

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS  
INSTITUTO DE BIOLOGIA



A HISTÓRIA DE VIDA DE Physalaemus cuvieri (ANURA: LEPTODACTYLIDAE) EM  
UM AMBIENTE TEMPORÁRIO

GILDA VASCONCELLOS DE ANDRADE

ORIENTADOR: DR. WOODRUFF W. BENSON

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

CAMPINAS

1995

exemplar corresponde à redação final  
defendida pelo(a) candidato(a)  
Gilda Vasconcellos de  
Andrade  
da pela Comissão Julgadora.

cc 12/95 W Woodruff W. Benson

|              |                                     |
|--------------|-------------------------------------|
| UNIDADE      | PC                                  |
| N.º CHAMADA: | UNICAMP                             |
|              | An 24h                              |
| V.           | Ex.                                 |
| TEMPO BC     | 26.868                              |
| PROD.        | 667196                              |
| C            | <input type="checkbox"/>            |
| D            | <input checked="" type="checkbox"/> |
| PREÇO        | R\$ 11.00                           |
| DATA         | 02/03/96                            |
| N.º CPD      | CM.00085094-0                       |

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

Andrade, Gilda Vasconcellos de  
An24h A história de vida de *Physalaemus cuvieri* (Anura :  
Leptodaotylidae) em um ambiente temporário / Gilda  
Vasconcellos de Andrade. -- Campinas, SP :[s.n.], 1995.

Orientador : Woodruff W. Benson.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas.  
Instituto de Biologia.

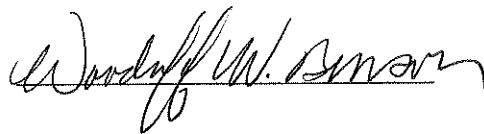
1. Girino. 2. Predação (Biologia). 3. Reprodução.
4. Competição (Biologia). I. Benson, Woodruff W.
- II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de
- Biologia. III. Título.

Campinas, 06 de dezembro de 1995

## BANCA EXAMINADORA:

## TITULARES:

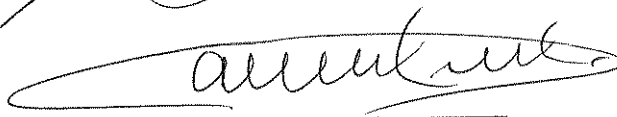
Prof. Dr. Woodruff W. Benson (Orientador)



Prof. Dr. José Roberto Trigo



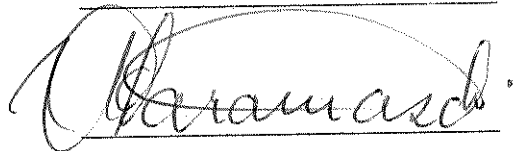
Prof. Dr. Carlos Frederico Duarte da Rocha



Prof. Dr. Márcio Roberto Martins



Prof. Dr. Ulisses Caramaschi



## SUPLENTE:

Prof. Dr. Ivan Sazima



Prof. Dr. Luiz Francisco Lembo Duarte



APROVADA

À minha avó Mercedes, aos meus pais  
e à minha tia Maria Júlia

Ao Nivaldo e aos meus filhos, Bruno e Ricardo

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que colaboraram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho e, em especial:

Ao Dr. Woodruff W. Benson, pelo apoio e incentivo ao meu ingresso na ecologia experimental e pela valiosa orientação neste trabalho e nesta fase da minha formação profissional.

Ao Dr. William E. Magnusson, pelas valiosas e calorosas críticas que vêm aperfeiçoando o meu trabalho e me estimulando em importantes períodos da minha formação científica e pela análise prévia deste trabalho, com importantes sugestões apresentadas.

Ao Dr. Carlos Frederico D. Rocha, pela análise prévia deste trabalho e valiosas sugestões apresentadas.

Ao Dr. Claude Gascon, pela análise prévia deste trabalho e pelas importantes sugestões apresentadas.

Ao Dr. Miguel Petreire Júnior, pela orientação na análise estatística e pela análise prévia da parte experimental deste trabalho, com importantes sugestões apresentadas.

Ao colega Urbano Lopes da Silva Júnior, pelo indispensável auxílio na análise estatística e valiosas sugestões apresentadas.

Ao Prof. Nivaldo de Figueiredo, pela preciosa ajuda em **todas** as fases deste trabalho, pelas produtivas discussões científicas e pelas valiosas sugestões apresentadas.

Ao Dr. Carlos A. Klink, pelas prolongadas e valiosas discussões e sugestões, especialmente na fase inicial deste estudo, que contribuíram muito para o direcionamento e embasamento teórico deste trabalho experimental.

Aos meus estagiários, em especial à Enedina P. Carvalho, ao José Rogério J. L. da Silva e ao Rogério M. Melo, pelo auxílio no trabalho de campo e de laboratório. Aos alunos da disciplina "Tópicos em Ecologia" de 1992, predadores altamente eficientes de ninfas de libélula em poças artificiais, pelo auxílio no trabalho de campo e de laboratório daquele ano.

À Companhia de Água e Esgotos do Estado do Maranhão (CAEMA) e à Secretaria Estadual de Meio Ambiente do Estado do Maranhão, pela permissão para a realização deste trabalho na Reserva Florestal do Sacavém.

À Força Aérea Brasileira no Maranhão, em especial à gentileza do SubOficial Antonio Carlos O. Correa, à Superintendência da Companhia Vale do Rio Doce do Porto da Ponta da Madeira e ao Dr. Sérgio Barreto do Programa de Gerenciamento Costeiro, pelo fornecimento dos dados climáticos.

À Profa. Maria Marlúcia F. Correa, pela coleta e identificação das algas nas poças artificiais.

À Dra. Emília C. Girnos pelo auxílio e sugestões na fase final deste trabalho.

Ao Dr. Célio F.B. Haddad, pela confecção dos sonogramas e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP - 92/0631-2) pelo suporte financeiro ao Laboratório de Bioacústica da UNESP-Rio Claro.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq - 402480/89.9) pelo auxílio financeiro concedido à esta pesquisa, que possibilitou a aquisição das 45 caixas de amianto de 1000 litros, indispensáveis para a realização da parte experimental deste trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Maranhão (FAPEMA - 136/92) pelo auxílio financeiro concedido à esta pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida no início deste estudo.

À Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação da Universidade Federal do Maranhão pelo auxílio material na confecção deste trabalho e pela passagem aérea concedida.

Ao Prof. José Joaquim Castro Carvalho, cuja sensibilidade e espírito naturalista permitiu a colocação das caixas d'água, para a realização da parte experimental deste trabalho, em um sítio de sua propriedade.

Aos colegas, funcionários e professores da Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Estadual de Campinas, pelo apoio principalmente no início deste trabalho. Em especial, agradeço à coordenadora da pós, Dra. Fosca P. Leite, à secretária Rejane M. Aranha e à secretária da Pós-Graduação do Instituto de Biologia, Silvia, pelo auxílio e presteza no atendimento, mesmo à distância.

Aos colegas e funcionários do Departamento de Biologia da Universidade Federal do Maranhão, pelo apoio para a realização deste trabalho.

Aos amigos Adriana G. Moreira e Carlos A. Klink, Cláudio Casanova e Maricy Marino, Lenira Lacerda e Murilo Drummond e Maria Cecília Guerrazzi pelo apoio e sugestões em diversas fases deste trabalho, e José Perez Pombal Júnior e Márcio Martins, pelo apoio e constante quebra do meu isolamento geográfico.

À família Figueiredo, pelo apoio ao longo deste trabalho, em especial aos cunhados Paulo Sérgio e Emília pelas sugestões apresentadas e eternas discussões sobre a ciência e a pós-graduação.

À minha família, pelo apoio ao longo deste trabalho, em especial aos meus pais, Myrian e Rudá, à minha tia Maria Júlia, à minha avó Mercedes, aos meus irmãos, Cláudio e Rudá e à Halina, pelo constante incentivo ao longo de toda a minha formação.

Ao Nivaldo e aos nossos filhos, Bruno e Ricardo, pelo grande apoio e incentivo, sem o qual este trabalho não teria sido concluído.

## SUMÁRIO

|                                                                                                                                        |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Introdução .....                                                                                                                       | 01 |
| Ecologia e História Natural de <u>P. cuvieri</u> .....                                                                                 | 19 |
| Material e Métodos .....                                                                                                               | 19 |
| Área de estudo .....                                                                                                                   | 19 |
| Clima .....                                                                                                                            | 28 |
| Coleta de dados .....                                                                                                                  | 29 |
| Resultados .....                                                                                                                       | 38 |
| Distribuição espacial de machos, desovas, girinos e predadores aquáticos .....                                                         | 38 |
| Distribuição temporal de machos, desovas, girinos e predadores aquáticos e abundância relativa de girinos e predadores aquáticos ..... | 51 |
| Tamanho de desovas e girinos .....                                                                                                     | 64 |
| Mortalidade de desovas e girinos .....                                                                                                 | 72 |
| Discussão .....                                                                                                                        | 80 |
| Distribuição espacial de machos, desovas, girinos e predadores aquáticos .....                                                         | 80 |
| Distribuição temporal de machos, desovas, girinos e predadores aquáticos e abundância relativa de girinos e predadores aquáticos ..... | 86 |
| Tamanho de desovas e girinos .....                                                                                                     | 88 |
| Mortalidade de desovas e girinos .....                                                                                                 | 91 |
| Desenvolvimento Larvário em Poças Artificiais .....                                                                                    | 95 |
| Introdução .....                                                                                                                       | 95 |



|                                                                |     |
|----------------------------------------------------------------|-----|
| Material e Métodos .....                                       | 96  |
| Poças artificiais e delineamento experimental .....            | 96  |
| Análise estatística .....                                      | 103 |
| Resultados .....                                               | 106 |
| Efeitos do tempo de duração da poça e da densidade .....       | 106 |
| Efeitos da época de introdução de coortes e da densidade ..... | 118 |
| Efeitos da densidade sobre a estrutura etária .....            | 139 |
| Discussão .....                                                | 148 |
| Referências .....                                              | 158 |
| Resumo .....                                                   | 172 |
| Summary .....                                                  | 174 |

## INTRODUÇÃO

A história de vida de um organismo é o padrão ao longo da sua vida de crescimento, diferenciação, estocagem e especialmente reprodução. De um ponto de vista ecológico, devemos considerar a história de vida como resultado dos processos evolutivos e o modo como ela interage com o ambiente atual (Begon *et al.*, 1990). Esta abordagem, considerando as características demográficas como integrantes do fenótipo e, portanto, sujeitas a explicações adaptativas, foi a base para a teoria moderna de história de vida, sendo adotada explicitamente pela primeira vez por Medawar (1946, 1952) discutindo a senescência, por Lack (1947) estudando o tamanho de desovas e por Cole (1954) analisando a semelparidade (Caswell, 1989).

Muitos estudos sobre a história de vida descrevem a variação entre características reprodutivas e demográficas, sugerindo hipóteses sobre as bases adaptativas e seletivas para esses padrões (Miles, 1994). Os testes das previsões geralmente são demonstrações de trocas ("trade-offs") entre características de história de vida, correlações fenotípicas ou correlações genéticas derivadas de experimentos genéticos quantitativos (Miles, 1994). Recentemente foram publicadas duas extensas revisões sobre os padrões e a teoria de história de vida (Stearns, 1992; Roff, 1992), além de outra publicação com uma abordagem mais específica sobre a análise da ausência de variação ("invariation") nas características da história de vida (Charnov, 1993).

O tipo de história de vida favorecido por seleção natural depende do habitat do organismo considerado. Em habitats imprevisíveis (onde períodos favoráveis de duração variável são alternados com períodos desfavoráveis de duração igualmente variável) ou efêmeros (onde um período favorável de duração previsivelmente curta é seguido por um desfavorável de duração indefinida) são esperadas populações *r*-selecionadas. Nestes casos, as características previsíveis dos indivíduos são tamanho

pequeno, maturidade precoce, semelparidade, grande alocação reprodutiva e prole pequena e numerosa (MacArthur & Wilson, 1967; Pianka, 1970).

Uma resposta alternativa à imprevisibilidade é o “bet-hedging”, onde os adultos em reprodução “espalham suas apostas” em diferentes habitats, ao invés de lançar toda a sua prole em um mesmo habitat (Schaffer, 1974; Stearns, 1976).

As adaptações de uma população a um ambiente variável podem assumir três formas (Levins, 1968; Dobzhansky, 1973; Roughgarden, 1979) e, dependendo da natureza da variação e dos caminhos evolutivos abertos ao organismo, a população pode ser monomórfica para um fenótipo adaptado à condição ambiental média, pode ser monomórfica para um fenótipo especializado à condição ambiental mais exigente (levando em conta sua frequência) ou a população pode evoluir uma condição polimórfica (ou polifênica), com cada forma adaptada a um tipo de ambiente. Em ambientes de granulação grossa, onde as variações espaciais ocorrem em grande escala ou as variações temporais são suficientemente duradouras, de modo que um indivíduo possa passar sua vida em um único tipo de ambiente, a estratégia ótima é muitas vezes uma multiplicidade de fenótipos. Em ambientes de granulação fina, onde o indivíduo enfrenta muitos tipos de ambiente espacialmente ou temporalmente, a estratégia ótima deve ser o monomorfismo.

Poças temporárias são ambientes cíclicos que favorecem as adaptações à sua imprevisibilidade e às flutuações do nível da água. As espécies de anuros que exploram poças muito temporárias reproduzem sincronicamente, têm altas fecundidades e parecem ter evoluído tolerância à alta densidade (Wilbur, 1987). A redução no tempo do desenvolvimento larvário e do tamanho na metamorfose ou o uso da deterioração do ambiente como sinal para iniciar a metamorfose (dentro de limites de tamanhos de corpo), podem reduzir o risco de dessecação devido à variação do tempo de duração de uma poça (Wilbur & Collins, 1973).

O tempo de permanência de uma poça depende de vários fatores como o padrão de chuvas, a saturação de água no solo, a taxa de drenagem de água do solo e a

intensidade de evaporação, que podem variar, dentro de certos limites, de forma imprevisível de um ano para outro. O ciclo completo de uma poça temporária relativamente duradoura envolve basicamente 3 fases: formação, estabilidade e declínio. Nas fases de formação e de declínio ocorrem grandes variações do volume de água da poça, que pode inclusive secar e tornar a encher sucessivamente (obs. pess.). Assim, em poças mais efêmeras e nas fases de formação ou declínio de poças mais duradouras os fatores abióticos podem exercer papéis preponderantes sobre os girinos que aí se desenvolvem. A imprevisibilidade pode resultar na morte por dessecação de coortes inteiras (Smith, 1983; obs. pess.). Adicionalmente, a alta densidade de girinos, agravada pela redução do tamanho da poça, pode intensificar as interações competitivas, com efeitos importantes sobre o crescimento e a sobrevivência (Smith, 1983; Wilbur, 1987).

Na fase de estabilidade não ocorrem alterações drásticas do volume de água da poça e, com o aumento do tempo de permanência, esse ambiente funciona como "permanente", possibilitando o estabelecimento e o completo desenvolvimento de diversas espécies de anuros com ciclos rápidos e de seus predadores. O efeito da predação sobre os girinos pode ser em parte compensado pela redução da competição, permitindo um crescimento suficientemente rápido para que a metamorfose ocorra antes da secagem da poça (Wilbur, 1988). Em um ano com pouca chuva, esta fase de estabilidade pode ser reduzida ou mesmo eliminada devido ao pouco tempo de permanência da poça, o que ressalta a imprevisibilidade deste tipo de ambiente.

Este estudo aborda a ecologia e história natural de uma espécie de anuro que ocupa poças temporárias. O gênero Physalaemus Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae: Leptodactylinae), com distribuição neotropical (terras baixas, do sul do México ao norte da Argentina), inclui 33 espécies (Frost, 1985) distribuídas em quatro grupos (Lynch, 1971). Physalaemus cuvieri (Fig. 1), espécie tipo do gênero, é uma das 21 espécies do grupo P. cuvieri (Frost, 1985). Esta espécie possui ampla distribuição geográfica no Brasil,

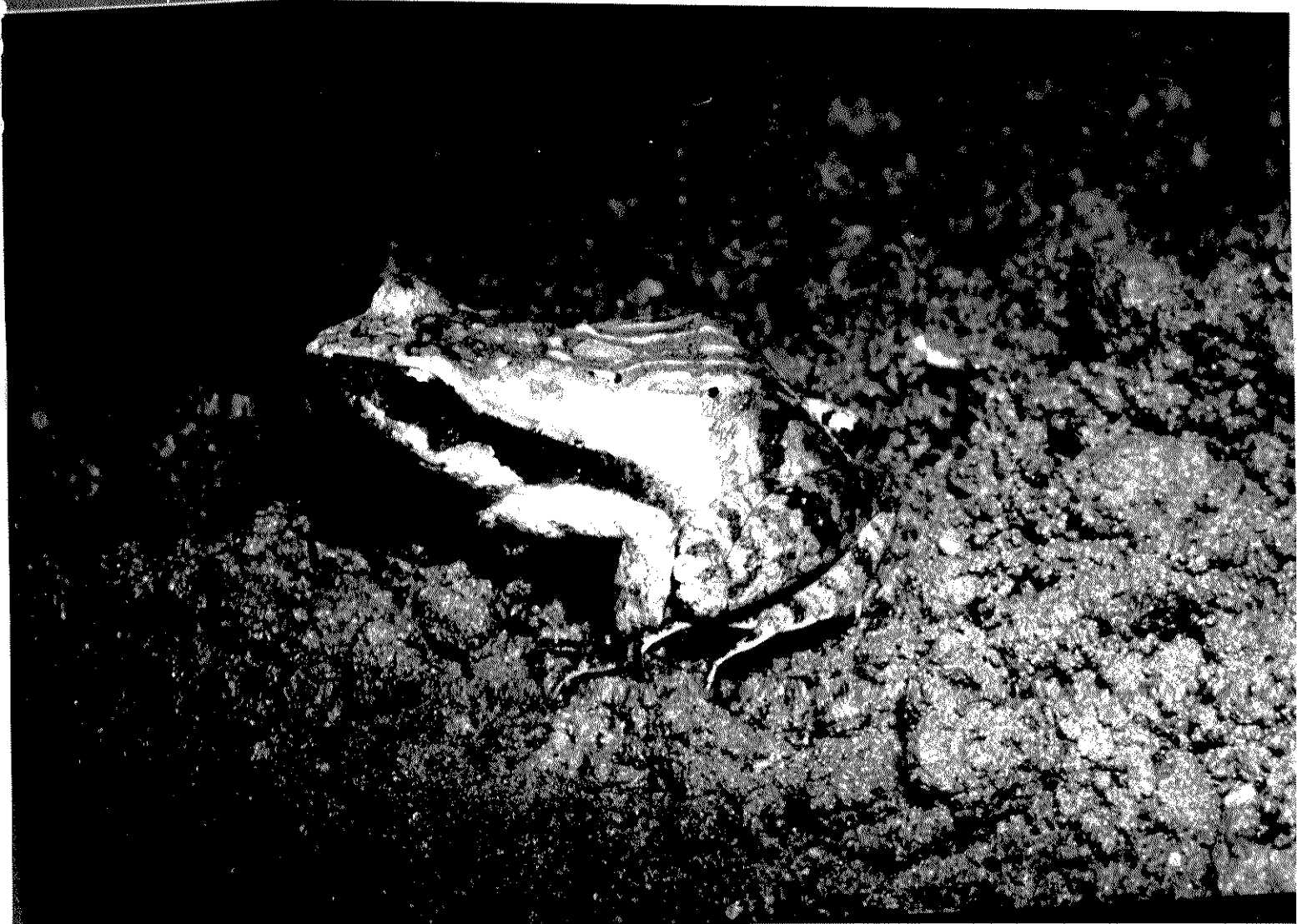


Fig. 1 - Macho de Physalaemus cuvieri da Reserva Florestal do Sacavém, MA, com comprimento rostro-anal de cerca de 30 mm.

ocorrendo do nordeste ao sul do país, além de Misiones e Entre Rios na Argentina e do leste do Paraguai (Frost, 1985). Distribui-se, portanto, em ambientes com características climáticas bem distintas, como a Caatinga no nordeste brasileiro, o Cerrado no Brasil Central e as Matas Mesófilas no sudeste brasileiro onde, por exemplo, a quantidade e a distribuição de chuvas e as amplitudes térmicas diferem (Nimer, 1989). Alguns pesquisadores utilizam o nome Physalaemus ephippifer (Steindachner, 1864) para as populações que ocorrem em Belém e em algumas localidades do nordeste do Brasil, incluindo as do Maranhão. Porém, até que ocorra a publicação de uma revisão taxonômica do grupo cuvieri, eu conservadoramente mantenho o nome P. cuvieri devido à características acústicas, morfológicas e biológicas.

A história natural da maioria dos anuros neotropicais permanece pouco conhecida. Os estudos de diversas espécies de Physalaemus abordaram principalmente alguns aspectos da biologia e do isolamento reprodutivos (referências em Ryan, 1985). Ryan (1985) realizou o estudo mais detalhado, sobre a seleção sexual e a comunicação em P. pustulosus. Através de observações e experimentos, este autor constatou que fêmeas de P. pustulosus escolhem os parceiros sexuais, sendo atraídas preferencialmente por características específicas do canto dos machos, o que resulta em uma tendência a selecionar machos maiores.

As informações biológicas disponíveis mais detalhadas sobre P. cuvieri provêm do sudeste (e.g. Bokerman, 1962; Cardoso, 1981; Andrade, 1987) e de uma localidade do nordeste (Barreto & Andrade, 1995) do Brasil. Estes trabalhos mostram que P. cuvieri é uma espécie com reprodução restrita à estação chuvosa, que utiliza ambientes permanentes a temporários para desovar. Os ovos são envoltos em uma espuma branca, depositada na superfície da água. A eclosão ocorre cerca de 72 h após a desova e o desenvolvimento larvário é rápido, durando cerca de 45 dias no campo ou no laboratório. Essas duas características são adaptações que favorecem a ocupação de ambientes temporários. Barreto & Andrade (1995) obtiveram dados biológicos no Maranhão

similares aos conhecidos para o sudeste do Brasil, indicando grande semelhança entre as populações desta espécie.

Na Paraíba, comparando duas áreas da Caatinga em um ano de seca na região (cerca de 300 mm de chuva, quando a média é de aproximadamente 750 mm), Arzabe (1991) observou baixa densidade dos machos de P. cuvieri na área da caatinga hiper-xerófila e alta densidade na área alterada da floresta secundária mesófila, mas não constatou a reprodução nessas áreas. Esta autora sugeriu que P. cuvieri seria menos adaptada a ambientes xéricos como a caatinga seca do que Physalaemus kroyeri, que foi abundante e se reproduziu na caatinga. Segundo Arzabe (com. pess.), a distribuição de P. cuvieri na Caatinga é restrita às áreas de enclaves méxicos onde, embora a quantidade de chuva seja semelhante à das áreas da caatinga seca, a umidade é maior devido às associações a corpos de água e às temperaturas mais amenas.

Estratégia reprodutiva pode ser vista como o conjunto de atributos fisiológicos, morfológicos e comportamentais que levam ao número máximo de descendentes sob condições ambientais específicas (Duellman & Trueb, 1986). Segundo estes autores, os poucos dados sobre estratégia reprodutiva em anfíbios são geralmente qualitativos ou limitados a poucos parâmetros, dificultando as generalizações.

A maioria dos anuros tropicais é capaz de reproduzir ao longo do ano e a chuva parece ser o fator extrínseco primário controlando o tempo de atividade reprodutiva (Salthe & Mecham, 1974; Duellman & Trueb, 1986). Nos trópicos úmidos e não sazonais ambos os sexos de diversas espécies estão reprodutivos ao longo de todo o ano, enquanto em locais onde a chuva é irregular e imprevisível, a reprodução das diferentes espécies pode ser de esporádica a contínua, dependendo da disponibilidade dos sítios de oviposição utilizados (referências em Duellman & Trueb, 1986). Nos trópicos sazonalmente secos, a atividade reprodutiva dos anuros está muito associada com a estação chuvosa, mas pode ocorrer na estação seca se houver chuva, o que sugere que esses anuros são capazes de reprodução contínua (Duellman & Trueb, 1986).

Muitos anuros tropicais aparentemente crescem ao longo de todo o ano, atingem rapidamente o tamanho adulto e se tornam sexualmente maduros no primeiro ano após a metamorfose, mas o tempo de vida reprodutiva é praticamente desconhecido (Duellman & Trueb, 1986). Não há dados sobre a idade na primeira reprodução para Physalaemus, mas provavelmente os indivíduos de P. cuvieri se reproduzem na primeira estação chuvosa após a metamorfose. No Panamá, Kluge (1981) verificou que Hyla rosenbergi inicia a reprodução com cerca de 1 ano e sugeriu que a maioria dos adultos não sobrevive até a segunda estação reprodutiva, principalmente devido à predação e aos encontros agonísticos entre machos. Ryan (1985) sugeriu que os machos de P. pustulosus sobrevivem menos do que as fêmeas porque o canto atrai predadores.

Wells (1977) definiu dois padrões temporais básicos no comportamento reprodutivo de anuros: reprodução prolongada, geralmente durando mais de um mês e reprodução explosiva, durando de poucos dias à poucas semanas. A reprodução prolongada provavelmente é mais comum, ocorrendo em muitas espécies tropicais e a reprodução explosiva é característica de espécies que utilizam habitats efêmeros, como várias espécies neotropicais (referências em Wells, 1977). No padrão prolongado, a chegada de fêmeas receptivas é distribuída ao longo do tempo e, portanto, o sucesso reprodutivo do macho provavelmente depende da sua capacidade em atrair a fêmea para o seu sítio de canto e evitar interferência de outros machos, o que pode levar à territorialidade. Assim, poucos machos podem conseguir a maioria dos acasalamentos, ocorrendo maior variância no sucesso reprodutivo entre os machos de reprodução prolongada, do que entre os de reprodução explosiva e, portanto, maior intensidade de seleção sexual (Wells, 1977; mas veja os estudos de Licht, 1976, Davies & Halliday, 1977 e Wilbur *et al.*, 1978, com espécies do gênero Bufo).

As vocalizações dos anuros são reconhecidamente importantes como mecanismo de isolamento reprodutivo e para a comunicação social (veja revisões em Cardoso, 1984, 1986). Com o aumento de estudos sobre as funções das vocalizações, está



aumentando o número de espécies descobertas com cantos complexos, constituídos por diferentes notas emitidas em diferentes contextos comportamentais. As variações individuais nas vocalizações podem ser importantes para o sucesso reprodutivo dos machos, como Ryan (1985) demonstrou para P. pustulosus.

Os sonogramas das vocalizações de P. cuvieri provêm de populações da Argentina (Barrio, 1965) e do sudeste do Brasil (Cardoso, 1981, 1986; Andrade, 1987), ocorrendo pequenas diferenças atribuídas a variações interpopulacionais. Andrade (1987) apresentou os sonogramas de três notas distintas, que os machos emitiram em diferentes contextos comportamentais. Uma nota o macho emitiu ao longo de todo o turno de vocalização, representando o canto de anúncio. Outra nota, o macho emitiu em resposta a “play-back” e a outra, durante e em seguida a uma interação física entre dois machos. Barreto & Andrade (1995) referem-se também à emissão de notas diferenciadas por indivíduos desta espécie, associando-as ao comportamento territorial. Neste estudo, apresento os sonogramas do canto de anúncio e de um canto diferenciado registrados na população estudada no Maranhão.

A territorialidade ocorre em diversas espécies de anfíbios, estando associada à competição por recursos limitados, como sítios de canto, de desova ou de alimentação (Wells, 1977; Duellman & Trueb, 1986). Wells (1977) ressaltou que a manutenção de espaçamento entre os machos cantores, além de poder reduzir a interferência entre os machos e facilitar a localização individual dos machos pelas fêmeas, pode reduzir o número de machos competidores potenciais. Assim, os machos deslocados, ao procurar sítios de canto distantes de outros machos, podem não dispor de um tempo importante que poderia ser utilizado na atração das fêmeas.

A territorialidade é um fenômeno complexo e os seus componentes muito variáveis, levando à ausência de unanimidade de única definição (Kaufmann, 1983). Utilizando a definição ampla de Noble (1939), onde o território é qualquer área defendida, a territorialidade provavelmente ocorre em P. cuvieri (Cardoso, 1981; Andrade, 1987).

Barreto & Andrade (1995), baseadas nesta mesma definição, associaram a manutenção de um mesmo sítio de canto por um mesmo macho ao longo da noite, as vocalizações diferenciadas ou em antifonia, as interações físicas agressivas entre machos e a escolha do macho pela fêmea à territorialidade. Em relação aos sítios de canto, essas autoras observaram que a manifestação territorial pode cessar se o tempo de persistência do invasor for longo. Quanto aos sítios de desova, elas verificaram a inexistência de territorialidade. Ryan (1985) também concluiu que machos de *P. pustulosus* não defendem recursos utilizados pelas fêmeas na reprodução.

As fêmeas de diversas espécies de anuros acasalam preferencialmente com os machos maiores, podendo utilizar características do canto do macho ou do seu território na escolha do parceiro (referências em Duellman & Trueb, 1986 e Ryan, 1985). Como presumidamente os anuros possuem crescimento contínuo ao longo da vida, um maior tamanho ou idade indicam taxa de crescimento rápida e/ou longevidade, ambos bons indicadores de vantagem adaptativa (Duellman & Trueb, 1986), embora a maioria dos estudos não forneça dados sobre a herdabilidade dessas características (Ryan, 1985). Porém, um maior investimento do macho na reprodução pode levar a um custo, provavelmente o decréscimo na sobrevivência e/ou na taxa de crescimento e, portanto, reduzir o seu potencial para reprodução no futuro, como ocorre com diversos organismos (veja Begon et. al., 1990). Em *P. pustulosus* a quantidade de energia gasta na reprodução e o risco de predação (cantos atraem predadores) influenciam a evolução do comportamento reprodutivo (Ryan, 1985). O risco da predação parcialmente explica a complexidade do canto de anúncio, a agregação dos machos cantores e a ausência de reprodução no menor tamanho possível nesta espécie. O custo energético do canto deve influenciar a quantidade de tempo gasto pelo macho no sítio reprodutivo e, conseqüentemente, o seu sucesso reprodutivo.

A frequência de reprodução de cada fêmea é pouco conhecida, mas provavelmente a regra nos trópicos é de desovas múltiplas, com cada fêmea desovando

várias vezes durante a estação reprodutiva (Duellman & Trueb, 1986). Uma fêmea de Hyla rosenbergi pode desovar até seis vezes em uma única estação reprodutiva (Kluge, 1981). As fêmeas de P. pustulosus produzem mais de uma desova por estação, possivelmente a intervalos de 4 semanas, totalizando até 10 desovas em uma estação reprodutiva (Ryan, 1985).

Em diversos anuros existe uma correlação positiva entre o tamanho das fêmeas de uma mesma espécie e o tamanho das desovas (e.g. Crump, 1974; Collins, 1975 *apud* Duellman & Trueb, 1986; Kuramoto, 1978; Ryan, 1985; Haddad, 1987). As fêmeas de P. pustulosus podem apresentar adaptações fisiológicas que as permitem lidar com a imprevisibilidade ambiental: na estação seca, o desenvolvimento de oócitos tende a ser sincrônico e, conseqüentemente, o tamanho da desova no final da estação seca é maior do que na estação chuvosa (450 *versus* 80 a 300); na estação chuvosa, ocorre assincronia no desenvolvimento dos oócitos, resultando em desovas menores mas que podem ser depositadas a intervalos mais frequentes (Davidson & Hough, 1969 *apud* Ryan, 1985).

Em anuros há algumas evidências sobre a escolha de sítios de desova. Sexton & Ortleb (1966) demonstraram que as fêmeas de P. pustulosus preferem ancorar as desovas em superfícies relativamente verticais que interceptam a superfície da água. As fêmeas desta espécie podem gastar mais de duas horas deslocando-se no sítio reprodutivo antes de iniciarem a construção do ninho (Ryan, 1985). Seale (1982) mostrou a importância da temperatura para a escolha de sítios de oviposição em Rana sylvatica. As fêmeas de Hyla chrysoscelis escolhem sítios de oviposição, evitando os girinos coespecíficos e determinados predadores de ovos (Resetarits, Jr. & Wilbur, 1989) e as fêmeas de Rana sylvatica também evitam poças com peixes predadores (Hopey & Petranka, 1994). Howard (1978) constatou a interação entre a temperatura e a estrutura da vegetação nos sítios de desova de Rana catesbeiana, na redução da predação de ovos, o que demonstra a vantagem adaptativa da escolha. Deve ocorrer forte pressão seletiva sobre a capacidade da fêmea em discriminar sítios potenciais de oviposição com base no

desempenho esperado das larvas (Resetarits, Jr. & Wilbur, 1989). Wilbur & Alford (1985) e Alford & Wilbur (1985) constataram a existência de um período ideal para reprodução, influenciado pela presença ou não de competidores potenciais nas poças quando as larvas eclodem (porém veja Alford, 1989; Gascon, 1992a).

Desovas envoltas em uma espuma branca, formando ninhos de espuma, são típicas mas não exclusivas de leptodactílineos, sendo associadas a uma tendência para a reprodução terrestre, em que a espuma parece proteger os ovos e os embriões contra a dessecação (Heyer, 1969). Porém esta proteção torna-se muito limitada quando a superfície da desova seca (Downie, 1988). A espuma pode proteger contra predadores aquáticos, porém, diversos artrópodes predam ovos e/ou larvas nos ninhos de espuma (Villa *et al.*, 1982). A manutenção de um ambiente térmico favorável a um rápido desenvolvimento (Dobkin & Gettinger, 1985) não foi constatada por Downie (1988), que sugeriu outras possíveis funções, como aeração e nutrição.

Uma outra possível adaptação é o agrupamento de desovas por duas ou mais fêmeas. Neste trabalho eu utilizei o termo “desova comunitária” para duas ou mais desovas sobrepostas, no sentido de “communal nests” e não usei o termo “desova agrupada” ou “agregada” para evitar confusão com padrão de distribuição espacial agrupado. Desovas comunitárias são conhecidas em algumas espécies de *Physalaemus* (e.g. *P. pustulosus* - Ryan, 1985; *P. kroyeri* - Arzabe, 1991; *P. cuvieri* - Barreto & Andrade, 1995), mas a sua função ainda não foi bem esclarecida. Ryan (1985) sugeriu que *P. pustulosus* faz ninho comunitário porque o acúmulo ou agregação de ninhos leva a uma menor predação e dessecação do que se o ninho estivesse isolado (devido à relação superfície /volume).

Embora muito se discuta sobre o risco de dessecação em ambientes temporários, não há estudos quantificando a perda de desovas de anuros nesses locais. O presente estudo, ao meu conhecimento, é o primeiro a quantificar a perda de desovas de uma espécie de anuro, por dessecação, em ambientes temporários ao longo da estação reprodutiva.

Os efeitos dos fatores do ambiente (como temperatura, secagem da poça, competição e predação) sobre os ovos ou as larvas em desenvolvimento podem influenciar características como as taxas de crescimento e o desenvolvimento até a maturidade sexual e, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo e a fecundidade (Kaplan, 1992 e referências por ele citadas).

Diversos estudos sobre populações e comunidades de larvas de anuros analisaram os fatores que afetam o crescimento, o tempo de desenvolvimento e a sobrevivência até a metamorfose (revisões em Duellman & Trueb, 1986; Andrade, 1994). A maioria destes estudos utilizou abordagens experimentais no campo, no laboratório ou em poças artificiais. A boa documentação dos efeitos e das interações entre a competição, a predação e a duração do habitat reforçou os resultados de diversos estudos com outros grupos de organismos (veja Paine, 1966; Connell, 1975, 1983; Menge & Sutherland, 1976; Lubchenco, 1978; Menge *et al.*, 1986; Schoener, 1983).

Apesar das controvérsias presentes na literatura (veja Andrade, 1994), provavelmente todos os mecanismos sugeridos para explicar a distribuição e a abundância das espécies, ou seja, competição, predação, distúrbios e efeitos históricos, devem estar envolvidos e podem interagir dependendo dos habitats ou dos organismos estudados (Wilbur, 1987).

No Brasil, são poucos os estudos sobre a distribuição e a abundância de girinos, sendo que a maioria é descritiva da estrutura da comunidade e não testa hipóteses ou teorias ecológicas (e.g. Andrade, 1987; Cardoso *et al.*, 1989; Rossa-Feres, 1989; Barreto, 1993; Rossa-Feres & Jim, 1994). Alguns trabalhos descritivos, mas com maior objetividade na formulação e análise de hipóteses, como o de Gascon (1991) na Amazônia, assim como os trabalhos experimentais (Hairston, 1989; Gascon, 1989, 1992a, 1992b), são bem mais elucidativos.

Diversos estudos experimentais com girinos, realizados em poças artificiais (e.g., Morin, 1983; Alford & Wilbur, 1985; Wilbur, 1987; Morin *et al.*, 1988, 1990;

Resetarits, Jr. & Wilbur, 1989), forneceram importantes informações sobre a ecologia de populações ou de comunidades. Wilbur (1987, 1989) discutiu as vantagens do uso de poças artificiais, ressaltando o maior controle de propriedades físicas, químicas e biológicas, a possibilidade de delineamentos experimentais mais complexos e a força estatística através de replicações.

Em anfíbios, os fatores independentes e dependentes de densidade atuam tanto sobre larvas em desenvolvimento como sobre adultos, influenciando o tamanho populacional (Berven, 1990) e selecionando genótipos melhor adaptados para deixar descendentes. Ao iniciar a época de reprodução, a aptidão deve estar relacionada com o estado nutricional ou a massa dos indivíduos e a época em que a reprodução se inicia também é uma variável importante na história de vida de organismos sazonais (Rowe & Ludwig, 1991), o que ressalta a importância de estudos sobre fatores que afetam o tamanho na metamorfose e o período larval em populações de anfíbios.

Werner (1994) encontrou efeitos competitivos fortes, afetando principalmente as taxas de crescimento e o tamanho na metamorfose, entre espécies e em uma mesma espécie (Rana catesbeiana e Rana clamitans) e entre classes de tamanho. Alford & Crump (1982) constataram uma associação negativa entre os girinos grandes e os pequenos de Rana utricularia, ocorrendo partilha de habitat. Morin *et al.* (1990), comparando o sucesso de duas coortes sucessivas de Hyla andersonii nas mesmas poças artificiais, mas sem sobreposição de ocorrência, verificaram que embora a densidade inicial da primeira coorte fosse 1,5 vezes maior que a da segunda, a primeira sobreviveu melhor, cresceu e se desenvolveu mais rapidamente e metamorfoseou com maior tamanho do que a segunda. Estes autores sugeriram que a segunda coorte teve um pior desenvolvimento devido ao aumento de competição por recursos cuja disponibilidade diminuiu com o tempo.

Alguns modelos de otimização, progressivamente mais complexos e realistas, prevêem o tamanho ótimo do corpo na metamorfose e a duração ótima do período

larval sob determinadas circunstâncias (Wilbur & Collins, 1973; Werner, 1986; Ludwig & Rowe, 1990; Rowe & Ludwig, 1991). Rowe & Ludwig (1991) discutiram e compararam estes modelos. Um período larval curto e um maior tamanho na metamorfose, características aparentemente antagônicas, aumentam a sobrevivência até a maturidade, influenciam o recrutamento da população reprodutiva por adiantar a maturidade sexual (jovens maiores maturam mais cedo) e aumentam a aptidão devido ao maior tamanho do adulto (Smith, 1987; Berven, 1990).

Basicamente, o modelo proposto por Wilbur & Collins (1973) sugere que o estímulo para determinar o início da metamorfose, dentro de certos limites do tamanho do corpo, poderia ser a taxa de crescimento. Em uma mesma população, indivíduos crescendo rapidamente sob condições favoráveis, poderiam atrasar a metamorfose até que um tamanho maior fosse atingido, o que aumentaria sua sobrevivência e aptidão; indivíduos crescendo lentamente poderiam metamorfosear logo que o limite mínimo de tamanho necessário para a metamorfose fosse excedido, uma vez que não haveria vantagem na permanência em um ambiente desfavorável. Por outro lado, girinos crescendo rapidamente, que estejam acima deste tamanho mínimo podem metamorfosear se a taxa de crescimento cair abaixo de um valor limite, sendo uma resposta adaptativa ao decréscimo do alimento disponível. Este modelo de duração ótima da fase larval parece análogo ao modelo de Charnov (1976) *apud* Begon *et al.* (1990) sobre o tempo ótimo de permanência de um forrageador em uma área quando a distribuição espacial dos recursos alimentares ocorre em manchas. O forrageador não deve deixar cada mancha muito rapidamente, senão perderá mais tempo se deslocando do que forrageando, mas também não deve permanecer muito tempo em manchas com recursos diminuídos, pois o ganho de energia também será baixo. Além disso, o tempo de permanência deve ser maior em manchas mais produtivas e deve depender da produtividade do ambiente como um todo.

O modelo de Werner (1986) incorpora o crescimento na fase terrestre e o maior risco cumulativo de mortalidade por predação em larvas que permaneçam mais

tempo crescendo no ambiente aquático. Este modelo, como o anterior, prevê aumento de tamanho na metamorfose quando as taxas de crescimento são aumentadas no ambiente aquático. De acordo com o modelo, o tamanho na metamorfose também aumenta se as taxas de crescimento dos jovens são reduzidas no ambiente terrestre ou se as taxas de mortalidade são reduzidas no ambiente aquático.

O modelo de Rowe & Ludwig (1991) também considera o crescimento e a mortalidade por predação no ambiente aquático e terrestre, mas inclui ainda a época dentro da estação em que o tamanho ótimo na metamorfose é atingido. Este modelo considera tanto um período fixo de reprodução (geralmente anfíbios com reprodução explosiva), como a vantagem na reprodução precoce (para anfíbios com reprodução prolongada), esperando variações no tamanho na metamorfose mesmo quando as taxas de crescimento e mortalidade são estáveis ao longo da estação. Os três modelos prevêm que uma baixa taxa de crescimento no ambiente aquático favorecerá um tamanho pequeno na metamorfose e que um decréscimo gradual na taxa de crescimento larval tenderá a um decréscimo no tamanho na metamorfose.

Os girinos de algumas espécies aceleram a metamorfose em detrimento do tamanho do corpo. A correlação positiva entre estas variáveis ocorre em resposta à menor duração de poças temporárias (Newman, 1989), ao decréscimo do alimento disponível por indivíduo (Newman, 1994) ou à predação (Wilbur & Fauth, 1990). Por outro lado, a alta densidade ou o recurso alimentar escasso pode diminuir a sobrevivência e o tamanho na metamorfose e, de modo inverso, aumentar o período necessário para que a larva atinja o tamanho mínimo para a metamorfose (Dash & Hota, 1980; Smith, 1983; Morin, 1986, 1987; Wilbur, 1987; Newman, 1989; Wilbur & Fauth, 1990; Pfennig *et al.*, 1991).

Diferentes respostas, medidas por exemplo através do tamanho na metamorfose, do período larval e da sobrevivência, podem ser apresentadas por espécies distintas submetidas a condições semelhantes (Morin, 1983; Wilbur, 1987; Morin *et al.*, 1988; Wilbur & Fauth, 1990) ou por uma mesma espécie em função de diferentes épocas



de desenvolvimento (Morin *et al.*, 1990) ou de diferentes densidades ou níveis de alimento (Semlitsch & Caldwell, 1982; Alford & Harris, 1988; Pfennig *et al.*, 1991; Leips & Travis, 1994; Schmuck *et al.*, 1994; Tejedo & Reques, 1994).

Em resposta à predação, o crescimento rápido pode ser selecionado, com as larvas atingindo rapidamente um tamanho de corpo menos vulnerável (Travis, 1983; Crump, 1984). Diversos autores (e.g. Heyer *et al.*, 1975; Heyer & Muedeking, 1976; Caldwell *et al.*, 1980; Brodie Jr. & Formanowicz Jr., 1983; Smith, 1983; Cronin & Travis, 1986; Formanowicz Jr., 1986; Gascon, 1989; Richards & Bull, 1990) constataram uma maior vulnerabilidade de larvas pequenas à predadores. Os girinos podem detectar predadores e alterar o comportamento para diminuir o risco da predação (referências em Wilbur, 1988).

A expressão fenotípica de um genótipo pode variar, dentro de limites determinados geneticamente, em resposta a determinadas condições ambientais e esta plasticidade fenotípica geralmente é adaptativa, permitindo à população persistir em um ambiente que tenha se modificado adversamente (Grant, 1985). A plasticidade no desenvolvimento pode ser adaptativa em um ambiente variável (Caswell, 1983 *apud* Newman, 1989), permitindo, por exemplo, que girinos acima de um tamanho mínimo metamorfoseiem em resposta à secagem da poça ou ao decréscimo do alimento disponível (Wilbur & Collins, 1973; Wilbur, 1987; Alford & Harris, 1988; Newman, 1989, 1994). Por outro lado, em anos mais chuvosos a exploração de uma poça temporária pode ser prolongada em função deste alto grau de plasticidade fenotípica (Wilbur, 1984). Wilbur & Collins (1973) previram que girinos podem permanecer em poças permanentes, sem risco de dessecação, até atingir o tamanho ótimo para metamorfose, esperando-se portanto maior plasticidade no tempo de desenvolvimento, mas pouca no tamanho na metamorfose. Segundo estes autores, em poças temporárias poderiam ocorrer metamorfoses dentro de uma grande variação de tamanhos de corpo e de períodos larvais, dependendo da história recente de crescimento de cada indivíduo.

Leips & Travis (1994) compararam a plasticidade do período larval e do tamanho do corpo na metamorfose entre duas espécies que podem produzir híbridos férteis, Hyla cinerea, que se reproduz em poças permanentes e Hyla gratiosa, que utiliza quase exclusivamente poças temporárias relativamente profundas, no norte da Flórida. Estes autores constataram que, para as duas espécies, apenas as mudanças na disponibilidade de alimento que ocorreram no início do desenvolvimento afetaram o período larval, sendo que a espécie de poça temporária apresentou maior plasticidade nesta característica porque respondeu mais (e não por mais tempo) às mudanças do alimento. Para o tamanho do corpo na metamorfose, as duas espécies apresentaram níveis semelhantes de plasticidade, sendo que as mudanças tardias no nível do alimento influenciaram mais esta característica. Por estas razões, estes autores questionaram o significado adaptativo da plasticidade no tempo de desenvolvimento. Além disso, discutiram o problema da similaridade entre as respostas de duas espécies que ocupam ambientes distintos na fase larval, embora em poças temporárias relativamente profundas o risco de dessecação seja pequeno. Leips & Travis (1994) sugeriram então que um modelo dinâmico de alocação de recursos explicaria melhor os resultados obtidos. Tal modelo seria “um híbrido entre o ‘tamanho mínimo e a história de crescimento recente’ de Wilbur & Collins (1973) e a ‘primazia de desenvolvimento’ de Smith-Gill & Berven (1979)”. No início do desenvolvimento larval, a maioria dos recursos seria alocada para o desenvolvimento e pouco para o crescimento. Um aumento na disponibilidade de alimento nesta fase apressaria o desenvolvimento, ao passo que um decréscimo o atrasaria. A partir de um limite temporal determinado, os padrões de alocação mudariam; a trajetória do desenvolvimento estaria traçada e novos recursos seriam alocados apenas para o crescimento. As mudanças no recurso alimentar após este ponto afetariam apenas o tamanho final do corpo. Este modelo funcionaria da mesma forma para as espécies de poças temporárias ou permanentes.

Considerando que P. cuvieri ocupa poças temporárias tanto nas fases de formação e de declínio como na fase de estabilidade, estando também sujeita à

imprevisibilidade ambiental ao longo da estação chuvosa ou de um ano para outro, formulei cinco questões, abordadas com dados de campo descritivos (para adultos e larvas) e com dados experimentais (para larvas) em poças artificiais sem predadores:

1 - Como P. cuvieri responde, em relação às estratégias de reprodução e de crescimento e desenvolvimento larval, às flutuações no nível de água da poça?

2 - Essas flutuações são associadas ao aumento da competição (efeito de densidade) e à diminuição da predação (dificuldade para estabelecimento de predadores) na fase larvária?

3 - Há vantagem na reprodução precoce, evitando a competição com larvas maiores (já em desenvolvimento na poça) e talvez a maior predação?

4 - Há diferença na variação do período larval e do tamanho individual na metamorfose entre a prole de reprodutores precoces, que se reproduzem no início da estação chuvosa (fase de formação das poças) e a prole de indivíduos que se reproduzem no meio da estação (fase de estabilidade)?

5 - O sucesso reprodutivo (avaliado pelo número de desovas produzidas e viáveis até a eclosão das larvas) de P. cuvieri depende da época da reprodução em relação à história da poça?

As hipóteses que eu formulei para tentar responder estas questões estão detalhadas na metodologia.

## ECOLOGIA E HISTÓRIA NATURAL DE P. cuvieri

### MATERIAL E MÉTODOS

#### Área de Estudo

Realizei o estudo na Reserva Florestal do Sacavém, localizada a cerca de 7 km do centro do município de São Luís (02°32' S; 44°15' W), estado do Maranhão. Esta reserva, incluída nos 3.065 ha do Parque Estadual do Bacanga e ocupando cerca de 30 % desta área, é o único remanescente de mata deste município. A reserva apresenta espécies comuns à Floresta Amazônica, com as árvores do estrato superior alcançando 30 m de altura e um sub-bosque denso, sendo comum a ocorrência de espécies indicadoras de área perturbada, como Trema micrantha Blume (Ulmaceae) e Cecropia sp. (Moraceae) (N. Figueiredo, com. pess.).

Desenvolvi o estudo em uma área aberta da Reserva Florestal do Sacavém, próxima à portaria e às edificações da Companhia de Águas e Esgotos do Maranhão (CAEMA) e ao longo dos 5 km iniciais da estrada que liga esta área aberta à Represa do Batatã. Trata-se de uma área sob forte influência antrópica. Neste trecho delimitado para o estudo, localizei 22 poças temporárias na estrada ou à sua margem, todas formadas pelo acúmulo da água da chuva e apresentando água parada. Numerei as poças na sequência em que se encontravam, no sentido da portaria para a represa, com a primeira delas recebendo o número 1 e assim sucessivamente até o 22. Antes do algarismo, identifiquei cada poça com uma letra que indica o tipo de poça, de acordo com a classificação abaixo. Diariamente, sempre que possível, medi o comprimento e a largura de cada poça (quando necessário dividindo-a em pequenos retângulos) para obter um índice da sua área de superfície, além de medir a profundidade máxima.

Classifiquei as 22 poças temporárias em cinco tipos (letras A a E), considerando a presença ou não de vegetação interior ou marginal, o sombreamento causado por vegetação marginal ou adjacente, o tipo de substrato e a ocorrência ou não de tráfego de veículos sobre as mesmas (Tabela 1):

Tipo A - poças com vegetação marginal e no seu interior, formada principalmente por gramíneas, ciperáceas e sub-arbustos de rubiáceas (Borreria sp.); sombreadas pela própria vegetação; substrato de coloração avermelhada devido à laterização do solo (E. Tarouco, com. pess.); adjacentes à estrada, sem tráfego de veículos no seu interior ou nas suas margens. Duas poças enquadram-se nesta categoria, A-22 (Fig. 2) e A-13, diferindo basicamente entre si devido ao tamanho e à presença de uma área mais profunda ("depressão") na poça A-22 (Tabela 2).

Tipo B - poça com vegetação marginal, formada por vegetação herbácea (principalmente gramíneas), sub-arbustiva (Borreria sp), arbustiva (Solanum sp., Solanaceae) e arbórea (Vismia guyanensis (Aubl.) Choisy, Guttiferae; Trema micranta Blume, Ulmaceae; Ouratea sp., Ochnaceae; Bignoniaceae; Apocynaceae; Leguminosae); as margens podem ser sombreadas em alguns horários do dia, dependendo da posição do sol; substrato de coloração avermelhada; adjacente à estrada, sem tráfego de veículos no seu interior ou nas suas margens. Apenas a poça B-10 (Fig. 3) representa esta categoria, atingindo um grande tamanho (Tabela 2).

Tipo C - poças com vegetação marginal, pelo menos parcialmente, formada principalmente por gramíneas e sub-arbustos de rubiáceas (Borreria sp), podendo ocorrer também trepadeiras (Dioclea sp., Leguminosae), sub-arbustos de Euphorbiaceae (Cnidoculus sp.) e Urticaceae, Comelinaceae e, em apenas uma poça (C-17), arvoretas como Trema micranta; sombreamento, quando ocorre, apenas nas margens; substrato de coloração avermelhada; localizadas na estrada, havendo tráfego constante de veículos. Nesta categoria ocorreram oito poças, C-1 (Fig. 4) a C-6, C-12 e C-17, de tamanhos pequenos a médios (Tabela 2).

Tabela 1 - Classificação das poças temporárias estudadas na Reserva Florestal do Sacavém, MA, de acordo com as quatro características adotadas.

| TIPO<br>DE<br>POÇA | VEGETAÇÃO |                 | SOMBREAMENTO |          | SUBSTRATO   |             | TRÁFEGO DE<br>VEÍCULOS |          |
|--------------------|-----------|-----------------|--------------|----------|-------------|-------------|------------------------|----------|
|                    | ausente   | presente        | muito        | pouco ou | escuro      | avermelhado | ausente                | presente |
|                    |           | margem interior |              | nenhum   | (mat. org.) | (lateriz.)  |                        |          |
| A                  |           | +               | +            | +        |             | +           | +                      |          |
| B                  |           | +               |              | +        |             | +           | +                      |          |
| C                  |           | +               |              | +        |             | +           |                        | +        |
| D                  | +         |                 |              | +        |             | +           |                        | +        |
| E                  | +         |                 | +            |          | +           |             |                        | +        |

Tabela 2 - Maior índice de área de superfície (ÁREA) e profundidade máxima (PROF.) das poças temporárias estudadas na Reserva Florestal do Sacavém, MA.

| POÇA         | ÁREA (m <sup>2</sup> ) | PROF. (m) |
|--------------|------------------------|-----------|
| A-13         | 29                     | 0,12      |
| A-22 - total | 544                    | 0,75      |
| “depressão”  | 33                     | 1,23      |
| B-10         | 421                    | 0,80      |
| C-1          | 56                     | 0,10      |
| C-2          | 45                     | 0,17      |
| C-3          | 26                     | 0,07      |
| C-4          | 20                     | 0,19      |
| C-5          | 29                     | 0,18      |
| C-6          | 17                     | 0,15      |
| C-12         | 16                     | 0,12      |
| C-17         | 100                    | 0,17      |
| D-7          | 66                     | 0,19      |
| D-9          | 80                     | 0,21      |
| D-11         | 48                     | 0,08      |
| D-15         | 31                     | 0,07      |
| D-16         | 73                     | 0,33      |
| D-18         | 17                     | 0,05      |
| D-19         | 44                     | 0,18      |
| D-20         | 59                     | 0,19      |
| D-21         | 27                     | 0,16      |
| E-8          | 11                     | 0,12      |
| E-14         | 66                     | 0,26      |



Fig. 2 - Poça A-22 estudada na Reserva Florestal do Sacavém, MA, na estação chuvosa de 1992.



Fig. 3 - Poça B-10 estudada na Reserva Florestal do Sacavém, MA, na estação chuvosa de 1992.





Fig. 4 - Poça C-1 estudada na Reserva Florestal do Sacavém, MA, na estação chuvosa de 1992.

Tipo D - poças sem vegetação marginal, embora sempre ocorra nas adjacências vegetação herbácea e sub-arbustiva (geralmente gramíneas e *Borreria* sp.) e, mais raramente, arbórea; raramente sombreadas e, nestes casos, apenas nas margens; substrato de coloração avermelhada; localizadas na estrada, ocorrendo tráfego constante de veículos. Nove poças representam esta categoria, D-20 (Fig. 5), D-7, D-9, D-11, D-15, D-16, D-18, D-19 e D-21, de tamanhos pequenos a médios (Tabela 2).

Tipo E - poças sem vegetação interior ou marginal; com muito ou até total sombreamento, dependendo da posição do sol, causado pela copa de árvores próximas (principalmente mangueiras), que também fornecem matéria orgânica devido à queda de folhas e frutos; substrato de coloração escura (marrom ou preta), devido à matéria orgânica (E. Tarouco, com. pess.); localizadas junto à estrada, podendo haver tráfego de veículos sobre uma parte da poça. Nesta categoria ocorreram duas poças, E-14 (Fig. 6) e E-8, que diferiram em tamanho (Tabela 2).

Note que, em termos da área de superfície, as poças A-22 e B-10 são pelo menos quatro vezes maiores que qualquer outra (Tabela 2).

As poças formam quatro agrupamentos de poças próximas (distantes no máximo 100 m entre si, em linha reta) e sete poças isoladas (distantes no mínimo 200 m não lineares da poça mais próxima) (Tabela 3). A audição de vocalizações e a observação de anuros deslocando-se de uma poça para outra também auxiliaram a delimitar estes grupos como biologicamente significativos. O grupo I, com 6 poças do tipo C, fica adjacente a um campo de futebol abandonado, onde também se formam alagados na estação chuvosa, utilizados por *P. cuvieri*. Porém, não utilizei este campo para amostragem devido à sua grande extensão e à dificuldade de acesso causado por emaranhados de vegetação em determinados trechos. Os outros grupos ou poças isoladas constituíram os únicos locais utilizados por *P. cuvieri* para a reprodução em raios mínimos de aproximadamente 200 m, no período estudado. Nos grupos II a IV há poças de diferentes



Fig. 5 - Poça D-20 estudada na Reserva Florestal do Sacavém, MA, na estação chuvosa de 1992.



Fig. 6 - Poça E-14 estudada na Reserva Florestal do Sacavém, MA, na estação chuvosa de 1992.

Tabela 3 - Distâncias (m) aproximadas entre as poças temporárias estudadas na Reserva Florestal do Sacavém, MA. O asterisco indica medidas aproximadas não lineares, tomadas ao longo da estrada.

| GRUPO   | POÇA | DISTÂNCIA DA POÇA ANTERIOR |
|---------|------|----------------------------|
| I       | C-1  |                            |
| I       | C-2  | 10                         |
| I       | C-3  | 60                         |
| I       | C-4  | 2                          |
| I       | C-5  | 5                          |
| I       | C-6  | 2                          |
| isolada | D-7  | 800 *                      |
| isolada | E-8  | 300 *                      |
| isolada | D-9  | 300 *                      |
| isolada | B-10 | 600 *                      |
| isolada | D-11 | 200 *                      |
| II      | C-12 | 300 *                      |
| II      | A-13 | 10                         |
| II      | E-14 | 100                        |
| II      | D-15 | 3                          |
| isolada | D-16 | 700 *                      |
| III     | C-17 | 600 *                      |
| III     | D-18 | 100 *                      |
| isolada | D-19 | 400 *                      |
| IV      | D-20 | 700 *                      |
| IV      | D-21 | 24                         |
| IV      | A-22 | 2                          |

tipos (representados pelas letras), sendo o grupo II o que apresenta o maior número distinto de tipos, havendo portanto maior variedade de ambientes disponíveis para os anuros que se reproduzem neste local.

De abril a junho, em 6 d, eu medi a temperatura da água de no máximo sete poças em um mesmo dia, bem como a temperatura do ar no local de cada poça, geralmente entre 11:00 e 13:00 h. Analisei onze poças distintas, incluindo os cinco tipos diferentes de poça. A média da temperatura do ar foi  $35,8^{\circ}\text{C}$  ( $N = 22$ ), sendo a mínima  $31^{\circ}\text{C}$  e a máxima  $37^{\circ}\text{C}$ . Como esperado, as poças sombreadas, do tipo A e E apresentaram temperaturas sempre mais baixas que a do ar no local, sendo em média  $2,8^{\circ}\text{C}$  menor ( $N = 6$ ). Os outros três tipos de poça apresentaram a temperatura da água em média  $0,5^{\circ}\text{C}$  acima da temperatura do ar ( $N = 16$ ). Destes últimos, o tipo B apresentou a menor diferença ( $-1^{\circ}\text{C}$ ) e o tipo D, a maior ( $+2^{\circ}\text{C}$ ).

O pH das poças A-22, B-10, D-20 e E-14, medido em 6 de junho de 1992 em cinco pontos distintos de cada poça utilizando um medidor de pH digital e portátil (marca DIGIMED), se mostrou levemente ácido. O maior pH foi o da poça E-14 ( $X = 6,16$ ;  $s = 0,13$ ). O das outras poças variou de 5,23 ( $s = 0,14$ ) na poça B-10 até 5,59 ( $s = 0,11$ ) na "depressão" da poça A-22.

## Clima

O clima da Ilha de São Luís é do tipo AW, segundo a classificação de Köppen e subtipo AW' (Guerra, 1955), sendo quente e úmido, com estações chuvosa (janeiro a junho) e seca (julho a dezembro), alta estabilidade térmica (temperaturas médias mensais entre  $26$  e  $27^{\circ}\text{C}$ ) e umidade relativa do ar em torno de 81 % ao longo de todo o ano (Tarifa, 1980). A média anual pluviométrica em São Luís (a 30 m de altitude), com base em 51 anos de dados obtidos em duas séries temporais (1913 a 1943 e 1966 a 1985) é 2.137 mm ( $s = 690,3$ ;  $CV = 0,32$ ), com máxima de 3.989 mm em 1985 e mínima de

842 mm em 1919 (SUDENE, 1990) (Fig. 7A). Dados pluviométricos mensais médios destes 51 anos indicam que os meses mais chuvosos são março e abril, com cerca de 400 mm cada um e os meses mais secos são agosto a novembro, com menos de 50 mm cada um (Fig. 7B). De acordo com o esquema de Holdridge (1967 *apud* Pianka, 1978) para relacionar clima e vegetação, São Luís enquadra-se na área de Floresta Tropical Úmida, pouco acima do limite com a área de Floresta Tropical Seca.

A época de estudo abrangeu as estações chuvosas de 1991 e 1992. Em 1992, até fevereiro apenas uma poça temporária havia se formado na Reserva Florestal do Sacavém. Obtive os dados pluviométricos para o período de estudo na estação EMS-2A da Força Aérea Brasileira, situada a 54 m de altitude e a cerca de 4 km da Reserva. Em 1992 a precipitação pluviométrica (1.107 mm) foi muito abaixo da ocorrida em 1991 (1.793 mm). Dados pluviométricos da Estação Meteorológica da Ponta da Madeira, a 11 km da Reserva e a 9,4 m de altitude, também registraram que 1992 foi um ano mais seco (1.157 mm) do que 1991 (1.901 mm).

Os dados pluviométricos dos 51 anos daquelas duas séries temporais (SUDENE, 1990) apresentaram distribuição normal, havendo probabilidade de 7 % de ocorrer um ano tão ou mais seco que 1992.

### **Coleta de Dados**

Coletei os dados sobre adultos em visitas noturnas diárias a semanais (ou a intervalos máximos de 20 dias nos períodos mais secos) à Reserva Florestal do Sacavém, de dezembro de 1990 a julho de 1991 e, esporadicamente, de dezembro de 1991 a julho de 1992. Anotei a presença de machos vocalizando, os locais utilizados como sítios de canto, os tipos de vocalização emitidos e o comportamento de alguns machos.

Gravei as vocalizações em gravador cassete Sony TCM-11 adaptado para conexão de microfone externo e National RQ-L335, com microfone externo Le son DC-44

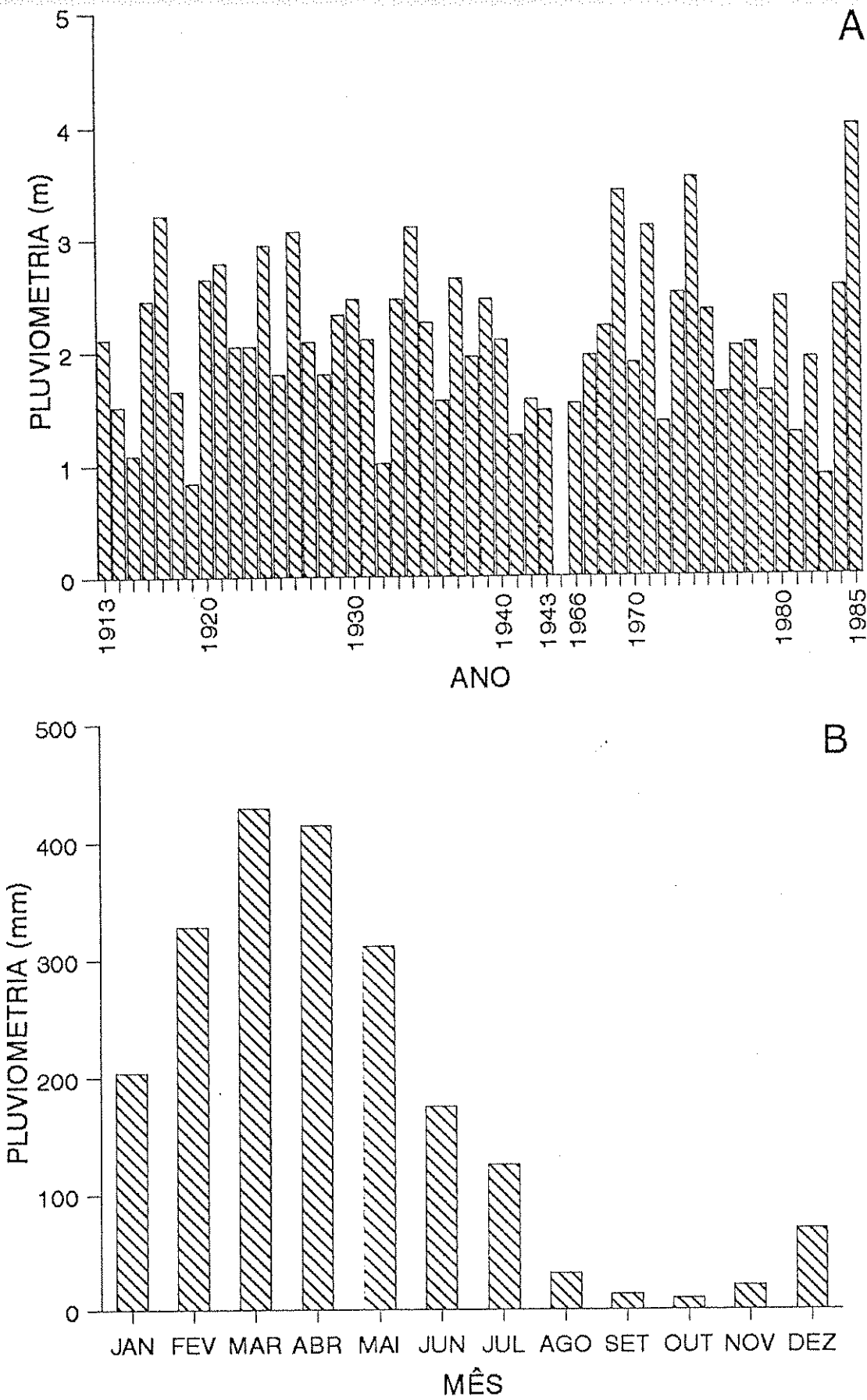


Fig. 7 - Pluviometria anual (A) e média da pluviometria mensal (B) em São Luís, MA, a 30 m de altitude, obtidas em duas séries temporais (1913 a 1943 e 1966 a 1985).

AB. O Dr. Célio F.B. Haddad elaborou os sonogramas, utilizando um micro-computador Macintosh com o programa Macrecorder Sound System 2.0.5.

Para obter dados sobre o período de atividade dos machos ao longo da estação chuvosa de 1991, marquei 39 machos cantores através da amputação de falange (Hero, 1989) e anotei a ocorrência de um macho com marca natural característica (mal formação dos dedos das duas mãos), todos na poça B-10. Escolhi esta poça por ser a que geralmente apresentava maior densidade de machos de P. cuvieri. Com o método de marcação de Hero (1989) eu fiz no máximo 2 amputações por indivíduo, utilizando o seguinte código: artelhos direitos - números 1 a 5; dedos direitos - números 6 a 9; os 3 primeiros artelhos esquerdos: dezenas 1 a 3. De 14 de março a 26 de junho, em cada uma das 13 visitas a esta poça, eu anotei a presença de machos marcados e não marcados e até a última visita de abril, no dia 24, procedi à marcação dos que ainda não tinham marca.

Considereei, em 1991, o dia 25 de março como o da separação entre a fase de formação das poças (início da estação chuvosa) e a fase de estabilidade (meio da estação chuvosa). Eu defini esta data com base em dados biológicos, pois ela correspondeu ao dia de uma mudança geral no comportamento das espécies de anuros que se reproduzem na área de estudo. A partir de 25 de março houve uma explosão geral de anfíbios em atividade de vocalização, tanto em número de indivíduos, como de espécies, inclusive com a presença de espécies pela primeira vez naquele ano, consideradas de reprodução explosiva, como Elachistocleis ovale (Schneider, 1799). Algumas espécies que já vocalizavam anteriormente, apresentaram mudanças no comportamento dos machos, que antes se mantinham mais abrigados e mais afastados da água e passaram a vocalizar expostos e mais próximos da água, como Phyllomedusa hypocondrialis (Daudin, 1802). Todas as espécies que eu observei, exceto Leptodactylus labyrinthicus (Spix, 1824) e E. ovale, estavam emitindo vocalizações territoriais naquele dia. Dados pluviométricos da Estação Meteorológica da Ponta da Madeira, a 11 km da Reserva, respaldam esta data de separação: o total de chuva em janeiro (242 mm) e fevereiro (203 mm) correspondeu a



cerca de metade do total em março (456 mm), sendo que cerca de metade do total de chuva neste último mês (212 mm) ocorreu a partir do dia 23, quando houve a máxima do mês (83 mm).

Para verificar se as desovas de P. cuvieri no início da estação chuvosa de 1991 possuíam número diferente de ovos do que no meio da estação, contei o número de ovos das 27 primeiras desovas isoladas (aparentemente não comunitárias) que eu encontrei a partir de fevereiro, 13 coletadas antes e 14 depois de 25 de março. Para a análise estatística, eliminei três desovas do início da estação porque o alto número de ovos (803, 909 e 948) em relação à média (457) indicava possibilidade de desovas comunitárias duplas (depositadas por dois casais simultaneamente, havendo fusão da espuma).

Formulei cinco hipóteses, relacionadas ao sucesso reprodutivo de P. cuvieri em relação à história da poça e à resposta da fêmea à instabilidade dos sítios de reprodução: 1 - se as fêmeas desovam mais em determinadas poças, mais favoráveis para o desenvolvimento larvário (poças com menos desovas coespecíficas, se ocorrer alta densidade; poças não muito efêmeras, evitando o alto risco de dessecação, nem muito duradouras, evitando um possível maior número de girinos ou predadores estabelecidos; poças com vegetação para ancorar e proteger a desova contra dessecação, além de provavelmente fornecer mais alimento e abrigo para as larvas); 2 - se as fêmeas utilizam mais determinados sítios dentro da poça, para a construção do ninho; 3 - se o investimento das fêmeas (estimado através do índice de volume da desova) difere ao longo da estação reprodutiva ou entre diferentes poças; 4 - se o número de desovas comunitárias é maior no período mais instável de chuvas e se difere entre diferentes poças; 5 - se a mortalidade de desovas por dessecação é maior no período mais instável de chuvas e difere entre diferentes poças.

Para testar essas cinco hipóteses, de 20 de março a 31 de julho de 1992 eu anotei diariamente o número de desovas na fase de ovo em cada uma das 22 poças temporárias estudadas e, sempre que possível, medi o comprimento e a largura de cada

poça (quando necessário dividindo-a em pequenos retângulos), para obter um índice da sua área de superfície. Sempre que possível eu medi as desovas observadas (comprimento, largura e altura, para obter um índice de volume) e as plotei em um desenho esquemático da poça (para localização de sua posição). Eu medi também a distância de cada desova para a desova mais próxima (distância mínima entre desovas). Além disso, anotei a ocorrência de predação de ovos e de dessecação de desovas.

Obtive os dados diários da chuva, da temperatura do ar e da umidade relativa do ar, de março a julho de 1992, na Estação Meteorológica EMS-2A, situada a cerca de 4 km do local de estudo. Analisei as relações do número total diário de desovas e da proporção diária de desovas comunitárias com estes dados climáticos, através de regressão múltipla, de acordo com Wilkinson (1990), após a transformação dos dados.

A partir dos dados de 13 desovas, fiz a regressão entre o índice de volume da desova e o número de ovos. Incluí três desovas possivelmente duplas. Nove eram do início e quatro do meio da estação chuvosa, abrangendo o máximo de variação possível. Para estimar o número de ovos a partir do índice de volume da desova obtive a equação de regressão do modelo alométrico linear ( $y = ax^b$ ) do “Programa Computacional para Ajuste de Equações em Dados Experimentais” (desenvolvido no Centro de Ensino e Pesquisa em Agricultura da UNICAMP). Este modelo foi o que melhor ajustou os dados entre os 17 que constam no Programa. O modelo linear não representa bem a relação entre volume e ovos, uma vez que a reta da regressão possui intercepto significativamente diferente de zero.

Para constatar se o investimento das fêmeas manteve-se constante ao longo da estação reprodutiva de 1992, analisei a regressão do índice de volume das 526 desovas encontradas nas poças estudadas, com a data de cada desova.

Para testar se houve diferença no índice de volume médio de desovas entre poças, eliminei as poças com cinco ou menos desovas e calculei a estatística H do teste de Kruskal-Wallis (Siegel, 1979), pois as variâncias não homogeneizaram com as transformações dos dados. Realizei as comparações múltiplas envolvendo todos os pares

de poças de acordo com Campos (1979), utilizando o caso de grandes amostras com tratamentos não igualmente repetidos.

Para analisar o padrão de distribuição espacial dos sítios de desova utilizei o índice de agregação, seguido do teste de significância para desvio do acaso, obtido pelo método da distância do vizinho mais próximo (Clark & Evans, 1954; Krebs, 1989). Fiz esta análise apenas nas duas poças com maior número de desovas e onde ocorriam desovas em toda a área de superfície de água (A-22 e E-14). Em cada poça repeti esta análise para os dias em que havia dados completos de medidas das distâncias mínimas entre as desovas e da área de superfície da poça, bem como ocorrência de pelo menos sete desovas (número escolhido devido à poça E-14, onde geralmente havia menos de nove desovas em um mesmo dia). Três dias satisfizeram estes critérios para a poça A-22 e cinco para a E-14. Eu considerei as desovas com embriões (colocadas no dia anterior), quando presentes e com a espuma consistente, para as medidas de distância mínima das novas desovas, pois a presença delas poderia estar influenciando a localização das novas.

Eu contei o número de ovos viáveis (que desenvolveram até a eclosão) e inviáveis provenientes de oito desovas do início e de quatro do meio da estação chuvosa, para avaliar se havia diferença de viabilidade entre as duas épocas.

Utilizei o teste-G de independência para comparar a mortalidade total de desovas entre as seis poças com maior número de desovas. Realizei o teste de heterogeneidade para todos os possíveis conjuntos de poças (Sokal & Rohlf, 1981).

Para avaliar as respostas das larvas à instabilidade ambiental, formulei cinco hipóteses: 1 - se poças mais efêmeras são ocupadas por menos espécies de girinos e predadores; 2 - se em poças mais efêmeras o tempo de desenvolvimento larvário é menor; 3 - se em poças mais efêmeras o tamanho na metamorfose é menor; 4 - se, no início da estação chuvosa, correspondendo à fase de formação das poças, o tamanho na metamorfose é menor do que no meio da estação, correspondendo à fase de estabilidade das poças; 5 - se

a mortalidade por dessecação não é um fator importante em poças temporárias relativamente duradouras.

Para estudar a fase larvária eu realizei dois tipos de amostragem em dias exclusivos e com peneiras de diferentes tamanhos, do final de março até julho de 1992, a intervalos aproximadamente semanais, em cada poça estudada na Reserva Florestal do Sacavém. Para a amostragem de girinos e predadores aquáticos utilizei uma peneira circular de 42 cm de diâmetro e 2x2 mm (2,8 mm de diagonal) de malha. Como a área de superfície dessas poças temporárias variava muito, estipulei uma peneirada a cada 4 m<sup>2</sup> de superfície, além de uma peneirada a cada 2 m lineares na borda da poça. Apenas na poça B-10, onde a área de superfície era muito grande (até 421 m<sup>2</sup>) e havia trechos mais profundos (0,40 a 0,80 m) onde eu não encontrava girinos de P. cuvieri, fixei uma área de 60 m<sup>2</sup> para amostragem, com profundidade máxima de 0,40 m, onde eu realizava 15 peneiradas, além de outras 15 peneiradas na borda. Para cada peneirada eu anotava o número de girinos de cada espécie presente, a fase de desenvolvimento larvário dos girinos de P. cuvieri e a presença e número dos diferentes predadores. Após a amostragem eu recolocava todos os indivíduos coletados na poça, para evitar possíveis alterações de densidade.

Defini quatro fases de desenvolvimento larvário de P. cuvieri, para caracterizar a estrutura etária da população: inicial, de crescimento, intermediária e final. Na fase inicial os girinos eram recém-eclodidos ou com pouco tempo de eclosão, geralmente nos estádios 23 a 25 da tabela de Gosner (1960), representando a passagem de embrião para larva livre-natante, com cerca de 2 a 3 mm de comprimento rostro-anal (CRA). A fase seguinte era de crescimento no estágio 25, com as larvas alimentando-se, cessando a nutrição por vitelo, podendo atingir cerca de 6 a 7 mm de CRA. Na fase intermediária os girinos encontravam-se nos estádios 26 a 39, determinados de acordo com o desenvolvimento dos membros posteriores, podendo atingir cerca de 9 mm de CRA. Na fase final, estádios 40 a 46, ocorria o início e o término da metamorfose, havendo a partir

dos estádios 41-42 um decréscimo no CRA, que na metamorfose podia variar entre cerca de 7 a 10 mm. Eu dividi o estágio 25 da tabela de Gosner em 25A e 25B porque os girinos passam por duas fases dentro deste estágio: uma inicial de desenvolvimento larvário que eu denominei de 25A, onde as larvas são pequenas, podem ainda apresentar vitelo e possuem pouco tempo de eclosão (geralmente menos de uma semana), seguida por uma fase que eu denominei de 25B, onde as larvas são relativamente maiores, não apresentam mais vitelo e geralmente já eclodiram há cerca de pelo menos uma semana. Eu defini o limite entre estas duas fases arbitrariamente de acordo com um critério de tamanho. Assim, eu considereei no estágio 25A as larvas com CRA menor do que 4,0 mm (0,5 mm a mais que a maior larva medida no estágio 25 que ainda apresentava vitelo).

Para a amostragem de tamanho de girinos de *P. cuvieri*, eu coletava larvas com auxílio de uma peneira circular de 7 cm de diâmetro e 1x1 mm de malha, por toda a poça. A finalidade deste outro modo de amostragem foi obter o maior número de girinos possível em diferentes estádios de desenvolvimento, aumentando o número de pontos de coleta na poça e o tempo de amostragem. Após a coleta, eu media o CRA e a maior largura do corpo de cada larva com um paquímetro de 0,05 mm de acuidade e determinava o estágio de desenvolvimento com auxílio de uma lupa manual de aumento real de 5 vezes. No final da amostragem, recolocava todos os girinos de volta na poça. Também medi o CRA de 200 larvas recém-eclodidas, provenientes de 12 desovas coletadas na Reserva Florestal do Sacavém.

Apenas para as poças B-10 e E-14 eu pude analisar quantitativamente os dados das amostragens, devido ao maior número de indivíduos coletados e ao maior tempo de duração destas poças.

Analisei as relações do número total de desovas, da riqueza de espécies de anuros na fase larval e da riqueza de predadores nas 22 poças estudadas, com quatro variáveis independentes: índice máximo de área de superfície de água, profundidade máxima, número de dias com água e número máximo de dias consecutivos com água de

cada poça. Fiz estas três análises de regressão múltipla de acordo com Wilkinson (1990), após a transformação dos dados.

Para testar se havia diferença no tamanho do corpo de girinos de P. cuvieri em fase final de desenvolvimento entre as poças B-10 e E-14 analisei apenas os estádios 40 e 41 devido ao número de girinos encontrados. Apesar da devolução dos girinos na poça, as observações são independentes porque uma mesma larva permanece no máximo cerca de dois dias (obs. pess.) em cada estágio final de desenvolvimento, correspondendo a um tempo inferior ao intervalo semanal entre as amostragens.

Comparei o CRA de girinos de P. cuvieri em estágio 41 de meados de abril a meados de maio versus início a final de junho, na poça B-10, para avaliar a influência da época de desenvolvimento. Agrupei os dados dos cinco dias para cada uma dessas épocas, devido ao pequeno número de larvas por dia de coleta. Para a poça E-14 fiz uma análise de variância para testar esta mesma diferença entre os quatro únicos dias de amostragem (de 02 a 22 de abril).

Para análises estatísticas, testei a normalidade dos dados através do Programa Microstat, 1984 Ecosoft, Inc. e a homogeneidade das variâncias pelo cálculo de  $F_{\max}$ , ou quando houve mais de dois grupos, pelo teste de Bartlett (Snedecor & Cochran, 1967; Sokal & Rohlf, 1981). Quando possível, normalizei os dados através de raiz-quadrada (para dados de contagem), logaritmos (para dados de medida), ou arcoseno da raiz-quadrada (para percentagens) segundo Sokal & Rohlf (1981). Para as análises paramétricas, incluindo a análise dos resíduos, utilizei a versão 5.03 do programa SYSTAT (Wilkinson, 1990). Quando a normalização ou a homogeneidade de variâncias não ocorreu, utilizei testes não-paramétricos de acordo com Siegel (1979).

O material testemunho, incluindo machos adultos e girinos, está depositado no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC) e no Museu Nacional do Rio de Janeiro (MNRJ).

## RESULTADOS

### Distribuição Espacial de Machos, Desovas, Girinos e Predadores Aquáticos

Os locais utilizados por machos de *P. cuvieri* como sítios de canto variavam de acordo com a profundidade da poça e a presença da vegetação. Assim, na poça B-10, sem vegetação interior e relativamente profunda, os machos vocalizavam flutuando sempre nas bordas, junto ao barranco, podendo estar abrigados pela vegetação marginal pendente e apoiados pelos membros anteriores no barranco. Na poça A-22, que possuía vegetação no seu interior, os machos cantavam nas bordas quando a profundidade da poça era maior (acima de cerca de 0,30 m) e se espalhavam por toda ela quando a profundidade era menor. Nas poças rasas e sem vegetação, os sítios de canto situavam-se geralmente nas bordas, ao passo que na única poça rasa com vegetação, encontravam-se espalhados por toda a poça, apoiados na vegetação submersa ou emergente.

Na área de estudo *P. cuvieri* apresentou três tipos distintos de cantos. Os machos isolados ou não e os vocalizando com antifonia, onde cada macho emite uma nota em alternância com outro(s) macho(s), emitiam o canto de anúncio. Cada nota que forma este canto dura aproximadamente 0,35 s e é modulada e constituída por cerca de 13 harmônicos (utilizando filtro de 256 pontos), com frequência entre cerca de 0,3 e 6,5 kHz (Fig. 8A). Durante interações em sítios de canto próximos, dois machos podem emitir um outro tipo de canto, que é um dueto. Um indivíduo emite os 0,15 s iniciais do canto e o outro indivíduo emite os 0,20 s finais (Fig. 8B). Interações físicas agressivas ocorrem comumente após a emissão deste tipo de canto.

A má qualidade da gravação do terceiro tipo de canto impediu a confecção do sonograma. Auditivamente este canto é semelhante a um dos cantos “alterados” de *P. cuvieri* que eu gravei na Fazenda da Cava, município de Cabreúva, São Paulo, cuja nota

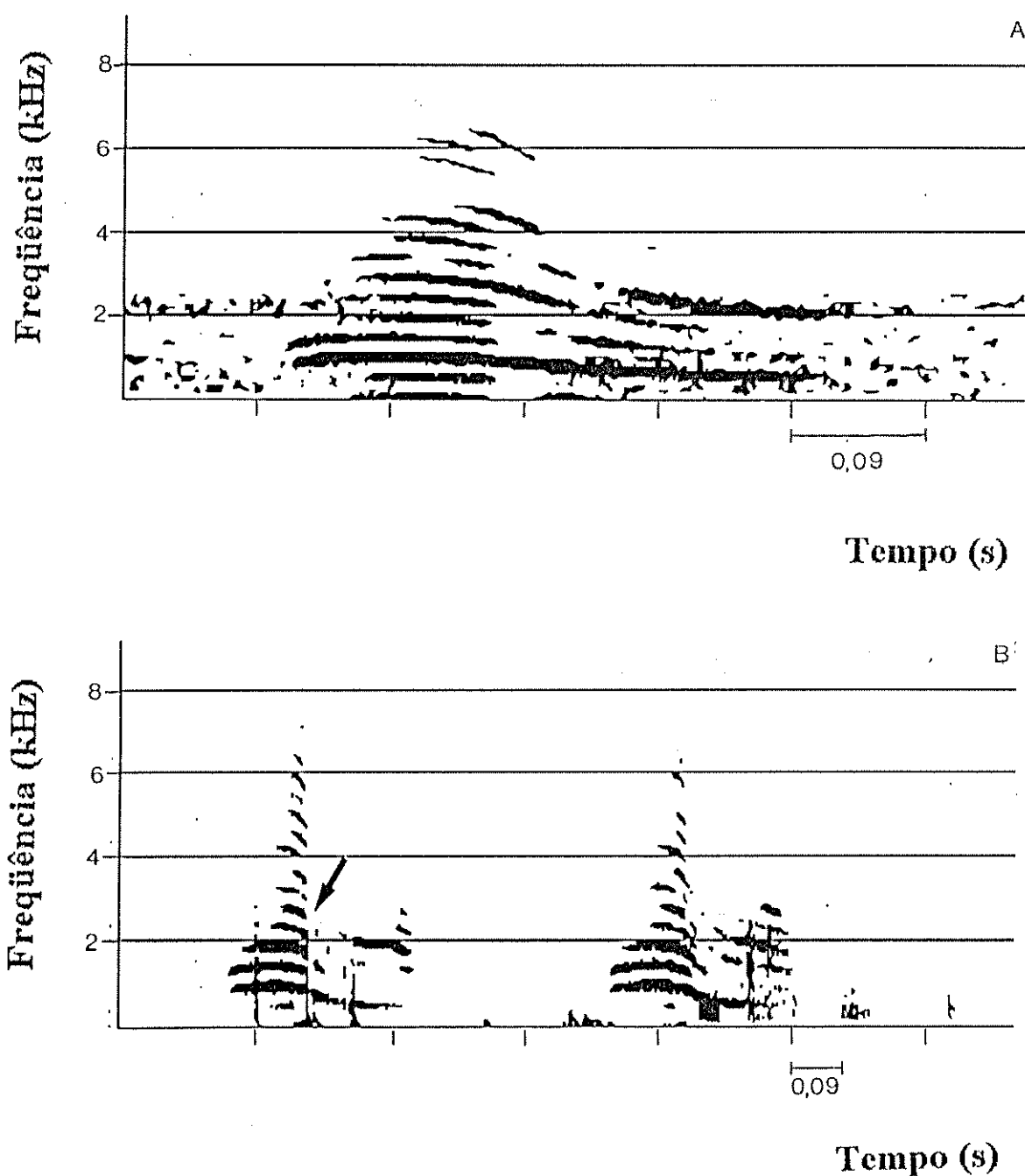


Fig. 8 - Sonograma do canto de anúncio (A) e do ducto (B) de *Physalacmus cuvieri* na Reserva Florestal do Sacavém, MA. Temperatura do ar = 25°C; temperatura da água = 27°C. A seta na nota do ducto indica o ponto de interrupção da vocalização do primeiro indivíduo e início da vocalização do segundo.



apresentava apenas o harmônico fundamental (sonograma em Andrade, 1987). Os machos emitiram este tipo de canto sempre na presença de fêmeas, mas não ficou claro se a função é de atração final da fêmea ou de territorialidade.

Após o amplexo, a fêmea carregava o macho até o local onde o casal construía o ninho de espuma através de batimentos das pernas do macho (para detalhes veja Hödl, 1990). A fêmea mantinha as patas anteriores livres e a cabeça voltada para o meio da poça. A desova podia iniciar entre 10 a 20 min após o amplexo. O sítio de desova podia coincidir ou não com o sítio de canto do macho. Observei casais desovando desde o início da noite (ca. 19:30 h) até aproximadamente 23:00 h. Alguns machos voltavam a vocalizar após a desova, mas não observei um mesmo macho entrar em amplexo novamente na mesma noite.

Encontrei 562 desovas de *P. cuvieri* distribuídas em 11 das 22 poças, estando quase a metade (245) na poça B-10, cerca de um quarto (130) na poça E-14 e aproximadamente um quarto (114) na poça A-22 (Tabela 4). As outras oito poças totalizaram 73 desovas, representando cerca de 13 %.

A disponibilidade da poça, tanto em número de dias com água como em número máximo de dias consecutivos com água, não foi isoladamente um fator relacionado com o número de desovas, uma vez que diversas poças mais disponíveis do que as poças E-14 ou A-22 não foram ou foram pouco utilizadas (Tabela 4). O mesmo ocorreu em relação à área de superfície de água da poça e à profundidade máxima, havendo variação do número de desovas entre poças com áreas ou profundidades semelhantes (Tabela 4). A análise de regressão múltipla do número de desovas em relação a estes quatro fatores apoia estas afirmações ( $F = 4,08$ ;  $gl = 4, 17$ ;  $p = 0,017$ ; coeficiente de determinação =  $0,49$ ), sendo que nenhum desses fatores isoladamente apresentou um efeito significativo.

A maioria das desovas ocorreu nos tipos de poça representados por uma ou duas poças (Tabela 5). Nos quatro agrupamentos de poças, mesmo quando houve presença de água para ocorrer desovas em vários tipos de poça, os anuros utilizaram determinados

Tabela 4 - Quantidade de desovas (de) de *Physalaemus cuvieri*, de dias com água (d ág) e de dias com desovas (d de) nas poças da Reserva Florestal do Sacavém, MA, de 20 de março a 31 de julho de 1992. Relações entre o número de desovas e os dias com desovas (de/d de) e os dias com água (de/d ág). Número máximo de dias consecutivos com água (d c ág), índice máximo de área de superfície de água (a) e profundidade máxima (pr) de cada poça.

| Poça  | de  | de (%) | a (m <sup>2</sup> ) | pr (m) | d ág | d c ág | d de | de/d de | de/d ág |
|-------|-----|--------|---------------------|--------|------|--------|------|---------|---------|
| B-10  | 245 | 43,6   | 421                 | 0,80   | 134  | 134    | 35   | 7,0     | 1,83    |
| E-14  | 130 | 23,1   | 66                  | 0,26   | 52   | 37     | 24   | 5,4     | 2,50    |
| A-22  | 114 | 20,3   | 544                 | 0,75   | 25   | 15     | 10   | 11,4    | 4,56    |
| C - 1 | 30  | 5,3    | 56                  | 0,10   | 50   | 22     | 14   | 2,1     | 0,60    |
| E - 8 | 18  | 3,2    | 11                  | 0,12   | 36   | 11     | 10   | 1,8     | 0,50    |
| A-13  | 12  | 2,1    | 29                  | 0,12   | 11   | 3      | 6    | 2,0     | 1,09    |
| C - 2 | 5   | 0,9    | 45                  | 0,17   | 84   | 43     | 2    | 2,5     | 0,06    |
| D-19  | 3   | 0,5    | 44                  | 0,18   | 76   | 42     | 1    | 3,0     | 0,04    |
| C - 5 | 2   | 0,4    | 29                  | 0,18   | 34   | 33     | 1    | 2,0     | 0,06    |
| C-17  | 2   | 0,4    | 100                 | 0,17   | 71   | 41     | 1    | 2,0     | 0,03    |
| C - 6 | 1   | 0,2    | 17                  | 0,15   | 24   | 8      | 1    | 1,0     | 0,04    |
| C - 3 | 0   | 0,0    | 26                  | 0,07   | 36   | 22     | 0    | 0,0     | 0,00    |
| C - 4 | 0   | 0,0    | 20                  | 0,19   | 40   | 32     | 0    | 0,0     | 0,00    |
| D - 7 | 0   | 0,0    | 66                  | 0,19   | 93   | 56     | 0    | 0,0     | 0,00    |
| D - 9 | 0   | 0,0    | 80                  | 0,21   | 39   | 34     | 0    | 0,0     | 0,00    |
| D-11  | 0   | 0,0    | 48                  | 0,08   | 40   | 34     | 0    | 0,0     | 0,00    |
| C-12  | 0   | 0,0    | 16                  | 0,12   | 12   | 7      | 0    | 0,0     | 0,00    |
| D-15  | 0   | 0,0    | 31                  | 0,07   | 11   | 7      | 0    | 0,0     | 0,00    |
| D-16  | 0   | 0,0    | 73                  | 0,33   | 93   | 40     | 0    | 0,0     | 0,00    |
| D-18  | 0   | 0,0    | 17                  | 0,05   | 14   | 7      | 0    | 0,0     | 0,00    |
| D-20  | 0   | 0,0    | 59                  | 0,19   | 85   | 50     | 0    | 0,0     | 0,00    |
| D-21  | 0   | 0,0    | 27                  | 0,16   | 72   | 40     | 0    | 0,0     | 0,00    |

Tabela 5 - Número de poças estudadas e número total de desovas de Physalaemus cuvieri em cada tipo de poça na Reserva Florestal do Sacavém, MA, em 1992.

| Tipos de Poça | Número de Poças | Número de Desovas |
|---------------|-----------------|-------------------|
| B             | 1               | 245               |
| E             | 2               | 148               |
| A             | 2               | 126               |
| C             | 8               | 40                |
| D             | 9               | 3                 |

tipos. Assim, a única poça do tipo D que recebeu desovas era isolada, não havendo portanto outro local disponível para a reprodução desses anuros. No grupo II, apenas as poças do tipo A e E receberam desovas.

No grupo I, onde as seis poças eram do tipo C, a proximidade ao campo de futebol abandonado, onde geralmente havia maior concentração de machos vocalizando, pode explicar a ausência ou pequena quantidade de desovas. A poça C-1, mais utilizada, estava mais distante daquele campo e mais próxima a um possível local de abrigo, em outro campo coberto principalmente por gramíneas.

Nas poças dos tipos B, C e D, os 288 sítios de desova estavam na margem da poça e, no caso das poças do tipo C (40 sítios), as desovas estavam ancoradas na vegetação marginal. Na poça B-10, quase todas as 245 desovas estavam ancoradas na vegetação marginal ou, às vezes, apenas no "barranco" (pequena elevação de terra nas duas bordas de maior comprimento, onde estava a vegetação). Apenas 13 destas desovas estavam diretamente sobre o chão, próximo ou na beira da água, nos dias (5, 6 e 28 de maio) em que esta poça já apresentava menor área de superfície e estava afastada do "barranco" nos locais dessas desovas.

Nas poças dos tipos A e E, as desovas ocorreram tanto na margem como espalhadas no seu interior. Porém, na poça E-14 raramente havia desovas no terço da poça adjacente à estrada, onde transitavam veículos. Nas poças do tipo A, as 126 desovas estavam ancoradas na vegetação interior ou marginal, ao passo que nas poças do tipo E as 148 desovas estavam sobre o solo, sobre a água ou ancoradas em ramos ou folhas que caíam das mangueiras.

O padrão de distribuição espacial dos sítios de desova nas poças A-22 e E-14 foi geralmente agrupado, tanto nos dias com as maiores como com as menores densidades (Tabela 6). Apenas para o dia 8 de abril na poça E-14, o teste de significância para desvio do acaso ( $z = 1,94$ ) indicou padrão ao acaso ( $z < 1,96$ ), embora a proximidade ao limite de

Tabela 6 - Padrão de agregação de desovas de *Physalaemus cuvieri* em duas poças na Reserva Florestal do Sacavém, MA, em 1992. A = índice de área de superfície da poça (m<sup>2</sup>); N = número de desovas; D = densidade de desovas (número/m<sup>2</sup>); R = índice de agregação (Clark & Evans, 1954), onde R = 1 representa o padrão ao acaso (ac), R = 0 representa o padrão máximo agrupado (ag) e R > 1 representa o padrão regular (re). A análise abrange apenas os dias com dados completos de medidas das distâncias mínimas entre as desovas e do índice de área de superfície da poça, bem como ocorrência mínima de sete desovas.

| POÇA | DIA   | A   | N  | D    | R       |
|------|-------|-----|----|------|---------|
| A-22 | 26/03 | 544 | 63 | 0,12 | 0,55 ag |
|      | 07/04 | 21  | 7  | 0,33 | 2,46 re |
|      | 08/04 | 10  | 13 | 1,25 | 0,29 ag |
| E-14 | 02/04 | 66  | 7  | 0,11 | 0,16 ag |
|      | 04/04 | 40  | 8  | 0,20 | 0,23 ag |
|      | 08/04 | 62  | 8  | 0,13 | 0,64 ac |
|      | 15/04 | 60  | 29 | 0,48 | 0,18 ag |
|      | 16/04 | 54  | 11 | 0,20 | 0,01 ag |

rejeição indique uma tendência ao padrão agrupado. Apenas em uma ocasião (7 de abril, poça A-22) o padrão foi regular.

De 497 desovas de P. cuvieri que ocorreram nas seis poças com mais desovas, 138 estavam ancoradas em outra(s) desova(s), ou seja, 27,8 % eram comunitárias. No caso de desovas comunitárias formadas por duas desovas na mesma fase de desenvolvimento (postas na mesma noite), esta percentagem inclui as duas desovas, pois é possível que os dois casais tenham construído o ninho simultaneamente. Porém, a primeira desova não foi incluída nesta percentagem quando estava em fase de embriões e, portanto, havia sido posta isoladamente no dia anterior. As poças E-14 e A-13 apresentaram as maiores percentagens de desovas comunitárias e as maiores médias de percentagem de desovas comunitárias observadas em um mesmo dia, e as poças A-22 e B-10, as menores (Tabela 7). As poças E-14 e E-8 apresentaram a maior amplitude na percentagem de desovas comunitárias por dia e a poça A-22, a menor.

Das 11 poças com desovas de P. cuvieri, apenas C-6 não apresentou larvas desta espécie (Tabela 8). A poça C-6 manteve água em apenas 24 d, sendo apenas 8 consecutivos. Nas poças A-13 e D-19 não ocorreram outras espécies de girinos, nem predadores aquáticos.

Em oito poças ocorreram também girinos de outras espécies de anuros, sendo duas de outros leptodactilídeos (Leptodactylus ocellatus (Linnaeus, 1758) e Leptodactylus sp.) e três hilídeos (Hyla minuta Peters, 1872, Phyllomedusa hypocondrialis e Scinax rubra (Laurenti, 1768)), além de uma espécie que eu não identifiquei, provavelmente de outro leptodactilídeo (Tabela 8). Em cinco poças sem girinos de P. cuvieri ocorreram larvas das outras espécies de anuros. Dessas espécies, P. hypocondrialis ocorreu em um maior número de poças (nove), co-ocorrendo com P. cuvieri em quatro delas, sendo que Leptodactylus sp. co-ocorreu com P. cuvieri em cinco das seis poças que utilizou.

Tabela 7 - Desovas comunitárias de Physalaemus cuvieri nas seis poças com maior número de desovas, estudadas na Reserva Florestal do Sacavém, MA. % = percentagem de desovas comunitárias; N = número total de desovas analisadas; X = média da percentagem de desovas comunitárias por dia; MIN = percentagem mínima de desovas comunitárias por dia; MAX = percentagem máxima de desovas comunitárias por dia.

| POÇA   | %    | N   | X    | MIN  | MAX   |
|--------|------|-----|------|------|-------|
| E - 14 | 52,3 | 128 | 38,8 | 00,0 | 100,0 |
| A - 13 | 50,0 | 8   | 53,3 | 40,0 | 66,7  |
| E - 8  | 33,3 | 12  | 33,3 | 00,0 | 100,0 |
| C - 1  | 24,0 | 25  | 16,3 | 00,0 | 80,0  |
| B - 10 | 19,8 | 222 | 10,5 | 00,0 | 66,7  |
| A - 22 | 12,7 | 102 | 1,4  | 00,0 | 13,0  |

Tabela 8 - Ocorrência de girinos e predadores aquáticos, em 1992, nas poças estudadas na Reserva Florestal do Sacavém, MA. GIRINOS: CUV = Physalaemus cuvieri; OCE = Leptodactylus ocellatus; LEP = Leptodactylus sp.; HYP = Phyllomedusa hypocondrialis; MIN = Hyla minuta; RUB = Scinax rubra; GIR = girino de espécie não identificada; PREDADORES: LAB = Leptodactylus labyrinthicus; LIB = ninfas de libélulas; BAR = barata d'água. Os dígitos na coluna "LIB" representam a quantidade de famílias de libélulas encontradas. As sete poças não representadas não apresentaram nem girinos nem predadores.

| POÇA | GIRINOS |     |     |     |     |     |     | PREDADORES |     |     |
|------|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------------|-----|-----|
|      | CUV     | OCE | LEP | HYP | MIN | RUB | GIR | LAB        | LIB | BAR |
| C-1  | +       |     | +   |     |     |     |     |            | 1   |     |
| C-2  | +       |     | +   |     |     |     |     |            |     |     |
| C-3  |         |     |     | +   |     |     |     |            |     |     |
| C-4  |         |     |     | +   |     |     |     | +          | 1   |     |
| C-5  | +       | +   | +   |     |     |     |     |            | 1   |     |
| E-8  | +       |     |     |     |     | +   |     |            | 1   |     |
| B-10 | +       |     |     | +   |     | +   |     | +          | 3   | +   |
| A-13 | +       |     |     |     |     |     |     |            |     |     |
| E-14 | +       |     |     | +   |     |     | +   |            | 1   |     |
| D-16 |         |     |     | +   |     |     |     |            | 1   |     |
| C-17 | +       |     | +   | +   |     |     |     |            |     |     |
| D-19 | +       |     |     |     |     |     |     |            |     |     |
| D-20 |         |     | +   | +   |     |     |     |            |     |     |
| D-21 |         |     |     | +   |     |     |     |            |     |     |
| A-22 | +       |     | +   | +   | +   |     |     | +          | 2   | +   |



Embora na poça B-10 esteja assinalada a ocorrência de girinos de apenas três espécies, eu também observei desovas da espécie não identificada nesta poça, cujas larvas eu não coletei possivelmente devido à baixa densidade. Assim, considerando a presença de quatro espécies em B-10, o maior número de espécies de anuros na fase larval ocorreu nas duas maiores poças, sendo uma a mais duradoura (B-10) e a outra (A-22) mantendo água por muito pouco tempo, menos até do que várias outras poças (Tabela 4). Porém, em anos anteriores mais chuvosos, a poça A-22 foi um ambiente mais estável. A análise de regressão múltipla do número de espécies de anuros em fase larval em relação ao índice de área de superfície de água, à profundidade máxima, ao número de dias com água e ao número de dias consecutivos com água de cada poça foi significativa ( $F = 3,21$ ;  $gl = 4, 17$ ;  $p = 0,039$ ; coeficiente de determinação = 0,43), mas o efeito isolado destas variáveis não foi significativo.

Os predadores aquáticos foram ninfas de libélulas (Odonata) de três diferentes famílias (identificadas pela morfologia distinta das larvas), baratas d'água (Belastomatidae, não identificadas a nível de gênero) e girinos de Leptodactylus labyrinthicus. Tais predadores ocorreram em oito poças, seis delas utilizadas também por P. cuvieri (Tabela 8), o que sugere que esta espécie não evita poças com estes predadores. A poça B-10 apresentou o maior número de diferentes tipos de predadores (três diferentes famílias de libélulas, barata d'água e L. labyrinthicus), seguida da poça A-22 (uma família de libélula a menos). Portanto, o maior número de espécies predadoras, como ocorreu para girinos, ocorreu nas duas maiores poças (cf. Tabelas 4 e 8). A análise de regressão múltipla do número de tipos de predadores em relação, novamente, ao índice de área de superfície de água, à profundidade máxima, ao número de dias com água e ao número de dias consecutivos com água de cada poça foi altamente significativa ( $F = 13,84$ ;  $gl = 4, 17$ ;  $p = 0,000$ ; coeficiente de determinação = 0,765). Esta análise apontou a importância da profundidade, única variável isolada com efeito significativo ( $t = 5,26$ ;  $p = 0,000$ ).

Nas poças com predadores, o predador mais frequente foi ninfa de libélula (Tabela 8). Os girinos de L. labyrinthicus ocorreram nas duas poças de maior área de superfície (A-22 e B-10), além da poça C-4. As desovas desta espécie ocorreram apenas naquelas duas maiores poças e na poça C-4 houve um carreamento de larvas que estavam se desenvolvendo no campo de futebol abandonado, situado nas adjacências desta poça, provavelmente devido a um transbordamento após uma chuva.

Em sete poças (C-6, D-7, D-9, D-11, C-12, D-15 e D-18) não encontrei nem girinos nem predadores aquáticos.

Na poça B-10, houve maior ocorrência de girinos de P. cuvieri e de S. rubra nas bordas, ao passo que girinos de P. hypocondrialis e ninfas de dois tipos de libélulas ocorreram indistintamente, nas bordas e no meio, pelo menos até a profundidade amostrada de 0,40 m (Tabela 9). Nas outras poças, o pequeno número de indivíduos, o pouco tempo de duração da poça ou a sua pequena profundidade não permitiram as análises da microdistribuição dos girinos ou predadores. Nas poças do tipo E os girinos de P. cuvieri ocupavam toda a poça.

Os girinos de P. cuvieri são bentônicos e possuem a boca em posição ventral, permanecendo geralmente sobre o substrato (chão da poça ou vegetação), onde provavelmente se alimentam através de raspagem. Os girinos de S. rubra e de P. hypocondrialis possuem a porção membranosa da cauda expandida e a boca em posição anterior, o que é típico de girinos filtradores e que ocupam a meia-água ou a superfície (veja Salthe & Mecham, 1974). Porém, em laboratório, observei girinos de P. hypocondrialis alimentando-se junto ao fundo do aquário, mantendo-se em posição inclinada em relação ao substrato, com a cabeça voltada para baixo.

Tabela 9 - Número de girinos e ninfas de libélula na poça B-10 da Reserva Florestal do Sacavém, MA, coletados de abril a julho de 1992, em dois diferentes microhabitats (borda e meio). CUV = Physalaemus cuvieri; RUB = Scinax rubra; PHY = Phyllomedusa hypocondrialis; LIB-1 e LIB-2 = ninfas de libélula de dois tipos morfológicos distintos. Em cada microhabitat ocorreram 15 peneiradas por dia de amostragem.

|       | CUV | RUB | PHY | LIB-1 | LIB-2 |
|-------|-----|-----|-----|-------|-------|
| borda | 236 | 316 | 186 | 22    | 50    |
| meio  | 35  | 50  | 192 | 13    | 86    |

## **Distribuição Temporal de Machos, Desovas, Girinos e Predadores Aquáticos e Abundância Relativa de Girinos e Predadores Aquáticos**

O período da atividade reprodutiva ocorreu na estação chuvosa, tanto em 1991 como em 1992, sendo mais curto neste último ano devido à seca pronunciada. Em 1991, machos de *P. cuvieri* iniciaram a emissão de vocalizações na primeira semana de janeiro, época em que já chovia e havia poças disponíveis, estendendo-a até a última semana de junho, a partir de quando as chuvas tornaram-se mais escassas. As primeiras desovas ocorreram na segunda semana de janeiro e a última em 1 de junho. Em 1992, apesar de haver chovido a partir do dia 19 de janeiro, as vocalizações começaram apenas em março e cessaram em meados de junho, sendo que neste último mês a chuva cessou no dia 10. As primeiras desovas ocorreram em início de março e as últimas na primeira semana de junho. As poças temporárias estudadas, exceto B-10, se formaram apenas em início de março de 1992, impossibilitando a reprodução de *P. cuvieri* em janeiro e fevereiro nestes locais, como havia ocorrido no ano anterior. Não houve desova na poça B-10 em fevereiro de 1992, quando esta poça foi formada.

Dos 40 machos com marcação, recapturei apenas 8, sendo que eu havia marcado todos antes da mudança da estação, mas somente a recaptura do número 3 ocorreu neste mesmo período (Tabela 10). Assim, não há suporte para a hipótese da existência de uma época preferencial de canto para um determinado macho. A recaptura do macho número 10 foi a mais demorada (55 d) e a do número 16, a menos (3 d). Eu recapturei o macho número 3 em um sítio de canto distante do qual ele estava no dia da marcação, 8 d antes. Os machos marcados voltavam a vocalizar pouco depois da soltura, no mesmo sítio que ocupavam antes da captura. As recapturas sempre foram menores numericamente do que as capturas de animais não marcados, representando no mínimo 9 % (1 marcado entre 11) e no máximo 33 % (2 entre 6 e 1 entre 3) dos machos vocalizando. No dia 8 de maio, quando encontrei o maior número de indivíduos vocalizando (14) após a marcação dos 40

Tabela 10 - Datas de marcação e recapturas e dias desde a captura até a recaptura de machos de Physalaemus cuvieri na poça B-10, Reserva Florestal do Sacavém, São Luís, MA, durante a estação chuvosa de 1991. O dia 25/03 foi considerado como a data da mudança do período inicial para o meio da estação chuvosa.

| Número do macho | Data da marcação | Data da recaptura | Dias |
|-----------------|------------------|-------------------|------|
| 2               | 14/03            | 8/04              | 25   |
| 3               | 14/03            | 22/03             | 8    |
| 7               | 14/03            | 2/05              | 49   |
| 10              | 14/03            | 8/05              | 55   |
| 12              | 14/03            | 8/04              | 25   |
| 16              | 22/03            | 25/03             | 3    |
| 20              | 22/03            | 8/05              | 47   |
| 22              | 22/03            | 8/05              | 47   |

machos, obtive 21 % de recapturas (3), sugerindo que o grupo de indivíduos que utilizou esta poça isolada (distante pelo menos 2 km de locais com coros de pelo menos 10 indivíduos) podia ter cerca de 190 machos.

Em 1992 a maioria das desovas ocorreu até meados de abril, coincidindo com o período da maior precipitação chuvosa (Fig. 9). Do mesmo modo, a maior frequência tanto das desovas como da chuva ocorreu neste período. A partir daí, a chuva foi mais esparsa e a ocorrência das desovas também. De 8 a 27 de maio não houve reprodução de *P. cuvieri* nas poças estudadas. Neste período, B-10 foi a única poça que não secou, porém sua área de superfície reduziu cerca de 70 % (de 242 para 69 m<sup>2</sup>). Após 27 de maio só ocorreram desovas em 3 d, estando 19 na poça B-10 e apenas uma na poça E-14.

O maior número de desovas em um mesmo dia (89, em 15 de abril) ocorreu no final do período de chuvas mais constantes (Fig. 9). Um grande número de desovas ocorreu também no início deste período (82, em 26 de março), em um dia com 45,5 mm de chuva. A umidade relativa do ar, com média em torno de 82 % no período analisado, foi mais alta até o dia 7 de abril, quando esteve sempre acima de 85 % (Fig. 9). A temperatura média diária do ar variou pouco, geralmente em torno de 27°C (Fig. 9). A análise de regressão do número diário de desovas em relação à essas três variáveis climáticas foi altamente significativa ( $F = 15,41$ ;  $gl = 3, 80$ ;  $p = 0,000$ ; coeficiente de determinação = 0,37) e apontou a importância da umidade relativa, único fator isolado com um efeito significativo ( $t = 3,08$ ;  $p = 0,003$ ).

De um modo geral, as poças com mais desovas apresentaram também maior número de dias com desovas e de desovas por dia com água na poça (Tabela 4). Esta relação do número de desovas por dia disponível, entre as três poças com mais desovas, foi maior para a poça A-22 e, entre as poças com menos desovas, foi maior para a poça A-13.

Entre as três poças com maior número de desovas, A-22 apresentou maior variação no número de desovas por dia, ocorrendo 63 (cerca de metade do total para esta

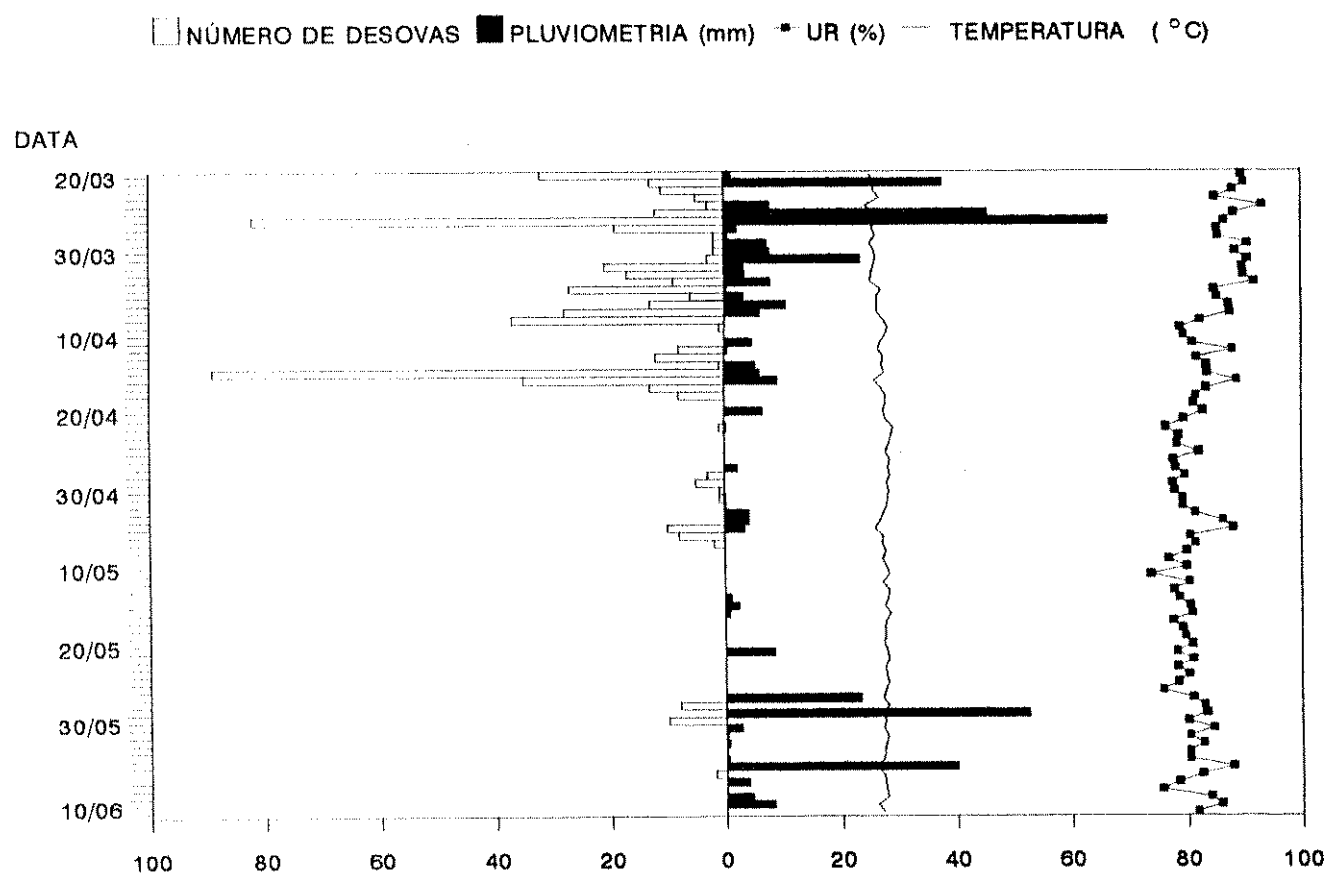


Fig. 9 - Número diário de desovas de *Physalaemus cuvieri* nas 22 poças estudadas na Reserva Florestal do Sacavém, MA e dados diários pluviométricos e de umidade relativa e temperatura média do ar obtidos na estação EMS-2A, em 1992. A partir do dia 6 de junho não ocorreram mais desovas. As desovas foram postas na noite anterior ao dia da observação.

poça) em 26 de março (Fig. 10), o que ocasionou o primeiro pico no número de desovas. O volume de água desta poça diminuiu rapidamente a partir do dia 28 de março e a partir do dia 30, quando havia água era apenas na parte da “depressão”, o que explica a diminuição na sua utilização pelos anuros. Esta poça permaneceu seca de 10 de abril a 5 de junho, tornando a secar em 10 de junho. As outras duas poças, B-10 e E-14, apresentaram o maior número de desovas (48 e 29, respectivamente) no dia 15 de abril, quando ocorreu o segundo pico no número de desovas. Neste dia também ocorreu um grande número de desovas no campo de futebol abandonado localizado ao lado das poças C-3 a C-6. A partir do dia 18 de abril, quase todas as desovas ocorreram na poça B-10 (Fig. 10), que foi a única poça a manter água ao longo de toda a estação reprodutiva. A poça E-14 secou pela primeira vez no dia 26 de abril, tornando a encher apenas em 29 de maio, já no final da atividade reprodutiva.

Considerando-se apenas os dias com pelo menos 10 desovas, as maiores percentagens de desovas comunitárias em um mesmo dia (47,7 % e 67,6 % nos dias 15 e 16 de abril, respectivamente) ocorreram após aproximadamente 15 d quase sem chuva e no período de menor umidade relativa do ar (Fig. 11). Nos outros dias, essa percentagem variou de 9,1 a 36,4, com média de 21,5 % ( $s = 8,57$ ;  $N=14$ ). A análise de regressão múltipla, com os dados transformados, não mostrou relação da percentagem de desovas comunitárias com a chuva, a temperatura e a umidade relativa do ar ( $F = 0,22$ ;  $gl = 3, 12$ ;  $p = 0,88$ ).

As desovas comunitárias continham geralmente 2 ou 3 desovas. Porém, na poça E-14, encontrei no dia 15 de abril uma com 12 desovas (Fig. 12) e no dia seguinte, outra com 9 desovas. Também no dia 16 de abril observei no campo de futebol abandonado ao lado das poças C-3 a C-6 uma desova comunitária com 6, outra com 7 e outra com 9 desovas, além de diversas com 2 a 4 desovas, todas abrigadas por emaranhados de vegetação herbácea ou sub-arbustiva.



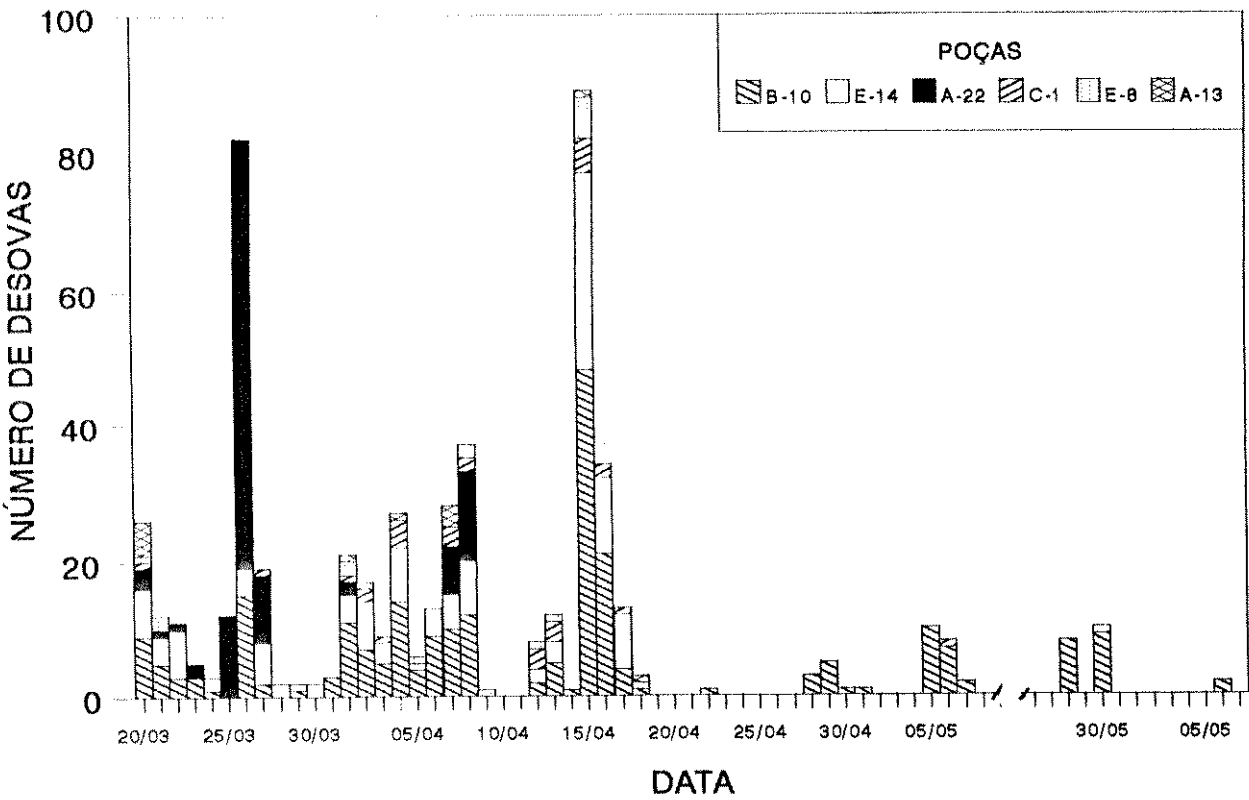


Fig. 10 - Número de desovas de *Physalaemus cuvieri* observadas por dia nas seis poças com mais desovas estudadas na Reserva Florestal do Sacavém, MA, em 1992. A interrupção no gráfico corresponde ao período de 8 a 27 de maio, quando não ocorreram desovas desta espécie.

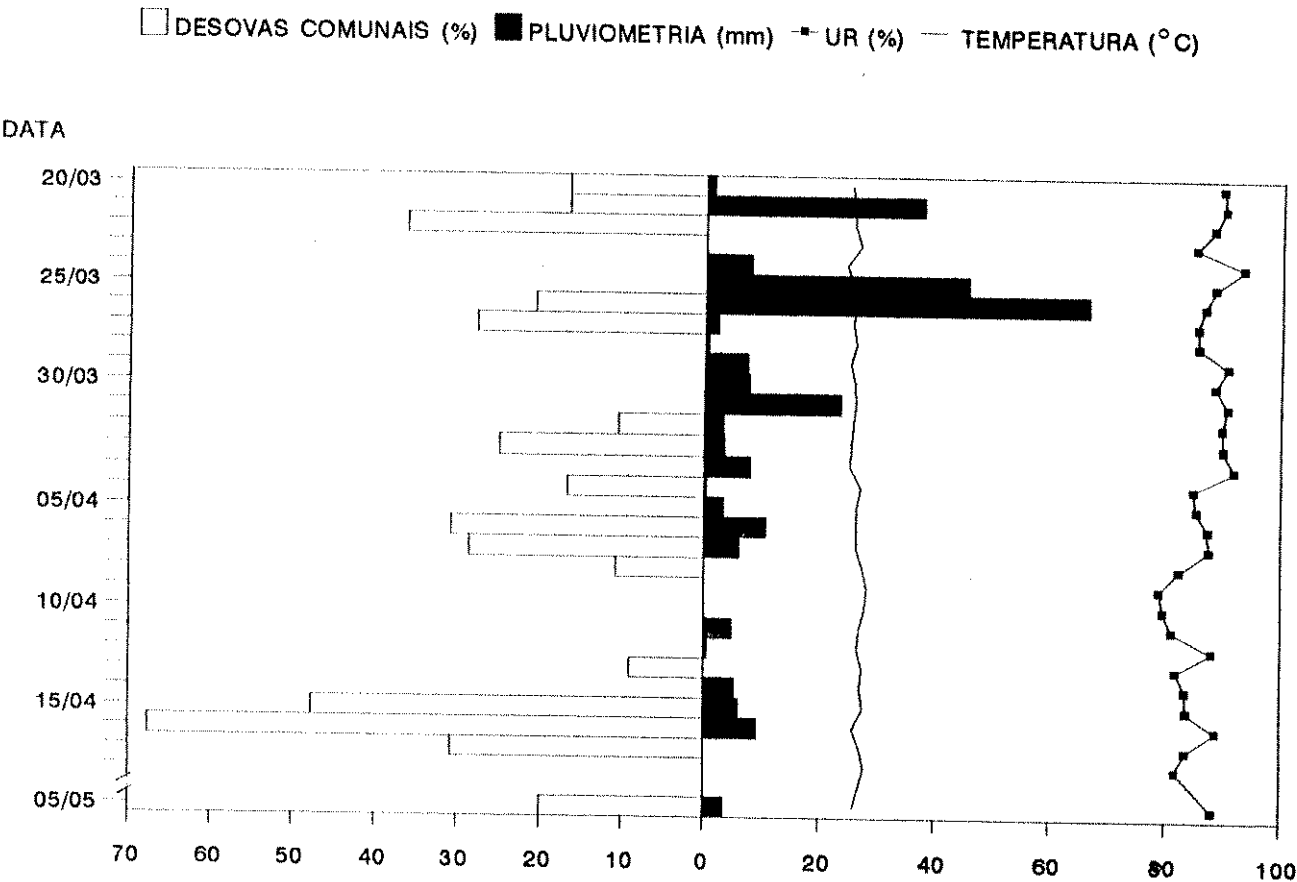


Fig. 11 - Percentagem de desovas comunitárias (considerando apenas os dias com pelo menos 10 desovas) de *Physalaemus cuvieri* nas seis poças com mais desovas estudadas na Reserva Florestal do Sacavém, MA e dados diários pluviométricos e de umidade relativa e temperatura média do ar obtidos na estação EMS-2A, em 1992. Para desovas comunitárias, o “zero” significa “ausência de dados”, devido à ausência ou ao pequeno número de desovas.



Fig. 12 - Desova comunitária (12 desovas) de Physalaemus cuvieri na poça E-14 da Reserva Florestal do Sacavém, MA.

Os girinos metamorfosearam apenas nas poças B-10 e E-14. Observei as primeiras larvas de P. cuvieri em fase final de desenvolvimento (estádios 40 a 42) na poça E-14, no dia 2 de abril. Seis dias depois, no dia 8, havia girinos no último estágio de desenvolvimento (46). Esta poça estava seca até o dia 29 de fevereiro, mas supondo que ocorreu acúmulo de água e desovas no dia 1 de março, o tempo mínimo de desenvolvimento das primeiras larvas foi de aproximadamente 37 d. Na poça B-10, observei as primeiras larvas em estádios finais (41 e 42) em 6 de abril. Como nesta poça não houve desova em fevereiro, o tempo de desenvolvimento foi semelhante ao da poça E-14, sendo talvez poucos dias mais longo.

Apenas nas poças B-10 e E-14 encontrei os girinos de P. cuvieri nas quatro fases de desenvolvimento larvário. Na poça B-10, coletei as larvas em fase inicial apenas até o dia 20 de abril, a partir de quando o número de desovas nesta poça diminuiu bastante e, conseqüentemente a probabilidade de coleta das larvas nesta fase, que dura geralmente menos de uma semana, também diminuiu. Encontrei as larvas em crescimento no estágio 25B até o dia 3 de junho e as larvas em estádios intermediários ao longo de todo o período amostrado (Fig. 13). Até 20 de maio, as maiores percentagens dos girinos amostrados estavam no estágio 25B e a partir daí, em estádios intermediários de desenvolvimento. Larvas em fase final de desenvolvimento ocorreram ao longo do período amostrado, geralmente em baixas percentagens.

Na poça E-14 a percentagem dos girinos coletados em fase inicial de desenvolvimento foi baixa ou ausente nos 3 únicos dias de amostragem e a de girinos em fase final foi maior no início de abril (Fig. 14). No dia 20 de abril, último dia de amostragem antes da secagem desta poça (26 de abril), a maioria dos girinos coletados estava no estágio 25B, sendo provavelmente em grande parte provenientes das desovas postas entre os dias 15 e 17 daquele mês.

Na poça A-22 encontrei os girinos de P. cuvieri apenas no período de 1 a 7 de abril, em estádios iniciais a intermediários de desenvolvimento. Na poça A-13 encontrei

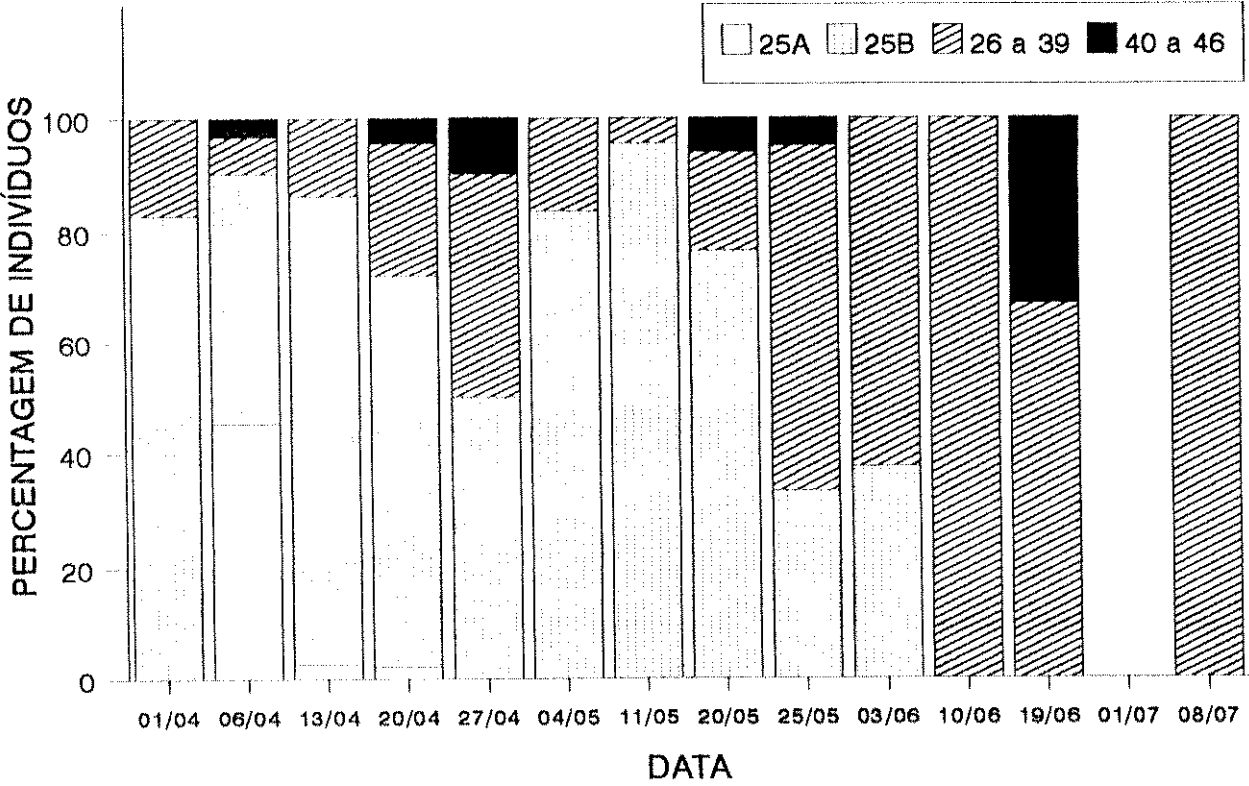


Fig. 13 - Percentagens de girinos de *Physalaemus cuvieri* em diferentes estádios nas quatro fases de desenvolvimento na poça B-10 da Reserva Florestal do Sacavém, MA, nos dias amostrados de abril a julho de 1992.

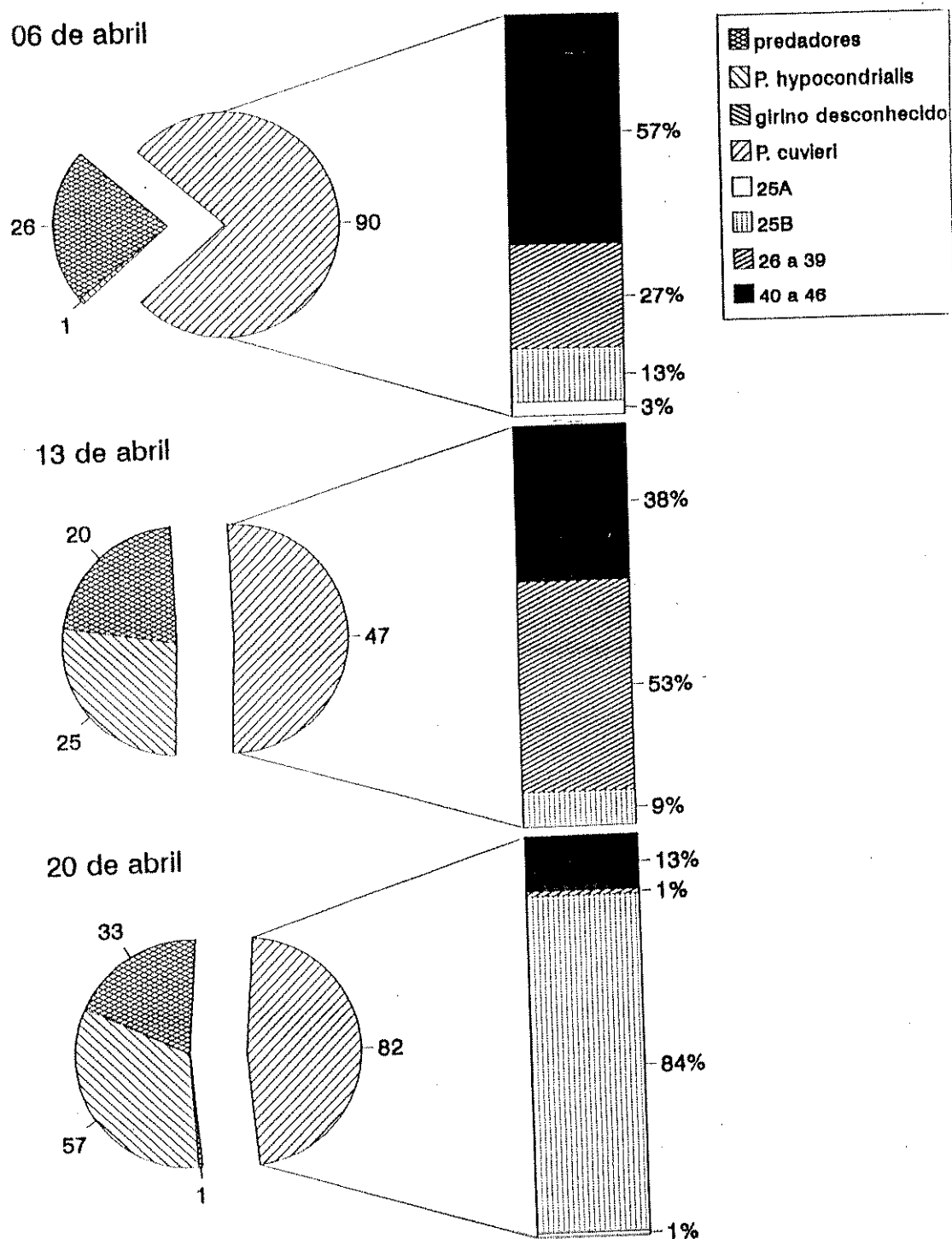


Fig. 14 - Abundância de girinos por espécie e de predadores aquáticos coletados na poça E-14 da Reserva Florestal do Sacavém, MA, nos dias amostrados em 1992. As barras representam a percentagem de girinos de *Physalaemus cuvieri* nas quatro diferentes fases de desenvolvimento.

girinos apenas no dia 26 de março, em estádios intermediários de desenvolvimento (28 e 29). Nas outras poças encontrei larvas desta espécie apenas nos estádios 25A (inicial de desenvolvimento) ou 25B (de crescimento).

Na poça E-14, nos únicos três dias de amostragem, em abril de 1992, P. cuvieri apresentou o maior número de larvas entre as espécies de anuros presentes e os predadores representaram aproximadamente 20 % dos indivíduos coletados (Fig. 14).

Na poça B-10, os maiores números de girinos de P. cuvieri ocorreram de meados de abril a início de maio (Fig. 15). Posteriormente houve um forte declínio na abundância de girinos, com as outras espécies diminuindo mais do que P. cuvieri. Este período de diminuição em girinos corresponde ao período de aumento da abundância de predadores (Fig. 15). A proporção dos girinos de P. cuvieri em relação ao total de indivíduos coletados oscilou entre 10 e 37 %, excetuando-se o dia 1 de julho, quando não encontrei girinos desta espécie. Os girinos de P. hypocondrialis e de S. rubra foram geralmente mais abundantes até início de maio. Os predadores representaram no máximo 14 % dos indivíduos coletados até início de maio. A partir daí, esta proporção variou entre 15 e 50 %. Em abril, a proporção de predadores na poça E-14 foi maior do que na poça B-10.

Na poça B-10 ocorreram sete desovas de L. labyrinthicus entre o dia 23 de março e 22 de abril. Quatro sofreram predação por larvas de dípteros, uma foi parcialmente predada por uma cobra (Colubridae) e outra por girinos da própria espécie (canibalismo). Na poça A-22 encontrei uma desova de L. labyrinthicus no dia 6 de abril e outra, também sendo predada por larvas de dípteros, no dia 11 daquele mês. Assim, os ovos e os girinos em início de desenvolvimento das primeiras desovas de P. cuvieri não estiveram sujeitos à predação por L. labyrinthicus. Estes dados e os da época do aumento da abundância de predadores na poça B-10 sugerem que as populações de predadores atingem seus máximos após o estabelecimento das presas.

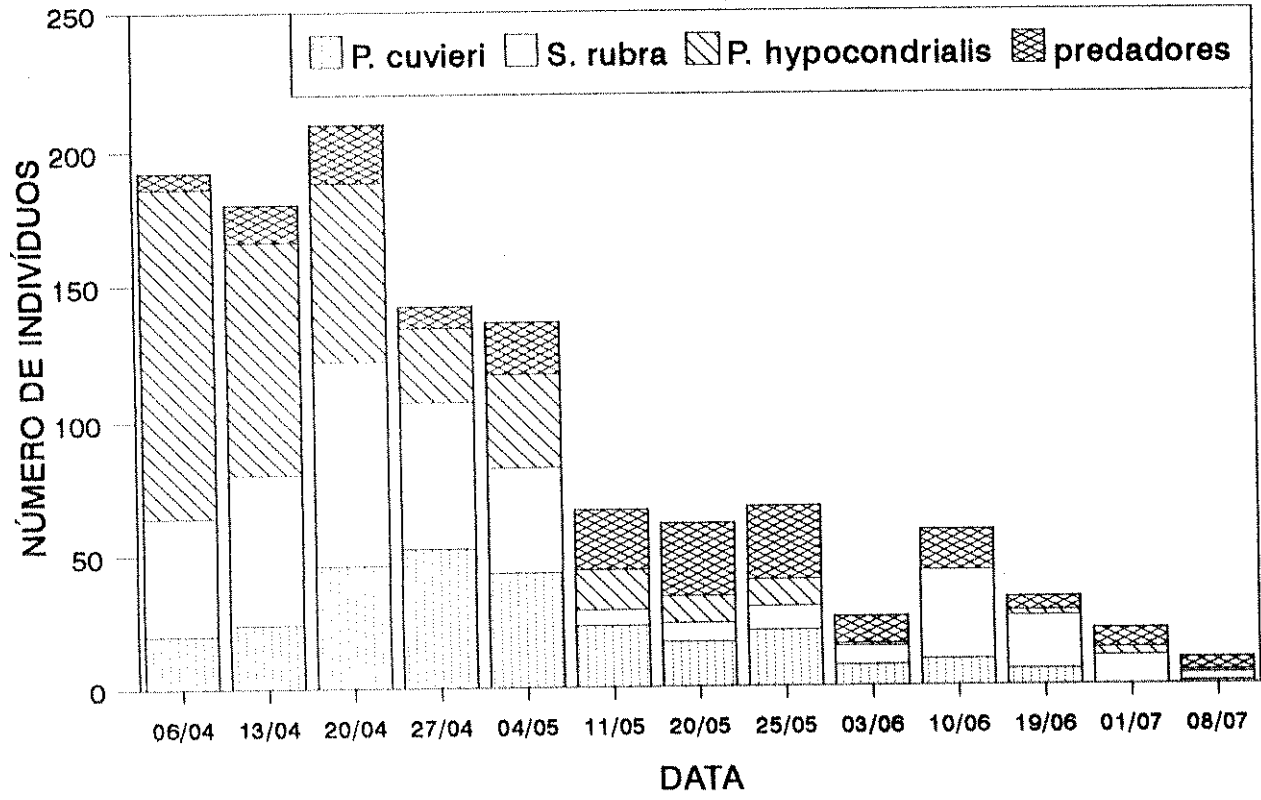


Fig. 15 - Número de girinos por espécie e de predadores aquáticos coletados na poça B-10 da Reserva Florestal do Sacavém, MA, nos dias amostrados de abril a julho de 1992.



## Tamanho de Desovas e Girinos

Em 1991, o número de ovos por desova no início da estação chuvosa (média retransformada = 551,4; limites de confiança de 95 % = 416,5 e 705,2; N = 10) foi significativamente maior ( $t = 2,75$ ;  $gl = 22$ ;  $p = 0,006$ ) do que o encontrado no meio da estação (média retransformada = 367,9; limites de confiança de 95 % = 297,2 e 446,2; N = 14). A média ponderada do número de ovos dessas 24 desovas,  $457 \pm 166$  ( $s = 323,63$ ), representa a estimativa da média para a população de *P. cuvieri* na Reserva Florestal do Sacavém.

A desova com maior número de ovos produzida por casais aprisionados em sacos plásticos, continha 519 ovos. Uma desova comunitária dupla (depositada simultaneamente por dois casais, ocorrendo fusão das espumas e, portanto, com aparência de desova única) continha 1523 ovos (Barreto & Andrade, 1995) e, portanto, um dos casais colocou no mínimo 762 ovos. Possivelmente desovas contendo mais de 700 ovos são geralmente comunitárias. O número de ovos pode ser estimado a partir do índice de volume da desova (Fig. 16).

Ao longo da estação reprodutiva de 1992, houve um aumento significativo do índice de volume das desovas (Fig. 17), contrariamente ao esperado com base nos dados de número de ovos do ano anterior. Porém, apenas 3,7 % da variância no índice de volume foi explicada pela data da desova e a variância dos resíduos continuou heterogênea, apesar da transformação dos dados. Este aumento, pouco explicado pela data da desova, pode estar refletindo o maior tamanho das desovas da poça B-10 em comparação com as da poça A-22 (veja abaixo). Esta primeira poça foi a que mais contribuiu com dados ao longo de toda a estação, mas apresentou o maior número de desovas no pico que ocorreu em meados de abril, ao passo que a poça A-22 teve desovas apenas até início de abril e apresentou o maior número de desovas no pico de final de março (Fig. 10).

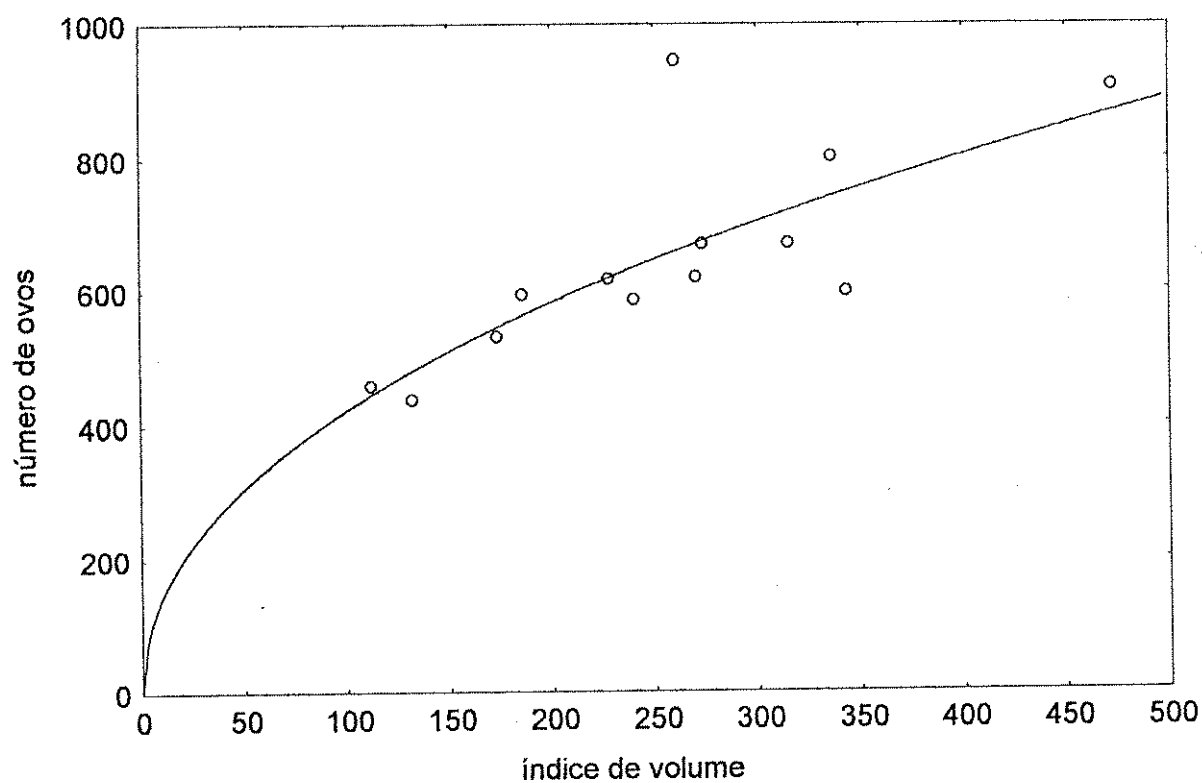


Fig. 16 - Número de ovos (o) de 13 desovas de *Physalaemus cuvieri* da Reserva Florestal do Sacavém, MA, em função do índice de volume ( $\text{cm}^3$ ) de desova (v), ajustado pelo modelo alométrico linear ( $o = 49,48v^{0,47}$ ;  $F = 20,70$ ;  $gl = 1, 12$ ;  $p < 0,001$ ).

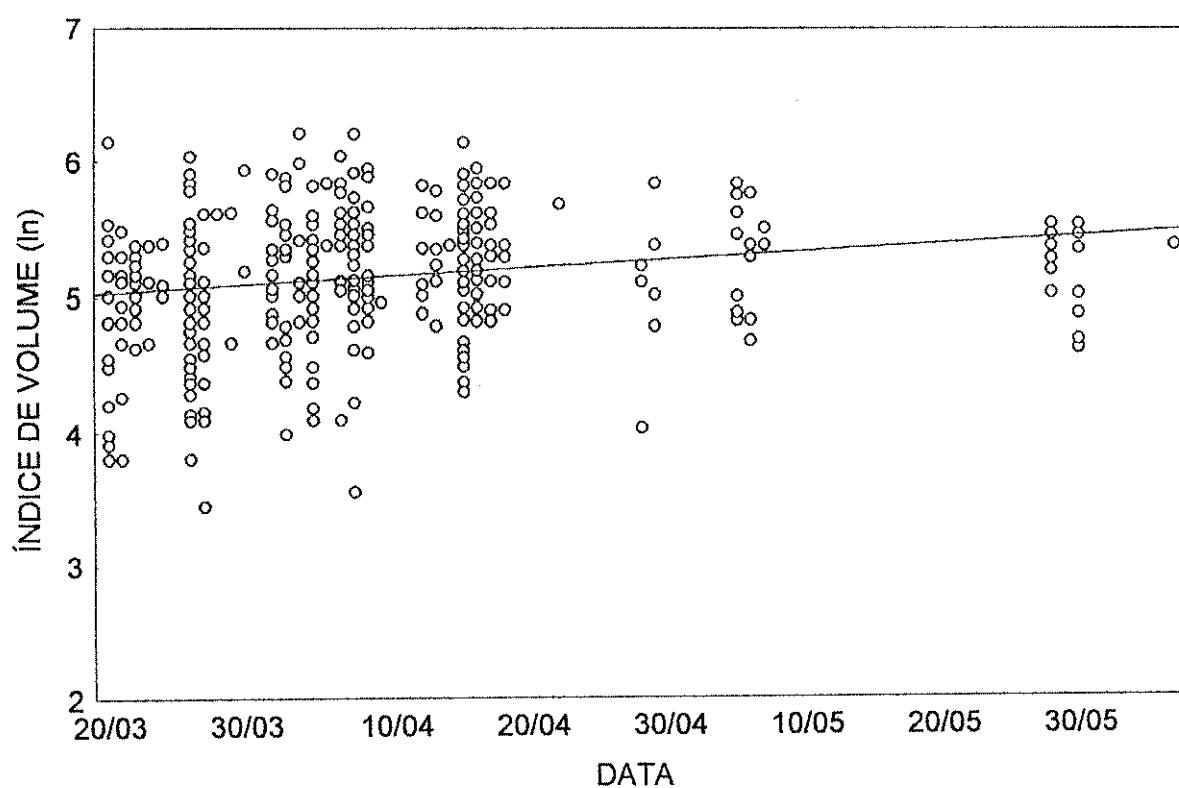


Fig. 17 - Logaritmo natural do índice de volume ( $\text{cm}^3$ ) de desova ( $v$ ) de Physalaemus cuvieri da Reserva Florestal do Sacavém, MA, em função da data de desova ( $d$ ), em 1992, ajustado pelo modelo linear ( $v = 5,025 + 0,006d$ ;  $t = 4,47$ ;  $p < 0,05$ ;  $N = 526$ ). Não ocorreram desovas desta espécie no local de estudo no período de 8 a 27 de maio.

O índice de volume das desovas observadas nas 11 poças variou de 31,5 a 500 cm<sup>3</sup> ( $X = 187,4$ ;  $s = 78,9$ ;  $N = 530$ ). A média do índice de volume das desovas encontradas em cada uma das seis poças analisadas (Tabela 11) foi significativamente diferente ( $H = 12,74$ ;  $gl = 5$ ;  $p < 0,05$ ; variâncias heterogêneas), estando a diferença apenas entre as poças B-10 e A-22 (Tabela 12).

O CRA de girinos de *P. cuvieri* em fase inicial de desenvolvimento (estádios 23 a 25A) variou de 1,70 a 3,45 mm ( $X = 2,6$ ;  $s = 0,33$ ;  $N = 200$ ). Na poça B-10, a média do CRA no estágio 25B (5,1 mm) correspondeu a 59 % da maior média desta medida na fase final de desenvolvimento (8,7 mm no estágio 40), ao passo que na poça E-14 a média no estágio 25B (5,0 mm) representou 53 % da maior média encontrada (9,5 mm no estágio 40). Esta mesma relação para o estágio 26, apresentou razões de 75 % em B-10 e 61 % em E-14. Assim, os maiores incrementos em CRA por estágio nas larvas encontradas na poça B-10 ocorreram até o estágio 26 e a partir daí o incremento foi menor e relativamente constante até o estágio 40 (Fig. 18). Na poça E-14, o maior incremento no CRA ocorreu até o estágio 25B e depois se manteve relativamente constante até o estágio 31, o que pode ter sido influenciado pelo pequeno número de girinos analisados (Fig. 19). A partir do estágio 41-42, quando a metamorfose inicia, ocorreu uma diminuição no CRA em ambas as poças.

Na poça E-14 o CRA dos girinos de *P. cuvieri* no estágio 41 ( $X = 9,2$  mm;  $s = 0,48$ ;  $N = 32$ ) foi significativamente maior ( $t = 4,7$ ;  $gl = 57$ ;  $p < 0,001$ ) do que na poça B-10 ( $\bar{X} = 8,6$  mm;  $s = 0,45$ ;  $N = 27$ ). Do mesmo modo, na poça E-14 a largura do corpo destes mesmos girinos (média retransformada = 5,1 mm; limites de confiança de 95 % = 4,9 e 5,3) foi significativamente maior ( $t = 3,8$ ;  $gl = 57$ ;  $p < 0,001$ ) do que na poça B-10 (média retransformada = 4,6 mm; limites de confiança de 95 % = 4,4 e 4,8). Para o estágio 40, também foi significativa ( $t = 2,96$ ;  $gl = 19$ ;  $p < 0,01$ ) a diferença do CRA dos girinos na poça E-14 ( $X = 9,5$  mm;  $s = 0,55$ ;  $N = 10$ ) em relação à B-10 ( $\bar{X} = 8,7$  mm;  $s = 0,62$ ;  $N = 11$ ). Porém, não houve diferença ( $t = 1,3$ ;  $gl = 19$ ;  $p > 0,05$ ) na largura do corpo destes

Tabela 11 - Média e desvio padrão do volume ( $\text{cm}^3$ ) das desovas de Physalaemus cuvieri para seis poças da Reserva Florestal do Sacavém, bem como média dos postos (P) atribuídos aos valores de volume de desova.

| Poça  | X      | s      | n   | P      |
|-------|--------|--------|-----|--------|
| B-10  | 195,94 | 79,66  | 233 | 279,85 |
| E - 8 | 192,26 | 101,49 | 18  | 250,11 |
| A-13  | 189,84 | 79,88  | 12  | 268,75 |
| E-14  | 187,91 | 74,30  | 125 | 260,14 |
| C - 1 | 186,65 | 61,46  | 30  | 264,15 |
| A-22  | 165,76 | 75,91  | 102 | 216,53 |

Tabela 12 - Diferença entre as médias dos postos ( $|P_1 - P_2|$ ) atribuídos aos valores de volume de desova de Physalaemus cuvieri, para os 15 pares possíveis de comparação entre as seis poças da Reserva Florestal do Sacavém, bem como a diferença mínima significativa (d.m.s.) para cada par analisado.

| Poça 1- Poça 2 | $ P_1 - P_2 $ | d.m.s. |
|----------------|---------------|--------|
| B-10 - E-8     | 29,74         | 107,70 |
| B-10 - A-13    | 11,1          | 130,32 |
| B-10 - E-14    | 19,71         | 48,81  |
| B-10 - C-1     | 15,7          | 85,40  |
| B-10 - A-22    | 63,32 *       | 52,27  |
| E-8 - A-13     | 18,64         | 164,07 |
| E-8 - E-14     | 10,03         | 110,99 |
| E-8 - C-1      | 14,04         | 131,26 |
| E-8 - A-22     | 33,58         | 112,55 |
| A-13 - E-14    | 8,61          | 133,05 |
| A-13 - C-1     | 4,6           | 150,37 |
| A-13 - A-22    | 52,22         | 134,36 |
| E-14 - C-1     | 4,01          | 89,51  |
| E-14 - A-22    | 43,61         | 58,74  |
| C-1 - A-22     | 47,62         | 91,44  |

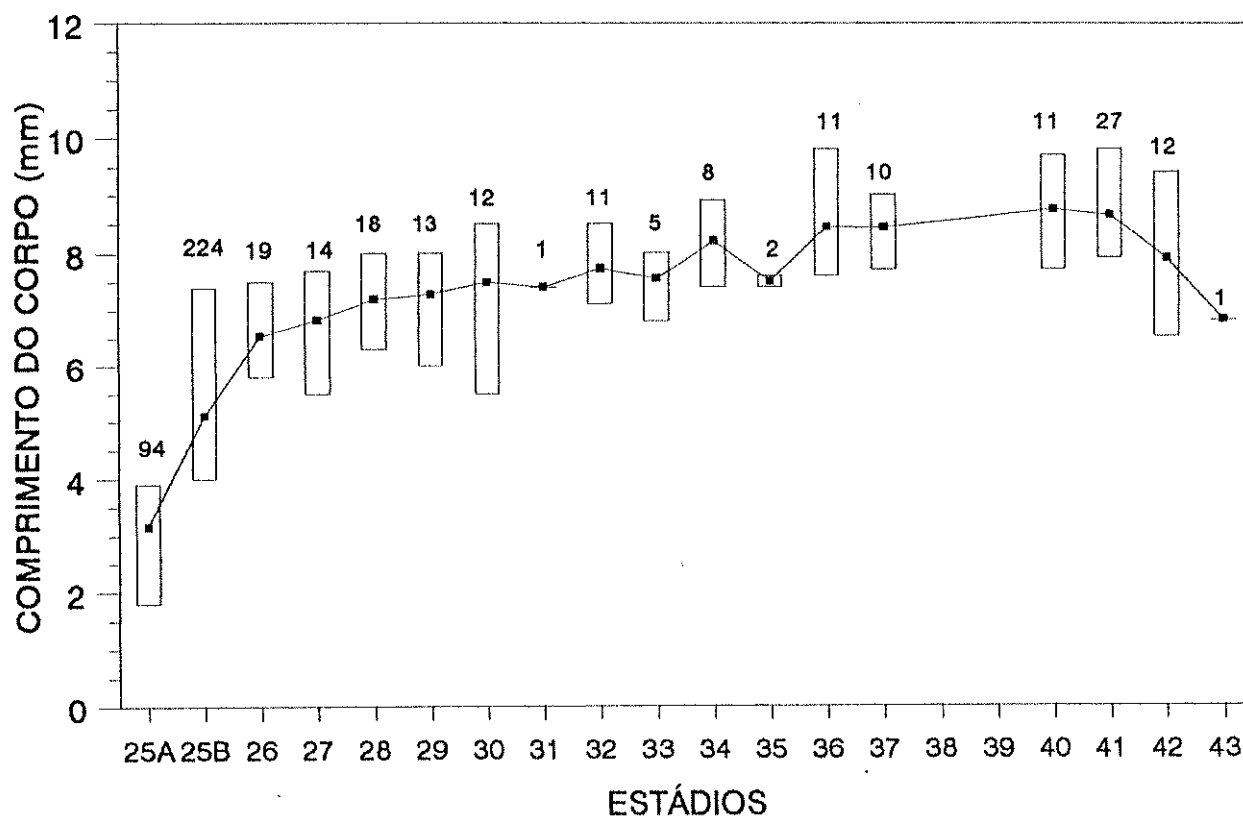


Fig. 18 - Comprimento máximo e mínimo do corpo de girinos de *Physalaemus cuvieri* encontrados em diferentes estádios de desenvolvimento na poça B-10, Reserva Florestal do Sacavém, MA, de abril a julho de 1992. Os quadrados escuros representam a média do comprimento do corpo em cada estádio. Os números acima das barras referem-se ao número de girinos medidos. Na barra do estádio 25A podem estar incluídas larvas em estádio 23 e 24.

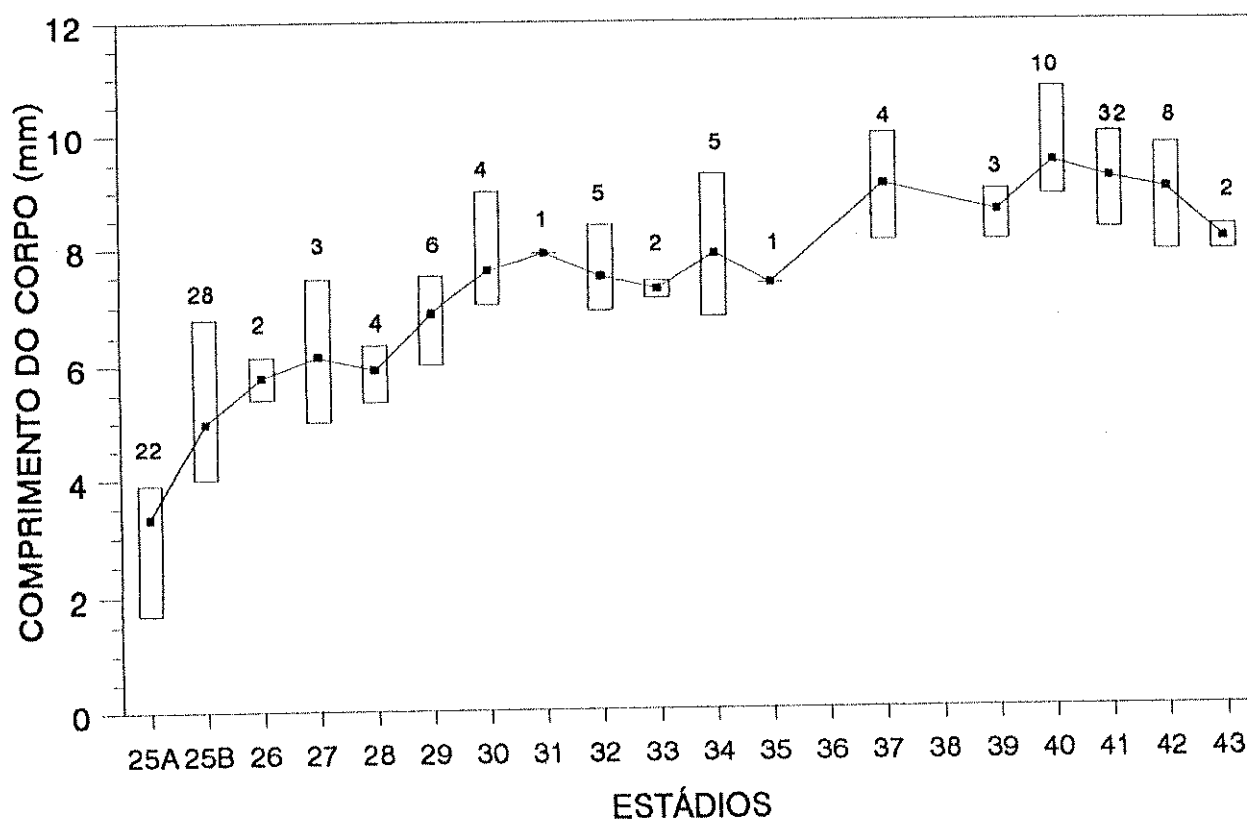


Fig. 19 - Comprimento máximo e mínimo do corpo de girinos de *Physalaemus cuvieri* encontrados em diferentes estádios de desenvolvimento na poça E-14, Reserva Florestal do Sacavém, MA, em março e abril de 1992. Os quadrados escuros representam a média do comprimento do corpo em cada estágio. Os números acima das barras referem-se ao número de girinos medidos. Na barra do estágio 25A podem estar incluídas larvas em estágio 23 e 24.



mesmos girinos na poça E-14 (média retransformada = 5,2 mm; limites de confiança de 95 % = 4,8 e 5,7) em comparação à poça B-10 (média retransformada = 4,9 mm; limites de confiança de 95 % = 4,4 e 5,3).

Na poça B-10 o CRA dos girinos de *P. cuvieri* em estágio 41 na época de meados de abril a meados de maio (média retransformada = 8,4 mm; limites de confiança de 95 % = 8,0 e 8,7; N = 7) foi significativamente menor ( $t = 2,1$ ;  $gl = 25$ ;  $p < 0,05$ ) do que na época de início a final de junho (média retransformada = 8,7 mm; limites de confiança de 95 % = 8,5 e 8,9; N = 20). Na poça E-14, o CRA em estágio 41 no primeiro dia de amostragem (2 de abril:  $X = 9,0$  mm;  $s = 0,31$ ; N = 8) foi menor do que no último (22 de abril:  $X = 9,5$  mm;  $s = 0,32$ ; N = 7), mas a análise de variância não revelou diferença ( $F = 2,04$ ;  $gl = 3, 28$ ;  $p = 0,13$ ) entre os quatro dias de amostragem (7 de abril:  $\bar{X} = 9,2$  mm;  $s = 0,60$ ; N = 10; 13 de abril:  $\bar{X} = 9,1$  mm;  $s = 0,47$ ; N = 7). Estes resultados corroboram parcialmente a idéia de diferenças no tamanho na metamorfose em diferentes épocas de desenvolvimento. Porém, devido à instabilidade climática de 1992, as épocas que eu determinei para comparação não representaram adequadamente início e meio, ou fase instável ou estável, da estação chuvosa.

O CRA de girinos de *P. cuvieri* no estágio 41 variou de 7,9 mm na poça B-10 a 10,0 mm na poça E-14, representando um aumento de 27 % no tamanho do corpo.

### **Mortalidade de Desovas e Girinos**

Houve mortalidade de ovos por dessecação e por predação. Os ovos da camada externa da desova dessecavam primeiro e o volume da desova diminuía gradativamente, podendo reduzir a 50% após cerca de 24 horas sem contato com a água.

A secagem da poça favoreceu a predação por formigas lava-pés *Solenopsis* sp. Os ataques por *Solenopsis*, que provocaram perda total das desovas antes de ocorrer dessecação, ocorreram em apenas três poças, possivelmente devido à distribuição espacial

das colônias deste inseto. Outras duas espécies de formigas, Camponotus sp. e uma Ponerinae não identificada, também carregavam ovos, embora em nenhuma ocasião tenha sido observada perda de um número grande de ovos.

Em três dias, nas poças C-1 e E-14, observei cobras (Chironius sp.) predando ovos, mas a minha presença as espantava e o consumo máximo que eu observei não ultrapassou 10 % da desova.

Observei uma ninfa de libélula de 1,5 cm de comprimento sobre uma desova, na poça E-8. Encontrei pequenas ninfas de odonata junto aos girinos que eclodiram de desovas que eu havia coletado em poças secas.

Na poça B-10, girinos de Leptodactylus labyrinthicus também predaram ovos. Em um caso, a desova já estava quase totalmente consumida, havendo oito girinos predadores nela. Em outra ocasião observei três girinos desta mesma espécie predando ovos pelo lado de baixo da desova, que fica em contato com a água. Esta observação foi casual, porque eu levantei a desova. Desta forma, provavelmente a predação de ovos por girinos desta espécie deve ser comum na poça B-10, embora seja difícil de observar. Além desses predadores, observei moscas cujas larvas são predadoras de ovos, embora só encontrasse essas larvas nas desovas de L. labyrinthicus e nunca de P. cuvieri.

A perda comprovada de desovas inteiras devido à predação por Solenopsis sp. foi de 3,0 % das desovas e por dessecação 13,9 % (Tabela 13). Todos os casos de predação por esta formiga ocorreram em desovas que ficaram no seco devido à diminuição da superfície de água das poças. Assim, houve uma perda de 16,9 % das desovas direta ou indiretamente devido à seca de 1992.

As maiores percentagens de mortalidade ocorreram nas poças A-13 (83,3%), D-19 (66,7%) e A-22 (55,3%). Nas outras poças a mortalidade variou de 0 a 13,3%. Para as seis poças com 12 ou mais desovas, a mortalidade não foi independente da poça ( $G = 181,32^*$ ,  $p < 0,001$ ,  $gl = 5$ ). A mortalidade nas duas poças do tipo A foi mais alta do que para as outras quatro poças (Tabela 14), talvez devido à menor compactação do solo pela

Tabela 13 - Mortalidade de desovas de Physalaemus cuvieri nas poças estudadas da Reserva Florestal do Sacavém, MA.

| Poça  | Desovas sobreviventes | Nº desovas dessecadas | Nº desovas predadas | mortalidade de desovas por poça (%) |
|-------|-----------------------|-----------------------|---------------------|-------------------------------------|
| A-13  | 2                     | 7                     | 3                   | 83,3                                |
| D-19  | 1                     | 2                     | 0                   | 66,7                                |
| A-22  | 51                    | 63                    | 0                   | 55,3                                |
| C - 1 | 26                    | 0                     | 4                   | 13,3                                |
| E-14  | 120                   | 0                     | 10                  | 7,7                                 |
| E - 8 | 17                    | 1                     | 0                   | 5,6                                 |
| B-10  | 240                   | 5                     | 0                   | 2,0                                 |
| C - 2 | 5                     | 0                     | 0                   | 0,0                                 |
| C - 5 | 2                     | 0                     | 0                   | 0,0                                 |
| C - 6 | 1                     | 0                     | 0                   | 0,0                                 |
| C-17  | 2                     | 0                     | 0                   | 0,0                                 |
| Total | 467                   | 78                    | 17                  | 16,9                                |

Tabela 14 - Resultado do teste de heterogeneidade (procedimento de acordo com Sokal & Rohlf, 1981) em relação à mortalidade para as seis poças com maior número de desovas de *Physalaemus cuvieri* estudadas na Reserva Florestal do Sacavém, MA. O valor crítico constante para  $G_H$  é  $\chi^2 = 11,070$ ,  $p = 0,05$ ,  $gl = 5$ .

| Conjuntos de Poças             | $G_H$     |
|--------------------------------|-----------|
| A-13 - A-22                    | 3,899     |
| A-13 - A-22 - C-1              | 25,090 *  |
| B-10 - E-8 - E-14              | 6,730     |
| B-10 - E-8 - E-14 - C-1        | 10,495    |
| B-10 - E-8 - E-14 - C-1 - A-22 | 155,020 * |

ausência de tráfego de veículos, aliada à presença de vegetação no seu interior, que contribuíam para uma secagem rápida da poça, mesmo quando o volume de água era grande. Por exemplo, a poça A-22 apresentou 63 desovas no dia 26 de março, estando completamente cheia ( $544 \text{ m}^2$  de índice de área de superfície) e com profundidade máxima, fora da “depressão”, de 0,75 m. No dia seguinte, a área ainda foi a mesma, mas a profundidade abaixou para 0,30 m. A seguir, a poça já estava com a área reduzida e desmembrada em alguns pontos e a profundidade não passava de 0,05 m. No quarto dia, havia água apenas na “depressão”.

Dos 5966 ovos das oito desovas do início da estação chuvosa, 175 (2,93 %) foram inviáveis e dos 2317 das quatro desovas do meio daquela estação, 67 (2,89 %) também o foram, não havendo diferença na viabilidade de ovos entre o início e o meio da estação chuvosa. Assim, considerando-se as 12 desovas conjuntamente, 2,92 % (242 em 8283) dos ovos foram inviáveis. Analisando estas desovas separadamente e excluindo quatro desovas possivelmente comunitárias do início da estação, a percentagem de inviabilidade por desova variou de 0,4 a 20,5 %, com média de 5,4 %. A grande maioria desses ovos inviáveis não desenvolveu um embrião, tratando-se possivelmente de ovos não fertilizados.

Assim, considerando-se o número médio de ovos em uma desova como sendo 457 (média ponderada das 24 desovas de 1991), havendo perda de 16,9 % devido à seca e de 3 % por inviabilidade, 207.016 girinos podem ter eclodido nas poças estudadas em 1992. Mesmo considerando-se outras perdas por predação e talvez parasitismo, este número representa uma boa aproximação, uma vez que as maiores perdas já estão computadas.

Usando a equação de regressão para estimar o número médio de ovos por desova em cada poça em função do índice de volume médio para as desovas que atingiram o final de desenvolvimento (desovas viáveis), ajustado pela proporção de ovos inviáveis, estimei o número de girinos que eclodiram por poça (Tabela 15). O número total de

Tabela 15 - Número médio de ovos por desova estimado por regressão e número estimado de girinos de Physalaemus cuvieri que eclodiram em cada poça estudada na Reserva Florestal do Sacavém, MA.

| POÇA  | Número médio<br>de ovos/desova | Número de<br>desovas viáveis | Número de<br>ovos inviáveis | Número de girinos<br>que eclodiram |
|-------|--------------------------------|------------------------------|-----------------------------|------------------------------------|
| B-10  | 577                            | 240                          | 4.157                       | 134.323                            |
| E-14  | 566                            | 120                          | 2.044                       | 65.876                             |
| A-22  | 534                            | 51                           | 828                         | 26.406                             |
| C - 1 | 564                            | 26                           | 441                         | 14.223                             |
| E - 8 | 572                            | 17                           | 292                         | 9.432                              |
| C - 2 | 579                            | 5                            | 86                          | 2.809                              |
| C - 5 | 714                            | 2                            | 42                          | 1.386                              |
| A-13  | 569                            | 2                            | 34                          | 1.104                              |
| C-17  | 490                            | 2                            | 30                          | 950                                |
| C - 6 | 565                            | 1                            | 17                          | 548                                |
| D-19  | 520                            | 1                            | 15                          | 505                                |
| TOTAL |                                |                              |                             | 257.562                            |

girinos estimado desta forma (257.562) é cerca de 25% maior do que através da média ponderada (207.016), possivelmente porque inclui desovas comunitárias com espumas unidas (consideradas visualmente como uma desova única), além de considerar a mortalidade de desovas em cada poça separadamente (por exemplo, a poça A-22, terceira em número de desovas, apresentou a maior mortalidade mas o menor volume médio de desovas, o que leva a um menor número de ovos estimados perdidos do que se este menor volume não fosse considerado). A percentagem de mortalidade de desovas não foi correlacionada significativamente com o número médio de ovos por desova em cada poça ( $r = -0,29$ ;  $p = 0,38$ ;  $N = 11$ ), indicando que as fêmeas não produzem desovas menores em lugares mais arriscados.

Apenas em duas poças, B-10 e E-14, houve sucesso no desenvolvimento larvário de *P. cuvieri*, com larvas completando a metamorfose. Na poça B-10 houve tempo suficiente para o completo desenvolvimento de todos os girinos desta espécie, pois as últimas desovas ocorreram em 6 de junho e esta poça só secou em 1 de agosto. Estas duas poças apresentaram investimento reprodutivo, medido pelo número de desovas, muito acima das outras poças, exceto A-22, onde também ocorreu alto investimento. A maioria das desovas na poça A-22 ocorreu no início da estação chuvosa (março), sendo as larvas vítimas da imprevisibilidade ambiental, pois em anos mais chuvosos esta poça não seca tão cedo (obs. pess.).

Na poça E-14, supondo que as larvas a partir do estágio 42 poderiam sobreviver quando a poça secou (26 de abril), os girinos provenientes de desovas postas até o dia 25 de março poderiam metamorfosear. Contrariamente, larvas de pelo menos 109 desovas não tiveram tempo para atingir a metamorfose.

Na poça A-13, que permaneceu seca de 21 a 24 de março, encontrei os girinos apenas no dia 26 de março, em estádios intermediários de desenvolvimento (28 e 29). Não observei esta poça com água por mais de três dias seguidos, o que demonstra que algumas larvas possuem resistência à dessecação, podendo sobreviver em locais úmidos e

sombreados por até 4 d. Na poça A-22 encontrei girinos apenas no período de 1 a 7 de abril. Esta poça estava seca no dia 4 e na manhã do dia 5 de abril e secou novamente no dia 10, só voltando a manter água de 05 a 10 de junho.

A secagem das poças interrompeu o desenvolvimento larvário nas poças C-1, E-8 e D-19. Na poça C-2, girinos provenientes das desovas de abril também não puderam completar o desenvolvimento por causa da seca. Porém, parei de encontrar os girinos das duas primeiras desovas postas em C-2, bem como girinos das poças C-5 e C-17, antes da secagem destas poças, e desconheço a causa da mortalidade. Nas poças C-2 e C-17 não encontrei predadores aquáticos e havia girinos de outras espécies (Tabela 8) até a secagem da poça. Na poça C-5 não encontrei a partir de abril nem as duas espécies de Leptodactylus, nem P. cuvieri, embora encontrasse ninfas de libélula até a secagem desta poça.

Não observei a predação de girinos pelos predadores aquáticos. Formigas (Solenopsis sp.) predaram larvas de P. cuvieri na poça C-1, nos dias 9 e 11 de abril, devido à diminuição da área de superfície e secagem desta poça, respectivamente. No dia 9, essas formigas predaram cerca de 70 girinos, que estavam amontoados no chão úmido em um círculo de 5,5 cm de diâmetro. Havia mais cinco agrupamentos de girinos como este em partes da poça que tinham secado e, no dia seguinte, observei rastros das formigas nestes locais, indicando que elas predaram as larvas. No dia 11, quando a poça estava completamente seca, as formigas atacaram mais dois aglomerados de girinos ainda vivos, um com cerca de 45 girinos e outro com cerca de 30.

Na poça B-10 ocorreram 240 desovas viáveis e 134.323 girinos eclodiram e na poça E-14 houve 120 desovas viáveis e eclosão de 65.876 girinos (Tabela 15). Porém, na poça E-14, apenas os girinos das 17 desovas viáveis postas até 25 de março tiveram tempo para metamorfosear, ou seja, apenas 14,2 % (9.354) desses girinos poderiam completar a metamorfose, se não houvesse outra causa de mortalidade. Assim, a grande parte do recrutamento, desconsiderando outras causas de mortalidade, ocorreu na poça B-



10, onde só houve perda de 2,0 % de desovas devido à seca (Tabela 13). Na poça E-14 houve perda de 7,7 % das desovas e, potencialmente se não houvesse outra causa de mortalidade, de 85,8 % das larvas, totalizando 93,5 % de mortalidade pela seca.

O recrutamento total, se não houvesse outras causas de mortalidade, seria de 143.677 indivíduos, o que representa 55,8 % do total dos girinos que eclodiram em todas as poças estudadas. De um modo geral, excluindo-se 1,4 % (3.490) do total dos girinos que eclodiram, cuja causa de mortalidade foi desconhecida (provenientes de duas desovas da poça C-2 e das desovas das poças C-5 e C-17), a seca pronunciada de 1992 acarretaria 42,8 % de mortalidade das larvas de P. cuvieri, além da perda de 16,9 % das desovas, totalizando no máximo 59,7 % de perdas até a metamorfose, se não considerarmos outras causas de mortalidade.

## Discussão

### Distribuição Espacial de Machos, Desovas, Girinos e Predadores Aquáticos

Piorski & Andrade (1992, manuscrito em preparação) constataram a maior ocorrência de machos cantores de P. cuvieri em locais mais rasos e em uma subárea dentro da poça A-22, onde havia predomínio de ciperáceas e gramíneas. Da mesma forma, constatei maior utilização de sítios de canto em locais rasos e onde havia apoio (e.g., vegetação, borda da poça), embora machos desta espécie possam coaxar flutuando sem apoio em locais mais fundos (Cardoso, 1981).

Não existem registros na literatura da ocorrência de duetos em anuros (C.F.B. Haddad, com. pess.). Cantos em duetos existem quase exclusivamente em aves tropicais, sendo suas funções, provavelmente diversas, ainda muito controvertidas, podendo envolver reconhecimento individual de parceiros sexuais (Vielliard, 1987). A função da emissão de duetos por machos de P. cuvieri não está esclarecida, embora em várias

observações tenha sido a última forma de comunicação antes de uma interação física agressiva entre machos que mantinham sítios de canto próximos.

Este estudo revelou a maior utilização de determinadas poças por fêmeas de *P. cuvieri*, sendo as do tipo A, B e E as mais utilizadas. O tamanho (área de superfície e profundidade) e a disponibilidade (número de dias com água e número máximo de dias consecutivos com água) da poça influenciaram o número de desovas. Além disso, a vegetação no interior das poças do tipo A e a grande quantidade de matéria orgânica nas poças do tipo E, provavelmente foram importantes. A vegetação interior fornece apoio e proteção para os ninhos de espuma e abrigo e alimento (aumento de matéria orgânica e de substrato para crescimento do perifiton) para as larvas. A grande quantidade de matéria orgânica nas poças do tipo E provavelmente favorece a alimentação das larvas da espécie estudada.

Havendo outras poças próximas, as do tipo D nunca foram utilizadas, sendo aparentemente muito pobres em microorganismos e provavelmente não fornecendo alimento suficiente para os girinos. A ausência de vegetação interior ou marginal nessas poças provavelmente contribui para torná-las locais inapropriados para desova e desenvolvimento larvário, pois não fornece apoio ou proteção para as desovas e nem abrigo ou alimento adicional para as larvas. As poças do tipo C apresentaram uma situação intermediária, provavelmente devido à presença de vegetação marginal, sendo utilizadas apenas na ausência de poças dos tipos A ou E.

O tamanho da poça talvez represente um bom indicador momentâneo do “tempo provável de permanência da poça” para os anuros. Porém, em anos secos como 1992, a imprevisibilidade é grande e mesmo as poças maiores, como a A-22, podem manter água por pouco tempo, acarretando grande mortalidade dos ovos e das larvas. Nestes casos a estratégia favorecida deve ser o “bet-hedging” (Schaffer, 1974; Stearns, 1976; Begon *et al.*, 1990), aumentando a probabilidade de que alguma coorte sobreviva até a metamorfose, mesmo em poças aparentemente menos favoráveis.

A maior utilização de determinadas poças dentro dos grupos indica que as fêmeas não evitam as poças que contenham mais desovas coespecíficas, especialmente se compararmos as poças C-1 e C-2, que são muito semelhantes e separadas por poucos metros. Porém, mais dados são necessários para esclarecer se isto também ocorre em densidades mais altas do que as encontradas neste estudo.

As três desovas que ocorreram na poça D-19 foram depositadas dois dias após o maior pico no número de desovas (15 de abril), quando possivelmente havia um grande estímulo para a reprodução. Os indivíduos que se reproduziram nesta poça poderiam estar deslocando-se, talvez à procura de melhores sítios de reprodução. Em anos anteriores eu observei também desovas em poças semelhantes a esta e isoladas, ao longo da estrada. Como a fêmea ovulada libera os óvulos mesmo na ausência do macho (obs. pess.), talvez a melhor estratégia no caso das fêmeas aptas reprodutivamente em uma determinada noite seja acasalar onde houver um sítio disponível, mesmo não sendo o mais adequado, evitando a perda do investimento reprodutivo.

Barreto & Andrade (1995) constataram também uma grande proporção de desovas ancoradas de P. cuvieri, geralmente em vegetação. Sexton & Ortleb (1966) sugeriram que as fêmeas de P. pustulosus preferem ancorar as desovas para ter apoio para suas patas anteriores durante a construção do ninho. Este apoio não é necessário nesta espécie (cf. Ryan, 1985) e nem em P. cuvieri (Hödl, 1990; este estudo; mas veja Bokermann, 1962), embora um apoio das patas posteriores no solo ou na vegetação possa ser importante para a homogeneidade e formato do ninho (Hödl, 1990). A vegetação pode proteger o ninho contra predadores, como verificou Howard (1978) para Rana catesbeiana, ou contra agentes físicos, como a dessecação, o vento e as chuvas fortes que podem afetar a consistência da espuma da desova (obs. pess.). O vento ou as chuvas fortes podem também expor a desova à predação, por exemplo por formigas, ao provocarem o seu carreamento para locais secos ou muito rasos. Na ausência da vegetação, desovas ancoradas em outras desovas (comunitárias) podem também, como sugeriu Ryan (1985), estar sujeitas a uma

menor predação e dessecação do que ninhos isolados, devido à menor relação superfície/volume.

Apesar da importância dos sítios de desova adequados, um local apropriado para o desenvolvimento larvário pode ser mais importante para o uso de uma poça pela fêmea, como indica a grande utilização da poça E-14. Nesta poça, embora as desovas ficassem expostas, havia muito alimento para as larvas (veja também a discussão sobre sítios de desenvolvimento larvário).

As fêmeas evitarem a parte da poça E-14 onde ocorre tráfego de veículos é um comportamento importante, que pode ser selecionado em anuros que ocorrem comumente próximos a edificações humanas. Fêmeas sem este comportamento podem facilmente perder todo o seu esforço reprodutivo, como a que ancorou o ninho no pneu de um caminhão estacionado (Barreto & Andrade, 1995). A razão pela qual as fêmeas evitaram aqueles locais não é clara, mas é possível que a própria perturbação na água e iluminação causada pela passagem dos veículos, espantasse as fêmeas para as partes da poça mais distantes do distúrbio. Nas poças do tipo C e D, onde também havia constante tráfego de veículos, ocorreram poucas desovas, possivelmente pelas razões discutidas acima sobre tipos de poça e não pelo trânsito de veículos em si. Na poça C-1, quarta em número de desovas (30), os ninhos ocorreram sempre na margem onde havia vegetação e não passavam veículos, sendo este primeiro fator possivelmente o principal.

A distribuição espacial agrupada dos sítios de desova, aparentemente não influenciada pela densidade, sugere a existência de microhabitats dentro da poça mais favoráveis à construção do ninho ou ao desenvolvimento larvário, como ocorreu para machos cantores na poça A-22 (Piorski & Andrade, 1992) e como observado para desovas de Rana catesbeiana (Howard, 1978) e Rana sylvatica (Seale, 1982). Na poça E-14, este padrão é também em parte uma consequência da percentagem relativamente alta de desovas comunitárias (veja abaixo), com as fêmeas sendo atraídas para desovar no mesmo sítio de oviposição.

A quantidade de desovas comunitárias foi bem menor do que as isoladas. Ryan (1985), que fez observações no Panamá, afirmou que P. pustulosus mostrou preferência por desovar comunitariamente, mas não apresentou dados quantitativos. Dobkin & Gettinger (1985), que coletaram dados em Trinidad, só observaram desovas únicas desta mesma espécie. Meus dados demonstram que a percentagem de desovas comunitárias em P. cuvieri pode variar entre poças e entre dias em uma mesma poça.

O maior número de espécies de anuros em fase larval nas duas maiores poças é esperado devido à maior heterogeneidade ambiental destes locais, que favorece a ocorrência de um maior número de espécies (e.g., Crump, 1974; Cardoso et al., 1989). Em 1990-1991, Piorski & Andrade (1992) observaram 10 espécies utilizando a poça A-22 para reprodução, o que não ocorreu em 1992 devido à seca.

A ocorrência de mais espécies predadoras nas poças maiores pode estar associada ao maior risco médio de insucesso devido à dessecação em áreas climaticamente imprevisíveis, que pode resultar no uso reduzido de poças menores. Outra possibilidade é a utilização de poças com maior variedade de presas, o que pode significar maior densidade ou disponibilidade de alimento. A maioria dos estudos sobre como os animais exploram um ambiente localmente variável aborda o comportamento alimentar, discutindo a teoria do forrageamento ótimo (Huntingford, 1984). A escolha do sítio de oviposição pode estar associada a uma maior área para alimentação, como no caso do afídeo Pemphigus betae, cujas fêmeas preferencialmente colocam ovos em folhas relativamente maiores de carvalho. Posteriormente, proles partenogênicas produzidas a partir destes ovos, em galhas, são significativamente maiores do que as produzidas a partir dos ovos colocados em folhas menores (Whitham, 1980 apud Huntingford, 1984).

A espécie que ocupou o maior número de poças foi P. cuvieri, seguida de P. hypocondrialis. Os girinos de P. cuvieri também apresentaram a distribuição espacial mais ampla de uma comunidade de anuros estudada em Botucatu, São Paulo, possivelmente

devido à oferta de sítios de reprodução (Rossa-Feres, 1989). Jim (1980) classificou esta espécie como pouco especializada e de ampla ocorrência naquela mesma região.

Não houve evidências de que as fêmeas de P. cuvieri evitam desovar em determinadas poças devido à presença de predadores ou competidores potenciais, como observaram Resetarits, Jr. & Wilbur (1989) para Hyla chrysoscelis em poças artificiais e Hopey & Petranka (1994) para Rana sylvatica em poças semi-naturais. Fêmeas de H. chrysoscelis evitaram sítios de oviposição com girinos coespecíficos e com predadores de ovos, no caso larvas da salamandra Ambystoma maculatum e peixes adultos Enneacanthus chaetodon. Segundo estes autores, este comportamento pode afetar a distribuição e a abundância de espécies que, como H. chrysoscelis, se reproduzem em pequenos lagos e poças temporárias. Rana sylvatica evitou poças com o peixe Lepomis auritus. Porém, diversos fatores como a distância entre poças (próximas nos experimentos destes dois trabalhos), os tipos de poças disponíveis e a imprevisibilidade climática devem afetar este tipo de comportamento e é possível que diferentes respostas sejam apresentadas por P. cuvieri em diferentes anos ou áreas de distribuição.

Ninfas de libélulas, que ocuparam o maior número de poças, possivelmente são os predadores mais importantes nas poças estudadas, como vem sendo registrado em outras áreas na Amazônia (Gascon 1989, 1992b).

A maior ocorrência dos girinos de P. cuvieri nas bordas da poça B-10 pode estar associada com a ocupação de locais mais rasos, como já foi observado por Cardoso et al. (1989) e Rossa-Feres (1989). Apesar da sobreposição em ocorrência das larvas de P. cuvieri e de S. rubra nas bordas da poça B-10, a morfologia, o comportamento e a ocupação na coluna d'água dessas larvas são distintas e interações competitivas, se ocorrerem, devem ser fracas.

## **Distribuição Temporal de Machos, Desovas, Girinos e Predadores Aquáticos e Abundância Relativa de Girinos e Predadores Aquáticos**

O baixo número de recapturas de machos marcados prejudicou o teste da hipótese sobre época preferencial da reprodução por um determinado macho. A atividade reprodutiva de um macho ao longo de toda a estação pode estar associada ao baixo custo de vocalização, como ocorre em *P. pustulosus* (Ryan, 1985). Bokermann (1962) também recapturou alguns machos marcados de *P. cuvieri* ao longo de 5 ou 6 meses. A baixa recaptura não deve estar associada com deslocamentos, pois, apesar da falta de dados sobre dispersão para a espécie estudada, não havia outro sítio favorável (local com coros de pelo menos 10 indivíduos) a menos de 2 km. A ausência de um horário definido de atividade máxima desta espécie no local estudado (Barreto & Andrade, 1995), quando o maior número de machos estaria vocalizando, pode ter reduzido a probabilidade de recapturas (o horário da coleta pode não ter coincidido com o horário de maior número de machos cantores). Do mesmo modo, indivíduos não capturados poderiam estar ativos em noites não amostradas, pois machos cantores podem apresentar grande variância no número de noites em atividade, como constatado por Ryan (1985) para *P. pustulosus*.

A quantidade diária e o acúmulo da precipitação chuvosa influenciaram o estabelecimento dos sítios de reprodução. Em anos anteriores, as poças do tipo A mantiveram água por períodos bem maiores de tempo, sendo utilizadas com maior frequência tanto por machos em atividade de vocalização, como para construção dos ninhos (Piorski & Andrade, 1992; obs. pess.). A interação entre a quantidade de chuva, a umidade relativa do ar e a temperatura influenciou a quantidade diária de desovas, sendo que a umidade relativa parece ser o fator climático mais importante.

O aumento simultâneo na percentagem de desovas comunitárias em todas as poças aparentemente foi uma resposta à ocorrência de um período relativamente grande (ca. 15 d) de pouca ou nenhuma chuva e menor umidade relativa. Esta resposta ocorreu

simultaneamente em locais distintos e distantes até mais de 2 km, o que exclui a possibilidade de ser uma resposta a fenômenos locais, como o tamanho do corpo de água, a predação ou a falta de apoio para o ninho. Assim, as fêmeas provavelmente são estimuladas a desovar comunitariamente principalmente devido a fatores climáticos, embora a interação entre chuva, umidade relativa e temperatura não tenha influenciado a quantidade diária de desovas comunitárias. A principal função das desovas comunitárias deve ser proteção contra dessecação. Não existe razão para acreditar que a proteção contra a predação ou o apoio para as desovas seriam associados a períodos de pouca chuva. Cardoso & Arzabe (1993) citam a ocorrência de desovas comunitárias após um período prolongado de estiagem em Pleurodema diplolistris, um leptodactílico com distribuição associada a ambientes xéricos.

Em poças temporárias um tempo de desenvolvimento larvário curto pode ser uma das principais características responsáveis pelo sucesso no recrutamento de jovens. Estimativas do tempo de duração da fase larvária de P. cuvieri na natureza variaram entre 30 a 60 dias (Bokermann, 1962; Cardoso, 1981; Andrade, 1987; Rossa-Feres, 1989; Barreto & Andrade, 1995; presente estudo) e no laboratório a metamorfose ocorre com cerca de 45 a 50 dias (Bokermann, 1962; Barreto & Andrade, 1995). Embora a estimativa apresentada no presente trabalho seja a mais precisa, pois as observações foram diárias, é provável que variações ocorram em diferentes ambientes. As comparações do desenvolvimento larvário entre as populações são quase sempre dificultadas por diferenças de temperatura (veja referências em Wilbur, 1984), pois temperaturas mais altas podem causar desenvolvimento mais rápido e crescimento mais lento (Smith-Gill & Berven, 1979).

O recrutamento de jovens nas poças B-10 e E-14 foi relativamente contínuo enquanto houve disponibilidade de água, em consequência do tempo de desenvolvimento rápido e da deposição contínua de desovas. Estas táticas, além da ocupação do maior número de poças em comparação aos outros anuros observados, são esperadas para uma



espécie oportunista de poças temporárias. Nas outras poças não houve recrutamento, o que será discutido no item “mortalidade de larvas”.

A diminuição da abundância de girinos na poça B-10 a partir de meados de maio, além de estar associada com o aumento relativo de predadores, também deve ser uma consequência da diminuição da chuva, que ocasionou uma diminuição da atividade reprodutiva de todas as espécies (obs. pess.). A predação pode diminuir a abundância de girinos (e.g. Morin, 1983; Wilbur, 1987; Gascon, 1992b), porém a abundância relativa pode depender do tipo de predador e da presença de espécies seletivamente predadas (Gascon, 1992b). Girinos de Physalaemus pustulosus foram seletivamente mais predados do que girinos de Phyllomedusa trinitatis por ninfas de uma espécie de odonata (Sherratt & Harvey, 1989). É possível que esta mesma relação aconteça com P. cuvieri e P. hypocondrialis, ou mesmo S. rubra, uma vez que a abundância dessas duas últimas espécies foi relativamente mais reduzida. Por outro lado, a predação de ovos de L. labyrinthicus por larvas de dípteros e cobras possivelmente favoreceu o sucesso reprodutivo de P. cuvieri pela diminuição do número deste predador na poça.

A proporção de predadores na poça E-14 sugere que após o estabelecimento dessa poça, em anos mais chuvosos, a predação pode ser um fator importante, afetando o tamanho populacional.

### **Tamanho de Desovas e Girinos**

O número médio de ovos por desova foi semelhante aos valores apresentados por Hödl (1990) e Barreto & Andrade (1995) para esta mesma espécie. O maior número de ovos nas desovas do início da estação chuvosa em relação ao meio da estação indica que fêmeas de P. cuvieri podem apresentar as mesmas adaptações fisiológicas sugeridas por Davidson & Hough (1969, *apud* Ryan, 1985) para P. pustulosus, resultando em desovas menores no meio da estação, mas que podem ser depositadas a

intervalos mais frequentes. Este tipo de estratégia, favorecida em ambientes imprevisíveis, pode aumentar a probabilidade de que o completo desenvolvimento de alguma coorte coincida com o período de retenção de água da poça. Do mesmo modo que espalhar a prole em diferentes habitats, este seria um caso de “bet-hedging”, reduzindo a correlação no sucesso entre as proles de um mesmo indivíduo (veja Frank & Slatkin, 1990). Porém, a ausência de dados sobre frequência de reprodução e idade ou tamanho na primeira reprodução de fêmeas de *P. cuvieri* prejudica a interpretação deste resultado.

Como durante a estação reprodutiva de 1992 não foi caracterizado um período longo de estabilidade, devido à pequena quantidade de chuva, é esperado que não tenha ocorrido diferenças no volume das desovas ao longo da estação (caso a suposição de Davidson & Hough se aplique a *P. cuvieri*). Realmente, as médias diárias do índice de volume das desovas na poça estudada mais duradoura (B-10) variaram pouco ao longo da estação, geralmente entre 150 e 200 cm<sup>3</sup>. Porém uma avaliação baseada em estimativa de volume é menos precisa do que em número de ovos, além do que desovas comunitárias com fusão de espuma podem influenciar o resultado, acarretando um falso aumento no tamanho da desova (duas desovas consideradas como uma).

O menor índice de volume médio das desovas na poça A-22 em relação à B-10 sugere a existência de diferentes táticas de investimento das fêmeas em diferentes poças. Porém, como não ocorreu diferença entre estas duas poças e as outras analisadas, incluindo a outra do tipo A, o tipo ou a disponibilidade da poça não parecem explicar este resultado. Menor tamanho ou idade de fêmeas que utilizaram a poça A-22 seria uma explicação, embora puramente especulativa.

*Physalaemus cuvieri*, como várias outras espécies de anuros (veja Andrade & Cardoso, 1991), passa por uma fase de crescimento inicial no estágio 25, chegando a atingir metade do tamanho máximo final observado (Andrade, 1987; Barreto & Andrade, 1995; presente estudo). O crescimento inicial rápido de girinos pode ser importante para diminuir o risco de predação (Travis, 1983; Crump, 1984).

O menor tempo de duração de uma poça ou o aumento de densidade devido à redução do seu tamanho podem acarretar um menor tamanho na metamorfose (Wilbur, 1987; Newman, 1989). Por outro lado, os modelos de otimização para prever o tamanho ótimo do corpo na metamorfose (Wilbur & Collins, 1973; Werner, 1986; Rowe & Ludwig, 1991) prevêem um maior tamanho em ambientes com muito recurso alimentar, em relação aos com pouco alimento, no caso das outras condições para o desenvolvimento não diferirem. Neste estudo, o tamanho na metamorfose foi maior em uma poça mais efêmera (E-14), do que em uma poça mais duradoura (B-10). A poça E-14 continha muita matéria orgânica e possivelmente oferecia mais recursos alimentares do que a poça B-10. Pfennig et al. (1991) constataram em poças artificiais que girinos de Scaphiopus multiplicatus criados em substrato com alta qualidade nutricional metamorfosearam com um tamanho significativamente maior do que os criados em substrato com baixa qualidade nutricional, independente do tempo de duração da poça.

A exemplo de Leips & Travis (1994), a percentagem de mudança em um carácter analisado, provavelmente causada pelas diferenças nas poças estudadas, pode representar a plasticidade deste carácter. Assim, a plasticidade no CRA de girinos de P. cuvieri em estágio 41 (aumento de 27 %) foi igual à observada por Pfennig et al. (1991) para Scaphiopus multiplicatus criados em poças artificiais com substrato de baixa a alta qualidade nutricional. Esta espécie de reprodução explosiva ocorre em desertos e campos áridos do oeste da América do Norte e os girinos se desenvolvem rapidamente em poças muito efêmeras. A plasticidade no CRA destas duas espécies foi relativamente maior do que a verificada na metamorfose para Hyla gratiosa (23 %) e para Hyla cinerea (21 %) por Leips & Travis (1994), submetidas em laboratório a mudanças na disponibilidade de alimento durante o desenvolvimento em duas diferentes temperaturas. As variações no tamanho do corpo na metamorfose destas duas espécies de Hyla foram causadas primariamente pelas mudanças na disponibilidade de alimento e o tamanho final do corpo

foi determinado pelos níveis de alimento disponíveis nos últimos estádios de desenvolvimento.

O modelo de Leips & Travis (1994) para explicar porque as mudanças no nível de alimento (muito para pouco) que ocorrem no início do desenvolvimento afetam o período larval, ao passo que mudanças tardias no nível do alimento influenciam mais o tamanho do corpo na metamorfose, não parece se adequar bem para espécies com o padrão de crescimento e desenvolvimento de P. cuvieri. Segundo este modelo, no início do desenvolvimento larval, a maioria dos recursos seria alocada para o desenvolvimento e pouco para o crescimento, o que não ocorre em P. cuvieri. Por outro lado, a época que estes autores consideraram como inicial de desenvolvimento correspondeu aos estádios 28-30 da tabela de Gosner (1960). Para avaliar se mudanças nos recursos alimentares interferem no crescimento ou desenvolvimento de espécies como P. cuvieri, o tratamento inicial deveria ocorrer durante a fase de crescimento do estágio 25.

Apesar da diferença na magnitude da plasticidade entre os dois hilídeos e P. cuvieri e S. multiplicatus ser pequena, o sentido do aumento está de acordo com as previsões de Wilbur & Collins (1973) de menor plasticidade no tamanho na metamorfose em espécies que utilizam poças permanentes (H. cinerea). Hyla gratiosa, que está em uma posição intermediária, utiliza quase exclusivamente poças temporárias relativamente profundas, onde o risco de dessecação é baixo (Blouin, 1992; Leips & Travis 1994), ao passo que P. cuvieri e S. multiplicatus são encontrados comumente em poças temporárias rasas, onde o risco de dessecação é maior.

### **Mortalidade de Desovas e Girinos**

A predação de ninhos de espuma de leptodactilídeos por artrópodes é bem conhecida. Os predadores incluem aranhas, vespas e larvas de besouros da família Dytiscidae e de dípteros da família Ephydriidae (revisão em Villa et al., 1982). Formigas

Solenopsis sp., Ectatoma sp. e Camponotus sp. (Cardoso, 1981; presente estudo) e ninfas de odonata (Downie, 1988) predam ovos de Physalaemus. Dos predadores de desovas que eu observei neste estudo, Solenopsis sp. foi o que mais prejudicou o investimento reprodutivo de P. cuvieri, ressaltando a importância deste predador em habitats imprevisíveis. Em anos mais chuvosos o impacto da predação por estas formigas deve ser menor, devido à menor exposição dos ninhos.

Eu observei larvas de dípteros predando desovas de P. cuvieri em uma poça em São Paulo (Andrade, 1987). Aparentemente houve uma preferência dos dípteros, no local de estudo, para colocar ovos nos ninhos de L. labyrinthicus, talvez devido ao tamanho bem maior destes ninhos, em relação aos de P. cuvieri, tornando-os mais conspícuos. Este ataque de dípteros nas desovas de L. labyrinthicus possivelmente favoreceu o sucesso reprodutivo de P. cuvieri, como sugerido anteriormente (veja “Abundância de Predadores”), uma vez que a intensidade de predação por esses girinos pode ser alta, com o consumo de desovas inteiras.

As pequenas ninfas de odonata encontradas junto aos girinos de ninhos fora da água sugerem que os ovos de libélula foram depositados na própria desova do anuro. A superfície branca e brilhante do ninho de espuma talvez atraia fêmeas de libélulas para oviposição. Dois gêneros de ditiscídeos colocam ovos nos ninhos de espuma de Physalaemus pustulosus (Villa et al., 1982), mas este comportamento nunca foi relatado para odonatas. Como ressaltado por esses autores, esta adaptação assegura abundante suprimento alimentar para o desenvolvimento destes insetos, o que é especialmente crítico em pequenas poças temporárias.

A predação de ovos de Hyla albopunctata por girinos de L. labyrinthicus foi relatada por Cardoso & Sazima (1977). O comportamento de predação de ninhos de espuma pela porção da desova que fica em contato com a água foi observado em girinos de Agalychnis callidryas (Ryan, 1985) e Leptodactylus fuscus (Downie, 1988) para P. pustulosus e de L. labyrinthicus (presente estudo) para P. cuvieri. Além deste

comportamento, observei que os girinos de L. labyrinthicus conseguem penetrar no ninho de P. cuvieri para se alimentar de ovos. Embora eu não tenha observado a predação por L. fuscus, as larvas dessa espécie desenvolvem-se em poças também ocupadas por P. cuvieri, sendo provável que ela ocorra.

Embora algumas cobras predem comumente girinos de poças (Duellman & Trueb, 1986), relatos da predação de ovos de anuros são raros. As cobras do gênero Leptodeira predam ovos de hílideos da subfamília Phyllomedusinae (Duellman, 1958 *apud* Duellman & Trueb, 1986) e no presente estudo constatei predação de ovos de dois leptodactílideos por outros colubrídeos.

O ano de estudo foi caracterizado por pouca chuva, irregularmente distribuída. Apesar disto, a perda de 16,9 % das desovas de P. cuvieri por dessecação (e predação por formigas) foi pequena e o recrutamento das larvas das desovas sobreviventes seria alto, na ordem de 140.000, representando cerca de 60 % de sobrevivência, se não houvesse outras causas de mortalidade.

Como a eclosão das desovas de P. cuvieri ocorre cerca de 72 h após a sua deposição (Bokermann, 1962; Barreto & Andrade, 1995), a proteção contra dessecação conferida pela espuma foi maior no terço inicial do desenvolvimento embrionário (até 24h), como também verificado por Downie (1988) para P. pustulosus.

A percentagem média de inviabilidade dos ovos por desova (5%) foi semelhante ao valor de 4% encontrado por Ryan (1985) para P. pustulosus, embora a amplitude seja bem menor em P. cuvieri (0 a 21% *versus* 0 a 76%). Assim, as fêmeas dessas duas espécies perdem quantidades semelhantes de energia investida na reprodução, devido ao não desenvolvimento de ovos. Ryan (1985) verificou que a diferença de tamanho entre o macho e a fêmea do casal de P. pustulosus, e não o tamanho do macho ou da fêmea isoladamente, explicava a variação no número de ovos inviáveis, o que também pode ocorrer para P. cuvieri. Assim, provavelmente os casais com menor disparidade de tamanho conseguirão as maiores percentagens de fertilização de ovos.

Os girinos de Leptodactylus fuscus (Downie, 1984) e de Leptodactylus mystaceus (Caldwell & Lopez, 1989) podem permanecer por várias semanas no ninho porque são capazes de refazer a espuma. Não observei este comportamento em P. cuvieri, mas algumas larvas sobrevivem até 4d em local úmido e sombreado.

A seca pronunciada que ocorreu em 1992 no local de estudo afetou o estabelecimento dos sítios de reprodução utilizados por P. cuvieri e diminuiu o período da atividade reprodutiva e o número de desovas e girinos dessa espécie. A principal causa da mortalidade identificada na fase larvária foi a dessecação, excetuando-se a única poça relativamente mais duradoura (B-10), onde este fator foi pouco importante, não ocorrendo morte de larvas por dessecação. Esta exceção demonstra que a importância relativa de diferentes pressões seletivas pode diferir entre poças temporárias e, provavelmente, entre épocas do desenvolvimento larval (fases de formação, estabilidade e declínio de uma poça temporária).

Considerando-se toda a população estudada, o impacto da seca foi bem maior sobre as larvas (mortalidade máxima de 43%) do que sobre as desovas, acarretando uma perda total máxima de 60 % no recrutamento de jovens em um ano muito seco para a região. Porém, considero que a maior consequência para a população estudada foi o fato de praticamente todo o recrutamento ser proveniente de uma única poça, o que pode alterar a distribuição espacial da população. Isto demonstra a fragilidade de locais marginais em anos de adversidade climática, bem como sugere a importância de seleção para dispersão em metapopulações de anuros que ocupam poças temporárias.

## DESENVOLVIMENTO LARVÁRIO EM POÇAS ARTIFICIAIS

### INTRODUÇÃO

A maioria dos estudos experimentais com girinos em poças artificiais aborda a competição (efeitos de densidade) intra ou interespecífica, na presença ou não da predação, utilizando espécies da região temperada (e.g., Morin, 1983; Newman, 1989; Griffiths, 1991). Geralmente as espécies utilizadas se reproduzem em poças temporárias e pertencem aos gêneros Bufo (Bufonidae), Hyla (Hylidae), Rana (Ranidae) e Scaphiopus (Pelobatidae).

Em região tropical, ao meu conhecimento, Gascon (1992a) realizou o único trabalho experimental no campo com girinos abordando competição. Este autor, utilizando pequenas bacias plásticas (0,45 m de diâmetro e 0,19 m de profundidade) alocadas em uma área de floresta tropical na Amazônia Central (ao norte de Manaus, Brasil), investigou experimentalmente o efeito da fenologia reprodutiva na competição entre Epipedobates femoralis (Dendrobatidae), Osteocephalus taurinus e Phyllomedusa tomopterna (ambos Hylidae). Além deste estudo, Schmuck *et al.* (1994) analisaram em laboratório os efeitos da densidade (intraespecífica e, no caso, a sua relação com a deterioração da qualidade da água) em duas espécies, uma delas com duas subespécies, do gênero Hyperolius (Hyperoliidae), anuros comuns nas savanas africanas.

Assim, o presente trabalho é o primeiro estudo experimental de autoecologia em poças artificiais (2,4 m<sup>2</sup> de área de superfície e 0,30 m de profundidade) com larvas de um anuro tropical, no caso em uma região com as estações chuvosa e seca bem definidas. É também o primeiro estudo deste tipo conduzido com um gênero (Physalaemus) da família Leptodactylidae, analisando uma espécie (P. cuvieri) que ocupa poças temporárias em áreas abertas.



Em dois experimentos eu investiguei, na ausência da predação, (1) os efeitos da secagem progressiva da poça e da densidade dos girinos sobre o crescimento e o desenvolvimento larvário de uma coorte de *P. cuvieri* e (2) os efeitos da época do desenvolvimento larvário e da densidade dos girinos sobre o crescimento e o desenvolvimento larvário de duas coortes desta espécie. Poucos trabalhos relacionaram a interação entre os efeitos da densidade dos girinos (ou da disponibilidade de alimento) e da duração do habitat (e.g. Wilbur, 1987; Pfennig *et al.*, 1991). Nenhum estudo abordou o efeito da sobreposição parcial sobre o desenvolvimento de coortes. Porém, Morin *et al.* (1990) analisaram o efeito da sucessão (sem sobreposição) de coortes de *Hyla andersonii* e alguns autores estudaram o efeito da época do desenvolvimento sobre espécies, e não coortes, diferentes (e.g., Wilbur & Alford, 1985; Morin, 1987; Gascon, 1992a). Werner (1994) examinou, em gaiolas dentro de uma poça, as interações competitivas intra e interespecíficas de duas espécies do gênero *Rana* (*R. catesbeiana* e *R. clamitans*). Este autor utilizou duas classes de tamanho para representar duas coortes com idades diferindo em cerca de 1 ano, pois larvas destas espécies podem permanecer na fase larval por longos períodos.

As hipóteses que eu formulei para tentar responder as questões colocadas no início deste estudo, relativas às flutuações do nível de água da poça e à época do desenvolvimento larval, estão detalhadas na metodologia.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Poças Artificiais e Delineamento Experimental**

Utilizei caixas de amianto para simular as poças artificiais. Em 1990, testei a metodologia com seis caixas de 500 litros, colocadas em uma área aberta, próxima às edificações da CAEMA, na Reserva Florestal do Sacavem. As caixas encheram com água

da chuva. Onde eu adicionei matéria orgânica, ocorreu excesso de algas e morte de todos os girinos introduzidos, possivelmente por falta de oxigênio. Todas essas caixas foram furtadas no início da estação seca, inviabilizando a realização do trabalho experimental na própria Reserva.

Em outubro de 1990, 45 caixas de amianto de 1000 litros foram colocadas em um terreno plano, em área aberta, pertencente a um sítio de propriedade particular situado a cerca de 15 km da Reserva, no bairro do Calhau. Formei cinco fileiras de nove caixas, espaçadas por cerca de 0,50 m. Recobri o fundo de cada caixa com terra coletada no local e as caixas encheram com a água da chuva. Algas, ninfas de libélulas e girinos de Scinax rubra, os quais se desenvolveram até a metamorfose, colonizaram naturalmente as poças. Ainda na estação chuvosa de 1991, esvaziei algumas caixas para retirar as ninfas de libélulas, recobrimo-as novamente com terra e as cobrindo com tela de polietileno com malha de 1 mm<sup>2</sup>, deixando-as encher com água de chuva. Apesar dos cuidados tomados, ocorreu colonização por libélulas nestas caixas, possivelmente devido a ovos já presentes na terra utilizada. Durante a estação seca, limpei e esvaziei cada caixa, com auxílio de uma escova e sem produtos químicos, mantendo portanto os esporos das algas.

Em 1992, ano em que realizei os experimentos, tampei cada caixa com o mesmo tipo de tela, presa com elástico, antes da estação de chuvas começar (Fig. 20). Perfurei cada caixa a 30 cm de altura para encaixar um cano de PVC de 2 cm de diâmetro e cerca de 15 cm de comprimento, tampado também com tela, presa por arame. Desta forma, eu mantive a profundidade máxima de cada poça artificial em 0,30 m. Este valor fica na faixa de profundidade que girinos de P. cuvieri normalmente ocupam em poças naturais. A área de superfície de cada caixa perfazia 2,4 m<sup>2</sup>. As caixas novamente encheram com água da chuva. Diariamente inspecionei cada caixa, verificando o estado de conservação das telas e dos elásticos, substituindo-os quando necessário. Não introduzi alimento para evitar um florescimento de algas, que poderia inviabilizar o desenvolvimento



Fig. 20 - Vista geral das poças artificiais (caixas de amianto de 1000 litros), cobertas com tela, utilizadas para experimentação.

dos girinos, nem terra pela qual poderia ocorrer colonização de libélulas e de outros insetos.

A professora Marlúcia Correia coletou, no dia 19 de março, amostras das algas de 10 poças artificiais e, posteriormente, identificou cianobactérias (Phormidium sp., Chroococcum sp., Nostoc sp., Cylindrospermum sp. e Microcystis sp.) e chlorophyceas (Micrasterias sp. e Oedogonium sp.).

Nos dias 11 e 12 de maio eu medi a temperatura do ar e da água a 5 cm da superfície de 10 e 12 poças artificiais, respectivamente, entre 10:30 e 12:30 h, estando oito poças situadas na borda e 14 no meio. A temperatura do ar variou entre 29,0° e 35,5°C e a da água entre 30,5° e 36,0°C. A diferença da temperatura da água, em um mesmo horário, variou entre 0° e 3°C, estando a maior diferença entre poças situadas no meio.

No dia 31 de julho eu medi o pH de 13 poças artificiais, com medidor de pH digital e portátil (marca DIGIMED). O pH variou entre 7,0 e 7,3.

Todos os girinos utilizados nos experimentos provieram das desovas de P. cuvieri coletadas em 1992 no campo de futebol abandonado próximo das poças C-3 a C-6 na Reserva Florestal do Sacavem. Utilizei duas coortes: C1 - girinos das 30 desovas coletadas na mesma fase de desenvolvimento (ovos) no dia 27 de março; C2 - girinos das 32 desovas coletadas na mesma fase de desenvolvimento (ovos) no dia 16 de abril. Transporte essas desovas em bandejas plásticas até o local das poças artificiais, colocando cada coorte em uma caixa distinta, mantida apenas para este fim. Após 2 d, quando ocorreu a eclosão, coletei os girinos por toda a caixa com auxílio de uma peneira de 7 cm de diâmetro e 1 mm<sup>2</sup> de malha, procurando assim obter a maior variação possível e tornar randômico possíveis efeitos de semelhança genética entre irmãos (Travis, 1980). No total, eu utilizei 27.900 girinos, contados com auxílio de contador manual e distribuídos nas poças artificiais de acordo com os tratamentos definidos abaixo.

Realizei dois experimentos com dois tratamentos coincidentes. Por isso sorteei os tratamentos, todos com três replicações, por todas as poças artificiais, com

auxílio de uma tabela de números randômicos. Eu considerei como densidade típica 400 girinos por poça, equivalendo aproximadamente a uma desova em cada 2 m<sup>2</sup> de área de superfície em uma poça natural, o que é comumente observado para P. cuvieri. Como alta densidade, considerei 1600 girinos por poça artificial e como baixa densidade, 100 girinos. Todas essas densidades iniciais ocorrem em poças naturais (obs. pess.).

O primeiro experimento (experimento 1) eu delinee para testar, na ausência da predação, (1) se os girinos de P. cuvieri apresentam modificações no crescimento e no desenvolvimento larval em resposta à secagem progressiva da poça e (2) se a secagem progressiva da poça aumenta a competição intraespecífica (efeito de densidade) entre as larvas. Este experimento, utilizando a coorte C1 de P. cuvieri, teve um delineamento fatorial de 2 X 2 (4 tratamentos) com três repetições por tratamento (Tabela 16). O primeiro fator consistia de dois tempos de duração da poça (permanente versus temporário). Para avaliar o efeito da densidade, devido à redução do volume de água nas poças temporárias ou ao aumento das desovas, adicionei o segundo fator, usando as densidades de 100 e 400 girinos por poça. Nas poças permanentes, a profundidade da água manteve-se em 30 cm ao longo de todo o experimento, com acréscimo apenas da água da chuva. Nas poças temporárias, eu iniciei a retirada da água no dia 21 de abril, correspondendo ao 24º dia do desenvolvimento dos girinos nas caixas e terminei no dia 15 de maio, 48 d após o início do experimento. Semanalmente eu diminuí a profundidade da caixa, com auxílio de um balde e de uma mangueira, para 20, 15, 10 e 5 cm, antes da secagem completa. O pequeno acréscimo de água da chuva não alterou este esquema de secagem.

O segundo experimento (experimento 2) eu idealizei para testar, na ausência da predação, (1) se os efeitos da densidade (competição por alimento) afetam o crescimento e o desenvolvimento larvário de P. cuvieri, (2) se a resposta dos girinos de duas coortes com idades diferindo em 21 dias difere em relação aos efeitos da densidade e aos efeitos da época do desenvolvimento larvário (coortes) e (3) se os girinos maiores

Tabela 16 - Esquema do delineamento experimental utilizado nos dois experimentos realizados em poças artificiais. O número da poça artificial para cada repetição de cada tratamento foi sorteado com tabela randômica e representa a posição da poça no local de estudo.

| EXPERIMENTO 1 |           |                   |    |    |
|---------------|-----------|-------------------|----|----|
| Tratamento    |           | Poças Artificiais |    |    |
| Duração       | Densidade |                   |    |    |
| permanente    | 400       | 42                | 23 | 41 |
|               | 100       | 14                | 13 | 32 |
| temporário    | 400       | 07                | 15 | 19 |
|               | 100       | 16                | 24 | 12 |

| EXPERIMENTO 2 |             |                   |    |    |
|---------------|-------------|-------------------|----|----|
| Tratamento    |             | Poças Artificiais |    |    |
| Coorte        | Densidade   |                   |    |    |
| C1            | 100         | 14                | 13 | 32 |
|               | 400         | 42                | 23 | 41 |
|               | 1600        | 22                | 34 | 01 |
| C2            | 100         | 28                | 43 | 38 |
|               | 400         | 35                | 04 | 08 |
|               | 1600        | 31                | 40 | 06 |
| C1 + C2       | 100 + 100   | 21                | 18 | 02 |
|               | 400 + 400   | 05                | 11 | 03 |
|               | 1600 + 1600 | 36                | 39 | 25 |
| C2 - C1       | 100         | 27                | 37 | 44 |
|               | 400         | 09                | 30 | 45 |
|               | 1600        | 20                | 29 | 10 |

afetam negativamente o crescimento e o desenvolvimento dos girinos menores coespecíficos. Este experimento teve um delineamento fatorial de 4 X 3 (12 tratamentos) com três repetições por tratamento (Tabela 16). O primeiro fator incluiu quatro combinações das duas coortes da seguinte maneira: C1 = desenvolvimento apenas da coorte C1; C2 = desenvolvimento apenas da coorte C2; C1 + C2 = desenvolvimento das duas coortes na mesma poça artificial; C2 - C1 = desenvolvimento da coorte C2 em uma mesma poça ocupada anteriormente por C1, havendo a retirada de todos os girinos sobreviventes da coorte C1 nas vésperas da introdução da coorte C2. A introdução da coorte C2 (em 19/04) ocorreu no 21º dia do desenvolvimento após a introdução da coorte C1 (em 29/03). O segundo fator incluiu três densidades iniciais de cada coorte (100, 400 e 1600 girinos por poça). A marcação dos girinos da coorte C1 antes da entrada dos girinos da coorte C2, necessária para a avaliação da terceira hipótese, não foi possível de realizar devido ao enorme tempo requerido para captura e posterior marcação de cada girino.

A partir de meados de abril eu inspecionei cada poça artificial diariamente, à procura dos girinos em fase final de desenvolvimento. No último estágio (46), quando a reabsorção da cauda terminava, eu retirava o animal da poça e o levava ao laboratório, onde o secava, media o comprimento rostro-anal (CRA) e pesava em uma balança analítica com precisão de 0,1 mg. Para cada indivíduo pesado eu anotava o número da poça artificial e a data da metamorfose. Após a pesagem eu soltava os animais, sempre que possível no local da coleta das desovas.

Eu medi o CRA e pesei em balança analítica 100 girinos recém-eclodidos, provenientes de quatro desovas coletadas na Reserva Florestal do Sacavém. Utilizei a média da massa desses girinos para estimar a biomassa inicial introduzida em cada caixa (massa média x densidade inicial). Eu não medi os girinos das próprias coortes, como seria o ideal, devido à inviabilidade de tempo para fazer a contagem, a introdução e a pesagem em um mesmo dia.

Eu fixeí em formol a 5% todos os girinos da coorte C1 retirados das poças para a introdução da coorte C2 (tratamento C2 - C1), bem como todos os sobreviventes das poças temporárias que não metamorfosearam, para posterior identificação do estágio de desenvolvimento de acordo com a tabela de Gosner (1960) e análise dos efeitos da densidade sobre a estrutura etária dessas populações. As poças permanentes 9, 18, 27, 28, 31 e 37 não tiveram sobreviventes e a poça 35 teve apenas um sobrevivente e, portanto, eu considerei os dados destas poças apenas na análise da sobrevivência e da biomassa.

### **Análise Estatística**

Para avaliar os efeitos dos tratamentos, eu utilizei seis variáveis resposta: 1 - sobrevivência dos girinos até a metamorfose, em percentagem devido às diferentes densidades; 2 - índice de biomassa de girinos produzida, obtida pela razão entre a biomassa final (g) e a biomassa inicial (g) em cada poça; 3 - comprimento rostro-anal médio na metamorfose (mm); 4 - massa média na metamorfose (mg); 5 - período larval mínimo, ou seja, tempo mínimo para completar a metamorfose (d) no experimento 1 e período larval médio, ou seja, tempo médio de desenvolvimento larval (d) no experimento 2; 6 - para o experimento 1, taxa de crescimento “mínimo”, obtida pela razão entre massa média na metamorfose no período larval mínimo e período larval mínimo (mg/d); para o experimento 2, taxa de crescimento médio, obtida pela razão entre massa média na metamorfose e período larval médio (mg/d). Para o experimento 1 utilizei o período larval mínimo ao invés do médio para evitar uma consequência da própria metodologia, ou seja, girinos em poças temporárias apresentariam menor tempo de desenvolvimento devido à interrupção do tratamento (secagem da poça) com 48 dias.

Medi o CRA para comparar com a massa, pois embora menos preciso, é muito mais prático, podendo ser facilmente medido no campo e, caso as respostas sejam equivalentes, torna-se uma boa alternativa de trabalho.



Cada girino em uma poça não representa uma observação independente, podendo ocorrer uma covariância negativa entre as larvas da mesma poça (por exemplo, um girino menor pode estar associado a um girino maior se existir competição por recursos limitados). Além disso, pode ocorrer uma covariância positiva entre girinos de uma mesma poça, caso esta poça seja, em média, um ambiente melhor do que as outras poças, apesar das condições iniciais semelhantes. Por essas razões os testes estatísticos são baseados nas médias das populações, ao invés dos valores individuais, a exemplo de Wilbur (1987).

Quando necessário, transformei os dados em logaritmos naturais (para dados de medida), raiz-quadrada (para dados de contagem) ou arcoseno, em radianos, da raiz-quadrada (para percentagens) procurando normalizar a distribuição e homogeneizar as variâncias dos resíduos (Sokal & Rohlf, 1981). Em todas as análises estatísticas paramétricas utilizei a versão 5.03 do programa SYSTAT (Wilkinson, 1990).

Para os dois experimentos, analisei cada variável através de uma análise de variância de dois fatores ("two-way ANOVA", Sokal & Rohlf, 1981), incluindo a análise dos resíduos. No experimento 2 não houve sobreviventes em seis repetições, sendo duas de um mesmo tratamento ("C2 - C1, densidade 100") e uma repetição resultou em apenas um sobrevivente, sendo utilizadas apenas para as variáveis "sobrevivência" e "razão de biomassa". Para as variáveis "período larval" e "taxa de crescimento", eu eliminei da análise os três tratamentos envolvendo as duas coortes simultaneamente (C1 + C2, em três densidades), pois não foi possível a marcação individual dos girinos de cada coorte e, portanto, eu não determinei o tempo de desenvolvimento larvário.

Eu defini "a priori" as comparações das médias, realizadas através dos testes planejados, para os casos em que a análise de variância foi significativa. Para o experimento 1 eu não fiz estes testes porque não houve significância da interação dos fatores analisados. Para o experimento 2, quando a interação dos fatores analisados foi significativa (sobrevivência e razão de biomassa), eu comparei as três densidades, fixando cada coorte e comparei as coortes, fixando cada densidade. Quando apenas o fator

“densidade” foi significativo (CRA e massa) comparei as três densidades. Além disso, comparei as duas coortes juntas (C1 + C2) em densidade baixa (100 + 100) com cada coorte isolada (C1 e C2) em densidade média (400). Planejei estas duas últimas comparações porque as coortes juntas em todos os outros casos superavam em densidade as coortes isoladas (200 x 100; 800 x 400; 3200 x 1600, respectivamente).

Para cada experimento, uma análise multivariada de variância de dois fatores (MANOVA), testou a significância das diferenças nas variáveis entre os tratamentos. Cada MANOVA forneceu um teste ajustado para o erro do tipo I devido às múltiplas ANOVAs e correlações entre variáveis, como sobrevivência e biomassa ou massa e comprimento rostro-anal (cf. Morin, 1983, 1986). Para o experimento 2, eu excluí as variáveis período larval e taxa de crescimento da MANOVA, pois a combinação das duas coortes (C1 + C2, em três densidades) não pode ser analisada para estas duas variáveis. Uma outra MANOVA, incluindo apenas estas duas variáveis e, conseqüentemente, excluindo o tratamento C1+C2, testou a significância nestas duas variáveis. Utilizei a aproximação de Rao da estatística F (Rao, 1973 *apud* Wilkinson, 1990), correspondente ao critério de razão de probabilidade (Wilks’Lambda, que varia entre 0 e 1).

Para as análises referentes ao experimento 1, eu excluí a observação da poça 16 para “sobrevivência”, por representar um valor extremo (“outlier”), que poderia afetar a análise de variância fatorial (veja Wilkinson, 1990). Pelo mesmo motivo, no experimento 2 eu excluí as observações da poça 45 para “sobrevivência”, “CRA”, “massa” e “razão de biomassa” e as observações das poças 18 e 43 para “sobrevivência” e “razão de biomassa” e 44 para “sobrevivência”. No caso da poça 44, eu mantive o valor extremo de sobrevivência apenas para a MANOVA, pois se retirado, o tratamento “coorte C2-C1 em baixa densidade” seria eliminado, inviabilizando esta análise. Como o resultado desta MANOVA foi altamente significativo, considero que este procedimento não prejudicou a interpretação da análise. Diferenças nas poças (quantidades relativamente muito altas ou muito baixas de alimento), apesar dos meus esforços em padronizar as condições iniciais

para o desenvolvimento das larvas, possivelmente causaram a ocorrência destes valores extremos, o que justifica a retirada dos mesmos (veja Sokal & Rohlf, 1981).

Para a análise da estrutura etária nas poças temporárias, eu investiguei se o estágio mediano de desenvolvimento em baixa densidade foi maior (mais avançado) do que em média densidade, através do teste de Kolmogorov-Smirnov (Siegel, 1979). Para as poças permanentes eu fiz esta mesma análise comparando o estágio mediano em baixa, média e alta densidade através do teste de Kruskal-Wallis (Siegel, 1979). Para analisar a existência de correlação entre o estágio mediano de desenvolvimento e o número de sobreviventes em cada poça, tanto para as poças temporárias como para as permanentes, eu utilizei o coeficiente de correlação de spearman ( $r_s$ ) segundo Siegel (1979).

## RESULTADOS

### Efeitos do Tempo de Duração da Poça e da Densidade

A sobrevivência dos girinos de *P. cuvieri* (Tabela 17; Fig. 21a) foi significativamente menor nas poças temporárias do que nas permanentes (Tabela 18), provavelmente devido à falta de tempo para atingir a metamorfose. Da mesma forma, a sobrevivência foi menor na maior densidade, provavelmente devido à competição por alimento.

A razão de biomassa respondeu de maneira semelhante à sobrevivência (Tabela 17; Fig. 21b), uma vez que a biomassa final produzida é diretamente proporcional ao número de indivíduos sobreviventes. Porém, não houve diferença significativa entre poças temporárias e permanentes (Tabela 18), como ocorreu para sobrevivência, porque, para a análise de variância da sobrevivência, eu retirei um valor extremo, que não ocorreu em biomassa. A razão de biomassa foi significativamente menor na maior densidade (Fig.

Tabela 17 - Respostas de cada população (três repetições por tratamento) de Physalaemus cuvieri ao tempo de duração (Dr) e à densidade (De) da poça artificial. Duração: P = permanente; T = temporária; Densidade inicial = 400 ou 100 girinos por poça.

| Trata-<br>mento | Meta-<br>mor-<br>fozes<br>(N) | Sobrevi-<br>vência<br>(%) | Razão de<br>Biomassa<br>(g final/ g<br>inicial) | Comprimento<br>rostro-anal<br>(mm) |     | Massa (mg) |      | Período<br>Larval<br>Mínimo (d) | Taxa de Cresci-<br>mento (mg/d) |   |      |      |
|-----------------|-------------------------------|---------------------------|-------------------------------------------------|------------------------------------|-----|------------|------|---------------------------------|---------------------------------|---|------|------|
|                 |                               |                           |                                                 | X                                  | s   | X          | s    |                                 | n                               | X | s    |      |
| P               | 400                           | 82                        | 20,5                                            | 2,94                               | 8,4 | 0,55       | 49,9 | 7,7                             | 36                              | 1 | 1,28 | ---  |
|                 |                               | 48                        | 12,0                                            | 1,74                               | 8,5 | 0,52       | 50,5 | 9,6                             | 32                              | 7 | 1,79 | 0,20 |
|                 |                               | 37                        | 9,2                                             | 1,09                               | 8,0 | 0,40       | 41,1 | 4,7                             | 41                              | 2 | 0,90 | 0,06 |
| P               | 100                           | 28                        | 28,0                                            | 3,89                               | 8,5 | 0,59       | 48,3 | 7,3                             | 32                              | 2 | 1,48 | 0,17 |
|                 |                               | 17                        | 17,0                                            | 2,09                               | 8,1 | 0,56       | 42,8 | 9,8                             | 42                              | 1 | 0,83 | ---  |
|                 |                               | 19                        | 19,0                                            | 4,11                               | 9,5 | 0,50       | 75,3 | 9,9                             | 30                              | 4 | 2,54 | 0,29 |
| T               | 400                           | 5                         | 1,2                                             | 0,15                               | 8,2 | 0,22       | 42,8 | 8,0                             | 40                              | 1 | 1,26 | ---  |
|                 |                               | 19                        | 4,8                                             | 0,71                               | 8,2 | 0,37       | 51,8 | 9,3                             | 30                              | 1 | 1,85 | ---  |
|                 |                               | 16                        | 4,0                                             | 0,37                               | 7,5 | 0,56       | 32,4 | 6,1                             | 30                              | 1 | 0,96 | ---  |
| T               | 100                           | 61                        | 61,0*                                           | 8,36                               | 8,3 | 0,57       | 47,7 | 9,3                             | 29                              | 2 | 1,43 | 0,06 |
|                 |                               | 24                        | 24,0                                            | 3,58                               | 8,6 | 0,49       | 51,9 | 9,2                             | 23                              | 1 | 2,18 | ---  |
|                 |                               | 14                        | 14,0                                            | 1,85                               | 8,3 | 0,46       | 45,9 | 8,2                             | 30                              | 2 | 1,21 | 0,26 |

\* = valor extremo

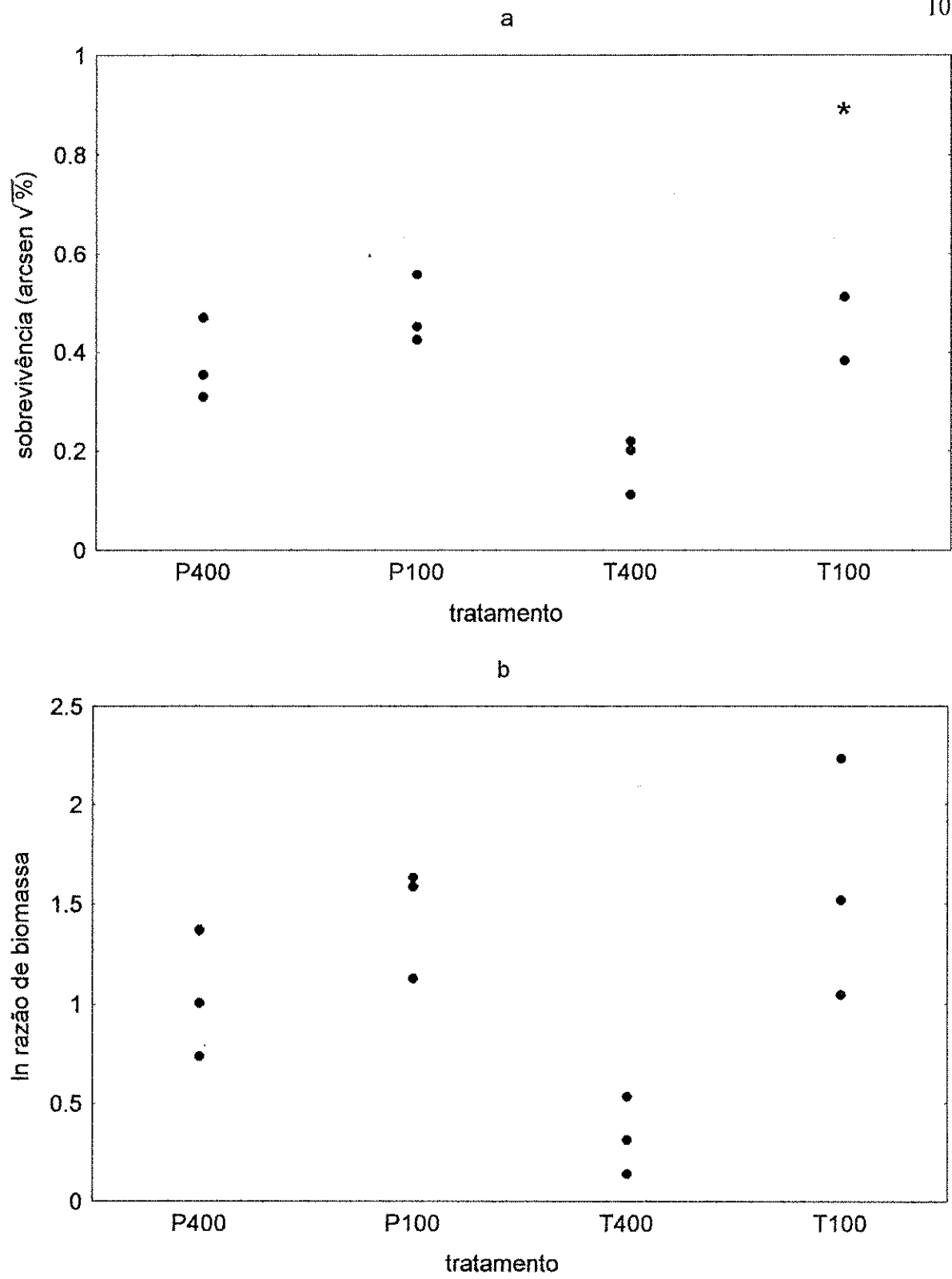


Fig. 21 - Respostas medidas através da sobrevivência até a metamorfose (a) e da razão de biomassa produzida (b) dos girinos de *Physalaemus cuvieri* submetidos aos diferentes tratamentos do experimento 1. P = poça permanente; T = poça temporária; 400 ou 100 = densidade inicial de girinos por poça. O asterisco representa um valor extremo.

Tabela 18 - ANOVAs dos efeitos da duração da poça artificial e da densidade dos girinos sobre a sobrevivência até a metamorfose ( $\arcsen \sqrt{\%}$ ) e sobre a razão de biomassa (ln) dos girinos de *Physalaemus cuvieri* no experimento 1.

| sobrevivência       |       |    |       |        |       |
|---------------------|-------|----|-------|--------|-------|
| Efeito              | SQ    | gl | QM    | F      | P     |
| Duração             | 0,035 | 1  | 0,035 | 6,403  | 0,039 |
| Densidade           | 0,091 | 1  | 0,091 | 16,606 | 0,005 |
| Duração x Densidade | 0,019 | 1  | 0,019 | 3,487  | 0,104 |
| Erro                | 0,039 | 7  | 0,006 |        |       |
| razão de biomassa   |       |    |       |        |       |
| Efeito              | SQ    | gl | QM    | F      | P     |
| Duração             | 0,232 | 1  | 0,232 | 1,609  | 0,240 |
| Densidade           | 2,116 | 1  | 2,116 | 14,710 | 0,005 |
| Duração x Densidade | 0,555 | 1  | 0,555 | 3,856  | 0,085 |
| Erro                | 1,151 | 8  | 0,144 |        |       |

21b; Tabela 18), por ocorrer maior mortalidade provavelmente devido à competição por alimento.

O CRA e a massa na metamorfose são medidas de tamanho e apresentaram respostas bem semelhantes (Tabela 17; Fig. 22), indicando que na ausência de balança apropriada ou de tempo disponível o CRA representa uma boa alternativa de trabalho. A duração da poça e a densidade não afetaram significativamente estas duas variáveis (Tabela 19).

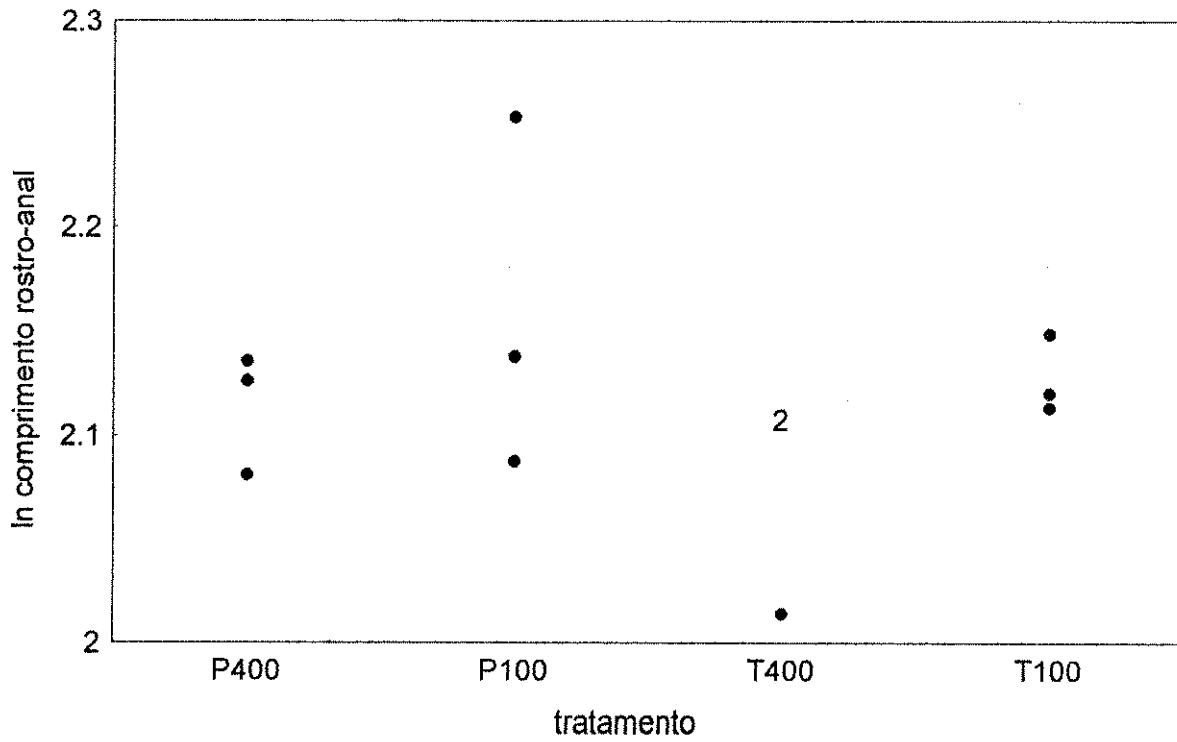
O período larval mínimo e a taxa de crescimento não diferiram significativamente entre tipos de poças e/ou densidades diferentes (Tabela 17; Fig. 23; Tabela 20).

Os resíduos de algumas variáveis, especialmente sobrevivência, não se ajustaram na distribuição normal (Fig. 24).

De acordo com a MANOVA, o tempo de duração da poça e a densidade dos girinos não afetaram significativamente as características analisadas do desenvolvimento larval de P. cuvieri (Tabela 21).

O CRA na metamorfose de P. cuvieri em todos os tratamentos variou de uma média de 7,5 mm em poça temporária e densidade 400 até a média de 9,5 mm em poça permanente e densidade 100 (Tabela 17), representando um aumento de 27 % no tamanho do corpo. Esta percentagem foi igual à encontrada nas duas poças naturais analisadas.

A regressão entre a massa na metamorfose ( $m$ ) e o período larval mínimo ( $pl$ ), considerando-se todos os tratamentos conjuntamente, não foi significativa (Fig. 25;  $m = 4,60 - 0,13pl$ ;  $N = 12$ ,  $t = 1,08$ ,  $p = 0,30$ ; erro padrão de  $a = 0,68$  e de  $b = 0,12$ ). Aparentemente não há vantagem em permanecer na poça por mais tempo em termos de crescimento.



b

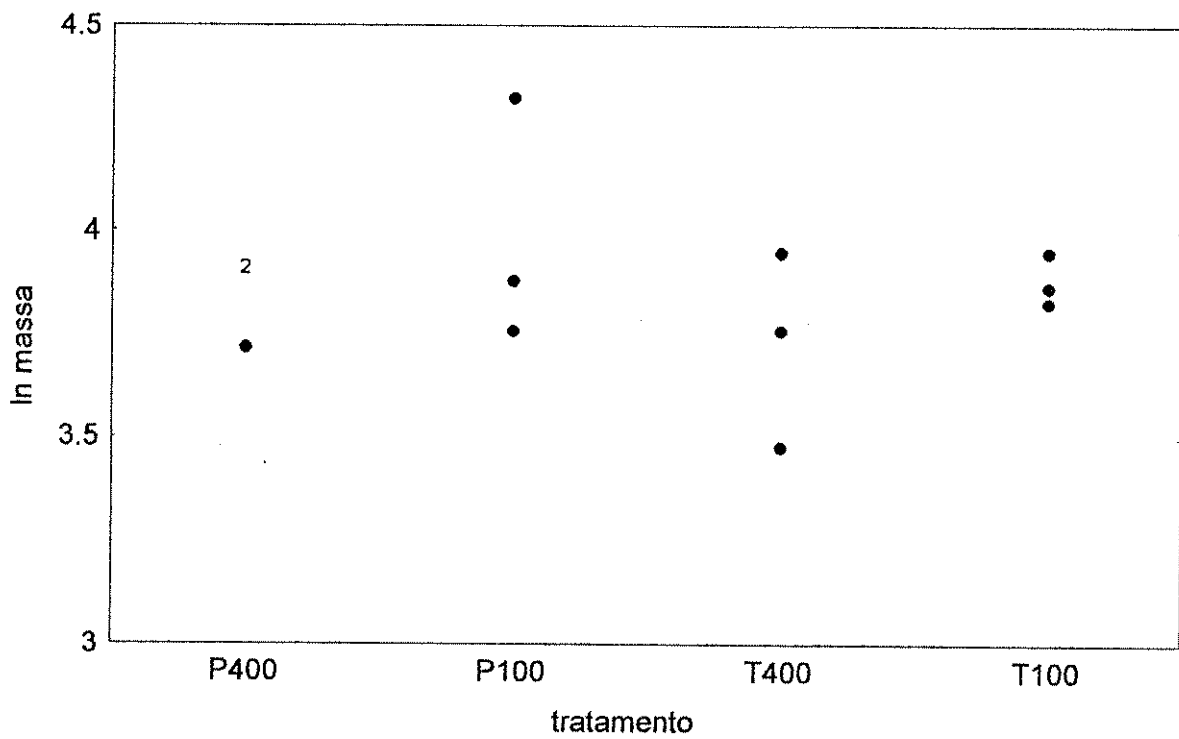


Fig. 22 - Respostas medidas através do comprimento rostro-anal (mm) na metamorfose (a) e da massa (mg) na metamorfose (b) dos girinos de *Physalaemus cuvieri* submetidos aos diferentes tratamentos do experimento 1. P = poça permanente; T = poça temporária; 400 ou 100 = densidade inicial de girinos por poça.



Tabela 19 - ANOVAs dos efeitos da duração da poça artificial e da densidade dos girinos sobre o comprimento rostro-anal na metamorfose (ln) e sobre a massa na metamorfose (ln) dos girinos de Physalaemus cuvieri no experimento 1.

| comprimento rostro-anal |       |    |       |       |       |
|-------------------------|-------|----|-------|-------|-------|
| Efeito                  | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
| Duração                 | 0,004 | 1  | 0,004 | 1,306 | 0,286 |
| Densidade               | 0,007 | 1  | 0,007 | 2,470 | 0,155 |
| Duração x Densidade     | 0,000 | 1  | 0,000 | 0,010 | 0,921 |
| Erro                    | 0,023 | 8  | 0,003 |       |       |
| massa                   |       |    |       |       |       |
| Efeito                  | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
| Duração                 | 0,039 | 1  | 0,039 | 0,956 | 0,357 |
| Densidade               | 0,063 | 1  | 0,063 | 1,548 | 0,249 |
| Duração x Densidade     | 0,000 | 1  | 0,000 | 0,005 | 0,946 |
| Erro                    | 0,324 | 8  | 0,040 |       |       |

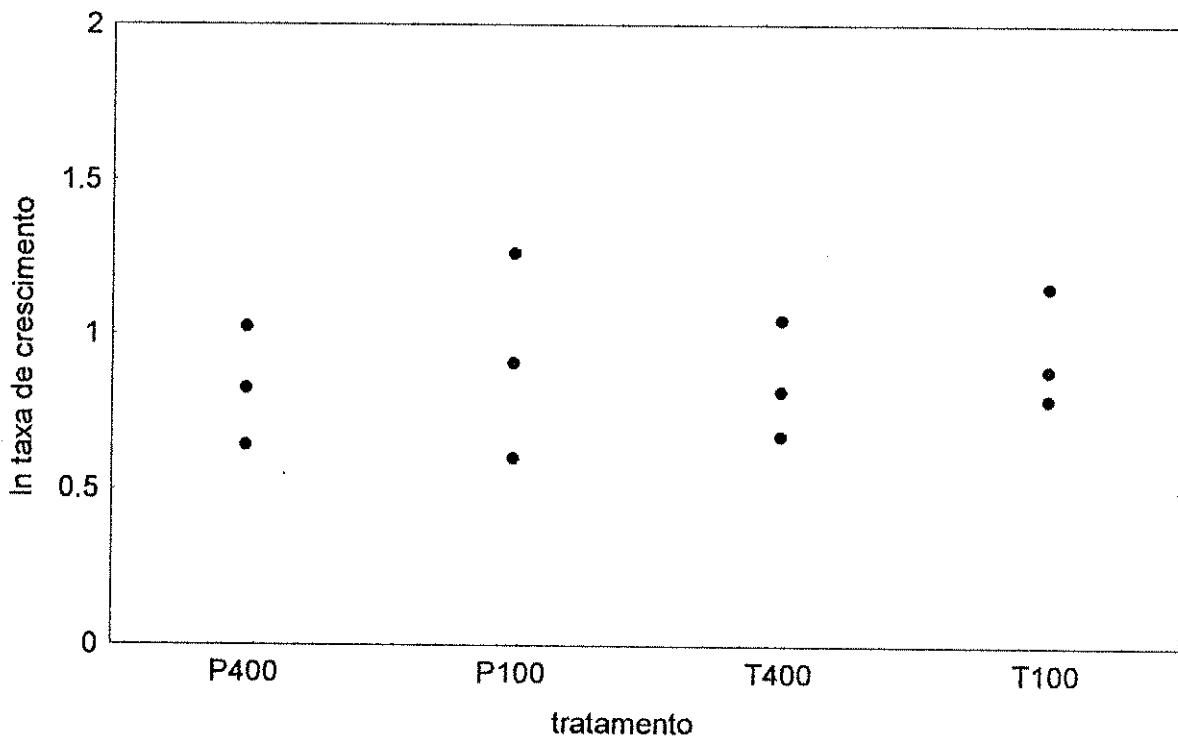
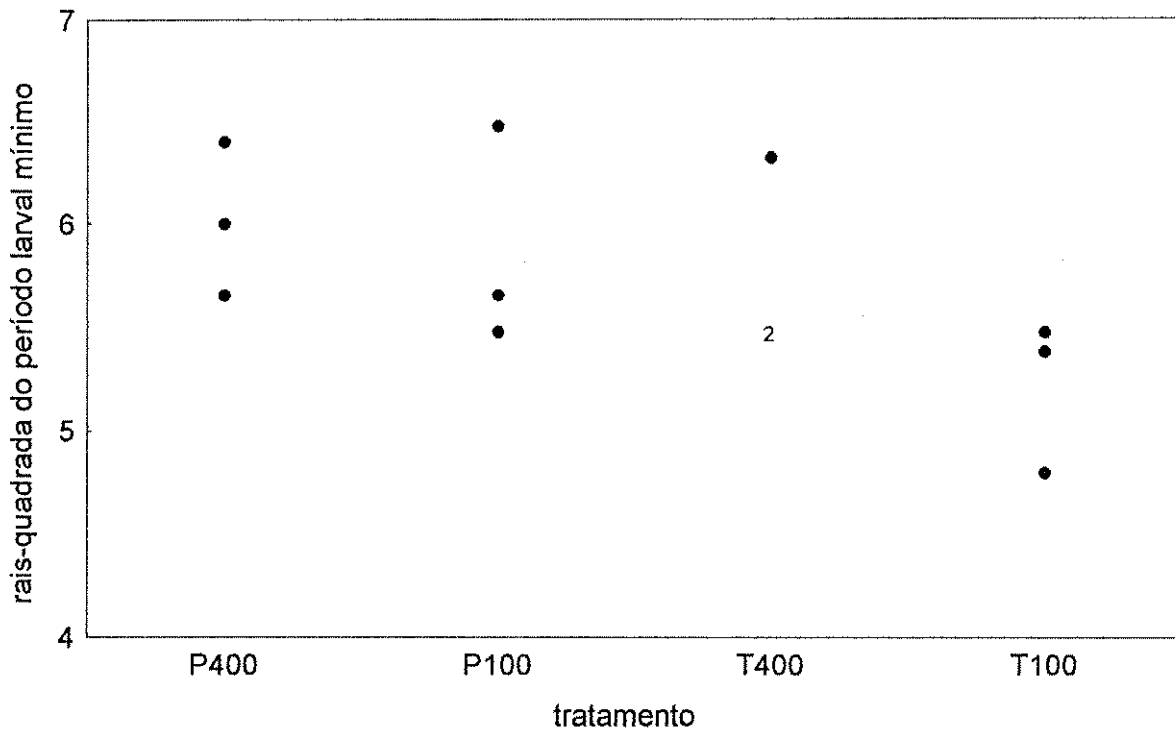


Fig. 23 - Respostas medidas através do período larval mínimo (a), em d, e da taxa de crescimento (b), em mg/d, dos girinos de *Physalaemus cuvieri* submetidos aos diferentes tratamentos do experimento 1. P = poça permanente; T = poça temporária; 400 ou 100 = densidade inicial de girinos por poça.

Tabela 20 - ANOVAs dos efeitos da duração da poça artificial e da densidade dos girinos sobre o período larval mínimo ( $\sqrt{x}$ ) e sobre a taxa de crescimento (ln) até o período larval mínimo dos girinos de *Physalaemus cuvieri* no experimento 1.

| período larval mínimo |       |    |       |       |       |
|-----------------------|-------|----|-------|-------|-------|
| Efeito                | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
| Duração               | 0,625 | 1  | 0,625 | 3,115 | 0,116 |
| Densidade             | 0,356 | 1  | 0,356 | 1,774 | 0,220 |
| Duração x Densidade   | 0,115 | 1  | 0,115 | 0,574 | 0,470 |
| Erro                  | 1,604 | 8  | 0,200 |       |       |
| taxa de crescimento   |       |    |       |       |       |
| Efeito                | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
| Duração               | 0,001 | 1  | 0,001 | 0,018 | 0,898 |
| Densidade             | 0,028 | 1  | 0,028 | 0,515 | 0,494 |
| Duração x Densidade   | 0,000 | 1  | 0,000 | 0,000 | 0,986 |
| Erro                  | 0,436 | 8  | 0,054 |       |       |

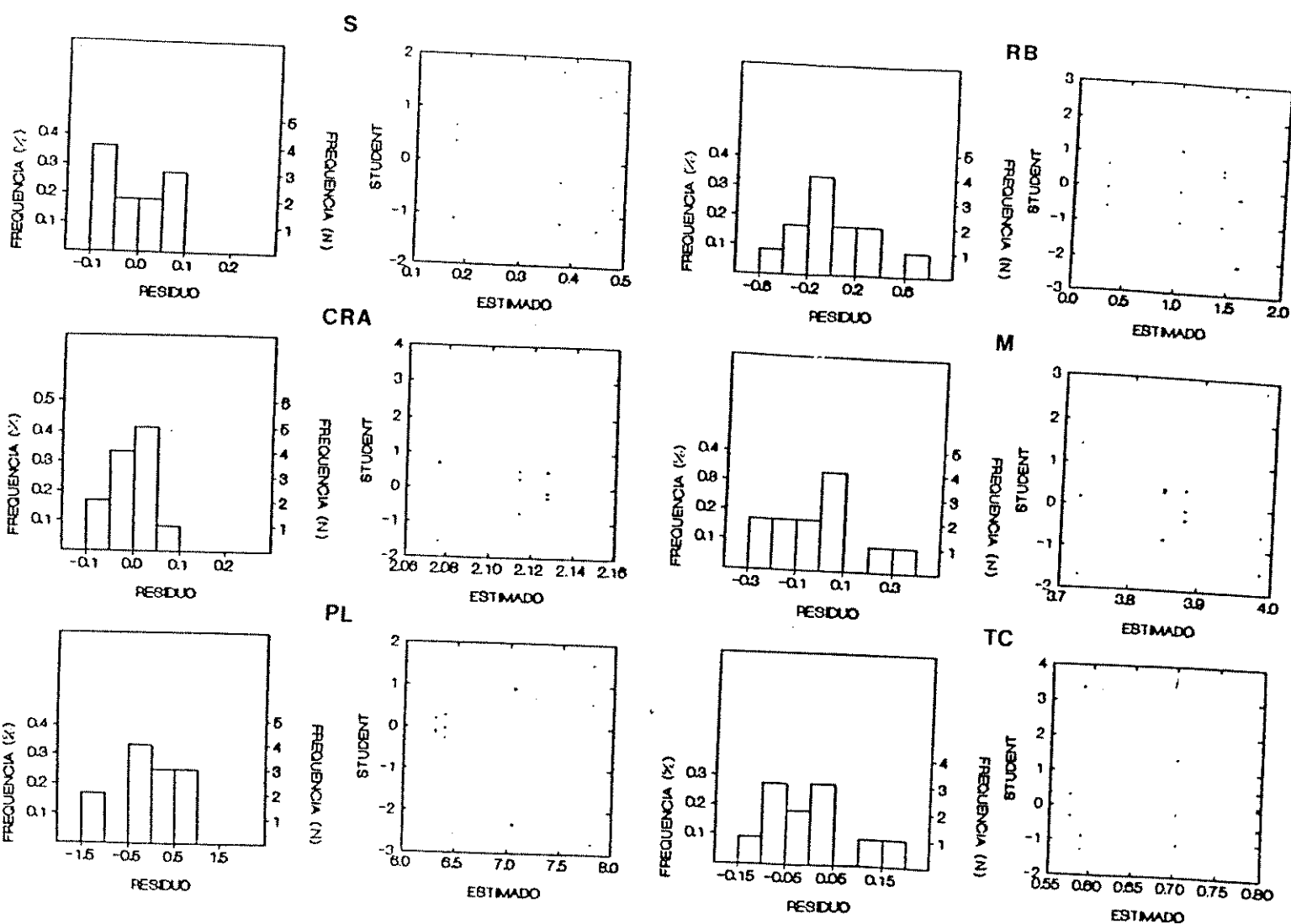


Fig. 24 - Distribuição de freqüência dos resíduos e dispersão dos resíduos estimados versus "studentizados" das seis variáveis transformadas do experimento 1. S = sobrevivência; RB = razão de biomassa; CRA = comprimento rostro-anal; M = massa; PL = período larval; TC = taxa de crescimento

Tabela 21 - MANOVA dos efeitos de dois fatores (duração da poça artificial e densidade dos girinos sobre as seis variáveis resposta: sobrevivência até a metamorfose ( $\arcsen \sqrt{\%}$ ), razão de biomassa (ln), comprimento rostro-anal na metamorfose (ln), massa na metamorfose (ln), taxa de crescimento até o período larval mínimo (ln) e período larval mínimo ( $\sqrt{x}$ ) dos girinos de *Physalaemus cuvieri* no experimento 1.

| Efeito              | Wilks'λ | F     | gl   | P     |
|---------------------|---------|-------|------|-------|
| Duração             | 0,114   | 2,591 | 6, 2 | 0,305 |
| Densidade           | 0,131   | 2,210 | 6, 2 | 0,344 |
| Duração x Densidade | 0,467   | 0,381 | 6, 2 | 0,848 |

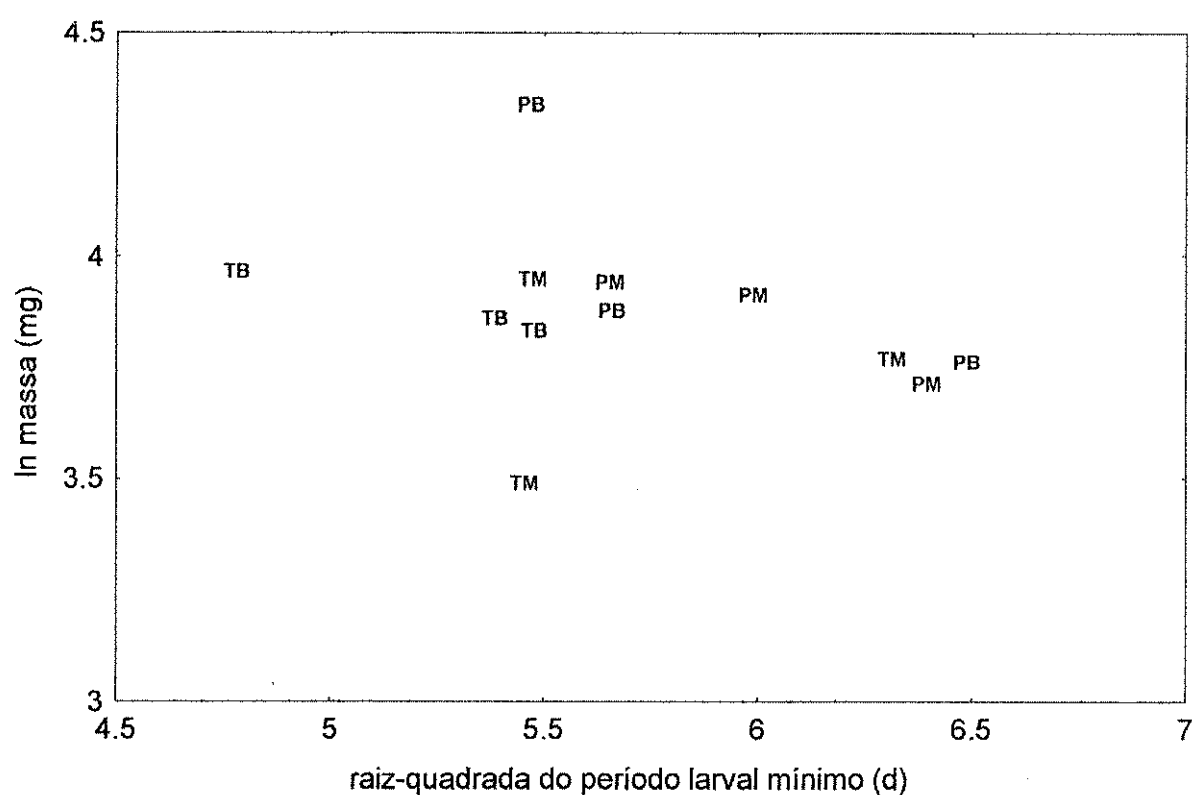


Fig. 25 - Logaritmo natural da massa na metamorfose dos girinos de Physalaemus cuvieri, em função da raiz-quadrada do período larval mínimo. As letras no lugar dos pontos representam os tratamentos do experimento 1: T = poça temporária; P = poça permanente; M = densidade média; B = densidade baixa.

### Efeitos da Época de Introdução de Coortes e da Densidade

No segundo experimento, a sobrevivência e a razão de biomassa dos girinos de *P. cuvieri* (Tabela 22; Fig. 26) foram significativamente influenciadas pela época da introdução de coortes e pela densidade de girinos, ocorrendo uma forte interação entre estes dois fatores (Tabela 23). A coorte C1 e as duas coortes juntas apresentaram o padrão esperado, com a sobrevivência e a razão de biomassa diminuindo com o aumento de densidade, provavelmente devido à competição por alimento. Nas diferentes combinações de coortes, não houve diferença significativa da sobrevivência e da razão de biomassa em alta densidade (Tabelas 24 e 25), que foram sempre muito baixas (máximo de 6,9 % e 1,34, respectivamente). Porém, para C2-C1 a sobrevivência e razão de biomassa foram um pouco maiores, possivelmente devido à maior quantidade de matéria orgânica nas poças ocupadas por esta coorte. Este aumento de nutrientes seria consequência da morte da maioria dos girinos da coorte C1, que ocuparam previamente essas poças (veja no próximo item o número de sobreviventes retirados destas poças). Em densidade média e baixa, a coorte C1 apresentou significativamente maior sobrevivência e razão de biomassa em relação às outras combinações de coorte, exceto C1+C2 em baixa densidade (Tabelas 24 e 25). Este padrão provavelmente foi em grande parte responsável pela forte interação entre coorte e densidade. As duas coortes juntas em baixa densidade (200 girinos inicialmente) apresentaram maior sobrevivência e razão de biomassa do que as coortes C1 e C2 em densidade média (400 girinos), mas esta diferença foi significativa apenas em relação à C2 (Tabelas 24 e 25). Este resultado reforça a importância do efeito de densidade. Porém, a consequência da diferença de idade das coortes não pode ser avaliada, pois eu não tenho dados sobre sobrevivência e crescimento diferencial entre as coortes juntas, devido à não marcação dos girinos.

Tabela 22 - Respostas de cada população (três repetições por tratamento) de *Physalaemus* *cuvieri* à combinação das duas coortes (C) e à densidade (De), em poça artificial. Coorte: 1 = C1, 2 = C2, 3 = C1+C2, 4 = C2-C1; densidade inicial de girinos por coorte e por poça: A = alta (1600), M = média (400), B = baixa (100).

| Trata-<br>mento | Metamor-<br>foses (N) | Sobrevi-<br>vência<br>(%) | Razão de<br>Biomassa<br>(g final/ g<br>inicial) | Comprimento<br>rostro-anal<br>(mm) |      | Massa (mg) |      | Período<br>Larval<br>(d) |      | Taxa de<br>Cresci-mento<br>(mg/d) |      |      |
|-----------------|-----------------------|---------------------------|-------------------------------------------------|------------------------------------|------|------------|------|--------------------------|------|-----------------------------------|------|------|
|                 |                       |                           |                                                 | X                                  | s    | X          | s    | X                        | s    | X                                 | s    |      |
| 1               | A                     | 16                        | 1,0                                             | 0,10                               | 7,7  | 0,38       | 34,5 | 5,4                      | 82,5 | 11,3                              | 0,43 | 0,09 |
| 1               | A                     | 3                         | 0,2                                             | 0,01                               | 7,4  | 1,25       | 26,5 | 6,0                      | 72,0 | 16,7                              | 0,37 | 0,03 |
| 1               | A                     | 51                        | 3,2                                             | 0,34                               | 7,8  | 0,48       | 36,8 | 6,3                      | 87,2 | 13,8                              | 0,43 | 0,10 |
| 1               | M                     | 82                        | 20,5                                            | 2,94                               | 8,4  | 0,55       | 49,9 | 7,7                      | 75,7 | 17,7                              | 0,70 | 0,20 |
| 1               | M                     | 48                        | 12,0                                            | 1,74                               | 8,5  | 0,52       | 50,5 | 9,6                      | 42,5 | 10,0                              | 1,27 | 0,42 |
| 1               | M                     | 37                        | 9,2                                             | 1,09                               | 8,0  | 0,40       | 41,1 | 4,7                      | 67,3 | 18,4                              | 0,66 | 0,20 |
| 1               | B                     | 28                        | 28,0                                            | 3,89                               | 8,5  | 0,59       | 48,3 | 7,3                      | 58,5 | 22,2                              | 0,92 | 0,30 |
| 1               | B                     | 17                        | 17,0                                            | 2,09                               | 8,1  | 0,56       | 42,8 | 9,8                      | 58,4 | 10,6                              | 0,73 | 0,11 |
| 1               | B                     | 19                        | 19,0                                            | 4,11                               | 9,5  | 0,50       | 75,3 | 9,9                      | 34,5 | 4,2                               | 2,21 | 0,36 |
| 2               | A                     | 0                         | 0,0                                             | 0,00                               | .... | ....       | .... | ....                     | .... | ....                              | .... | .... |
| 2               | A                     | 18                        | 1,1                                             | 0,10                               | 7,5  | 0,44       | 31,4 | 5,3                      | 57,5 | 14,4                              | 0,56 | 0,11 |
| 2               | A                     | 4                         | 0,2                                             | 0,02                               | 7,5  | 0,49       | 29,7 | 1,0                      | 62,5 | 15,3                              | 0,50 | 0,14 |
| 2               | M                     | 1                         | 0,2                                             | 0,02                               | .... | ....       | .... | ....                     | .... | ....                              | .... | .... |
| 2               | M                     | 24                        | 6,0                                             | 0,94                               | 8,6  | 0,59       | 54,4 | 11,3                     | 77,5 | 11,2                              | 0,70 | 0,12 |
| 2               | M                     | 13                        | 3,2                                             | 0,39                               | 7,9  | 0,36       | 41,4 | 4,3                      | 56,6 | 13,8                              | 0,76 | 0,17 |
| 2               | B                     | 0                         | 0,0                                             | 0,00                               | .... | ....       | .... | ....                     | .... | ....                              | .... | .... |
| 2               | B                     | 43                        | 43,0*                                           | 6,51*                              | 8,4  | 0,46       | 52,7 | 8,8                      | 44,7 | 6,2                               | 1,20 | 0,24 |
| 2               | B                     | 4                         | 4,0                                             | 0,55                               | 8,6  | 0,52       | 48,2 | 0,9                      | 76,0 | 7,7                               | 0,63 | 0,65 |
| :               |                       |                           |                                                 |                                    |      |            |      |                          |      |                                   |      | :    |

Tabela 22 - (cont.)



Tabela 22 - (cont.)

| Trata-mento |    | Metamor-foses (N) | Sobrevi-vência (%) | Razão de Biomassa (g final/ g inicial) | Comprimento rostro-anal (mm) |      | Massa (mg) |      | Período Larval (d) |      | Taxa de Cresci-mento (mg/d) |      |
|-------------|----|-------------------|--------------------|----------------------------------------|------------------------------|------|------------|------|--------------------|------|-----------------------------|------|
| C           | De |                   |                    |                                        | X                            | s    | X          | s    | X                  | s    | X                           | s    |
| :           |    |                   |                    |                                        |                              |      |            |      |                    |      |                             | :    |
| 3           | A  | 22                | 0,7                | 0,08                                   | 7,8                          | 0,53 | 38,1       | 9,1  | ....               | .... | ....                        | .... |
| 3           | A  | 8                 | 0,2                | 0,03                                   | 7,8                          | 0,75 | 39,9       | 8,9  | ....               | .... | ....                        | .... |
| 3           | A  | 5                 | 0,2                | 0,01                                   | 7,2                          | 0,65 | 30,8       | 6,8  | ....               | .... | ....                        | .... |
| 3           | M  | 25                | 3,1                | 0,34                                   | 8,0                          | 0,52 | 38,3       | 5,7  | ....               | .... | ....                        | .... |
| 3           | M  | 22                | 2,8                | 0,26                                   | 7,5                          | 0,51 | 32,8       | 7,5  | ....               | .... | ....                        | .... |
| 3           | M  | 9                 | 1,1                | 0,13                                   | 7,7                          | 0,48 | 40,2       | 6,4  | ....               | .... | ....                        | .... |
| 3           | B  | 55                | 27,5               | 3,64                                   | 8,1                          | 0,59 | 46,1       | 8,6  | ....               | .... | ....                        | .... |
| 3           | B  | 0                 | 0,0*               | 0,00*                                  | ....                         | .... | ....       | .... | ....               | .... | ....                        | .... |
| 3           | B  | 41                | 20,5               | 2,63                                   | 8,0                          | 0,60 | 44,6       | 9,8  | ....               | .... | ....                        | .... |
| 4           | A  | 6                 | 0,4                | 0,04                                   | 7,5                          | 0,50 | 38,0       | 8,9  | 60,3               | 10,6 | 0,62                        | 0,09 |
| 4           | A  | 29                | 1,8                | 0,23                                   | 8,1                          | 0,63 | 43,5       | 7,6  | 77,9               | 13,2 | 0,57                        | 0,12 |
| 4           | A  | 111               | 6,9                | 1,34                                   | 9,2                          | 0,54 | 67,3       | 10,4 | 55,4               | 10,6 | 1,24                        | 0,24 |
| 4           | M  | 0                 | 0,0                | 0,00                                   | ....                         | .... | ....       | .... | ....               | .... | ....                        | .... |
| 4           | M  | 4                 | 1,0                | 0,09                                   | 7,5                          | 0,37 | 31,6       | 4,2  | 71,8               | 13,2 | 0,44                        | 0,06 |
| 4           | M  | 208               | 52,0*              | 10,72*                                 | 9,4*                         | 0,54 | 71,8*      | 11,2 | 51,5               | 6,3  | 1,42                        | 0,33 |
| 4           | B  | 0                 | 0,0                | 0,00                                   | ....                         | .... | ....       | .... | ....               | .... | ....                        | .... |
| 4           | B  | 0                 | 0,0                | 0,00                                   | ....                         | .... | ....       | .... | ....               | .... | ....                        | .... |
| 4           | B  | 9                 | 9,0*               | 1,16                                   | 8,3                          | 0,41 | 44,9       | 5,8  | 57,2               | 9,5  | 0,80                        | 0,15 |

\* = valores extremos

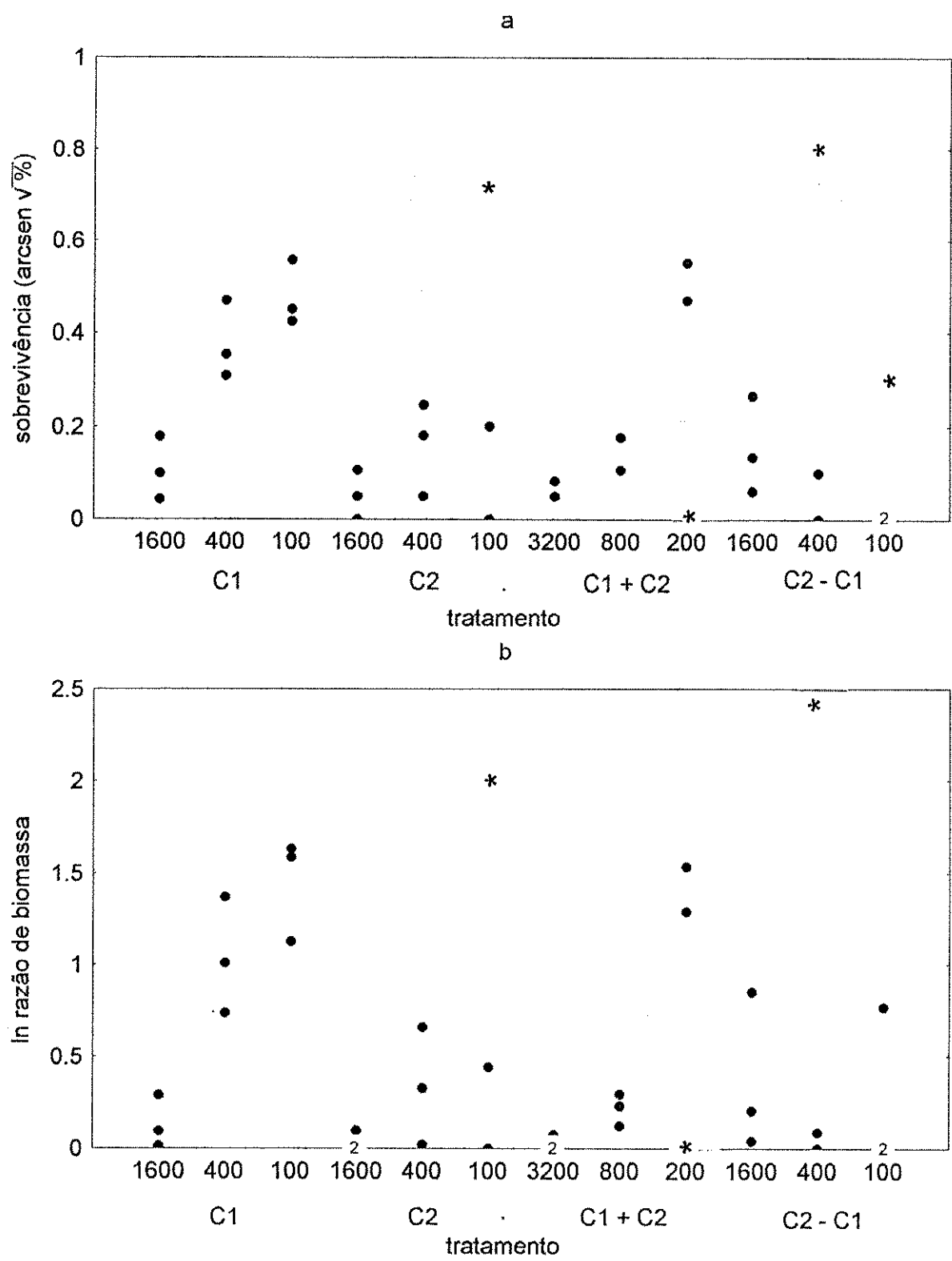


Tabela 23 - ANOVAs dos efeitos de coorte e de densidade sobre a sobrevivência até a metamorfose ( $\arcsen \sqrt{\%}$ ) e sobre a razão de biomassa ( $\ln$ ) dos girinos de Physalaemus cuvieri no experimento 2.

| sobrevivência      |       |    |       |        |       |
|--------------------|-------|----|-------|--------|-------|
| Efeito             | SQ    | gl | QM    | F      | P     |
| Coorte             | 0,331 | 3  | 0,110 | 19,496 | 0,000 |
| Densidade          | 0,164 | 2  | 0,082 | 14,539 | 0,000 |
| Coorte x Densidade | 0,349 | 6  | 0,058 | 10,279 | 0,000 |
| Erro               | 0,113 | 20 | 0,006 |        |       |
| razão de biomassa  |       |    |       |        |       |
| Efeito             | SQ    | gl | QM    | F      | P     |
| Coorte             | 2,565 | 3  | 0,855 | 11,819 | 0,000 |
| Densidade          | 2,557 | 2  | 1,278 | 17,674 | 0,000 |
| Coorte x Densidade | 3,028 | 6  | 0,505 | 6,977  | 0,000 |
| Erro               | 1,519 | 21 | 0,072 |        |       |

Tabela 24 - Testes planejados entre as médias da sobrevivência até a metamorfose (arcsen  $\sqrt{p}$ ) dos girinos de *Physalaemus cuvieri* no experimento 2. Coorte: C1 = C1, C2 = C2, C3 = C1+C2, C4 = C2-C1; densidade inicial dos girinos por coorte e por poça: A = alta (1600), M = média (400), B = baixa (100).

| Efeito    | SQ    | gl | QM    | F      | P     |
|-----------|-------|----|-------|--------|-------|
| C1A x C1M | 0,109 | 1  | 0,109 | 19,316 | 0,000 |
| C1A x C1B | 0,205 | 1  | 0,205 | 36,355 | 0,000 |
| C1M x C1B | 0,015 | 1  | 0,015 | 2,671  | 0,118 |
| C2A x C2M | 0,017 | 1  | 0,017 | 3,067  | 0,095 |
| C2A x C2B | 0,003 | 1  | 0,003 | 0,501  | 0,487 |
| C2M x C2B | 0,004 | 1  | 0,004 | 0,737  | 0,401 |
| C3A x C3M | 0,013 | 1  | 0,013 | 2,275  | 0,147 |
| C3A x C3B | 0,246 | 1  | 0,246 | 43,615 | 0,000 |
| C3M x C3B | 0,156 | 1  | 0,156 | 27,615 | 0,000 |
| C4A x C4M | 0,013 | 1  | 0,013 | 2,311  | 0,144 |
| C4A x C4B | 0,029 | 1  | 0,029 | 5,062  | 0,036 |
| C4M x C4B | 0,003 | 1  | 0,003 | 0,444  | 0,513 |
| C1M x C2M | 0,071 | 1  | 0,071 | 12,610 | 0,002 |
| C1M x C3M | 0,077 | 1  | 0,077 | 13,705 | 0,001 |
| C1M x C4M | 0,129 | 1  | 0,129 | 22,770 | 0,000 |
| C2M x C3M | 0,000 | 1  | 0,000 | 0,023  | 0,882 |
| C2M x C4M | 0,014 | 1  | 0,014 | 2,546  | 0,126 |
| C3M x C4M | 0,012 | 1  | 0,012 | 2,133  | 0,160 |
| C1B x C2B | 0,171 | 1  | 0,171 | 30,211 | 0,000 |
| C1B x C3B | 0,001 | 1  | 0,001 | 0,232  | 0,635 |
| C1B x C4B | 0,274 | 1  | 0,274 | 48,491 | 0,000 |
| C2B x C3B | 0,168 | 1  | 0,168 | 29,784 | 0,000 |
| C2B x C4B | 0,010 | 1  | 0,010 | 1,794  | 0,196 |
| C3B x C4B | 0,261 | 1  | 0,261 | 46,195 | 0,000 |
| :         |       |    |       |        | :     |

Tabela 24 - (cont.)

| Efeito    | SQ    | gl | QM    | F      | P     |
|-----------|-------|----|-------|--------|-------|
| :         |       |    |       |        | :     |
| C1A x C2A | 0,005 | 1  | 0,005 | 0,823  | 0,375 |
| C1A x C3A | 0,004 | 1  | 0,004 | 0,665  | 0,424 |
| C1A x C4A | 0,003 | 1  | 0,003 | 0,577  | 0,456 |
| C2A x C3A | 0,000 | 1  | 0,000 | 0,008  | 0,928 |
| C2A x C4A | 0,016 | 1  | 0,016 | 2,778  | 0,111 |
| C3A x C4A | 0,014 | 1  | 0,014 | 2,481  | 0,131 |
| C3B x C1M | 0,021 | 1  | 0,021 | 3,778  | 0,066 |
| C3B x C2M | 0,148 | 1  | 0,148 | 26,214 | 0,000 |
| Erro      | 0,113 | 20 | 0,006 |        |       |

Tabela 25 - Testes planejados entre as médias da razão de biomassa (ln) dos girinos de Physalaemus cuvieri no experimento 2. Coorte: C1 = C1, C2 = C2, C3 = C1+C2, C4 = C2-C1; densidade inicial de girinos por coorte e por poça: A = alta (1600), M = média (400), B = baixa (100).

| Efeito    | SQ    | gl | QM    | F      | P     |
|-----------|-------|----|-------|--------|-------|
| C1A x C1M | 1,232 | 1  | 1,232 | 17,032 | 0,000 |
| C1A x C1B | 2,598 | 1  | 2,598 | 35,924 | 0,000 |
| C1M x C1B | 0,252 | 1  | 0,252 | 3,484  | 0,076 |
| C2A x C2M | 0,132 | 1  | 0,132 | 1,831  | 0,190 |
| C2A x C2B | 0,039 | 1  | 0,039 | 0,544  | 0,469 |
| C2M x C2B | 0,016 | 1  | 0,016 | 0,224  | 0,641 |
| C3A x C3M | 0,047 | 1  | 0,047 | 0,657  | 0,427 |
| C3A x C3B | 2,265 | 1  | 2,265 | 31,308 | 0,000 |
| C3M x C3B | 1,716 | 1  | 1,716 | 23,723 | 0,000 |
| C4A x C4M | 0,124 | 1  | 0,124 | 1,716  | 0,204 |
| C4A x C4B | 0,018 | 1  | 0,018 | 0,243  | 0,627 |
| C4M x C4B | 0,055 | 1  | 0,055 | 0,755  | 0,395 |
| C1M x C2M | 0,741 | 1  | 0,741 | 10,244 | 0,004 |
| C1M x C3M | 1,016 | 1  | 1,016 | 14,051 | 0,001 |
| C1M x C4M | 1,190 | 1  | 1,190 | 16,452 | 0,001 |
| C2M x C3M | 0,022 | 1  | 0,022 | 0,300  | 0,590 |
| C2M x C4M | 0,103 | 1  | 0,103 | 1,424  | 0,246 |
| C3M x C4M | 0,036 | 1  | 0,036 | 0,495  | 0,489 |
| C1B x C2B | 1,812 | 1  | 1,812 | 25,051 | 0,000 |
| C1B x C3B | 0,002 | 1  | 0,002 | 0,023  | 0,881 |
| C1B x C4B | 2,133 | 1  | 2,133 | 29,487 | 0,000 |
| C2B x C3B | 1,420 | 1  | 1,420 | 19,630 | 0,000 |
| C2B x C4B | 0,002 | 1  | 0,002 | 0,022  | 0,884 |
| C3B x C4B | 1,601 | 1  | 1,601 | 22,140 | 0,000 |
| :         |       |    |       |        | :     |

Tabela 25 - (cont.)

| Efeito    | SQ    | gl | QM    | F      | P     |
|-----------|-------|----|-------|--------|-------|
| ∴         |       |    |       |        | ∴     |
| C1A x C2A | 0,013 | 1  | 0,013 | 0,182  | 0,674 |
| C1A x C3A | 0,013 | 1  | 0,013 | 0,186  | 0,670 |
| C1A x C4A | 0,081 | 1  | 0,081 | 1,116  | 0,303 |
| C2A x C3A | 0,000 | 1  | 0,000 | 0,000  | 0,996 |
| C2A x C4A | 0,159 | 1  | 0,159 | 2,200  | 0,153 |
| C3A x C4A | 0,160 | 1  | 0,160 | 2,215  | 0,152 |
| C3B x C1M | 0,167 | 1  | 0,167 | 2,304  | 0,144 |
| C3B x C2M | 1,388 | 1  | 1,388 | 19,190 | 0,000 |
| Erro      | 1,519 | 21 | 0,072 |        |       |

O CRA e a massa na metamorfose dos girinos de *P. cuvieri* (Tabela 22; Fig. 27) apresentaram diferenças significativas devido apenas a efeitos de densidade (Tabela 26). As médias de CRA diferiram nas coortes C1 e C2 entre alta e baixa densidade (Tabela 27) e as médias de massa diferiram também nestas duas coortes entre alta versus média e baixa densidade (Tabela 28). De um modo geral, o tamanho dos girinos diminuiu especialmente nas maiores densidades, provavelmente devido à competição por alimento. Em alta densidade, a coorte C2-C1 apresentou o maior tamanho, embora esta diferença não seja significativa, reforçando a idéia discutida acima de mais nutrientes nas poças previamente utilizadas por C1. Este resultado sugere também a inexistência de inibidores de crescimento liberados na água pelos girinos de C1, que deveriam afetar o tamanho das larvas de C2. As coortes juntas não diferiram em tamanho entre as densidades e, em baixa densidade, apresentaram tamanho semelhante ao das coortes isoladas em média densidade, contrariando o esperado devido apenas à densidade. Estes resultados sugerem que, para tamanho, o efeito de densidade seja assimétrico, sendo possivelmente maior sobre os girinos menores, da coorte mais nova.

O período larval e a taxa de crescimento de *P. cuvieri* (Tabela 22; Fig. 28) não foram significativamente afetados pela época de introdução de coortes e pela densidade de girinos (Tabela 29). Porém, a importância do efeito de densidade foi evidenciada através de uma análise de covariância, onde a densidade transformada em logaritmo foi utilizada como covariável. Embora o tratamento “coorte” ajustado pela covariável continue não significativo, para o período larval a não significância do efeito da densidade foi muito próxima ao limite de rejeição e para a taxa de crescimento o efeito da densidade foi significativo (Tabelas 30 e 31).

Os resíduos de algumas variáveis não se ajustaram na distribuição normal, especialmente período larval (Fig. 29).



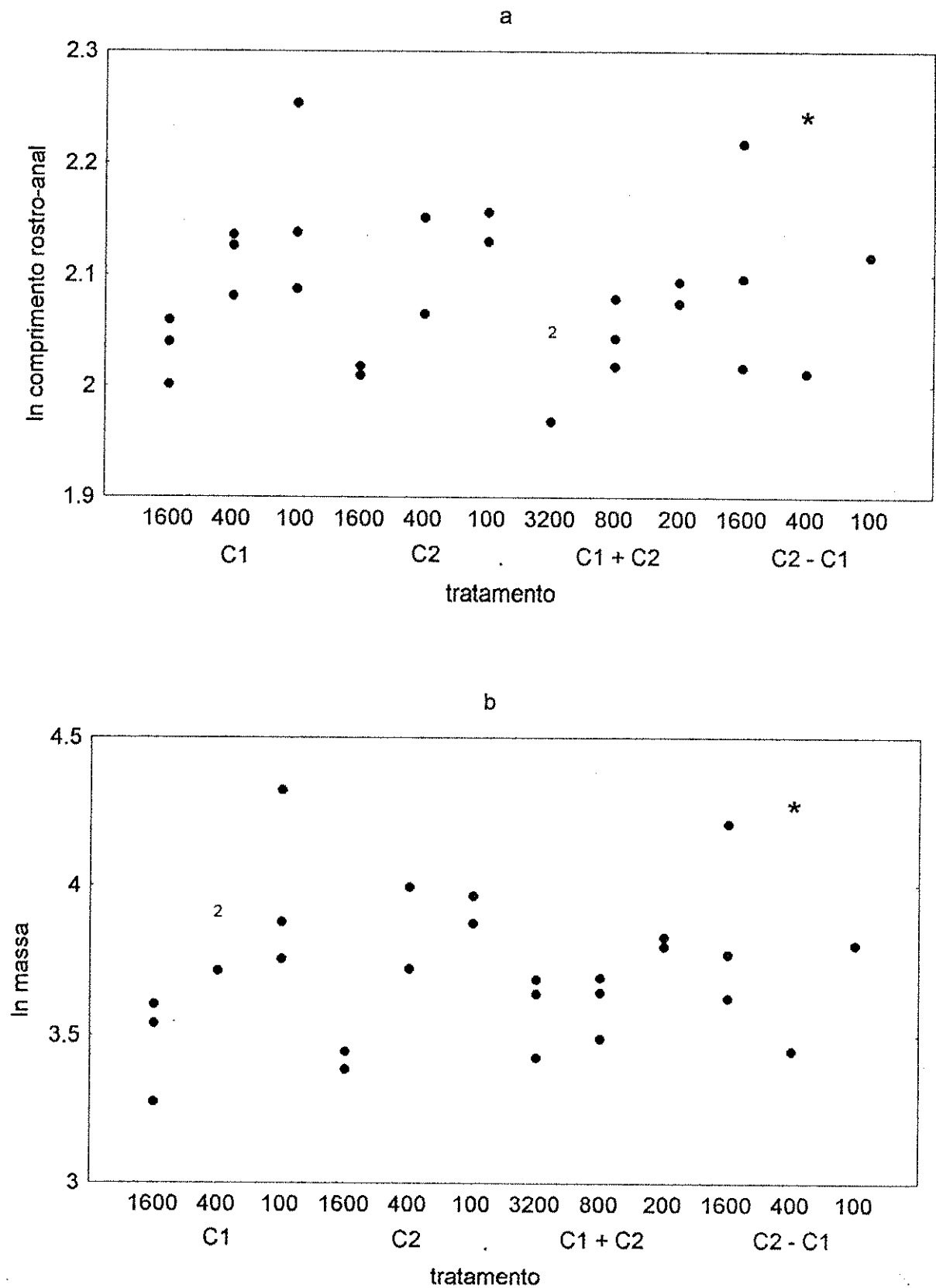


Fig. 27 - Respostas medidas através do comprimento rostro-anal (mm) na metamorfose (a) e da massa (mg) na metamorfose (b) dos girinos de *Physalaemus cuvieri* submetidos aos diferentes tratamentos do experimento 2. C1 = coorte C1; C2 = coorte C2; C1+C2 = duas coortes juntas; C2-C1 = coorte C2 após a retirada da coorte C1; 1600, 400 ou 100 = densidade inicial de girinos por poça. Os asteriscos representam valores extremos.

Tabela 26 - ANOVAs dos efeitos de coorte e de densidade sobre o comprimento rostro-anal na metamorfose (ln) e a massa na metamorfose (ln) dos girinos de Physalaemus cuvieri no experimento 2.

| comprimento rostro-anal |       |    |       |       |       |
|-------------------------|-------|----|-------|-------|-------|
| Efeito                  | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
| Coorte                  | 0,011 | 3  | 0,004 | 1,233 | 0,330 |
| Densidade               | 0,027 | 2  | 0,014 | 4,482 | 0,028 |
| Coorte x Densidade      | 0,023 | 6  | 0,004 | 1,275 | 0,323 |
| Erro                    | 0,049 | 16 | 0,003 |       |       |
| massa                   |       |    |       |       |       |
| Efeito                  | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
| Coorte                  | 0,043 | 3  | 0,014 | 0,416 | 0,744 |
| Densidade               | 0,361 | 2  | 0,180 | 5,235 | 0,018 |
| Coorte x Densidade      | 0,488 | 6  | 0,081 | 2,363 | 0,079 |
| Erro                    | 0,551 | 16 | 0,034 |       |       |

Tabela 27 - Testes planejados entre as médias do comprimento rostro-anal na metamorfose (ln) dos girinos de Physalaemus cuvieri no experimento 2. Coorte: C1 = C1, C2 = C2, C3 = C1+C2, C4 = C2-C1; densidade inicial de girinos por coorte e por poça: A = alta (1600), M = média (400), B = baixa (100).

| Efeito    | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
|-----------|-------|----|-------|-------|-------|
| C1A x C1M | 0,010 | 1  | 0,010 | 3,195 | 0,093 |
| C1A x C1B | 0,024 | 1  | 0,024 | 7,772 | 0,013 |
| C1M x C1B | 0,003 | 1  | 0,003 | 1,001 | 0,332 |
| C2A x C2M | 0,009 | 1  | 0,009 | 2,918 | 0,107 |
| C2A x C2B | 0,017 | 1  | 0,017 | 5,453 | 0,033 |
| C2M x C2B | 0,001 | 1  | 0,001 | 0,393 | 0,540 |
| C3A x C3M | 0,001 | 1  | 0,001 | 0,283 | 0,602 |
| C3A x C3B | 0,005 | 1  | 0,005 | 1,492 | 0,240 |
| C3M x C3B | 0,002 | 1  | 0,002 | 0,555 | 0,467 |
| C4A x C4M | 0,007 | 1  | 0,007 | 2,412 | 0,140 |
| C4A x C4B | 0,000 | 1  | 0,000 | 0,009 | 0,924 |
| C4M x C4B | 0,006 | 1  | 0,006 | 1,814 | 0,197 |
| C3B x C1M | 0,001 | 1  | 0,001 | 0,353 | 0,561 |
| C3B x C2M | 0,001 | 1  | 0,001 | 0,188 | 0,670 |
| Erro      | 0,049 | 16 | 0,003 |       |       |

Tabela 28 - Testes planejados entre as médias da massa na metamorfose (ln) dos girinos de Physalaemus cuvieri no experimento 2. Coorte: C1 = C1, C2 = C2, C3 = C1+C2, C4 = C2-C1; densidade inicial de girinos por coorte e por poça: A = alta (1600), M = média (400), B = baixa (100).

| Efeito    | SQ    | gl | QM    | F      | P     |
|-----------|-------|----|-------|--------|-------|
| C1A x C1M | 0,211 | 1  | 0,211 | 6,113  | 0,025 |
| C1A x C1B | 0,392 | 1  | 0,392 | 11,372 | 0,004 |
| C1M x C1B | 0,028 | 1  | 0,028 | 0,810  | 0,382 |
| C2A x C2M | 0,194 | 1  | 0,194 | 5,640  | 0,030 |
| C2A x C2B | 0,251 | 1  | 0,251 | 7,289  | 0,016 |
| C2M x C2B | 0,004 | 1  | 0,004 | 0,106  | 0,749 |
| C3A x C3M | 0,001 | 1  | 0,001 | 0,027  | 0,872 |
| C3A x C3B | 0,063 | 1  | 0,063 | 1,830  | 0,195 |
| C3M x C3B | 0,050 | 1  | 0,050 | 1,456  | 0,245 |
| C4A x C4M | 0,131 | 1  | 0,131 | 3,807  | 0,069 |
| C4A x C4B | 0,003 | 1  | 0,003 | 0,096  | 0,761 |
| C4M x C4B | 0,062 | 1  | 0,062 | 1,797  | 0,199 |
| C3B x C1M | 0,001 | 1  | 0,001 | 0,043  | 0,839 |
| C3B x C2M | 0,002 | 1  | 0,002 | 0,060  | 0,810 |
| Erro      | 0,551 | 16 | 0,034 |        |       |

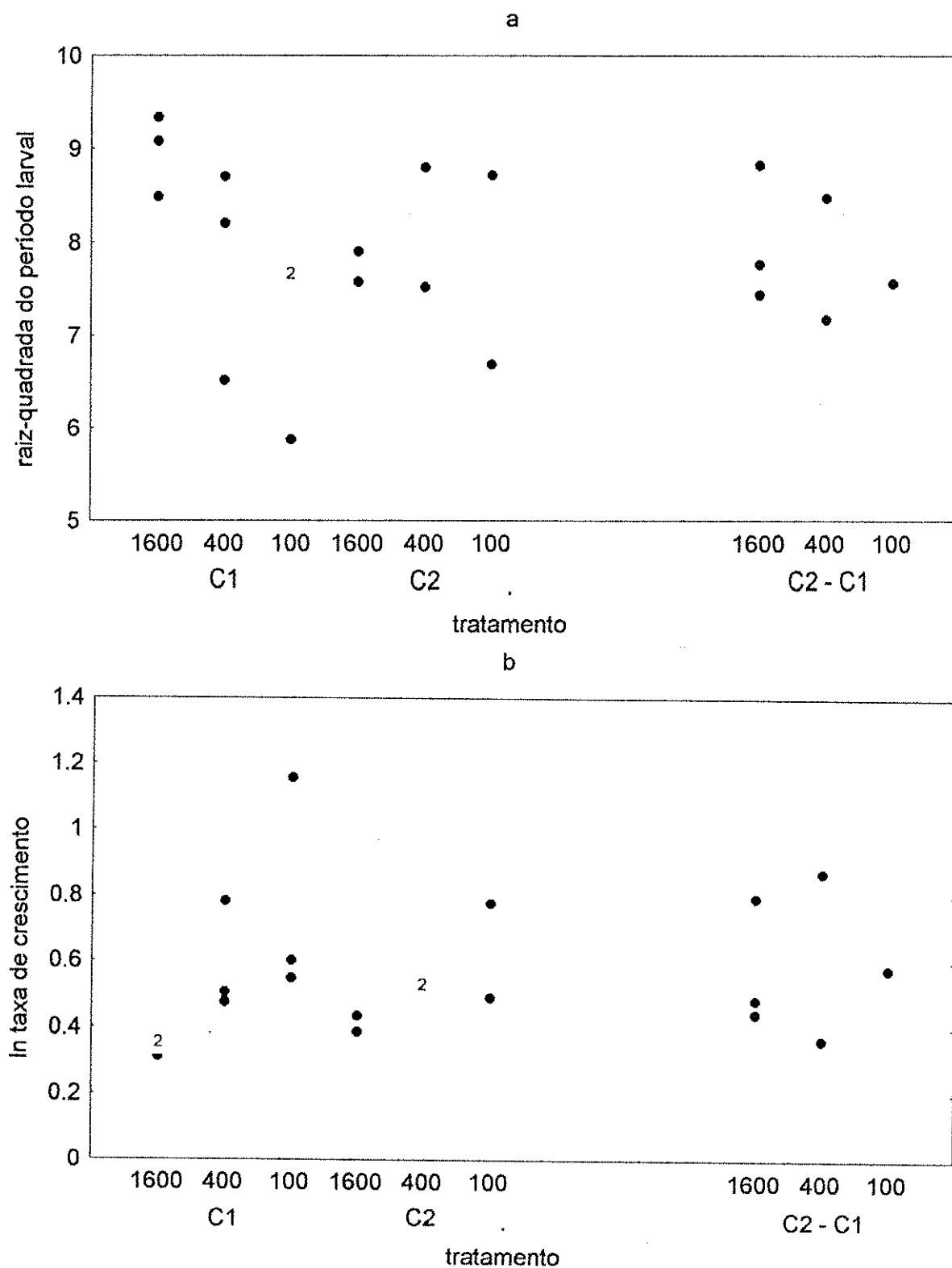


Fig. 28 - Respostas medidas através do período larval (a), em d, e da taxa de crescimento (b), em mg/d, dos girinos de *Physalaemus cuvieri* submetidos aos diferentes tratamentos do experimento 2. C1 = coorte C1; C2 = coorte C2; C1+C2 = duas coortes juntas; C2-C1 = coorte C2 após a retirada da coorte C1; 1600, 400 ou 100 = densidade inicial dos girinos por poça.

Tabela 29 - ANOVAs dos efeitos de coorte e de densidade sobre o período larval ( $\sqrt{x}$ ) e sobre a taxa de crescimento ( $\ln$ ) dos girinos de Physalaemus cuvieri no experimento 2.

| período larval      |       |    |       |       |       |
|---------------------|-------|----|-------|-------|-------|
| Efeito              | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
| Coorte              | 0,067 | 2  | 0,033 | 0,041 | 0,960 |
| Densidade           | 1,926 | 2  | 0,963 | 1,168 | 0,344 |
| Coorte x Densidade  | 2,747 | 4  | 0,687 | 0,833 | 0,530 |
| Erro                | 9,893 | 12 | 0,824 |       |       |
| taxa de crescimento |       |    |       |       |       |
| Efeito              | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
| Coorte              | 0,068 | 2  | 0,034 | 0,726 | 0,504 |
| Densidade           | 0,198 | 2  | 0,099 | 2,117 | 0,163 |
| Coorte x Densidade  | 0,197 | 4  | 0,049 | 1,058 | 0,419 |
| Erro                | 0,560 | 12 | 0,047 |       |       |

Tabela 30 - ANCOVA para o período larval ( $\sqrt{x}$ ) dos girinos de *Physalaemus cuvieri* no experimento 2. A não significância da interação entre o tratamento (coorte) e a covariável (ln da densidade) demonstra a homogeneidade das inclinações. O tratamento ajustado para a covariável não foi significativo.

| teste da inclinação |        |    |       |       |       |
|---------------------|--------|----|-------|-------|-------|
| Efeito              | SQ     | gl | QM    | F     | P     |
| Coorte              | 2,210  | 2  | 1,105 | 1,620 | 0,231 |
| Densidade           | 1,991  | 1  | 1,991 | 2,918 | 0,108 |
| Coorte x Densidade  | 2,439  | 2  | 1,220 | 1,787 | 0,201 |
| Erro                | 10,236 | 15 | 0,682 |       |       |
| teste do intercepto |        |    |       |       |       |
| Efeito              | SQ     | gl | QM    | F     | P     |
| Coorte              | 0,189  | 2  | 0,094 | 0,126 | 0,882 |
| Densidade           | 3,215  | 1  | 3,215 | 4,312 | 0,053 |
| Erro                | 12,675 | 17 | 0,746 |       |       |

Tabela 31 - ANCOVA para a taxa de crescimento (ln) dos girinos de Physalaemus cuvieri no experimento 2. A não significância da interação entre o tratamento (coorte) e a covariável (ln da densidade) demonstra a homogeneidade das inclinações. O tratamento ajustado para a covariável não foi significativo.

| teste da inclinação |       |    |       |       |       |
|---------------------|-------|----|-------|-------|-------|
| Efeito              | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
| Coorte              | 0,115 | 2  | 0,058 | 1,392 | 0,279 |
| Densidade           | 0,216 | 1  | 0,216 | 5,204 | 0,038 |
| Coorte x Densidade  | 0,165 | 2  | 0,082 | 1,990 | 0,171 |
| Erro                | 0,621 | 15 | 0,041 |       |       |
| teste do intercepto |       |    |       |       |       |
| Efeito              | SQ    | gl | QM    | F     | P     |
| Coorte              | 0,131 | 2  | 0,065 | 1,415 | 0,270 |
| Densidade           | 0,335 | 1  | 0,335 | 7,256 | 0,015 |
| Erro                | 0,786 | 17 | 0,046 |       |       |



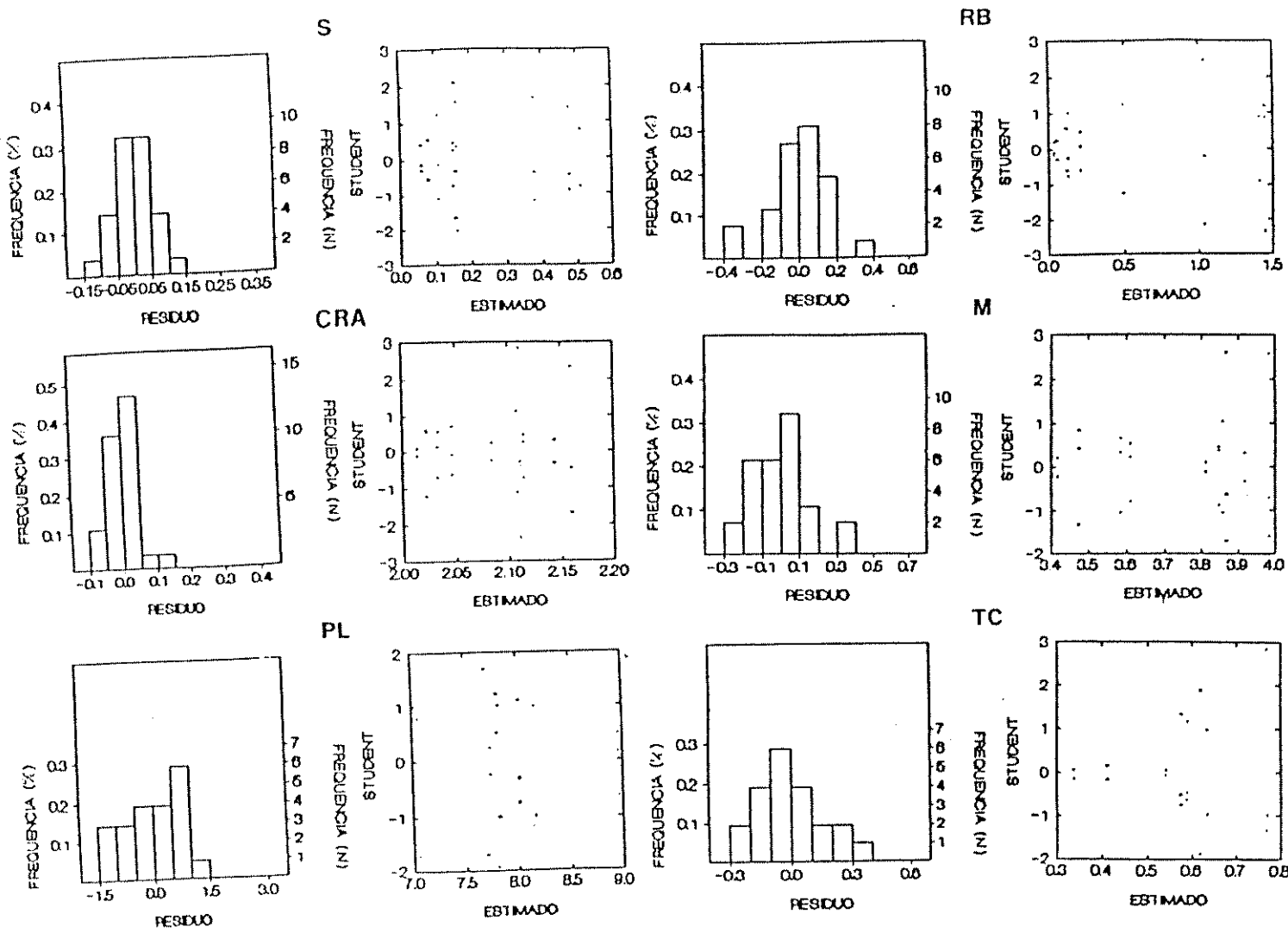


Fig. 29 - Distribuição de freqüência dos resíduos e dispersão dos resíduos estimados versus “studentizados” das seis variáveis transformadas do experimento 2. S = sobrevivência; RB = razão de biomassa; CRA = comprimento rostro-anal; M = massa; PL = período larval; TC = taxa de crescimento

A MANOVA para sobrevivência, biomassa e tamanho dos girinos de P. cuvieri confirmou a alta significância do efeito de coorte e da densidade, além da forte interação entre estes fatores (Tabela 32a). A MANOVA para o período larval e a taxa de crescimento, que não considera os tratamentos com as duas coortes juntas, não mostrou diferenças significativas (Tabela 32b).

Em resumo, aumentos da densidade na ausência da predação provavelmente causaram competição por alimento, prejudicando principalmente a sobrevivência e a biomassa das populações e o tamanho dos indivíduos. Não foi possível avaliar a hipótese de que girinos maiores de P. cuvieri afetam negativamente o desenvolvimento de girinos menores coespecíficos, devido à impossibilidade de marcação dos girinos. Porém, há evidências de que pelo menos em relação ao tamanho isto ocorra. Diferenças na época do desenvolvimento podem afetar especialmente a sobrevivência e, conseqüentemente, a biomassa produzida, dependendo da densidade.

Para a coorte C1 de P. cuvieri, o CRA na metamorfose em todos os tratamentos variou de uma média de 7,4 mm em poça com densidade alta até a média de 9,5 mm em poça com baixa densidade (Tabela 22; coeficiente de variação  $CV = 0,08$ ), representando um aumento de 28 % no comprimento do corpo. Para a massa na metamorfose, a variação foi de 26,5 mg em alta densidade a 75,3 mg em baixa densidade (Tabela 22;  $CV = 0,31$ ), representando um aumento de 184 %. A média do período larval variou de 34,5 d em baixa densidade a 87,2 d em alta densidade (Tabela 22;  $CV = 0,27$ ), havendo um aumento de 153 % no tempo de desenvolvimento larval. Para a coorte C2, a média do CRA variou de 7,5 mm em alta densidade a 8,6 mm em média e baixa densidades (Tabela 22;  $CV = 0,06$ ), aumentando 15 %. A massa média variou de 29,7 mg em alta densidade a 54,4 mg em média densidade (Tabela 22;  $CV = 0,25$ ), aumentando 83 %. O período larval médio variou de 44,7 d em baixa densidade a 77,5 d em média densidade (Tabela 22;  $CV = 0,20$ ), aumentando 73 %. Portanto, a coorte C2 apresentou magnitudes

Tabela 32 - MANOVAs dos efeitos de dois fatores (coorte e densidade dos girinos) sobre as variáveis resposta: **a** - sobrevivência até a metamorfose ( $\arcsen \sqrt{\%}$ ), razão de biomassa, comprimento rostro-anal na metamorfose (ln) e massa na metamorfose (ln); **b** - período larval ( $\sqrt{x}$ ) e taxa de crescimento (ln) dos girinos de *Physalaemus cuvieri* no experimento 2.

| a                  |         |       |        |       |
|--------------------|---------|-------|--------|-------|
| Efeito             | Wilks'λ | F     | gl     | P     |
| Coorte             | 0,135   | 3,022 | 12, 32 | 0,006 |
| Densidade          | 0,152   | 4,701 | 8, 24  | 0,001 |
| Coorte x Densidade | 0,063   | 2,167 | 24, 43 | 0,013 |
| b                  |         |       |        |       |
| Efeito             | Wilks'λ | F     | gl     | P     |
| Coorte             | 0,878   | 0,371 | 4, 22  | 0,826 |
| Densidade          | 0,730   | 0,939 | 4, 22  | 0,460 |
| Coorte x Densidade | 0,588   | 0,837 | 8, 22  | 0,581 |

de variação semelhantes à coorte C1, embora nos três caracteres isoladamente a plasticidade seja menor (cerca de metade da percentagem de aumento) do que em C1.

Apesar da semelhança em magnitude, o padrão de plasticidade diferiu entre as duas coortes, considerando-se a relação entre a massa na metamorfose e o tempo do desenvolvimento. Para a coorte C1, considerando as três densidades conjuntamente, a massa na metamorfose diminuiu com o aumento do período larval, ocorrendo uma regressão significativa entre estas características (Fig. 30). Esta relação inversa resultou do efeito da densidade, com as larvas em alta densidade provavelmente crescendo mais lentamente devido à competição por alimento, metamorfoseando mais tarde e com tamanhos menores. Para a coorte C2 o período larval (pl) não afetou a massa (m) na metamorfose (Fig. 31;  $m = 3,33 + 0,05pl$ ;  $N = 6$ ,  $t = 0,32$ ,  $p = 0,77$ ; erro padrão de  $a = 1,28$  e de  $b = 0,16$ ). Esta diferença entre coortes, aparentemente resultado do maior aumento do período larval em resposta à alta densidade na coorte C1 (cf. Fig. 28a), não foi detectada na análise de variância (ausência de interação entre “coorte” e “densidade” para período larval). A maior variação na massa na metamorfose e no período larval da coorte C1, em relação à C2 também pode ter contribuído para esta diferença. A época do desenvolvimento possivelmente influencia o padrão de plasticidade devido à variações nas condições ou recursos encontrados pelas larvas, como diferenças da quantidade de chuva ou do alimento.

A diferença de tamanho entre jovens recém-metamorfoseados está ilustrada na Fig. 32.

### **Efeitos da Densidade sobre a Estrutura Etária**

Os girinos sobreviventes das poças temporárias (fixados com 48 d de desenvolvimento, no dia da secagem completa das poças artificiais) apresentaram um desenvolvimento mais lento com o aumento da densidade (Fig. 33). De um modo geral, as

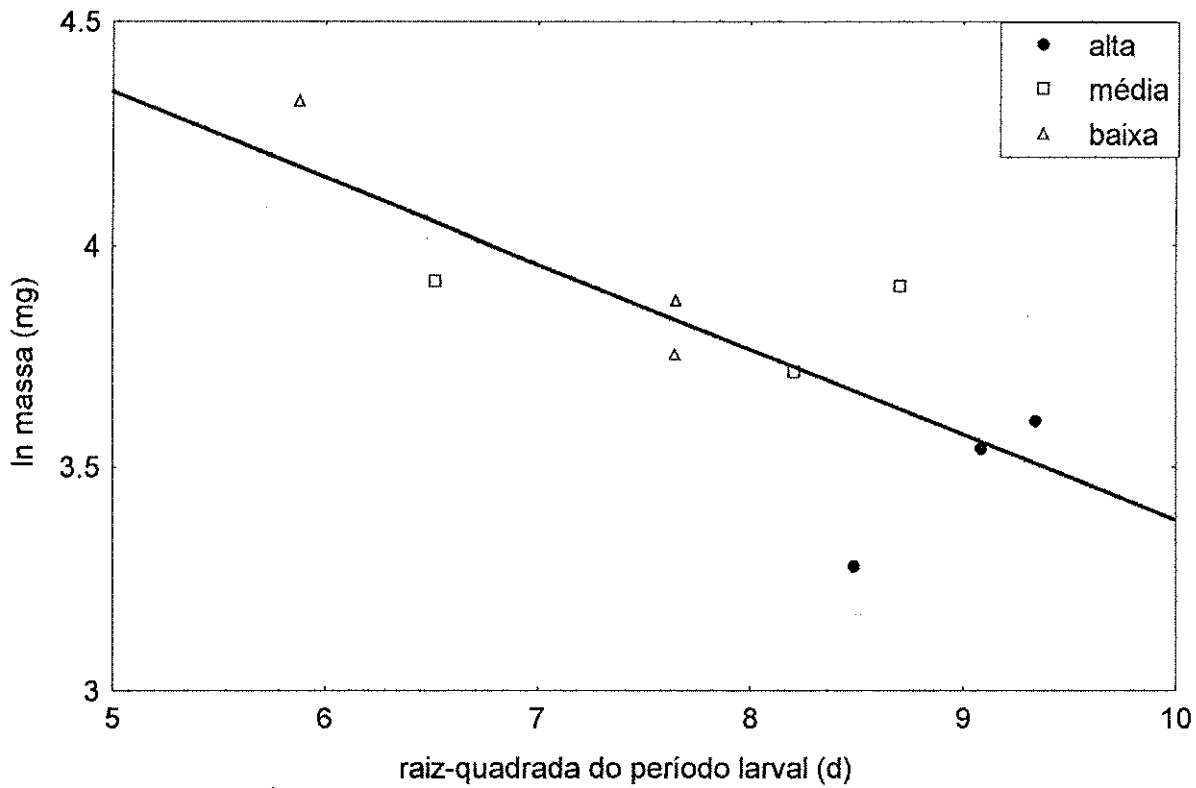


Fig. 30 - Logaritmo natural da massa na metamorfose ( $m$ ) dos girinos da coorte C1 de *Physalaemus cuvieri*, em função da raiz-quadrada do período larval ( $pl$ ), ajustado por regressão linear ( $m = 5,30 - 0,19pl$ ;  $N = 9$ ,  $t = 3,09$ ,  $p = 0,02$ ; erro padrão de  $a = 0,50$  e de  $b = 0,06$ ). Os símbolos representam os diferentes tratamentos de densidade (alta, média e baixa) no experimento 2.

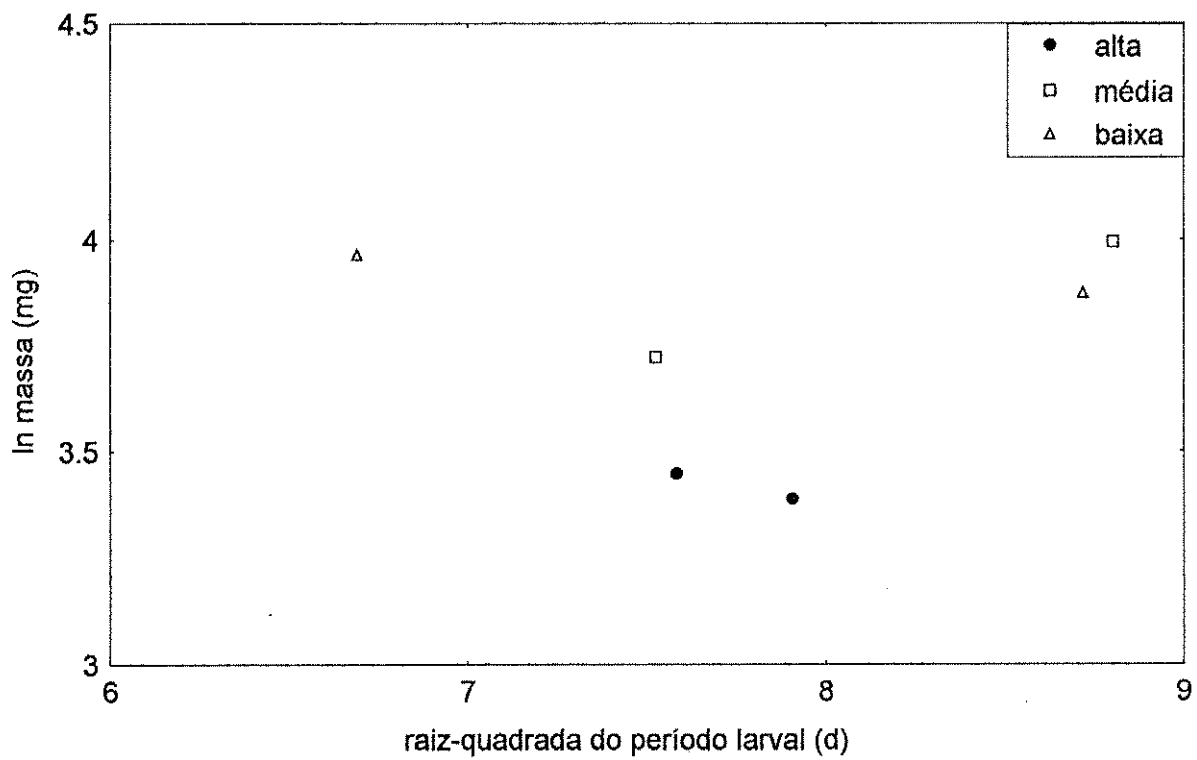


Fig. 31 - Logaritmo natural da massa na metamorfose dos girinos da coorte C2 de *Physalaemus cuvieri*, em função da raiz-quadrada do período larval. Os símbolos representam os diferentes tratamentos de densidade (alta, média e baixa) no experimento 2.

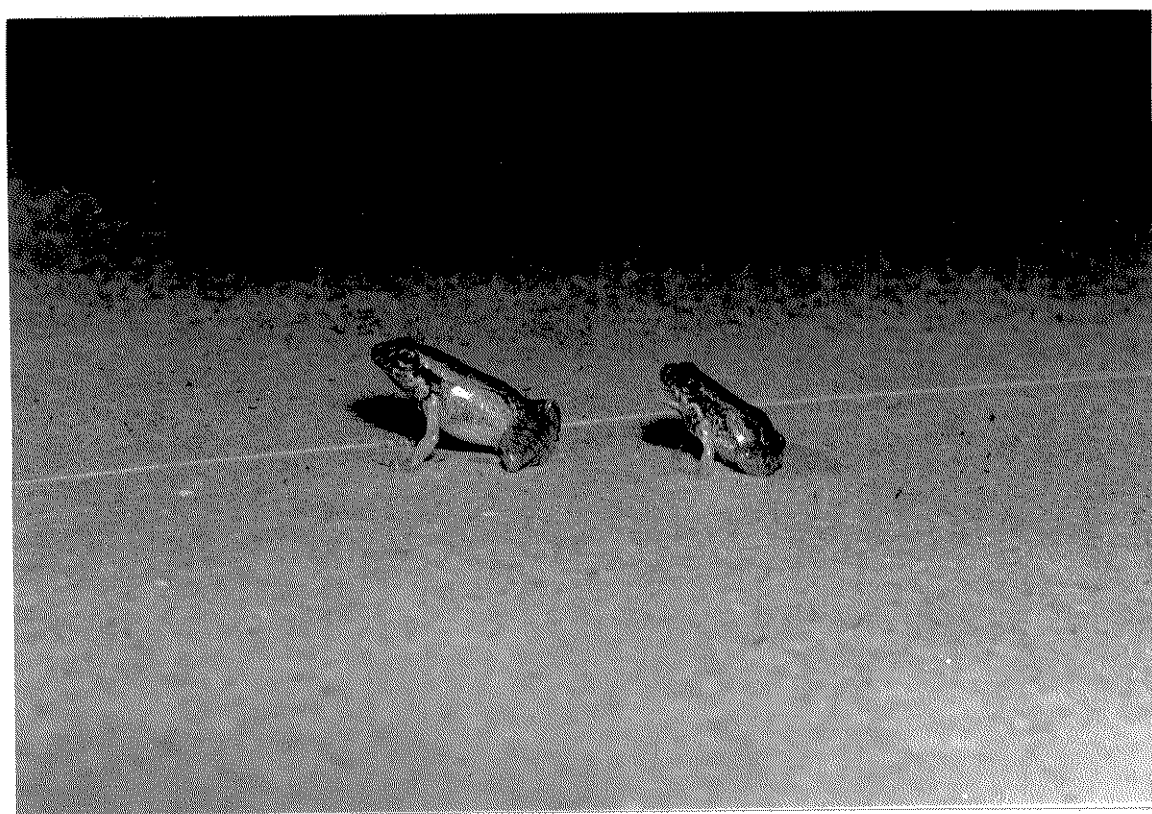


Fig. 32 - Jovens recém-metamorfoseados de Physalaemus cuvieri. Maior: 9,5 mm e 70,7 mg, desenvolvido em poça artificial com a coorte C2 em densidade média. Menor: 7,0 mm e 26,2 mg, desenvolvido em poça artificial com as duas coortes juntas em densidade alta.

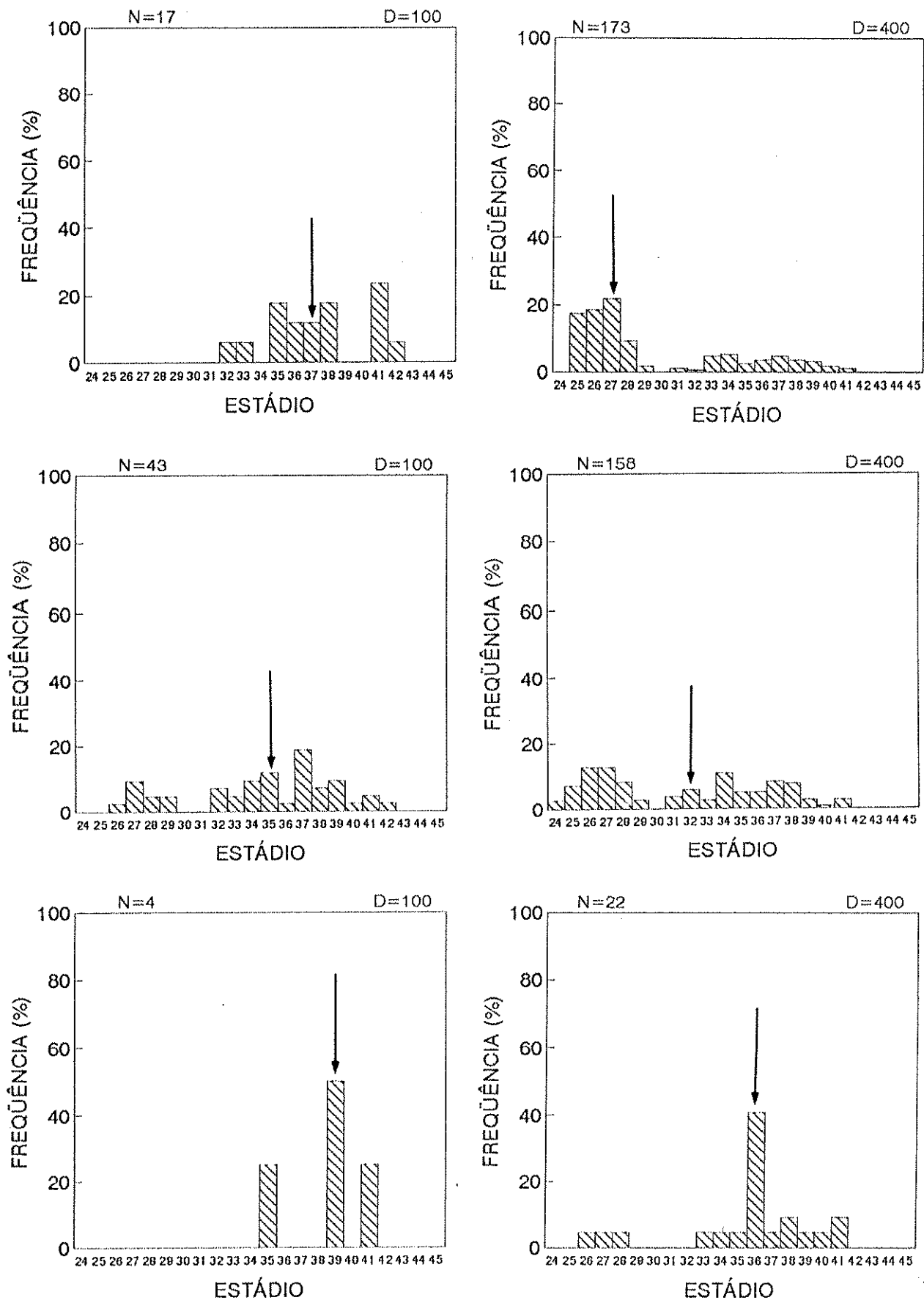


Fig. 33 - Distribuição de freqüência dos estádios de desenvolvimento dos girinos de *Physalaemus cuvieri* retirados das poças artificiais temporárias após a secagem completa das mesmas. D = densidade inicial dos girinos por poça. N = número de girinos sobreviventes. A seta indica o estágio mediano de desenvolvimento.



poças com baixa densidade inicial (100) apresentaram maior número de girinos entre os estádios 32 e 39, além de uma maior percentagem de girinos em fase final de desenvolvimento (estádios 40 a 42) e menor ou ausente em fase mais inicial (estádios 24 a 29) em comparação às percentagens encontradas nas poças com média densidade (400). O desenvolvimento mais rápido em baixa densidade pode ser consequência da menor competição por alimento. Porém, o estágio mediano de desenvolvimento em poças de baixa densidade não foi significativamente mais avançado do que em média densidade ( $N = 3$ ;  $K_D = 2$ ;  $p > 0,05$ ; cf. Fig. 33). A correlação negativa entre o estágio mediano de desenvolvimento e o número de sobreviventes nas poças temporárias (Fig. 34) corrobora a idéia de melhor desenvolvimento com a diminuição da densidade.

Nas poças permanentes onde ocorreu a retirada dos girinos após 21 dias de desenvolvimento para a introdução da coorte C2 (experimento 2: tratamento C2 - C1), houve um retardamento progressivo no desenvolvimento larvário com o aumento da densidade (Fig. 35). Em densidades média e alta a maior parte dos girinos encontrava-se em estádios mais iniciais de desenvolvimento (24 a 28), enquanto em densidade baixa a distribuição foi mais uniforme, ocorrendo inclusive girinos em fase final de desenvolvimento (estádios 40 a 45). A diminuição da densidade deve diminuir a competição por alimento, favorecendo uma taxa de crescimento mais rápida, com consequente aceleração do desenvolvimento. O estágio mediano de desenvolvimento não diferiu significativamente nas três densidades ( $n_{alta} = 2$ ;  $n_{média} = 2$ ;  $n_{baixa} = 1$ ;  $H = 3$ ;  $p > 0,20$ ), embora tenha sido mais avançado em baixa densidade (37) em relação à média (26) e alta (25 e 26) densidade (cf. Fig. 35). A correlação negativa entre o estágio mediano de desenvolvimento e o número de sobreviventes (Fig. 36) também indica um melhor desenvolvimento com a diminuição da densidade nas poças permanentes.

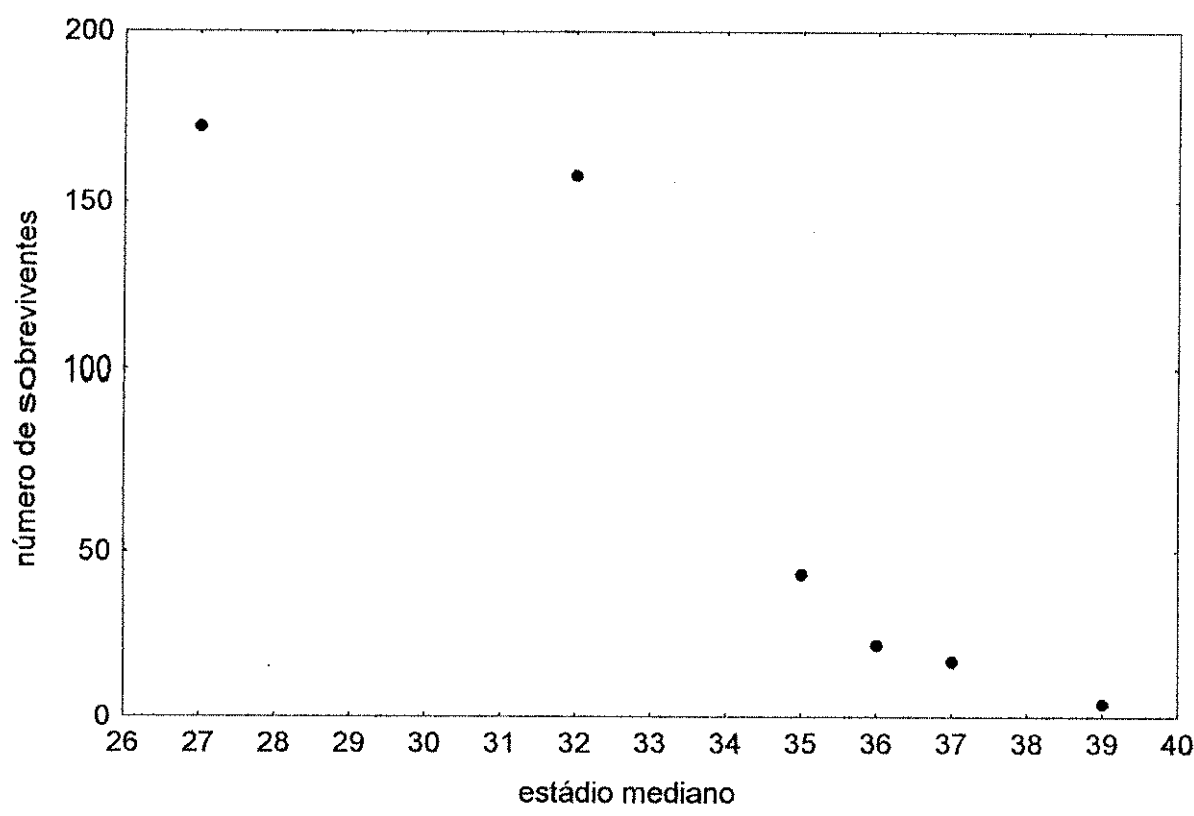


Fig. 34 - Relação entre o estágio mediano de desenvolvimento das larvas de *Physalaemus cuvieri* e o número de girinos sobreviventes retirados das poças artificiais temporárias após a secagem completa das mesmas.  $N = 6$ ;  $r_s = -1,0$ .

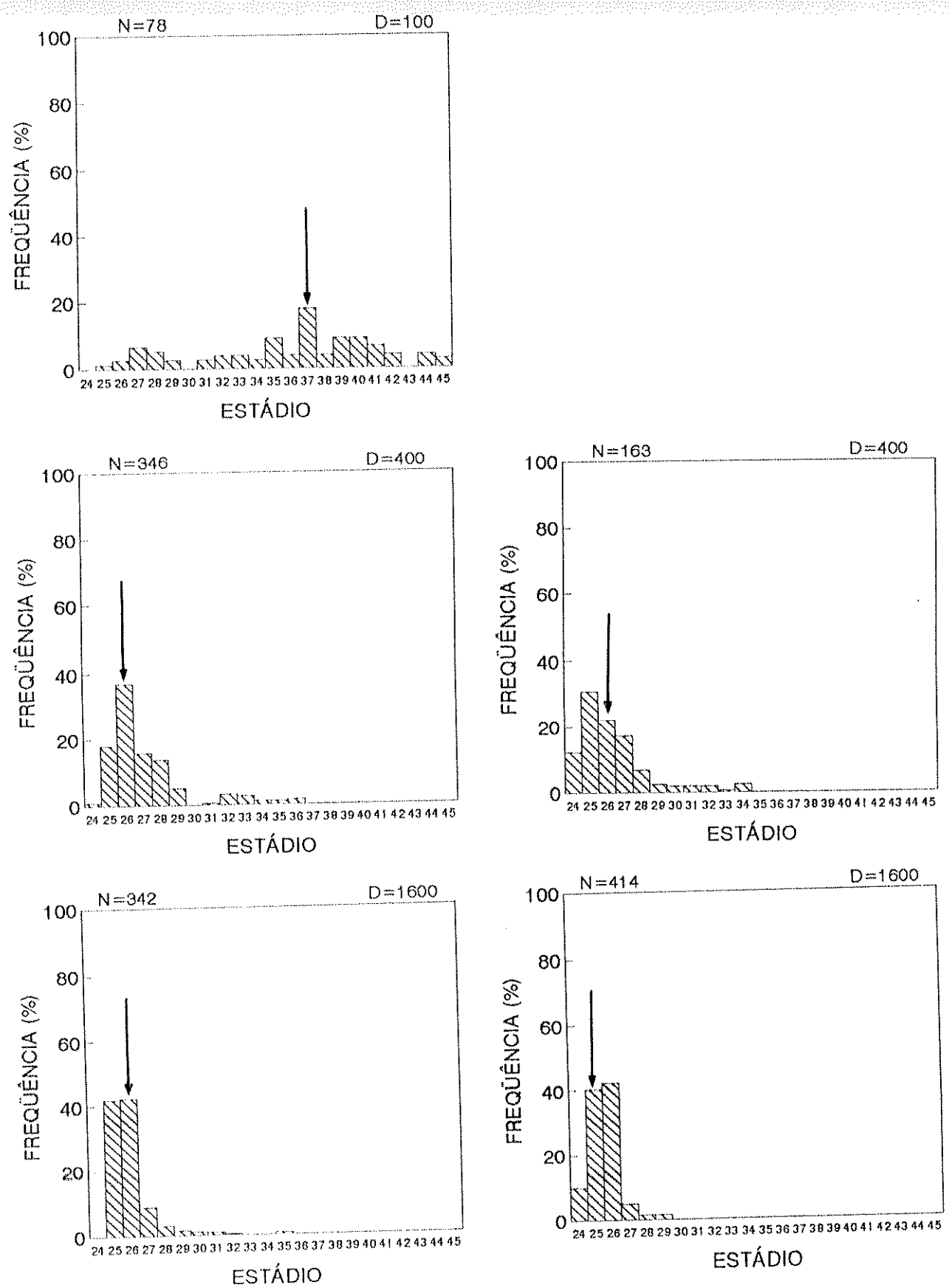


Fig. 35 - Distribuição de freqüência dos estádios de desenvolvimento dos girinos da coorte C1 de *Physalaemus cuvieri* retirados das poças artificiais permanentes após 21 dias de desenvolvimento, para a introdução da coorte C2. D = densidade inicial dos girinos por poça. N = número de girinos sobreviventes. A seta indica o estágio mediano de desenvolvimento.

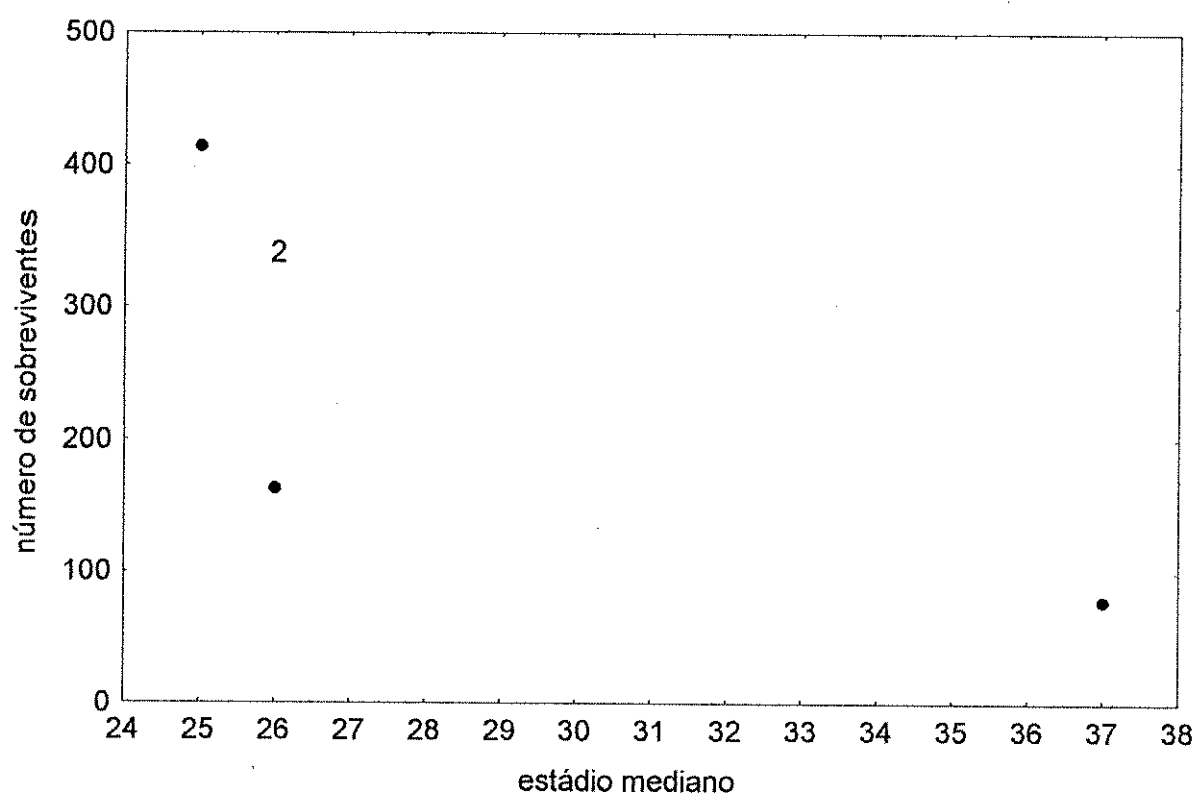


Fig. 36 - Relação entre o estágio mediano de desenvolvimento das larvas da coorte C1 de *Physalaemus cuvieri* e o número de girinos sobreviventes retirados das poças artificiais permanentes após 21 dias de desenvolvimento, para a introdução da coorte C2. N = 5;  $r_s = -0,894$ ;  $p = 0,04$ .

## DISCUSSÃO

Gascon & Travis (1992), utilizando girinos e ninfas de libélula em poças artificiais de 1,35 m de diâmetro e 0,60 m de profundidade com dois diferentes volumes de água (425 l versus 850 l), analisaram se a escala espacial da experimentação influenciava o resultado de estudos manipulativos de interações competitivas e de predação. Estes autores constataram que escalas espaciais menores podem não distorcer os resultados numéricos, mas podem superestimar a importância dos efeitos de densidade. Eu utilizei poças artificiais retangulares com área de superfície de 2,4 m<sup>2</sup> e mantive 0,30 m de profundidade máxima, o que corresponde ao tamanho real de pequenas poças utilizadas por *P. cuvieri* na natureza. Mesmo poças maiores podem permanecer por períodos relativamente grandes com tamanhos pequenos no caso de haver pouca chuva, como aconteceu na minha área de estudo em 1992, ou mesmo em anos mais chuvosos nas fases de formação ou declínio das poças. Portanto, houve correspondência do tamanho das poças artificiais com as naturais, embora em geral, tanto espacialmente como temporalmente, as poças naturais sejam maiores.

Se, por um lado, em comparação à poças maiores, os efeitos observados possam ter sido superestimados devido à escala de tamanho, por outro lado a quantidade de desovas foi subestimada, pois raramente na natureza ocorre a deposição de desovas em apenas um dia. Comumente as desovas ocorrem em vários dias seguidos, havendo um aumento relativamente contínuo na densidade inicial de girinos (entrada na poça) às vezes por longos períodos de tempo, embora as desovas também representem a entrada de nutrientes na poça. Na poça E-14, onde ocorreram desovas em cerca de metade dos dias disponíveis (poça com água), tanto no maior período consecutivo de deposição de desovas (40 desovas distribuídas em 8 d seguidos) como no período de mais desovas (49 desovas em 4 d) ocorreram cerca de 2 desovas por 2,4 m<sup>2</sup> de índice médio de área de superfície da

poça no período considerado, sendo um ano de seca. Isto corresponde ao dobro do que eu considereei como densidade inicial típica e à metade da densidade alta.

Outra consideração importante é a respeito da ausência de predadores nas poças artificiais. Como colocado no início deste estudo, a importância da predação para evitar ou diminuir o efeito da competição já foi bem documentada para anfíbios, estando fora de discussão. Porém, deve-se lembrar que o efeito da predação depende também de outros fatores, como tipo de predadores e de presas disponíveis (Sherratt & Harvey, 1989; Gascon, 1992b), habitat (Smith, 1983) ou microhabitat (Sredl & Collins, 1991) utilizados ou época de desenvolvimento da presa e do predador (Sredl & Collins, 1991). Neste estudo, nas poças naturais estudadas, a predação por L. labyrinthicus provavelmente foi menor no início da reprodução de P. cuvieri e o efeito da dessecação foi o mais importante na maioria das poças devido à seca.

Smith (1983) constatou que, em poças naturais no Michigan, EUA, não muito pequenas e efêmeras, possibilitando o completo desenvolvimento de girinos de Pseudacris triseriata, e não muito grandes e duradouras, impossibilitando a colonização por odonatas, esta espécie mantinha altas densidades e ocorriam efeitos de densidade causados ao menos parcialmente pela competição por alimento. Pfennig *et al.* (1991) constataram em poças naturais no Arizona, EUA, que o tamanho na metamorfose de Scaphiopus multiplicatus declinava com a idade na metamorfose, possivelmente devido ao declínio que também ocorria na quantidade do alimento e obtiveram esta mesma resposta em poças artificiais com pouco alimento. Embora não seja a situação usual, P. cuvieri pode ocupar poças não utilizadas por predadores na natureza, como eu observei neste trabalho (4 das 10 poças onde ocorreram girinos desta espécie não apresentaram predadores aquáticos), onde possivelmente a competição e a dessecação devem ser importantes. Mesmo em poças com predadores, o efeito da predação pode ser variável, como colocado anteriormente. Nos três dias de amostragem na poça E-14, onde havia predadores, a densidade dos girinos de P. cuvieri (78, 62 e 47 girinos / 2,4 m<sup>2</sup> de superfície da poça) foi inferior à encontrada nas

poças artificiais no início do experimento, mas foi superior à cinco das seis poças secas artificialmente no final do experimento e igual à uma poça artificial permanente com 21 d de experimentação. Eu não tenho dados sobre a densidade à que os girinos ficaram submetidos ao longo do experimento mas, uma vez que a mortalidade foi alta, a densidade deve ter sido bem menor que a inicial na maior parte do tempo. Por outro lado, eu também não tenho dados sobre a disponibilidade de alimento nas poças artificiais e nas naturais, necessários para a comparação entre estes diferentes ambientes.

O método utilizado para a retirada da água foi similar ao que ocorreu em algumas ocasiões em poças naturais em relação ao volume retirado. Por exemplo, a poça A-22 teve sua profundidade reduzida à metade de um dia para o outro, sem mudança da sua área de superfície. Provavelmente, a maior discordância foi em relação à retirada de grandes volumes sem haver nenhum tipo de filtração da água, o que deve ter reduzido o alimento disponível mais do que o natural, ocasionando talvez um maior efeito de densidade. Mesmo em poças naturais outros fatores, além da densidade, mudam com a secagem da poça. Wilbur (1987) verificou em poças artificiais que a temperatura tornou-se mais variável, a condutividade diminuiu e a densidade do fitoplâncton (medida pela transparência da água) alterou com a secagem das poças, sendo efeitos aditivos ao de densidade. Este autor adaptou uma rede de plâncton ao dreno colocado em cada poça artificial, durante os episódios de secagem. Pfennig *et al.* (1991) determinaram a duração das poças artificiais de forma inversa à minha e à de Wilbur, permitindo que as poças temporárias secassem naturalmente por evaporação (todas secaram em 22 d, o que estava dentro da variação observada na natureza) e adicionando água nas de longa duração. Estes autores também se referiram a outros fatores, como efeitos de densidade, temperatura e concentração de sais, como sendo concebidos sob o tratamento de duração da poça. Nenhum destes estudos, inclusive o meu, foi delineado para distinguir até que ponto as respostas nas poças temporárias devem-se à percepção dos girinos aos fatores físicos, químicos e/ou biológicos.

Como ressaltado por Wilbur (1984, 1987, 1989), experimentos fatoriais como os realizados no presente estudo podem explorar possibilidades e separar relações causais complexas, clareando mecanismos biológicos frequentemente obscurecidos para o pesquisador em condições naturais, em detrimento do realismo dessas condições.

Apesar dos problemas nos resíduos, as análises de variância paramétricas são robustas para os desvios da normalidade e, dentro de certos limites, para a heterocedasticidade (Scheffé, 1959 apud Morin, 1983) e, por isso, considereei válido o resultado das análises.

De acordo com os resultados dos experimentos, o aumento da densidade tende a piorar o desempenho das populações (diminuição da sobrevivência e da biomassa) e dos indivíduos (redução do comprimento rostro-anal e da massa na metamorfose) de P. cuvieri.

Wilbur (1987) testou a hipótese de que, na ausência da predação em poças artificiais, a competição retarda o crescimento e aumenta a probabilidade de morte por dessecação dos girinos e constatou grande interação entre competição (efeitos de densidade) e dessecação. Dessecação foi um risco muito maior para indivíduos em populações com alta densidade, do que em baixa densidade, do mesmo modo que eu constatei para P. cuvieri. Porém, diferentes espécies por ele estudadas diferiram tanto na capacidade de acelerar a metamorfose em resposta à secagem da poça, quanto à sensibilidade à densidade. Assim, Scaphiopus holbrookii, adaptada a poças muito efêmeras, metamorfoseou suficientemente rápido para escapar da dessecação e foi a espécie menos sensível à densidade, sendo competitivamente dominante na ausência de predadores. Bufo americanus, que também utiliza poças temporárias, acelerou a metamorfose em resposta à menor duração das poças artificiais e respondeu mais à densidade, não sobrevivendo nas poças menos duradouras (50 d) em alta densidade mas sendo bem sucedida nas poças com essa mesma duração e baixa densidade. Rana utricularia, que possui um período larval longo, sobreviveu apenas nas poças artificiais permanentes ou de duração maior (100 d) e



na ausência da predação a sobrevivência foi alta em baixa densidade e baixa em alta densidade. Neste sentido P. cuvieri parece assemelhar-se à B. americanus, sendo muito afetada pela densidade e, dependendo da época do desenvolvimento, podendo apresentar um período larval menor em poças com menores densidades.

A ausência de relação entre o período larval mínimo e a massa na metamorfose na coorte estudada (experimento 1), sugerindo que não há vantagem na permanência na poça por mais tempo em termos de crescimento, pode estar refletindo limitações de recursos nas poças artificiais, mesmo em baixa densidade. Provavelmente os girinos que atingiram o tamanho mínimo para a metamorfose primeiro saíram da poça assim que ou logo após este tamanho ser atingido.

Os efeitos relacionados com a densidade são geralmente interpretados como sendo causados por “stress psicológico” devido à encontros físicos entre girinos, mesmo havendo alimento disponível (e.g., Gromko et al., 1973; John & Fenster, 1975), inibidores de crescimento lançados pelas fezes das larvas maiores e ingeridos pelas menores (e.g., Rose, 1960; Licht, 1967; Steinwascher, 1979) e, principalmente, competição por alimento (e.g., Brockelman, 1969; DeBenedictis, 1974; Dash & Hota, 1980; Morin & Johnson, 1988). Steinwascher (1978), estudando em laboratório os mecanismos de competição entre os girinos de Rana utricularia, sugeriu que os mecanismos de interferência suplantam os de exploração à medida que o nível do alimento diminui e, por isso, alguns trabalhos onde os girinos dispunham de alimento em quantidade ou em qualidade altos, não detectaram competição por interferência química. Griffiths (1991) analisou o efeito da densidade dos girinos de Rana temporaria sobre os de Bufo calamita em poças artificiais e do nível de interferência desta rã, mantendo as duas espécies em contato direto ou aprisionando os bufonídeos em gaiolas dentro das poças com os ranídeos. A espécie de Bufo foi afetada negativamente pela rã, com ou sem contato físico. Na ausência deste contato, este autor sugeriu que a competição pode ocorrer tanto por exploração, como por inibidores de crescimento.

Meus dados não sugerem a existência de inibidores de crescimento liberados na água pelos girinos maiores da coorte C1, que afetariam também os girinos da coorte C2 introduzidos nas poças em que a primeira coorte foi retirada. Provavelmente a interação negativa entre os girinos de P. cuvieri deve ser resultado da competição por exploração dos recursos alimentares, acentuada em altas densidades. Diferenças qualitativas advindas de diferentes tipos de algas, como algas verdes e cianobactérias presentes nas poças artificiais, podem ter causado diferenças no tamanho na metamorfose, no período larval e na taxa de crescimento da espécie estudada, a exemplo do observado para Hyla regilla por Kupferberg et al. (1994).

Alguns trabalhos têm demonstrado que a resposta das espécies às mudanças nos recursos alimentares pode variar de acordo com a época em que esta mudança ocorre, com resultados que diferem do esperado por aqueles modelos de otimização, ou seja, com as taxas de desenvolvimento não se ajustando às taxas de crescimento. Por exemplo, Travis (1984) verificou que os girinos de Hyla gratiosa com aumento do alimento no final do desenvolvimento, devido à diminuição da densidade pela metamorfose dos girinos com desenvolvimento mais rápido, não aceleraram o seu tempo de desenvolvimento. Leips & Travis (1994) também verificaram para Hyla cinerea e H. gratiosa que apenas as mudanças na disponibilidade do alimento (muito para pouco) que ocorreram no início do desenvolvimento afetaram o período larval e que as mudanças tardias na disponibilidade do alimento influenciaram mais o tamanho do corpo na metamorfose. Em um experimento de campo com girinos de Bufo calamita em pequenas gaiolas alocadas em uma poça em Córdoba, Espanha, Tejedo & Reques (1994) verificaram que as larvas mantidas sempre com muito alimento (M) e as que ao redor da metade do desenvolvimento mudaram de pouco para muito alimento (PM) apresentaram maior tamanho na metamorfose, em comparação às mantidas sempre com pouco (P) ou que mudaram de muito para pouco alimento (MP). Girinos no tratamento MP não diferiram no tempo de desenvolvimento dos criados em M, mantendo as taxas de desenvolvimento semelhantes às em M,

metamorfoseando primeiro do que nos outros tratamentos. Em PM houve aumento das taxas de crescimento e desenvolvimento, causando diferença no tempo do desenvolvimento em relação a P. Estes autores interpretaram estes resultados como independência das taxas de crescimento e desenvolvimento, ao menos em alguns casos. Mas as mudanças de alimento neste trabalho também foram feitas depois do estágio 25, do mesmo modo que Leips & Travis (1994), o que pode afetar menos o crescimento do que se a mudança ocorresse no início do desenvolvimento, caso *B. calamita* também apresente o padrão de crescimento de *P. cuvieri* (veja discussão sobre tamanho de larvas nas páginas 89 e 91). Na minha opinião, além da história recente de crescimento na fase final do desenvolvimento ser importante para determinar a duração do período larval, como sugerido por Wilbur & Collins (1973), a história inicial de crescimento também deve afetar o tempo do desenvolvimento. Provavelmente vantagens obtidas por um maior tamanho na fase de crescimento do estágio 25 são mantidas ao longo da vida larvária, dependendo da densidade, e o tamanho mínimo para a metamorfose pode ser atingido antes da fase final do desenvolvimento (cf. Figs. 18 e 19). Porém, são necessários experimentos com mudanças no alimento ou na densidade durante a fase de crescimento no estágio 25 para esclarecer esta questão.

Gascon (1992a) mostrou que os efeitos da fenologia reprodutiva sobre a intensidade de interações competitivas de três espécies de anuros da Amazônia Central diferiu entre espécies. Este resultado contrariou os que indicavam sempre a existência de um período ideal para reprodução, influenciado pela presença ou não de competidores potenciais nas poças quando as larvas eclodem (Wilbur & Alford, 1985; Alford & Wilbur, 1985). Os meus resultados indicam que mesmo dentro de uma espécie os efeitos da época do desenvolvimento larvário podem variar, dependendo da densidade. Coortes tardias podem ser favorecidas, por exemplo pelo aumento da matéria orgânica com a morte dos girinos das coortes anteriores. Mas podem inversamente ser prejudicadas, no caso das coortes anteriores diminuírem o alimento disponível, como observado também por Morin

et al. (1990) para Hyla andersonii. Ainda, podem apresentar o mesmo desempenho das coortes anteriores, no caso de não haver limitação do alimento (cf. tamanho das larvas na poça natural E-14) ou se as condições limitadas para o desenvolvimento forem semelhantes.

Werner (1994) encontrou efeitos competitivos fortes intra e interespecíficos, mostrados principalmente nas taxas de crescimento e tamanho na metamorfose em Rana catesbeiana e R. clamitans. De um modo geral, as classes menores tiveram um maior efeito por unidade de biomassa sobre as classes alvo (testadas no experimento) do que as classes maiores e maior tolerância aos efeitos competitivos. Este autor sugeriu um modelo considerando uma escala ontogenética de custos e ganhos no forrageamento. As classes maiores tem efeitos “per capita” maiores sobre os recursos, mas como a curva de ganho em tamanho está desacelerando, as classes menores tem maiores efeitos por unidade de biomassa. Por outro lado, classes menores respondem menos aos competidores porque o ganho líquido nessas classes é maior ou menos afetado por um declínio nos recursos. As espécies estudadas por Werner (1994) podem permanecer na fase larval por longos períodos e as classes de tamanho utilizadas podem representar duas coortes com idades diferindo em cerca de 1 ano, havendo grande diferença de tamanho, o que não ocorre em P. cuvieri. Apesar disso, este modelo a meu ver pode explicar alguns dos resultados dos meus experimentos, como o efeito de densidade assimétrico nas poças com as duas coortes desenvolvendo conjuntamente e a possível manutenção das diferenças de tamanho na eclosão dos girinos desta espécie (veja abaixo a discussão sobre a estrutura etária).

Considerando-se, a exemplo de Leips & Travis (1994), que as percentagens de mudança nos caracteres analisados, possivelmente causadas pelos diferentes tratamentos, representam a magnitude de plasticidade desses caracteres, a coorte C1 de P. cuvieri apresenta grande plasticidade no período larval e pequena no CRA, como esperado para espécies que se reproduzem em poças permanentes. Porém, tanto o período larval como a massa na metamorfose apresentam grande plasticidade, como esperado para

espécies que utilizam poças temporárias. Como os limites biológicos da variação do comprimento do corpo são bem mais estreitos que os da massa, é esperado que ele apresente menor percentagem de variação. Assim, a comparação direta dessas percentagens entre os caracteres, como fizeram Leips & Travis (1994) para CRA e período larval, pode levar a conclusões errôneas.

Variações no tamanho de girinos recém-eclodidos tem sido atribuídas a efeitos maternos (e.g., tamanho da fêmea, efeitos genéticos) e à interação entre efeitos genéticos maternos e paternos, refletindo-se no crescimento ou desenvolvimento das larvas (Semlitsch & Schmiedehausen, 1994). Essas diferenças de tamanho na eclosão podem ser mantidas até a metamorfose em algumas espécies, dependendo dos níveis de alimento disponível (Parichy & Kaplan, 1992; Semlitsch & Schmiedehausen, 1994), embora possam ser irrelevantes para outras (Berven, 1987; Newman, 1988; Tejedo & Reques, 1992; Semlitsch & Schmiedehausen, 1994). Não há estudos sobre estes efeitos maternos ou paternos na variação do tamanho de girinos recém-eclodidos de *P. cuvieri*, mas a existência de girinos maiores na eclosão e que se desenvolvem mais rapidamente do que os outros é facilmente observada nesta espécie em poças artificiais ou em aquários (dados não publicados).

As distribuições de frequência dos estádios do desenvolvimento larval, especialmente para densidades baixas onde teoricamente haveria boas condições para o crescimento e o desenvolvimento de todas as larvas, ilustram a existência de fenótipos de baixa aptidão, que são mais suscetíveis à alta densidade e a outras formas de estresse.

Concluindo, *P. cuvieri* responde às flutuações no nível de água na poça através do comportamento dos adultos e de alterações nas características do desenvolvimento larval, especialmente no tamanho na metamorfose. Em situações de alta densidade os girinos são capazes de metamorfosear com tamanhos menores. Diferentes respostas podem ocorrer em função dos recursos alimentares disponíveis. Em condições

artificiais, aumentos da densidade dos girinos na ausência da predação provavelmente causam competição por alimento, prejudicando a sobrevivência das populações e o tamanho dos indivíduos, podendo ainda aumentar o período do desenvolvimento. Estes resultados não diferem dos obtidos para diversas espécies em região temperada que ocupam poças temporárias. A diminuição do volume da água nas poças artificiais não diminuiu o período larval mínimo.

Para anuros tropicais de áreas com estação seca e chuvosa bem definida, meus dados indicam que a reprodução precoce, com as primeiras chuvas fortes, pode ser vantajosa por evitar a predação na fase inicial do desenvolvimento e a competição com larvas maiores, se o alimento for limitado ao longo do tempo. Pode ser desvantajosa pela incerteza da poça, especialmente em anos secos, que podem ocasionar uma grande mortalidade das larvas. Assim, o sucesso reprodutivo depende da época da reprodução em relação à história da poça, especialmente do tempo de retenção da água, da densidade dos girinos coespecíficos, da disponibilidade dos recursos alimentares e da presença dos predadores.

## REFERÊNCIAS

- ALFORD, R.A. 1989. Competition between larval Rana palustris and Bufo americanus is not affected by variation in reproductive phenology. Copeia, 1989:993-1000.
- ALFORD, R.A. & M.L. CRUMP. 1982. Habitat partitioning among size classes of larval southern leopard frogs, Rana utricularia. Copeia, 1982(2):367-373.
- ALFORD, R.A. & R.N. HARRIS. 1988. Effects of larval growth history on anuran metamorphosis. American Naturalist, 131:91-106.
- ALFORD, R.A. & H.M. WILBUR. 1985. Priority effects in experimental pond communities: competition between Bufo and Rana. Ecology, 66(4):1097-1105.
- ANDRADE, G.V. 1987. Reprodução e vida larvária de anuros (Amphibia) em poça de área aberta na Serra do Japi, estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 157pp.
- ANDRADE, G.V. 1994. Ecologia de anfíbios: alguns aspectos sobre estudos de comunidades de anuros. In: Herpetologia no Brasil, I. L.B. Nascimento, A.T. Bernardes & G.A. Cotta (eds.), PUC-MG, Fundação Biodiversitas e Fundação Ezequiel Dias, Belo Horizonte, 11-15.
- ANDRADE, G.V. & A.J. CARDOSO. 1991. Descrição de larvas e biologia de quatro espécies de Hyla (Amphibia, Anura). Revista Brasileira de Biologia, 51(2):391-402.
- ARZABE, C. 1991. Reprodução e desenvolvimento larvário de anfíbios anuros em duas comunidades da caatinga. Curitiba, Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Paraná, 130pp.
- BARRETO, L.N. 1993. Padrões reprodutivos de uma comunidade de anuros (Anura: Hylidae, Microhylidae), em uma poça permanente no Distrito Federal. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília, DF, 55pp.

- BARRETO, L.N. & G.V. ANDRADE. 1995. Aspects of the reproductive biology of Physalaemus cuvieri (Anura: Leptodactylidae) in northeastern Brazil. Amphibia-Reptilia, 16:67-76.
- BARRIO, A. 1965. El genero Physalaemus (Anura, Leptodactylidae) en la Argentina. Physis, 25(70):421-448.
- BEGON, M., J.L. HARPER & C.R. TOWNSEND. 1990. Ecology: individuals, populations, and communities. Blackwell Scientific Publ., Cambridge, 2nd. ed., 945pp.
- BERVEN, K.A. 1987. The heritable basis of variation in larval development patterns within populations of the wood frog (Rana sylvatica). Evolution, 41:1088-1097.
- BERVEN, K.A. 1990. Factors affecting population fluctuations in larval and adult stages of the wood frog (Rana sylvatica). Ecology, 71(4):1599-1608.
- BLOUIN, M.S. 1992. Comparing bivariate reaction norms among species: time and size at metamorphosis in three species of Hyla (Anura: Hylidae). Oecologia, 90:288-293.
- BOKERMANN, W.C.A. 1962. Observações biológicas sobre Physalaemus cuvieri Fitz., 1826 (Amphibia, Salientia). Revista Brasileira de Biologia, 22(4):391-399.
- BROCKELMAN, W.Y. 1969. An analysis of density effects and predation in Bufo americanus tadpoles. Ecology, 50:632-644.
- BRODIE, JR., E.D. & D.R. FORMANOWICZ, JR. 1983. Prey size preference of predators: differential vulnerability of larval anurans. Herpetologica, 39(1):67-75.
- CALDWELL, J.P. & P.T. LOPEZ. 1989. Foam-generating behavior in tadpoles of Leptodactylus mystaceus. Copeia, 1989(2):498-502.
- CALDWELL, J.P., J.H. THORP & T.O. JERVEY. 1980. Predator-prey relationships among larval dragonflies, salamanders and frogs. Oecologia (Berlin), 46:285-289.
- CAMPOS, H. 1979. Estatística experimental não-paramétrica. Depto. Matemática e Estatística, ESALQ ed. 3a. ed., 343pp.



- CARDOSO, A.J. 1981. Biologia e sobrevivência de Physalaemus cuvieri Fitz., 1826 (Amphibia, Anura), na natureza. Ciência e Cultura, 33(9):1224-1228.
- CARDOSO, A.J. 1984. Interações sociais em anfíbios anuros. Ciência e Cultura, 36(1):36-42.
- CARDOSO, A.J. 1986. Utilização de recursos para reprodução em comunidade de anuros no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 216pp.
- CARDOSO, A.J., G.V. ANDRADE & C.F.B. HADDAD. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. Revista Brasileira de Biologia, 49(1):241-249.
- CARDOSO, A.J. & C. ARZABE. 1993. Corte e desenvolvimento larvário de Pleurodema diplolistris (Anura: Leptodactylidae). Revista Brasileira de Biologia, 53(4):561-570.
- CARDOSO, A.J. & I. SAZIMA. 1977. Batracofagia na fase adulta e larvária da rã pimenta, Leptodactylus labyrinthicus (Spix, 1824) - Anura, Leptodactylidae. Ciência e Cultura, 29(10):1130-1132.
- CASWELL, H. 1983. Phenotypic plasticity in life-history traits: demographic effects and evolutionary consequences. American Zoologist, 23:35-46.
- CASWELL, H. 1989. Life-history strategies. In: Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world. J.M. Cherret (ed.) Blackwell Sci. Publ., Oxford, 285-307.
- CHARNOV, E.L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. Theoretical Population Biology, 9:129-136.
- CHARNOV, E.L. 1993. Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford Univ. Press, New York, 167pp.
- CLARK, P.J. & F.C. EVANS. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, 35:445-453.

- COLE, L.C. 1954. The population consequences of life history phenomena. Quarterly Review of Biology, 19: 103-137.
- COLLINS, J.P. 1975. A comparative study of the life history strategies in a community of frogs. Ann. Arbor: University of Michigan, Ph.D. Dissertation.
- CONNELL, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. In: Ecology and Evolution of Communities, M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.), Harvard University Press, Cambridge, 460-490.
- CONNELL, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. American Naturalist, 122:661-696.
- CRONIN, J.T. & J. TRAVIS. 1986. Size-limited predation on larval Rana areolata (Anura: Ranidae) by two species of backswimmer (Insecta: Hemiptera: Notonectidae). Herpetologica, 42(2):171-174.
- CRUMP, M.L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Miscellaneous Publications Museum Natural History University of Kansas, 61:1-68.
- CRUMP, M.L. 1984. Ontogenetic changes in vulnerability to predation in tadpoles of Hyla pseudopuma. Herpetologica, 40(3):265-271.
- DASH, M.C. & A.K. HOTA. 1980. Density effects on the survival, growth rate, and metamorphosis of Rana tigrina tadpoles. Ecology, 61(5):1025-1028.
- DAVIDSON, E.H. & B.R. HOUGH, 1969. Synchronous oogenesis in Engystomops pustulosus, a neotropic anuran suitable for laboratory studies: localization in the embryo of RNA synthesized at the lampbrush stage. Journal of Experimental Zoology, 172:25-48.
- DAVIES, N.B. & T.R. HALLIDAY. 1977. Optimal mate selection in the toad. Nature, 274:683-685.

- DEBENEDICTIS, P.A. 1974. Interspecific competition between tadpoles of Rana pipiens and Rana sylvatica: an experimental field study. Ecological Monograph, 44(2):129-151.
- DOBKIN, D.S. & R.D. GETTINGER. 1985. Thermal aspects of anuran foam nests. Journal of Herpetology, 19:271-275.
- DOBZHANSKY, T. 1973. Genética do processo evolutivo. Polígono, EDUSP, São Paulo, 453pp.
- DOWNIE, J.R. 1984. How Leptodactylus fuscus tadpoles make foam, and why. Copeia, 1984:778-780.
- DOWNIE, J.R. 1988. Functions of the foam-nesting leptodactylid Physalaemus pustulosus. Herpetological Journal, 1:302-307.
- DUELLMAN, W.E. 1958. A monographic study of the colubrid snake genus Leptodeira. Bulletin American Museum of Natural History, 114:1-152.
- DUELLMAN, W.E. & L. TRUEB. 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill Book Co., New York, 670pp.
- FORMANOWICZ, JR., D.R. 1986. Anuran tadpole/aquatic insect predator-prey interactions: tadpole size and predator capture success. Herpetologica, 42(3):367-373.
- FRANK, S.A. & M. SLATKIN. 1990. Evolution in a variable environment. American Naturalist, 136(2):244-260.
- FROST, D.R. 1985. Amphibian species of the world. Allen Press, Lawrence, KA, 732pp.
- GASCON, C. 1989. Predatory-prey size interaction in tropical ponds. Revista Brasileira de Zoologia, 6(4):701-706.
- GASCON, C. 1991. Population- and community-level analyse of species occurrences of central Amazonian rainforest tadpoles. Ecology, 72(5):1731-1746.
- GASCON, C. 1992a. The effects of reproductive phenology on larval performance traits in a three-species assemblage of central Amazonian tadpoles. Oikos, 65:307-313.

- GASCON, C. 1992b. Aquatic predators and tadpole prey in central Amazonia: field data and experimental manipulations. Ecology, 73(3):971-980.
- GASCON, C. & J. TRAVIS. 1992. Does the spacial scale of experimentation matter? A test with tadpoles and dragonflies. Ecology, 73(6):2237-2243.
- GOSNER, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. Herpetologica, 16(2):183-190.
- GRANT, V. 1985. The evolutionary process: a critical review of evolutionary theory. Columbia University Press, New York, 499pp.
- GRIFFITHS, R.A. 1991. Competition between common frog, Rana temporaria, and natterjack toad, Bufo calamita, tadpoles: the effect of competitor density and interaction level on tadpole development. Oikos, 61(2):187-196.
- GROMKO, M.H., F.S. MASON & S.J. SMITH-GILL. 1973. Analysis of the crowding effect in Rana pipiens tadpoles. Journal Experimental Zoology, 186:63-72.
- GUERRA, I.A.L.T. 1955. Tipos de clima do Nordeste. Revista Brasileira de Geografia, 17(4):63-110.
- HADDAD, C.F.B. 1987. Comportamento reprodutivo e comunicação sonora de Hyla minuta Peters, 1872 (Amphibia, Anura, Hylidae). Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 135pp.
- HAIRSTON, N.G. 1989. Ecological experiments: purpose, design, and execution. Cambridge University Press, Cambridge.
- HERO, J-M. 1989. A simple code for toe clipping anurans. Herpetological Review, 20: 66-67.
- HEYER, W.R. 1969. The adaptative ecology of the species groups of the genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae). Evolution, 23:421-428.
- HEYER, W.R., R.W. McDIARMID & D.L. WEIGMANN. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in tropics. Biotropica, 7(2):100-111.

- HEYER, W.R. & M.H. MUEDEKING. 1976. Notes on tadpoles as prey for naiads and turtles. Journal Washington Academy of Science, 66:235-239.
- HÖDL, W. 1990. An analysis of foam nest construction in the neotropical frog Physalaemus ephippifer (Leptodactylidae). Copeia, 1990(2):547-554.
- HOLDRIDGE, L.R. 1967. Life zone ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica, 124pp.
- HOPEY, M.E. & J.W. PETRANKA. 1994. Restriction of wood frogs to fish-free habitats: how important is adult choice? Copeia, 1994(4):1023-1025.
- HOWARD, R.D. 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. Ecology, 59(4):789-798.
- HUNTINGFORD, F. 1984. The study of animal behaviour. Chapman and Hall Ltd., New York, 411pp.
- JIM, J. 1980. Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). Tese de Doutorado, Universidade Estadual de São Paulo, São Paulo, SP, 332pp.
- JOHN, K.R. & D. FENSTER. 1975. The effects of partitions on the growth rates of crowded Rana pipiens tadpoles. American Midl. Nat., 93:123-130.
- KAPLAN, R.H. 1992. Greater maternal investment can decrease offspring survival in the frog Bombina orientalis. Ecology, 73(1):280-288.
- KAUFMANN, J.H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. Biological Review, 58:1-20.
- KLUGE, A.G. 1981. The life-history, social organization, and parental behavior of Hyla rosenbergi Boulenger, a nest-building gladiator frog. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, 160: 1-170.
- KREBS, C.J. 1989. Ecological methodology. Harper & Row Publishers, New York, 654pp.

- KUPFERBERG, S.J., J.C. MARKS & M.E. POWER. 1994. Effects of variation in natural algal and detrital diets on larval anuran (*Hyla regilla*) life-history traits. Copeia, 1994(2):446-457.
- KURAMOTO, M. 1978. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. Evolution, 32:287-296.
- LACK, D. 1947. The significance of clutch size. Ibis, 89:302-352.
- LEIPS, J. & J. TRAVIS. 1994. Metamorphic responses to changing food levels in two species of Hyliid frogs. Ecology, 75(5):1345-1356.
- LEVINS, L. 1968. Evolution in changing environments. Some theoretical explorations. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- LICHT, L.E. 1967. Growth inhibition in crowded tadpoles: intraspecific and interspecific effects. Ecology, 48:736-745.
- LICHT, L.E. 1976. Sexual selection in the toad, *Bufo americanus*. Canadian Journal of Zoology, 54:1277-1284.
- LUBCHENCO, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. American Naturalist, 112: 23-39.
- LUDWIG, D. & L. ROWE. 1990. Life history strategies for energy gain and predator avoidance under time constraints. American Naturalist, 135:686-707.
- LYNCH, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of the American leptodactylid frogs. University Kansas Museum Natural History Publications, 53: 238pp
- MacARTHUR, R.H. & E.O. WILSON. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, 203pp.
- MEDAWAR, P.B. 1946. Old age and natural death. Modern Quarterly, 1:30-56.
- MEDAWAR, P.B. 1952. An unsolved problem of biology. H.K. Lewis, London.

- MENGE, B.A. & J.P. SUTHERLAND. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. American Naturalist, 110: 351-369.
- MENGE, B.A., J. LUBCHENCO, S.D. GAINES & L.R. ASHKENAS. 1986. A test of the Menge-Sutherland model of community organization in a tropical rocky intertidal food web. Oecologia, 71: 75-89.
- MILES, D.B. 1994. The analysis of life history (in)variation. Ecology, 75(7):2143-2144.
- MORIN, P.J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. Ecological Monographs, 53(2):119-138.
- MORIN, P.J. 1986. Interactions between intraspecific competition and predation in an amphibian predator-prey system. Ecology, 67(3):713-720.
- MORIN, P.J. 1987. Predation, breeding asynchrony, and the outcome of competition among treefrog tadpoles. Ecology, 68(3):675-683.
- MORIN, P.J. & E.A. JOHNSON. 1988. Experimental studies of asymmetric competition among anurans. Oikos, 53:398-407.
- MORIN, P.J., S.P. LAWLER & E.A. JOHNSON. 1988. Competition between aquatic insects and vertebrates: interaction strength and higher order interactions. Ecology, 69(5):1401-1409.
- MORIN, P.J., S.P. LAWLER & E.A. JOHNSON. 1990. Ecology and breeding phenology of larval Hyla andersonii: the disadvantages of breeding late. Ecology, 71(4):1590-1598.
- NEWMAN, R.A. 1988. Genetic variation for larval anuran (Scaphiopus couchii) development time in an uncertain environment. Evolution, 42:763-773.
- NEWMAN, R.A. 1989. Developmental plasticity of Scaphiopus couchii tadpoles in an unpredictable environment. Ecology, 70(6):1775-1787.
- NEWMAN, R.A. 1994. Effects of changing density and food level on metamorphosis of a desert amphibian, Scaphiopus couchii. Ecology, 75(4):1085-1096.

- NIMER, E. 1989. Climatologia do Brasil. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro, 2nda. ed., 422pp.
- NOBLE, G.K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. Auk, 56:263-273.
- PAINE, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. American Naturalist, 100: 65-75.
- PARICHY, D.M. & R.H. KAPLAN. 1992. Maternal effects on offspring growth and development depend on environmental quality in the frog Bombina orientalis. Oecologia, 91:579-586.
- PFENNIG, D.W., A. MABRY & D. ORANGE. 1991. Environmental causes of correlations between age and size at metamorphosis in Scaphiopus multiplicatus. Ecology, 72(6): 2240-2248.
- PIANKA, E.R. 1970. On r- and k-selection. American Naturalist, 104:592-597.
- PIANKA, E.R. 1978. Evolutionary Ecology. Harper & Row, Publ., New York, 2nd. ed., 397pp.
- PIORSKI, N.M. & G.V. ANDRADE. 1992. Utilização de uma poça temporária por anuros (Amphibia) em reprodução, em São Luís, Maranhão. XIX Congresso Brasileiro de Zoologia e XII Congresso Latino-Americano de Zoologia (resumo): 119.
- RAO, C.R. 1973. Linear statistical inference and its applications. John Wiley & Sons, Inc., New York, 2nd. ed.
- RESETARITS, JR, W.J. & H.M. WILBUR. 1989. Choice of oviposition site by Hyla chrysoscelis: role of predators and competitors. Ecology, 70(1):220-228.
- RICHARDS, S.J. & C.M. BULL. 1990. Size-limited predation on tadpoles of three Australian frogs. Copeia, 1990(4):1041-1046.
- ROFF, D.A. 1992. The evolution of life histories: theory and analysis. Chapman and Hall, New York, 535pp.
- ROSE, S.M. 1960. A feedback mechanism of growth control in tadpoles. Ecology, 41:188-199.



- ROSSA-FERES, D.C. 1989. Distribuição sazonal e espacial de girinos em corpos d'água na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, 186pp.
- ROSSA-FERES, D.C. & J. JIM. 1994. Distribuição sazonal em comunidades de anfíbios anuros na região de Botucatu, São Paulo. Revista Brasileira de Biologia, 54(2):323-334.
- ROUGHGARDEN, J. 1979. Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction. Macmillan, New York, 612pp.
- ROWE, L. & D. LUDWIG. 1991. Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: time constraints and variation. Ecology, 72(2):413-427.
- RYAN, M.J. 1985. The Túngara frog: a study in sexual selection and communication. University Chicago Press, Chicago, 230pp.
- SALTHER, S.N. & J.S. MECHAM. 1974. Reproductive and courtship patterns. In B. Lofts (ed) Physiology of the Amphibia. Academic Press, New York, 309-521pp.
- SCHAFFER, W.M. 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. American Naturalist, 108:783-790.
- SCHEFFÉ, H. 1959. The analysis of variance. J. Wiley and Sons, New York.
- SCHMUCK, R., W. GEISE & K.E. LINSENMAIR. 1994. Life cycle strategies and physiological adjustments of reedfrog tadpoles (Amphibia, Anura, Hyperoliidae) in relation to environmental conditions. Copeia, 1994(4):996-1007.
- SCHOENER, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. American Naturalist, 122:240-285.
- SEALE, D.B. 1982. Physical factors influencing oviposition by the woodfrog, Rana sylvatica, in Pennsylvania. Copeia, 1982:627-635.
- SEMLITSCH, R.D. & J.P. CALDWELL. 1982. Effects of density on growth, metamorphosis, and survivorship in tadpoles of Scaphiopus holbrooki. Ecology, 63(4):905-911.

- SEMLITSCH, R.D. & S. SCHMIEDEHAUSEN. 1994. Parental contributions to variation in hatchling size and its relationship to growth and metamorphosis in tadpoles of Rana lessonae and Rana esculenta. Copeia, 1994(2):406-412.
- SEXTON, O.J. & E.P. ORTLEB. 1966. Some cues used by the leptodactylid frog Engystomops pustulosus, in selection of the oviposition site. Copeia, 1966:225-230.
- SHERRATT, T.N. & I.F. HARVEY. 1989. Predation by larvae of Pantala flavescens (Odonata) on tadpoles of Phyllomedusa trinitatis and Physalaemus pustulosus: the influence of absolute and relative density of prey on predator choice. Oikos, 56:170-176.
- SIEGEL, S. 1979. Estatística não-paramétrica (para as ciências do comportamento). A.A. Farias trad., McGraw-Hill do Brasil, Ltda, 350pp.
- SMITH, D.C. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (Pseudacris triseriata) on Isle Royale, Michigan. Ecology, 64(3):501-510.
- SMITH, D.C. 1987. Adult recruitment in chorus frogs: effects of size and date at metamorphosis. Ecology, 68(2):344-350.
- SMITH-GILL, S.J. & K.A. BERVEN. 1979. Predicting amphibian metamorphosis. American Naturalist, 113:563-585.
- SNEDECOR, G.W. & W.G. COCHRAN. 1967. Statistical methods. Iowa State University Press, Ames, 6th ed., 593pp.
- SOKAL, R.R. & F.J. ROHLF. 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman and Co., San Francisco, 2nd. ed., 859pp.
- SREDL, M.J. & J.P. COLLINS. 1991. The effect of ontogeny on interspecific interactions in larval amphibians. Ecology, 72(6):2232-2239.
- STEARNS, S.C. 1976. Life history tactics: a review of the ideas. Quarterly Review of Biology, 51:3-47.
- STEARNS, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford Univ. Press, New York.

- STEINWASCHER, K. 1978. Interference and exploitation competition among tadpoles of Rana utricularia. Ecology, 59(5):1039-1046.
- STEINWASCHER, K. 1979. Host-parasite interaction as a potential population-regulating mechanism. Ecology, 60:88 -890.
- SUDENE. 1990. Banco de dados hidroclimatológicos do nordeste: sistema de pluviometria: pluviometria mensal. Posto - São Luís. Estado do Maranhão.
- TARIFA, J.R. 1980. Clima: relatório 1, para “estudar os efeitos da implantação de fábricas da Alcoa em São Luís”. Jorge Wilhelm Consultores Associados, São Paulo. 9pp.
- TEJEDO, M. & R. REQUES. 1992. Effects of egg size and density on metamorphic traits in tadpoles of the natterjack toad (Bufo calamita). Journal of Herpetology, 26(2):146-152.
- TEJEDO, M. & R. REQUES. 1994. Does larval growth history determine timing of metamorphosis in anurans? A field experiment. Herpetologica, 50(2):113-118.
- TRAVIS, J. 1980. Phenotypic variation and the outcome of interspecific competition in Hylid tadpoles. Evolution, 34(1):40-50.
- TRAVIS, J. 1983. Variation in growth and survival of Hyla gratiosa larvae in experimental enclosures. Copeia, 1983(1):232-237.
- TRAVIS, J. 1984. Anuran size at metamorphosis: experimental test of a model based on intraspecific competition. Ecology, 65:1155-1160.
- VIELLIARD, J.M.E. 1987. O uso da bio-acústica na observação de aves. Anais do II Encontro Nacional de Anilhadores de Aves, Rio de Janeiro: 98-121.
- VILLA, J., R.W. McDIARMID & J.M. GALLARDO. 1982. Arthropod predators of leptodactylid frog foam nests. Brenesia, 19/20:577-589.
- WELLS, K.D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. Animal Behaviour, 25:666-693.

- WERNER, E.E. 1986. Amphibian metamorphosis: growth rate, predation risk, and the optimal size at transformation. American Naturalist, 128:319-341.
- WERNER, E.E. 1994. Ontogenetic scaling of competitive relations: size-dependent effects and responses in two anuran larvae. Ecology, 75(1):197-213.
- WHITHAM, T.G. 1980. The theory of habitat selection: examined and extended using Pemphigus aphids. American Naturalist, 115:449-466.
- WILBUR, H.M. 1984. Complex life cycles and community organization in amphibians. In: A new ecology: novel approaches to interactive systems. P.W. Price, C.N. Slobodchikoff & W.S. Gaud (eds.). John Wiley & Sons, New York, 195-224.
- WILBUR, H.M. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. Ecology, 68(5):1437-1452.
- WILBUR, H.M. 1988. Interactions between growing predators and growing prey. pp. 157-172. In B. Ebenman & L. Persson (Eds.), Size-structured populations. Springer-Verlag, Berlin.
- WILBUR, H.M. 1989. In defense of tanks. Herpetologica, 45(1):122-123.
- WILBUR, H.M. & R.A. ALFORD. 1985. Priority effects in experimental pond communities: responses of Hyla to Bufo and Rana. Ecology, 66(4):1106-1114.
- WILBUR, H.M. & J.P. COLLINS. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. Science, 182:1305-1314.
- WILBUR, H.M. & J.E. FAUTH. 1990. Experimental aquatic food webs: interactions between two predators and two prey. American Naturalist, 135(2):176-204.
- WILBUR, H.M., D.I. RUBENSTEIN & L. FAIRCHILD. 1978. Sexual selection in toads: the role of female choice and male body size. Evolution, 32:264-270.
- WILKINSON, L. 1990. SYSTAT: The System for Statistics. Evanston, IL: SYSTAT, Inc.

## RESUMO

Em poças temporárias são favorecidas adaptações à imprevisibilidade ambiental e às flutuações do nível da água. Neste estudo da história de vida de um anuro que ocupa poças temporárias, analiso as estratégias da reprodução e do crescimento e desenvolvimento larval de Physalaemus cuvieri, através de observação e experimentação.

Realizei o estudo em 22 poças temporárias, todas formadas pelo acúmulo da água da chuva e apresentando água parada, em uma área aberta na Reserva Florestal do Sacavém, município de São Luís, MA, Brasil.

Coletei dados sistemáticos sobre adultos de dezembro de 1990 a julho de 1991. De 20 de março a 31 de julho de 1992, eu anotei diariamente o número de desovas, a distância de cada desova para a desova mais próxima e, sempre que possível, o tamanho das poças e das desovas. Amostrei semanalmente os girinos e os predadores aquáticos.

O ano de 1992 foi muito seco para a região (1.107 mm de chuva). Encontrei 562 desovas distribuídas em 11 das 22 poças, estando quase a metade na poça B-10, cerca de um quarto na poça E-14 e cerca de um quarto na poça A-22. As outras oito poças totalizaram 73 desovas. O tamanho e a disponibilidade da poça influenciaram o número de desovas. A interação entre a quantidade de chuva, a umidade relativa do ar e a temperatura influenciou a quantidade diária de desovas.

De 497 desovas, 28 % foram comunitárias. O aumento simultâneo na percentagem de desovas comunitárias em poças distantes mais de 2 km aparentemente foi uma resposta à ocorrência de um período relativamente grande (ca. 15 d) de pouca ou nenhuma chuva e menor umidade relativa. A principal função das desovas comunitárias deve ser proteção contra dessecação.

Apesar da seca, a perda de 16,9 % das desovas de P. cuvieri por dessecação foi pequena. O impacto da seca foi bem maior sobre as larvas, causando a mortalidade de até 43% dos girinos, se não houvesse outras causas de mortalidade.

Eu analisei as interações entre a densidade dos girinos e o tempo de duração da poça e entre a densidade dos girinos e a época do desenvolvimento larvário em dois experimentos fatoriais com três replicações por tratamento, utilizando 42 poças artificiais. No primeiro experimento, eu introduzi os girinos nas poças em duas densidades iniciais (100 e 400 girinos por poça) e utilizei dois tempos de duração da poça (permanente e temporário). Nas poças temporárias eu retirei a água semanalmente a partir do 24º dia do desenvolvimento dos girinos, até a secagem completa, 48 d após o início do experimento. No segundo experimento, eu introduzi os girinos nas poças utilizando quatro combinações de duas coortes com idade diferindo em 21 d (cada coorte isolada, as duas coortes juntas e a coorte mais velha isolada introduzida em poças pré-ocupadas pela coorte mais nova), em três densidades iniciais de cada coorte (100, 400 e 1600 girinos por poça).

A diminuição do volume da água nas poças artificiais não diminuiu significativamente o período larval mínimo e nem o tamanho dos girinos, mas diminuiu a sobrevivência, provavelmente devido à falta de tempo para atingir a metamorfose.

Nas poças artificiais, os aumentos da densidade na ausência da predação provavelmente causaram competição por alimento, diminuindo significativamente a sobrevivência e a biomassa das populações e o tamanho dos indivíduos. Diferenças na época do desenvolvimento afetaram significativamente a sobrevivência e, conseqüentemente, a biomassa produzida, havendo forte interação com o efeito da densidade.

Estes resultados não diferem dos obtidos para diversas espécies em região temperada que ocupam poças temporárias. Para anuros tropicais de áreas com estação seca e chuvosa bem definida, meus dados indicam que o sucesso reprodutivo depende da época da reprodução em relação à história da poça, especialmente do tempo de retenção da água, da densidade dos girinos coespecíficos, da disponibilidade dos recursos alimentares e da presença dos predadores.

## SUMMARY

The temporary pond habitat favors adaptations to environmental unpredictability and water level fluctuations. The present work is about the life history of an anuran species, Physalaemus cuvieri, living in temporary ponds, and it focuses, through observation and experimentation, on the reproduction and on growth and development strategies of the tadpoles.

Twenty-two temporary standing-water ponds, created by rainfall accumulation, were selected for this study from a clearing at the Reserva Florestal do Sacavem, in Sao Luis county, Maranhao State, Brazil.

Systematic data sampling, on adults, were performed from December of 1990 through July of 1991. From March 20th through July 31st of 1992, daily recording of the number of foam nests, measurement of their distance to the nearest nest and, when possible, the dimensions of ponds and size of foam nests was performed. Tadpoles and aquatic predators were sampled on a weekly basis.

The year of 1992 was a specially dry year, with 1,107 mm of rainfall. In this year I found 562 foam nests on 11 of the 22 temporary ponds. Almost half of these foam nests were found on pond B-10, with a quarter occurring on pond E-14 and another quarter on pond A-22. The remaining eight ponds had a total of 73 foam nests. The size and availability of ponds had an influence on the number of foam nests, while their daily frequency was affected by the interaction of rainfall amount, air relative humidity and temperature.

Of a total of 497 foam nests, 28% were communal nests. The simultaneous increase in the number of communal nests, at ponds more than 2 Km apart, was apparently

due to an extended period (around 15 d) of little or no rainfall and lower air relative humidity. The mainly function of the communal nests may be a protection against desiccation.

Despite the 1992 drought, the loss of foam nests by desiccation, of 16.9%, was small. The drought had a much greater impact on the larvae, causing a tadpole mortality rate up to 43%, if other mortality causes were not considered.

Two factorial experiments, with three replicates each, were performed in 42 artificial ponds. They analyzed the interactions between tadpole density and pond longevity, and between tadpole density and period of larval development. In the first experiment, tadpoles were introduced in two categories of pond, temporary and permanent, and in two different densities, 100 and 400. Starting at the 24th day of tadpole development, the temporary ponds had their water gradually withdrawn, in a weekly basis, until being totally dry ( in the 48th day). The second experiment had two tadpole cohorts, with an age difference of 21 days, introduced in ponds under 4 combinations (each cohort isolated, the two cohorts together, and the older cohort in ponds already occupied by the younger cohort) and three different densities (100, 400 and 1,600 tadpoles per pond).

The water withdrawn, from the artificial ponds, did not decrease, significantly, neither the minimum larval period nor the tadpole size. However, tadpole survival was greatly affected, probably because of insufficient time to attain metamorphosis.

In the artificial ponds, the increasing density, in the absence of predators, probably lead to greater competition for food, which in turn lead to significant decreases in the survival rate, population biomass and individual size. Differences in development



stage, with their associated density effects, also significantly affected the survival rate, and consequently, the total final biomass.

The present results do not differ from those gathered with temperate species of temporary ponds. My results show that, in the specific case of tropical anuran species occurring in areas exposed to a seasonally dry climate, reproductive success depends on the phenology of the reproduction and the pond history (specially the pond longevity, the density of coespecific tadpoles, the availability of food resources, and the occurrence of predators).