

Estratégias e modos reprodutivos em anuros

José P. Pombal Jr.¹ & Célio F. B. Haddad²

Resumo

O padrão temporal de vocalização em anuros pode ser explosivo, quando ocorre em poucos dias, ou prolongada, quando ocorre em vários meses. Quanto as estratégias comportamentais, são conhecidas a do macho vocalizador, macho satélite, macho deslocador e procura ativa por fêmeas. Além destas, existem as estratégias consideradas poliândricas, onde mais de um macho fertiliza a desova de uma fêmea, podendo ocorrer no momento ou após a desova. Os modos reprodutivos são definidos a partir de uma combinação de caracteres que incluem sítio de oviposição, características dos ovos e da desova, duração do desenvolvimento, estágio e tamanho dos eclodidos e tipo de cuidado parental. Trinta e nove modos reprodutivos são conhecidos em anuros, a maior diversidade entre os tetrápodos. Destes, a grande maioria ocorre na região Neotropical (79,5%), muitos no Brasil (71,8%).

Palavras-chave: Anfíbios, Estratégias Reprodutivas, Modos Reprodutivos, Vocalização, Comportamento Reprodutivo, Corte.

Abstract

The temporal pattern of vocalization in anurans may be explosive, when occur within a few days, or extended, when occur within several months. There are many behavioral male strategies, including calling male, satellite male, displacing male, and active search for females. Besides, there are polyandric strategies, where more than one male fertilize a clutch, either during or after oviposition. The reproductive modes are defined following a combination of characters, including oviposition site, egg and clutch features, development time, stage and size of the hatchling, and kind of parental care. Thirty nine reproductive modes are known, being the largest diversity among tetrapods. Of these, the majority occur at the Neotropics (79.5%), most of them, at Brazil (71.8%).

Key words: Amphibians, Reproductive Strategies, Reproductive Modes, Vocalization, Reproductive Behavior, Courtship.



Aceito em setembro de 2005.

¹ Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, 20940-040, Rio de Janeiro, RJ.pombal@acd.ufjf.br.

² Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, 13506-900, Rio Claro, SP. haddad@rc.unesp.br.

A maioria das pessoas já notou, ao menos de passagem por uma região brejosa, a profusão de sons. Também a maioria das pessoas sabe que aqueles diferentes, e às vezes estranhos, sons são produzidos pelos anfíbios anuros. Mas, afinal, por que tanta cantoria? Na verdade, durante o período reprodutivo, quando os machos vocalizam para atrair as fêmeas da própria espécie, estes animais podem ter uma vida social bastante intensa. Embora este seja um senso comum entre os biólogos atuais, nem sempre foi assim. Na metade do século passado, por exemplo, acreditava-se que o mecanismo de seleção sexual seria algo como: “se não é pequeno para ser comido, ou grande para comer você e não vocaliza quando abraçado, acasale” (JAMESON, 1955). Ainda nos anos 70, a maioria dos pesquisadores acreditava que os anuros teriam uma vida bastante monótona e desinteressante (WILSON, 1975). Atualmente, os anuros são considerados excelentes modelos para estudos de seleção sexual e o conhecimento sobre a história natural e o comportamento deste grupo cresce em ritmo acelerado.

Quando uma área é usada para a corte e para exhibições de diversos indivíduos, mas não na alimentação ou na construção de ninhos, o sistema de acasalamento é classificado como leque (“lek”; WILSON, 1975). BRADBURY (1981) usa o termo leque em um contexto mais restrito: (a) não há cuidado parental, a única contribuição dos machos para a próxima geração são os gametas; (b) no leque (ou arena) ocorre a maior parte da corte, não havendo uso destas áreas para outras atividades; (c) o leque não contém recursos necessários às fêmeas (e.g. sítios de desova), além dos próprios machos e (d) a fêmea tem a oportunidade para selecionar o

macho quando visita o leque. A evolução do sistema de leque é esperada quando há uma longa estação reprodutiva e quando os recursos não são importantes, ou não são economicamente defensáveis pelos machos (EMLEN, 1976; EMLEN & ORING, 1977). Provavelmente a maioria das espécies de anfíbios anuros que vocalizam em coros apresenta sistema de acasalamento do tipo leque (POMBAL, 1997), embora algumas espécies possam representar exceções, como *Hybsiboas faber*, onde o macho constrói uma panela de barro que a fêmea inspeciona antes do amplexo (MARTINS & HADDAD, 1988).

Aqui faremos uma introdução às estratégias reprodutivas e aos modos reprodutivos dos anfíbios anuros enfocando as espécies brasileiras. As estratégias ou táticas reprodutivas podem ser definidas pelo seu padrão temporal e comportamental de reprodução (WELLS, 1977a), enquanto os modos reprodutivos, por uma combinação de características como, sítio de desova, tipo de desenvolvimento, estágio de desenvolvimento do eclodido e, quando presente, tipo de cuidado parental (DUELLMAN & TRUEB, 1986).

Estratégias temporais

WELLS (1977a) considerou dois padrões temporais de comportamento reprodutivo em anuros: o explosivo e o prolongado. A reprodução explosiva estende-se por poucos dias, ao passo que a prolongada, por várias semanas. Estes dois padrões reprodutivos influenciam as estratégias reprodutivas comportamentais adotadas pela população (WELLS, 1977a). Nas espécies onde a

reprodução é explosiva, as fêmeas ovadas ocorrem em poucos dias; desta forma, a competição entre os machos pelo acesso as fêmeas tende a ser menor. Nestas circunstâncias pode ser vantajoso aos machos utilizarem as estratégias comportamentais alternativas do “macho deslocador” e da “procura ativa por fêmeas” (veja abaixo). Por outro lado, nas espécies que apresentam reprodução prolongada, onde poucas fêmeas ovadas e muitos machos sexualmente ativos ocorrem a cada noite, a competição pelo acesso as fêmeas pode ser muito grande. Nestas espécies pode haver a estratégia do “macho satélite” (veja abaixo). Todavia, as reproduções explosiva e prolongada são extremos de um contínuo e a maioria das espécies está entre estes dois extremos. De todo modo, em regiões tropicais a estratégia prolongada deve ser mais comum que a explosiva (WELLS, 1977a).

CRUMP (1974) propôs um outro tipo de classificação, onde ela considerou as espécies como de reprodução (a) contínua, (b) oportunista e (c) esporádica. Foram consideradas como de reprodução contínua as espécies em que foram encontradas fêmeas ovadas e/ou imagos ao longo do ano. As espécies oportunistas são aquelas que se reproduzem logo após fortes chuvas, estando associadas a poças temporárias ou efêmeras. Por sua vez, as espécies cuja reprodução é classificada como esporádica, se reproduzem ocasionalmente.

Estes dois tipos de classificação não são mutuamente exclusivos e podem ser mais ou menos apropriados, dependendo do tipo de estudo conduzido (e.g. BERTOLUCI & RODRIGUES, 2002; ABRUNHOSA *et al.*, no prelo & POMBAL & HADDAD, ms). De maneira geral, quando o enfoque é principalmente comportamental, a

classificação de WELLS (1977a, veja abaixo) pode ser mais apropriada; já em um estudo de padrões de reprodução em comunidades de anuros, a classificação de Crump pode ser mais informativa. Todavia, como em toda classificação, muitas vezes é difícil enquadrar todos os casos às classes propostas.

Outro aspecto importante é que estas classificações estão relacionadas a uma dada população e, muitas vezes, apenas em um dado período. Ou seja, estes padrões podem não se manifestar em todos os indivíduos da espécie, mas apenas em um dado local. Uma espécie que seja pouco abundante em uma área provavelmente poderá ser considerada como esporádica uma vez que a formação de coros pode não ser possível. Do mesmo modo, em baixas densidades, as estratégias comportamentais associadas à reprodução explosiva podem não se manifestar por serem relacionadas a altas densidades. Assim, a classificação das estratégias pode variar de acordo com as densidades populacionais.

Estratégias comportamentais

As estratégias comportamentais podem ser definidas como formas de se obter parceiros reprodutivos ou gametas do sexo oposto. Os machos apresentam um conjunto muito maior de estratégias reprodutivas comportamentais que as fêmeas, talvez porque geralmente o sexo mais limitado nos ambientes de reprodução seja o feminino, o que gera competição entre macho na obtenção de fêmeas ou de seus óvulos.

Podemos considerar dois tipos básicos de estratégias comportamentais em machos: (a) macho vocalizador e (b) estratégias reprodutivas

alternativas (*sensu* HOWARD, 1978). A primeira é a mais comum e se caracteriza pela emissão dos coaxos de anúncio para a atração de fêmeas receptivas. Na última categoria há diversas estratégias que são definidas a seguir. (1) “Estratégia de procura ativa por fêmeas”, onde o macho normalmente deixa de vocalizar e passa a se deslocar pelo ambiente procurando ativamente por fêmeas ovadas, que quando encontradas são interceptadas e abraçadas. (2) “Estratégia do macho deslocador” (Fig.1), onde o macho tenta expulsar outro macho já em amplexo para roubar-lhe a fêmea. (3) “Estratégia do “macho satélite” (Fig.2),

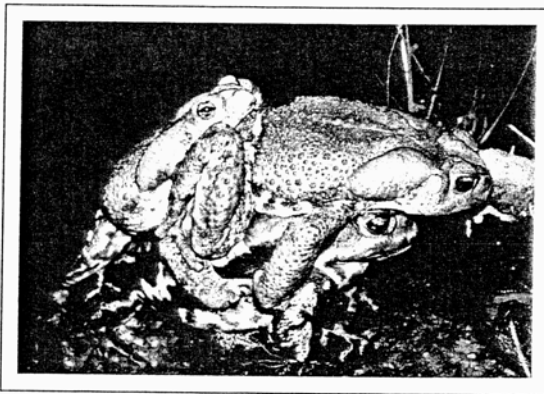


Figura 1: Dois machos (acima) e uma fêmea (abaixo) de *Bufo ictericus*. O macho da esquerda está tentando deslocar o macho da direita que primeiro entrou em amplexo.



Figura 2: Estratégia satélite em *Dendropsophus minutus*. O indivíduo da direita é o macho satélite.

onde um macho que não vocaliza se associa a outro que esteja vocalizando, para interceptar e roubar fêmeas que se aproximem deste, ou simplesmente para esperar vacância de território. Além destes, também podem existir (4) “estratégias poliândricas”, onde mais de um macho fecunda os óvulos de uma fêmea, o que pode ocorrer no momento da desova ou após.

Possivelmente, a origem da vocalização ocorreu no início da história evolutiva dos anuros, o que pode explicar sua presença na quase totalidade das espécies atuais (DUELLMAN & TRUEB, 1986). O mutismo aparente de algumas espécies de anuros (e.g. JIM & CARAMASCHI, 1979; HEYER, 1982) deve ser considerado uma perda secundária (STRAUGHAN, 1973). Diversos estudos têm mostrado que a comunicação sonora pode envolver diversos tipos de vocalizações utilizados em contextos variados como atração de fêmeas, territorialidade, encontros agonísticos e defesa (e.g. *Hybsiboas faber*; veja SAZIMA, 1975; MARTINS & HADDAD, 1988; MARTINS *et al.*, 1998). Enquanto a comunicação sonora é quase universal entre os anuros, a comunicação visual é aparentemente pouco freqüente e ainda pouco conhecida (veja POMBAL *et al.*, 1994; HÖDL & AMÉZQUITA, 2001; HARTMANN *et al.*, 2004; WOGEL *et al.*, 2004). A vocalização de anúncio é o sinal de reconhecimento específico nos anuros; as fêmeas respondem positivamente às vocalizações de anúncio dos machos de sua própria espécie, sendo indiferentes às vocalizações de anúncio de outras espécies (LITTLEJOHN, 1965; LITTLEJOHN & LOFTUS-HILLS, 1968).

A estratégia do “macho vocalizador”, onde o macho atrai a fêmea apta a reprodução

através da vocalização, é a mais amplamente distribuída entre as espécies de anuros, sendo esperado encontrá-la na maioria ou em todas as espécies de uma taxocenose (POMBAL & HADDAD, ms).

Na "procura ativa por fêmeas" os machos vasculham ativamente o ambiente a procura de fêmeas ovadas que se aproximem do coro. Esta estratégia alternativa de reprodução é encontrada em espécies com reprodução explosiva, como em *Bufo ornatus*, *B. henseli* e *B. ictericus* e *B. Schneideri* (estas espécies de *Bufo* podem apresentar, em momentos diferentes, tanto a reprodução prolongada como a explosiva; obs. pess.). Em noites com altas densidades de machos vocalizando, além da estratégia do "macho vocalizador" pode ocorrer a procura ativa por fêmeas. Assim como a procura ativa, a estratégia do "macho deslocador" também está associada a altas densidades de machos; ou seja, estas estratégias estão correlacionadas a ocorrência de reprodução explosiva. Na estratégia do "macho deslocador", um casal em amplexo é interceptado por um macho (às vezes mais de um) que tenta deslocar o macho originalmente em amplexo. Se o macho deslocador for maior que o que está em amplexo, ele terá boas chances de sucesso (DAVIES & HALLIDAY, 1977). Durante a interação, os machos emitem um tipo de vocalização, menos intensa que a vocalização de anúncio, através da qual os concorrentes podem avaliar o tamanho do oponente e decidir pela continuidade do embate (DAVIES & HALLIDAY, 1978). É importante notar que nestas duas estratégias alternativas (procura ativa e macho deslocador), além da reprodução explosiva é necessário haver uma baixa seletividade das

fêmeas. Nestes casos a seleção é intra-sexual; ou seja, há uma disputa direta entre os machos reprodutivos pela posse de fêmeas.

As estratégias de "procura ativa por fêmeas" e do "macho deslocador" associadas a baixa seletividade das fêmeas é a explicação para a hibridação entre *Bufo ornatus* e *B. ictericus* observadas em algumas populações (HADDAD *et al.*, 1990; HADDAD & SAZIMA, 1992, onde *B. ornatus* é tratado como *B. crucifer*). Nestes estudos, são relatadas as formações de casais heteroespecíficos entre estas duas espécies sintópicas de *Bufo*. As vocalizações de anúncio destas espécies são diferentes, inclusive facilmente reconhecidas ao ouvido humano, e ainda assim houve a formação de casais heteroespecíficos. A maior parte das desovas resultantes foi fecundada. Em uma das direções de cruzamento (macho de *B. ictericus* e fêmea de *B. ornatus*), a maioria dos embriões se mostrou defeituosa ainda no início do desenvolvimento. Destes, apenas oito metamorfosearam (cerca de 2% do total de ovos); sete apresentavam defeitos, principalmente nos olhos, e o único indivíduo com aparência externa normal morreu poucos dias após a metamorfose (HADDAD *et al.*, 1990). Na outra direção de cruzamento (macho de *B. ornatus* e fêmea de *B. ictericus*) havia alta porcentagem de indivíduos externamente normais, mas que não sobreviviam muitos dias após a metamorfose (C.F.B. Haddad dados não publicados). Portanto, neste caso, o mecanismo de isolamento reprodutivo pré-zigótico falhou (vocalização de anúncio), sendo impedida a hibridação por um mecanismo pós-zigótico que resultou na inviabilidade da prole. (Para discussão de mecanismos pré e pós-zigóticos veja

DOBZHANSKY, 1973). Em hílideos do gênero *Phyllomedusa* pode haver um “patrulhamento” da vegetação pelos machos, que deve ser um comportamento similar à procura ativa (MATOS *et al.*, 2000; ABRUNHOSA & WOGEL, 2004; WOGEL *et al.*, no prelo).

A estratégia do “macho satélite” é apresentada por indivíduos que permanecem próximos ao macho vocalizador, contudo sem vocalizar, com o saco vocal desinflado, geralmente em postura abaixada. Machos satélites são conhecidos em diversas espécies de anuros (e.g. HADDAD, 1991; POMBAL & HADDAD, ms). WELLS (1977b) sugere duas hipóteses, não mutuamente exclusivas, para explicar a estratégia satélite: (a) machos satélites estão esperando por vacância de território e (b) machos satélites são parasitas sexuais à espera de fêmeas ovadas que se aproximem do macho cantor, para interceptá-las. Em algumas espécies foi documentado que o macho satélite pode mudar de estratégia reprodutiva quando o macho cantor (parasitado) é removido (e.g. PERRIL *et al.*, 1978; HADDAD, 1991). O custo energético da vocalização é alto (POUGH *et al.*, 1992). Os machos com poucas reservas podem apresentar estratégia satélite o que pode lhes permitir, eventualmente, obter um amplexo (ARAK, 1988). Além da economia de energia, o risco de predação pode ser menor sobre o satélite, uma vez que alguns predadores se orientam acusticamente (e.g. TUTTLE & RYAN, 1981; TUTTLE *et al.*, 1981). Ou seja, a estratégia satélite pode representar economia de energia e diminuição no risco de predação, ao mesmo tempo em que os machos mantêm alguma possibilidade de obter um amplexo. Todavia, o sucesso reprodutivo de um

macho satélite é menor que de um macho vocalizador.

O comportamento satélite foi estudado em *Dendropsophus minutus* (HADDAD, 1991). A maior parte das associações (83,9%) foi composta por um macho satélite e um macho vocalizador, 10,7% por dois machos satélites e um macho vocalizador, mais raramente (3,6%), por um macho satélite e dois machos vocalizadores. Os machos cantores foram significativamente maiores que os satélites, o que parece ser comum nas espécies onde a associação satélite/macho vocalizador foi estudada. Lutas e interações acústicas parecem determinar a estratégia (satélite ou vocalizador) adotada pelos indivíduos; todavia, o comportamento satélite foi adotado algumas vezes sem qualquer interação agressiva. Os machos de *Dendropsophus minutus* podem mudar entre as estratégias satélite e vocalizador na mesma noite ou em noites sucessivas. Quando o macho vocalizador não obtém um amplexo a associação com o satélite pode perdurar toda a noite; se o macho vocalizador entra em amplexo com uma fêmea o macho satélite pode assumir a estratégia de vocalizador ou procurar um outro macho vocalizador para assumir a estratégia satélite. Na maioria das vezes, os machos satélites não conseguiram interceptar e manter o amplexo com fêmeas atraídas pelo macho vocalizador. Quando machos vocalizadores foram removidos, na maioria das vezes o macho satélite passou a vocalizar; algumas vezes o satélite se moveu para estabelecer nova associação vocalizador/satélite com um macho vocalizador vizinho. Portanto, ambas as hipóteses, “espera por vacância de território” e “parasitismo sexual”, foram corroboradas no estudo de HADDAD (1991)

para *D. minutus*. No leptodactilídeo *Physalaemus signifer*, a condição de macho satélite ou vocalizador é determinada pela ordem de chegada ao sítio de vocalização, aonde os primeiros a chegar assumem a estratégia vocalizador e os últimos a de satélite (WOGEL *et al.*, 2002).

Em algumas espécies a desova pode ser fertilizada por mais de um macho (poliandria). Isto pode ocorrer no momento ou após a desova. No leptodactilídeo *Leptodactylus podicipinus*, foi observado um macho pequeno entre o casal que desovava em um ninho previamente construído pelo macho residente; quando a espuma com os ovos era depositada, ambos os machos a batiam, o que sugere que ambos fertilizaram os ovos (PRADO & HADDAD, 2003). Em *Phyllomedusa rohdei* também foi observada a formação de trio (dois machos e uma fêmea) durante a desova (WOGEL *et al.*, 2005). No gênero *Phyllomedusa*, a desova é sobre uma folha, acima da superfície d'água, que é enrolada pela fêmea durante a oviposição. Diferentemente de *L. podicipinus*, a participação dos dois machos na fertilização dos ovos é apenas presumida.

Em *Leptodactylus chaquensis* foi observada a fertilização dos ovos por múltiplos machos (PRADO *et al.*, 2000; PRADO & HADDAD, 2003). Enquanto um casal em amplexo desova e constrói a espuma, vários machos (acima de sete), se aproximam e, sem tocar o casal, também batem a espuma com suas pernas enquanto, presumivelmente, liberam o esperma. A massa dos testículos dos machos nas espécies poliândricas (onde vários machos participam da fertilização da desova) é significativamente maior que nas espécies filogeneticamente próximas que não são

poliândricas (PRADO & HADDAD, 2003).

Recentemente foi descrito um tipo inusitado de poliandria (VIEITES *et al.*, 2004) que foi chamado de "pirataria de desova", que ocorre após a desova. No ranídeo europeu *Rana temporaria* a reprodução é explosiva e machos furtivamente (chamados de piratas) seguem casais em amplexo até o local da oviposição. Após a massa de ovos ser depositada e o casal se retirar, o pirata abraça a desova e, algumas vezes rasteja entre os ovos, liberando seu esperma. É surpreendente que a maioria das desovas (mais de 80%) seja fertilizada, além do macho em amplexo com a fêmea, também por piratas. Uma média de 24,1% dos embriões são filhos de piratas; todavia, algumas vezes o sucesso do pirata pode chegar a 100%. Embora esta estratégia alternativa de reprodução ainda não seja relatada para nenhuma espécie brasileira, consideramos de grande interesse sua menção porque mostra como o conhecimento do comportamento reprodutivo das espécies de anuros (e não apenas os neotropicais) ainda é pequeno.

Modos reprodutivos

O conceito de modo reprodutivo em anfíbios foi definido por SALTHER & DUELLMAN (1973) como sendo uma combinação de caracteres que incluem sítio de oviposição, características dos ovos e da desova, ritmo e duração do desenvolvimento, estágio e tamanho dos eclodidos e tipo de cuidado parental, se presente.

As cerca de 5.770 espécies de anfíbios atuais estão agrupadas em três ordens Gymnophiona (cobras-cegas), Caudata (salamandras) e Anura (sapos, rãs e pererecas). A última é a maior, incluindo mais que 5.060 espécies

Herpetologia no Brasil

reconhecidas (AMPHIBIAWEB, 2005). A última revisão realizada sobre os modos reprodutivos em anuros (HADDAD & PRADO, 2005), acrescentou 10 modos à lista anteriormente conhecida.

Atualmente reconhecem-se 39 modos reprodutivos diferentes para os anuros ao redor do mundo (Quadro 1); sendo 31 deles encontrados nos neotrópicos e 28 no Brasil (Tab.1).

Quadro 1: Diversidade de modos reprodutivos em anuros. Trinta e nove modos têm sido registrados (adaptado de HADDAD & PRADO, 2005). Os modos conhecidos para o Brasil são acompanhados de exemplos de espécies, grupos de espécies e gêneros para os quais o modo reprodutivo tenha sido observado.

Ovos aquáticos

Ovos depositados na água

- Modo 1: Ovos e girinos exotróficos em corpos d'água lênticos (*Bufo marinus*, *Dendropsophus minutus*, *Trachycephalus mesophaeus*, *Scinax fuscovarius*, *Macrogenioglottus alipioi*) (Fig.3).
- Modo 2: Ovos e girinos exotróficos em corpos d'água lóticos (*Aplastodiscus weygoldti*, *Bokermannohyla alvarengai*, *B. nanuzae*, *B. sazimai*, *Scinax canastrensis*, *S. machadoi*).
- Modo 3: Ovos e estágios larvais iniciais em tocas subaquáticas construídas; girinos exotróficos em corpos d'água lóticos (*Crossodactylus* e *Hylodes*).
- Modo 4: Ovos e estágios larvais iniciais em piscinas naturais ou construídas; após inundações, girinos exotróficos em corpos d'água lênticos ou lóticos (*Bokermannohyla circumdata*, *Hypsiboas boans*, *H. faber*, *H. lundii*, *H. pardalis*, *H. wavrini*) (Fig.4).
- Modo 5: Ovos e estágios larvais iniciais em tocas subterrâneas construídas; após inundações, girinos exotróficos em corpos d'água lênticos ou lóticos (*Aplastodiscus*) (Fig.5).
- Modo 6: Ovos e girinos exotróficos em água acumulada em troncos de árvores ou plantas aéreas (*Phyllodytes*, grupo de *Scinax perpusillus*, *Crossodactylodes*).
- Modo 7: Ovos e girinos endotróficos em depressões com água.
- Modo 8: Ovos e girinos endotróficos em água acumulada em troncos de árvores ou plantas aéreas (várias espécies de *Dendrophryniscus*, *Frostius pernambucensis*).
- Modo 9: Ovos depositados em corpo d'água lótico e engolidos pela fêmea; ovos e girinos completam o desenvolvimento no estômago da fêmea.

Ovos em ninho de bolhas (aquático)

- Modo 10: ovos em ninho de bolhas flutuantes em corpo d'água lêntico; girinos exotróficos em corpo d'água lótico (*Chiasmocleis leucosticta*).

Ovos em ninho de espuma (aquático)

- Modo 11: Ovos em ninho de espuma flutuante em corpo d'água lêntico; girinos exotróficos em corpo d'água lótico (*Scinax rizibilis*, gênero *Physalaemus*, grupo de *Leptodactylus ocellatus*) (Fig.6 e 7).
- Modo 12: Ovos em ninho de espuma flutuante em corpo d'água lêntico; girinos exotróficos em corpo d'água lótico.
- Modo 13: Ovos em ninho de espuma flutuante em água acumulada em piscinas construídas; girinos exotróficos em corpo d'água lêntico (*Leptodactylus labyrinthicus* e *Leptodactylus podicipinus*).
- Modo 14: Ninho de espuma flutuante na água acumulada em bromélias terrestres; girinos exotróficos em corpo d'água lêntico (*Physalaemus spiniger*) (Fig.8).

Ovos incrustados no dorso de fêmeas aquáticas

- Modo 15: Ovos eclodem em girinos exotróficos (*Pipa carvalhoi*).
- Modo 16: Ovos eclodem em pós-metamórficos (*Pipa pipa*).

Ovos terrestres ou arborícolas (não aquáticos)*Ovos no solo, sobre rochas ou em tocas*

- Modo 17: Ovos e estágios larvais iniciais em ninhos escavados; após inundação, girinos exotróficos em corpo d'água lântico ou lótico.
- Modo 18: Ovos sobre o solo ou sobre rochas acima da água; após a eclosão, girinos exotróficos movem-se para a água (*Dendrophryniscus minutus*, *Phrynomedusa*, *Paratelmatobius poecilogaster*).
- Modo 19: Ovos sobre rochas ou em fendas de rochas úmidas ou sobre raízes de árvores acima da água; girinos exotróficos semi-terrestres vivendo sobre as rochas ou em fendas de rochas em um filme de água na interface água-terra (várias espécies nos gêneros *Cycloramphus* e *Thoropa*) (Fig.9).
- Modo 20: Ovos no solo, dos quais eclodem girinos exotróficos que são carregados até a água por adultos (*Colostethus*) (Fig.10).
- Modo 21: Ovos no solo, dos quais eclodem girinos endotróficos que completam seu desenvolvimento em ninho terrestre (*Zachaenus parvulus*).
- Modo 22: Ovos no solo, dos quais eclodem girinos endotróficos que completam seu desenvolvimento no dorso ou em um marsúpio do adulto (*Cycloramphus stejnegeri*).
- Modo 23: Desenvolvimento direto de ovos terrestres (*Brachycephalus*, *Eleutherodactylus*, *Myersiella microps*) (Fig.11).

Ovos arborícolas

- Modo 24: Dos ovos eclodem girinos exotróficos que caem em corpo d'água lântico (*Dendropsophus berthaltzae*, *Dendropsophus decipiens*, *Phyllomedusa*).
- Modo 25: Dos ovos eclodem girinos exotróficos que caem em corpo d'água lótico (e.g., *Dendropsophus ruschii*, *Hyalinobatrachium*, *Phasmahyla*) (Fig.12).
- Modo 26: Dos ovos eclodem girinos exotróficos que se desenvolvem em água acumulada em cavidades de árvores.
- Modo 27: Dos ovos eclodem sapinhos formados (*Eleutherodactylus nasutus* e *Eleutherodactylus venancioi*).

Ovos em ninho de espuma (terrestre ou arborícola)

- Modo 28: Ninho de espuma com ovos sobre o solo úmido da floresta; após inundação, girinos exotróficos em corpo d'água lântico (espécies do grupo de *Physalaemus signifer*).
- Modo 29: Ninho de espuma com ovos e estágios larvais iniciais em piscinas; após inundação, girinos exotróficos em corpo d'água lântico ou lótico.
- Modo 30: Ninho de espuma com ovos e estágios larvais iniciais em ninhos subterrâneos contruídos; após inundação, girinos exotróficos em corpo d'água lântico (*Adenomera bokermanni*, diversas espécies de *Leptodactylus* do grupo de *L. fuscus*).
- Modo 31: Ninho de espuma com ovos e estágios larvais iniciais em ninhos subterrâneos contruídos; após inundação, girinos exotróficos em corpo d'água lótico (*Leptodactylus cunicularius*).
- Modo 32: Ninho de espuma com ovos em tocas subterrâneas construídas; girinos endotróficos completam o desenvolvimento na toca (algumas espécies do gênero *Adenomera*).
- Modo 33: Ninhos de espuma arborícola; girinos eclodidos caem em corpo d'água lântico ou lótico.

Ovos carregados pelos adultos

- Modo 34: Ovos carregados sobre as pernas do macho; girinos exotróficos em corpo d'água lântico.
- Modo 35: Ovos carregados em marsúpio dorsal da fêmea; girinos exotróficos em corpo d'água lântico.
- Modo 36: Ovos transportados no dorso ou em marsúpio dorsal de fêmeas; girinos endotróficos desenvolvem-se em água acumulada em bromélias ou nos colmos de bambu (*Flectonotus*) (Fig.13).
- Modo 37: Ovos carregados no dorso ou em marsúpio dorsal de fêmeas; desenvolvimento direto com eclosão de sapinhos formados (*Gastrotheca*).

Ovos retidos nos ovidutos

- Modo 38: Ovoviviparidade; nutrição através do vitelo.
- Modo 39: Viviparidade; nutrição através de secreções do oviduto.

Herpetologia no Brasil

Tabela 1: Número e porcentagem de modos reprodutivos de anuros na Mata Atlântica, Amazônia, Brasil, Neotrópicos e Mundo.

Região	Número de modos reprodutivos (porcentagem)	Modos Reprodutivos *
Mata Atlântica	27 (69,2)	Modos 1-6, 8, 10, 11, 13-15, 18-25, 27, 28, 30-32, 36-37
Amazônia brasileira	20 (51,3)	Modos 1, 2, 4, 6, 8, 11, 13, 15, 16, 18, 20, 21, 23-25, 27, 30, 32, 36, 37
Brasil	28 (71,8)	Modos 1-6, 8, 10, 11, 13-16, 18-25, 27, 28, 30-32, 36-37
Neotrópicos	31 (79,5)	Modos 1-8, 10, 11, 13 - 16, 18-28, 30-32, 35-37
Mundo	39 (100)	Modos 1-39

* Os modos reprodutivos estão descritos no Quadro 1.

O modo reprodutivo mais típico e comum em anuros é caracterizado pela deposição de ovos aquáticos, dos quais eclodem girinos exotróficos aquáticos que metamorfoseiam originando sapinhos terrestres. Assim, parte da energia requerida ao desenvolvimento é obtida do vitelo e parte através da alimentação larval no meio aquático. No entanto, os anfíbios e especialmente os anuros exibem uma diversidade de modos reprodutivos maior que qualquer outro grupo de vertebrados tetrápodos (HADDAD & PRADO, 2005). A maior diversidade em modos reprodutivos é encontrada nos neotrópicos, onde os anuros evoluíram 31 modos (HADDAD & PRADO, 2005).

A maioria dos autores aceita que o modo 1 (ovos e girinos exotróficos em corpos d'água lênticos) é o mais generalizado e basal entre os anfíbios e que os outros modos representam graus de especialização associados com radiações adaptativas nos vários ambientes (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Os diferentes modos reprodutivos, e suas gradações em relação ao modo mais generalizado e ancestral, não representam

necessariamente especializações reprodutivas crescentes em grupos filogenéticos avançados, mas sim podem representar diversos modos reprodutivos derivados em diferentes linhagens filogenéticas (DUELLMAN & TRUEB, 1986). No entanto, as tendências dentro de grupos filogenéticos aparentemente podem ser percebidas em níveis taxonômicos mais baixos (e.g., família, gênero e grupo de espécies) (DUELLMAN, 1989). Por exemplo, no Brasil as famílias Hylidae e Leptodactylidae apresentam os maiores números de modos reprodutivos. Para os hílideos existem quatro modos associados com a vegetação (modos 6, 24, 25 e 36) e três associados com o chão (modos 4, 5 e 18); para os leptodactilídeos existem três modos associados com a vegetação (modos 6, 14 e 27) e 10 modos com o chão (modos 13, 18, 19, 21, 23, 28 e 30, 32). Estas diferentes proporções de modos reprodutivos associados com a vegetação e com o chão, observadas entre estas duas famílias, refletem padrões gerais de adaptação na ocupação dos habitats. Os leptodactilídeos são frequentemente associados ao chão, geralmente não apresentando adaptações à vida arborícola (com um

grande número de exceções principalmente no gênero *Eleutherodactylus*). Entre algumas espécies da subfamília Leptodactilinae, diferentes estágios de um contínuo entre modos reprodutivos aquáticos até modos reprodutivos terrestres, associados com o solo, são conhecidos para espécies que se reproduzem usando ninhos de espuma (modos 11, 13, 28 e 32; HEYER, 1969; PRADO *et al.*, 2002); este mesmo tipo de tendência pode ser observado para os leptodactilídeos que não produzem ninhos de espuma. Já nos hílídeos, que geralmente possuem discos adesivos bem desenvolvidos e/ou primeiros dedos e artelhos oponíveis, que representam adaptações a uma vida arborícola, a principal tendência nos modos reprodutivos é da água para a vegetação (modos 1, 2, 46, 24, 25, 36 e 37). Em diferentes regiões do mundo tem sido observado que as famílias de anuros com maior diversidade de espécies são aquelas que apresentam as maiores diversidades de modos reprodutivos (referências em HADDAD & PRADO, 2005). Tomando como exemplo a Mata Atlântica, as grandes diversificações em modos reprodutivos ocorrem nas famílias Hylidae e Leptodactylidae, que são as famílias com maior número de gêneros e espécies. Considerando todas as famílias de anuros da Mata Atlântica, o número de modos reprodutivos é positiva e significativamente correlacionado com o número de gêneros e espécies, indicando que a diversificação reprodutiva pode estar correlacionada com a origem de novidades morfológicas, fisiológicas e comportamentais (HADDAD & PRADO, 2005). Os modos reprodutivos mais especializados são geralmente observados em gêneros que têm poucas espécies (uma exceção importante é o gênero

Eleutherodactylus), que são restritos a ambientes florestais (e.g., *Brachycephalus*, *Crossodactylodes*, *Dendrophryniscus*, *Flectonotus*, *Frostius*, *Gastrotheca*, *Hemiphraactus*, *Myersiella*, *Synapturanus*, *Zachaenus*). Ao nível específico, as formas que apresentam pequenas dimensões e que são restritas a ambientes florestais, têm modos reprodutivos mais especializados (e.g., *Brachycephalus ephippium*, *Chiasmocleis leucosticta*, *Flectonotus goeldii*, *Frostius pernambucensis*, *Myersiella microps*, *Synapturanus mirandaribeiroi*).

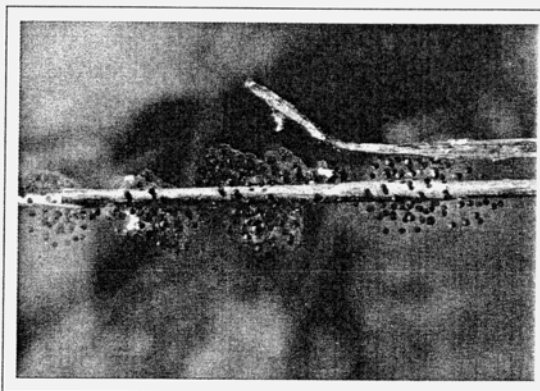


Figura 3: Desova aquática de *Hypsiboas prasinus*. Modo reprodutivo 1.

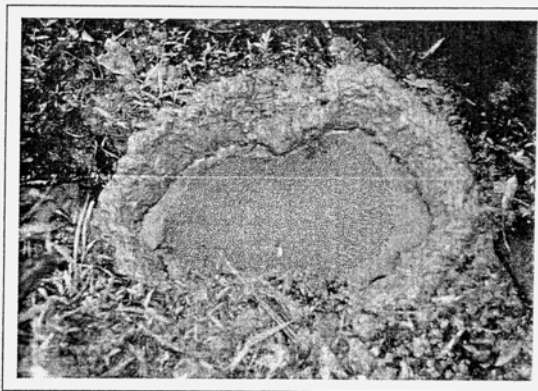


Figura 4: Desova de *Hypsiboas faber*. Note a amurada de lama construída pelo macho e aperfeiçoada pela fêmea. Modo reprodutivo 4.

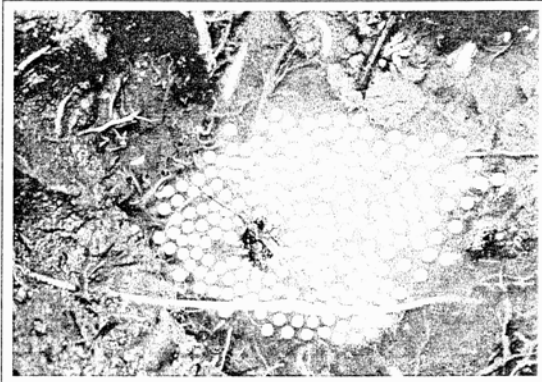


Figura 5: Desova de *Aplastodiscus leucopygius* interna ao ninho de lama. Modo reprodutivo 5.

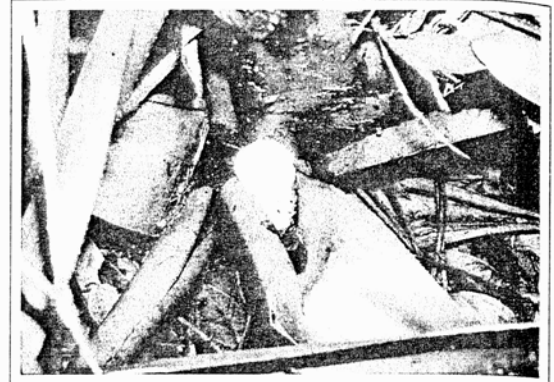


Figura 8: Desova em espuma, dentro de bromélia de *Physalaemus spiniger*. Modo reprodutivo 14.



Figura 6: Desova em espuma de *Leptodactylus* cf. *ocellatus*. Modo reprodutivo 11.



Figura 9: Desova terrestre de *Cycloramphus dubius*. Modo reprodutivo 19.

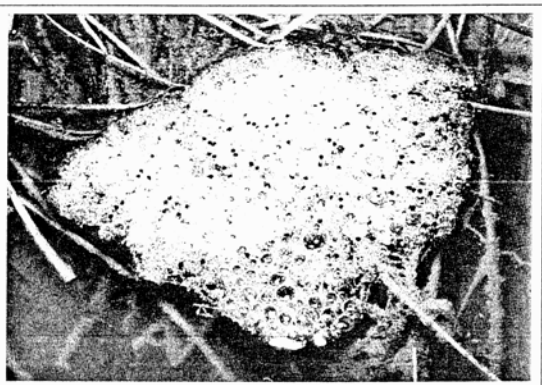


Figura 7: Desova em espuma de *Scinax rizibilis*. Modo reprodutivo 11.



Figura 10: Ovos no solo de *Epipedobates hahneli*. Modo reprodutivo 20. (Foto Márcio Martins).

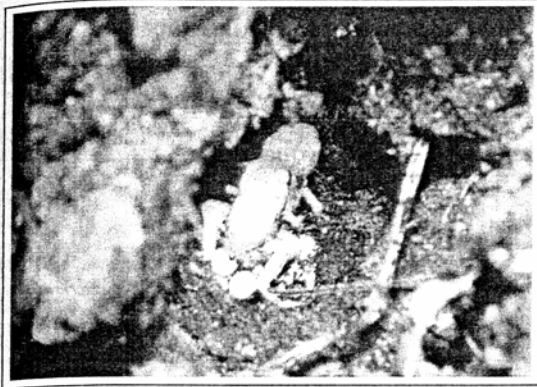


Figura 11: Ovos terrestres com desenvolvimento direto de *Brachycephalus ephippium*. Modo reprodutivo 23.

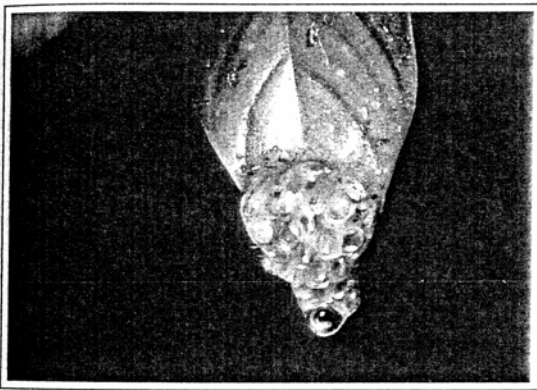


Figura 12: Ovos arborícolas de *Hyalinobatrachium uranoscopum*. Modo reprodutivo 25.

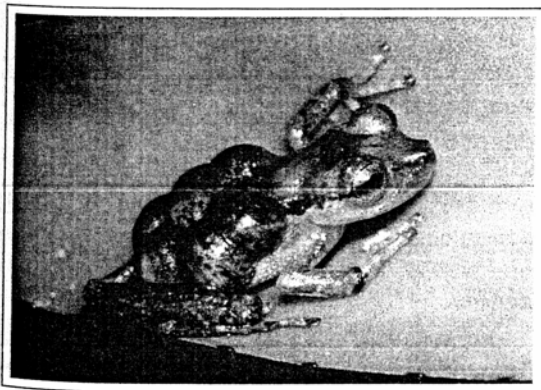


Figura 13: Ovos carregados pelo adulto em *Flectonotus goeldii*. Modo reprodutivo 36.

Pressões seletivas e a diversificação reprodutiva nos anuros

Os anfíbios estão entre os vertebrados tetrápodos mais dependentes da umidade ambiental e as histórias naturais das diferentes espécies são fortemente influenciadas pela distribuição e abundância de água, geralmente na forma de chuva (McDIARMID, 1994). Embora os habitats aquáticos estejam disponíveis continuamente em ambientes de floresta úmida, a maioria dos anuros com modos reprodutivos especializados, com ovos e girinos que se desenvolvem fora da água, ocorrem nestas formações (MAGNUSSON & HERO, 1991). Uma possível explicação para a evolução de modos reprodutivos especializados em anuros é a pressão seletiva de predadores sobre ovos e larvas aquáticos (e.g., LUTZ, 1948; CRUMP, 1974; DOWNIE, 1990; PRADO *et al.*, 2002). MAGNUSSON & HERO (1991) tentaram demonstrar que a pressão seletiva dos predadores seria o principal fator na manutenção e, provavelmente, na evolução de diferentes modos reprodutivos semiterrestres de anuros da Bacia Amazônica. No entanto, os dados obtidos e problemas de interpretação estatística tornam os resultados destes autores pouco robustos (veja detalhes em HADDAD & PRADO, 2005).

Embora a pressão seletiva de predadores não tenha sido demonstrada, ela é uma explicação coerente para a evolução de alguns modos reprodutivos especializados nos neotrópicos. A diversificação nos modos reprodutivos dos anuros neotropicais parece ter sido resultante de condições ambientais adequadas (número elevado de microhabitats úmidos), de um conjunto amplo de pressões seletivas (e.g., a imprevisibilidade de

chuvas, os rigores dos ambientes de correnteza, a predação e a competição intraespecífica), da ocupação pelos anuros dos microhabitats disponíveis e da evolução prolongada de várias linhagens filogenéticas nos diferentes biomas neotropicais (para maiores detalhes e exemplos, veja HADDAD & PRADO, 2005). Além das diversas pressões seletivas e circunstâncias que favoreceram a diversidade de modos reprodutivos neotropicais, o fato dos anuros terem evoluído na interface água-terra, possibilitou a eles um grande número de microhabitats a serem explorados no contínuo entre os ambientes aquáticos e terrestres.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas de produtividade concedidas. À Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ proc. E-26/171.331/2002), a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Biota/FAPES, Proc. 01/13341-3) e à Fundação o Boticário de Proteção à Natureza pelos auxílios concedidos. Marcelo Semeraro digitalizou as Figuras 1 e 2.

Referências bibliográficas

- ABRUNHOSA, P.A. & WOGEL, H. Breeding biology of leaf treefrog *Phyllomedusa burmeisteri* (Anura, Hylidae). *Amphibia-Reptilia*, v.25: 125-135. 2004.
- ABRUNHOSA, P.A.; WOGEL, H. & POMBAL JR., J. P. Anuran succession in a temporary pond from the Atlantic rain forest, southeastern Brazil. *Herpetological Journal*. no prelo.
- AMPHIBIAWEB. AmphibiaWeb: Information on Amphibian Biology and Conservation. Berkeley (CA): Disponível em <<http://amphibiaweb.org>>. Acesso em 20 de janeiro de 2005.
- ARAK, A. Callers and satellites in the natterjack toad: evolutionary stable decision rules. *Animal Behaviour*, v.36: 416-432. 1988.
- BERTOLUCI, J. & RODRIGUES, M.T. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic Rainforest anurans at Boracéia, southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, v.23: 161-167. 2002.
- BRADBURY, J.W. The evolution of leks. In: ALEXANDER, R.D. & TINKLE, D.W. (eds.). *Natural selection and social behavior: recent research and theory*. New York: Chiron Press, p.138-183. 1981.
- CRUMP, M.L. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *University of Kansas, Museum of Natural History. Miscellaneous Publications*, v.61: 1-68. 1974.
- DAVIES, N.B. & HALLIDAY, T. Optimal mate selection in the toad *Bufo bufo*. *Nature*, v.269: 56-58. 1977.
- DAVIES, N. B. & HALLIDAY, T. Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature*, v.274: 683-685. 1978.
- DOBZHANSKY, T. *Gênética do processo evolutivo*. São Paulo: Editora Polígono S.A. 1973.
- DOWNIE, J.R. Functions of the foam in foam-nesting leptodactylids: Anti-predator effects of *Physalaemus pustulosus* foam. *Herpetological Journal*, v.1: 501-503. 1990.
- DUELLMAN, W. E. Alternative life-history styles in anuran amphibians: Evolutionary and ecological implications. In: BRUTON, M.N. (ed.). *Alternative Life-History Styles of Animals*. Dordrecht: Kluwer Academic, p.102-126. 1989.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. *Biology of amphibians*. New York: McGraw-Hill. 1986.
- EMLÉN, S.T. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behavior Ecology and Sociobiology*, v.1: 283-313. 1976.

- EMLEN, S.T. & ORING, L.W. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating system. *Science*, v.197: 215-223. 1977.
- HADDAD, C.F.B. Satellite behavior in the neotropical treefrog *Hyla minuta*. *Journal of Herpetology*, v.25: 226-229. 1991.
- HADDAD, C.F.B.; CARDOSO, A.J. & CASTANHO, L.M. Hibridação natural entre *Bufo ictericus* e *Bufo crucifer* (Amphibia: Anura). *Revista Brasileira de Biologia*, v.50: 739-744. 1990.
- HADDAD, C.F.B. & PRADO, C.P.A. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience*, v.55: 207-217. 2005.
- HADDAD, C.F.B. & SAZIMA, I. Anfíbios anuros da Serra do Japi. In: MORELLATO, L.P.C. (org.). *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. Campinas: Editora da UNICAMP/FAPESP, p.188-211. 1992.
- HARTMANN, M.T.A.; HARTMANN, P.A. & HADDAD, C.F.B. Visual signaling and reproductive biology in a nocturnal treefrog, genus *Hyla* (Anura: Hylidae). *Amphibia-Reptilia*, v.25: 395-406. 2004.
- HEYER, W.R. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, v.23: 421-428. 1969.
- HEYER, W.R. Two new species of the frog genus *Hylodes* from Caparaó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia: Leptodactylidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, v.95: 377-385. 1982.
- HÖDL, W. & AMÉZQUITA, A. Visual signaling in anuran amphibians. In: RYAN, M. J. (ed.) *Anuran Communication*. Washington: Smithsonian Institution Press, p.121-141. 2001.
- HOWARD, R.D. The evolution of mating strategies in bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution*, v.32: 850-871. 1978.
- JAMESON, D.L. Evolutionary trends in the courtship and mating behavior of Salientia. *Systematic Zoology*, v.4: 105-109. 1955.
- JIM, J. & CARAMASCHI, U. Uma nova espécie de *Hyla* da região de Botucatu, São Paulo, Brasil (Amphibia, Anura). *Revista Brasileira de Biologia*, v.39: 717-719. 1979.
- LITTLEJOHN, M.J. Premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). *Evolution*, v.19, p.234-243. 1965.
- LITTLEJOHN, M.J. & LOFTUS-HILLS, J.J. An experimental evaluation of premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). *Evolution*, v.22: 659-663. 1968.
- LUTZ, B. Ontogenetic evolution in frogs. *Evolution*, v.2: 29-39. 1948.
- MAGNUSSON, W.E. & HERO, J.M. Predation and evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. *Oecologia*, v.86: 310-318. 1991.
- MARTINS, M. & HADDAD, C.F.B. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia; Hylidae). *Amphibia-Reptilia*, v.9: 49-60. 1988.
- MARTINS, M.; POMBAL Jr., J.P. & HADDAD, C.F.B. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. *Amphibia-Reptilia*, v.19: 65-73. 1998.
- MATOS, R.H R.; ANDRADE, G.V. & HASS, A. Reproductive biology and territoriality of *Phyllomedusa hypochondrialis* in northeastern Brazil. *Herpetological Review*, v.31: 84-86. 2000.
- McDIARMID, R.W. Amphibian diversity and natural history: An overview. In: HEYER, W.R.; DONNELLY, M.A.; McDIARMID, R.W.; HAYEK, L.A.C. & FOSTER, M.S. (eds.). *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Washington: Smithsonian Institution Press, p.5-15. 1994.
- PERRIL, S.A.; GERHARDT, H.C. & DANIEL, R. Sexual parasitism in the green tree frog (*Hyla cinerea*). *Science*, v.200: 1179-1180. 1978.
- POMBAL Jr., J.P. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*, v.57: 583-594. 1997.

- POMBAL Jr., J.P. & HADDAD, C.F.B. Estratégias e modos reprodutivos de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. Manuscrito.
- POMBAL Jr., J.P.; SAZIMA, I. & HADDAD, C.F. B. Breeding behavior of the pumpkin toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalidae). *Journal of Herpetology*, v.28: 516-519. 1994.
- POUGH, H.L.; MAGNUSSON, W.E.; RYAN, M.J.; WELLS, K.D. & TAIGEN, T.L. Behavioral energetics. In: FEDER, M.E. & BURGGREN, W.W. (eds.). *Environmental physiology of the amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press, p.395-436. 1992.
- PRADO, C.P.A. & HADDAD, C.F.B. Testes size in leptodactylid frogs and occurrence of multimale spawning in the genus *Leptodactylus* in Brazil. *Journal of Herpetology*, v.37: 354-362. 2003.
- PRADO, C.P.A.; UETANABARO, M. & HADDAD, C.F.B. Description of a new reproductive mode in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with a review of the reproductive specialization towards terrestriality in the genus. *Copeia*, v.2002: 1128-1133. 2002.
- PRADO, C.P.A.; UETANABARO, M. & LOPES, F.S. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *Journal of Herpetology*, v.34: 135-139. 2000.
- SALTHE, S.N. & DUELLMAN, W.E. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In: VIAL, J.L. (ed.). *Evolutionary biology of the anurans. Contemporary research on major problems*. Columbia: University of Missouri Press, p. 229-249. 1973.
- SAZIMA, I. Distress call in newly metamorphosed smith frog, *Hyla faber* Wied. *Herpetologica*, v.31: 471-472. 1975.
- STRAUGHAN, I.R. Evolution of anuran mating calls: bioacoustical aspects. In: VIAL, J.L. (ed.). *Evolutionary biology of the anurans. Contemporary research on major problems*. Columbia: University of Missouri Press, p. 321-327. 1973.
- TUTTLE, M.D. & RYAN, M.J. Bat predation and the evolution of frog vocalizations in the neotropics. *Science*, v.214: 677-678. 1981.
- TUTTLE, M.D.; TAFT, L.K. & RYAN, M.J. Acoustical location of calling frogs by philander opossums. *Biotropica*, v.13: 233-234. 1981.
- VIEITES, D.R.; NIETO-ROMÁN, S.; BARLUEGA, M.; PALANCA, A.; VENCES, M. & MEYER, A. Post-mating clutch piracy in an amphibian. *Nature*, v.431: 305-308. 2004.
- WELLS, K.D. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour*, v.25, p.666-693. 1977a.
- WELLS, K.D. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). *Ecology*, v.58, p.750-762. 1977b.
- WILSON, E.O. *Sociobiology. The new synthesis*. Cambridge: Harvard University Press. 1975.
- WOGEL, H.; ABRUNHOSA, P. A. & POMBAL Jr., J.P. Atividade reprodutiva de *Physalaemus signifer* (Anura, Leptodactylidae) em ambiente temporário. *Iheringia, ser. Zoologia*, v.92: 57-70. 2002.
- WOGEL, H.; ABRUNHOSA, P. A. & POMBAL Jr., J.P. Breeding behaviour and mating success of *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae) in southeastern Brazil. *Journal of Natural History*, v.25, n.22: 2035-2045. 2005.
- WOGEL, H.; ABRUNHOSA, P.A. & WEBER, L. N. The tadpole, vocalizations and visual display of *Hylodes nasus* (Anura: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia*, v.25: 219-227. 2004.