorfoseados em laboratório, exibiram comportamento de muda semelhante ao observado nos adultos.

III - 2. Modificações da pele durante a muda

A epiderme de P. distincta pode ser dividida em três camadas (nomenclatura segundo Budtz & Larsen 1973): (a) estrato germinativo, (b) estrato intermediário e (c) estrato córneo, que é a mais externa. A camada de células mais externa do estrato intermediário é chamada de camada de reposição. O estrato córneo é constituído por uma única camada de células achatadas e corneificadas, anucleadas ou com restos nucleares picnóticos e citoplasma fortemente eosinófilo. Na região dorsal, o estrato intermediário possui 2 a 3 camadas de células poliédricas com núcleo esférico. No ventre, esse estrato é um pouco mais espesso, com 4 a 5 camadas celulares. O estrato germinativo constitui-se por uma camada de células cilíndricas, responsável pela renovação do epitélio por meio de divisões mitóticas.

A camada mais externa da derme, o estrato esponjoso, é constituída por tecido conjuntivo frouxo. Logo abaixo, está presente o estrato compacto, constituído por tecido conjuntivo denso modelado. Na pele dorsal, há uma camada de cromatóforos logo abaixo da epiderme, constituída por xantóforos, melanóforos e iridóforos; na pele ventral, os cromatóforos estão ausentes. Os cromatóforos estão dispostos da seguinte maneira: os xantóforos são mais externos, os melanóforos, mais internos e os iridóforos, localizados entre os dois; cada conjunto desses três tipos celulares é chamado de unidade cromatofórica. Na derme esponjosa, podem ser encontrados três tipos de glândulas alveolares: mucosas, granulosas e lipídicas. Na pele ventral existe um maior número de glândulas, na sua maioria, granulosas. Com a proximidade da muda, as junções da camada córnea com a de reposição

se rompem e ocorre acúmulo de muco entre elas (Fig. 12). A camada córnea é então retirada (Fig. 13) com um comportamento típico (Fig. 11). A análise histológica da pele de P. distincta antes e após a muda, revelou que cerca de 60% das glândulas mucosas se esvaziam nesse processo, sendo que as glândulas granulosas e lipídicas permanecem com a luz repleta de secreção. Esse fenômeno era esperado, pois, com a muda, é retirado o material lipídico que estava impermeabilizando a pele, a qual é umidificada pela secreção de muco, provavelmente, auxiliando a respiração cutânea.

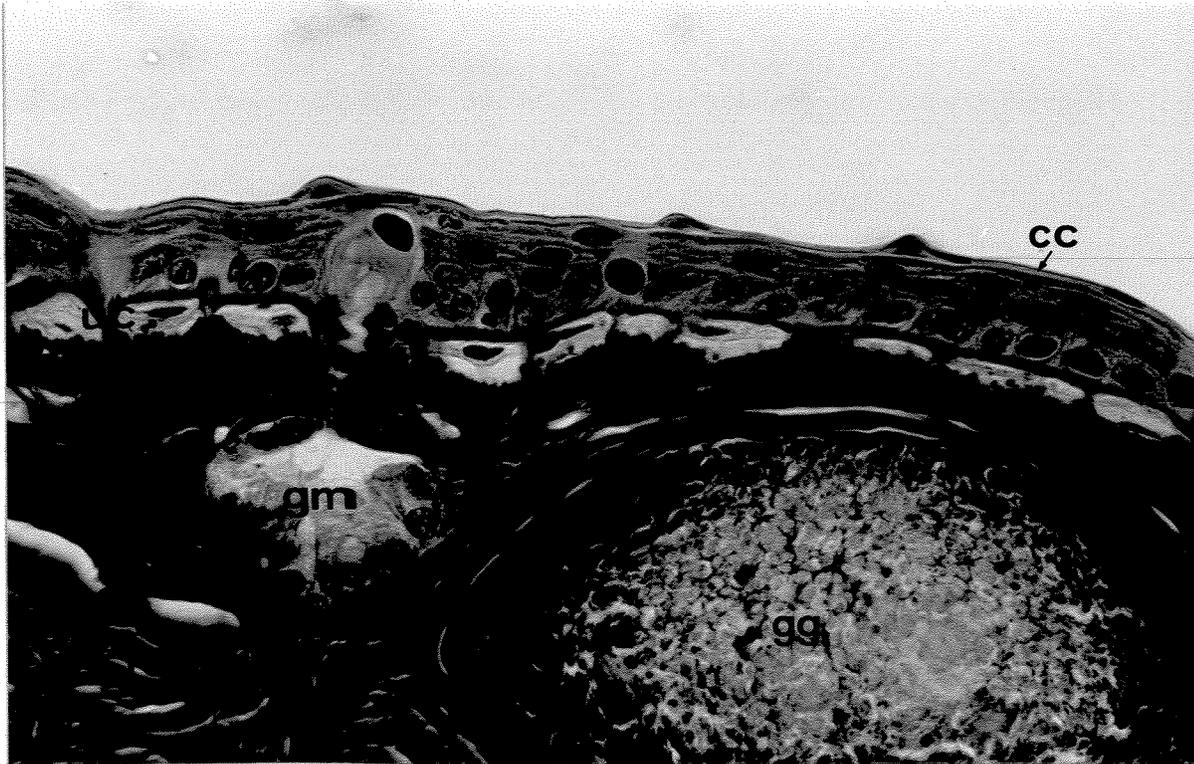


Figura 12 - Estrutura da pele dorsal de *Phyllomedusa distincta* durante a fase de Abertura Gradual dos Olhos; note os acúmulos de muco (em rosa) logo abaixo da camada córnea e pequena quantidade de secreção na glândula mucosa (Tricrômico de Masson, 500X). "cc"= camada córnea; "ep"= epiderme; "uc"= unidades cromatóforicas; "tc"= tecido conjuntivo; "gm"= glândula mucosa; "gg"= glândula granulosa.

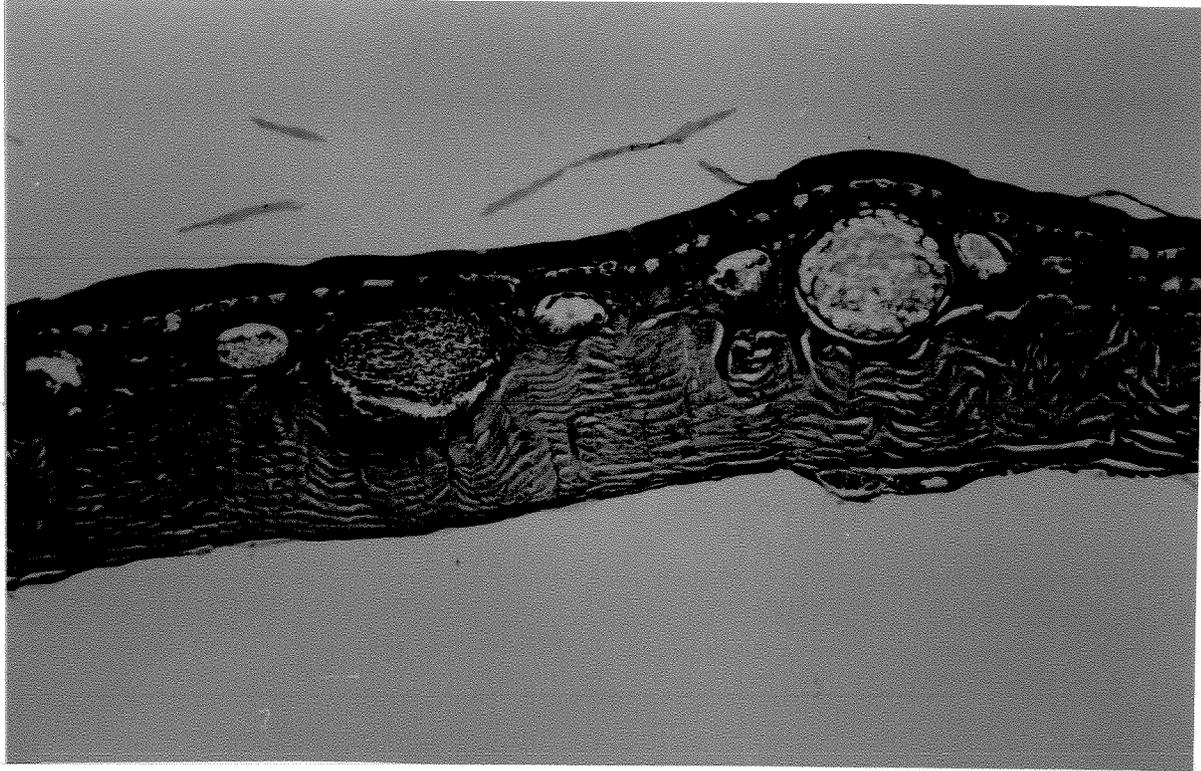


Figura 13 - Estrutura da pele dorsal de Phyllomedusa distincta após a esfregação da pele pelo anfíbio; note fragmentos destacados da camada córnea (Hematoxilina e Eosina, 250X).

IV - Discussão

IV - 1. "Torpor" diurno e comportamento de muda

Em estudos que descrevem o comportamento de muda dos anuros, vários termos são utilizados de maneira inadequada; o termo "pele" abrange dois tecidos distintos: a epiderme e a derme e, portanto, não é apropriado falar em "trocar de pele". Quando ocorre a muda, o que é retirado é a camada mais externa da epiderme, que é chamada de camada córnea. O que é referido em algumas descrições como "pele nova" deve ser entendido pela camada mais externa da zona de reposição, que, após a muda, fica exposta e que, por diferenciação, se transformará na camada córnea.

A impermeabilização da pele por secreções lipídicas, a excreção de ácido úrico e o "torpor" diurno aparentemente são características do gênero Phyllomedusa e foram observados nas seguintes espécies: P. sauvagii, P. iheringii, P. pailona e P. hypocondrialis (Blaylock et al. 1976). Em Agalychnis annae, não foram observadas glândulas lipídicas e em Pachymedusa dacnicolor, estão presentes em pequena quantidade. Não há relação direta entre a presença de glândulas lipídicas e o "torpor", pois A. annae apresenta "torpor" comparável às espécies de Phyllomedusa, ao passo que P. dacnicolor permanece alerta durante o dia, tornando-se ativa após distúrbio mínimo (Blaylock et al. 1976). Phyllomedusa distincta segue o padrão descrito para outras congêneres e também apresenta "torpor" diurno e glândulas lipídicas na pele, sendo que essas características, provavelmente, estão intimamente relacionadas à muda diária. Acredito que a muda diária ocorra em todas as espécies de

Phyllomedusinae que espalhem secreções lipídicas sobre a pele, pois a muda é essencial para que esta se torne novamente permeável. A liberação de muco na superfície da pele, que acompanha o comportamento de muda, pode aumentar sua eficiência como membrana respiratória.

Apesar do comportamento de muda, hipoteticamente, ser comum ao gênero Phyllomedusa, existe somente um relato, de Blaylock et al. (1976), que menciona comportamento semelhante observado uma única vez em P. iheringii. Segundo esses autores, um indivíduo dessa espécie ingeriu "bolos" da camada córnea destacada, movendo-os até a boca com contrações rítmicas do corpo. A coloração desse material com hematoxilina-eosina revelou uma camada de células epidérmicas. Esses autores também mencionam que movimentos de esfregação ("wiping") foram utilizados para a remoção da camada córnea. Apesar dessa breve descrição comportamental, esses autores não relacionaram a importância que ele possui acoplado em relação à economia de água.

O comportamento de muda dos anuros tem sido investigado sob condições laboratoriais, mas há poucas observações em situações naturais (Larsen 1976). O intervalo entre duas mudas varia de poucos dias a algumas semanas (veja apêndice em Larsen 1976). A muda é controlada, pelo menos em algumas espécies de Bufo, por hormônios do sistema corticotropina-corticosteróide (Bendsen 1956). A frequência com que os anfíbios mudam a camada córnea aumenta com o aumento da temperatura (Bendsen 1956; Taylor & Ewer 1956). Alguns autores observaram uma frequência maior de muda em indivíduos jovens (Bendsen 1956), mas a influência de fatores como idade, sexo e estado alimentar, precisa ser melhor estudada (Larsen 1976). Indivíduos cativos

de Hyla arborea arborea mudam a camada córnea a cada 4 dias (Rösel von Rosenhof 1758). Sob condições de laboratório, a 20° C, Bufo regularis muda a camada córnea a períodos de 4 a 7 dias, sendo essa freqüência muito maior do que se supunha (Taylor & Ewer 1956). Larsen (1976) observou intervalos entre mudas muito pequenos (e.g.: 2 dias) em B. bufo em período reprodutivo, especialmente nos machos. Lepidobatrachus llanensis (Ceratophrydae) é uma espécie aquática, na estação chuvosa, que forma um "casulo" e se enterra, na estação seca. Essa espécie, em aquário, a 25 °C, apresenta um período médio entre mudas de 1,6 dias (McClanahan et al. 1983). Bendsen (1956) atribui a alta freqüência de muda nos anuros à manutenção da pele em condições adequadas para a respiração e absorção de água. Portanto não é estranho que P. distincta mude a camada córnea todo o dia já que essa estratégia, provavelmente, está relacionada a um sistema de economia hídrica que envolve impermeabilização da pele e excreção de ácido úrico, como descrito para outras espécies do gênero (McClanahan et al. 1978; Shoemaker et al. 1972). Essas características podem ser muito importantes para a sobrevivência do anfíbio em ambientes em que a perda d'água pela pele seja acentuada. Muito provavelmente, esse não é o caso da população estudada, que habita uma região muito úmida, mas, a nível de espécie, essa adaptação pode ser muito importante para a exploração de outros ambientes não tão úmidos, como aqueles com influência antrópica encontrados em Tubarão, Santa Catarina (A. J. Cardoso, com. pess.), ou na restinga de Itapema, Santa Catarina (I. Sazima, com. pess.). Pode ser, também, que o grau de impermeabilização da pele varie de acordo com o ambiente em que o anuro vive, por exemplo, P. iheringii vive em ambientes mais secos que

P. distincta e emprega vários minutos espalhando as secreções lipídicas sobre a pele (Blaylock et al, 1976), ao passo que esta última, que vive em ambiente muito úmido, dispense poucos segundos no processo.

Em P. distincta, o comportamento de muda se assemelha muito aos movimentos do "wiping behavior" e segue o padrão observado para as outras espécies de anuros.

Bendsen (1956) observou, em B. bufo, que existem linhas de fratura na camada córnea onde esta geralmente se rompe; em P. distincta é difícil observar tais linhas, pois a camada córnea é muito fina e maleável, mas por observação de fotografias do comportamento em 5 indivíduos, acredito que exista uma linha no meio dos flancos, sendo que a parte dorsal da camada córnea seria removida pelos movimentos dos membros e a parte inferior se aglomeraria formando um fio translúcido ligando a parte inferior do abdômen à junção dos braços com o corpo.

Jørgensen & Larsen (1964) observaram que os movimentos de muda não são causados somente pela presença de camada córnea a ser removida e sugerem que há participação de um centro de muda hipotético no sistema nervoso central. Os movimentos de muda podem ser partes de outros comportamentos, como o alimentar, mas são caracteristicamente mais lentos (Jørgensen & Larsen 1964). Segundo Bendsen (1956) os movimentos de abertura da boca e retração dos olhos servem para descolar a camada córnea das bordas dos maxilares superior e inferior e a membrana nictitante.

Não observei ingestão da camada córnea removida por P. distincta e, uma vez que observei o comportamento de muda várias vezes, acredito que essa ingestão não ocorra, mas não posso descartar a possibilidade de que tenha havido influência da minha presença no comportamento dos

animais. A ingestão de camada córnea removida parece ser comum para todos os anuros terrestres e foi estudada principalmente em espécies do gênero Bufo (Bendsen 1956; Taylor & Ewer 1956). Comportamento semelhante foi observado em várias espécies de lagartos (Bustard & Maderson 1965). A ingestão da camada córnea destacada pode representar uma fonte complementar de vitamina D e proteínas (Bustard & Maderson 1965).

Chiromantis xerampelina, que vive em ambientes xéricos, possui reduzida perda d'água pela pele, de ca. $1\text{mg g}^{-1}\text{ h}^{-1}$ a $25\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Drewes et al. 1977). Esse valor é semelhante ao observado em Phyllomedusa sauvagii, em torpor (McClanahan et al. 1978). A análise histológica da pele de C. xerampelina revelou um arranjo peculiar dos cromatóforos e Drewes et al. (1977) sugerem que esse arranjo é responsável pela reduzida perda d'água evaporativa cutânea observada nessa espécie. O meio pelo qual a perda d'água é diminuída por esse arranjo não está claro, mas a sugestão desses autores é apoiada pela ausência desse arranjo em C. rufescens, que é uma espécie florestal e não enfrenta escassez de água em seu habitat (Drewes et al. 1977). Kobelt & Lisenmair (1986) descobriram que os cromatóforos de Hyperolius viridiflavus formam "placas" quase paralelas à superfície corporal no período de seca; essas células teriam a capacidade de refletir radiação ultra-violeta e poderiam evitar o superaquecimento e a dessecação. É possível que o arranjo cromatofórico presente em P. distincta também seja um importante mecanismo para a impermeabilização cutânea, mas sua importância no balanço hídrico dessa espécie é desconhecida.

Lillywhite & Licht (1975) observaram que em espécies de anuros que comumente se expõe ao sol, há descargas freqüentes de muco sobre

a superfície da pele, o que evita o seu ressecamento sob condições de alta perda d'água evaporativa. Esses autores não constataram descargas de muco sobre a pele de P. tarsi até a temperatura de 34 °C. McClanahan et al. (1978), no entanto, observaram descargas de um fluido claro (provavelmente muco) sobre a pele de P. sauvagii em temperaturas superiores à 35 °C, quando há desagregação da camada lipídica, e acreditam que o mesmo possa ocorrer com P. tarsi. Suponho que P. distincta exiba adaptações semelhantes.

IV - 2. Modificações da pele durante a muda

Durante a muda nos anuros, a pele sofre transformações fisiológicas importantes, especialmente envolvendo transporte de íons e permeabilidade à água (referências em Larsen 1976). Acredito que essas mudanças não se restringem unicamente ao nível da pele e esse assunto merece futuras investigações. Uma das maiores dificuldades encontradas em estudar a diferenciação das células da epiderme dos anuros é estabelecer a provável fase do processo de muda em que o anfíbio se encontra no momento de sua morte para exame, pois a muda, na maioria dos anuros, não ocorre em intervalos constantes; essa dificuldade seria facilmente superada em estudos com Phyllomedusa, pois as mudas ocorrem a intervalos regulares.

Capítulo 3 - Vertebrados predadores de Phyllomedusa distincta

I - Introdução

Anfíbios anuros são presas de uma ampla variedade de predadores vertebrados, como peixes, répteis, aves, mamíferos ou outros anfíbios (Duellman & Trueb 1986). Larvas e juvenis também possuem importantes predadores invertebrados, como heterópteros ("baratas d'água") e ninfas de libélula (Martins et al. 1993). Os mecanismos de defesa exibidos pelos anuros são diversos: camuflagem, mimetismo, aposematismo, comportamento deimático, defesas químicas, tanatose e a simples fuga em saltos são alguns exemplos desses mecanismos.

Pouco se sabe sobre o impacto da predação sobre populações de anfíbios. Martins et al. (1993) estimam que cerca de 60% dos machos marcados, de uma população de Hyla faber, foram predados, em um único período reprodutivo. A predação de adultos de Bufo crucifer por heterópteros respondeu por 5% e 3,85% da mortalidade dos indivíduos, em duas noites consecutivas, em Ubatuba (São Paulo) (Haddad & Bastos 1993).

Phyllomedusinae possuem, geralmente, coloração dorsal verde e partes ocultas dos membros com cores vivas, a que têm sido atribuída a função de advertência contra predadores (Duellman & Trueb 1986). A pele também possui substâncias tóxicas, como polipeptídeos complexos que são também importantes na defesa (Erspamer 1971). Budget (1899) observou que uma serpente ("grass snake"), quando colocada em

um recipiente com um adulto de Phyllomedusa hypocondrialis, não manifestou interesse por esse anfíbio e logo em seguida, capturou um leptodactílfido. Sazima (1974) notou que a cobra d'água Liophis miliaris (Colubridae), quando ingeria adultos de Phyllomedusa rohdei, exibia sinais de desconforto, às vezes regurgitando o animal ingerido.

O objetivo deste estudo é identificar as relações de P. distincta com seus predadores vertebrados efetivos ou potenciais, no Parque Estadual de Carlos Botelho.

II - Material e método

Este estudo constou de observações naturalísticas tanto diurnas quanto noturnas, à vista desarmada ou com auxílio de binóculos. À noite, utilizei uma lanterna. Além disso, realizei experimentos oferecendo girinos de P. distincta para os predadores, em aquário. Fiz as observações durante as estações reprodutivas de P. distincta nos anos de 1991 e 1992.

III - Resultados

III - 1. Predadores de desovas

Em 13 de novembro de 1991 (11 h; 24,5 °C), observei um indivíduo de cobra d'água, Liophis miliaris (Reptilia, Colubridae), ingerindo uma desova de P. distincta localizada em uma folha de melastomatácea, a cerca de 50 cm acima da água. A cobra introduziu a cabeça na parte superior da desova, forçou-a lateralmente para abrir a folha e, em seguida, ingeriu alguns ovos. Com minha aproximação para a

tomada de fotografias, a cobra perturbou-se e fugiu para a água. Cerca de metade da desova havia sido ingerida (Fig. 14). Setenta minutos depois (12:10 h; 27°C), a cobra retornou à melastomatácea e passou a ingerir outra desova, de maneira semelhante. Novamente, minha aproximação causou a fuga da serpente.

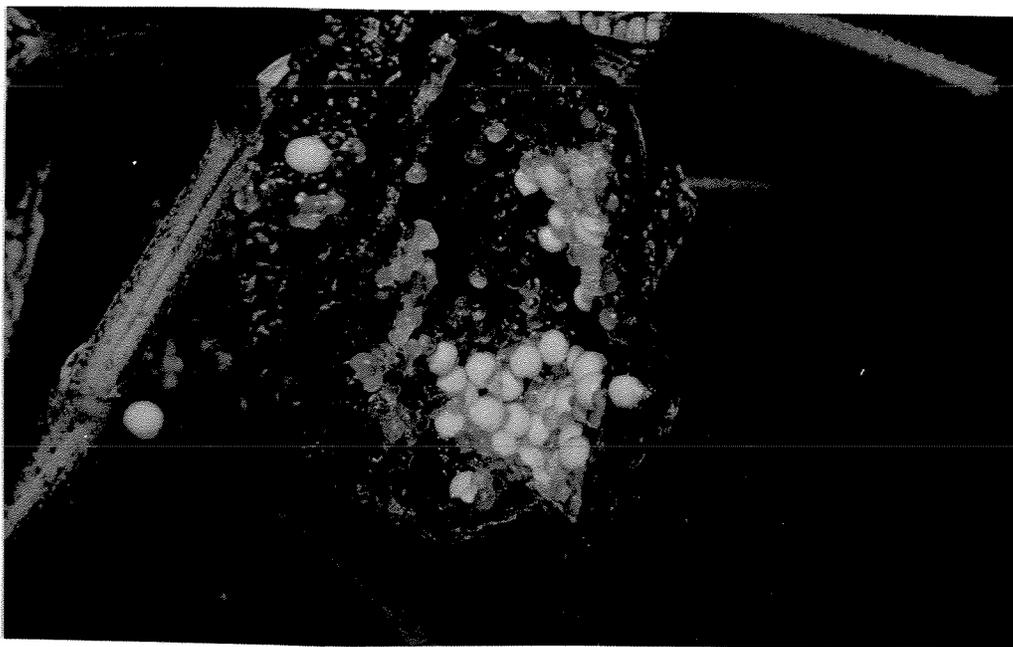


Figura 14 - Restos de desova de Phyllomedusa distincta em folha de melastomatácea, após predação por Liophis miliaris.

Na área de estudos, L. miliaris é a serpente mais comum, respondendo por 53,33% (n=15) dos avistamentos de serpentes ao redor da lagoa. Possui dieta generalista e hábitos bastante variados. Costuma caçar nas proximidades ou dentro da água; raramente sobe em arbustos. Durante o dia, observei-a num riacho, predando o peixe tuvira, Gymnotus sp. (Gymnotidae) e à noite (13/02/1992; 23:00 h), observei-a

na lagoa predando um adulto de Hyla faber. Sonia Buck (com. pessoal) observou-a predando um indivíduo de Bufo crucifer, no mesmo local, durante a noite. Essa serpente, portanto, lida com vários tipos de presa, inclusive desovas de P. distincta. Encontrei, em outras ocasiões, restos de desovas em folhas abertas que podem ter sido predadas por essa serpente. Dada a sua abundância, L. miliaris provavelmente representa um importante predador para as desovas de P. distincta, localizadas à pequena altura.

III - 2. Predadores de girinos

O comportamento dos girinos de P. distincta muda do dia para a noite. Durante o dia, permanecem a maior parte do tempo no fundo da lagoa e fazem breves incursões à superfície, para respirar. Durante a noite, permanecem praticamente imóveis junto ao filme d'água. Durante as subidas à superfície, apesar da curta duração do processo, os girinos são freqüentemente predados por aves.

O martim-pescador, Chloroceryle americana (Aves, Alcedinidae), freqüentemente se alimenta dos girinos de P. distincta. De um poleiro, o martim-pescador vôa diretamente ao girino. Se obtém sucesso na captura, ele empoleira novamente e bate o girino contra o substrato, com movimentos laterais da cabeça. A seguir, a ave ingere sua presa. Aparentemente, os girinos de P. distincta são um recurso alimentar importante para o martim-pescador, que é comum na lagoa e apresenta alta eficiência de captura (de cada cinco mergulhos, quatro com captura de girino, aproximadamente).

O bem-te-vi, Pitangus sulphuratus (Aves, Tyrannidae), também se

alimenta dos girinos de P. distincta, mas de maneira mais ocasional. O comportamento predatório é semelhante ao do martim-pescador, exceto pelo vôo, que é mais lento e desajeitado. A predação ocasional pelos bem-te-vis pode ser reflexo de seus hábitos alimentares generalistas, sendo que provavelmente só capturam os girinos quando outros recursos do ambiente estão limitados.

O cágado, Hydromedusa tectifera (Reptilia, Chelidae), é um predador ativo durante a noite e bastante comum na lagoa. Observei-o predando girinos de Bufo sp. (B. crucifer ou B. ictericus). Os girinos de Bufo sp. são tidos como impalatáveis devido às substâncias químicas presentes em sua pele (Wassersug 1971). Quando oferecidos em laboratório, 50 girinos de P. distincta foram ingeridos avidamente por dois desses cágados. Neste estudo, não observei H. tectifera predando girinos de P. distincta na lagoa, mas suponho que a predação ocorra apenas de maneira ocasional, pois há isolamento espacial e temporal entre essas espécies: quando os girinos estão no fundo da lagoa, o cágado não está forrageando e quando os girinos estão na superfície, o cágado está caçando no fundo.

Outros predadores potenciais dos girinos de P. distincta são: a traíra, Hoplias malabaricus (Osteichthyes, Erythrinidae), um único indivíduo observado na lagoa e que foi, provavelmente, introduzido por moradores; a cobra d'água, Helicops carinicaudus (Reptilia, Colubridae) (um único indivíduo observado) e a cobra d'água, Liophis miliaris, que comeu cerca de 20 girinos de P. distincta oferecidos em laboratório.

III - 3. Predadores de adultos

Em 11 de dezembro de 1991 (31 °C; 9:45 h), observei a cobra-cipó, Chironius exoletus (Reptilia, Colubridae), apresando um macho de P. distincta na árvore grande da beira da lagoa. A cobra tentava ingerir a perereca pela cabeça mas esta se agarrava firmemente aos ramos, com suas pernas traseiras. Após cerca de 5 min, a cobra soltou a perereca do ramo e, com a cabeça em postura elevada, começou a ingestão. Após 25 min, a ingestão havia terminado e a serpente realizou movimentos de acomodação das mandíbulas. Durante a hora seguinte, a cobra não mostrou qualquer sinal de desconforto.

Na Estação de Sete Barras, indivíduos C. exoletus costumam freqüentar a lagoa, onde caçam anfíbios na vegetação. Essa serpente responde por 26,66% (n=15) dos avistamentos, nesse local. Tive a oportunidade de observar essa cobra investigando bromélias em uma árvore; da árvore pulou uma perereca que fugiu para a lagoa e, apesar da altura (ca. 4 m), aparentemente a cobra se lançou atrás do anfíbio, procurando-o no gramado com dardejar da língua. C. exoletus poderia ser, portanto, um predador importante para os adultos de P. distincta, já que, durante o dia, os indivíduos dessa espécie de anfíbio permanecem em estado de torpor na vegetação e não possuem movimentos escapatórios muito eficazes (veja Cap. 2, seção III - 1.), tornando-se presas fáceis para essa serpente. As defesas químicas conhecidas nos Phyllomedusinae aparentemente não são eficazes contra essa cobra, que parece lidar com elas muito bem.

Indivíduos de P. distincta, quando manipulados, soltam um "cheiro

de mato" bastante forte que poderia estar relacionado à defesa contra predadores.

IV - Discussão

IV - 1. Predadores de desovas

Há poucos relatos de predação de desovas de anfíbios por serpentes: Funkhouser (1962) observou a serpente Leimadophis (= Liophis) zweifeli predando desovas de Phyllomedusa medinai. Smith (1943 citado em Duellman 1958) encontrou ovos de Agalychnis moreleti no conteúdo estomacal de Leptodeira septentrionalis polysticta. Duellman e Etheridge (Duellman 1958) observaram essa mesma serpente predando ovos de A. callidryas. Duellman (1958) encontrou ovos de Pachymedusa dacnicolor no estômago de Leptodeira s. bressoni. Michaud & Dixon (1989) encontraram ovos de anfíbios (provavelmente Pleurodema ou Physalaemus) no estômago de Liophis almadensis. Ovos de Eleutherodactylus foram encontrados em conteúdos estomacais de Liophis atraventer (Dixon & Thomas 1985) e de Rhadinea bilineata (Sazima et al. 1992). Esses relatos indicam a predominância de desovas externas ao meio aquático, particularmente, da sub-família Phyllomedusinae, como presas de serpentes. Mesmo assim, meu relato sobre a predação de desovas de P. distincta é peculiar no sentido de ser o único onde a serpente desdobra a folha para ingerir os ovos que estão em seu interior, já que nos outros casos mencionados, as desovas são expostas.

IV - 2. Predadores de girinos

Branch (1983), estudando o comportamento social dos girinos de Phyllomedusa vaillanti, verificou que eles formam densos cardumes e, durante o dia, respiram regularmente na superfície. À noite, os girinos se dispersam e só se agrupam se um fecho de luz for dirigido para a lagoa. Procurando explicações para a alternância de comportamento entre o dia e a noite, esse autor fez análises do conteúdo estomacal dos girinos e não encontrou diferenças entre os alimentos ingeridos nesses períodos. A frequência média de bombeamento bucal, nos dois períodos, também não diferiu, indicando que a demanda e a disponibilidade relativa de oxigênio não variam durante o dia. Branch (1983) sugere que outros fatores, que não o alimentar, devem estar envolvidos nessa troca de comportamentos e que a imobilidade, à noite, pode ser um fator importante para a defesa contra predadores que detectam suas presas por diferenças de pressão na água, como peixes, por exemplo. Wassersug (1971) observou que os girinos de Agalychnis callidryas, que também formam densos cardumes, visitam regularmente a superfície e nesse momento podem ser predados pelos martins-pescadores. Bokermann & Sazima (1978) sugerem que o martim-pescador Chloroceryle sp. pode ser predador de girinos de Phyllomedusa (= Phasmahyla) jandaia; à noite, esses girinos permaneciam praticamente imóveis junto ao filme d'água. Os girinos de Phasmahyla cochranæ também exibem comportamento semelhante, na Serra do Japi, Jundiaí (São Paulo) (C. F. B. Haddad, com. pess.). Aparentemente, os girinos dos Phyllomedusinae apresentam adaptações respiratórias semelhantes, sendo que durante o dia permanecem predominantemente no fundo, fazendo breves incursões à

superfície e, durante a noite, passam a maior parte do tempo junto ao filme d'água. As mudanças de comportamento, entre o dia e a noite, observadas em girinos de outras espécies estão relacionadas a: (a) procura de sítios mais favoráveis ao desenvolvimento ou alimentação (e.g. Bufo americanus - Beiswenger 1977); (b) aumento da freqüência respiratória devido à variação na quantidade de oxigênio dissolvido na água (e.g. Rana pipiens, Pseudacris triseriata, Bufo woodhousii, Scaphiopus bombifrons e estágios iniciais de Ambistoma tigrinum - Wassersug & Seibert 1975; Rana berlandieri - Feder 1983).

A alternância de comportamento dos girinos de P. distincta, entre o dia e a noite, pode estar relacionado a dois fatores que agem conjuntamente: (a) pressão de predação exercida pelas aves que capturariam mais facilmente os girinos se estes permanecessem junto ao filme d'água; (b) baixa quantidade de oxigênio dissolvido na água que não permite que o girino permaneça muito tempo no fundo da lagoa. Durante a noite, os predadores provavelmente usam outros mecanismos para detectar suas presas, que não o visual, e a imobilidade dos girinos, como sugerido por Branch (1983), pode ser importante para que estes não sejam detectados. Também nesse horário, os cágados estão ativos no fundo da lagoa e a permanência próximo à superfície pode evitar o encontro com estes predadores. Aliado a isso, os girinos ficam numa região onde a quantidade de oxigênio é maior, o que pode ser necessário, pois o consumo desse gás pelas algas diminui sua disponibilidade para os girinos.

IV - 3. Predadores de adultos

Phyllomedusinae possuem coloração críptica quando em torpor na vegetação. Cott (1966) mostrou, com o auxílio de fotografia infravermelha, que animais crípticos para a visão humana podem ser conspícuos para predadores que enxergam na faixa do infravermelho. Schwalm et al. (1977) demonstraram que Agalychnis moreleti e Pachymedusa daenicolor bem como Centrolenella fleischmanni e C. prosoblepon refletem luz próxima do infravermelho (700 a 900 nanômetros), o que os torna crípticos mesmo para predadores que enxergam nessa faixa de onda. Serpentes predadoras potenciais de anfíbios, como viperídeos, também possuem órgãos sensíveis aos raios infravermelhos (Newman & Hartline 1982). Apesar da possível função protetora da coloração críptica, não existem outros relatos sobre predação de adultos de Phyllomedusinae que possam confirmar ou não essas suposições e nem informações suficientes sobre a capacidade visual de predadores potenciais, como aves e serpentes. A reflexão dos raios infravermelhos também pode estar relacionada à termorregulação (Schwalm et al. 1977).

P. distincta possui coloração contrastante nas partes ocultas dos membros; esse tipo de coloração é comum nos outros Phyllomedusinae e, associada à toxicidade da pele, tem função provável de defesa contra predadores (Lutz 1966, Sazima 1974). O pré-requisito básico para que a coloração de advertência seja funcional é que os predadores sejam visualmente orientados e distingam cores. Suponho que a coloração das pernas e dos flancos de P. distincta possa ter, ainda, função no reconhecimento específico. Essas duas explicações não são mutuamente

exclusivas e somente estudos adicionais poderão verificar se são válidas.

Sazima (1972) observou que tanatose ("fingir-se de morto" ou imobilidade tônica) é um fenômeno comum em Phyllomedusa rohdei e que pode ter evoluído em decorrência da lentidão de sua marcha, que não é meio eficaz na fuga dos predadores. Esse autor sugere ainda que a tanatose é uma defesa secundária importante contra ofídios que localizam sua presa com auxílio da visão, sendo ineficiente contra predadores quimicamente orientados. Em seus testes de predação de P. rohdei por L. miliaris, Sazima (1974) observou que, ao tentar ingerir um indivíduo dessa espécie de anfíbio, a serpente freqüentemente manifestava nítidos sinais de desconforto e o regurgitava, efeito provável da toxicidade da pele; os anfíbios que entravam em tanatose quando eram apresados pela serpente, tinham maior probabilidade de sobreviver, pela menor quantidade de injúrias sofridas. Phyllomedusa (= Phasmahyla) guttata, quando perturbada, pula ou, ocasionalmente, entra em tanatose (Lutz & Lutz 1939). Haddad & Sazima (1992) registraram que tanatose também é comum em P. burmeisteri. Tanatose em P. distincta foi observada em Porto de Cima (Paraná) (Langone 1993) e em Ribeirão Branco (São Paulo) (C. F. B. Haddad, com. pess.). Não observei tanatose em P. distincta, mas não fiz testes para verificar esse comportamento. Neste estudo, o único predador de adultos registrado (Chironius exoletus) provavelmente localiza suas presas através da visão (I. Sazima, com. pess.) e, aparentemente, é imune às substâncias tóxicas presentes na pele de P. distincta. Entretanto, a utilização do olfato para localizar as presas não pode ser excluída e tanatose, por conseguinte, não seria um mecanismo de defesa eficaz contra esse ofídio. É possível, também, que a quantidade de substâncias

tóxicas presentes na pele de P. distincta seja muito pequena, não funcionando na proteção contra predação por Chironius exoletus.

Devido às diferenças fisiológicas existentes entre o dia e a noite, nos Phyllomedusinae (veja Cap. 2), deve-se considerar a possibilidade de variações no comportamento de tanatose, entre esses dois períodos.

Suponho que tanatose seja mais freqüente em indivíduos molestados durante o dia, pois seus movimentos são lentos e sua capacidade de fuga, aparentemente, menor, que à noite.

À semelhança de P. distincta, Phyllomedusa rohdei e Phasmahyla (=Phyllomedusa) guttata, liberam um cheiro de planta muito forte, quando manipuladas; esse cheiro é emitido até mesmo por jovens recém-metamorfoseados (Lutz & Lutz 1939); secreções odoríferas e tanatose também foram observadas em Phyllomedusa iheringii (Langone 1993).

Conclusões

1- O período reprodutivo de Phyllomedusa distincta iniciou em setembro e terminou em fevereiro.

2- As fêmeas só comparecem ao local de reprodução quando estão com os óvulos desenvolvidos e sua chegada geralmente ocorre após as 21h.

3- A densidade de machos foi maior em novembro e em dezembro. O número máximo de fêmeas observado em uma noite foi seis, sendo que a razão sexual operacional nessa ocasião foi de 3,33 machos por fêmea.

4- Os machos defendem territórios móveis e se envolvem em confrontos físicos com outros machos próximos.

5- Os machos solteiros e os em amplexo sinalizam com elevação alternada das pernas, ao mesmo tempo em que vocalizam. Essa sinalização aparentemente é dirigida para outros machos.

6- A formação de casais aparentemente é pouco influenciada por vocalizações: os machos parecem localizar as fêmeas visualmente. O início do amplexo aparentemente não envolve nenhum comportamento específico para a ocasião, ocorrendo com a simples aproximação do macho e sua subida no dorso da fêmea.

7- A fêmea carrega o macho até o local da desova, que, comumente, é uma folha grande das árvores e arbustos que margeiam a lagoa.

8- Machos solteiros freqüentemente tentam desalojar machos em amplexo e podem se juntar a casais em atividade de desova, constituindo acasalamentos múltiplos.

9- Durante o amanhecer, P. distincta, à semelhança de outros Phyllomedusinae, espalha substâncias lipídicas sobre a pele com um comportamento característico ("wiping behavior"); ao anoitecer, P. distincta retira, também com um comportamento característico, material acumulado sobre sua pele juntamente com a camada córnea, assim caracterizando a muda diária.

10- As desovas se Phyllomedusa distincta são predadas pela serpente Liophis miliaris. Os girinos são predados pelo bem-te-vi Pitangus sulphuratus, pelo martim pescador Chloroceryle americana e pelo cágado Hydromedusa tectifera. Outros predadores potenciais dos girinos são a traíra Hoplias malabaricus e as cobras d'água Helicops carinicaudus e Liophis miliaris. Os adultos são predados pela serpente Chironius exoletus.

11- Durante o dia, os girinos passam a maior parte do tempo no fundo da lagoa e fazem breves incursões à superfície. À noite, eles permanecem praticamente imóveis junto ao filme d'água. Provavelmente, essa alternância de comportamento dos girinos evoluiu em resposta ao comportamento dos predadores: durante o dia, os predadores ativos atacam de fora da água e são visualmente orientados; à noite, outros predadores caçam no fundo da lagoa, utilizando outros sentidos para localizar os girinos (provavelmente olfato e diferenças na pressão da água).

Resumo

O objetivo deste estudo foi obter o maior número de informações possível sobre os hábitos de P. distincta, no Parque Estadual de Carlos Botelho (24°12'S; 47°55'W; 60 m acima do nível do mar), Sete Barras, SP, sudeste do Brasil. Realizei as observações numa lagoa com cerca de 20 m x 7 m. Ao redor da lagoa, há um gramado com algumas árvores e pequenos arbustos na beira da água. Há pouca vegetação aquática, concentrada nas margens. A vegetação circundante é de Mata Atlântica típica. O clima é úmido-mesotérmico. Fiz observações preliminares em 1990 e viagens mensais de 3 dias, no período reprodutivo de 1991. O comportamento reprodutivo de P. distincta segue o padrão de outras espécies do gênero. A população estudada se reproduz de setembro a fevereiro. Os machos exibem procura ativa por fêmeas e defendem territórios reprodutivos móveis por meio de vocalizações, confrontos físicos e sinalizações com as pernas. Aparentemente, as fêmeas não selecionam seus parceiros sexuais e sua chegada ao sítio de reprodução é assíncrona. Após o início da desova, que ocorre distante do sítio de canto do macho, em uma folha pendente sobre a água, outro(s) macho(s) pode(m) colocar sua(s) cloaca(s) próximo à da fêmea, na tentativa de fecundar os ovos. Suponho que o comportamento reprodutivo de P. distincta evoluiu em consequência de seu modo particular de locomoção (caminha ao invés de saltar) associado ao aspecto estrutural dos sítios de corte, que dificultaria a seleção do macho pela fêmea. Essas características fariam com que uma estratégia em que o macho vocaliza e espera a chegada da fêmea, que geralmente ocorre em espécies com

estação reprodutiva longa, fosse evolutivamente instável e superada por uma estratégia em que o macho vai ao encontro da fêmea. A eliminação de excretas nitrogenados na forma de ácido úrico só é conhecida em Phyllomedusa e Chiromantis. Essa característica proporciona economia de água e está ligada à impermeabilização cutânea, que ocorre em Phyllomedusa pelo espalhamento de secreções lipídicas sobre a pele, ao amanhecer ("wiping behavior"), seguido pela adoção de "torpor". Nesse estado, o anfíbio permanece praticamente imóvel, com os membros adpressos ao corpo, empoleirado na vegetação. P. distincta apresenta um comportamento típico associado com a passagem do estado de "torpor" para o ativo, ao anoitecer. Esse comportamento possui 3 fases: (1) Abertura Gradual dos Olhos - fase relacionada ao decréscimo da luminosidade; (2) Limpeza do Corpo - esfregação do corpo com os membros e retirada de material acumulado sobre a pele e (3) Abertura da Boca e Contrações do Corpo - provavelmente se relaciona com a retirada de material do abdômen e secreção de muco sobre a pele. A análise de fragmentos da pele ao microscópio óptico mostrou que, pouco antes do comportamento, as junções celulares entre o estrato córneo e o de reposição são desfeitas, havendo acúmulo de muco entre eles. Logo após, o estrato córneo está ausente e cerca de 60% das glândulas mucosas mostram-se vazias, enquanto as granuladas e lipídicas apresentam-se repletas de secreção. P. distincta possui coloração esverdeada que funciona como camuflagem. A coloração das partes ocultas dos membros e dos flancos é contrastante, e pode advertir aos predadores sobre a existência de substâncias tóxicas na pele. As desovas são depositadas fora da água, sobre a vegetação, livrando os ovos e embriões dos predadores aquáticos. Apesar desses mecanismos, observei vários

predadores vertebrados dessa espécie. A serpente Liophis miliaris preda as desovas. Os girinos são predados pelo martim-pescador Chloroceryle americana e pelo bem-te-vi Pitangus sulphuratus, que capturam os girinos quando estes sobem à superfície, provavelmente em busca de ar; o cágado Hydromedusa tectifera predou girinos oferecidos em laboratório e é uma espécie comum na lagoa; outros predadores prováveis são a traíra Hoplias malabaricus e as cobras d'água L. miliaris e Helicops carinicaudus. Os adultos são predados durante o dia, pela serpente Chironius exoletus. Durante o dia, os girinos passam a maior parte do tempo no fundo da lagoa e fazem breves incursões à superfície. À noite, eles permanecem praticamente imóveis junto ao filme d'água. Provavelmente, essa alternância de comportamento dos girinos evoluiu em resposta ao comportamento dos predadores: durante o dia, os predadores ativos atacam de fora da água e são visualmente orientados; à noite, outros predadores caçam no fundo da lagoa, utilizando outros sentidos para localizar os girinos.

Summary

The objective of this study was to obtain as much information as possible about the habits of the leaf-frog Phyllomedusa distincta, at the Parque Estadual de Carlos Botelho (24°12'S; 47°55'W; 60 m above sea level), Sete Barras, SP, southeastern Brazil. I made the observations in a pond of about 20m x 7m. Around the pond, there is a lawn with some trees and small shrubs at the edge of the water; there is little aquatic vegetation, and this is concentrated at the margins. The surrounding vegetation is typical Atlantic Forest. The climate is wet-mesothermic. I made preliminary observations in 1990 and monthly visits in the mating period of 1991 (3 days long). The mating behavior of P. distincta follows the pattern exhibited by other species of the genus. The population breeds from september to february. The males exhibit active searching for females and defend mobile reproductive territories through vocalizations, physical contests and signaling with the hindlimbs. Apparently, the females do not select their sexual partners and arrive at the breeding site asynchronously. After the beginning of egg-laying, which happens far from the males' calling site, on a leaf overhanging water, other male(s) may bring its(their) cloaca(e) close to the female's, in an attempt to fertilize the eggs. I suppose that the breeding behavior of P. distincta has evolved in consequence of its particular mode of locomotion (walking instead of jumping) associated with structural aspects of the breeding sites, that make the selection of the male by the female difficult. These characteristics would make the strategy of calling and waiting for the female to arrive at the site (which

generally occurs in species with prolonged breeding) evolutionarily instable and outdone by the strategy in which the male goes to the female. The elimination of nitrogenous wastes as uric acid is only known in Phyllomedusa and Chiromantis. This characteristic provides water economy and is linked to cutaneous impermeabilization, that occurs in Phyllomedusa by the spread of lipid secretions over the skin, at dawn (wiping behavior), followed by the adoption of "torpor". In these conditions, the leaf-frog remains immobile, with the limbs adpressed to body, perched on the vegetation. P. distincta exhibits a characteristic behavior associated with the passage from "torpor" to the active state. This behavior has 3 phases: (1) gradual opening of the eyes (AGO) - phase related to decrease of luminosity; (2) cleaning of the body (LC) - rubbing of the body with the limbs and removing the material accumulated above the skin and (3) gaping and body contractions (ABCC) - probably related with the removal of material from the abdomen and the secretion of mucus over the skin. Analysis of skin fragments under optical microscopy, has showed that just before moulting, the cell junctions between stratum corneum and the reposition layer are broken, and mucus accumulated between them. After that, the stratum corneum is absent and about 60% of the mucus glands appear to be empty. P. distincta has a greenish coloration that works as a disguise. The flash colors of concealing surfaces and flanks may warn the predators about the existence of toxic substances in the skin. The eggs are laid out of water, freeing the eggs and embryos from aquatic predators. In spite of these mechanisms, I observed several vertebrate predators of this species. The snake Liophis miliaris preys the egg-clutches. The tadpoles are predated by the green kingfisher

Chloroceryle americana and by the great kiskadee Pitangus sulphuratus, who catch the tadpoles when they come to the surface, probably to breath air; the tortoise Hydromedusa tectifera ate tadpoles in the laboratory and is a common species in the pond; other potential predators are the fish Hoplias malabaricus and the water snakes L. miliaris and Helicops carinicaudus. The adults are preyed on during the day, by the snake Chironius exoletus. During the day, the tadpoles spend most of their time at the bottom of the pond, with brief incursions to the surface. At night, they remain immobile at the water surface. Probably, this alternating behavior has evolved in response to the behavior of the predators: during the day, visually oriented predators attack from the outside; at night, other predators hunt at the botton of the pond, using other senses to locate the tadpoles.

Literatura Citada

- Agar, W. E. 1910. The nesting habits of the tree-frog *Phyllomedusa sawagii*. *Proceedings of Zoological Society of London* 1910: 893-897.
- Arak, A. 1983. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. Pp. 181-210 in P. Bateson, ed. *Mate Choice*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Arak, A. 1988a. Callers and satellites in the natterjack toad: evolutionary stable decision rules. *Animal Behaviour* 36: 416-432.
- Arak, A. 1988b. Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 22: 317-327.
- Arnold, S. J. 1976. Sexual behaviour, sexual interference and sexual defense in the salamanders *Ambystoma maculatum*, *Ambystoma tigrinum* and *Plethodon jordani*. *Z. Tierpsychol.* 42: 247-300.
- Bagnara, J. T., L. Iela, F. Morrisett & R. A. Rastogi. 1986. Reproduction in the mexican leaf frog (*Pachymedusa dacnicolor*) I. Behavioral and morphological aspects. *Occasional Papers of the Museum of Natural History* 121: 1-31.
- Beiswenger, R. E. 1977. Diel patterns of aggregative behavior in tadpoles of *Bufo americanus*, in relation to light and temperature. *Ecology* 58: 98-108.
- Bendsen, J. 1956. Shedding of the skin in the common toad, *Bufo bufo*. *Vidsk. Medd. Dansk. Nat. Hist. Foren.* 118: 211-225.
- Blaylock, L. A.; R. Ruibal & K. Platt-Aloia. 1976. Skin structure and wiping behavior of Phyllomedusinae frogs. *Copeia* 1976: 283-295.
- Bokermann, W. C. A. & I. Sazima. 1978. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 4. Descrição de *Phyllomedusa jandaia* sp.n. (Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia* 38: 927-930.

- Bradbury, J. W. 1981. The Evolution of Leks. Pp. 138-169 in R. D. Alexander & D. W. Tinkle, eds. *Natural Selection and Social Behavior*. Chiron Press, New York.
- Branch, L. C. 1983. Social behavior of the tadpoles of *Phyllomedusa vaillanti*. *Copeia* 1983: 420-428.
- Budgett, J. S. 1899. Notes on the batrachians of the Paraguayan Chaco, with observations upon their breeding habits and development, especially with regard to *Phyllomedusa hypochondrialis*, Cope. Also a description of a new genus. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 42: 305-333.
-
- Budtz, P. E. & L. O. Larsen. 1973. Structure of the Toad Epidermis during the Moulting Cycle I. Light Microscopic Observations in *Bufo bufo* (L.). *Z. Zellforsch.* 144: 353-368.
- Bustard, H.R. & P.F.A Maderson. 1965. The eating of shed epidermal material in squamate reptiles. *Herpetologica* 21(4): 306-308.
- Cannatella, D. C. 1982. Leaf-frogs of the *Phyllomedusa perinesos* Group (Anura: Hylidae). *Copeia* 1982(3): 501-513.
- Cardoso, A. J. & C. F. B. Haddad. 1992. Diversidade e turno de vocalizações de anuros em comunidade neotropical. *Acta Zoologica Lilloana* 41: 93-105.
- Carlisky, N. J., V. Botbol, A. Barrio & L. I. Sadnik. 1968. *Comparative Biochemistry and Physiology* 26: 573-.
- Cocroft, R. B., R. W. McDiarmid, A. P. Jaslow & P. M. Ruiz-Carranza. 1990. Vocalizations of eight species of *Atelopus* (Anura: Bufonidae) with comments on communication in the genus. *Copeia* 1990: 631-643.
- Coe, M. J. 1974. Observations of the ecology and breeding biology of the genus *Chiromantis*. *Journal of Zoology* 172: 13-34.
- Cott, H. B. 1966. *Adaptive Coloration in Animals*, 3rd ed. Methuen & Co. Ltd., London.

- Croce, G.; N. Gigliani & L. Bolognani. 1973. Antimicrobial activity in the skin secretions of *Bombina variegata pachypus*. *Toxicon* 11: 99-100.
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publications Museum Natural History University Kansas* 61: 1-68.
- Crump, M. L. 1988. Aggression in harlequin frogs: male-male competition and a possible conflict of interest between the sexes. *Animal Behaviour* 36: 1064-1077.
- Cruz, C. A. G. 1982. Conceituação de grupos de espécies de Phyllomedusinae brasileiras com base em caracteres larvários (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arquivos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro* 5(2): 147-171.
- Cruz, C. A. G. 1988. Sobre *Phyllomedusa aspera* e a descrição de uma espécie nova desse gênero (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arquivos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro* 11: 39-44.
- Cruz, C. A. G. 1990. Sobre as relações intergenéricas de Phyllomedusinae da Floresta Atlântica (Amphibia, Anura, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia* 50(3): 709-726.
- Custodio Filho, A., O. C. Negreiros, A. C. Dias & G. A. D. C. Franco. 1992. Composição florística do estrato arbóreo do Parque Estadual de Carlos Botelho, SP. *Anais do 2º Congresso sobre Essências Nativas*: 184-191.
- Davies, N. B. 1982. Behaviour and competition for scarce resources. Pp. 363-380 in King's College Sociobiology Group, ed. *Current Problems in Sociobiology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Davies, N. B. 1991. Mating systems. Pp. 263-294 in J. R. Krebs & N. B. Davies, eds. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 3rd ed. Blackwell Scientific Publications, Cambridge.
- Davies, N. B. & T. R. Halliday. 1979. Competitive mate searching in male common toads, *Bufo bufo*. *Animal Behaviour* 27: 1253-1267.

- Davison, G. W. H. 1984. Foot-flagging display in bornean frogs. *The Sarawak Museum Journal* 33: 177-178.
- Dixon, J. R. & R. A. Thomas. 1985. A new species of South American water snake (Genus *Liophis*) from southeastern Brazil. *Herpetologica* 41: 259-262.
- Drewes, R. C.; S. S. Hillman; R. W. Putnam & O. M. Sokol. 1977. Water, nitrogen and ion balance in the African treefrog, *Chiromantis petersi* Boulenger (Anura: Rhacophoridae), with comments on the structure of the integument. *Journal of Comparative Physiology* 116: 257-267.
- Duellman, W. E. 1958. A monographic study of the colubrid snake genus *Leptodeira*. *Bulletin American Museum Natural History* 114: 1-152.
- Duellman, W. E. 1968. The Genera of Phyllomedusine Frogs (Anura: Hylidae). *University of Kansas Publications Museum of Natural History* 18(1): 1-10.
- Duellman, W. E. & L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. McGraw-Hill, Inc., New York.
- Emlen, S. T. & L. W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- Erspamer, V. 1971. Biogenic amines and active polypeptides of the amphibian skin. *Annual Review of Pharmacology* 11: 327-350.
- Feder, M. E. 1983. Responses to acute aquatic hypoxia in larvae of the frog *Rana berlandieri*. *Journal of Experimental Biology* 104: 79-95.
- Feder, M. E. & W. W. Burggren. 1985. Skin Breathing in Vertebrates. *Scientific American* 253: 106-118.
- Fellers, G. M. 1979. Aggression, territoriality and mating behavior in North American treefrogs. *Animal Behaviour* 27: 107-119.
- Fukuiama, K. 1991. Spawning behaviour and male tactics of foam-nesting treefrog, *Rhacophorus schlegelii*. *Animal Behaviour* 42: 193-199.

- Funkhouser, A. 1962. A new *Phyllomedusa* from Venezuela. *Copeia* 1962: 588-590.
- Giaretta, A. A. & C. F. B. Haddad. 1991. Sinais acústicos e visuais na comunicação de *Hylodes asper* (Muller) (Anura, Leptodactylidae). *XVIII Congresso Brasileiro de Zoologia*: 299 (resumo).
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuram embryos and larvae, with notes on identification. *Herpetologica* 16: 183-190.
- Haddad, C. F. B. 1989. Territorialidade em anfíbios anuros. *VII Encontro Anual de Etologia*: 123-133.
- Haddad, C. F. B. 1991. *Ecologia reprodutiva de uma comunidade de anfíbios anuros na Serra do Japi, sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado em Biologia (Área de Ecologia), Universidade Estadual de Campinas.
- Haddad, C. F. B. & R. P. Bastos. 1993. Predação de *Bufo crucifer* durante a atividade reprodutiva. *Resumos do III Congresso Latino Americano de Herpetologia*: 72.
- Haddad, C. F. B., J. P. Pombal-Jr & R. F. Batistic. (no prelo). Natural hybridization between diploid and tetraploid species of leaf-frogs, genus *Phyllomedusa* (Amphibia). *Journal of Herpetology*.
- Haddad, C. F. B. & I. Sazima 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japi. Pp. 188-211 in L. P. C. Morellato, ed. *História Natural da Serra do Japi*. Editora da UNICAMP, Campinas.
- Harding, K. A. 1982. Courtship display in a bornean frog. *Proceedings of Biological Society of Washington* 95: 621-624.
- Howard, R. D. 1981. Male Age-Size Distribution and Male Mating Success in Bullfrogs. Pp. 61-77 in R. D. Alexander & D. W. Tinkle, eds. *Natural Selection and Social Behavior: recent research and new theory*. Chiron Press, New York.
- Von Ihering, H. 1886. On the oviposition in *Phyllomedusa iheringii*. *Ann. Mag. Nat. Hist Ser. 5, 17*: 461-464.
- Jaslow, A. P. 1979. Vocalization and aggression in *Atelopus chiriquiensis* (Amphibia, Anura, Bufonidae). *Journal of Herpetology* 13: 141-145.

- Jennions, M. D., P. R. Y. Backwell & N. I. Passmore. 1992. Breeding behaviour of the African frog, *Chiromantis xerampelina*: multiple spawning and polyandry. *Animal Behaviour* 44: 1091-1100.
- Jørgensen, C. B. & L. O. Larsen. 1964. Further observations on molting and its hormonal control in *Bufo bufo* (L.). *General and Comparative Endocrinology* 4: 389-400.
- Kasuya, E., H. Shigehara & M. Hirota. 1987. Mating aggregation in the Japanese treefrog, *Rhacophorus arboreus* (Anura: Rhacophoridae): a test of cooperation hypothesis. *Zoological Sciences* 4: 693-697.
- Kenny, J. S. 1966. Nest building in *Phyllomedusa trinitatis* Mertens. *Caribbean Journal of Science* 6: 15-22.
- Kluge, A. G. 1981. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi*, a nest-building gladiator frog. *Miscellaneous Publications Museum Zoology University Michigan* 160: 1-170.
- Kobelt, F. & K. E. Lisenmair. 1986. Adaptations of the red frog *Hyperolius viridiflavus* (Amphibia, Anura, Hyperolidae) to its arid environment. *Oecologia* 68: 533-541.
- Langone, J. A. 1993. Notas sobre *Phyllomedusa iheringii* Boulenger, 1885 (Amphibia, Anura, Hylidae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* XII: 1-7.
- Langone, J. A.; C. M. Prigioni & L. Venturino. 1985. Informe preliminar sobre el comportamiento reproductor y otros aspectos de la biología de *Phyllomedusa iheringi*, Boulenger, 1885 (Anura, Hylidae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* Vol. XI, 152: 1-12.
- Larsen, L. O. 1976. Physiology of Molting. Pp. 53-100 in B. Lofts, ed. *Physiology of the Amphibia*, vol. III. Academic Press, New York.
- Laurent, R. F. 1973. Comportamiento territorial en *Phyllomedusa hypochondrialis*. *Acta Zoologica Lilloana* 26: 313-316.

- Lee, A. K. & E. H. Mercer. 1967. Cocoon surrounding desert-dwelling frogs. *Science* 157: 87-88.
- Lehner, P. N. 1979. *Handbook of ethological methods*. New York, Garland STPM Press.
- Lescure, J. 1975. Contribution a l'etude des amphibiens de Guyane Francaise. IV. Reproduction de *Phyllomedusa tomopterna* (Cope) (Hylidae). *Bulletin de la Societe Zoologique de France* 100: 117-125.
- Lillywhite, H. B. & P. Licht. 1975. A comparative study of integumentary mucous secretions in amphibians. *Comparative Biochemistry and Physiology A* 51: 937-941.
- Lutz, A. & B. Lutz. 1939. Notes on the genus *Phyllomedusa* Wagler observations on small phyllomedusae without vomerine teeth or conspicuous parotids found in the region of Rio de Janeiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 11: 219-263.
- Lutz, B. 1960. Noção de território em anfíbios anuros *Hyla faber* Wied. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 32: 143-145.
- Lutz, B. 1966. *Pithecopus ayeaye*, a new brazilian hylid with vertical pupils and grasping feet. *Copeia* 1966: 236-240.
- Marques, R. A. 1986. *Aspectos da biologia de Phyllomedusa distincta* B. Lutz, 1950 da região de Jacupiranga, Estado de São Paulo (Amphibia, Anura, Hylidae). Dissertação de Bacharelado, UNESP, Campus de Botucatu.
- Martins, M., I. Sazima & S. G. Egler. 1993. Predators of the nest building gladiator frog, *Hyla faber*, in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 14: 307-309.
- Maynard-Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* 47: 209-221.
- McClanahan, L. L., R. Ruibal & V. H. Shoemaker. 1983. Rate of cocoon formation and its physiological correlates in a ceratophryd frog. *Physiological Zoology* 56: 430-435.

- McClanahan, L. L.; J. N. Stinner & V. H. Shoemaker. 1978. Skin lipids, water loss, and energy metabolism in a South American treefrog (*Phyllomedusa sauvagei*). *Physiological Zoology* 51: 179-187.
- McDiarmid, R. W. 1971. Comparative morphology and evolution of frogs of the neotropical genera *Atelopus*, *Dendrophryniscus*, *Melanophryniscus*, and *Oreophrynella*. *Los Angeles Co. Mus. Nat. Hist., Sci. Bull.* 12: 1-66.
- Michaud, E. J. & J. R. Dixon. 1989. Prey items of 20 species of the neotropical colubrid snake genus *Liophis*. *Herpetological Review* 20: 39-41.
- Newman, E. A. & P. H. Hartline. 1982. The Infrared "Vision" of Snakes. *Scientific American* 246: 116-127.
- Noble, G. K. Dominance in the life of birds. *Auk* 56: 263-273.
- Parker, G. A. 1984. Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Strategies. Pp. 1-60 in *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*, 1st ed. Academy Press, Inc., New York.
- Perril, S. A.; H. C. Gerhardt & R. Daniel. 1978. Sexual parasitism in the green tree frog (*Hyla cinerea*). *Science* 200(9): 1179-1180.
- Pombal-Jr, J. P. 1992. *História Natural de Brachycephalus ephippium (Anura, Brachycephalidae), na região de Campinas, Estado de São Paulo*. Dissertação de Mestrado em Ciências Biológicas (Área de Zoologia), Universidade Estadual Paulista, Campus de Rio Claro.
- Pombal-Jr, J. P. & C. F. B. Haddad. 1992. Espécies de *Phyllomedusa* do grupo *burmeisteri* do Brasil oriental, com descrição de uma espécie nova (Amphibia, Hylidae). *Revista Brasileira de Biologia* 52(2): 217-229.
- Pyburn, W. F. 1965. Breeding behavior of the leaf-frog *Phyllomedusa callidryas*, in southern Veracruz. *Yearbook of American Philosophical Society* 1964: 291-294.

- Pyburn, W. F. 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa dacnicolor* in Mexico. *Copeia* 1970: 209-217.
- Pyburn, W. F. 1980. The function of eggless capsules and leaf in nests of the frog *Phyllomedusa hypochondrialis* (Anura: Hylidae). *Proceedings of Biological Society of Washington* 93: 153-167.
- Pyburn, W. F. & J. R. Glidewell. 1971. Nests and breeding behavior of *Phyllomedusa hypochondrialis* in Colombia. *Journal of Herpetology* 5: 49-52.
- Rivero, J. A. & A. E. Esteves. 1969. Observation on the agonistic and breeding behavior of *Leptodactylus pentadactylus* and other amphibian species in Venezuela. *Breviora*: 1-14.
- Rösel von Rosenhof, A. J. 1758. Die Natürliche Historie der Frösche heisigen Landes, Nürnberg: Fleischmann.
- Sazima, I. 1972. Nota preliminar sobre Tanatose em três espécies de Hylidae ("pererecas"). *Ciência e Cultura (Supl.)* 24: 383.
- Sazima, I. 1974. Experimental predation on the leaf-frog *Phyllomedusa rohdei* by the water snake *Liophis miliaris*. *Journal of Herpetology* 8: 376-377.
- Sazima, I., S. A. Chini & C. R. C. Souza. 1992. *Rhadinea bilineata* (NCN). Diet. *Herpetological Review* 23: 120-121.
- Schwalm, P. A., P. H. Starrett & R. W. McDiarmid. 1977. Infrared reflectance in leaf-sitting neotropical frogs. *Science* 196: 1225-1227.
- Shoemaker, V.; D. Balding; R. Ruibal & J. R. McClanahan. 1972. Uricotelism and low evaporative water loss in a South American frog. *Science* 175: 1018-1020.
- Taylor, S. & D. W. Ewer. 1956. Molting in the Anura: The normal molting cycle of *Bufo regularis* Reuss. *Proceedings of Zoological Society of London* 127: 153-181.

- Thornthwaite, C. W. & J. R. Mather. 1955. *The water balance*. Drexel Institute of Technology. Laboratory of Climatology, Centerton, New Jersey.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136-179 in B. Campbell, ed. *Sexual Selection and Descent of Man*. Aldine, Chicago.
- Wassersug, R. 1971. On the comparative palatability of some dry-season tadpoles from Costa Rica. *The American Midland Naturalist* 86: 101-109.
- Wassersug, R. J. & E. A. Seibert. 1975. Behavioral responses of amphibian larvae to variation in dissolved oxygen. *Copeia* 1975: 86-103.
- Wells, K. D. 1977a. The social behaviour of anuram amphibians. *Animal Behaviour* 25: 666-693.
- Wells, K. D. 1977b. Territoriality and male mating success in the green frog *Rana clamitans*. *Ecology* 58: 750-762.
- Wiewandt, T. A. 1971. Breeding biology of the Mexican leaf frog. *Fauna* 2: 29-34.