

PAULA CABRAL ETEROVICK

**ESTRUTURAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL DE UMA  
COMUNIDADE DE ANUROS (AMPHIBIA) NA SERRA  
DO CIPÓ, MINAS GERAIS**

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese de doutorado ( ) candidato a)  
Paula Cabral  
Eterovick  
e aprovada pela Comissão Julgadora

01/04/98

Ivan Sazima

Dissertação apresentada ao Instituto de  
Biologia da Universidade Estadual de  
Campinas, como parte dos requisitos para  
obtenção do título de Mestra em Ecologia.

Orientador: **Ivan Sazima**

13395

**Et26e**  
**34227/BC**

CAMPINAS

1998

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	
	UNICAMP
	Et 26e
V.	Ex
T. MARC. BIB.	34227
PREC.	3951,98
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PRECIO	R\$ 11,00
DATA	11/06/98
N.º CPD	

CM-00112592-1

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP**

**Eterovick, Paula Cabral**

Et26e Estruturação espacial e temporal de uma comunidade de anuros  
(Amphibia) na Serra do Cipó, Minas Gerais/ Paula Cabral Eterovick. --  
Campinas, SP: [s.n.],1998.  
90f.: ilus.

Orientador: Ivan Sazima

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Campinas,  
Instituto de Biologia.

1. Anuro. 2. Anfíbio - Reprodução. 3. Girino. I. Sazima, Ivan.  
II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 1 de abril de 1998

**BANCA EXAMINADORA**

**TITULARES:**

Prof. Dr. Ivan Sazima (Orientador)

Ivan Sazima

Prof. Dr. Célio Haddad

Célio Haddad

Prof. Dr. Márcio Martins

Márcio R. S. Martins

**SUPLENTE:**

Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson

\_\_\_\_\_

## Agradecimentos

Gostaria de agradecer especialmente a **Stella, Roberto** e família, por todo o carinho, atenção, amizade e muito mais que me ofereceram durante estes dois anos de mestrado, sendo como minha própria família. Sem sua companhia este tempo em Campinas não teria sido tão especial.

Ao meu orientador, **Ivan Sazima**, por toda a atenção nos momentos em que precisei e, especialmente, pelo tanto que aprendi nestes dois anos, quando me ensinou a compreender melhor o comportamento animal e a buscar minhas próprias respostas. Como bom ictiólogo, ele sempre soube que o verdadeiro mestre "não é aquele que dá o peixe, mas aquele que ensina a pescar".

Aos meus pais, **Márcia M. C. Eterovick** e **Weber Eterovick**, e ao meu irmão **Luís Tiago C. Eterovick**, que sempre me acompanharam, mesmo de longe, durante a realização deste trabalho, comemorando minhas vitórias e oferecendo apoio nos momentos difíceis.

Aos meus amigos **Carlos Henrique, Flávio, Guilherme** e **Renata** pela ajuda no trabalho de campo com tanta animação e pela companhia tão agradável, apesar de todas as dificuldades.

A **José Eugênio C. Figueira**, por ser uma pessoa tão especial, por estar sempre pronto a ajudar quando preciso, pela amizade verdadeira e por todas as vezes que me faz rir e esquecer os problemas.

A **Ivan B. M. Sampaio** pela simpatia e orientação na realização das análises estatísticas.

A **Geraldo W. Fernandes**, pelo apoio e compreensão, que tornaram minhas idas ao campo bem mais fáceis e menos perigosas.

Aos meus amigos **Adalberto, Adriano, Andréia, Cecília, Cinthia, Denise, Fátima, Gabriela, Guilherme, Helen, Hermes, Isabel, "Jacaré", Mara, Marcelo, Márcio, Patto** e **Rodrigo** pelos elogios, brincadeiras, provocações, companheirismo, amizade, apoio, enfim, tudo o que fizeram para tornar estes dois anos de mestrado mais felizes!

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - **CNPq**, pela concessão da bolsa e ao Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis - **Ibama**, pela concessão da licença (001/97) para coleta dos anfíbios.

## Índice

<b>1. Introdução</b> .....	5
<b>2. Objetivos</b> .....	9
<b>3. Materiais e métodos</b>	
3.1. Área de estudo .....	10
3.2. Atividades de campo e laboratório .....	17
3.3. Análises estatísticas .....	20
<b>4. Resultados</b>	
4.1. Composição de espécies .....	22
4.2. Distribuição espacial	
4.2.1. Caracterização das espécies presentes .....	23
4.2.2. Partição do espaço .....	37
4.2.3. Variações ontogenéticas .....	44
4.3. Distribuição temporal	
4.3.1. Relação com fatores climáticos .....	45
4.3.2. Tempo de desenvolvimento .....	54
4.3.3. Relação com predação .....	56
<b>5. Discussão</b>	
5.1. Composição de espécies .....	59
5.2. Distribuição espacial	
5.2.1. Desovas .....	61
5.2.2. Girinos .....	62

5.2.3. Adultos .....	65
5.3. Distribuição temporal	
5.3.1. Relação com fatores climáticos .....	67
5.3.2. Relação com predação .....	69
5.4. Adaptações ao ambiente de campos rupestres	
5.4.1. Modos reprodutivos .....	70
5.4.2. Tempo de desenvolvimento .....	72
5.4.3. Tamanho corporal .....	74
<b>6. Conclusões .....</b>	<b>76</b>
<b>7. Resumo .....</b>	<b>78</b>
<b>8. Abstract .....</b>	<b>80</b>
<b>9. Referências Bibliográficas .....</b>	<b>82</b>

## 1. Introdução

A busca de correlações entre a biologia de diferentes organismos e as variáveis ambientais das regiões onde são encontrados conduz ao entendimento da relação entre as espécies e o ambiente e da distribuição das mesmas (Begon et al., 1996). Uma abordagem satisfatória desta relação deve tentar explicar porque espécies coexistentes são, habitualmente, tão diferentes entre si. Duas explicações possíveis são (1) a estruturação das comunidades baseada em competição e (2) a existência de espécies adaptadas a viver sob condições distintas, cada uma ocupando determinado espaço no mosaico que constitui a maioria dos ambientes naturais (Gascon, 1991; Begon et al., 1996).

Anuros que coexistem em um dado local, geralmente, utilizam recursos de maneiras diferentes (Blair, 1961; Cardoso, 1981; Cardoso, 1986; Aichinger, 1987; Andrade, 1987; Haddad, 1991; Wild, 1996), o que pode contribuir para a manutenção da sua diversidade (Giaretta, 1994). Na época da reprodução, os anfíbios tendem a se reunir nas adjacências de corpos d'água (Wells, 1977), onde diversas espécies depositam seus ovos (Duellman e Trueb, 1994). Nestas ocasiões, a divergência de hábitos pode contribuir para viabilizar a coexistência (Cardoso et al., 1989; Cardoso e Haddad, 1992; Giaretta, 1994), evitando ou reduzindo possibilidades de ocorrer competição (Heyer, 1976), além de servir como mecanismo de isolamento reprodutivo (Duellman, 1967; Wells, 1977; Lamb e Avise, 1986; Andrade, 1987; Cardoso e Vielliard, 1990).

A reprodução de anuros pode ser influenciada tanto por ritmos intrínsecos, sob controle hormonal, quanto por condições ambientais (Blair, 1961). A diferenciação de hábitos reprodutivos pode se dar de vários modos, incluindo utilização de ambientes diferentes para reprodução (Rossa-Ferez e Jim, 1994) ou de sítios diferentes de vocalização pelos machos (Duellman, 1967; Aichinger, 1987; Cardoso et al., 1989), minimização da sobreposição dos períodos reprodutivos durante o ano (Heyer, 1973a; Cardoso e Haddad, 1992; Rossa-Ferez e Jim,

1994) ou dos turnos de vocalização durante a noite, quando os períodos reprodutivos coincidem (Cardoso e Haddad, 1992). Mesmo a partilha do espaço acústico tem sido registrada, na qual espécies coexistentes possuem cantos de anúncio com estruturas ou frequências distintas (Cardoso, 1986; Cardoso e Vielliard, 1990). Em anuros, a partilha de recursos se dá principalmente por ocupação de diferentes ambientes por adultos e divergência do período anual de ocorrência de girinos, sendo o período diário de atividade a dimensão do nicho menos partilhada (Toft, 1985).

Desovas costumam ser depositadas próximo ao sítio de vocalização (Wells, 1977; Heyer, 1976; Cardoso e Arzabe, 1993), particularmente em espécies de anuros que defendem território (Kluge, 1981; Haddad, 1989). As desovas precisam, entretanto, apresentar adaptações ao sítio em que são depositadas, por exemplo, proteção contra ressecamento, como espuma, e contra radiação, como pigmentação, no caso de desovas expostas ao ar (Duellman e Trueb, 1994). Desovas depositadas em ambientes sujeitos a altas taxas de predação costumam ter maior investimento em número de ovos, em detrimento de tamanho (Duellman e Trueb, 1994).

Girinos, por utilizarem ambientes totalmente diferentes daqueles onde vivem os anuros adultos, estão sujeitos a pressões seletivas distintas e a fatores específicos controlando suas populações (Duellman e Trueb, 1994; Azevedo-Ramos, 1995). A fase larval constitui o período em que os efeitos da seleção natural são mais fortes no ciclo de vida dos anuros (Heyer, 1979; Wild, 1996). A partição de recursos por girinos ocorre, principalmente, em seis dimensões: (1) por macroambiente (corpos d'água distintos), (2) microambiente (dentro de um mesmo corpo d'água), (3) tipo de alimento, (4) tamanho médio dos itens alimentares, (5) período diário de atividade e (6) período anual de desenvolvimento (Wild, 1996).

Considerando-se diferenças entre espécies de girinos no uso de recursos espaciais (e. g. Heyer, 1973a; Alford, 1986; Inger et al., 1986; Diaz-Paniagua, 1987; Gascon, 1991), para a qual a escolha de sítios de desova pelos adultos contribui de modo importante (Blair, 1961; Inger et al., 1986), pode-se inferir que a diversificação de hábitos reprodutivos contribui para evitar

competição na fase larval (Blair, 1961). A época de ocorrência dos girinos depende também dos hábitos reprodutivos de cada espécie, assim como do tempo de desenvolvimento (Wild, 1996).

A utilização de microambientes específicos por girinos, dentro de um dado ambiente, tem relação com sua alimentação (Cardoso, 1981; Altig e Jonshton, 1989), de tal forma que uma análise qualitativa dos itens alimentares contidos no trato digestivo, assim como a morfologia, permitem inferir o tipo de microambiente ocupado pelo indivíduo (Heyer, 1973a; Altig e Jonshton, 1989). A composição de dietas de girinos, entretanto, é muito pouco conhecida, especialmente para espécies neotropicais (Azevedo-Ramos, 1995). A maioria dos estudos relativos à distribuição de girinos por microambientes, por sua vez, é feita por meio de coletas com rede (Heyer, 1973a; 1974; 1976; 1979; Diaz-Paniagua, 1987; Rossa Feres e Jim, 1994; Barreto e Moreira, 1996; Wild, 1996), que fornecem uma estimativa grosseira da distribuição das espécies (Heyer, 1974). Ainda assim, dados relativos a uso do ambiente estão disponíveis para poucas comunidades de anuros de regiões tropicais (Rossa-Feres, 1997).

Temperatura, precipitação e nível de corpos d'água constituem variáveis ambientais cuja influência tem um papel decisivo no comportamento de anuros (Heyer et al., 1994). Fatores climáticos, assim como pH e temperatura da água, tornam-se mais influentes à medida que a sazonalidade aumenta, determinando a época de reprodução dos adultos e, assim, influenciando também a partição do ambiente pelos girinos (Wild, 1996). Quando o ambiente é marcadamente sazonal, possuindo corpos d'água temporários, a atividade reprodutiva da maioria das espécies de anuros concentra-se na estação chuvosa (Heyer, 1973a; Wild, 1996), quando a formação de novos ambientes possibilita um maior grau de partição de recursos no que se refere ao uso do espaço (Wild, 1996). Entretanto, poucos dados sobre densidade e ocorrência de girinos em ambientes naturais estão disponíveis na literatura, dificultando a compreensão dos mecanismos que causam variação em suas populações (Heyer, 1979) e suas comunidades (Gascon, 1991).

O papel de pressões seletivas, tais como competição, predação e condições ambientais, sobre os padrões de distribuição temporal e espacial de espécies de anuros vem sendo discutido em

termos de sua importância no controle das populações e na estruturação das comunidades destes anfíbios (Heyer, 1976; Inger et al., 1986; Heyer et al., 1975; Morin, 1983; Smith, 1983; Gascon, 1991; Skelly, 1996; Zimmerman e Simberloff, 1996; Skelly, 1997). Baixas densidades, encontradas na maioria das comunidades naturais de girinos, tornam a competição pouco provável (Heyer, 1976), e o papel das condições ambientais torna-se mais influente à medida que a sazonalidade aumenta (Inger et al., 1986). Predação pode ter níveis variados de controle sobre as comunidades de girinos, sendo que seus efeitos podem evitar a competição (Morin, 1983).

Na região sudeste, os campos rupestres constituem ambientes de altitude, marcadamente sazonais, cuja flora característica apresenta adaptações para sobreviver nos solos pobres e com pequena capacidade de retenção de água. Espera-se que adaptações de espécies de anuros a ambientes sazonais resultem em diversas características comportamentais, fisiológicas e morfológicas particulares que maximizem recrutamento e sobrevivência de juvenis (Barreto e Moreira, 1996). A Serra do Cipó, região de campos rupestres localizada nos domínios da Serra do Espinhaço, constitui um ambiente pouco degradado, havendo diversos estudos florísticos para a região (Giulietti et al., 1987; Giulietti e Pirani, 1988; Sendulsky e Burmann, 1978). Entretanto, sua fauna permanece, em grande parte, desconhecida. Sabe-se que a anurofauna é rica, tendo sido registradas 42 espécies de anuros pertencentes a seis famílias e 19 gêneros (Feio et al., no prelo). Muitas destas espécies foram descritas para a região da Serra do Cipó (veja Bokermann, 1964; Bokermann, 1967a; Lutz, 1968; Bokermann e Sazima, 1973a e 1973b; Bokermann e Sazima, 1978; Sazima e Bokermann, 1978; Sazima e Bokermann, 1982; Caramaschi e Sazima, 1984; Caramaschi e Sazima, 1985; Sazima e Caramaschi, 1986; Eterovick e Sazima, 1998) e algumas ainda não foram registradas em outras áreas (Feio et al., no prelo).

Este estudo foi realizado com o objetivo de descrever a utilização diferencial de recursos espaciais e temporais em uma comunidade de anuros na Serra do Cipó. A partir desses dados, foram levantadas hipóteses destacando possíveis mecanismos influenciando a estruturação da comunidade. Alguns autores preferem métodos experimentais para este fim (e. g. Morin, 1983;

Gascon, 1991), mas a simplificação do ambiente, envolvida em abordagens experimentais, torna os estudos naturalísticos descritivos úteis e necessários quando se pretende entender a interação entre as espécies e seu ambiente natural (Begon et al., 1996).

Os hábitos de vida dos girinos e os hábitos reprodutivos das espécies de anuros que compõem a comunidade foram estudados, permitindo identificar espécies que estivessem utilizando simultaneamente os mesmos ambientes e microambientes. Estas espécies poderiam estar sofrendo pressões competitivas (Wild, 1996). Foram feitas estimativas de taxas de sobrevivência de determinadas espécies, assim como comparação de densidades de predadores e presas (girinos) ao longo do ano, o que permitiu inferir o papel da predação no controle de populações de anuros na área. Foram comparadas variações climáticas, incluindo temperatura e pluviosidade, e ocorrência dos anuros ao longo do ano, o que ajudou a determinar a influência de fatores físicos na distribuição temporal da comunidade. Finalmente, observações sobre a biologia das espécies e comparações com outros estudos permitiram detectar características morfológicas ou comportamentais que poderiam tornar certas espécies de anuros mais adaptadas à vida nos ambientes sazonais de campos rupestres.

## 2. Objetivos

1. Identificar as espécies de anuros presentes em uma área da Serra do Cipó;
2. Caracterizar a distribuição espacial (ambiente e microambiente) das espécies de anuros nas fases larval e adulta;
3. Examinar os padrões de abundância e distribuição de girinos e adultos em atividades reprodutivas ao longo de um ano, em conjunto com fatores climáticos e abundância de predadores potenciais de girinos;

4. Examinar evidências sugestivas de fatores causais (competição, predação, características ambientais) potencialmente responsáveis pelo padrão de partição de recursos registrado na comunidade de anuros;

5. Identificar características morfológicas, fisiológicas ou comportamentais que possam constituir adaptações dos anuros a campos rupestres, sendo potencialmente capazes de aumentar o sucesso das espécies neste tipo de ambiente.

### 3. Materiais e métodos

#### 3.1. Área de estudo

O presente estudo foi realizado na Serra do Cipó, Minas Gerais, em trecho de nascente de um riacho, a 1.200 m de altitude ( $43^{\circ} 35' 32''$  W e  $19^{\circ} 17' 23''$  S). A vegetação é de campo rupestre, predominantemente herbácea, representada notadamente pelas famílias Eriocaulaceae, Velloziaceae, Melastomataceae, Xiridaceae e Compositae, além de Araceae, Cyperaceae e Poaceae, que ocorrem em trechos mais úmidos. A área de estudo, com cerca de 25.000 m<sup>2</sup>, é delimitada, de um lado, por serrotes de quartzito e, dos demais, por uma estrada de terra. A nascente é cercada por vegetação densa, com predomínio de Melastomataceae e Poaceae, formando um brejo, onde a água drenada para o leito do riacho acumula-se em certos locais, formando várias pequenas poças em meio ao solo encharcado (Figs. 1 e 2). Este brejo chega a secar completamente no final da época seca (agosto e setembro). O leito do riacho (Fig. 3) é predominantemente pedregoso, formando, ocasionalmente, bacias de até 60 cm de profundidade. Não chega a secar, embora tenha seu volume consideravelmente reduzido no final da época seca, restando água acumulada apenas em alguns trechos mais fundos (Fig. 4). Pode ser considerado, por isto, como semi-permanente (Andrade, 1987). Ocorre também, nesta área, a cerca de 100 m

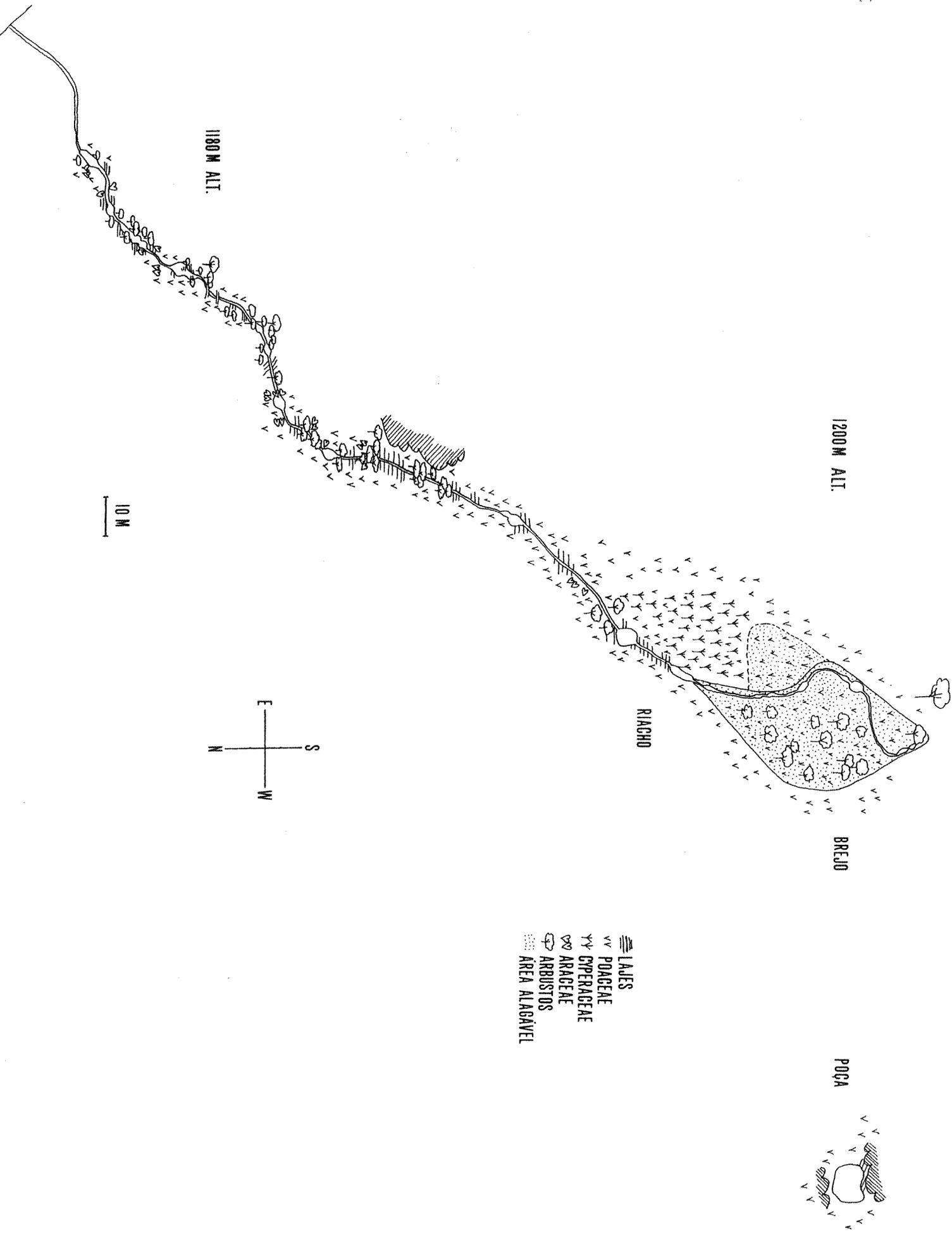


Fig. 1. Mapa da área de estudo, na Serra do Cipó, Minas Gerais.

da nascente, uma depressão natural que se enche de água na época das chuvas, formando uma poça que pode ultrapassar 7 m de diâmetro e chegar a 70 cm de profundidade (Fig. 5). Esta poça costuma secar antes dos demais ambientes, geralmente em julho. Todos estes ambientes são utilizados por anfíbios anuros, para reprodução. O pH da água é normalmente ácido, variando pouco ao longo do ano (entre 4 e 5), sem relação aparente com chuvas ou volume de água acumulado. Em novembro de 1996, excepcionalmente, o brejo apresentou pH igual a 3.

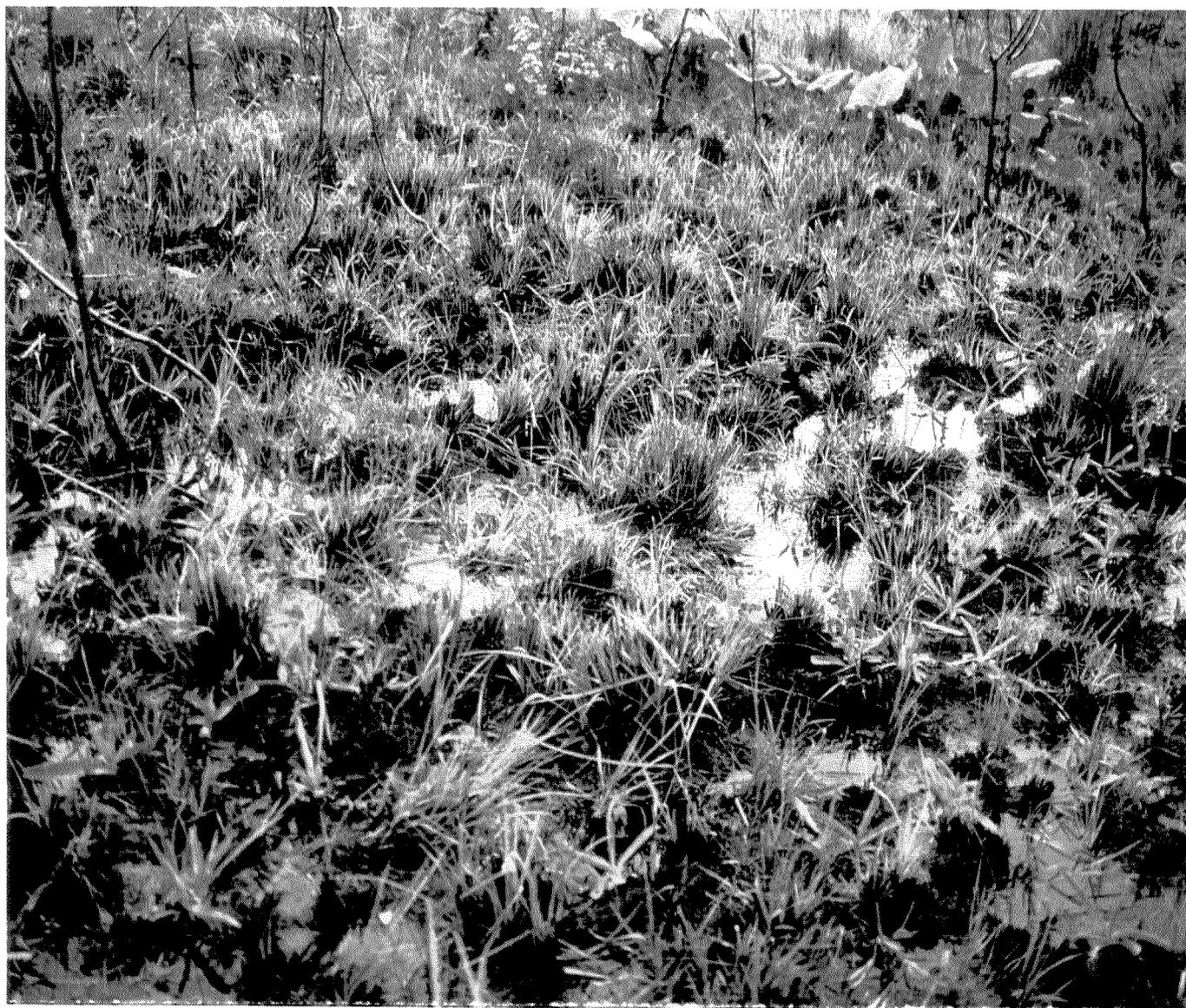


Fig. 2. Solo encharcado em torno do brejo, em novembro de 1996.

Em julho de 1996 ocorreu um incêndio na área, quando o brejo e a poça (Fig. 6) apresentavam-se completamente secos e o riacho apresentava volume mínimo de água (Fig. 4).

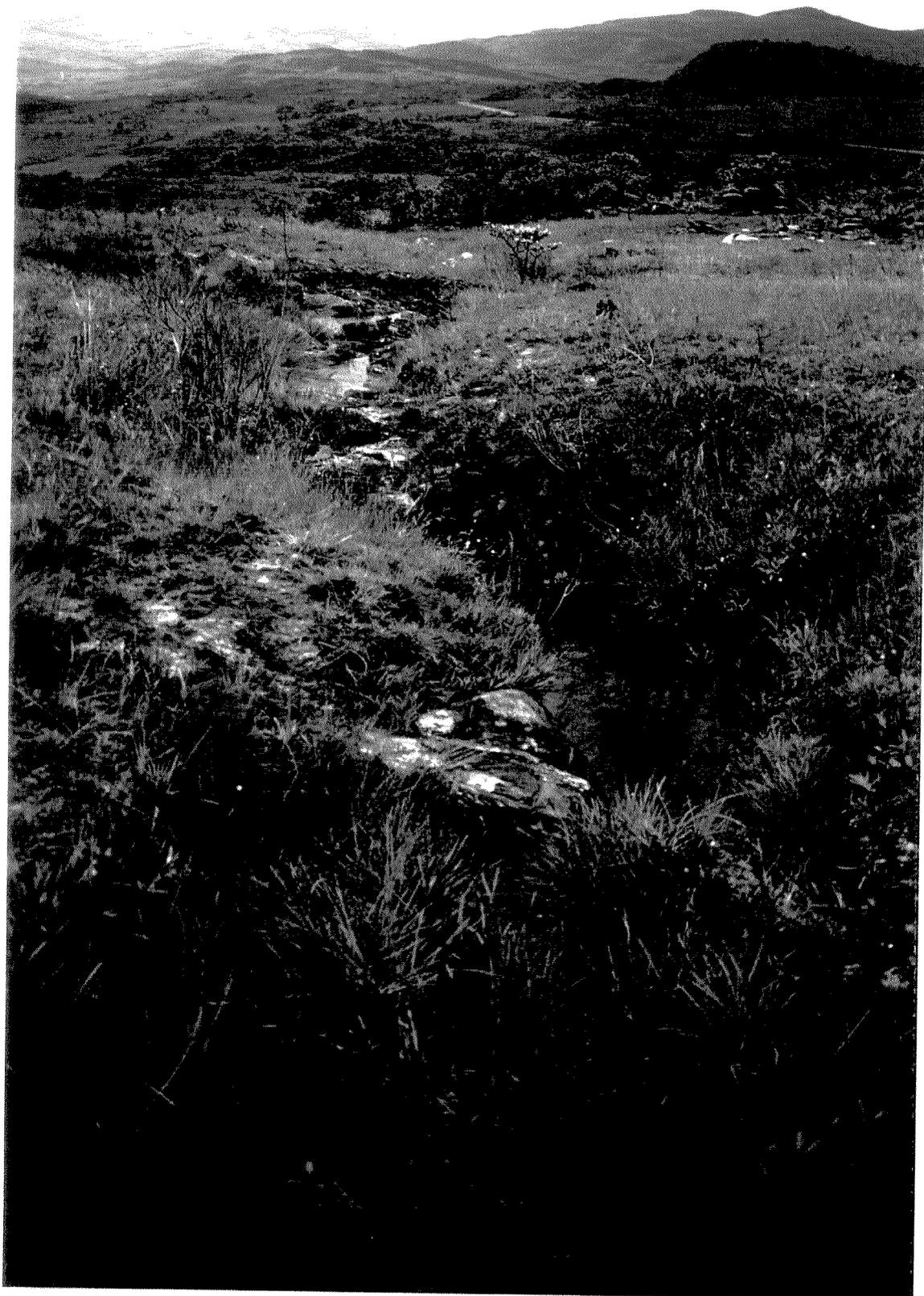


Fig. 3. Riacho situado na área de estudo, em novembro de 1996. Em primeiro plano pode-se ver o início da área brejosa.



Fig. 4. Leito do riacho em agosto de 1996, no final da época seca.



Fig. 5. Poça situada na área de estudo, em novembro de 1996.

Ainda assim, no início das chuvas, os anfíbios anuros retomaram suas atividades reprodutivas na área, permitindo a realização deste estudo.



Fig. 6. Visão da área de estudo em plena época seca (agosto), após uma queimada, onde vê-se a poça, então completamente seca, no primeiro plano.

### 3.2. Atividades de campo e laboratório

Visitas ao campo foram feitas mensalmente, de agosto de 1996 a julho de 1997, com permanência no campo de, no mínimo, dois dias e duas noites a cada visita. Visitas preliminares foram feitas em fevereiro, abril, maio e junho de 1996, quando a área foi mapeada.

O riacho foi mapeado a partir de retas traçadas paralelamente às suas margens, com auxílio de bússola e trena, uma a cada mudança de direção de seu curso. Sobre estas retas foi marcada a localização de gramíneas, arbustos, árvores, lajes, remansos. O brejo e a poça foram mapeados da mesma forma, utilizando-se as retas para marcar seus limites (Fig. 1). A localização de indivíduos adultos e girinos foi anotada no mapa e datada, permitindo verificar a distribuição espacial das espécies ao longo do ano e o deslocamento de adultos marcados.

Em cada dia de campo, a temperatura da água nos três ambientes (brejo, poça e riacho) foi medida ao amanhecer e à tarde, a fim de amostrar a amplitude térmica diária e as variações térmicas ao longo do período de estudo. Estacas com escala métrica foram fixadas em um ponto de cada corpo d'água, onde variações no nível da água foram registradas, permitindo inferir os períodos de maior precipitação. Estes parâmetros foram relacionados à atividade reprodutiva das espécies de anuros presentes na área, permitindo discutir possíveis relações entre distribuição espacial e temporal das espécies e características físicas dos ambientes utilizados.

Neste trabalho, foram tratados como "ambientes" os corpos d'água distintos, ou seja, o brejo e o solo encharcado que ficou disponível em torno do brejo de janeiro a maio de 1997, o riacho e a poça. "Microambientes" referem-se a trechos dentro de um dado corpo d'água com características particulares, como tipo de substrato, correnteza, presença ou ausência de vegetação aquática.

Desovas foram procuradas nos corpos d'água e suas margens para caracterização dos sítios de desova. Foram registradas características que poderiam estar relacionadas ao local de desova, como disposição, tamanho e número de ovos, presença ou ausência de espuma. Quando não foi possível contar todos os ovos sem danificar a desova, seu número foi estimado a partir da

contagem de uma fração do volume total coletada. Partes das desovas foram fixadas em formol 5% e levadas ao laboratório para identificação, baseada em comparação com a coleção de anfíbios da Serra do Cipó depositada no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (ZUEC). Os ovos foram medidos com auxílio de paquímetro com precisão de 0,1 mm. Para as espécies cujas desovas não foram encontradas em campo, ovos depositados na coleção ZUEC foram medidos e características do sítio de desova foram obtidas na literatura quando disponíveis.

Girinos, devido a suas baixas densidades no riacho, foram localizados através de uma inspeção cuidadosa em toda a extensão incluída na área de estudo (cerca de 200 m até a nascente). A inspeção foi feita riacho acima, para evitar que girinos, uma vez levados pela correnteza, fossem amostrados repetidamente. Em remansos, onde a água fica represada, os indivíduos coletados foram armazenados em recipientes até que não se encontrassem mais girinos, quando, então, os indivíduos armazenados eram devolvidos ao seu ambiente, sem nenhum dano aparente. Em corredeiras, as pedras do fundo foram revolvidas na tentativa de desalojar girinos que estivessem ocupando este microambiente (Heyer et al., 1994), mas nenhum indivíduo foi aí encontrado. Para cada girino coletado, foi caracterizado o microambiente ocupado, anotando-se profundidade (Gascon, 1991), posição do indivíduo na coluna d'água, tipo de substrato, ocorrência de vegetação aquática (Diaz-Paniagua, 1987), velocidade da correnteza com tubo de Pitot (Buck, 1994). Quando não foi possível identificar a espécie do girino no campo, o mesmo foi fixado em formol 5% e levado ao laboratório para este fim. Foi registrado, ainda, o estágio de desenvolvimento segundo Gosner (1960), com auxílio de lupa manual, para posterior verificação de possíveis alterações de preferência do girino ao longo do desenvolvimento.

Na poça, como a densidade de girinos era muito alta, foi feita uma amostragem representativa com o objetivo de comparar as densidades relativas de girinos nos meses de estudo. A cada mês, foi amostrado 1 m<sup>2</sup> da área total, passando-se uma rede (veja Heyer, 1979) e contando-se os girinos em cada estágio de desenvolvimento. A caracterização dos microambientes ocupados foi feita separadamente da amostragem quantitativa, por meio de observação direta. O

brejo foi inspecionado em toda a sua área, relativamente homogênea, exceto por um trecho mais profundo (que chegou a 62 cm de profundidade) relativamente isolado, que abrigou a grande maioria dos girinos encontrados neste ambiente e foi amostrado do mesmo modo que a poça. Os dados relativos a densidade de girinos e predadores (discutidos abaixo) são, portanto, comparáveis entre o brejo e a poça.

Durante as buscas de girinos, foi registrada a presença de todos os seus predadores potenciais encontrados, incluindo ninfas de Anisoptera (Odonata), hemípteros das famílias Belostomatidae (Sazima e Bokermann, 1977; I. Sazima, dados não publicados; observação pessoal), Nepidae e Notonectidae (Borror et al., 1992). Os dados de abundância obtidos foram, desta forma, comparáveis aos dos girinos e ao longo do ano, permitindo verificar a existência de padrões de distribuição temporal de girinos relacionados a pressões de predação.

Indivíduos recém-metamorfoseados foram registrados e medidos (comprimento rostro-cloacal), fornecendo, em combinação com o registro de desovas, indicação da duração do período larval de algumas espécies. O número de girinos e jovens observados foi comparado ao longo do ano, dando uma idéia das taxas de sobrevivência em espécies amostradas em vários estágios de desenvolvimento.

Anuros adultos foram registrados em atividade reprodutiva durante a noite, e os sítios de vocalização foram caracterizados em relação a altura do solo, distância do corpo d'água e tipo de substrato utilizado. Todos os indivíduos capturados, inclusive aqueles encontrados em atividade ou inativos durante o dia, foram pesados, medidos (comprimento rostro-cloacal: CRC), marcados por amputação de artelhos e libertados. Recapturas forneceram dados sobre atividade, fidelidade ao sítio de vocalização e mobilidade dos indivíduos. As medidas de cada espécie foram comparadas com medidas obtidas em populações de outras localidades, analisando-se as possíveis implicações ecológicas de diferenças encontradas. As identificações foram feitas com base em exemplares da coleção de anfíbios da Serra do Cipó (ZUEC) e a identidade foi confirmada por I. Sazima.

Dados adicionais sobre ocorrência de desovas, girinos, jovens recém-metamorfoseados e adultos ao longo do ano e em determinados ambientes foram obtidos de anotações de campo feitas por I. Sazima nos anos de 1972 a 1974, na Serra do Cipó, e depositadas na coleção ZUEC.

### 3.3. Análises estatísticas

Foi construída uma matriz com dados quantitativos e qualitativos relativos a cada girino amostrado durante o período de estudo, para realização de uma análise discriminante no programa SYSTAT (SYSTAT, 1992). Esta análise serve para verificar se os girinos das 10 espécies amostradas podem ser diferenciados com base em 7 variáveis relativas a utilização de microambientes ao longo do período de estudo, e quais destas variáveis são mais importantes para tal diferenciação (Klecka, 1980). Os dados quantitativos foram profundidade (cm) e correnteza (cm/s) no local exato onde o girino foi encontrado. Os dados qualitativos receberam valores correspondentes à sua posição em um gradiente. Os ambientes, poça, brejo e riacho, receberam os valores 0, 1 e 2 respectivamente, com base em seu tempo de permanência que aumenta nesta mesma ordem. Os períodos de coleta (novembro, dezembro, janeiro, fevereiro e de março em diante) receberam os valores de 1, 2, 3, 4, e 5 respectivamente, representando número de meses após o início da estação chuvosa de 1996 (outubro). Março, junho e julho foram agrupados como um único período pois não houve diferenças entre espécies para ocorrência de girinos nestes meses, ou seja, todas as espécies que ocorreram em junho ou julho foram encontradas também em março. As duas variáveis restantes são binárias, e receberam os valores de 0 ou 1. Estas variáveis foram presença ou ausência (1 ou 0, respectivamente) de vegetação aquática, tipo de substrato (0 para pedras e 1 para sedimentos) e posição na coluna d'água (0 para girinos de fundo e 1 para girinos nectônicos). Girinos para os quais não estavam disponíveis todas as variáveis foram eliminados, pois células vazias na matriz podem prejudicar a análise (Klecka, 1980).

Uma segunda matriz foi construída com informações sobre os sítios de vocalização de anuros adultos de 11 espécies. No caso de uma delas (*Pseudopaludicola mineira*), não é certo que os locais onde os indivíduos foram encontrados representem seus sítios de vocalização. Entretanto, esta espécie foi incluída, pois é provável que a agregação observada no riacho em um período restrito estivesse relacionada a atividades reprodutivas (Wells, 1977). Neste caso, a análise discriminante mostrou se as espécies podem ser diferenciadas com base em período de atividades e mais 3 características dos microambientes utilizados para vocalização. As variáveis quantitativas consideradas foram distância do corpo d'água mais próximo (m) e posição vertical (distância do solo ou da água, em cm). As variáveis qualitativas foram ambiente (0, 1 ou 2, como na matriz dos girinos) e períodos de ocorrência (setembro e outubro, novembro, dezembro, janeiro, fevereiro e de março em diante), que receberam os valores de 1, 2, 3, 4, 5 e 6, respectivamente. Alguns períodos correspondem a dois ou mais meses, agrupados por não apresentarem nenhuma contribuição adicional para a diferenciação das espécies.

Girinos de *Odontophrynus americanus* ocorreram nos três ambientes, tendo sido encontrados pela primeira vez, em todos os três, em novembro. Com o objetivo de detectar, por meio de testes Qui-quadrado, diferenças nas taxas de desenvolvimento causadas por algum fator relacionado a determinado ambiente (disponibilidade de alimento, competição), os números de girinos nos diferentes estágios foram relacionados para os três ambientes e comparados entre eles em novembro e dezembro, quando foram mais abundantes. Uma proporção de girinos em estágios mais avançados maior que a esperada em determinado ambiente indicaria uma taxa relativamente mais acelerada de desenvolvimento naquele ambiente. Devido ao pequeno número de girinos em certos estágios, estes foram agrupados em 4 classes: (1) recém-eclodidos (estágio 25 de Gosner, 1960); (2) desenvolvimento dos brotos das patas posteriores (estágios 26 a 30 de Gosner, 1960); (3) desenvolvimento dos dedos (estágios 31 a 37 de Gosner, 1960) e (4) desenvolvimento dos tubérculos metatarsal e subarticulares, com início da absorção da cauda (estágios 38 a 41 de Gosner, 1960). A partir do estágio 42 (Gosner, 1960) já ocorre a exteriorização das patas

anteriores e os girinos já podem ser considerados pré-metamórficos. Pré-metamórficos não foram incluídos devido à dificuldade de observação de indivíduos neste estágio de curta duração, a qual só foi possível na poça.

Mesmo com os dados agrupados, os pressupostos de um teste Qui-quadrado não foram atendidos (Fowler e Cohen, 1990), sendo que apenas os valores observados e esperados puderam ser apresentados.

## 4. Resultados

### 4.1. Composição de espécies

Foram encontradas 14 espécies de anuros, em duas famílias; aqui apresentadas em ordem alfabética de famílias e espécies:

#### Hylidae

*Hyla alvarengai* Bokermann, 1956

*Hyla saxicola* Bokermann, 1964

*Phyllomedusa megacephala* Miranda Ribeiro, 1926

*Scinax duartei* Lutz, 1951

#### Leptodactylidae

*Leptodactylus cunicularius* Sazima e Bokermann, 1978

*Leptodactylus furnarius* Sazima e Bokermann, 1978

*Leptodactylus jolyi* Sazima e Bokermann, 1978

*Leptodactylus labyrinthicus* Spix, 1824

*Leptodactylus siphax* Bokermann, 1969

*Odontophrynus americanus* Duméril e Bibron, 1841

*Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826

*Proceratophrys cururu* Eterovick e Sazima, 1998

*Pseudopaludicola mineira* Lobo, 1994

*Thoropa megatympanum* Caramaschi e Sazima, 1984

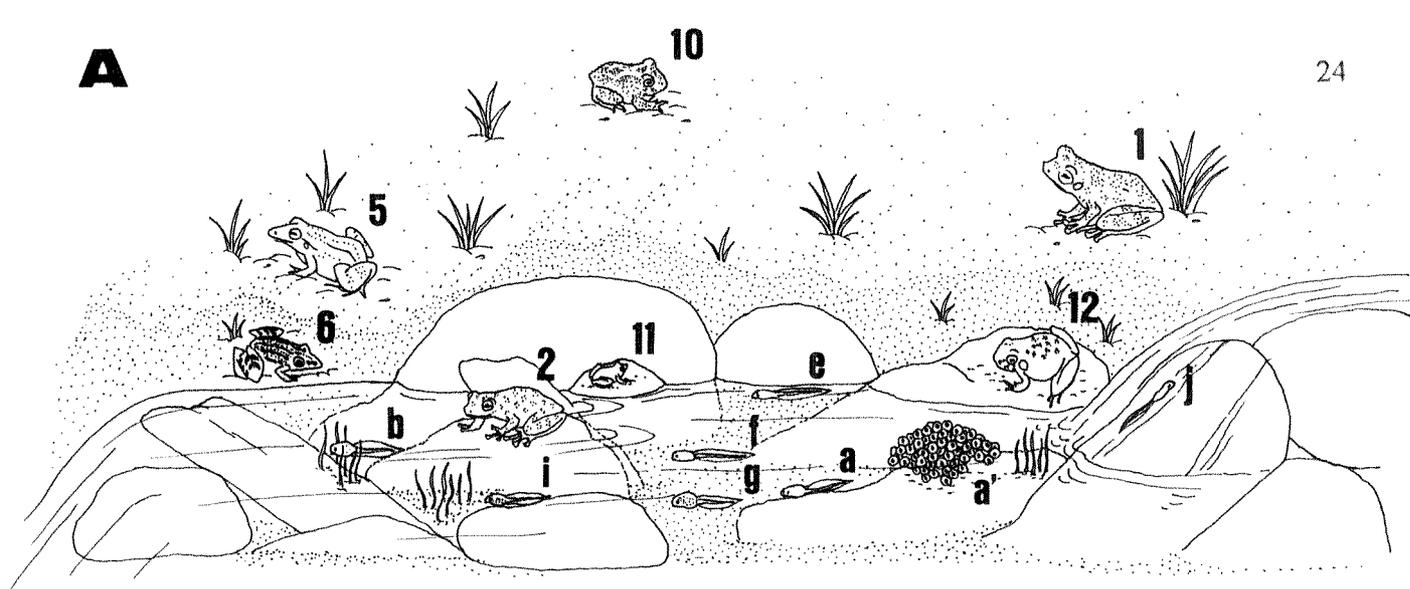
## 4.2. Distribuição espacial

### 4.2.1. Caracterização das espécies presentes

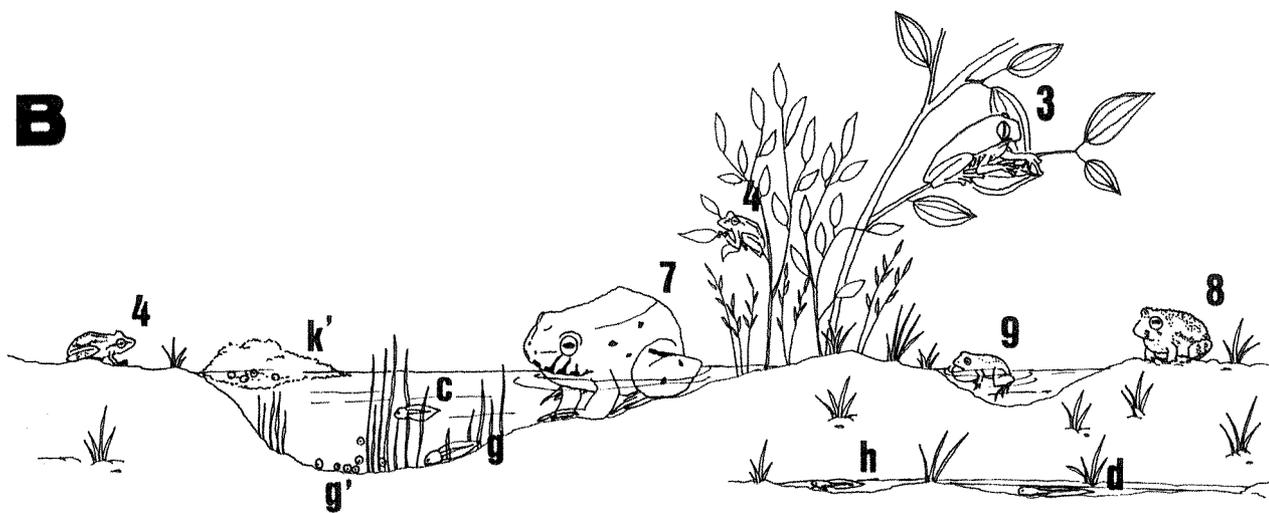
Cada espécie de anuro presente na área de estudo foi caracterizada com base em seus hábitos de utilização do espaço nas diversas fases de vida (Fig. 7).

*Hyla alvarengai*.—Podem ser encontradas, durante o dia, em pedras próximas à água ou, às vezes, bem longe de qualquer corpo d'água, descansando aderidas ao substrato arenoso ou rochoso (Fig. 8). Segundo Bokermann (1964), assemelham-se a líquens quando nesta situação, o que pode ser uma boa estratégia contra ataque de predadores visualmente orientados, já que estes hilídeos ficam bastante expostos, inclusive suportando insolação direta (Sazima e Bokermann, 1977). Aparentemente, evitam o ressecamento conservando água sob o abdome, sendo o volume suficiente para escorrer em superfícies inclinadas mesmo em indivíduos bem jovens (18,6 e 27,9 mm CRC), quando removidos de suas posições originais.

Na época reprodutiva, os machos cantam no chão, próximos a riachos temporários de fundo arenoso ou pedregoso, como observado por Sazima e Bokermann (1977). Apenas um macho foi encontrado vocalizando durante o período de estudo, o que pode ser explicado pelo grande espaçamento mantido entre machos ativos (Sazima e Bokermann, 1977).



## B



## C

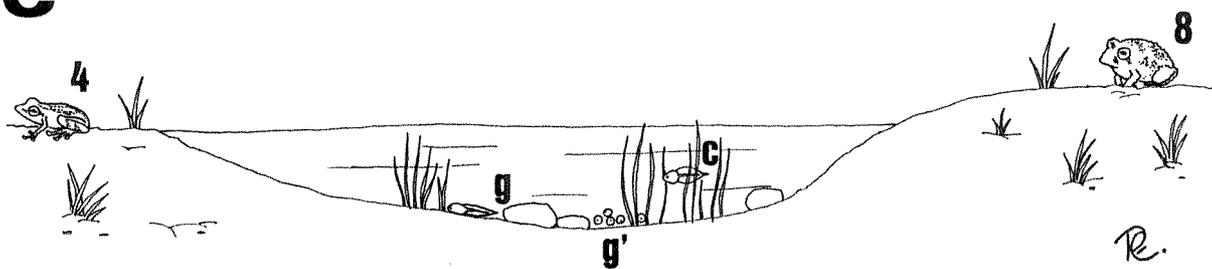


Fig. 7. Representação esquemática dos anuros adultos, girinos e desovas mostrando sua distribuição espacial no riacho (A), no brejo (B) e na poça (C). Adultos: 1 = *H. alvarengai*, 2 = *H. saxicola*, 3 = *P. megacephala*, 4 = *S. duartei*, 5 = *L. cunicularius*, 6 = *L. furnarius*, 7 = *L. labyrinthicus*, 8 = *O. americanus*, 9 = *Physalaemus cuvieri*, 10 = *Proceratophrys cururu*, 11 = *Pseudopaludicola mineira*, 12 = *T. megatympalum*. Girinos: a = *H. alvarengai*, b = *H. saxicola*, c = *S. duartei*, d = *L. cunicularius*, e = *L. furnarius*, f = *L. syphax*, g = *O. americanus*, h = *Physalaemus cuvieri*, i = *Proceratophrys cururu*, j = *T. megatympalum*. Desovas: a' = *H. alvarengai*, k' = *L. labyrinthicus*, g' = *O. americanus*.

Entretanto, a presença de seis desovas no início de outubro indica que havia mais indivíduos sexualmente ativos.

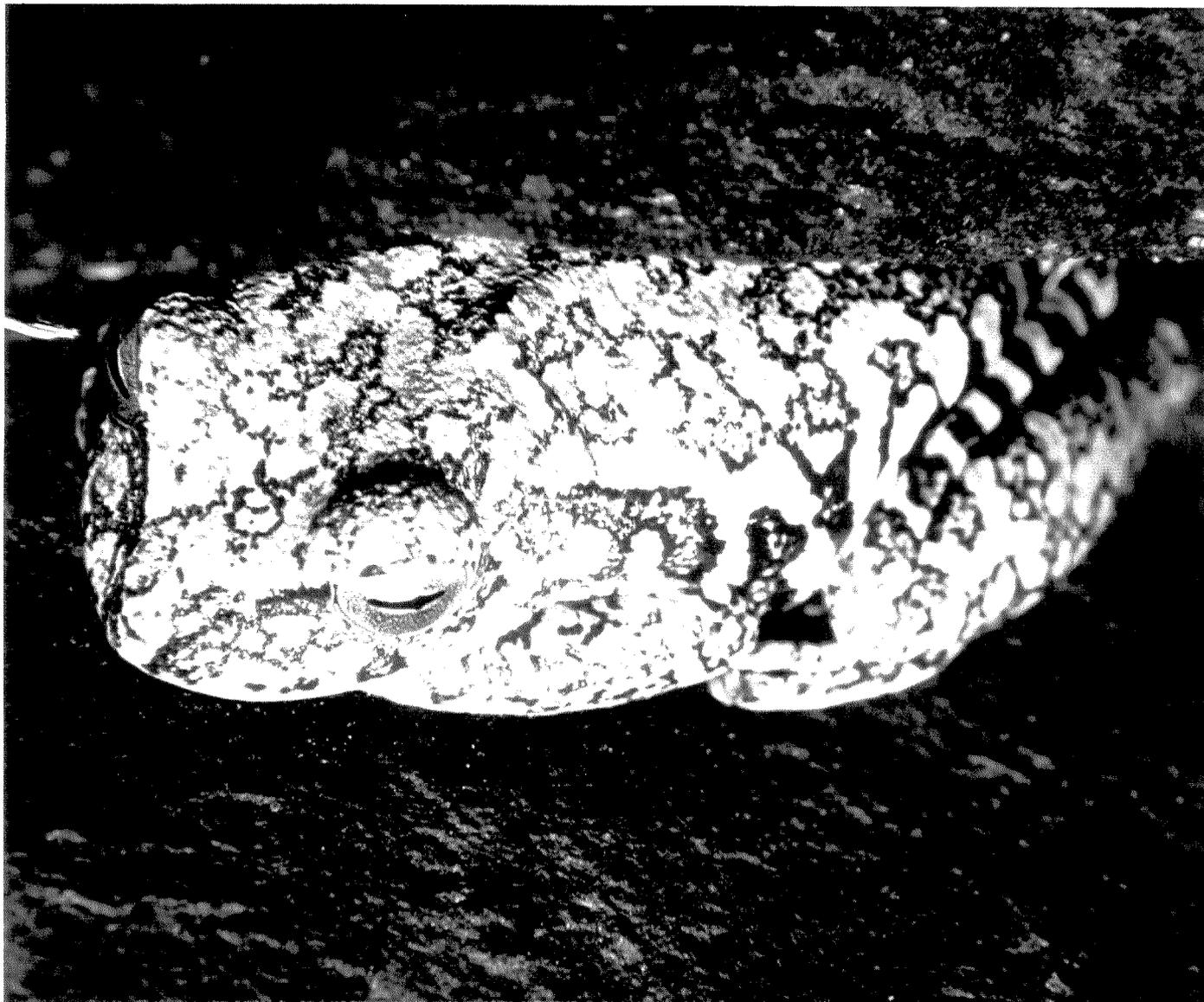


Fig. 8. Macho adulto de *Hyla alvarengai* descansando sobre pedra, parcialmente abrigado em uma fenda.

As desovas contêm, em média,  $1443 \pm 721$  ovos ( $n = 6$ ) medindo  $2,0 \pm 0,2$  mm de diâmetro interno e  $6,0 \pm 0,2$  mm no externo, incluindo as cápsulas gelatinosas que os envolvem ( $n = 10$ ). Estavam depositadas no fundo pedregoso dos remansos do riacho, ficando soltas sobre o substrato. Uma delas estava aderida a um ramo pendente da vegetação marginal. Duas das

desovas foram depositadas em um mesmo remanso do riacho e foram ambas infectadas por fungos.

Os girinos correspondem ao tipo lótico de fundo ("clasping"; *sensu* Altig e Johnston, 1989). Ocorreram, em diversos estágios de desenvolvimento, nos remansos do riacho, em pontos de água parada ou com alguma correnteza (21,7 a 33,7 cm/s), quando próximos ao local de escoamento dos remansos. Posicionam-se sobre pedras do fundo, em trechos de profundidade variável (de 9 a 32 cm). Alguns foram encontrados em trechos do brejo onde mais água se acumulou sobre fundos rochosos, lembrando os ambientes utilizados no riacho.

Jovens recém-metamorfoseados ficam nas pedras às margens do riacho, podendo distanciar-se cada vez mais da água à medida que crescem (Sazima e Bokermann, 1977).

*Hyla saxicola*.—Durante o dia, indivíduos desta espécie abrigam-se nos barrancos nas bordas de riachos. Alguns apresentam tendências aos hábitos rupícolas, como em *H. alvarengai*, exemplificadas por um macho adulto encontrado descansando sobre uma pedra úmida emergente do riacho, cuja coloração também se assemelhava muito à de um líquen. I. Sazima (dados não publicados) observou o mesmo comportamento em um jovem de *H. saxicola*, em 1972.

Machos adultos em atividade de vocalização foram encontrados ao longo do riacho, sobre pedras molhadas próximas a pequenas quedas d'água ou corredeiras, exatamente como registrado por Bokermann (1964).

As desovas formam uma massa gelatinosa aproximadamente circular, sendo aderidas entre pedras molhadas, em riachos. Contêm de 180 a 220 ovos de cerca de 4,5 mm de diâmetro externo (Eterovick e Brandão, em preparação). Excluindo-se suas cápsulas gelatinosas, os ovos medem  $2,4 \pm 0,1$  mm de diâmetro ( $n = 10$ ).

Girinos recém-eclodidos foram encontrados em um pequeno acúmulo de água sobre substrato arenoso no leito do riacho ainda seco, em outubro. Sendo que nestas condições não tinham nenhuma opção de escolha de microambientes, devem-se considerar os utilizados após o

enchimento do riacho, os quais consistiam em trechos de água parada ou com correnteza (11,25 a 49,1 cm/s), onde girinos nos estágios 25 e 32 (*sensu* Gosner, 1960) posicionavam-se sobre fundo rochoso a profundidades variáveis entre 5 e 44 cm. Correspondem ao tipo lótico de fundo de Altig e Johnston (1989). A maioria foi encontrada em microambientes com vegetação aquática.

*Phyllomedusa megacephala*.—É possível que indivíduos desta espécie passem o dia escondidos em meio à vegetação arbustiva que lhes oferece sítios de vocalização à noite. I. Sazima (dados não publicados) encontrou um macho descansando sobre um ramo, durante o dia, em janeiro de 1973.

Um único macho foi encontrado vocalizando em um ramo de arbusto pendente sobre um trecho mais fundo do brejo. Aparentemente não havia outros indivíduos na área, não tendo sido encontrados desovas, girinos ou adultos adicionais. I. Sazima (dados não publicados) registrou comportamentos territoriais em machos desta espécie, sob forma de agressões vocais e físicas a indivíduos tidos como invasores.

As desovas são depositadas em folhas pendentes sobre a água, onde os girinos caem após a eclosão (Feio et al., no prelo). Três desovas depositadas na coleção ZUEC contêm 17, 18 e 38 ovos, medindo  $3,1 \pm 0,2$  mm de diâmetro ( $n = 10$ ).

Girinos foram encontrados próximos às margens de um riacho, junto ao substrato, em locais sujeitos à correnteza (I. Sazima, dados não publicados).

*Scinax duartei*.—Durante o dia, os indivíduos escondem-se na vegetação próxima aos corpos d'água onde reproduzem. I. Sazima (dados não publicados) encontrou indivíduos abrigados em bromélias.

Sabe-se que *Scinax duartei* pode utilizar tanto poças quanto brejos temporários para reprodução (Feio et al., no prelo), o que também ocorreu durante este estudo, em uma área onde havia as duas opções para esta espécie. Machos foram encontrados vocalizando no chão arenoso

em torno da poça, sempre posicionados de costas para a água. No brejo, concentraram-se ao redor de um trecho mais fundo, onde formava-se uma pequena poça. Neste ambiente, os machos preferiram cantar sobre os arbustos das margens, embora um ou dois indivíduos vocalizassem no chão em novembro e dezembro, meses em que houve maiores densidades de machos ativos.

Desovas de *S. duartei* são depositadas na água e contêm em média  $398 \pm 78$  ovos (Papp, 1997). Uma desova depositada na coleção ZUEC contém 370 ovos com  $1,1 \pm 0,1$  mm de diâmetro sem as cápsulas gelatinosas ( $n = 10$ ), que, por serem frágeis, foram danificadas com a fixação.

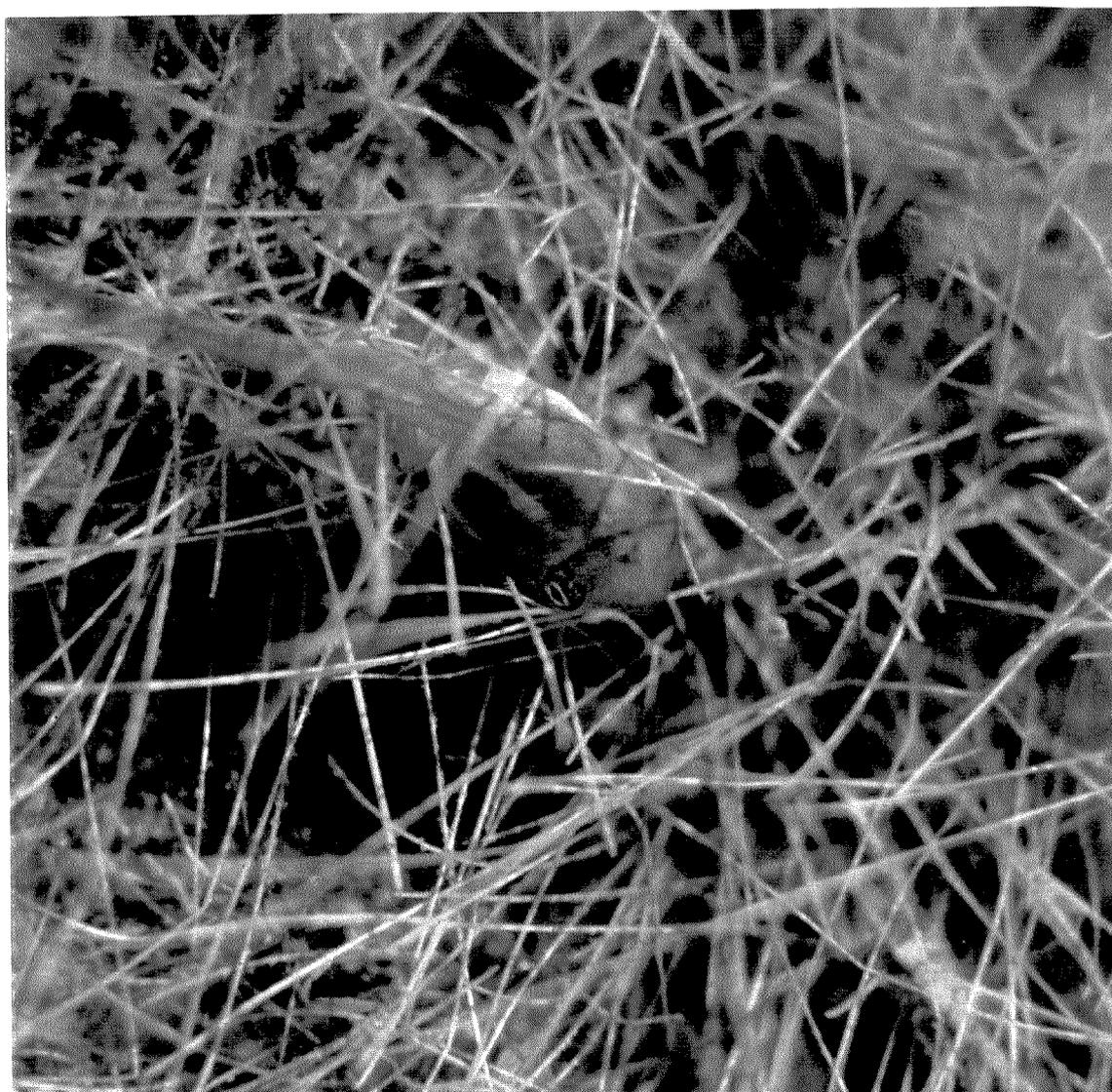


Fig. 9. Girino de *Scinax duartei* em seu microambiente característico.

Girinos, do tipo lântico nectônico (*sensu* Altig e Johnston, 1989), foram encontrados apenas na poça e no trecho do brejo onde os machos vocalizaram. Em ambos os ambientes havia uma grande quantidade de capim submerso, entre os quais os girinos de *S. duartei* se posicionavam durante todo o desenvolvimento (Fig. 9). Foram encontrados nos trechos mais fundos, entre 13 e 72 cm, ficando no meio da coluna d'água. Nenhum girino desta espécie foi encontrado fora dos tufo de capim submersos, o que indica que tais microambientes devem ter grande importância para forrageamento ou abrigo contra predadores visualmente orientados.

Jovens recém-metamorfoseados, encontrados em 1996, na poça, ficavam sobre a água, apoiando-se nas folhas de capim que flutuavam na superfície. Quando perturbados, mergulhavam rapidamente.

*Leptodactylus cunicularius*.—Durante o dia foram encontrados em trechos úmidos, nas bordas do riacho ou da poça, ficando próximos da água, onde se refugiam quando perturbados.

Machos adultos podem cantar a distâncias de até 50 m do riacho mais próximo (Sazima e Bokermann, 1978). Talvez por isto apenas três machos tenham sido localizados, ou talvez porque a densidade desta espécie seja realmente baixa na área, como indica o pequeno número de girinos encontrado (Figs. 16 e 17). Cantam em trechos arenosos com afloramentos rochosos, na base dos quais os indivíduos se posicionam (Sazima e Bokermann, 1978). Um macho foi localizado em um barranco às margens do riacho, onde cantava no chão, entre tufo de capim.

O ninho é construído sob afloramentos rochosos, aproveitando uma pedra achatada como teto. Consiste em uma câmara da qual os girinos são libertados por enxurradas (Sazima e Bokermann, 1978).

Sazima e Bokermann (1978) encontraram girinos de *L. cunicularius* somente em riachos, embora, neste estudo, girinos (estágio 36 segundo Gosner, 1960) e jovens recém-metamorfoseados tenham sido encontrados, em fevereiro, em solo arenoso encharcado, com apenas 1 cm de coluna d'água e temperatura chegando a 31°C ao meio dia. Os girinos de *L.*

*cunicularius* são do tipo lótico bentônico (*sensu* Altig e Johnston, 1989) e riachos temporários constituem o ambiente mais apropriado para seu desenvolvimento (Sazima e Bokermann, 1978). Entretanto, como dependem de uma enxurrada forte o suficiente para transportá-los do ninho até estes ambientes, eles correm o risco de não conseguirem alcançá-los, como pode ter ocorrido com os girinos encontrados em solo encharcado. Aparentemente, entretanto, *L. cunicularius* está adaptado a tolerar temperaturas extremas e, provavelmente, níveis baixos de oxigênio, como ocorre com outros anuros sujeitos a imprevisibilidades do ambiente (Abe e Ragusa-Neto, 1991). Isto fica evidente pelo recrutamento de jovens recém-metamorfoseados que se desenvolveram no solo arenoso encharcado sujeitos a altas temperaturas. Os girinos encontrados no riacho, em dezembro, estavam entre os estágios 29 e 33 (*sensu* Gosner, 1960) e posicionavam-se sobre substrato arenoso, em trechos mais rasos (entre 6,5 e 12 cm de profundidade), sem vegetação aquática ou correnteza, com exceção de um único indivíduo, que enfrentava uma correnteza de 14,2 cm/s.

*Leptodactylus furnarius*.—Foi encontrado durante o dia nos barrancos na borda do riacho ou no trecho de transição entre o brejo e o riacho, em solo encharcado. Tanto adultos como jovens utilizaram estes mesmos microambientes.

Machos ativos preferem locais mais úmidos e inundáveis, onde constroem os ninhos (Sazima e Bokermann, 1978). Embora Feio et al. (no prelo) registrem como ambientes de reprodução de *L. furnarius*, na Serra do Cipó, os alagadiços, lagoas e brejos temporários, todos os adultos da área aqui estudada foram encontrados no riacho, assim como também os girinos, indicando que a reprodução ocorreu neste ambiente, apesar da disponibilidade de uma poça e um brejo temporários na mesma localidade.

Os ninhos consistem em uma câmara fechada, construída no solo, da qual os girinos são libertados quando o ninho é inundado e a parte superior desaba (Sazima e Bokermann, 1978).

Somente dois girinos no estágio 32 (*sensu* Gosner, 1960) foram encontrados. Estavam no riacho, sobre fundo arenoso, em trechos bem rasos (2 cm de profundidade), sem correnteza ou vegetação aquática. Correspondem ao tipo lótico bentônico de Altig e Johnston (1989). I. Sazima (dados não publicados) encontrou girinos desta espécie em um alagadiço, onde a temperatura da água chegava a 35°C às 12:30 h. Devido à semelhança entre os modos reprodutivos de *L. cunicularius* e *L. furnarius*, é possível que esta espécie também apresente o mesmo tipo de adaptações a imprevisibilidades dos ambientes usados na fase larval, tais como altas temperaturas e pouco oxigênio, o que pode constituir uma característica do grupo *fuscus* (Abe e Ragusa-Neto, 1991).

Jovens recém-metamorfoseados de *L. furnarius* foram encontrados por I. Sazima (dados não publicados) no solo encharcado próximo a uma pequena poça, junto a tufo de capim.

*Leptodactylus jolyi*.—Um único indivíduo, jovem, foi encontrado à noite, sobre uma pedra emergente em um remanso do riacho.

Machos cantam no chão, entre tufo de capim e pequenas poças, em locais mais secos de áreas brejosas (I. Sazima, dados não publicados). *Leptodactylus jolyi* ocorre em simpatria com *L. furnarius* também em Campo Grande (SP), onde ambas as espécies vocalizam próximas a valas de drenagem, sendo que *L. jolyi* prefere sítios mais secos que os utilizados por *L. furnarius* também nesta localidade (Sazima e Bokermann, 1978). Os ambientes utilizados por *L. jolyi* para reprodução, na Serra do Cipó, são alagadiços, lagoas ou brejos temporários (Feio et al., no prelo).

O ninho de *L. jolyi* consiste em uma câmara ovóide com canal lateral sinuoso, por onde os girinos saem quando o ninho é inundado (Sazima e Bokermann, 1978). Uma desova depositada na coleção ZUEC continha 106 ovos de  $2,1 \pm 0,2$  mm de diâmetro sem cápsulas ( $n = 10$ ).

Girinos e jovens recém-metamorfoseados foram encontrados por I. Sazima (dados não publicados) em uma pequena poça 20 cm de profundidade média, cujo espelho d'água encontrava-se coberto por plantas aquáticas (Cyperaceae, Menianthaceae, Nymphaeaceae).

*Leptodactylus labyrinthicus*.—Passam o dia escondidos na área brejosa. Um indivíduo, após ser perturbado, mergulhou no trecho mais fundo do brejo perto do qual se encontrava e não pôde mais ser localizado. É possível que se escondam em tocas.

Os machos foram encontrados vocalizando no brejo, parcialmente submersos em trechos com maior acúmulo de água. Os ambientes registrados para reprodução desta espécie são lagoas e brejos permanentes (Feio et al., no prelo). Entretanto, ocorreu reprodução no brejo temporário estudado, sendo que duas desovas foram encontradas em novembro.

As desovas consistem em ninhos de espuma que ficam na superfície da água, próximos às margens. Continham 156 e 2855 ovos (números estimados), os quais mediam  $2,3 \pm 0,2$  mm de diâmetro sem as cápsulas ( $n = 10$ ). Nenhum girino foi encontrado nos meses posteriores, indicando que o desenvolvimento pode ter duração inferior a 30 dias ou que, provavelmente, as desovas não chegaram a eclodir, talvez devido a ataque por predadores ou destruição dos ninhos de espuma por chuvas fortes, já que estavam bastante expostos.

Os girinos de *L. labyrinthicus* são típicos de fundo, preferindo trechos marginais dos corpos d'água onde vivem, sob coluna d'água inferior a 30 cm. Em outras regiões, ocorrem em áreas ricas em vegetação aquática e detritos (Rossa-Feres e Jim, 1996). Na Serra do Cipó, foram encontrados em pequenas poças e filetes de água em brejos, onde foram também encontrados jovens recém-metamorfoseados (I. Sazima, dados não publicados).

*Leptodactylus siphax*.—Os machos cantam em tocas, que podem ser de vários tipos, dependendo da natureza do terreno, como locas de pedra, cupinzeiros, ou valetas (Bokermann, 1969). Nenhum macho foi localizado vocalizando na área de estudo, sendo que os indivíduos que podiam ser ouvidos encontravam-se bem distantes. Um macho localizado em uma área a cerca de 2 km do local de estudo vocalizava em um vão no interior de um monte de pedras, afastado cerca de 200 m do corpo d'água mais próximo, um riacho permanente. Segundo Cardoso e Heyer

(1995) e Feio et al. (no prelo), os sítios de vocalização situam-se nas bordas ou no leito dos riachos com corredeiras e quedas d'água, onde os girinos se desenvolvem.

Girinos entre os estágios 29 e 32 (*sensu* Gosner, 1960), do tipo lótico bentônico (*sensu* Altig e Johnston, 1989), foram encontrados no riacho em dezembro, em trechos mais rasos (2 a 14 cm de profundidade), com água parada ou corrente (correnteza de 4,4 a 14,2 cm/s). Ficam sobre o substrato e, aparentemente, não têm preferência por fundos rochosos ou sedimentares, utilizando ambos com frequência. Desenvolvem-se em riachos temporários ou permanentes (Feio et al., no prelo; Eterovick e Sazima, em prep.). Foram encontrados, na Serra do Cipó, em simpatria com girinos de *L. cunicularius*, *L. jolyi* e *L. labyrinthicus* (Eterovick e Sazima, em prep.), estes dois últimos, provavelmente, carreados para o riacho por enxurradas.

*Odontophrymus americanus*.—É possível que os adultos desta espécie passem o dia abrigados em cavidades naturais ou enterrados no solo encharcado do brejo, pois nenhum indivíduo foi visto exposto durante o dia. Além disso, são hábeis para enterrarem-se, cavando o solo com auxílio de calosidades presentes nos pés (Célio Haddad, com. pess.).

Machos vocalizaram no brejo e na poça, evitando o riacho. No brejo, posicionavam-se no chão, distantes de 10 cm a 1 m da água e, na poça, podiam ficar um pouco mais afastados da água, até 5 m. Muitas vezes foram encontrados junto de pedras ou tufo de capim.

Desovas de *O. americanus* são depositadas na superfície de poças, mas após hidratação os ovos podem afundar, ficando, às vezes, aderidos à vegetação submersa (Cardoso et al., 1989). Foram encontrados, na área de estudo, ovos submersos na poça e em um trecho mais fundo do brejo, onde se encontravam também os girinos de *S. duartei*. Os ovos medem  $2,4 \pm 0,3$  mm de diâmetro externo e  $1,6 \pm 0,2$  mm de diâmetro interno, sem cápsulas ( $n = 10$ ).

Os girinos de *O. americanus* são do tipo lético bentônico (*sensu* Altig e Johnston, 1989) e ocorreram nos três ambientes estudados, sendo que apenas na poça e no brejo foram encontrados indivíduos recém-eclodidos, indicando que os girinos do riacho podem ter sido carreados do brejo

por enxurradas. A espécie tem sido registrada em atividade reprodutiva em brejos e poças também em outras localidades (Cardoso et al., 1989; Haddad e Sazima, 1992; Papp, 1997; Rossa-Feres e Jim, 1994). Girinos foram encontrados em profundidades variadas nos três ambientes, desde trechos marginais até os mais profundos, quase sempre sobre substrato arenoso e, no brejo e na poça, em trechos com vegetação aquática. No riacho, preferiram remansos, ocorrendo apenas ocasionalmente em trechos com correnteza fraca (8 a 11,3 cm/s). Girinos de *O. americanus* foram encontrados no fundo de corpos d'água, a profundidades variadas e entre vegetação aquática também em Botucatu (Rossa-Feres e Jim, 1996) e Cabreúva (Andrade, 1987), ambas localidades em São Paulo. Jovens recém-metamorfoseados, na área de estudo, foram encontrados nas bordas da poça, em solo encharcado.

*Physalaemus cuvieri*.—Durante o dia, podem abrigar-se sob pedras, detritos vegetais e cavidades (Bokermann, 1962). Abrigos deste tipo são abundantes no brejo, sendo, provavelmente, utilizados pelos machos nas proximidades dos sítios de canto ocupados à noite, resultando em uma mobilidade muito baixa dos indivíduos, como foi evidenciado por um macho capturado em duas noites consecutivas vocalizando exatamente no mesmo local.

Machos vocalizaram flutuando nas bordas de pequenas poças na área brejosa, de maneira exposta. Este tipo de sítio de canto é comumente utilizado por *P. cuvieri* em sua ampla distribuição geográfica (Bokermann, 1962; Cardoso, 1980; Haddad e Sazima, 1992; Papp, 1997; Feio et al., no prelo), o que indica que esta escolha é devida a um comportamento intrínseco da espécie, aparentemente independente da influência de outras espécies ocorrendo em simpatria.

As posturas são feitas na água, em um ninho de espuma, nas bordas ou ancoradas à vegetação marginal de pequenas poças. Contêm em média  $549 \pm 86$  ovos (Bokermann, 1962), de  $1,1 \pm 0,1$  mm de diâmetro sem as cápsulas ( $n = 10$ ).

Girinos costumam ocorrer em trechos rasos de áreas brejosas (I. Sazima, dados não publicados) ou outros corpos d'água (Barreto e Moreira, 1996; Rossa-Feres e Jim, 1996), onde

posicionam-se junto ao substrato, preferindo trechos com vegetação aquática (Cardoso et al., 1989; Rossa-Feres e Jim, 1996). Correspondem ao tipo lântico bentônico de Altig e Johnston (1989). Um único girino, encontrado em janeiro, no estágio 41 (*sensu* Gosner, 1960), estava em área alagada em torno do brejo, com 1 cm de coluna d'água e uma temperatura de 31°C ao meio dia.

Jovens recém-metamorfoseados foram encontrados junto a pequenas poças e filetes de água em brejos onde se encontravam também jovens recém-metamorfoseados de *L. labyrinthicus* (I. Sazima, dados não publicados).

*Proceratophrys cururu*.—Durante o dia, abrigam-se em tufo de capim ou sob pedras. Os machos vocalizam enterrados ou abrigados em frestas (Eterovick e Sazima, 1998; Feio et al., no prelo). Aqueles encontrados na área de estudo, entretanto, vocalizavam completamente expostos. Dois machos foram observados em solo arenoso com pequenos tufo de capim esparsos, a cerca de 2 m do riacho. Um deles foi localizado vocalizando exatamente no mesmo local, em dois dias consecutivos, em dezembro.

Reproduzem-se, tipicamente, nos riachos permanentes (Eterovick e Sazima, 1998; Feio et al., no prelo). Os ovos são depositados aderidos a substratos rochosos no leito dos riachos, individualmente ou em pequenos grupos (Eterovick e Sazima, 1998).

Os girinos, do tipo lótico bentônico (*sensu* Altig e Johnston, 1989), preferem trechos sem correnteza, sendo que apenas um foi encontrado em um ponto com correnteza fraca (8 cm/s). Ficam no fundo, sobre substrato rochoso ou arenoso, em profundidades variando entre 5 e 31 cm. Jovens recém-metamorfoseados podem ser encontrados nas bordas dos riachos onde se desenvolvem (Eterovick e Sazima, 1998).

*Pseudopaludicola mineira*.—Reproduz em alagadiços temporários na Serra do Cipó (Feio et al., no prelo). I. Sazima (dados não publicados) encontrou machos em atividade de vocalização em

brejos e alagadiços em encostas rochosas, em setembro e novembro de 1972. C. Haddad (comunicação pessoal) encontrou também casais em amplexo, durante o dia, neste mesmo tipo de ambiente, na Serra do Cipó. Indivíduos adultos foram encontrados, neste estudo, no leito do riacho em setembro e outubro de 1996, quando ainda se encontrava quase totalmente seco, e um único indivíduo estava em chão encharcado junto ao brejo em maio de 1997. Em maio de 1996, entretanto, nove indivíduos adultos foram encontrados em pedras molhadas às margens do riacho, aparentemente congregados para atividades reprodutivas. A presença de anuros adultos em um dado ambiente, entretanto, não significa que girinos estarão presentes mais tarde, o que irá depender da ocorrência ou não de sucesso reprodutivo neste ambiente (Wild, 1996).

*Pseudopaludicola mineira* foi descrita recentemente (Lobo, 1994), e pouco se sabe sobre sua história natural. Girinos foram encontrados por I. Sazima (dados não publicados) em chão encharcado nas encostas de afloramentos rochosos. Este tipo de microambiente é comum às margens do riacho localizado na área de estudo.

Esta espécie, aparentemente, não obteve sucesso reprodutivo durante o período de estudo, não tendo sido encontrados ovos, girinos ou jovens em nenhum dos ambientes amostrados. Dessa forma, não se podem definir com segurança os microambientes preferidos por *P. mineira* para reprodução. É possível, entretanto, inferir que esta espécie prefere locais com pequeno volume de água.

*Thoropa megatympanum*.—Durante o dia, abrigam-se sob pedras, musgo ou líquens, em locais úmidos (Caramaschi e Sazima, 1984).

Os machos vocalizam, habitualmente, em locais abrigados, sob pedras (Caramaschi e Sazima, 1984). Os machos encontrados neste estudo, entretanto, vocalizavam sobre pedras na borda do riacho, distantes de 5 a 30 cm da água, bem expostos.

Uma fêmea, capturada quando se aproximava do riacho, em fevereiro de 1997, continha 42 ovos maduros que mediram em média  $2,07 \pm 0,39$  mm após fixação. Uma desova encontrada por

Caramaschi e Sazima (1984) foi depositada em uma fenda na rocha, molhada por um filete de água, contendo 94 ovos de cerca de 3,4 mm.

Os girinos posicionam-se com a parte ventral aderida a rochas por onde escorrem filetes de água, mergulhando no riacho quando perturbados. Correspondem ao tipo lótico semiterrestre de Altig e Johnston (1989). I. Sazima (dados não publicados), em 1973, observou um comportamento oposto neste mesmo riacho: indivíduos encontrados na água, quando perturbados, dirigiam-se às bordas e subiam, aderindo-se a pedras molhadas. Esta flexibilidade comportamental pode ser útil para evitar tanto predadores aquáticos quanto terrestres. Um jovem recém-metamorfoseado (estágio 42, *sensu* Gosner, 1960) estava em pedras molhadas próximas à água, e tentou mergulhar quando capturado, como fazem os girinos.

#### 4.2.2. Partição do espaço

As variáveis consideradas na análise discriminante, realizada para os girinos, são todas independentes, sendo as que mais contribuíram para diferenciação das espécies, com base em 394 observações, posição na coluna d'água, período de ocorrência e correnteza, nesta ordem, seguidas por vegetação, profundidade, substrato e, por último, ambiente. Os cinco primeiros eixos estabelecidos pela análise têm uma contribuição significativa para a diferenciação das espécies ao nível de confiança de 0,05. O primeiro eixo ( $\lambda = 0,971$ ) pode ser explicado quase totalmente pela variável "posição na coluna d'água". O "valor canônico" ("canonical loading") para esta variável no primeiro eixo foi -0,931. Valor canônico (c.l.) representa a correlação entre uma variável e um eixo, o qual é definido por uma equação incluindo uma ou mais variáveis; sendo esta correlação tanto maior quanto mais os valores se aproximarem de +1 ou -1. O segundo eixo ( $\lambda = 0,739$ ) constitui uma combinação de período de ocorrência (c.l. = -0,694) e correnteza

(c.l. = -0,603). O terceiro ( $\lambda = 0,401$ ) pode ser explicado por vegetação (c.l. = 0,691) e profundidade (c.l. = 0,616). Estes três primeiros eixos explicam 73,2% de toda a variação observada (Fig. 10).

As espécies de girinos têm centróides (pontos que representam a média de todas as variáveis para cada espécie no espaço multidimensional) diferenciados ao nível de confiança de 0,05, porém a coesão dos pontos correspondentes a cada indivíduo em torno do centróide não é grande, ocasionando sobreposição do espaço ocupado por várias espécies em várias dimensões (Fig. 10). Os coeficientes obtidos pelo programa SYSTAT foram interpretados de modo conservador, pois mais de um quinto das células da matriz de classificação apresentou frequências menores que 5 (SYSTAT, 1992). Todos os 12 coeficientes obtidos, entretanto, apresentaram probabilidades de erro inferiores a 0,05. Estes coeficientes estimam a probabilidade de um indivíduo escolhido ao acaso ser atribuído ao grupo a que realmente pertence, com base apenas nos valores de suas variáveis (Klecka, 1980). Isto significa que as espécies de girinos possuem uma distribuição espacial diferenciada, mas esta distribuição não é rígida, sendo que a utilização preferencial de determinado microambiente por uma espécie não impede girinos de outras espécies de usarem, ocasionalmente, este mesmo tipo de microambiente.

As variáveis consideradas na análise discriminante realizada para os anuros adultos também são independentes, sendo as que mais contribuem para diferenciação das espécies, com base em 69 observações, ambiente e período de ocorrência, que correspondem ao primeiro ( $\lambda = 0,933$ ) e ao segundo ( $\lambda = 0,608$ ) eixos, com valores de c.l. = 0,733 e c.l. = 0,949 respectivamente. Distância da água e altura não contribuem para a diferenciação das espécies de maneira significativa, estando associadas ao terceiro e ao quarto eixos respectivamente. Apenas os dois primeiros eixos estabelecidos pela análise têm uma contribuição significativa para a diferenciação das espécies ( $p = 0,00$  e  $p = 0,07$  respectivamente; Fig. 11).

Os centróides relativos às espécies de anuros adultos são diferenciados, porém a um nível de significância menor que o dos girinos. Os coeficientes obtidos pelo programa SYSTAT precisaram

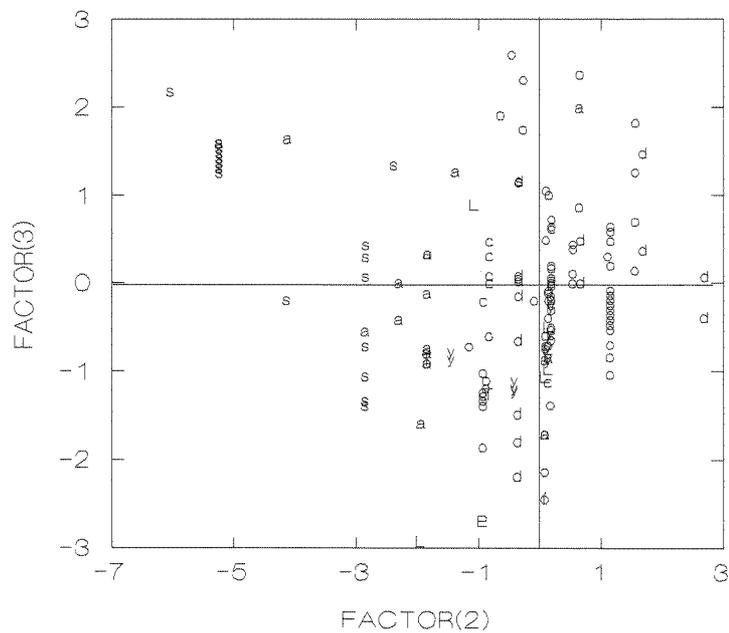
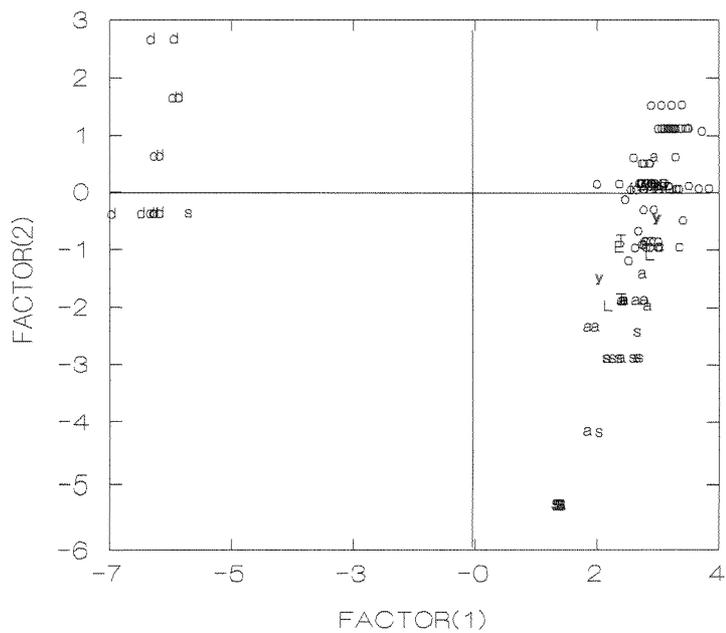


Fig. 10. Valores atribuídos às espécies de girinos nos 3 primeiros eixos do espaço discriminante para ambiente, microambiente e período de ocorrência. a = *Hyla alvarengai*, s = *H. saxicola*, d = *Scinax duartei*, L = *Leptodactylus cunicularius*, f = *L. furnarius*, y = *L. siphax*, o = *Odontophrynus americanus*, P = *Physalaemus cuvieri*, c = *Proceratophrys cururu*, T = *Thoropa megatympanum*.

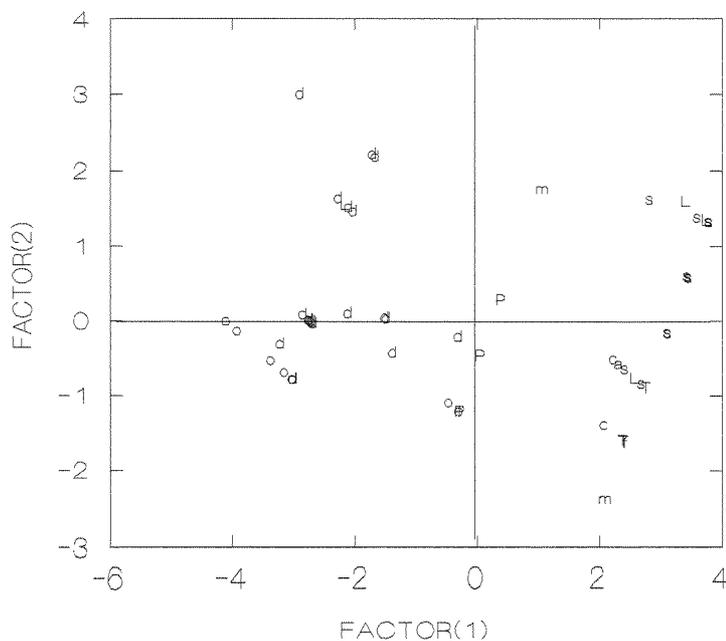


Fig. 11. Valores atribuídos às espécies de anuros nos 2 primeiros eixos do espaço discriminante para sítios de vocalização e período de atividades. a = *Hyla alvarengai*, s = *H. saxicola*, d = *Scinax duartei*, L = *Leptodactylus cunicularius*, f = *L. furnarius*, l = *L. labyrinthicus*, o = *Odontophrynus americanus*, P = *Physalaemus cuvieri*, c = *Proceratophrys cururu*, m = *Pseudopaludicola mineira*, T = *Thoropa megatympanum*.

ser interpretados de modo conservador também neste caso (SYSTAT, 1992). Suas probabilidades de erro ficaram entre  $p = 0,036$  (Uncertainty) e  $p = 0,103$  (Goodman-Kruskal Gamma). Isto significa que as espécies de anuros diferem quanto ao uso de sítios de vocalização, mas podem ocorrer sobreposições entre elas.

Considerando-se as espécies de acordo com categorias de tamanho, há um máximo de três espécies de tamanhos similares utilizando um mesmo tipo de microambiente, ou seja, *Leptodactylus cunicularius*, *L. furnarius* e *Proceratophrys cururu* vocalizam no chão (Tab. 1). Ainda que utilizando o mesmo tipo de microambiente e reproduzindo no riacho, estas três espécies diferem entre si pelas distâncias a que se posicionam da água, sendo que *L. furnarius* fica próximo às margens, *P. cururu* um pouco mais afastado (entre 2 e 3 m) e *L. cunicularius*,

Tabela 1. Distribuição das 14 espécies de anuros encontradas na área de estudo, de acordo com sítios de vocalização e comprimento rostro-cloacal. Ha = *Hyla alvarengai*, Hs = *H. saxicola*, Lc = *Leptodactylus cunicularius*, Lf = *L. furnarius*, Lj = *L. jolyi*, Ll = *L. labyrinthicus*, Oa = *Odontophrynus americanus*, Pc = *Physalaemus cuvieri*, Ph = *Phyllomedusa megacephala*, Pr = *Proceratophrys cururu*, Ps = *Pseudopaludicola mineira*, Sd = *Scinax duartei*, Tm = *Thoropa megatympanum*.

CRC médio (mm)	Água	Vegetação aquática emergente	Chão	Pedras	Arbustos	Toca
8,1 - 16,7			Ps	Ps		
25,5 - 34,0	Pc		Sd		Sd	
34,1 - 42,6			Lc, Lf, Pr	Tm	Ph	
42,7 - 51,3	Oa		Lj, Oa	Hs		
68,9 - 77,4			Ha			Ls
137,6 - 146,1	Ll					
<b>Total</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>7</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>1</b>

segundo Sazima e Bokermann (1978), pode cantar afastado até 50 m do riacho. Analisando-se outras comunidades de anuros, em diferentes localidades, pode-se observar que o número máximo de espécies de tamanho similar utilizando o mesmo tipo de microambiente continua sendo três (Tab. 2).

Os sítios de vocalização de *Leptodactylus jolyi* e *Odontophrynus americanus* coincidem em todas suas características, entretanto estas espécies são muito distintas quanto à morfologia e ao canto de anúncio, o que é suficiente para eliminar riscos de hibridação (Duellman, 1967).

*Scinax duartei* e *O. americanus* foram observadas utilizando, em outras localidades, microambientes distintos dos utilizados na Serra do Cipó (Tab. 2). É possível que se tratem de várias espécies, reconhecidas, atualmente, sob o mesmo nome (C. Haddad, com. pess.). *S. duartei*, entretanto, mostrou flexibilidade comportamental dentro da área de estudo,

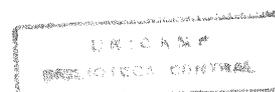


Tabela 2. Utilização de diferentes tipos de sítios de vocalização por espécies de anuros convivendo em um mesmo ambiente, em vários tipos de ecossistemas. Asteriscos indicam microambientes não disponíveis na localidade. Espécies presentes na Serra do Cipó estão representadas como na tabela anterior.

Localidade	CRC médio (mm)	Água	Vegetação aquática emergente	Chão	Arbus-tos	Ramos de árvore	Toca	Nº sps.	Fonte
Puerto Viejo	16,8 - 25,4		2						Duellman (1967)
	25,5 - 34,0		1						
Costa Rica (Hilídeos - Floresta equatorial)	34,1 - 42,6	1	1	1	1				Duellman (1967)
	42,7 - 51,3					2			
	51,4 - 60,2	1		1					
	60,3 - 68,8				1				
<b>Total</b>		<b>2</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>10</b>	
Manaus, Brasil (várzea)	16,8 - 25,4	2	1	*	1	1			Hödl (1977)
	25,5 - 34,0	1	1	*	3	2			
	42,7 - 51,3			*	1				
	68,5 - 77,1			*	1				
	94,3 - 103,0			*		1			
<b>Total</b>		<b>3</b>	<b>2</b>	<b>-</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>14</b>	
Cabreúva, São Paulo (Vegetação aberta, alterada)	16,8 - 25,4		*	1	*	*			Cardoso et al. (1989)
	25,5 - 34,0	Pc	*	1	*	*			
	34,1 - 42,6	1	*		*	*			
	42,7 - 51,3		*	Oa,1	*	*			
	51,4 - 60,2		*	1	*	*			
	94,3 - 103,0	1	*		*	*			
	103,1 - 111,6	1	*		*	*			
<b>Total</b>		<b>4</b>	<b>-</b>	<b>5</b>	<b>-</b>	<b>-</b>	<b>0</b>	<b>9</b>	
Serra do Japi, São Paulo (Mata Atlântica)	16,8 - 25,4		*		2				Haddad e Sazima (1992)
	25,5 - 34,0	Pc	*	1	1				
	34,1 - 42,6		*		3				
	42,7 - 51,3	1	*	1	1				
	60,3 - 68,8		*		1				
	68,9 - 77,4		*		1				
	85,7 - 94,2	1	*	1		1			
	103,1 - 111,6	1	*						
	120,4-128,9	1	*	1					
<b>Total</b>		<b>5</b>	<b>-</b>	<b>4</b>	<b>9</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>18</b>	
Monte Verde Minas Gerais (Campo de altitude)	16,8 - 25,4	1	2		2	1			Papp (1997)
	25,5 - 34,0	Sd, Pc,1	Sd,1	Sd,1	Sd,1	Sd,1			
	34,1 - 42,6		1	1	2	1			
	42,7 - 51,3	Oa,1	1	1	2				
	60,3 - 68,8				1				
	103,1 - 111,6	1		1					
<b>Total</b>		<b>7</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>13</b>	

Tabela 3. Medidas de machos adultos das espécies de anuros estudadas na Serra do Cipó e em outras localidades. CRC = comprimento rostro-cloacal, n = número de indivíduos medidos.

Espécie	n	CRC (mm)	Peso (g)	Localidade	Referência
<i>H. alvarengai</i>	1	69,8	33	Serra do Cipó, MG	
	1	76		Santa Bárbara, MG	Bokermann, 1956
<i>H. saxicola</i>	11	45,0 <sup>±</sup> 5,1	8,5 <sup>±</sup> 0,9	Serra do Cipó, MG	
<i>P. megacephala</i>	1	39,9	5	Serra do Cipó, MG	
<i>S. duartei</i>	15	27,9 <sup>±</sup> 0,8	1,4 <sup>±</sup> 0,2	Serra do Cipó, MG	
	76	30,9 <sup>±</sup> 1,8		Monte Verde, MG	Papp, 1997
	32	30,4 (média)		Campos do Jordão, SP	Bokermann, 1967b
	14	30,0 (média)		Serra da Bocaina, SP	Bokermann, 1967b
	9	32,5 (média)		Itatiaia, RJ	Bokermann, 1967b
<i>L. cunicularius</i>	1	37,7	6,3	Serra do Cipó, MG	
<i>L. furnarius</i>	1	33,3	3,1	Serra do Cipó, MG	
	11	35,9 (média)		Campo Grande, SP	Sazima e Bokermann, 1978
<i>L. jolyi</i>	1	45,4		Campo Grande, SP	Sazima e Bokermann, 1978
<i>L. labyrinthicus</i>	2	152 e 141	371,9	Serra do Cipó, MG	
<i>L. siphax</i>	1	71,0		Cuiabá, MT	Bokermann, 1969
<i>O. americanus</i>	8	41,1 <sup>±</sup> 3,3	10,0 <sup>±</sup> 2,2	Serra do Cipó, MG	
	3	51,0 <sup>±</sup> 3,6		Monte Verde, MG	Papp, 1997
	1	48,0		Bertioga, SP	Cochran, 1955
<i>P. cuvieri</i>	6	27,3 <sup>±</sup> 2,9	2,1 <sup>±</sup> 0,3	Serra do Cipó, MG	
	10	28,3 (média)		Boracéia, SP	Heyer et al., 1990
	1	28,5		São Paulo, SP	Cochran, 1955
<i>P. cururu</i>	2	41,7 e 41,6	11,2 e 8,2	Serra do Cipó, MG	
<i>P. mineira</i>	9	12,1 <sup>±</sup> 0,6	0,2 e 0,4	Serra do Cipó, MG	
			(n=2)		
<i>T. megatympanum</i>	3	36,8 <sup>±</sup> 4,1	5,0 <sup>±</sup> 2,0	Serra do Cipó, MG	

vocalizando tanto no chão quanto sobre a vegetação arbustiva. Esta flexibilidade permite

classificá-la como uma espécie generalista (Rossa-Feres, 1997). As demais espécies mostraram um

padrão menos variável, sendo, provavelmente, mais especialistas quanto ao uso de microambientes. A falta de estudos abordando comportamento da maioria das espécies encontradas na área de estudo, entretanto, impede a confirmação destes padrões em um nível geográfico mais amplo.

Várias das espécies encontradas na área de estudo apresentaram tamanhos menores que os registrados em outras localidades (Tab. 3). É possível que esta redução de tamanho esteja relacionada às condições ambientais severas, representadas por uma forte sazonalidade e grandes variações diárias de umidade e temperatura. Tais condições, por aumentarem o risco de mortalidade dos adultos, favoreceriam uma maior alocação de energia na reprodução em detrimento de tamanho corporal (Begon et al., 1996). Após um ano particularmente seco, na Serra do Cipó, I. Sazima (com. pess.) encontrou machos de *Proceratophrys cururu*, vocalizando, com porte bem menor que os registrados nos anos anteriores. É possível, ainda, que se tratem de espécies distintas, atualmente tratadas sob o mesmo nome (C. Haddad, com. pess.). Mais dados sobre tamanho corporal das espécies de anuros estudadas, na Serra do Cipó e em outras localidades, assim como uma revisão taxonômica das diversas populações envolvidas, são necessários para que se possam confirmar as tendências de redução do tamanho corporal observadas como um padrão adaptativo real.

#### 4.2.3. Variações ontogenéticas

Apenas para *O. americanus* e *S. duartei* foram amostrados girinos em vários estágios de desenvolvimento, embora nos estágios mais avançados houvesse poucos indivíduos, impossibilitando a realização de testes estatísticos para detecção de alterações ontogenéticas no uso de microambientes. De acordo com os indivíduos observados, entretanto, estas duas espécies parecem não sofrer alterações visíveis em suas preferências por microambientes ao longo do desenvolvimento.

Os girinos de *O. americanus* foram os únicos a ocorrerem na poça, no brejo e no riacho.

Sendo assim, foi feita uma tentativa de comparar seu desenvolvimento nestes três ambientes, como explicado na seção 3.3. Caso tenha ocorrido alguma diferença nas taxas de desenvolvimento entre os ambientes, é provável que esta tenha sido mais acelerada no riacho (Tab. 4).

Tabela 4. Números observados (obs.) e esperados (esp.) de girinos de *Odontophrynus americanus*, em diferentes estágios de desenvolvimento, nos três ambientes (poça, brejo e riacho) amostrados, nos meses de novembro e dezembro. Valores muito diferentes dos esperados estão expressos em itálico. Ver seção 3.3 para explicações adicionais.

Classes	Novembro							Dezembro									
	1		2		3			T	1		2		3		4		T
	obs	esp	obs	esp	obs	esp	obs		esp	obs	esp	obs	esp	obs	esp		
Riacho	<i>16</i>	<i>22,3</i>	<i>3</i>	<i>1</i>	<i>7</i>	<i>2,6</i>	<b>26</b>	<i>4</i>	<i>7,4</i>	<i>9</i>	<i>7,4</i>	<i>4</i>	<i>5,1</i>	<i>8</i>	<i>5,1</i>	<b>25</b>	
Poça	<i>47</i>	<i>40,5</i>	0	1,8	<i>0</i>	<i>4,8</i>	<b>47</b>	<i>6</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>2</i>	<i>2</i>	0	<i>2</i>	<b>10</b>	
Brejo	<i>5</i>	<i>5,2</i>	0	0,2	<i>1</i>	<i>0,6</i>	<b>6</b>	<i>3</i>	<i>2,6</i>	<i>2</i>	<i>2,6</i>	<i>3</i>	<i>1,9</i>	<i>1</i>	<i>1,9</i>	<b>9</b>	
<b>Total (T)</b>	<b>68</b>		<b>3</b>		<b>8</b>		<b>79</b>	<b>13</b>		<b>13</b>		<b>9</b>		<b>9</b>		<b>44</b>	

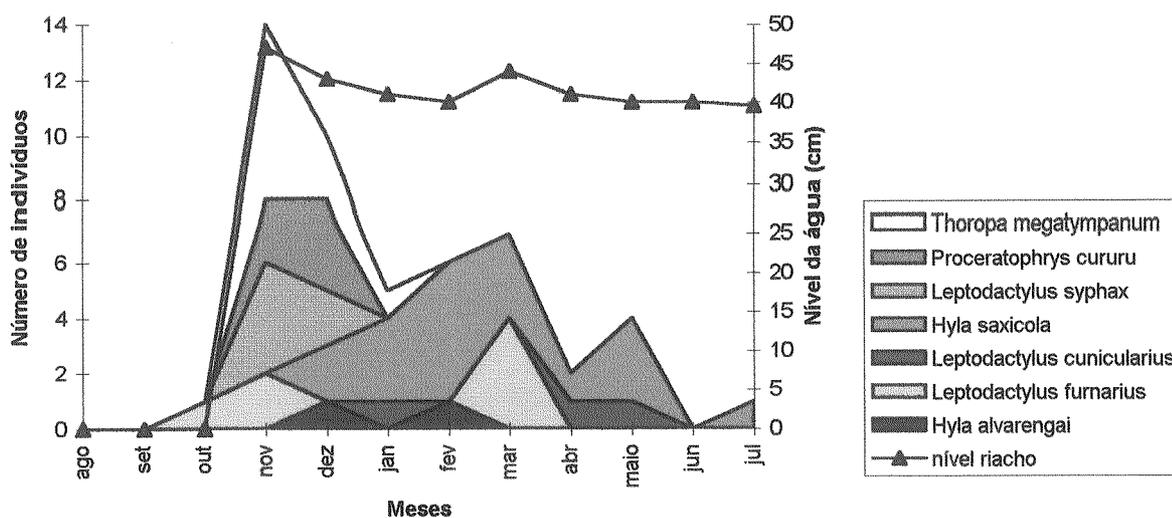
### 4.3. Distribuição temporal

#### 4.3.1. Relação com fatores climáticos

A maioria das espécies presentes na área de estudo iniciou suas atividades de vocalização em novembro, coincidindo com o início das chuvas e o enchimento dos corpos d'água temporários (*Scinax duartei*, *Leptodactylus furnarius*, *L. labyrinthicus*, *L. siphax*, *Odontophrynus americanus*, *Physalaemus cuvieri*, *Proceratophrys cururu*, *Thoropa megatympanum*) ou em dezembro (*Hyla alvarengai*, *H. saxicola*, *Phyllomedusa megacephala*, *Leptodactylus*

*cunicularius*; Figs. 12A, 13A e 14A). Os machos, em geral, estiveram ativos por um, dois ou três meses apenas, com exceção de *Hyla saxicola* e *Scinax duartei*, que vocalizaram durante seis meses seguidos (Tab. 5). As atividades destas espécies só foram encerradas entre maio e junho, quando ocorreu uma queda de temperatura na área, com a chegada do inverno (Figs. 12B, 13B e 14B).

A



B

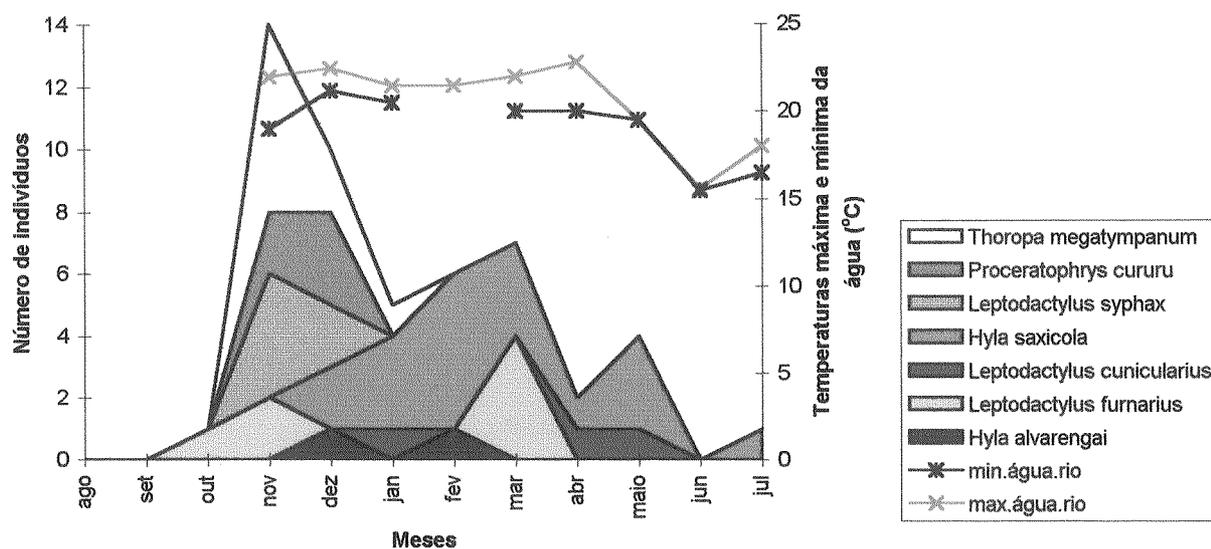
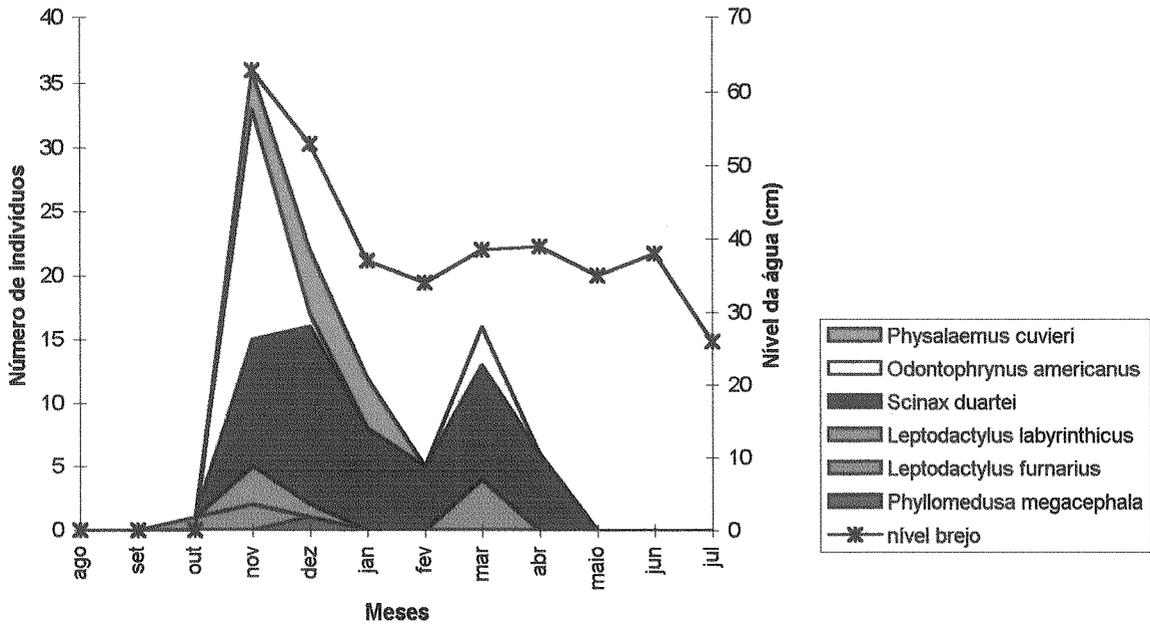


Fig. 12. Número de indivíduos adultos das diversas espécies de anuros que reproduziram no riacho durante o ano (não foram encontrados girinos de *L. furnarius* neste ambiente, mas a maioria dos indivíduos adultos encontrados estava no riacho), em relação ao nível de água (A) e à temperatura da água (B).



B

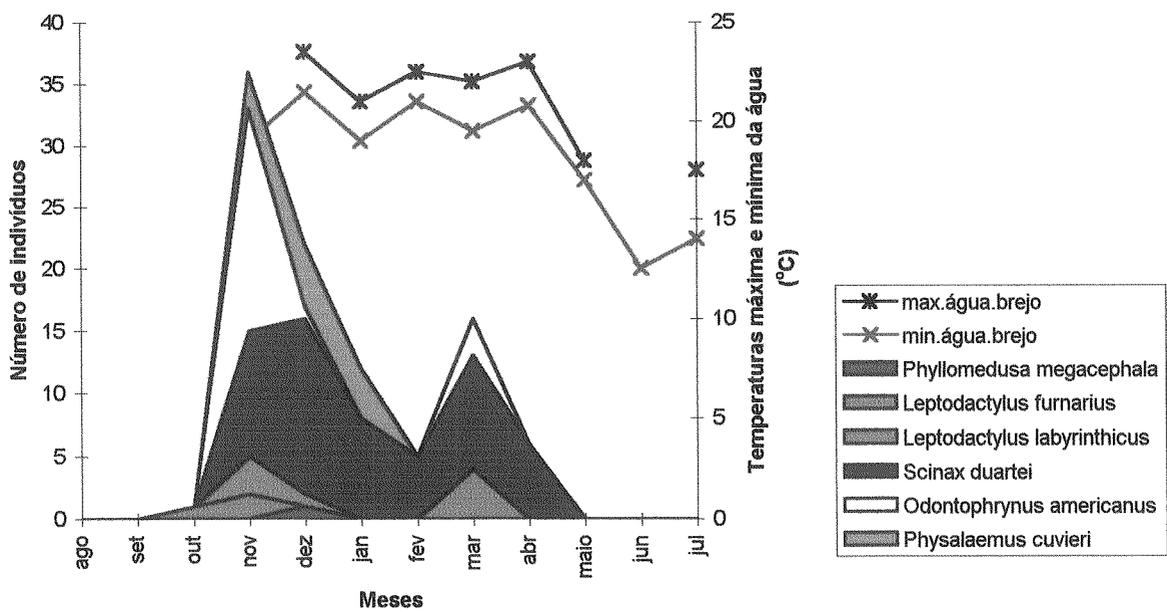


Fig. 13. Número de indivíduos adultos das diversas espécies de anuros que reproduziram no brejo durante o ano (não foram encontrados girinos de *P. megacephala* e *L. labyrinthicus* neste ambiente, mas todos os indivíduos adultos encontrados estavam no brejo), em relação ao nível de água (A) e a temperatura da água (B).

O padrão de reprodução prolongado de *H. saxicola* e *S. duartei* é confirmado pelos dados obtidos por Bokermann (1967b) e I. Sazima (dados não publicados, 1972 a 1974) na Serra do Cipó (Tab. 6). Os dados resumidos na tabela 6 foram coletados ao longo de três anos, a intervalos

A

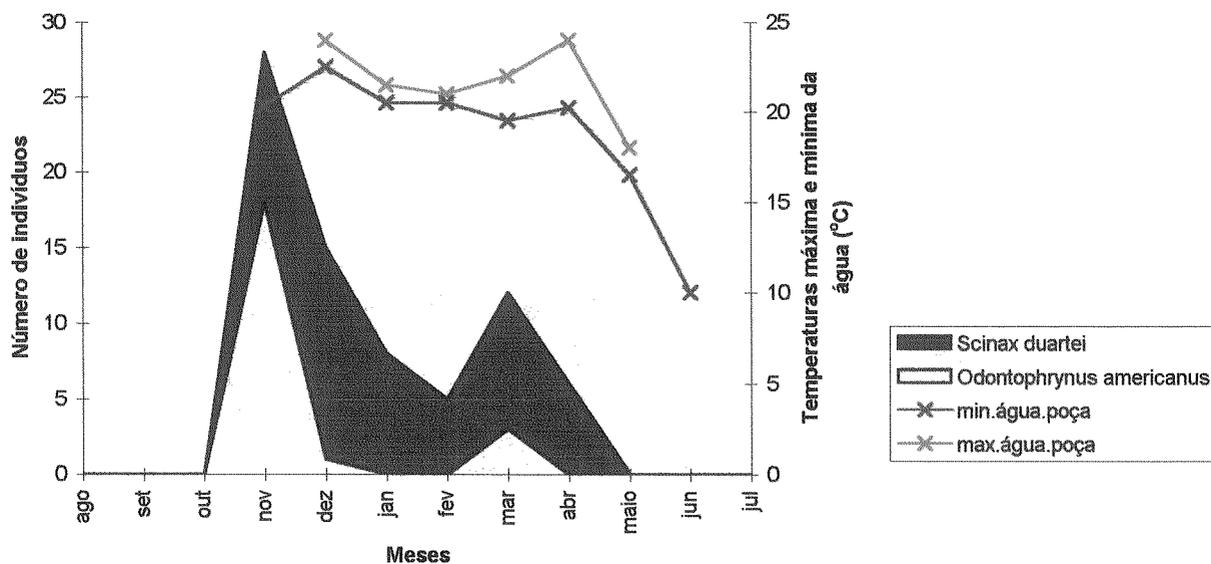
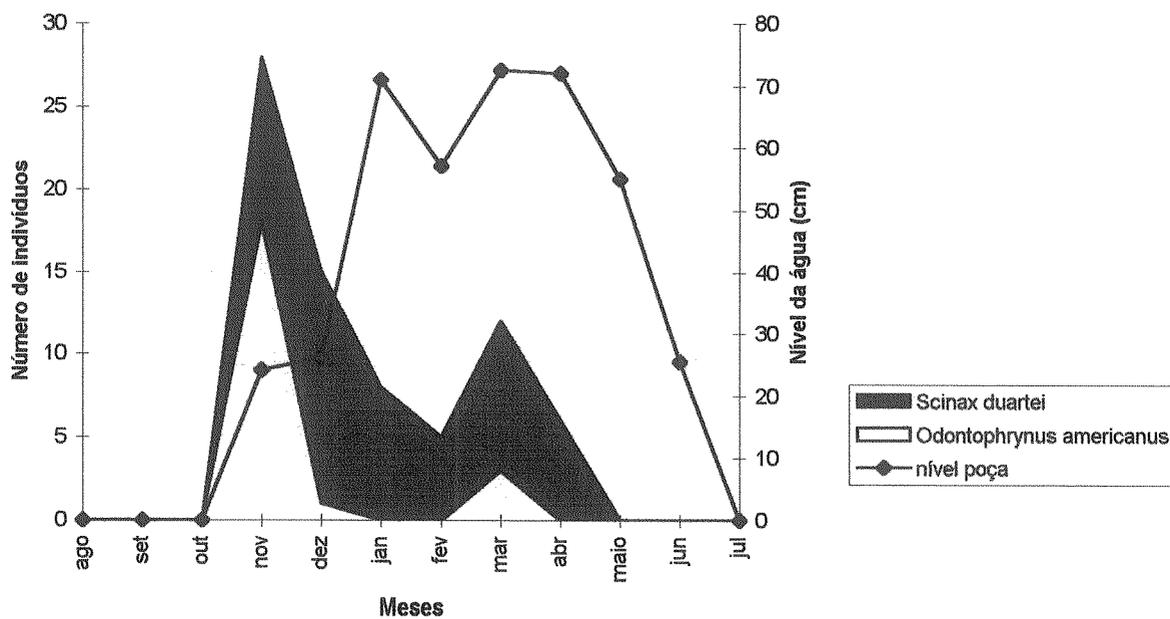


Fig. 14. Número de indivíduos adultos das duas espécies de anuros que reproduziram na poça durante o ano em relação ao nível de água (A) e temperaturas máxima e mínima da água (B).

irregulares, podendo representar períodos de duração das atividades reprodutivas e da fase larval das espécies maiores do que seriam se observados em um único ano, devido à possibilidade de não ocorrer coincidência completa dos períodos em anos consecutivos. O ritmo de chuvas, entretanto,

foi semelhante (Tab. 6), o que contribui para reduzir esta possibilidade. A tabela 6 mostra os períodos em que podem ser encontrados ovos, girinos, jovens recém-metamorfoseados e machos em atividade de vocalização das espécies estudadas e sua relação com a precipitação.

Tabela 5. Ocorrência de machos em atividade de vocalização (barras escuras), ovos (ooo), girinos (linhas) e jovens recém-metamorfoseados (~~~~) das espécies de anuros presentes na área de estudo de agosto de 1996 a julho de 1997.

	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul
<i>H. alvarengai</i>			ooo		██████████ =====		~~~~~ =====		~~~~~			
<i>H. saxicola</i>			=====		██████████ =====							
<i>P. megacephala</i>					██████████							
<i>S. duartei</i>					██████████ =====					~~~~~		
<i>L. cunicularius</i>					██████████ =====		~~~~~ =====		██████████			
<i>L. furnarius</i>					██████████ =====			██████████				
<i>L. labyrinthicus</i>					██████████ ooo							
<i>L. siphax</i>					██████████ =====							
<i>O. americanus</i>					██████████ ooo		~~~~~ =====		██████████			
<i>P. cuvieri</i>					██████████ =====							
<i>P. cururu</i>					██████████ =====							
<i>T. megatympanum</i>					██████████ =====							

Algumas espécies apresentaram padrão bimodal de atividade (Tab. 5). *Odontophrynus americanus*, aparentemente, é estimulado pelo encharcamento da área onde se encontra, sendo que os indivíduos que iniciaram as atividades em março cantavam ao redor de uma poça que se

Tabela 6. Ocorrência de machos em atividade de vocalização (barras escuras), ovos (ooo), girinos (linhas) e jovens recém-metamorfoseados (~~~~) das espécies estudadas em várias localidades da Serra do Cipó, de 1000 a 1400 m de altitude, próximas à área de estudo, nos anos de 1972, 1973 e 1974. Coletas não foram realizadas nos meses de agosto, março e junho em nenhum dos três anos. Nos meses em que foram feitas coletas em 2 ou 3 anos, a grande maioria dos resultados se repetiu, o que se explica pelo padrão de distribuição de chuvas, semelhante, entre os anos amostrados (I. Sazima, dados não publicados).

	ago	set	out	nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul
<i>H. alvarengai</i>			██████████	ooo	ooo	~~~~	~~~~		=====	~~~~		~~~~
<i>H. saxicola</i>	██████████		██████████	~~~~			ooo		=====	=====		██████████
<i>P. megacephala</i>			██████████	ooo	ooo		~~~~		=====			
<i>S. duartei</i>	██████████	██████████	██████████	██████████	██████████	~~~~			=====	~~~~	~~~~	██████████
<i>L. cunicularius</i>			██████████	ooo	ooo	ooo	~~~~	~~~~		=====	=====	██████████
<i>L. furnarius</i>					██████████	~~~~			=====			
<i>L. jolyi</i>			██████████	õõõ		~~~~	ooo		=====			
<i>L. labyrinthicus</i>	ooo		██████████	ooo	õõõ	~~~~			=====			~~~~
<i>L. syphax</i>			██████████			~~~~			=====			
<i>O. americanus</i>			██████████		~~~~	~~~~	~~~~		=====	~~~~		
<i>P. cuvieri</i>			██████████	ooo	õõõ	~~~~			=====			██████████
<i>P. cururu</i>	██████████					~~~~	~~~~		=====	=====		██████████
<i>P. mineira</i>	██████████	██████████	██████████	██████████	~~~~	~~~~			=====			~~~~
<i>T. megatympanum</i>			██████████	ooo			~~~~		=====			~~~~
<b>Chuvas (mm)</b>												
1972	18,8	20,3	158,2	332	123,8	69,3	181,2	135	81,4	13	10,3	
1973		28,2	161,9	305	272,9							
1974	13,7	1,5	244,1	84,6	301,8	158	34,5	217,5	110,5	16	6,3	0

formou neste mês, em um trecho mais elevado do terreno. Entretanto, estes indivíduos não chegaram a reproduzir, provavelmente porque a estação chuvosa já estava terminando e podia não haver mais fêmeas disponíveis.

As atividades de *Leptodactylus cunicularius* e *L. furnarius* estiveram distribuídas de modo que não houve sobreposição nos seus períodos de vocalização (Tab. 5), apesar de que os girinos coexistiram no riacho. É possível que estas duas espécies sejam adaptadas para não sobrepor seus picos reprodutivos, pois possuem tamanhos muito próximos (Tab. 3), cantos semelhantes (Sazima e Bokermann, 1978) e ambas vocalizam no chão (Tab. 1), o que poderia resultar em risco de hibridação caso os picos reprodutivos coincidisse. É interessante ressaltar que, no período de 1972 a 1974, apesar de que machos de *L. furnarius* estiveram ativos entre dezembro e fevereiro e machos de *L. cunicularius* entre outubro e fevereiro (Tab. 6), nunca foram encontrados machos das duas espécies vocalizando em um mesmo mês em um mesmo local (I. Sazima, dados não publicados).

Os períodos de ocorrência de *H. alvarengai*, *P. megacephala*, *L. labyrinthicus*, *L. syphax*, *P. cuvieri* e *T. megalotympanum* coincidem com os períodos registrados por I. Sazima, de 1972 a 1974, no mesmo trecho aqui estudado e áreas próximas, com pequenas divergências temporais não excedendo um mês. Isto pode significar que estas espécies têm um padrão de distribuição sazonal relativamente constante. Caramaschi e Sazima (1984) também registraram atividades reprodutivas de *T. megalotympanum* de outubro a janeiro.

*Proceratophrys cururu* teve seu período de atividades de vocalização mais tardio em 1996 (Tabs. 5 e 6), o que pode ter ocorrido devido à presença de apenas três machos adultos na área de estudo, levando a um atraso das atividades reprodutivas por falta de estímulo mútuo. Esta espécie costuma cantar formando coros, nos quais machos estimulam uns aos outros a vocalizarem (Eterovick e Sazima, 1998).

Desovas de *Physalaemus cuvieri* foram encontradas por Bokermann (1962), próximo a Diadema e São Bernardo do Campo (SP) desde setembro, no início das chuvas, até março,

quando houve uma queda de temperatura. Na Serra do Cipó, entretanto, apesar da estação quente e chuvosa coincidir com a destas duas localidades, a época de atividades reprodutivas de *P. cuvieri* foi bem mais curta, sendo que machos só vocalizaram de novembro a fevereiro.

O número total de girinos foi máximo no riacho nos meses de outubro e dezembro (Fig. 15). O número elevado de girinos encontrados em outubro deve-se, em grande parte, aos girinos nos primeiros estágios de desenvolvimento de *Hyla saxicola*, que ocorreram em um período incomum para a espécie, ou seja, o final da estação seca (I. Sazima, com. pess.). Portanto, pode-se considerar dezembro como o mês de pico de abundância de girinos no riacho estudado, sendo também o mês em que maior número de espécies ( $n = 5$ ) estiveram representadas neste ambiente. Sendo que o riacho, antes quase totalmente seco, encheu-se de água em novembro, a grande abundância de girinos em dezembro indica que houve um pronto aproveitamento do ambiente disponível pelos anuros.

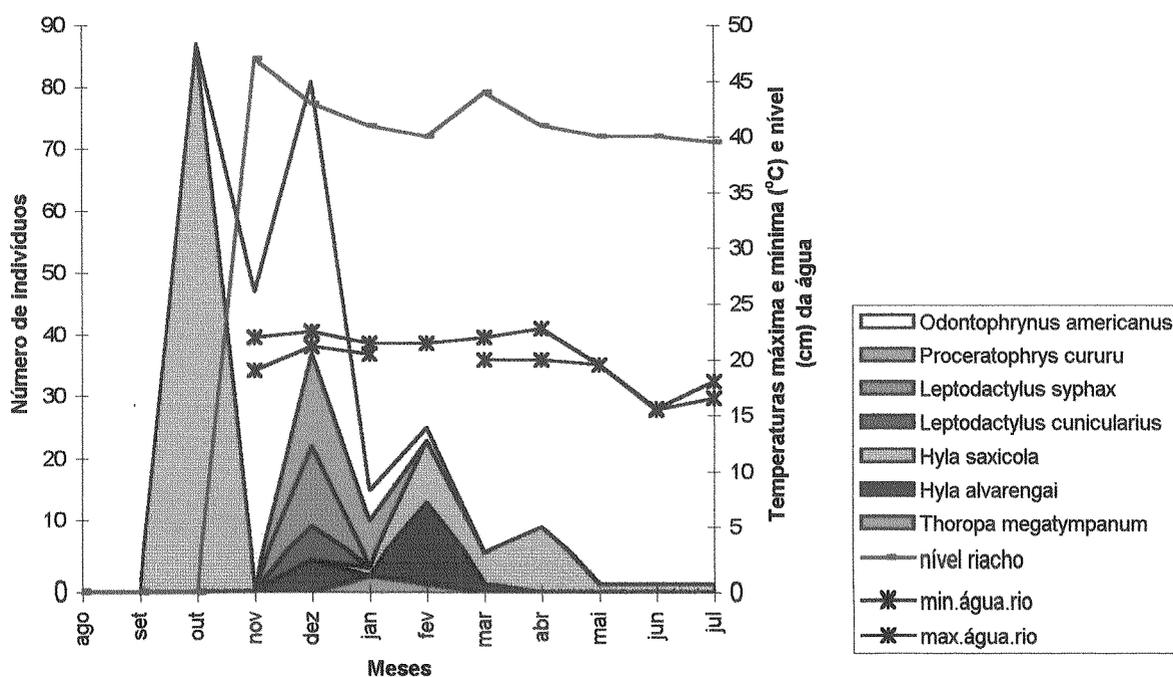


Fig. 15. Número de girinos amostrados, nível da água e temperaturas máxima e mínima do riacho durante o período de estudo.

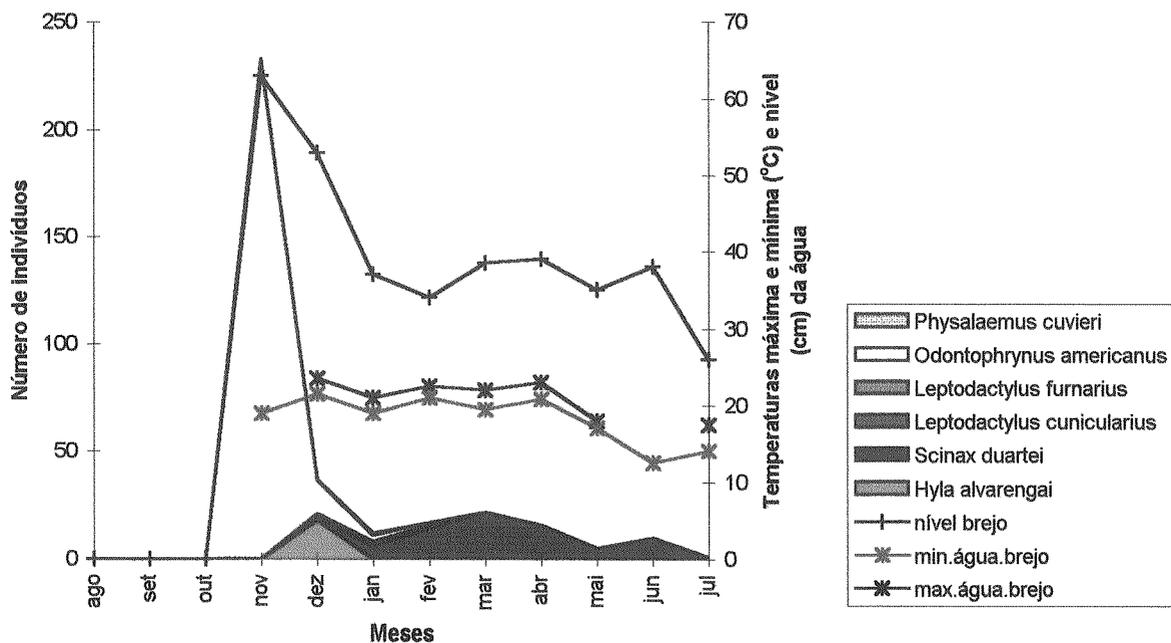


Fig. 16. Número de girinos amostrados, nível da água e temperaturas máxima e mínima do brejo durante o período de estudo.

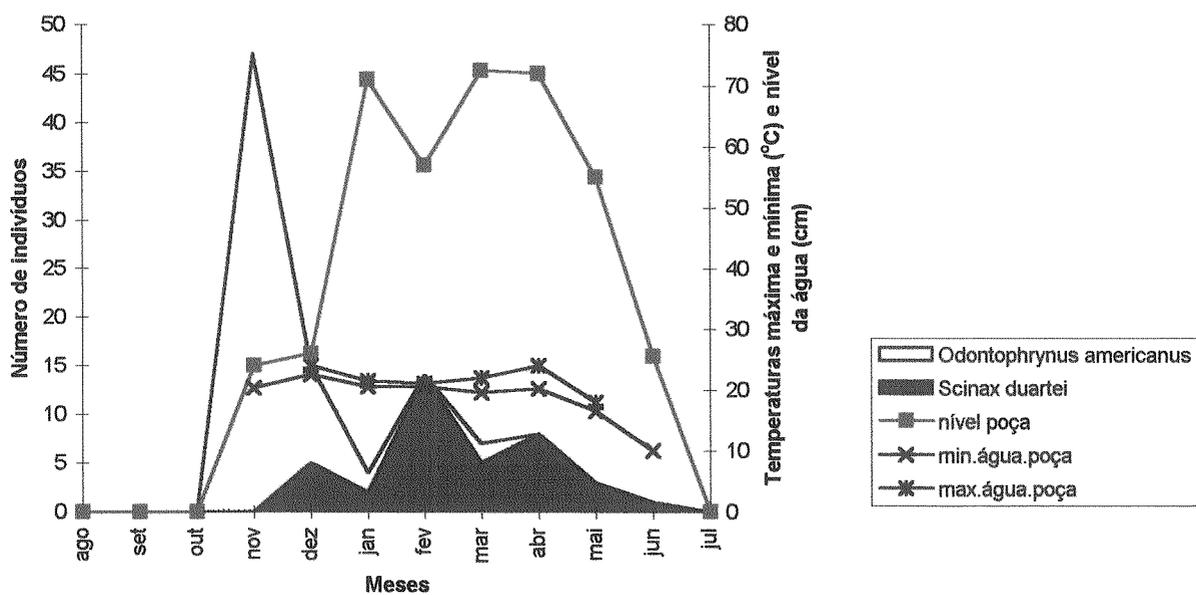


Fig. 17. Número de girinos amostrados, nível da água e temperaturas máxima e mínima da poça durante o período de estudo.

No brejo e na poça o aproveitamento foi ainda mais rápido, sendo novembro o mês de maior abundância de girinos, graças ao predomínio de *Odontophrynus americanus*, que inicia suas atividades logo após as primeiras chuvas (Figs. 16 e 17).

No mês de janeiro nota-se uma queda acentuada nos números de girinos encontrados em todos os ambientes (Figs. 15, 16 e 17). Os altos índices de precipitação registrados nos primeiros dias de janeiro de 1997, que antecederam a coleta deste mês, formaram enxurradas fortes o suficiente para carrear muitos girinos para fora da área de estudo, uma vez que deslocaram até mesmo rochas (que não poderiam ser removidas por uma pessoa) do leito do riacho.

### 4.3.2. Tempo de desenvolvimento

Para algumas espécies, foi possível estimar o tempo de desenvolvimento. Em 1996, girinos de *Scinax duartei* nos primeiros estágios de desenvolvimento apareceram pela primeira vez no início de dezembro, indicando que as primeiras desovas ocorreram na segunda metade do mês de novembro. Jovens recém-metamorfoseados foram encontrados no início de abril de 1996 e maio de 1997. É possível, assim, supor um período de desenvolvimento de cerca de 5 meses para esta espécie. A ocorrência simultânea de girinos de *S. duartei* de vários tamanhos e em vários estágios (*sensu* Gosner, 1960) corrobora a hipótese de um período longo de desenvolvimento, em combinação com um padrão de reprodução prolongado (*sensu* Duellman e Trueb, 1994).

Girinos de *Thoropa megatympanum* foram encontrados em janeiro, sendo que um já estava no estágio 42 (*sensu* Gosner, 1960). Como não havia indivíduos reprodutivamente ativos antes de novembro, é possível que o seu desenvolvimento dure cerca de 2 meses, como sugerido por Caramaschi e Sazima (1984).

Apenas um girino de *Physalaemus cuvieri* foi encontrado, no estágio 41 (*sensu* Gosner, 1960), no início de janeiro. Segundo Bokermann (1962), o desenvolvimento até este estágio dura entre 35 e 50 dias, em cativeiro. Rossa-Feres (1997), entretanto, registrou uma grande

flexibilidade no tempo de desenvolvimento de *P. cuvieri*, dependendo do ambiente utilizado: 20 a 30 dias em corpos d'água efêmeros, 45 dias em temporários e 75 dias em permanentes. Sendo assim, não se pode descartar a possibilidade de outros girinos, eclodidos de desovas depositadas após a coleta de dezembro, terem completado o desenvolvimento em um período inferior a um mês. Por outro lado, as fortes enxurradas ocorridas antes da coleta de janeiro podem ter carreado girinos desta espécie com facilidade, já que ocupam microambientes de pouca profundidade que não lhes oferecem refúgios contra a correnteza.

Baseado em registros de desovas e juvenis, o período estimado de desenvolvimento de *Hyla alvarengai* durou cerca de 4 meses (de outubro a fevereiro; Fig. 18) e o de *Odontophrynus americanus* cerca de 3 meses (de novembro a fevereiro; Fig. 19). Devido à pequena sobreposição de gerações, foi possível obter uma estimativa do que seriam as curvas de sobrevivência de *H. alvarengai* e *O. americanus*, com base nos indivíduos registrados durante o ano (Figs. 18 e 19). Estas curvas mostram números influenciados pelos métodos de coleta, sendo, entretando,

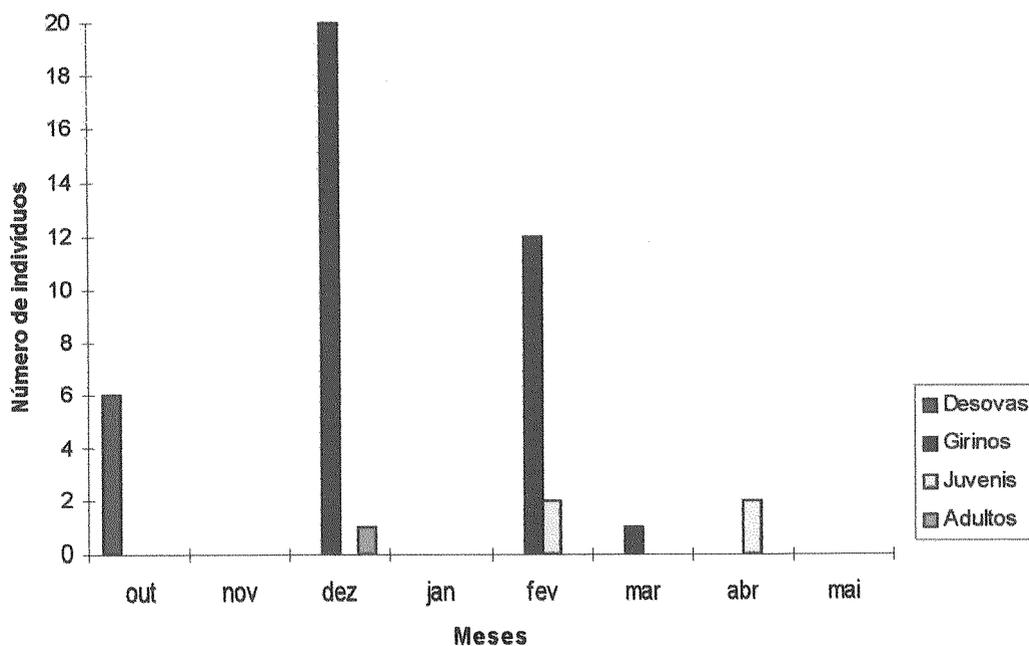


Fig. 18. Número de desovas, girinos, jovens recém-metamorfoseados e machos ativos de *Hyla alvarengai* encontrados durante o período de estudo.

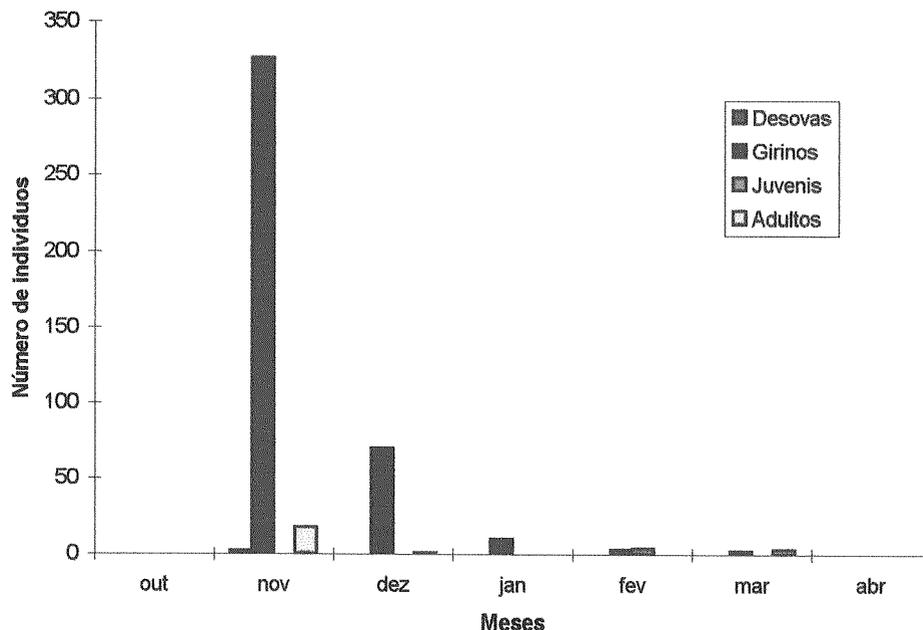


Fig. 19. Número de desovas, girinos, jovens recém-metamorfoseados e machos ativos de *Odontophrynus americanus* encontrados durante o período de estudo.

padronizados durante todo o período, o que indicaria altas taxas de mortalidade para girinos. É interessante ressaltar que, apesar de *O. americanus* apresentar um recrutamento de girinos recém-eclodidos muito maior que o de *Hyla alvarengai*, seu sucesso, em termos de recrutamento de jovens recém-metamorfoseados, foi comparável ao desta espécie, cujos ovos são maiores e depositados em menor quantidade.

#### 4.3.3. Relação com predação

Nos ambientes estudados, os principais predadores de girinos são ninfas de Anisoptera (Odonata) e hemípteros da família Belostomatidae (Sazima e Bokermann, 1977; I. Sazima, dados não publicados; observação pessoal). São predadores potenciais hemípteros das famílias Nepidae e Notonectidae, que se alimentam ocasionalmente de girinos (Seale, 1980; Borror et al., 1992). Na poça, ninfas de Plecoptera foram observadas predando ovos e girinos de *Odontophrynus*

*americanus* em novembro. As quantidades destes predadores aquáticos nos três ambientes estudados foi inversamente proporcional à abundância de girinos (Figs. 20, 21 e 22).

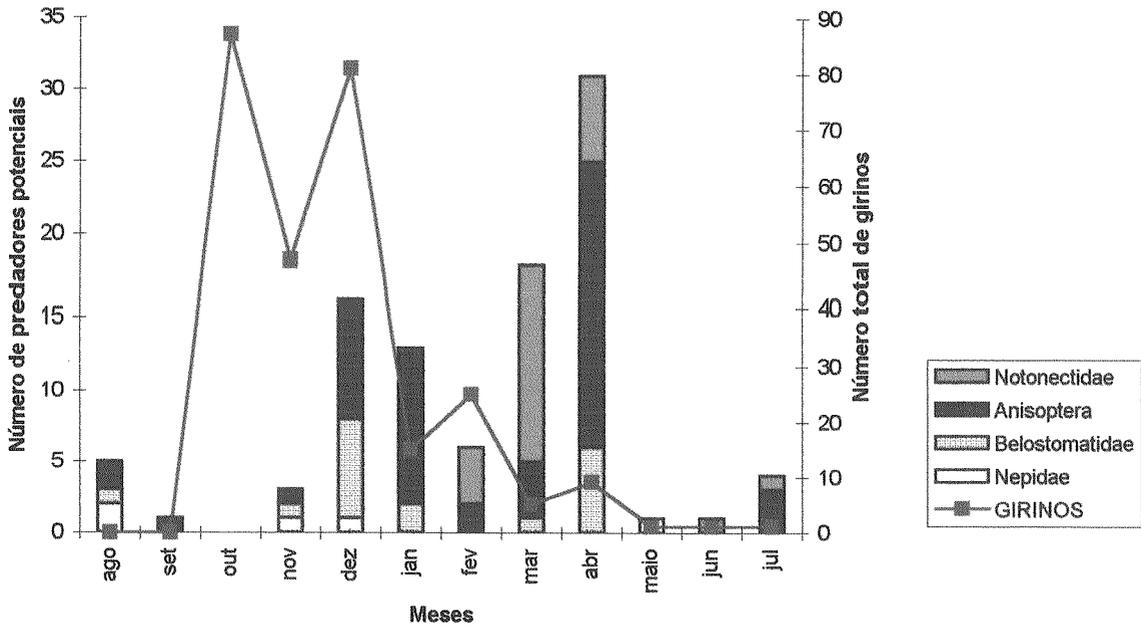


Fig. 20. Número de predadores potenciais encontrados durante as buscas de girinos e número total de girinos no riacho, durante o período de estudo.

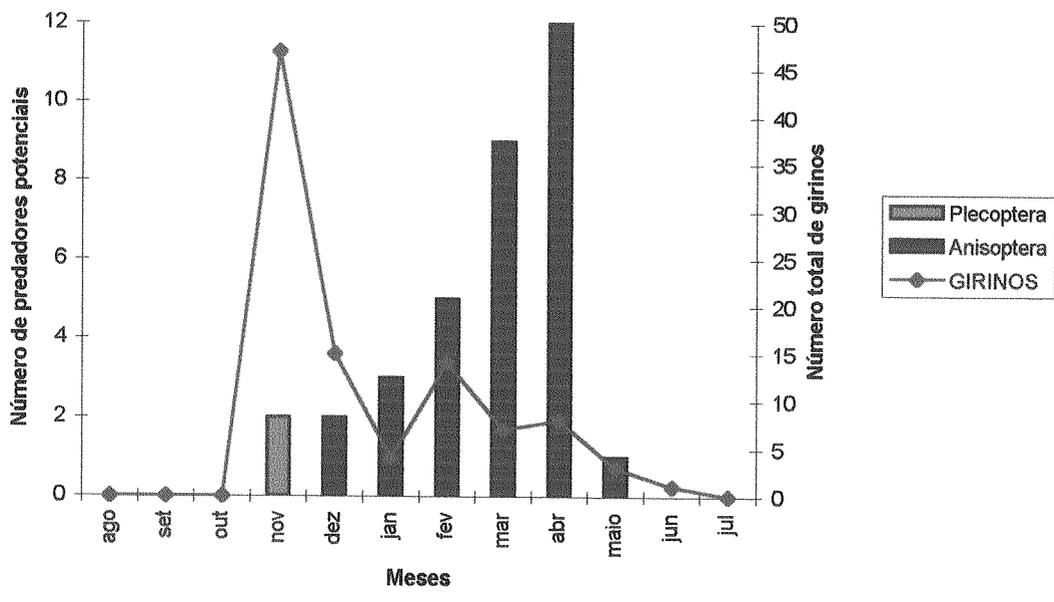


Fig. 21. Número de predadores potenciais encontrados durante as buscas de girinos e número total de girinos na poça, durante o período de estudo.

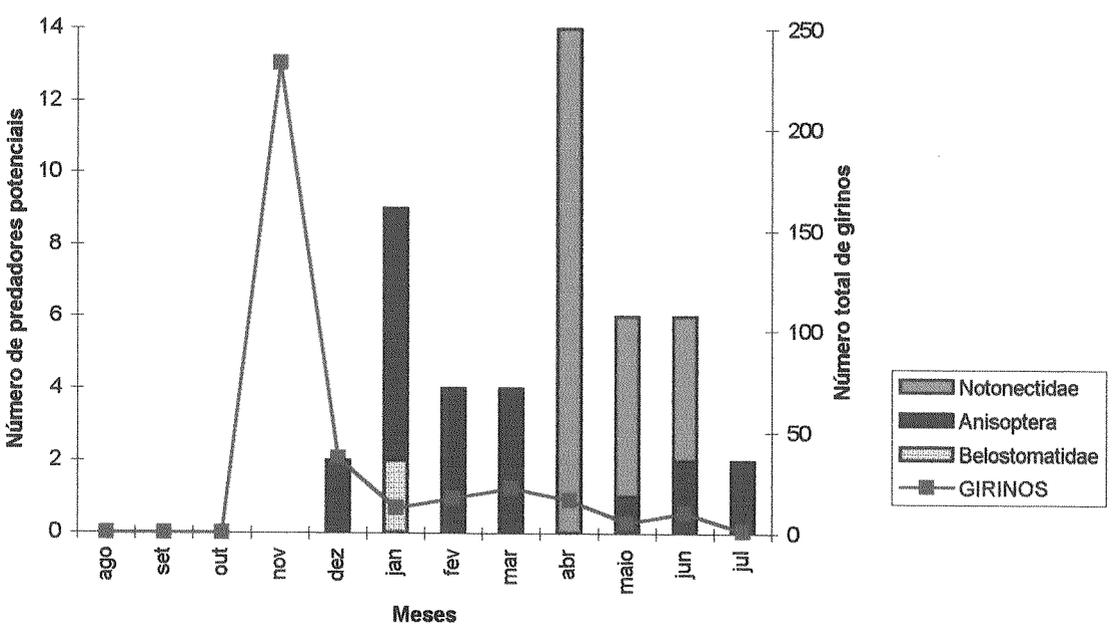


Fig. 22. Número de predadores potenciais encontrados durante as buscas de girinos e número total de girinos no brejo, durante o período de estudo.

## 5. Discussão

### 5.1. Composição de espécies

A composição de certas guildas de vertebrados pode ser determinada, primariamente, por competição interespecífica (e. g. Pianka, 1973; Dayan e Simberloff, 1994), ao passo que outras parecem ter predação como a principal causa de sua estrutura (Zaret e Paine, 1973; Morin, 1983; Azevedo-Ramos, 1995). Zimmerman e Simberloff (1996) demonstraram que a estruturação de comunidades de anuros na Amazônia Central, de acordo com o tipo de ambiente utilizado para reprodução e para desenvolvimento, é determinada pelas características filogenéticas das espécies que colonizam cada área, e não por pressões ambientais ou competitivas locais. Sendo assim, a distribuição espacial destas comunidades de anuros relaciona-se à história de colonização de cada localidade e às preferências de cada espécie (Gascon, 1991).

É possível que pressões de predação por predadores invertebrados sobre girinos, aliadas às adaptações de cada espécie para ocupação de ambientes específicos no gradiente entre ambientes efêmeros e ambientes permanentes, determinem quais das espécies que colonizam um determinado ambiente na Serra do Cipó serão capazes de persistir e manter aí uma população. Estas mesmas forças determinam a distribuição de espécies do gênero *Litoria* (Anura, Hylidae) na Austrália e, provavelmente, de muitas comunidades de girinos (Skelly, 1997), como, por exemplo, aquelas encontradas na Amazônia Central (Gascon, 1991; Azevedo-Ramos, 1995).

Eventos estocásticos, como as queimadas, podem exercer um papel secundário na determinação da composição das comunidades, pois alterações profundas causadas pelo fogo nos ambientes de reprodução dos anuros podem alterar sua distribuição espacial e prejudicar as atividades reprodutivas de várias espécies (Cardoso et al., 1989; Feio et al., no prelo).

Como mostram diferenças na composição de espécies da área estudada no período de 1972 a 1974 e no período de 1996 a 1997, ocorrem colonizações e extinções locais nas populações de

anuros da Serra do Cipó. Das espécies presentes atualmente, no trecho estudado, *Leptodactylus furnarius* não foi registrada nos anos de 1972 a 1974. Nesta época também foram encontradas, além das espécies atuais, *Epipedobates flavopictus*, *Hyla albopunctata*, *H. cipoensis*, *Leptodactylus camaquara* e *Elachistocleis ovalis*. É possível que este tipo de alteração na composição de espécies de anuros ocorra ao acaso, tendo como causas fatores como o fogo, por exemplo. No caso de *Hyla albopunctata*, o desaparecimento da área de estudo pode ser atribuído ao incêndio ocorrido em julho de 1996, já que em fevereiro deste mesmo ano havia pelo menos três machos desta espécie em atividades de vocalização no brejo. É possível que a ocorrência de apenas um macho ativo de *Phyllomedusa megacephala* no ano de 1997 tenha se devido também ao incêndio, que destruiu a maioria da vegetação de porte arbustivo e, provavelmente, muitos dos indivíduos que nela se abrigavam, além dos locais de desova (Feio et al., no prelo).

Tendo em vista a diversidade de hábitos reprodutivos, tanto temporais quanto espaciais, das espécies de anuros propensas a colonizar a área estudada (ou seja, espécies cuja distribuição geográfica inclui a Serra do Cipó), seria muita coincidência que duas espécies que chegassem a uma mesma localidade em um mesmo período de tempo sofressem sobreposição em todas as características cuja diferenciação evita competição (tipo de ambiente, microambiente, período de atividades, tamanho corporal; Simberloff e Boecklen, 1981), especialmente se forem consideradas todas as dimensões em que girinos podem partilhar recursos (tipos de ambientes, microambientes, tipo e tamanho de alimento, período anual de ocorrência e período diário de atividade; Wild, 1996). Sendo assim, é possível que as comunidades de anuros da Serra do Cipó sejam, principalmente, um resultado das histórias de colonizações e extinções de espécies sujeitas a diferentes pré-adaptações e restrições filogenéticas, assim como, supostamente, ocorre em comunidades de roedores (Stone et al., 1996) e anuros (Gascon, 1991). Dispersão pode influenciar padrões de coexistência de espécies de presas mediados por predação em coleções de ambientes discretos interconectados por migração (Caswell, 1978). Espécies de anuros de

ecossistemas não florestais costumam ser mais propensas a colonizar novas áreas e geralmente possuem ampla distribuição (Feio et al., no prelo).

A suposta influência dos processos aleatórios de colonização na estruturação das comunidades de anuros da Serra do Cipó não implica na inexistência de competição. Competição pode ter contribuído para a diversificação dos hábitos reprodutivos dos anuros, principalmente se forem somados os efeitos de ocorrências ocasionais de espécies de hábitos similares em simpatria ao longo de um longo período de tempo (Heyer et al., 1975). A importância relativa dada à competição na estruturação de comunidades tem diminuído, em favor dos processos de colonização e estabelecimento de espécies em determinadas áreas, de acordo com suas necessidades específicas (Simberloff e Boecklen, 1981; Stone et al., 1996; Zimmerman e Simberloff, 1996) e resistência a pressões de predação (Morin, 1983).

## 5.2. Distribuição espacial

### 5.2.1. Desovas

O sucesso reprodutivo de anuros depende, entre vários fatores, da escolha de um sítio apropriado para desova (Howard, 1978). Embriões são especialmente sensíveis a variações de temperatura e predação devido à sua imobilidade, o que implica na necessidade de escolha de um local onde temperaturas sejam apropriadas e probabilidades de localização e ataque por predadores sejam minimizadas durante o desenvolvimento (Howard, 1978). Os ninhos terrestres construídos por *Leptodactylus cunicularius*, *L. furnarius* e *L. jolyi* podem ser vistos como adaptações para evitar predadores e grandes variações de temperatura causadas por exposição direta ao sol, visto que são subterrâneos e de difícil localização. Ninhos de espuma, como os que envolvem as desovas de *L. labyrinthicus* e *Physalaemus cuvieri*, podem ajudar a manter uma temperatura favorável (Gorzula, 1977), assim como dificultar o acesso de pequenos predadores

aos ovos (Magnusson e Hero, 1991), evitar dessecação, prover alimento e oxigênio (C. Haddad, com. pess.). Cápsulas gelatinosas resistentes, como as encontradas nos ovos de *Hyla alvarengai* e *H. saxicola*, também dificultam sua manipulação por pequenos predadores (Howard, 1978). O hábito de desovar na vegetação pendente sobre corpos d'água, registrado em *Phyllomedusa megacephala*, pode ter evoluído em resposta à imprevisibilidade dos ambientes aquáticos (Duellman e Trueb, 1994). Tanto em desovas que não contam com adaptações tão especializadas para sua proteção, quanto em desovas altamente especializadas, até mesmo a vegetação e a estrutura do sítio em que são depositadas podem influenciar nas taxas de sobrevivência dos embriões (Howard, 1978; Townsend, 1989).

### 5.2.2. Girinos

Segundo Skelly (1997), girinos enfrentam um "trade-off" entre a manutenção de uma alimentação abundante e de boa qualidade, sob alto risco de predação, para atingir o tamanho necessário para a metamorfose o mais cedo possível, e um nível mais baixo de atividade, reduzindo os riscos de predação sob o custo de um crescimento mais lento. Em um extremo, estão girinos de ambientes efêmeros e sujeitos a poucos predadores, enquanto no outro estão ambientes permanentes ricos em predadores vertebrados e invertebrados (Skelly, 1997).

Quando as presas estão se movendo em busca de alimento estão mais expostas aos predadores, especialmente no caso de girinos, visto que a maioria de seus predadores aquáticos são de espreita ("sit-and-wait") e localizam suas presas auxiliados por seus movimentos (Skelly, 1997). Ninfas de Odonata, por exemplo, localizam suas presas através de cerdas mecanorreceptoras (Skelly, 1997). Girinos têm a capacidade de reduzir suas atividades alimentares na presença de predadores (Petranka, 1989; Skelly, 1997), sendo que alimentação deficiente resulta em um tempo mais longo para atingir a metamorfose, um tamanho menor no momento da metamorfose ou uma combinação de ambos (Wilbur, 1977; Newman, 1989; Murray, 1990; Skelly

e Werner, 1990). Jovens recém-metamorfoseados menores ou mais tardios, por sua vez, podem não ter tempo de atingir o tamanho necessário para enfrentar as adversidades da estação seca em climas sazonais (Heyer, 1973a). Sendo assim, a plasticidade comportamental dos girinos, apesar de existir (Alford, 1986; Newman, 1989; Skelly, 1997), é limitada por suas restrições específicas e pelas características do ambiente em que vivem (Skelly, 1997).

Ambientes mais efêmeros, por apresentarem menos riscos de predação para girinos em relação a ambientes permanentes (Heyer et al., 1975; Smith, 1983; Skelly, 1997), tornam a ocorrência de competição mais provável (Skelly, 1997) quando os níveis de predação são muito baixos e permitem a ocorrência de altas densidades de girinos (Smith, 1983), que podem competir por interferência ou por exploração (Alford, 1986). Entretanto, predadores invertebrados, abundantes em muitos corpos d'água temporários, alimentam-se de girinos de várias espécies de anuros indiscriminadamente e podem manter suas populações em níveis baixos o suficiente para evitar competição (Morin, 1983).

Seria esperado que o sítio de oviposição fosse determinante do ambiente a ser utilizado pelos girinos (Blair, 1961; Heyer et al., 1975; Inger et al., 1986), o que, entretanto, nem sempre acontece. Na área de estudo, apesar dos machos de *Odontophrynus americanus* vocalizarem apenas na poça e no brejo, onde desovas foram encontradas, seus girinos ocorreram ao longo de todo o riacho, o que significa que podem ter sido carreados do brejo para este ambiente pelas enxurradas decorrentes de chuvas fortes. De fato, apenas brejos e lagoas temporários estão registrados como sítios de reprodução para esta espécie na Serra do Cipó (Feio et al., no prelo). Assim mesmo, os girinos encontrados no riacho cresceram e se desenvolveram normalmente, sendo seus tamanhos e estágios de desenvolvimento maiores que os dos girinos encontrados nos outros ambientes (Tab. 4). Isto indica que, apesar de haver uma maior concentração de plâncton no brejo e na poça (P. C. Eterovick, dados não publicados), a quantidade de alimento não foi limitante para os girinos de *O. americanus* no riacho.

Altas densidades de girinos podem reduzir a disponibilidade de alimento no ambiente, o que leva à redução de suas taxas de crescimento e impede o recrutamento de jovens recém-metamorfoseados (Seale, 1980). O desenvolvimento bem sucedido de *O. americanus* pode ter sido possibilitado pelas baixas densidades de girinos no riacho. É possível que as populações de anuros da área de estudo, assim como outras (Heyer, 1976; Cecil e Just, 1979), sejam mantidas em níveis inferiores à sua capacidade de suporte (Seale, 1980) e controladas mais por predação do que por fatores físicos afetando disponibilidade de alimento. Heyer (1973a; 1974) verificou que partição de recursos alimentares não ocorreu em uma comunidade de anuros na Tailândia, não tendo influência visível na estruturação da mesma, e sugeriu a ocorrência de controle das populações de girinos por predadores.

Na poça estudada, a densidade de predadores foi comparável à do brejo, que, no entanto, teve uma densidade muito maior de girinos (Figs. 21 e 22). Isto significa que competição entre girinos, caso ocorra, seria mais provável no brejo que, além de menos predadores por girino, tem menor concentração de plâncton (P. C. Eterovick, dados não publicados). Entretanto, a utilização de microambientes distintos, observada na comunidade de girinos, pode refletir adaptações para a exploração diferencial dos recursos alimentares (Inger et al., 1986; Altig e Johnston, 1989).

Ocorreram juntos, nos mesmos trechos, apenas os girinos de *Scinax duartei* e *Odontophrynus americanus*. A primeira espécie parece alimentar-se do perifiton nas folhas das macrófitas aquáticas entre as quais se abrigam e *O. americanus* tem girinos típicos de fundo, que buscam seu alimento no sedimento. A utilização diferencial de microambientes por girinos foi demonstrada em várias comunidades de anuros (Heyer, 1976; Alford, 1986; Inger et al., 1986; Diaz-Paniagua, 1987; Barreto e Moreira, 1996; Wild, 1996), sendo geralmente interpretada como um dos mecanismos que evita sobreposição de nichos entre espécies coexistentes ou, ainda, como resultado de pressões de predação ou preferências alimentares específicas (Inger et al., 1986; Diaz-Paniagua, 1987; Cardoso et al., 1989). A distribuição espacial dos girinos diferiu entre as espécies estudadas, porém de modo pouco rígido. Isto indica que competição interespecífica, caso

ocorra, não exerce pressão forte o suficiente para levar as espécies a evitar o uso de microambientes utilizados por outras espécies.

No riacho ocorrem, em simpatria, vários girinos típicos de fundo (*Hyla alvarengai*, *H. saxicola*, *Leptodactylus cunicularius*, *L. siphax*, *O. americanus*, *Proceratophrys cururu*). No entanto, suas distribuições temporal e espacial diferenciadas e suas abundâncias extremamente baixas tornam a existência de competição, um tipo de interação dependente da densidade, muito pouco provável (Morin, 1983).

Sabendo-se que o risco de predação de girinos por predadores invertebrados parece não ser afetado pelo tipo de microambiente utilizado (Heyer et al., 1975), pode-se inferir que a distribuição dos girinos da área de estudo, por microambientes, reflete, antes de pressões de competição ou predação, suas necessidades ecológicas determinados por morfologia, fisiologia e dieta de cada espécie (Inger et al., 1986; Altig e Johnston, 1989; Barreto e Moreira, 1996). Rossa-Feres (1997) observou constância no uso de microambientes por girinos de várias espécies de anuros em diversos corpos d'água sujeitos a climas distintos no estado de São Paulo, o que indica a existência de preferências específicas por determinadas características ambientais.

Sendo assim, predação, supostamente, influi na abundância e na distribuição de girinos por ambientes, mas não é o principal fator determinante de sua distribuição por microambientes, a qual deve depender mais das pré-adaptações de cada espécie. É importante lembrar que a maior importância dada a determinados fatores na estruturação da comunidade de girinos não exclui os outros. Os padrões de partilha de recursos em anuros resultam de uma interação de diversos fatores que podem variar em intensidade (Toft, 1985).

### 5.2.3. Adultos

É provável que a utilização de sítios diversificados para vocalização pelos anuros estudados neste trecho da Serra do Cipó seja apenas um reflexo da grande diversidade de hábitos

reprodutivos apresentada pelos anuros encontrados na região (Feio et al., no prelo) que, por sua vez, constituem uma amostra da diversificação de hábitos reprodutivos nos anuros em geral (Duellman e Trueb, 1994). Considerando-se que a escolha de microambientes para vocalização e desova influem no sucesso reprodutivo dos anuros de modo significativo, esta escolha deve resultar de fortes pressões seletivas (Townsend, 1989), sendo pouco provável a ocorrência de alterações na mesma a cada vez que uma espécie coloniza uma nova localidade onde precise integrar-se a uma comunidade diferente. Rossa-Feres (1997) verificou constância no uso de sítios de vocalização por anuros de várias espécies em diversas localidades do estado de São Paulo. Há casos, entretanto, em que a plasticidade comportamental ocorre (como em *Hyla faber*, *H. prasina*, *Physalaemus* gr. *signifer*; C. Haddad, com. pess.), provavelmente devido a pressões seletivas distintas atuando em populações isoladas.

A fidelidade aos sítios de vocalização, reconhecidos com base em sua estrutura física e altura de substratos (Townsend, 1989), foi evidenciada pela baixa mobilidade dos adultos recapturados em dias ou meses consecutivos durante o período de estudo e reflete a associação das espécies com determinados ambientes para reprodução. Esta associação já foi verificada também em várias outras espécies de anuros (Inger et al., 1986; Etges, 1987). Os ambientes utilizados e a época de atividades foram os principais fatores diferenciando as espécies de anuros. A pequena influência de altura dos sítios e distância do corpo d'água mais próximo na diferenciação das espécies pode ser devida a variações na estrutura da vegetação e localização dos sítios de oviposição, que causam uma certa plasticidade na escolha de sítios de vocalização no que se refere a estas variáveis (Etges, 1987).

Todas as espécies encontradas na área de estudo apresentaram uma certa constância na escolha de sítios de vocalização, com exceção de *Scinax duartei*, que vocalizou no chão junto à poça e, preferencialmente, sobre arbustos no brejo. Uma possível explicação para este comportamento seria a ausência de arbustos ou substratos elevados em torno da poça. Dos indivíduos encontrados no brejo, aqueles posicionados no chão eram poucos e vocalizavam apenas

esporadicamente. É possível que estes indivíduos não tenham conseguido ocupar sítios mais elevados, que podem oferecer a várias espécies de anuros melhor propagação de seus cantos de anúncio sendo, portanto, preferidos (Townsend, 1989). *Scinax duartei* apresenta um comportamento generalista também quanto à escolha de sítios para reprodução, sendo que alguns girinos desta espécie foram encontrados até mesmo em um remanso do riacho coberto por vegetação aquática submersa, em uma coleta preliminar realizada em maio de 1996, ocasião em que a poça já se encontrava seca e o brejo apresentava volume de água reduzido.

A utilização de sítios de vocalização no chão pela maioria das espécies estudadas (Tab. 1) pode ser explicada pelo predomínio de espécies de anuros de hábitos terrícolas na região da Serra do Cipó (Feio et al., no prelo). O fato de que as espécies estudadas foram encontradas utilizando sítios similares em outras áreas, em comunidades de composição distinta (Tab. 2), também indica a ausência de processos ativos de competição interespecífica moldando a distribuição espacial das comunidades atuais. A utilização de sítios de vocalização situados na água, por indivíduos de *Odontophrynus americanus*, em Monte Verde (Papp, 1997), ao contrário de sítios situados no chão, na Serra do Cipó, pode ser explicada com base em observações de que espécies de ampla distribuição geográfica, como *O. americanus*, costumam ser menos especializadas quanto ao uso de microambientes (Rossa-Feres e Jim, 1996; Rossa-Feres, 1997).

### **5.3. Distribuição temporal**

#### **5.3.1. Relação com fatores climáticos**

De um modo geral, precipitação parece ser o principal fator determinante dos padrões reprodutivos em anuros (Rabb, 1973), influenciando até mesmo em seus ciclos gametogênicos (Duellman e Trueb, 1994). A influência das chuvas torna-se ainda mais marcante em climas sazonais, podendo ser o principal fator a influenciar a distribuição temporal das atividades

reprodutivas dos anuros (Heyer, 1973a). Período de ocorrência foi importante na diferenciação das espécies tanto na fase larval quanto na adulta, o que confirma a previsão de Toft (1985) para ambientes de pequeno volume de água em localidades marcadamente sazonais.

Na área de estudo, a atividade reprodutiva da maioria das espécies só teve início após as primeiras chuvas, essenciais para a formação dos ambientes onde os girinos se desenvolvem. Heyer (1973a) registrou o mesmo padrão em ambientes temporários na Tailândia, onde a maior concentração de girinos ocorreu após as primeiras chuvas.

A sazonalidade marcante da Serra do Cipó, provavelmente, só permite a atividade dos anuros, em ambientes como poças e brejos, durante a época chuvosa. Apesar de algumas das espécies encontradas na área de estudo vocalizarem no período seco em certos anos ou em certas localidades, quando as condições seriam menos severas (I. Sazima, dados não publicados; Tab. 6), em nenhuma ocasião foram encontradas desovas nos meses de seca (Tabs. 5 e 6).

Variações anuais de temperatura têm um papel secundário em comunidades de anuros de regiões tropicais, ao contrário de regiões temperadas, onde exercem um efeito equivalente ao da pluviosidade (Heyer, 1973a). A queda de temperatura observada em junho, quando houve uma redução marcante das atividades destes animais, pode ter sido para eles um sinal do fim das chuvas e início da época fria e seca na Serra do Cipó. Variações diárias de temperatura e umidade, entretanto, podem influenciar os padrões de atividades de certas espécies. *Physalaemus cuvieri* tem hábitos noturnos, mas, em certas localidades, os machos podem ser ouvidos durante o dia, no pico do período reprodutivo, cantando em locais mais abrigados (Bokermann, 1962). Na área de estudo, entretanto, os indivíduos só estiveram ativos à noite, mesmo quando as atividades eram mais intensas. A inibição das atividades de vocalização pode ser devida às altas temperaturas que ocorriam durante o dia ou a um maior risco de localização por predadores.

As espécies encontradas na área de estudo são típicas de regiões de clima sazonal e reproduzem-se durante a estação chuvosa também em outras localidades do sudeste do Brasil (Bokermann, 1962; Cardoso e Haddad, 1992; Rossa-Feres e Jim, 1994; Papp, 1997), com exceção

de *Odontophrynus americanus* que foi encontrado reproduzindo-se em Botucatu (SP) no período frio e seco (Rossa-Feres e Jim, 1994). Este comportamento não seria possível na área estudada na Serra do Cipó, já que os ambientes utilizados por *O. americanus* chegam a secar completamente neste período. Em Monte Verde, MG (Papp, 1997), Morro do Ferro, MG (Cardoso e Haddad, 1992) e Intervalos, SP (Bertoluci, 1991), entretanto, *O. americanus* reproduziu-se de modo oportunista associado às chuvas, como na Serra do Cipó.

*Leptodactylus labyrinthicus*, *Odontophrynus americanus* e *Physalaemus cuvieri*

apresentaram períodos reprodutivos mais curtos na Serra do Cipó que em outras localidades (Bokermann, 1962; Cardoso e Haddad, 1992; Rossa-Feres e Jim, 1994; Papp, 1997). É possível que isto seja devido às baixas densidades populacionais encontradas na área de estudo (Heyer, 1979), visto que em certas espécies de anuros a duração total do período reprodutivo é dada pela soma de períodos de atividade não totalmente sobrepostos de diferentes grupos de indivíduos (Turner, 1962). Outra explicação plausível seria a sincronização das atividades reprodutivas, que poderia ser favorecida pela necessidade de completar o desenvolvimento no espaço de tempo em que os ambientes utilizados estão disponíveis (Heyer, 1973a; Heyer et al., 1975) ou pela redução dos riscos individuais de predação (Begon et al., 1996).

### 5.3.1. Relação com predação

A ocorrência de picos de abundância disjuntos para girinos e seus predadores pode ser decorrente da maior capacidade dos anuros em colonizar rapidamente os ambientes aquáticos assim que se tornam disponíveis. É vantajoso para espécies de anuros ocupar ambientes temporários antes de seus predadores invertebrados, pois assim podem atingir um tamanho em que o risco de predação seja menor (Heyer, 1973a; Heyer et al., 1975). Anuros com hábitos reprodutivos oportunistas são, portanto, bem adaptados à utilização de ambientes marcadamente sazonais (Heyer et al., 1975).

É possível que, analisando-se estes parâmetros em vários anos consecutivos, obtenha-se um padrão de ciclos populacionais semelhante aos propostos no modelo de Lotka-Volterra para dinâmica de populações de predadores e presas (Begon et al., 1996). As populações de predadores cresceriam favorecidas pela grande disponibilidade de girinos. À medida que os anuros vão deixando a água ou sendo predados, sua abundância diminui; neste período os predadores devem deixar a água (no caso de ninfas que originam adultos terrestres) ou suas populações entrarão em colapso devido à falta de alimento (Begon et al., 1996). Girinos parecem ser as principais presas destes insetos, pois não há peixes nos ambientes estudados e invertebrados aquáticos são muito raros, com exceção dos próprios predadores e alguns besouros. Tais besouros, provavelmente, não constituem boas presas para estes predadores aquáticos, uma vez que belostomatídeos, nepídeos e notonectídeos precisariam perfurar suas carapaças, muito resistentes, para sugar os fluidos corporais, ao passo que ninfas de Odonata e Plecoptera precisariam rompê-las com as mandíbulas (Borror et al., 1992) como fazem com os girinos (Heyer et al., 1975).

O desaparecimento da poça e do brejo e a redução marcante do volume de água do riacho, obviamente, contribuem para a ocorrência de uma baixa densidade de predadores aquáticos no início da estação chuvosa, quando os anuros iniciam suas atividades.

#### **5.4. Adaptações ao ambiente de campos rupestres**

##### **5.4.1. Modos reprodutivos**

De um modo geral, os anuros passaram por diversos graus de especialização que podem ser associados à radiação adaptativa para vários ambientes, como corpos d'água efêmeros, ambientes lóticos e o meio terrestre (Duellman e Trueb, 1994). Com exceção de *Scinax duartei* e *Odontophrynus americanus*, que apresentam o modo reprodutivo considerado mais plesiomórfico (ovos e girinos em corpos d'água lênticos; Jorgensen, 1992), todas as espécies registradas na área

de estudo possuem características reprodutivas que podem ser associadas a esta radiação adaptativa dos anuros.

Tendências à vida terrestre, como construção de ninhos de espuma ou ninhos terrestres em leptodactídeos (Duellman e Trueb, 1994), ocorrem em *Leptodactylus cunicularius*, *L. furnarius*, *L. jolyi*, *L. labyrinthicus* e *Physalaemus cuvieri*. A construção de ninhos terrestres por *L. cunicularius*, *L. furnarius* e *L. jolyi* pode ajudar a garantir o sucesso em corpos d'água efêmeros, pois reduz o tempo que a prole precisa passar no ambiente aquático (Duellman e Trueb, 1994). Estas estratégias podem ter evoluído como adaptações a ambientes xéricos previsíveis (Heyer, 1973b) e podem também dificultar a predação por insetos aquáticos, assim como os ninhos de espuma flutuantes construídos por *L. labyrinthicus* e *Physalaemus cuvieri* (Magnusson e Hero, 1991).

O hábito de desovar na vegetação pendente sobre corpos d'água, que ocorre em *Phyllomedusa megacephala*, também constitui uma tendência à terrestrialidade (Duellman e Trueb, 1994).

Girinos de *Hyla alvarengai*, *H. saxicola*, *Leptodactylus cunicularius*, *L. siphax*, *Odontophrynus americanus*, *Proceratophrys cururu* e *Thoropa megatympanum* foram encontrados no riacho, demonstrando adaptação a ambientes lóticos. Ovos depositados em riachos costumam ser maiores que os de ambientes lênticos, resultando em girinos maiores e mais aptos a resistir à correnteza (Salthe e Duellman, 1973), como ocorre em *Hyla alvarengai*, *H. saxicola* e *Thoropa megatympanum*. Ovos com mais vitelo originam recém-eclodidos maiores e com maior probabilidade de sobrevivência (Duellman e Trueb, 1994) o que explicaria a taxa de mortalidade mais baixa de *H. alvarengai*, comparada à de *O. americanus*.

#### 5.4.2. Tempo de desenvolvimento

Ambientes temporários podem ser mais vantajosos para girinos, devido à maior abundância de matéria orgânica e ausência de grandes predadores (Heyer et al., 1975). Predadores invertebrados, no entanto, podem ser muito abundantes, fazendo desta suposta redução de pressões de predação em ambientes temporários um caráter relativo (Morin, 1983; Azevedo-Ramos, 1995). Espécies de anuros que se desenvolvem rapidamente até a metamorfose podem ser consideradas como bem adaptadas a explorar estes tipos de ambientes, tanto por evitá-los no momento em que secam quanto por reduzir o tempo de coexistência com os predadores neles encontrados (Heyer, 1973a; Morin, 1983).

Taxas de predação sobre ovos e larvas de anuros são normalmente altas (Cecil e Just, 1979; Morin, 1983; Duellman e Trueb, 1994), especialmente nos primeiros estágios de desenvolvimento, quando os girinos são mais suscetíveis a predação por predadores invertebrados (Heyer et al., 1975). As curvas de sobrevivência obtidas para *Hyla alvarengai* e *Odontophrynus americanus* refletem o padrão esperado em um ambiente rico em predadores invertebrados, que causam maiores perdas populacionais no início do desenvolvimento dos anuros (Heyer et al., 1975).

*Hyla alvarengai*, *Thoropa megatympanum*, *Odontophrynus americanus* e *Physalaemus cuvieri* têm um período larval curto, o que facilita sua ocorrência em ambientes temporários (Heyer, 1973a), como os encontrados na Serra do Cipó. Pressões de predação também podem influir na duração do período larval de certas espécies de anuros, favorecendo redução do tempo de permanência no meio aquático (Morin, 1983). Caramaschi e Sazima (1984) interpretaram diversas características morfológicas e biológicas de *Thoropa megatympanum* como, por exemplo, a época reprodutiva mais curta (quando comparada à de *T. miliaris*), como adaptações ao ambiente de campos rupestres. O hábito dos girinos de saírem da água, escalando pedras molhadas quando perturbados, pode constituir um meio eficiente de escape de predadores aquáticos.

A resistência a altas temperaturas, registrada em girinos de *L. cunicularius*, *L. furnarius* e *P. cuvieri* são importantes para o sucesso reprodutivo em corpos d'água efêmeros e instáveis (Abe e Ragusa-Neto, 1991). *Leptodactylus cunicularius* e *P. cuvieri* mostraram capacidade de atingir a metamorfose em ambientes extremamente efêmeros, representados pelos alagadiços formados em torno do brejo durante o pico das chuvas (Fig. 2). É possível também que a escolha de ambientes sujeitos a temperaturas mais elevadas relacione-se à possibilidade de atingir taxas mais rápidas de desenvolvimento em certas espécies de anuros (Barreto e Moreira, 1996).

É esperado que espécies com modo reprodutivo plesiomórfico, cujos ovos sejam muito pequenos, tenham um tempo de desenvolvimento longo (Duellman e Trueb, 1994).

*Odontophrynus americanus*, apesar de possuir ovos pequenos, apresenta um desenvolvimento rápido. Isto pode constituir uma pré-adaptação à utilização de corpos d'água temporários e sujeitos a altas taxas de predação (Heyer, 1973a).

Das espécies cujo tempo de desenvolvimento foi estimado, apenas *Scinax duartei* precisa de um período longo para chegar à metamorfose. Esta espécie, aparentemente, adaptou-se ao uso de ambientes aquáticos de maior duração (e. g. Papp, 1997), sendo que a secagem da poça e do brejo acarretaram, tanto em 1996 quanto em 1997, a morte de muitos girinos que ainda estavam em estágios iniciais de desenvolvimento no último mês em que estes ambientes persistiram. Ainda assim, a espécie ocorre na área desde 1972 (I. Sazima, dados não publicados), onde pode ter se mantido graças a indivíduos que conseguem sobreviver e metamorfosear em tempo favorável. Os riscos de predação durante sua longa permanência na água podem ser reduzidos pelo hábito dos girinos de ficarem sempre no meio da coluna d'água, abrigados entre as folhas de macrófitas submersas (Fig. 9) e movimentarem-se pouco, como Azevedo-Ramos (1995) observou para girinos de *Scinax rubra*, cujo comportamento, muito semelhante ao de *S. duartei*, contribui para reduzir taxas de predação por ninfas de Odonata.

*Hyla saxicola* também parece ter um período de desenvolvimento longo, visto que após seis meses de desenvolvimento (Fig. 15) seus girinos ainda não haviam ultrapassado o estágio 32

(Gosner, 1960). O grande tamanho atingido pelos girinos desta espécie ( $73,14 \pm 5,37$  mm; Eterovick e Brandão, em prep.) pode constituir um mecanismo de escape de predadores como baratas-d'água e ninfas de Odonata, visto que estes predadores invertebrados têm maior sucesso no ataque de girinos menores (Cecil e Just, 1979).

### 5.4.3. Tamanho corporal

Machos adultos de *Scinax duartei* possuem tamanho menor na Serra do Cipó do que em outras localidades de Minas Gerais e São Paulo, onde esta espécie ocorre (Tab. 3). A diferença de tamanho entre os indivíduos da população estudada e os indivíduos medidos por Bokermann (1967b) e Papp (1997) poderia ser explicada pela tendência de aumento do tamanho corporal de machos de uma determinada espécie com o aumento da altitude (Papp, 1997), já que todas as áreas onde machos de *S. duartei* foram medidos por Bokermann (1967b) e Papp (1997) situam-se acima de 1500 m. Bokermann (1967b), entretanto, também mediu machos de *Scinax duartei* de uma população localizada a 1500 m de altitude, na Serra do Cipó, encontrando tamanhos equivalentes aos registrados neste estudo, a 1200 m. Sendo assim, é provável que a redução do tamanho corporal de *S. duartei* na Serra do Cipó esteja relacionada com outros fatores além de altitude, ou que as populações da Serra do Cipó e aquelas encontradas nas localidades estudadas por Papp (1997) e Bokermann (1967b) representem, na verdade, espécies distintas. Talvez as pressões de predação por insetos aquáticos favoreçam um desenvolvimento mais rápido dos girinos, resultando em jovens recém-metamorfoseados menores e adultos menores. É possível ainda que, devido às imprevisibilidades ambientais a que os adultos estão sujeitos, seja mais vantajoso iniciar as atividades reprodutivas em uma idade menor, alocando energia que seria usada para crescimento em reprodução (Begon et al., 1996). Estas hipóteses poderiam ser avaliadas conhecendo-se o tamanho corporal dos indivíduos, o tempo de desenvolvimento e o tempo

necessário para atingir a maturidade sexual em várias localidades e em diferentes altitudes em que *S. duartei* ocorre.

*Odontophrynus americanus*, espécie que se desenvolve nos mesmos corpos d'água onde os girinos de *S. duartei* foram encontrados, também apresenta tamanho menor na Serra do Cipó do que em outras localidades (Tab. 3), podendo estar sujeita às mesmas pressões seletivas ou erros taxonômicos. *Physalaemus cuvieri*, por outro lado, desenvolve-se em ambientes com pouca água, menos sujeitos a predação (Cardoso, 1980), o que talvez explique a uniformidade do tamanho corporal entre populações estudadas em diversas áreas (Tab. 3).

*Hyla saxicola*, apesar de possuir ovos quase tão grandes quanto os de *H. alvarengai*, que permitiriam um período mais curto de desenvolvimento (Salthe e Duellman, 1973), talvez passe mais tempo no estágio larval em função de atingir um maior tamanho na metamorfose. Seus girinos são maiores que os de *H. pseudopseudis*, espécie próxima cujos girinos se desenvolvem em riachos perenes (Eterovick e Brandão, em prep.). *Hyla saxicola* parece estar seguindo a mesma tendência de *H. alvarengai* no sentido de adaptação aos ambientes rupestres, embora não seja encontrada com tanta frequência descansando sobre pedras, e nunca muito longe de um corpo d'água como ocorre com *H. alvarengai*. Assim mesmo, um aumento do tamanho atingido na metamorfose ajudaria a reduzir os riscos de desidratação em ambientes tão expostos como pedras.

## 6. Conclusões

- Vários fatores podem contribuir para a estruturação da comunidade de anuros estudada na Serra do Cipó. Eventos de colonização e extinção podem ser comuns na região, visto que a paisagem apresenta ambientes propícios para reprodução de anuros dispostos como ilhas. O fogo, frequente na região, pode ser responsável por diversos casos de extinções locais. Pressões de predação sobre girinos, aliadas às adaptações de cada espécie para ocupação de ambientes específicos no gradiente entre ambientes efêmeros e ambientes permanentes, possivelmente influem na capacidade das espécies de persistir no ambiente, uma vez que a colonização tenha ocorrido.

- Os girinos das diferentes espécies mostraram uma distribuição diferenciada principalmente por posição na coluna d'água, período de ocorrência e correnteza, nesta ordem, seguidas por vegetação, profundidade, substrato e, por último, ambiente. Houve, entretanto, sobreposição entre espécies em várias dimensões de seus nichos, mostrando que a partição do tempo e do espaço ocorre, mas pode não ser rigidamente controlada por processos seletivos.

- Os machos adultos das diferentes espécies usaram sítios de vocalização distintos principalmente em relação a ambiente e período de ocorrência. Ocorreram sobreposições em algumas características dos sítios de determinadas espécies, mas não entre espécies de tamanho semelhante.

- A maioria das espécies de anuros iniciou suas atividades reprodutivas logo após as primeiras chuvas, o que caracteriza uma estratégia oportunista, de importante valor adaptativo para espécies que reproduzem em ambientes temporários.

- Tendências à terrestrialidade, como ninhos de espuma encontrados na maioria dos leptodactídeos e desovas na vegetação em *Phyllomedusa megacephala*, podem ter um alto valor adaptativo na área de estudo, reduzindo o tempo que os girinos passam no meio aquático e, assim, os riscos de predação.

- O tempo de desenvolvimento foi curto para a maioria das espécies (dois meses para *Thoropa megatympanum*, três para *O. americanus*, quatro para *Hyla alvarengai*), o que pode ser considerado como uma adaptação a ambientes temporários de regiões de clima sazonal. O período mais longo registrado foi de cinco meses, para *Scinax duartei*, cujo comportamento na fase larval pode contribuir para diminuir predação durante sua permanência no meio aquático. A tolerância a altas temperaturas, registradas para *Leptodactylus cunicularius*, *L. furnarius* e *Physalaemus cuvieri*, também pode aumentar o sucesso em ambientes instáveis.

- Os predadores de girinos não colonizam os ambientes tão rapidamente quanto suas presas, sendo que seus picos de abundância ocorreram quando muitos dos anuros já haviam deixado o meio aquático. Ainda assim, as taxas de mortalidade de girinos foram elevadas, tendo predação como sua causa mais provável.

## 7. Resumo

Foi estudada uma comunidade de anuros em um trecho de campo rupestre situado na Serra do Cipó, a 1200 m de altitude, abrangendo um riacho, uma poça e um brejo, de agosto de 1996 a julho de 1997. A distribuição espacial e temporal dos anuros foi caracterizada, em busca de variáveis capazes de diferenciar as espécies presentes. Fatores que poderiam influenciar a estruturação da comunidade foram levantados e analisados com base em observações das espécies na natureza.

Foram registradas, nesta área, 14 espécies de anuros: *Hyla alvarengai*, *H. saxicola*, *Phyllomedusa megacephala*, *Scinax duartei*, *Leptodactylus cunicularius*, *L. furnarius*, *L. jolyi*, *L. labyrinthicus*, *L. siphax*, *Odontophrymus americanus*, *Physalaemus cuvieri*, *Proceratophrys cururu*, *Pseudopaludicola mineira* e *Thoropa megatympanum*. Os girinos encontrados apresentaram diferenças no uso de microambientes principalmente no que se refere a posição na coluna d'água, período anual de ocorrência e correnteza. Vegetação, profundidade, substrato e ambiente tiveram uma influência menor na diferenciação das espécies. Ainda assim, ocorreram sobreposições em algumas dimensões do nicho de várias espécies.

Sítios de vocalização utilizados pelos machos puderam ser diferenciados principalmente em relação ao ambiente, embora o período de atividades reprodutivas também tenha contribuído de modo significativo para diferenciação das espécies. Grande parte das espécies iniciou suas atividades logo após as primeiras chuvas, de modo oportunista. Este comportamento pode ser vantajoso em ambientes temporários.

Os períodos de desenvolvimento, estimados para algumas espécies, foram, na sua maioria, curtos, como esperado em ambientes temporários. Os girinos de *S. duartei* apresentaram o período mais longo (cinco meses). Seu comportamento na fase larval pode contribuir para diminuir predação durante este período, quando permanecem abrigados entre vegetação aquática e movimentam-se pouco.

Os principais predadores de girinos na área de estudo foram hemípteros da família Belostomatidae e ninfas de Odonata. Seus picos de abundância ocorreram depois dos picos dos girinos, como previsto para populações de predadores e presas com dinâmicas interconectadas. As taxas de mortalidade de girinos foram bastante altas, tendo predação como sua causa mais provável.

Interações competitivas não foram detectadas na comunidade estudada. A sobreposição parcial de nichos verificada em girinos e adultos das diferentes espécies pode ser um indicativo de que competição não exerce uma pressão seletiva forte nesta comunidade. O desenvolvimento bem sucedido de *Odontophrymus americanus* nos três ambientes também indica que provavelmente não ocorrem restrições na disponibilidade de alimento em nenhum deles.

Os anuros apresentaram diversas características morfológicas, fisiológicas e comportamentais que podem propiciar seu sucesso no ambiente de campos rupestres. Entre estas, estão os ninhos de espuma construídos pela maioria dos leptodactídeos, as desovas de *Phyllomedusa megacephala* depositadas na vegetação, a capacidade dos girinos de *Leptodactylus cunicularius*, *L. furnarius* e *Physalaemus cuvieri* de resistir a altas temperaturas, o hábito dos girinos de *Thoropa megatympanum* de permanecer em pedras molhadas fora do riacho, o hábito de *Hyla alvarengai* e *H. saxicola* descansarem durante o dia sobre pedras expostas.

É possível que as comunidades de anuros da Serra do Cipó estejam normalmente sujeitas a eventos de colonização e extinção estocásticos, dependendo tanto das condições naturais nos ambientes propícios à reprodução de anuros quanto da capacidade destes anfíbios de resistir a condições específicas de cada ambiente e pressões de predação, especialmente sobre girinos.

## 8. Abstract

An anuran community was studied from August 1996 to July 1997, in a 1200 m high rocky field site at the Serra do Cipó, including a stream, a puddle and a swamp. Spatial and temporal distributions of the species were studied, and features useful to distinguish them were looked for. Factors possibly responsible for community structure were listed and examined based on field observations.

Fourteen anuran species were registered in the study site: *Hyla alvarengai*, *H. saxicola*, *Phyllomedusa megacephala*, *Scinax duartei*, *Leptodactylus cunicularius*, *L. furnarius*, *L. jolyi*, *L. labyrinthicus*, *L. siphax*, *Odontophrynus americanus*, *Physalaemus cuvieri*, *Proceratophrys cururu*, *Pseudopaludicola mineira*, and *Thoropa megatympanum*. Tadpoles differed in microhabitat use specially concerning position in water column, occurrence period and water flow. Aquatic vegetation, depth, and habitat used were of secondary importance for species differentiation. Meanwhile, some dimensions of many species' niches showed superposition.

Males' calling sites were distinguished specially concerning habitat used, even though activity period was also important for species differentiation. Most species started reproductive activities as soon as it started raining, in an opportunistic way. This behavior can be advantageous in temporary environments.

Developmental periods were estimated for some species, and they were short in general, as expected for species from temporary environments. *Scinax duartei* tadpoles developed to froglets in 5 months, the longest period registered. Their larval behavior may help avoiding predation during this period, when they remain sheltered among aquatic vegetation and move little.

The most important tadpole predators registered in the study site were belostomatids and odonate nymphs. Their abundance peaks occurred after those of tadpoles, as predicted for predator-prey populations with interconnected cycles. Mortality rates were high for tadpoles, and predation was their most likely cause.

Competitive interactions could not be detected in the anuran community. Partial niche superposition in tadpoles and adult males' calling sites may suggest that competition is not an important force structuring this community. The successful development of *Odontophrynus americanus* in the three habitats studied is also indicative of the absence of food limitations in any of them, even though differences in plankton concentrations have been registered.

The anurans showed morphological, physiological, and behavioral features likely to improve their success in the rocky field environment. Examples of these are the foam nests of many leptodactylids, the nests built in vegetation by *Phyllomedusa megacephala*, resistance to high temperatures in *Leptodactylus cunicularius*, *L. furnarius*, and *Physalaemus cuvieri* tadpoles, ability to climb rocks in *Thoropa megatympanum* tadpoles, the resting behavior of *Hyla alvarengai* and *H. saxicola*.

Stochastic colonization and extinction events seem common in the Serra do Cipó, depending on habitats natural conditions and anurans' resistance to them and to tadpole predators.

## 9. Referências bibliográficas

- Abe, A. A., e J. Ragusa-Neto. 1991. Tolerance to high temperatures in tadpoles of *Leptodactylus fuscus* and *Hyla fuscovaria* in temporary ponds (Amphibia, Leptodactylidae, Hylidae). *Zool. Anz.* 226:280-284.
- Aichinger, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia* 71:583-592.
- Alford, R.A. 1986. Habitat use and positional behaviour of anuran larvae in a northern Florida temporary pond. *Copeia* 1986:408-423.
- Altig, R. and G. F. Johnston. 1989. Guilds of anuran larvae: relationships among developmental modes, morphologies, and habitats. *Herpetol. Monogr.* 3:81-109.
- Andrade, G.F. 1987. Reprodução e vida larvária de anuros (Amphibia) em poça de área aberta na Serra do Japi, estado de São Paulo. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Azevedo-Ramos, C. 1995. Ecologia de comunidade de girinos às margens do rio Tapajós em uma região de savana amazônica. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Barreto, L., e G. Moreira. 1996. Seasonal variation in age structure and spatial distribution of a savanna larval anuran assemblage in Central Brazil. *J. Herpetol.* 30:87-92.
- Begon, M., J.L. Harper, and C.R. Townsend. 1996. *Ecology*. Blackwell Science, Oxford. Terceira edição.
- Bertoluci, J. A. 1991. Partição de recursos associada à atividade reprodutiva em uma comunidade de anuros (Amphibia) de Mata Atlântica. Tese de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Blair, W.F. 1961. Calling and spawning seasons in a mixed population of anurans. *Ecology* 42:99-110.
- Bokermann, W.C.A. 1956. Sobre uma nova espécie de *Hyla* do estado de Minas Gerais, Brasil (Amphibia, Salientia-Hylidae). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia, Secretaria da Agricultura, São Paulo* 18:357-362.
- Bokermann, W.C.A. 1962. Observações biológicas sobre *Physalaemus cuvieri* Fitz., 1826 (Amphibia, Salientia). *Rev. Bras. Biol.* 22:391-399.
- Bokermann, W.C.A. 1964. Das novas especies de *Hyla* de Minas Gerais y notas sobre *Hyla alvarengai* Bok. (Amphibia, Salientia, Hylidae). *Neotropica* 10:67-76.
- Bokermann, W.C.A. 1967a. Três novas espécies de *Physalaemus* do sudeste brasileiro (Amphibia, Leptodactylidae). *Rev. Bras. Biol.* 27:135-143.
- Bokermann, W.C.A. 1967b. Notas sobre *Hyla duartei* B. Lutz (Anura, Hylidae). *An. Acad. Brasil. Cienc.* 39:437-440.
- Bokermann, W.C.A. 1969. Uma nova espécie de *Leptodactylus* de Mato Grosso (Anura, Leptodactylidae). *Rev. Bras. Biol.* 29:13-16.
- Bokermann, W.C.A. e I. Sazima. 1973a. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 1- Espécies novas de *Hyla* (Anura, Hylidae). *Rev. Bras. Biol.* 33:329-336.
- Bokermann, W.C.A. e I. Sazima. 1973b. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 1- Duas espécies novas de *Hyla* (Anura, Hylidae). *Rev. Bras. Biol.* 33:521-528.
- Bokermann, W.C.A. e I. Sazima. 1978. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 4: Descrição de *Phyllomedusa jandaia* sp. n. (Anura, Hylidae). *Rev. Bras. Biol.* 38:927-930.
- Borror, D. J., C. A. Triplehorn, and N. F. Johnson. 1992. An introduction to the study of insects. Sixth edition. Harcourt Brace College Publishers, Philadelphia, San Diego.
- Buck, S. 1994. História natural de uma comunidade de cascudos (Loricariidae) na Mata Atlântica: habitat, atividade e alimentação. Tese de Mestrado. Universidade de São Paulo, Campus Rio Claro, São Paulo.

- Caramaschi, U. e I. Sazima. 1984. Uma nova espécie de *Thoropa* da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia, Leptodactylidae). *Revta. Bras. Zool.* 2:139-146.
- Caramaschi, U. e I. Sazima. 1985. Uma nova espécie de *Crossodactylus* da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia, Leptodactylidae). *Revta. Bras. Zool.* 3:43-49.
- Cardoso, A.J. 1980. Biologia e sobrevivência de *Physalaemus cuvieri* Fitz., 1826 (Amphibia, Anura), na natureza. *Cienc. Cult.* 33:1224-1228.
- Cardoso, A.J. 1981. Organização espacial e temporal na reprodução e vida larvária em uma comunidade de hilídeos no sudeste do Brasil (Amphibia, Anura). Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- 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, São Paulo.
- Cardoso, A.J., G.V. Andrade, e C.F.B. Haddad. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Biol.* 49:241-249.
- Cardoso, A.J., e C. Arzabe. 1993. Corte e desenvolvimento larvário de *Pleurodema diplolistris* (Anura: Leptodactylidae). *Rev. Bras. Biol.* 53:561-570.
- Cardoso, A.J., e C.F.B. Haddad. 1992. Diversidade e turno de vocalizações de anuros em comunidade neotropical. *Acta Zool. Lilloana* 41:93-105.
- Cardoso, A.J., e W. R. Heyer. 1995. Advertisement, aggressive, and possible seismic signals of the frog *Leptodactylus siphax* (Amphibia, Leptodactylidae). *Alytes* 13:67-76.
- Cardoso, A.J., e J. Vielliard. 1990. Vocalizações de anfíbios anuros de um ambiente aberto, em Cruzeiro do Sul, Estado do Acre. *Rev. Bras. Biol.* 50:229-242.
- Caswell, H. 1978. Predator mediated coexistence: a non-equilibrium model. *Am. Nat.* 112:127-154.
- Cecil, S. G., and J.J. Just. 1979. Survival rate, population density and development of a naturally occurring anuran larvae (*Rana catesbeiana*). *Copeia* 1979:447-453.

- Cochran, D. M. 1955. Frogs of southeastern Brazil. U. S. Nat. Mus. Bull. 206:1-423.
- Dayan, T., and D. Simberloff. 1994. Morphological relationships among coexisting heteromyids: an incisive dental character. *Am. Nat.* 143:462-477.
- Diaz-Paniagua, C. 1987. Tadpole distribution in relation to vegetal heterogeneity in temporary ponds. *Herpetol. J.* 1:167-169.
- Duellman, W.E. 1967. Courtship isolating mechanisms in Costa Rican Hylid Frogs. *Herpetologica* 23:169-183.
- Duellman, W.E. and L. Trueb. 1994. *Biology of amphibians*. Johns Hopkins. Baltimore and London. Second edition.
- Eterovick, P. C., and I. Sazima. 1998. New species of *Proceratophrys* (Anura: Leptodactylidae) from southeastern Brazil. *Copeia* 1998:159-164.
- Etges, W. J. 1987. Call site choice in male anurans. *Copeia* 1987:910-923.
- Feio, R.N., W.C.A. Bokermann, e I. Sazima. Anfíbios anuros da Serra do Cipó, Minas Gerais. *In* G.W. Fernandes (Ed.). *Serra do Cipó: ecologia e evolução*. No prelo.
- Fowler, J., and L. Cohen. 1990. *Practical statistics for field biology*. Open University Press, Philadelphia.
- Gascon, C. 1991. Population and community level analysis of species occurrences of Central Amazonian Rainforest tadpoles. *Ecology* 72:1731-1746.
- Giaretta, A.A. 1994. Utilização de recursos e potencial reprodutivo dos leptodactídeos (Amphibia - Anura) de uma floresta semidecídua de altitude no sudeste do Brasil. Tese de mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Giulietti, A.M., N.L. Menezes, J.R. Pirani, M. Meguro, e M.G.L. Wanderley. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista de espécies. *Boletim Botânico, Universidade de São Paulo* 9:1-151.
- Giulietti, A.M., and J.R. Pirani. 1988. Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. *In* W.R. Heyer and P.E. Vanzolini

- (eds.), Neotropical distribution patterns: Proceedings of a 1987 workshop. Academia Brasileira de Ciências. Rio de Janeiro.
- Gorzula, S. 1977. Foam nesting in leptodactylids: a possible function. *Br. J. Herpetol.* 5:657-659.
- Gosner, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183-190.
- Haddad, C.F.B. 1989. Territorialidade em anfíbios anuros. *Anais do VII Encontro Anual de Etologia*: 123-133.
- Haddad, C.F.B. 1991. Ecologia reprodutiva de uma comunidade de anfíbios anuros na Serra do Japi, Sudeste do Brasil. Tese de doutorado. Universidade estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Haddad, C.F.B., e I. Sazima. 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japi. *In* L. P. C. Morellato (ed.), *História Natural da Serra do Japi. Ecologia e preservação de uma área florestal do sudeste do Brasil*. Editora da Unicamp/Fapesp, São Paulo, Brasil.
- Heyer, W.R. 1973a. Ecological interactions of frog larvae at a seasonal tropical location in Thailand. *J. Herpetol.* 7:337-361.
- Heyer, W. R. 1973b. Systematics of the *marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County. Contrib. Sci.* 251:1-49.
- Heyer, W. R. 1974. Niche measurements of frog larvae from a seasonal tropical location in Thailand. *Ecology* 55:651-656.
- Heyer, W. R. 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. *Smithson. Contrib. Zool.* 242:1-27.
- Heyer, W.R. 1979. Annual variation in larval amphibian populations within a temperate pond. *J. Wash. Acad. Sci.* 69:65-74.
- Heyer, W.R.; M.A. Donnelly, R.W. McDiarmid, L.A.C. Hayek, and M.S. Foster. 1994. *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution Press. Washington and London.

- Heyer, W.R., R.W. McDiarmid, and D.L. Weigmann. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica* 7:100-111.
- Heyer, W. R., A. S. Rand, C. A. G. Cruz, O. L. Peixoto, and C. E. Nelson. 1990. Frogs of Boracéia. *Arq. Zool.* 31:231-410.
- Hödl, W. 1977. Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. *Oecologia* 28:351-363.
- Howard, R. D. 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. *Ecology* 59:789-798.
- Inger, R.F., H.K. Voris, and K.J. Frogner. 1986. Organization of a community of tadpoles in rain forest streams in Borneo. *J. Trop. Ecol.* 2:193-205.
- Jorgensen, C. B. 1992. Growth and reproduction. *In* M. E. Feder, and W. W. Burggren (eds.), *Environmental Physiology of the Amphibians*, pp. 439-466. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Klecka, W. R. 1980. Discriminant analysis. Sage University Paper series on Quantitative Applications in the Social Sciences 07-019:1-71.
- Kluge, A.G. 1981. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 160:1-170.
- Lamb, T. and J. C. Avise. 1986. Directional introgression of mitochondrial DNA in a hybrid population of tree frogs: the influence of mating behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 83:2526-2530.
- Lobo, F. 1994. Descripción de una nueva especie de *Pseudopaludicola* (Anura: Leptodactylidae), redescrípción de *P. falcipes* (Hensel, 1867) y *P. saltica* (Cope, 1887) y osteología de las tres especies. *Cuad. Herp.* 8:177-199.
- Lutz, B. 1968. Geographic variation in Brazilian species of *Hyla*. *Pearce-Sellards Ser. Tex. Mem. Mus.* 12:1-13.

- Magnusson, W. E., and J. M. Hero. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behavior in Amazon rainforest frogs. *Oecologia* 86:310-318.
- Morin, P. J. 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecol. Monogr.* 53:119-138.
- Murray, D. L. 1990. The effects of food and density on growth and metamorphosis in larval wood frogs (*Rana sylvatica*) from central Labrador. *Can. J. Zool.* 68:1221-1226.
- Newman, R. A. 1989. Developmental plasticity of *Scaphiopus couchii* tadpoles in an unpredictable environment. *Ecology* 70:1775-1787.
- Papp, M. G. 1997. Reprodução de anuros (Amphibia) em duas lagoas de altitude na Serra da Mantiqueira. Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Petranka, J. W. 1989. Response of toad tadpoles to conflicting chemical stimuli: predator avoidance versus "optimal" foraging. *Herpetologica* 45:283-292.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4:53-74.
- Rabb, G. B. 1973. Evolutionary aspects of the reproductive behavior of frogs. *In* J. L. Vial (ed.), *Evolutionary biology of the anurans*, pp. 213-227. University of Missouri Press., Columbia.
- Rossa-Feres, D. C. 1997. Ecologia de uma comunidade de anfíbios anuros da região nordeste do estado de São Paulo: microhabitat, sazonalidade, dieta e nicho multidimensional. Tese de Doutorado. Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo.
- Rossa-Feres, D.C. e J. Jim. 1994. Distribuição sazonal em comunidades de anfíbios anuros na região de Botucatu, São Paulo. *Rev. Bras. Biol.* 54:323-334.
- Rossa-Feres, D.C. e J. Jim. 1996. Distribuição espacial em comunidades de girinos na região de Botucatu, São Paulo. *Rev. Bras. Biol.* 56:309-316.
- Salthe, S. N., and W. E. Duellman. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. *In* J. L. Vial (ed.), *Evolutionary Biology of the Anurans*, pp. 229-249. University of Missouri Press., Columbia.

- Sazima, I. e W.C.A. Bokermann. 1977. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 3: Observações sobre a biologia de *Hyla alvarengai* Bok. (Anura, Hylidae). Rev. Brasil. Biol. 37:413-417.
- Sazima, I. e W.C.A. Bokermann. 1978. Cinco novas espécies de *Leptodactylus* do centro e sudeste brasileiro (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). Rev. Bras. Biol. 38:899-912.
- Sazima, I. e W.C.A. Bokermann. 1982. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 5: *Hylodes otavioi* sp. n. (Anura, Leptodactylidae). Rev. Bras. Biol. 42:767-771.
- Sazima, I. e U. Caramaschi. 1986. Descrição de *Physalaemus deimaticus*, sp. n., e observações sobre comportamento deimático em *P. nattereri* (Steindn) Anura, Leptodactylidae. Rev. Biol. Lisb. 13:91-101.
- Seale, D. B. 1980. Influence of amphibian larvae on primary production, nutrient flux, and competition in a pond ecosystem. Ecology 61:1531-1550.
- Sendulsky, T., and A.G. Burmann. 1978. *Paspalum* species of the Serra do Cipó (I): a contribution to the study of the Brazilian Poaceae. Rev. Bras. Bot. 1:1-15.
- Simberloff, D., and W. Boecklen. 1981. Santa Rosalia reconsidered size ratios and competition. Evolution 35:1206-1228.
- Skelly, D. K. 1996. Pond drying, predators, and the distribution of *Pseudacris* tadpoles. Copeia 1996:599-605.
- Skelly, D. K. 1997. Tadpole communities. Am. Sci. 85:36-45.
- Skelly, D. K., and E. E. Werner. 1990. Behavioral and life-historical responses of larval american toads to an odonate predator. Ecology 71:2313-2322.
- Smith, D. C. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royale, Michigan. Ecology 64:501-510.
- Stone, L., T. Dayan, and D. Simberloff. 1996. Community-wide assembly patterns unmarked: the importance of species differing geographical ranges. Am. Nat. 148:997-1015.

- SYSTAT for Windows. 1992. Statistics, Version 5 Edition. Evanston, IL: SYSTAT, Inc.
- Toft, C. A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985:1-21.
- Townsend, D. S. 1989. The consequences of microhabitat choice for male reproductive success in a tropical frog (*Eleutherodactylus coqui*). *Herpetologica* 45:451-458.
- Turner, F. B. 1962. The demography of frogs and toads. *Q. Rev. Biol.* 37:303-314.
- Wells, K.D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25:666-693.
- Wilbur, H. M. 1977. Density-dependent aspects of growth and metamorphosis in *Bufo americanus*. *Ecology* 58:196-200.
- Wild, E.R. 1996. Natural history and resource use of four amazonian tadpole assemblages. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.* 176:1-59.
- Zaret, T. M., and R. T. Paine. 1973. Species introduction in a tropical lake. *Science* 182:449-455.
- Zimmerman, B. L., and D. Simberloff. 1996. An historical interpretation of habitat use by frogs in a Central Amazonian Forest. *J. Biogeogr.* 23:27-46.