



Universidade Federal do Paraná
Campus Centro Politécnico
Setor de Ciências Biológicas



Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação

THAIS REGINA N. COSTA

**BIOLOGIA REPRODUTIVA DE *PHYSALAEMUS*
SPINIGER (ANURA, LEIUPERIDAE)**

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação, do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná.

Orientador: Prof. Dr. Luís Felipe Toledo

Curitiba
2009

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Conteúdo

Agradecimentos.....	4
Introdução	6
O Gênero <i>Physalaemus</i>	8
A espécie <i>Physalaemus spiniger</i>	10
Referências	13
Informações editoriais	26
Capítulo 1 - <i>Physalaemus spiniger</i> (Anura: Leiuperidae): Uma rãzinha com repertório vocal acrobático	28
Abstract	29
Resumo.....	30
Introdução	31
Métodos	33
Área de estudo	33
Resultados	36
Canto de anúncio (Ca)	37
Canto territorial (Ct)	38
Canto de briga (Cb).....	39
Canto de soltura (Cs)	39
Canto de corte (Cc).....	40
Grito de agonia	40
Comparação entre as notas	40
Resultados de Correlação.....	41
Combinação de notas em cantos compostos	42
Discussão	42
Referências.....	50
Legenda das Figuras	62

Capítulo 2 - Variação morfológica de populações de <i>Physalaemus spiniger</i> (Anura, Leiuperidae)	66
Abstract	67
Resumo.....	68
Introdução	70
Material e Métodos.....	73
Amostra	73
Populações selecionadas.....	74
Análise estatística.....	75
Resultados	76
Verificação da acurácia da medição	76
Análise das variáveis morfológicas.....	76
Análise dos fatores climáticos	79
Discussão	80
Referências.....	84
Legenda das figuras:.....	95
Anexo	104
Capítulo 3 - Biologia reprodutiva de <i>Physalaemus spiniger</i> (Anura, Leiuperidae), com a descrição de um novo modo reprodutivo para o gênero	105
Abstract:	106
Resumo:.....	106
Material e Métodos.....	109
Área de estudo	109
Informações climáticas.....	110
Observações em campo	110
Observações em laboratório	111
Análise estatística.....	112
Resultados	112
Dados climáticos.....	112
Atividade de vocalização	112
Seleção sexual	113
Corte.....	113
Desova	114
Sucesso reprodutivo.....	117

Discussão	117
Seleção sexual	119
Corte	120
Desova	121
Sucesso reprodutivo.....	124
Conclusões	125
Referências.....	126
Legenda das figuras.....	136
 Conclusões gerais.....	 147
 Anexo 1	 149

1 **Agradecimentos**

2 Agradeço primeiramente ao prof. Luís Felipe Toledo por toda a atenção e
3 orientação; ao prof. Maurício Moura pela ajuda com as análises estatísticas e conversas
4 de corredor, ao prof. James Roper pelas enormes dicas, ajudas com a língua inglesa e
5 ajuda na estatística; e aos profs. Célio Haddad e Cynthia Prado pelas magníficas
6 sugestões.

7 A todos os professores da PPGECO, pelo companheirismo, conversas de
8 corredor, ajudas em dúvidas bestas e empréstimo de material. Em especial aos profs
9 Isabela, Márcia, Valéria, Zão, James, Rosana e Maurício.

10 Ao prof. Emygdio pelas ajudas nas análises de som e por encher minha cabeça
11 com idéias de novos projetos. E ao prof. Evandro Maia, possivelmente o culpado por
12 colocar essa “sementinha” de bióloga dentro de mim.

13 Ao Mauro, pela compreensão nas muitas semanas ausente, pelas viagens
14 magníficas durante o mestrado, que garantiram a minha sanidade mental e pela
15 paciência nas semanas finais; Aos meus pais e irmãos, por toda a minha formação, seja
16 na vontade de conhecer, na habilidade de discutir fatos, ajudas com estatística e
17 softwares. Aos meus sogros, cunhados e novos primos, que mesmo sem compreenderem
18 o meu trabalho, me apoiaram nessa empreitada.

19 As minhas amigas tão queridas Carla, Penta, Carol e Flávia, pelo apoio
20 incondicional. Aos meus amigos mesmo que distantes... que em qualquer parte do
21 mundo me apoiaram com palavras doces e de incentivo (Claudivã, Adriano, Anderson,
22 Marcelo, Nelson, Tiago R., Tiago O., Fernando, Jamila e Carol) e por muitas vezes me
23 fizeram companhia madrugadas adentro. Especialmente ao Nelson por toda a ajuda e
24 companheirismo.

25 Aos amigos do PPGECO (Daniele, Juliana, Izabella, Janaína, Alcides, Josias,
26 Marcos, Peterson, Renato, Ricardo e Tico) pelo companheirismo e compreensão quando
27 por vezes receberam respostas atravessadas. Amigos que participaram de toda esta etapa
28 da minha vida. Amizades que duraram, mesmo quando pouco nos víamos.
29 Especialmente ao Peterson e a Fer, pelas agradáveis discussões herpetológicas.

30 Aos herpetólogos: Rodrigo Lingnau, por todo o apoio e ajuda, seja na
31 dissertação ou em outras publicações; Juliana Zina pelos conhecimentos em campo e
32 material emprestado e Renato Bérnils pelas palavras de incentivo e confiança.

33 A FBPN, nas pessoas de Zuleika, Paulo, Lucas, Seu Lino, Seu Pedrinho, Jandir,
34 Dona Helô e D. Marlene por me acolherem tão bem durante as semanas que passei na
35 reserva. A Manuela e Joana pela amizade e companhia nas semanas de isolamento.

36 E aos meus tão queridos ajudantes de campo, que possuem uma importante
37 participação na coleta dos dados (Amanda, Carine, Elisa e Nelson).

38 Muito Obrigada!

39

40 **Introdução**

41 O estudo da biologia reprodutiva de anfíbios anuros compreende todos os
42 aspectos associados com a atividade de reprodução. Podem envolver, por exemplo, o
43 conhecimento da temporada reprodutiva (Bernarde & Machado 2001; Wogel et al.
44 2002; Toledo et al. 2003; De-Carvalho et al. 2008), o turno de vocalização (Cardoso &
45 Martins 1987; De-Carvalho et al. 2008), o padrão temporal da atividade de reprodução
46 (Pombal & Haddad 2005) e o modo reprodutivo das espécies (Pombal & Haddad 2005;
47 De-Carvalho et al. 2008). Podem abordar ainda os diversos tipos de vocalizações e seus
48 contextos de emissão (Bastos et al. 2003; Lingnau & Bastos 2003; Lingnau et al. 2004;
49 Costa et al. 2006; Lingnau & Bastos 2007), a influência sofrida devido a fatores
50 abióticos (Navas & Bevier 2001; Bastos et al. 2003; Lingnau et al. 2004) e podem
51 envolver a descrição de comportamentos sociais como: corte (Costa et al. 2006), briga
52 (Toledo & Haddad 2005a), formação de casais (Costa et al. 2006), postura de ovos
53 (Costa et al. 2006) e características morfológicas das diferentes fases da vida (Buskirk
54 2000; Leips et al. 2000; Nomura et al. 2003). Além disso, podem ser abordados também
55 fatores quantitativos relativos as relações de fecundidade (Pombal & Haddad 2005,
56 Camargo et al. 2008) e identificar fatores que tenham efeito sobre a seleção sexual
57 (Monnet & Cherry 2002; Byrne 2004).

58 O período de atividade pode variar entre espécies diurnas (Costa et al. 2006;
59 Hartmann et al. 2006; Lingnau & Bastos 2007) e noturnas (Guimarães & Bastos 2003,
60 Lingnau et al. 2004; Brasileiro & Martins 2006). A temporada reprodutiva é nas épocas
61 mais quentes e úmidas para a maioria das espécies brasileiras (Wogel et al. 2002;
62 Giaretta & Menin 2004) e padrões temporais de comportamento reprodutivo podem ser
63 em um gradiente que varia de: prolongado, quando se estende por várias semanas; a

64 explosivo, quando se estende por poucos dias (Wells 1977), e em geral possui
65 características comportamentais associadas como um número grande de casais
66 simultaneamente em amplexo, machos em procura ativa por fêmeas e vocalizações
67 sobrepostas (Pombal & Haddad 2005). Ou pode ser contínuo onde se tem fêmeas com
68 ovos, desovas e girinos o ano todo, oportunistas onde a espécie entra em atividade
69 reprodutiva dependendo das condições ambientais, ou esporádicas, quando estão em
70 atividade ocasionalmente (Crump 1974).

71 Os modos reprodutivos descritos para espécies de anuros são muitos e levam em
72 consideração fatores como: características da desova (e.g., se em ninho de espuma ou se
73 livre na água); local de deposição dos ovos (e.g., se no solo, na água, em tocas
74 subterrâneas); características do girino (se endotrófico ou exotróficos); local de
75 desenvolvimento do girino (e.g., em ambiente lântico ou lótico) e cuidado parental,
76 quando este se faz presente (Haddad & Prado 2005).

77 A vocalização é um mecanismo de comunicação eficiente (Ryan 2001) e é
78 altamente desenvolvida entre os anuros (Haddad & Giaretta 1999). As diversas funções
79 da vocalização podem ser, por exemplo, a atração de parceiros sexuais (Haddad &
80 Cardoso 1992; Duellman & Trueb 1994; Schwartz 1994; Brenowitz & Rose 1999), nas
81 interações agressivas, relativas à defesa ou disputa de sítios de vocalização (Bastos &
82 Haddad 2001; Guimarães & Bastos 2003) e desova (Martins et al. 1998), de forma a
83 definir vencedores em duelos e assim evitar as interações físicas que podem ser
84 prejudiciais para ambos os combatentes (Bastos & Haddad 2002).

85 A grande variedade comportamental exibida pelas diferentes espécies de anuros
86 pode envolver complexas comunicações vocais, visuais, químicas e táteis (Ryan 1985b;
87 Haddad & Sawaya 2000; Giaretta & Kokubum 2004; Lucas et al. 2008; Kokubum &
88 Souza 2008). A descrição de comportamentos sociais como corte (Costa et al. 2006),

89 briga (Toledo & Haddad 2005b), formação de casais (Costa et al. 2006), postura de
90 ovos (Costa et al. 2006) e cuidado dos pais com a prole (Jungfer & Weygoldt 1999;
91 Gibson & Buley 2004, Santos & Amorim 2006) não são incomuns, mas ainda estão
92 longe de serem conhecidos para todas as espécies.

93 Considerando a importância de conhecer as peculiaridades da biologia de cada
94 espécie, garantindo assim que estas sejam conservadas e a necessidade de conhecimento
95 de base em Unidades de Conservação para seu correto manejo, este trabalho pretende
96 preencher as lacunas de informação sobre *Physalaemus spiniger* na Reserva Natural
97 Salto Morato, Estado do Paraná, Brasil.

98 O Gênero *Physalaemus*

99 O gênero *Physalaemus*, depois da revisão de Grant et al. (2006), faz parte da
100 família Leiuperidae, mas já fez parte da família Leptodactylidae, juntamente com
101 *Eupemphix* e *Engystomops* que caracterizavam os pequenos leptodactídeos que
102 habitavam áreas abaixo de 1200 m, desde o sul do México ao norte da Argentina
103 (Lynch, 1970).

104 O gênero *Physalaemus* foi criado por Fitzinger (1826) para uma única espécie,
105 *P. cuvieri* que foi caracterizada pela presença de dedos delgados. O gênero *Eupemphix*
106 foi descrito por Steindachner (1863) para as espécies *E. nattereri* e *E. petersi*. Em 1970,
107 Lynch uniu as espécies do gênero *Engystomops* Jiménez-de-la-Espada, 1872,
108 *Eupemphix* Steindachner, 1863 e *Physalaemus* Fitzinger, 1826 em um único gênero
109 *Physalaemus* e reconheceu quatro grupos de espécies. A composição destes grupos
110 foram discutidas quanto a sua filogenia por diversos autores (Heyer 1974; 1975;
111 Canatella & Duellman 1984; Canatella et al. 1998; Tárano & Ryan 2002), inclusive com
112 o uso de aloenzimas (Cannatella et al. 1998) e sugeriram que o gênero possuía dois

113 grupos monofiléticos: o grupo *Physalaemus pustulosus* e as demais espécies. Desde a
 114 divisão proposta por Lynch (1970) muitas espécies foram descritas e alocadas em um
 115 desses grupos (Nascimento et al. 2005).

116 Nascimento et al. (2005) fazem uma revisão do gênero, usando análises
 117 morfométricas, morfologia externa, padrão de coloração e características ósseas e
 118 propõem um novo arranjo das espécies de *Physalaemus*, reorganizando-as em sete
 119 grupos distintos e revalidando os gêneros *Engystomops* Jiménez-de-la-Espada, 1872,
 120 para acomodar as espécies do grupo *Physalameus pustulosus* (*sensu* Lynch, 1970), e
 121 *Eupemphix* Steindachner, 1863, para acomodar *E. nattereri* Steindachner, 1863.

122 Os sete grupos do gênero *Physalaemus* são: grupo *P. albifrons* (quatro espécies),
 123 *P. cuvieri* (nove espécies), *P. deimaticus* (três espécies), *P. gracilis* (cinco espécies), *P.*
 124 *henselii* (três espécies), *P. olfersii* (quatro espécies) e *P. signifer* (10 espécies)
 125 (Nascimento et al. 2005).

126 Desde 2005 quatro novas espécies de *Physalaemus* foram descritas.
 127 *Physalaemus insperatus* Cruz, Cassini, & Caramaschi, 2008 que pertence ao grupo *P.*
 128 *olfersii* e *P. angrensis* Weber, Gonzaga & Carvalho e Silva 2005 (Weber et al. 2005), *P.*
 129 *camacan* Pimenta, Cruz, & Silvano 2005 (Pimenta et al. 2005) e *P. irroratus* Cruz,
 130 Nascimento & Feio 2007 (Cruz et al. 2007) que fazem parte do grupo *P. signifer*. Este
 131 grupo aumentou seu número de 10 (Nascimento et al. 2005) para 13 espécies (Tabela 1)
 132 (Nascimento et al. 2005; Pimenta et al. 2005; Weber et al. 2005; Cruz et al. 2007).

133

134 Tabela 1 – lista das espécies do grupo *Physalaemus spiniger* (*sensu* Nascimento et al.
135 2005).

136	Espécies do grupo <i>P. signifer</i> (Nascimento et al. 2005)
	<i>Physalaemus angrensis</i> Weber, Gonzaga & Carvalho e Silva 2005
	<i>Physalaemus atlanticus</i> Haddad & Sazima 2004
	<i>Physalaemus bokermanni</i> Cardoso & Haddad 1985
	<i>Physalaemus caete</i> Pombal & Madureira 1997
	<i>Physalaemus camacan</i> Pimenta, Cruz & Silvano 2005
	<i>Physalaemus crombiei</i> Heyer & Wolf, 1989
	<i>Physalaemus irroratus</i> Cruz, Nascimento & Feio 2007
	<i>Physalaemus maculiventris</i> (Lutz 1925)
	<i>Physalaemus moreirae</i> (Miranda-Ribeiro 1937)
	<i>Physalaemus nanus</i> (Boulenger 1888)
	<i>Physalaemus obtectus</i> Bokermann 1966
	<i>Physalaemus signifer</i> (Girard 1853)
	<i>Physalaemus spiniger</i> (Miranda-Ribeiro 1926)

137 O grupo *P. signifer* possui tamanho de pequeno a moderado (14,9 a 28,5 mm no
138 comprimento rostro-cloacal), o corpo delgado, ausência de tubérculos tarsais, presença
139 de tubérculos metatarsais cônicos sem margens córneas, presença de pregas tarsais, saco
140 vocal bem desenvolvido (exceto em *P. bokermanni*) e glândulas inguinais que variam
141 de pequenas a grandes e estão associadas a ocelos negros. (Cruz et al. 2007). O grupo
142 distribui-se dentro do domínio de Floresta Atlântica (*sensu* Ab'Saber 1977) desde o
143 estado de Alagoas ao Rio Grande do Sul (Cruz et al. 2007).

144 A espécie *Physalaemus spiniger*

145 A espécie *Physalaemus spiniger* (Miranda Ribeiro 1926) pertence ao grupo *P.*
146 *signifer*. Foi descrita em 1926 por Miranda-Ribeiro sob o nome de *Engystomops*
147 *spinigera*, na localidade de Iguape, São Paulo. Foi re-descrita por Haddad e Pombal
148 (1998), os quais reconhecem e descrevem três modos reprodutivos para a espécie: modo
149 11 (Haddad & Prado 2005) que consiste em ninhos de espuma em poças e girinos

150 exotróficos desenvolvendo nas poças, modo 14 (Haddad & Prado 2005) ninho de
 151 espuma em água acumulada nas axilas das bromélias terrestres com girinos se
 152 desenvolvendo nas poças e o modo 28 (Haddad & Prado 2005), ninho de espuma em
 153 locais úmidos no chão da floresta, próximo a poça e girinos se desenvolvendo nas poças
 154 (Haddad & Prado 2005).

155 Além disso, o único trabalho realizado diretamente com a espécie foi a descrição
 156 de seu cariótipo e da região organizadora de nucléolos (Silva et al. 2000), que mostra
 157 que *P. spiniger* apresenta 22 pares de cromossomos.

158 A maioria das espécies do gênero *Physalaemus* apresenta a temporada
 159 reprodutiva durante a estação úmida e quente (e.g Bokermann 1962; 1967; Cardoso
 160 1981; Caramaschi et al. 1991; Barreto & Andrade 1995; Feio et al. 1999; Wogel et al.
 161 2002, Giaretta & Menin 2004; Haddad & Sazima 2004; Brasileiro & Martins 2006),
 162 porém, algumas espécies reproduzem no final da estação das chuvas (Maneyro et al.
 163 2008). Para a maioria das espécies do gênero é registrada atividade noturna (e.g
 164 Bokermann 1962; 1967; Cardoso 1981; Caramaschi et al. 1991; Barreto & Andrade
 165 1995; Feio et al. 1999; Wogel et al. 2002; Giaretta & Menin 2004; Brasileiro & Martins
 166 2006) exceto *P. riograndensis* que foi registrada vocalizando durante o dia (Barrio
 167 1965) e a reprodução é prolongada (Barrio 1965; Wogel et al 2002; Camargo et al 2005;
 168 Brasileiro & Martins 2006). Os modos reprodutivos que ocorrem no gênero são 11, 14 e
 169 28 (Haddad & Prado 2005), sendo o modo 11 (ninho de espuma na água, ancorados na
 170 vegetação) o mais comum entre as espécies (*P. atlanticus*, *P. centralis*, *P. cuvieri*,
 171 *P. albonotatus*, *P. gracilis*, *P. fernadezae*, *P. henseli*, *P. rupestris*, *P. signifer*, *P. caete* e
 172 *P. petersi*). A espécie com maior variedade de modos reprodutivos é *Physalameus*
 173 *spiniger* que apresenta três modos reprodutivos, porém não é incomum que as espécies
 174 apresentem modos reprodutivos alternativos [e.g. *P. atlanticus* que apresenta também a

desova no folhíço úmido próximo a poças (Haddad & Sazima 2004) (modo 28); *P. caete* que apresenta também as desovas em buracos de árvores próximos ao chão (Pombal & Madureira 1997) (variação do modo 14); *P. erythros* que apresenta desovas em fendas de rochas (Baeta et al. 2007) (variação do modo 14)].

Certamente a espécie mais estudada da família Leiuperidae é *Engystomops pustulosus* para a qual são conhecidos a vocalização (seus tipos, variações e influencias), o comportamento de corte e formação de casais, os fatores de seleção sexual, o comportamento da desova, o modo reprodutivo, os fatores de seleção sexual, o comportamento de corte e de briga (Drewry et al.1982; Ryan 1983,1985a; Ryan & Rand 1990; Sun et al. 1995; Cannatella et al., 1998; Ryan & Rand, 1999; Bosch et al. 2000; Dillon & Fiaño 2000; Marsh 2001;Marsh et al. 2001; Wilczynski et al. 2001;Gridi-Papp et al. 2006; Lynch et al. 2006; Prohl et al. 2006; Ron et al. 2006; Bernal et al. 2007; Ryan et al. 2007; Cummings et al. 2008).

Para algumas outras espécies da família há um conhecimento significativo sobre a biologia reprodutiva de forma geral [*P. centralis* (Brasileiro & Martins 2006); *P. signifer* (Wogel et al. 2002); *P. atlanticus* (Haddad & Sazima 2004), *P. cuvieri* (Barreto & Andrade 1995); *P. cf. marmoratus* (Giaretta & Menin 2004)], aspectos da vocalização (Funk et al. 2005, Bionda et al. 2006), seleção sexual (Tárano & Herrera 2003) e esforço reprodutivo (Camargo et al. 2008). Porém, para a grande maioria das espécies o conhecimento ainda é incipiente.

O objetivo do presente estudo é obter informações sobre a biologia de *P. spiniger*, enfocando principalmente o aspecto acústico, com a caracterização do repertório da espécie e dos fatores que influenciam nas vocalizações; os aspectos morfológicos, com a caracterização morfológica da população de *P. spiniger* residente na Reserva Natural Salto Morato em comparação com demais populações desta espécie;

200 e aspectos reprodutivos, com a caracterização da deposição dos ovos e da desova, dos
 201 ovos e do sucesso de fertilização, além da descrição da corte, amplexo e desova.

202 Tendo em vista a grande complexidade vocal apresentada por outras espécies da
 203 família (e.g., *E. pustulosus*) e da já conhecida plasticidade em modos reprodutivos
 204 apresentados por *P. spiniger*, esperamos que a espécie apresente comportamento de
 205 corte semelhante as demais espécies da família (com atividades acústicas), e um
 206 repertório vocal variado (com a vocalização de briga, além das vocalizações já
 207 conhecidas) como outras espécies da família.

208 **Referências**

- 209 Ab'Saber, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira
 210 aproximação. Geomorfologia 52:1-23.
- 211 Baêta, D., Lourenço, A. C., & Nascimento, L. B. 2007. The tadpole and advertisement
 212 call of *Physalaemus erythros* Caramaschi, Feio & Guimaraes-Neto, 2003
 213 (Amphibia, Anura, Leiuperidae). Zootaxa 1623: 39-46.
- 214 Barreto, L. & Andrade, G. V. 1995. Aspects of the reproductive biology of
 215 *Physalaemus cuvieri* (Anura: Leptodactylidae) in northeastern Brazil. Amphibia-
 216 Reptilia 16 (1): 67-76
- 217 Barrio, A. 1965. El género *Physalaemus* (Anura, Leptodactylidae) en la Argentina.
 218 Physis 25: 421-448.
- 219 Bastos, R. P. & Haddad, C. F. B. 2001. Larvas de *Scinax rizibilis* (Bokermann) (Anura,
 220 Hylidae): avaliando o efeito parental. Revista Brasileira de Zoologia 18: 1127-
 221 1133.

- 222 Bastos, R. P. & Haddad, C. F. B. 2002. Acoustic and aggressive interactions in *Scinax*
223 *rizibilis* (Anura: Hylidae) during the reproductive activity in southeastern Brazil.
224 *Amphibia-Reptilia* 23: 97-104.
- 225 Bastos, R. P., Bueno, M. A. F., Dutra S. L. & Lima, L. P. 2003. Padrões de vocalização
226 de anúncio em cinco espécies de Hylidae (Amphibia: Anura) do Brasil Central.
227 Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia
228 16: 39-51.
- 229 Bernal, X. E., Rand, S. A., & Ryan, M. J. 2007. Sexual Differences in the Behavioral
230 Response of Túngara Frogs, *Physalaemus pustulosus*, to Cues Associated with
231 Increased Predation Risk. *Ethology* 113 (8): 755-763.
- 232 Bernarde, P. S. & Machado, R. A. 2001. Riqueza de espécies, ambientes de reprodução
233 e temporada de vocalização da anurofauna em Três Barras do Paraná, Brasil
234 (Amphibia: Anura). *Cuadernos de Herpetología* 14: 93–104.
- 235 Bionda, C., Salas, N., & Tada, I. 2006. Variación bioacústica en poblaciones de
236 *Physalaemus biligonigerus* (Anura: Ceptodactylidae) em Córdoba, Argentina.
237 *Revista Española de Herpetología* 20: 95-104.
- 238 Bokermann, W. C. 1962. Observações Biológicas sobre “*Physalaemus cuvieri*”
239 Fitz, 1826 (Amphibia, Salientia). *Revista Brasileira de Biologia* 22 (4): 391-339.
- 240 Bokermann, W. C. 1967. Três novas espécie de “*Physalaemus*” do sudeste Brasileiro.
241 *Revista Brasileira de Biologia* 27 (2): 135-143.

- 242 Bosch, J., Rand, A. S. & Ryan, M. J. 2000. Acoustic competition in *Physalaemus*
 243 *pustulosus*, a differential response to calls of relative frequency. *Ethology* 106:
 244 865-871.
- 245 Brasileiro, C. A. & Martins, M. 2006. Breeding biology of *Physalaemus centralis*
 246 Bokermann, 1962 (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Brazil. *Journal of*
 247 *Natural History* 40 (17-18): 1199-1209.
- 248 Brenowitz, E. A. & Rose, G. J. 1999. Female choice and plasticity of male calling
 249 behaviour in the pacific treefrog. *Animal Behaviour* 57: 1337-1342.
- 250 Buskirk, J. V. 2000. The Costs of an Inducible Defense in Anuran Larvae. *Ecology* 81
 251 (10): 2813-2821.
- 252 Byrne, P. G. 2004 Intrasexual selection and group spawning in quacking frogs (*Crinia*
 253 *georgiana*). *Behavioral Ecology* 15 (5): 872-882.
- 254 Camargo, A., Naya, D. E., Canavero, A., Rosa, I. & Maneyro, R. 2005. Seasonal
 255 activity and the body size–fecundity relationship in a population of *Physalaemus*
 256 *gracilis* (Boulenger, 1883)(Anura, Leptodactylidae) from Uruguay. *Annales*
 257 *Zoologici Fennici* 42: 513-521.
- 258 Camargo, A., Sarroca, M., & Maneyro, R. 2008. Reproductive effort and the egg
 259 number vs. size trade-off in *Physalaemus* frogs (Anura: Leiuperidae). *Acta*
 260 *Oecologica* 34 (2): 163-171.
- 261 Canatella, D. C. & Duellman, W. E. 1984. Leptodactylid frogs of the genus
 262 *Physalaemus pustulosus* group. *Copeia* 1984 (4): 902-921.

- 263 Cannatella, D. C., Hillis, D., Chippindale, P. T., Weigt, L., Rand, A. S., Ryan, M. J.,
264 1998. Phylogeny of Frogs of the *Physalaemus pustulosus* Species Group With
265 an Examination of Data Incongruence. *Systematic Biology* 47 (2): 311-335.
- 266 Cardoso, A. J. 1981. Biologia e sobrevivência de *Physalaemus cuvieri* (Fitz.) 1826
267 (Amphibia, Anura) na natureza. *Ciência e Cultura* 33: 1224-1228.
- 268 Cardoso, A. J. & Martins J. E. (1987) Diversidade de anuros durante o turno de
269 vocalizações, em comunidade neotropical. *Papéis avulsos de Zoologia, São*
270 *Paulo* 36 (23): 270-285.
- 271 Caramaschi, U., Carcerelli, L. C. & Feio, R. N. 1991. A new species of *Physalaemus*
272 (Anura: Leptodactylidae) from Minas Gerais, Southeastern Brasil. *Herpetologica*
273 47 (2): 148-151.
- 274 Costa, R. C. Facure, K. G. & A. A. Giaretta 2006. Vocalização e descrição do girino de
275 *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) no sul de Goiás. *Biota*
276 *Neotropica* 6(1) Disponível em:
277 <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n1/pt/abstract?article+bn00506012006> .
278 ISSN 1676-061
- 279 Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community.
280 *Miscellaneous Publications of the Museum of Natural. History of the. University*
281 *of Kansas* 61: 1-68.
- 282 Cruz, C. A. G., Nascimento, L. B. & Feio, R. N. 2007. A new species of the genus
283 *Physalaemus* Fitzinger, 1826 (Anura, Leiuperidae) from Southeastern Brazil.
284 *Amphibia- Reptilia* 28: 457-465.

- 285 Cummings, M. E., Bernal, X. E., Reynaga, R., Rand, a. S., & Ryan, M. J. 2008. Visual
286 sensitivity to a conspicuous male cue varies by reproductive state in
287 *Physalaemus pustulosus* females. The Journal of Experimental Biology 211 (8):
288 1203-10.
- 289 De-Carvalho, C. B., Freitas, E. B., Faria, R. B., Batista, R. C., Batista, C.C., Coelho, W.
290 A. & Bocchiglieri, A. 2008. História natural de *Leptodactylus mystacinus* e
291 *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) no Cerrado do Brasil Central.
292 Biota Neotropica 8 (3): 105-115.
- 293 Dillon, M. E. & Fiaño, J. 2000. Oviposition Site Selection by the Túngara Frog
294 (*Physalaemus pustulosus*). Copeia 2000 (3): 883-885.
- 295 Drewry, G. E., Heyer, W. R. & Rand, A. S. 1982. A funcional Analysis of the Complex
296 Call of the Frog *Physalaemus pustulosus*. Copeia 1982 (3): 636-645.
- 297 Duellman, W. E. & Trueb, L. 1994. Biology of Amphibians. New York. McGraw-Hill
298 Book Company. 679p.
- 299 Feio, R. N., Pombal Jr, J. P., & Caramaschi, U. 1999. New *Physalaemus* (Anura:
300 Leptodactylidae) from the Atlantic Forest of Minas Gerais. Copeia 99: 141-145.
- 301 Frost, D. R. 2002. Amphibian species of the world: an online reference. v2.21.
302 Disponível em: <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>>.
- 303 Funk, W. C., & Angulo, A. 2008. Comparison of morphology and calls of two cryptic
304 species of *Physalaemus* (Anura: Leiuperidae). Herpetologica 64 (3): 290-304.

- 305 Giaretta, A., & Menin, M. 2004. Reproduction, phenology and mortality sources of a
306 species of *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae). Journal of Natural History 38
307 (13): 1711-1722.
- 308 Giaretta, A. A. & Kokubum, M. N. C. 2004. Reproductive ecology of *Leptodactylus*
309 *furnarius* Sazima & Bokermann, 1978, a frog that lay eggs in underground
310 chambers (Anura, Leptodactylidae). Herpetozoa 16: 115-126.
- 311 Gibson, R. C & Buley, K. R. 2004. Maternal Care and Obligatory Oophagy in
312 *Leptodactylus fallax*: A New Reproductive Mode in Frogs. Copeia 1: 128-135.
- 313 Grant, T., Frost, D. R., Caldwell, J. P., Gagliardo, R., Haddad, C. F. B., Kok, P. J. R.,
314 Means, B. D., Noonan, B. P., Schargel, W., & Wheeler, W. C. 2006.
315 Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Anura:
316 Athesphatanura: Dendrobatidae). Bulletin of the American Museum of Natural
317 History 299: 184-203.
- 318 Gridi-Papp, M., Rand, A., & Ryan, M. J. 2006. Complex call production in the túngara
319 frog. Nature 441: 441038-441038.
- 320 Guimarães, D. L. & Bastos, R. P. 2003. Vocalizações e interações acústicas em *Hyla*
321 *raniceps* (Anura: Hylidae) durante a atividade reprodutiva. Iheringia 93 (2): 149-
322 158.
- 323 Haddad C. F. B. & Cardoso A. J. 1992. Female choice in *Hyla minuta* (Amphibia:
324 Anura). Acta Zoologica Lilloana 41: 81-91.

- 325 Haddad, C. F. B. & Giaretta, A. A. 1999. Visual and acoustic communication in the
326 Brazilian torrent frog, *Hylodes asper* (Anura; Leptodactylidae) *Herpetologica* 55
327 (3): 324-333.
- 328 Haddad, C. F. B. & Pombal Jr, J. P. 1998. Redescription of *Physalaemus spiniger*
329 (Anura:Leptodactylidae) and Description of two new reproductive modes.
330 *Journal of Herpetology* 32 (4): 557-565.
- 331 Haddad, C. F. B., & Prado, C. P. A. 2005. Reproductive modes in frogs and their
332 unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience* 55 (3): 207-217.
- 333 Haddad, C. F. B & Sazima, I. 2004. A new species of *Physalaemus* (Amphibia:
334 Leptodactylidae) from the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Zootaxa* 12:
335 5326-5326.
- 336 Haddad, C. F. B. & Sawaya, R. J. 2000. Reproductive Modes of Atlantic Forest Hylid
337 Frogs: A General Overview and the Description of a New Mode *Biotropica* 32
338 (4b): 862–871.
- 339 Hartmann, M. T., Hartmann, P. A. & Haddad C. F. B. 2006 Repertório vocal de
340 *Hylodes phyllodes* (Amphibia, Anura, Hylodidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*
341 46 (17): 203-209.
- 342 Heyer, W. R. 1974. Relationships of the *marmoratus* species group (Amphibia,
343 Leptodactylidae) within the subfamily Leptodactylinae. *Natural History*
344 *Museum of Los Angeles County Contributions in Science* 253: 1-46.
- 345 Heyer, W. R. 1975. A preliminary analysis of the intrageneric relationships of the frog
346 family Leptodactylidae. *Smithsonian Contributions to Zoology* 199: 1-55.

- 347 Jungfer, K. H. & Weygoldt, P. 1999. Biparental care in the tadpole-feeding Amazonian
348 treefrog *Osteocephalus oophagus*. *Amphibia-Reptilia* 20: 235-249.
- 349 Kokubum, M. N. C. & Souza, M. B. 2008. Reproductive ecology of *Leptodactylus* aff
350 *hylaedactylus* (Anura, Leptodactylidae) from an open area in Northern Brazil.
351 *South American Journal of Herpetology* 3: 15–21.
- 352 Leips, J., McManus, M.G. & Travis, J. 2000. Response of Treefrog Larvae to Drying
353 Ponds: Comparing Temporary and Permanent Pond Breeders. *Ecologia* 81 (11):
354 2997-3008.
- 355 Lingnau, R. & Bastos, R. P. 2003. Vocalizações de duas espécies de anuros do sul do
356 Brasil (Amphibia hylidae). *Arquivos do Museu Nacional* 61 (3): 203-207.
- 357 Lingnau, R. & Bastos, R. P. 2007. Vocalizations of the brasilian torrent frog *Hylodes*
358 *heyeri* (Anura:Hylodidae): Repertorie and influence of air temperature on
359 advertisement call variation. *Journal of Natural Hystory* 41 (17-20): 1227-1235
- 360 Lingnau, R., Guimarães L. D. & Bastos R. P. 2004. Vocalizações de *Hyla werneri*
361 (Anura, Hylidae) no sul do Brasil. *Phyllomedusa* 3 (2): 115-120.
- 362 Lucas, E. M., Brasileiro, C. A., Oyamaguchia, H. M. & Martins, M. 2008. The
363 reproductive ecology of *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae): new
364 data from natural temporary ponds in the Brazilian Cerrado and a review
365 throughout its distribution. *Journal of Natural History* 42 (35–36): 2305–2320.
- 366 Lynch, J. D. 1970. Systematic status of the American leptodactylid frog genera
367 *Engystomops*, *Eupemphix*, and *Physalaemus*. *Copeia* 3: 488-496.

- 368 Lynch, K. S., Crews, D., Ryan, M. J., & Wilczynski, W. 2006. Hormonal state
369 influences aspects of female mate choice in the Túngara Frog (*Physalaemus*
370 *pustulosus*). *Hormones and behavior* 49 (4): 450-457.
- 371 Maneyro, R., Núñez, D., Borteiro, C., Tedros, M., & Kolene, F. 2008. Advertisement
372 call and female sexual cycle in Uruguayan populations of *Physalaemus henselii*
373 (Anura, Leiuperidae). *Iheringia* 98 (2): 210-214.
- 374 Marcelino, V., Haddad, C. F. B. & Alexandrino, J. 2009 Geographic Distribution and
375 Morphological Variation of Striped and Non-Striped Populations of the
376 Brazilian Atlantic Forest Treefrog *Hypsiboas bischoffi* (Anura: Hylidae). *Journal*
377 *of Herpetology* 43 (2): 351-361.
- 378 Marsh, D. M. 2001. Behavioral and demographic responses of Túngara frogs to
379 variation in pond density. *Ecology* 82 (5): 1283-1292.
- 380 Marsh, D. M., Fegraus, E. H., & Harrison, S. 1999. Effects of breeding pond isolation
381 on the spatial and temporal dynamics of pond use by the tungara frog
382 *Physalaemus pustulosus*. *Journal of Animal Ecology* 68: 804-814.
- 383 Martins, M. 1998. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima
384 (Amphibia: Anura). *Revista Brasileira de Biologia* 48 (4): 969-977.
- 385 Monnet, J. & Cherry, M. I. 2002. Sexual size dimorphism in anurans. *Proceedings of*
386 *the Royal Society B* 269 (1507): 2301-2307
- 387 Nascimento, L. B., Caramaschi, U., & Cruz, C. A. G. 2005. Taxonomic review of the
388 species groups of the genus *Physalaemus* Fitzinger, 1826 with the revalidation
389 of the genera *Engystomops* Jiménez-De La-Espada, 1872 and *Eupemphix*

- 390 Steindachner, 1863 (Amphibia Anura, Leptodactylidae) Arquivos do Museu
391 Nacional 63 (2): 297-320
- 392 Navas, C. A. & Bevier, C. R. 2001. Thermal dependency of calling performance in the
393 eurythermic frog *Colostetus subpunctatus*. Herpetologica 57: 384-395.
- 394 Nomura, F., Rossa-feres D. C. & Prado, V. H. M. 2003. The tadpole of *Physalaemus*
395 *fuscumaculatus* (Anura: Leptodactylidae), with a description of internal oral
396 morphology. Zootaxa 8: 1-8.
- 397 Pimenta, B. V., Cruz, C. A. & Silvano, D. L. 2005. A new species of the genus
398 *Physalaemus* Fitzinger, 1826 (Anura, Leptodactylidae) from the Atlantic Rain
399 Forest of southern Bahia, Brazil. Amphibia-Reptilia 26: 201-210.
- 400 Pombal Jr., J. P. & Haddad C. F. B. 2005. Estratégias e modos reprodutivos de anuros
401 (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do
402 Brasil. Papéis Avulsos de Zoologia 45 (15): 201-213.
- 403 Pombal Jr, J. P. & Madureira C. A. 1997. A new species of *Physalaemus* (Anura,
404 Leptodactylidae) from the Atlantic rain forest of Northeastern Brazil. Alytes 15
405 (3): 105-112
- 406 Prohl, H., Koshy, R. A., Mueller, U., Rand, A. S. & Ryan, M. J. 2006. Geographic
407 variation of genetic and behavioral traits in northern and southern túngara frogs.
408 Evolution 60 (8): 1669-1679.
- 409 Ron, S. R., Santos, J. C. & Cannatella, D. C. 2006. Phylogeny of the túngara frog genus
410 Engystomops (= *Physalaemus pustulosus* species group; Anura:
411 Leptodactylidae). Molecular Phylogenetics and Evolution 39 (2): 392-403.

- 412 Ryan, M. J. 1983. Sexual selection and communication in a neotropical frog *Physalaemus*
413 *pustulosus*. *Evolution* 37 (2): 261-272.
- 414 Ryan, M. J. 1985a. Energetic efficiency of vocalization by the frog *Physalaemus*
415 *pustulosus*. *Journal of Experimental Biology* 116: 47-52.
- 416 Ryan, M. J. 1985b. The Túngara frog: A Study in a Sexual Selection and
417 Communication. The University of Chicago Press, Chicago 51p.
- 418 Ryan, M. J. 2001. Anuran Communication. Smithsonian Institution Press, Washington,
419 London, 252p.
- 420 Ryan, M. J. & Rand, A. S. 1990. The sensory basis of sexual selection for complex calls
421 in the Túngara frog, *Physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory
422 exploitation). *Evolution* 44 (2): 305-314.
- 423 Ryan, M. J. & Rand, A. S. 1999. Phylogenetic influence on mating call preferences in
424 female túngara frogs. *Animal Behaviour* 57: 945-956.
- 425 Ryan, M. J., Bernal, X. E. & Rand, A. S. 2007. Patterns of mating call preferences in
426 túngara frogs, *Physalaemus pustulosus*. *Journal of Evolutionary Biology* 20 (6):
427 2235-2247
- 428 Santos, E. M. & Amorim, F. O. 2006. Cuidado parental em *Leptodactylus natalensis*
429 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Iheringia* 96(4): 491-494
- 430 Schwartz, J. J. 1994. Male advertisement and female choice in frogs: recent findings
431 and new approaches to the study of communication in a dynamic acoustic
432 environment. *American Zoologist* 34: 616-624.

- 433 Silva, A. P. Z., Baldissera Jr, F. A., Haddad, C. F. B & Kasahara, S. 2000. Karyotypes
434 and nucléolos organizer regions in four species of genus *Physalaemus* (Anura,
435 Leptodactylide). *Iherigia* 88: 159-164
- 436 Sun, L., Wilczynski, W., Rand, A. S. & Ryan, M. J. 1995. Trade-off in short- and long-
437 distance communication in túngara (*Physalaemus pustulosus*) and cricket (*Acris*
438 *crepitans*) frogs. *Behavioral Ecology* 11 (1): 102-109.
- 439 Tárano, Z. & Herrera, E. A. 2003. Female Preferences for Call Traits and Male Mating
440 Success in the Neotropical Frog *Physalaemus eneseftae*. *Ethology* 134: 121-134.
- 441 Tárano, Z. & Ryan, M. J. 2002. No pre-existing biases for heterospecific call traits in
442 the frog *Physalaemus eneseftae*. *Animal Behaviour* 64: 599–607.
- 443 Toledo, L. F. & Haddad, C. F. B. 2005a. Acoustic repertoire and calling site of *Scinax*
444 *fuscomarginatus* (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* 39 (3): 455-464.
- 445 Toledo, L. F., & Haddad, C. F. B. 2005b Reproductive biology of *Scinax*
446 *fuscomarginatus* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil. *Journal of*
447 *Herpetology* 39: 3029-3037.
- 448 Toledo, L. F., Zina, J. & Haddad, C. F. B. 2003. Distribuição temporal e espacial de
449 uma comunidade de anfíbios anuros no município de Rio Claro, São Paulo,
450 Brasil. *Holos Environment* 3(2): 197-212.
- 451 Toledo, L. F., Araújo, O. G. S., Guimarães, L. D., Lingnau, R. & Haddad, C. F. B.
452 2007. Visual and acoustic signaling in three species of Brazilian nocturnal tree
453 frogs (Anura, Hylidae). *Phyllomedusa* 6(1): 61-68.

- 454 Weber, L. N., Gonzaga, L. P., & Carvalho-e-Silva, S. P. 2005. A new species of
455 *Physalaemus* Fitzinger, 1826 from the lowland Atlantic Forest of Rio de Janeiro
456 state Brazil (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). Arquivos do Museu Nacional
457 63(4): 677-684.
- 458 Wells, K. D. 1977. The Social behavior of anuran amphibians. Animal Behaviour 25:
459 666-693.
- 460 Wilczynski, W., Rand, S. A. & Ryan, M. J. 2001. Evolution of Calls and Auditory
461 Tuning in the *Physalaemus pustulosus* Species Group. Brain Behavior and
462 Evolution 58: 137-151.
- 463 Wogel, H., Abrunhosa, P. A., & Pombal Jr, J. P. 2002. Atividade reprodutiva de
464 *Physalaemus signifer* (Anura Leptodactylidae) em ambiente temporário.
465 Iheringia 92(2): 57-60.

Informações editoriais

Capítulo 1

Título: *Physalaemus spiniger* (Anura: Leuiperidae): Uma rãzinha com repertório vocal acrobático

Periódico Previsto: Bioacustics ISSN: 0952-4622

Qualis: B1 - fator de impacto (2007) 1.263 (source: *Journal of Citation Reports* published by Thomson Scientific, June 2008).

Editorial: É dedicado ao estudo dos sons dos animais. Publica pesquisas originais e artigos de revisão, comentários, análises de equipamentos e informações sobre sons dos animais selvagens.

Línguas: Inglês

Categoria: *Paper*

Autor check-list:

<http://www.bioacoustics.info/mssubmit.html>

Capítulo 2

Título: Variações morfológicas das populações de *Physalaemus spiniger* (Anura: Leuiperidae)

Periódico Previsto: Herpetologica 0018-0831

Qualis: B1

Editorial: É dedicado a artigos sobre anfíbios e répteis.

Línguas: Inglês

Categoria: *Paper*

Autor check-list:

<http://www.hljournals.org/pdf/HL-Instructions-for-Authors.pdf>

Capítulo 3

Título: Biologia reprodutiva de *Physalaemus spiniger* (Anura, Leiuperidae), com a descrição de novo modo reprodutivo para o gênero

Periódico Previsto: Herpetologica 0018-0831

Qualis: B1

Editorial: É dedicado a artigos sobre anfíbios e répteis.

Línguas: Inglês

Categoria: *Paper*

Autor check-list:

<http://www.hljournals.org/pdf/HL-Instructions-for-Authors.pdf>

1 **Capítulo 1 - *Physalaemus spiniger* (Anura: Leiuperidae): Uma rãzinha com**
2 **repertório vocal acrobático**

3 Thais R. N. Costa^{1,3} & Luís Felipe Toledo^{1,2}

4

5 ¹Programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do
6 Paraná. Setor de Ciências Biológicas, Caixa Postal 19031, CEP 81531-980, Curitiba,
7 Paraná, Brasil. E-mail: thaisreginacosta@gmail.com

8

9 ²Museu de Zoologia “Prof. Adão José Cardoso”, Universidade Estadual de Campinas
10 (UNICAMP- IB), Rua Albert Einstein s/n, Campinas, São Paulo, CEP13083-863 E-
11 mail: toledolf2@yahoo.com

12

13 ³Correspondence: *e-mail: thaisreginacosta@gmail.com*

14

15 Revista adotada para formatação: Bioacustics

16

17 Abstract

18 Vocalizations of anurans are generally a conservative characteristic, without much
19 variation within a species. Only few species have a wide variation in the emission of the
20 advertisement call. *Physalaemus spiniger* calls were recorded in the field and analyzed.
21 We recognized and described five call types: advertisement (Ca), territorial (Ct), fight
22 (Cb), release (Cs), and courtship calls (Cc). These calls differ in duration, number of
23 pulses by note, and fundamental frequency (Fh1). The advertisement call presented a
24 wide variation in the physical structure, having six harmonics (Fh) with one to three
25 being visible and two to three non-visible in the sonogram. The higher intensity was
26 recorded between the Fh3 (1.27 kHz) and Fh4 (1.68 kHz). The call had an average of
27 237.63 ms and an average of 371.57 pulses. The frequency modulation observed was
28 ascending and/or descending and located in any region of the note. Advertisement calls
29 can be emitted with territorial calls, in which case the advertisement call had its
30 characteristics modified. We identified at least 22 different forms of variation of the
31 advertisement call. The function of this variation and of each of the observed patterns is
32 unclear, but it makes this species an excellent model for testing and remarkable, given
33 that, to our knowledge, only two other species can also perform such vocal acrobatics.

34

35 Key words: Amphibia, *Physalaemus*, vocalization, variation, advertisement call.

36

37 Resumo

38 As vocalizações dos anuros geralmente são conservadas e estereotipadas e somente
39 poucas espécies são conhecidas por possuírem uma grande variação na emissão de uma
40 mesma nota ou canto. Vocalizações de *Physalaemus spiniger* foram registradas em
41 campo e analisadas em laboratório. Foram reconhecidas e descritas cinco notas ou
42 cantos diferentes: anúncio (Ca); territorial (Ct); briga (Cb), soltura (Cs) e corte (Cc).
43 Essas notas diferem quanto a duração, o número de pulsos por canto e a frequência
44 fundamental (Fh1). Foi observada uma grande variação na estrutura física da nota A,
45 que apresentou até seis frequências harmônicas (Fh), sendo de uma a três visíveis e de
46 duas a três não visíveis. A maior intensidade sonora foi registrada entre o Fh3 (1,27
47 kHz) e Fh4 (1,68 kHz). A nota teve duração média de 237,63 ms e em média 371,57
48 pulsos. A nota A pode ocorrer em conjunto com a nota T, neste caso alterando suas
49 características físicas. As modulações de frequência nas notas A foram tanto
50 ascendentes como descendentes e localizadas em qualquer região da nota. Desta
51 maneira, identificamos pelo menos 22 formas diferentes de emissão do canto de
52 anúncio. A função desta variação e de cada um dos padrões observados ainda não está
53 clara, mas já torna esta espécie um excelente modelo para experimentação, visto que,
54 até onde sabemos, apenas outras duas espécies de anuros também podem realizar tais
55 acrobacias vocais.

56

57 PALAVRAS CHAVE: Amphibia, *Physalaemus*, vocalização, variação, canto de
58 anúncio.

59

60 Introdução

61 A produção de sons em anuros é primariamente uma forma de indicar a presença
62 de um indivíduo a outros da mesma espécie (Duellman & Trueb 1994). Entre os
63 anfíbios anuros a vocalização é o mais difundido e estudado mecanismo de
64 comunicação (Ryan 2001), e é desenvolvida principalmente em ocasiões onde a visão é
65 limitada (Haddad & Giaretta 1999).

66 Além de indicar a presença e localização de um indivíduo, a vocalização pode
67 ter diversas funções como a atração de parceiros sexuais (Haddad & Cardoso 1992;
68 Duellman & Trueb 1994; Schwartz 1994; Brenowitz & Rose 1999; Lingnau et al. 2004)
69 e como mecanismo de isolamento reprodutivo pré-zigótico (Oldham & Gerhardt 1975;
70 Wells 1977; Etges 1987; Cardoso & Viellard 1990; Bourne & York 2001). Também faz
71 parte de interações agressivas, relativas à defesa ou disputa de recursos limitados, como
72 sítios de desova (Martins et al. 1998) e de vocalização (Wells 1988; Bastos & Haddad
73 2001; Castellano et al. 2002; Guimarães & Bastos 2003; Lingnau et al. 2004). Neste
74 contexto, a vocalização pode ser capaz de definir vencedores em duelos antes mesmo de
75 haver interações físicas (Bastos & Haddad 2002; Wogel et al. 2002; Toledo & Haddad
76 2005; Brasileiro & Martins 2006), as quais podem levar a altos gastos energéticos
77 (Martins et al. 1998), injúrias (Martins et al. 1998), ou mesmo morte dos indivíduos
78 (Lutz 1960).

79 Algumas espécies de anuros apresentam uma gama ampla de repertório vocal,
80 emitindo cantos distintos, dependendo do contexto social (Wells 1977; Castellano et al.
81 2002; Bastos et al. 2003; Guimarães & Bastos 2003; Lingnau & Bastos 2003; Lingnau
82 et al. 2004; Wogel et al. 2004; Toledo & Haddad 2005; Costa et al. 2006; Hartmann et
83 al. 2006; Lingnau & Bastos 2007) que pode sofrer influências devido a fatores abióticos

(Navas & Bevier 2001; Guimarães & Bastos 2003; Toledo & Haddad 2005; Lingnau & Bastos 2007), o tamanho dos agregados reprodutivos (Wagner 1989, Boatright-Horowitz et al. 2000) e a distância do macho cantor mais próximo (Wagner 1989). Com relação aos fatores abióticos, diversos autores mostraram que as vocalizações podem sofrer influência da temperatura (Navas & Bevier 2001, Guimarães & Bastos 2003; Toledo & Haddad 2005; Lingnau & Bastos 2007), podendo alterar a taxa de repetição do canto (Bastos & Haddad 1995), o número e a duração das notas (Guimarães & Bastos 2003) e a duração do canto (Lingnau & Bastos 2007).

Apesar destas variações que podem ocorrer nas vocalizações, de forma geral os machos de anuros produzem vocalizações estereotipadas (Narins et al. 2000). Este padrão estereotipado pode conferir um aumento na capacidade de indicar a localização do emissor e imunidade da vocalização a ruídos (Narins et al. 2000), o que pode ser vantajoso quando da formação de agregados reprodutivos em ambientes com altos índices de ruído.

O canto de anúncio da maioria das espécies de anuros é constituído de uma nota única (e.g., *Hylodes heyeri* Haddad, Pombal & Bastos 1996 – Lingnau & Bastos 2007; *Scinax fuscomarginatus* (Lutz 1925) – Toledo & Haddad 2005), no entanto, algumas espécies podem apresentar maior complexidade no canto de anúncio (Narins & Capranica 1978; Ryan & Ryan 1981; Ryan 1983; Narins et al. 2000; Gridi-Papp et al. 2006). Por exemplo, para algumas espécies foram descritas de duas a três notas no canto de anúncio, como em *Dendropsophus minutus* (Peters 1872) (Haddad & Cardoso, 1992), *Eleutherodactylus coqui* Thomas 1966 (Narins & Capranica 1978) e *Engystomops pustulosus* Lynch 1970 (Ryan & Ryan 1981; Ryan 1983; Gridi-Papp et al. 2006). Para outras espécies foram observadas desde notas simples até múltiplas, como

em *Polypedates leucomystax* (Gravenhorst 1829) (Christensen-Dalsgaard et al. 2002; Narins et al. 1998; 2000) e *Smilisca sila* Duellman & Trueb 1966 (Tuttle & Ryan 1982).

Para as espécies do grupo *P. signifer* já foram publicados quatro diferentes tipos de canto. O canto de anúncio é conhecido para 12 das 13 espécies deste grupo (*P. angrensis* Weber, Gonzaga & Carvalho e Silva 2006, *P. atlanticus* Haddad & Sazima, 2004, *P. bokermanni* Cardoso & Haddad 1985, *P. camacan* Pimenta, Cruz & Silvano 2005, *P. crombiei* Heyer & Wolf 1989, *P. irroratus* Cruz, Nascimento & Feio 2007, *P. maculiventris* (Lutz, 1925), *P. moreirae* (Miranda-Ribeiro 1937), *P. nanus* (Boulenger 1888), *P. obtectus* Bokermann 1966, *P. signifer* (Girard 1853), *P. spiniger* (Miranda-Ribeiro 1926) (ver Cruz et al. 2007; Heyer & Wolf 1989; Heyer et al. 1990; Haddad & Pombal 1998; Pimenta et al. 2005; Pombal & Madureira 1997; Weber et al. 2005). Para *P. nanus*, há um segundo canto descrito além do canto de anúncio, porém os autores não apresentam o contexto em que esta vocalização foi emitida (Haddad & Pombal 1998). Para *P. signifer*, além do canto de anúncio, são descritos também os cantos territorial e o canto de briga (Wogel et al. 2002). Para *P. spiniger*, além do canto de anúncio, foi descrito também o canto de encontro (Haddad & Pombal 1998). Para as demais espécies do grupo não há outros cantos descritos.

Sendo assim, os objetivos deste trabalho foram: 1) identificar os diferentes tipos de vocalização de *Physalaemus spiniger* e seus contextos de emissão, 2) verificar a influência dos fatores abióticos nas vocalizações.

Métodos

Área de estudo

A área de estudo está inserida na RPPN Reserva Natural Salto Morato (RNSM), no município de Guaraqueçaba, Paraná, sul do Brasil (25°10'56.61"S a

132 48°17'51.80"W). Além desta área, foram realizadas observações em uma propriedade
133 particular vizinha à RNSM (25°11'7.04"S a 48°17'50.91"W). Ambas as áreas
134 pertencentes à Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba, dentro do bioma Mata
135 Atlântica em área com Floresta Ombrófila Densa Submontana (FBPN, 2001).

136 O clima é subtropical úmido, os verões são quentes e as geadas pouco frequentes
137 com uma tendência da concentração das chuvas nos meses de verão (entre dezembro e
138 fevereiro), no entanto sem uma estação seca bem definida. Os índices pluviométricos
139 mostram mais de 2000 mm anuais e a umidade relativa do ar média anual é de 85 %
140 (FBPN, 2001).

141 Os ambientes amostrados foram: Estrada da Figueira, que é pouco utilizada por
142 automóveis, onde ocorre o acúmulo de água em poças longas, estreitas e rasas, além de
143 poças adjacentes; Pastagem na propriedade particular vizinha, que teve o solo revolvido
144 com arado para a derrubada de *Braquiaria* sp., onde formaram-se valetas e a água se
145 acumula sob a vegetação gramínea baixa; e áreas planas e abertas, cobertas com
146 vegetação baixa e rasteira próximas ao alojamento.

147 As atividades de campo ocorreram entre os meses de agosto e novembro de 2008
148 e fevereiro e agosto de 2009. As vocalizações de *P. spiniger* foram gravadas com um
149 gravador cassete manual (Mega Star TCM 85) e microfone cardióide (Shure 8700), a
150 uma distância de aproximadamente 50 cm dos machos cantores. As vocalizações foram
151 gravadas em fita cassete em velocidade normal (4,8 cm/s). Em seguida foram
152 digitalizadas a 44 kHz e 16 bits de resolução. Foram analisadas pelo software Raven Pro
153 1.3, sendo que a configuração adotada para análise foi: brilho a 80 %, contraste a 80 % e
154 512 de FFT. A terminologia usada na descrição segue a apresentada em Toledo &
155 Haddad (2005) e as notas podem ser consideradas simples (quando formadas por

156 somente uma nota) ou compostas (quando formadas por duas notas, sem intervalos entre
157 elas).

158 Harmônicos (Fh) que tem maior intensidade acústica, portanto visíveis no
159 espectrograma, foram denominados de harmônicos visíveis. Os que possuem baixa
160 intensidade e não visíveis no espectrograma foram denominados de harmônicos não são
161 visíveis.

162 Para a descrição dos parâmetros acústicos, tais como duração da nota, número de
163 pulsos e frequência dominante foram analisados sempre os harmônicos visíveis.

164 A frequência fundamental e os harmônicos não visíveis foram determinados pela
165 fórmula: $Fhn = Fh_1 \cdot n$, onde Fh_1 é a frequência harmônica fundamental e n um número
166 inteiro (Tipler 1991). Os parâmetros acústicos são apresentados no formato de média \pm
167 desvio padrão.

168 Alguns parâmetros das vocalizações (duração da nota, frequência fundamental e
169 frequência dominante) foram relacionados à temperatura do ar no momento da gravação
170 e características físicas do macho em atividade de vocalização (CRC e massa), para
171 identificar a presença de correlação entre os fatores ambientais e/ou morfológicos nos
172 padrões da vocalização.

173 Quanto à influência de fatores extrínsecos, foram analisadas 90 notas de
174 anúncio, em quatro temperaturas diferentes (17,3; 18; 18,9 e 19,6 °C). Quanto aos
175 fatores intrínsecos, em relação ao comprimento rostro-cloacal (CRC), foram analisadas
176 75 notas de anúncio de seis indivíduos (16,92; 17,24; 17,3; 18,26; 18,45; 19,25 mm) e
177 com relação à massa, foram analisadas 57 notas de anúncio de cinco indivíduos (0,42;
178 0,49; 0,55; 0,70; 0,77 g).

179 Para análise do canto de briga, foram utilizadas, além das gravações realizadas
180 em Guaraqueçaba, gravações de uma população no Parque Estadual Ilha do Cardoso, no

181 estado de São Paulo, onde machos foram coletados em campo e colocados num mesmo
182 saco plástico, quando iniciaram o comportamento e a vocalização de briga.

183 Para análise de antifonia, foram utilizadas, além das gravações realizadas em
184 Guaraqueçaba, gravações de uma população na Ilha de Cananéia, Estado de São Paulo,
185 cedidas por Juliana Zina.

186 As análises estatísticas foram realizadas com o software PAST 1.9 (Hammer et
187 al. 2001). O teste *t*-student foi usado para comparação de médias, o teste qui-quadrado
188 para comparação das frequências de ocorrência, análise univariada (ANOVA) para
189 comparação entre as notas e o teste de correlação para verificar possíveis relações entre
190 características das notas e os caracteres es bióticos e abióticos.

191 Quando coletados, os indivíduos foram seguros por uma das pernas pelos dedos
192 da observadora e balançados para verificar a emissão de gritos de agonia. Para a
193 observação do canto de corte foi criada uma situação experimental na qual indivíduos
194 (machos e fêmeas) foram coletados no campo e posteriormente levados ao laboratório
195 onde foram mantidos em terrário onde foram observados. As demais observações foram
196 feitas sem manipulação.

197 Resultados

198 Foram registradas cinco vocalizações diferentes emitidas por *P. spiniger*: canto
199 de anúncio (Ac), emitido com uma maior frequência quando os indivíduos estavam
200 isolados ou em coros; canto territorial (Tc), emitido com maior frequência quando havia
201 machos próximos, mas também emitido quando os machos cantores estavam isolados de
202 outros machos; canto de briga (Fc), emitido durante combates físicos entre machos;
203 canto de soltura (Rc), emitido quando os indivíduos foram manipulados, e canto de
204 corte (Cc), emitido quando o macho estava amplexado à fêmea e havia machos
205 próximos (Figura 1).

206 Em todos os casos tanto a frequência fundamental (Fh1) quanto o segundo
207 harmônico (Fh2) não foram visíveis no espectrograma. As demais características dos
208 cantos estão descritas a seguir:

209 Canto de anúncio (Ca)

210 Foram analisadas 204 notas, de 34 indivíduos diferentes, com uma média de
211 5,83 (1 – 20) notas analisadas por indivíduo. O canto de anúncio é um canto simples e
212 foi formado por somente uma nota. Esta apresentou pelo menos seis harmônicos, sendo
213 de um a três visíveis e de dois a três não visíveis. A exceção de um único indivíduo que
214 emitiu até oito harmônicos, sendo até seis não visíveis e de dois a três visíveis.
215 Apresentou com maior frequência dois (91,89 %) harmônicos não visíveis e dois (81,98
216 %) visíveis.

217 A frequência fundamental foi de $0,42 \pm 0,05$ kHz e a maior intensidade sonora
218 esteve distribuída entre o terceiro (39,59 %), quarto (54,82 %) e quinto (5,58 %)
219 harmônicos. A duração média da nota foi de $237,63 \pm 65,39$ ms e apresentou uma
220 quantidade média de $371,57 \pm 103,7$ pulsos por nota. A frequência dominante média do
221 Fh3 (primeiro harmônico visível) foi de $1,27 \pm 0,09$ kHz e do Fh4 (segundo harmônico
222 visível) foi $1,68 \pm 0,11$ kHz. Os valores detalhados destes harmônicos e os valores para
223 os demais harmônicos se encontram na Tabela 1.

224 Foi comum a vocalização de anúncio em antifonia sempre que o coro foi
225 formado por dois machos ou mais. Foi possível a identificação de até três indivíduos em
226 antifonia. Quando havia mais de dois indivíduos em antifonia, estes emitiram cantos em
227 uma sequência constante. Isto é, primeiro o indivíduo 1, em seguida o indivíduo 2, em
228 seguida o indivíduo 3 e este ciclo se repetia ao longo do tempo. Quando em antifonia, o
229 intervalo de emissão das notas ($0,66 \pm 0,05$ s, $n = 17$) era menor do que quando os
230 machos vocalizavam isoladamente ($3,71 \pm 3,27$ s, $n = 49$) ($t = -3,83$; $P < 0,05$).

231 O canto de anúncio apresentou uma grande variação na sua estrutura física. O
 232 total de gravações foi de 2h12 e nelas puderam ser identificadas 22 configurações
 233 diferentes (Figura 2). As modulações de frequência observadas na nota A foram tanto
 234 ascendentes como descendentes e observadas no terço inicial, médio ou final delas. Um
 235 mesmo indivíduo pode apresentar mais de uma configuração do canto de anúncio e
 236 pode variar a frequência dominante.

237 A nota do canto de anúncio pode ser emitida isolada (A) ou em combinação com
 238 a nota territorial T, seja na sequência AT ou TA. Quando a nota de anúncio (A) ocorreu
 239 junto com outra territorial (T), em todos os casos ela possuiu maior duração que a nota
 240 T e em quase todos os casos (90,32 %) possuiu número de pulsos por nota maior que T
 241 ($\chi^2 = 63,05$; gl = 1; $P < 0,05$). Em 68,97 % dos casos onde ocorreu a nota A e T
 242 seguidas e sem intervalo, ocorreu uma modulação ascendente da nota A para a T ($\chi^2 =$
 243 14,32; gl = 1; $P < 0,05$) (Figura 3).

244 Canto territorial (Ct)

245 Foram analisadas 37 notas territoriais de oito indivíduos, sendo uma média de
 246 3,7 (1 – 11) cantos por indivíduo. O Ct é um canto composto e foi formado por uma (T)
 247 ou duas notas (AT ou TA). A nota T pode apresentar pelo menos seis harmônicos,
 248 sendo de dois (13,51%) a três (86,49%) visíveis e de dois (81,08%) a três (13,51%) não
 249 visíveis. Em 13,51 % dos casos o terceiro harmônico não foi visível.

250 A frequência fundamental foi de $0,34 \text{ kHz} \pm 0,03$ e a maior intensidade sonora
 251 esteve distribuída entre o quarto (66,67 %) e quinto (16,67%) harmônicos. A duração
 252 média da nota foi de $151,92 \pm 42,5 \text{ ms}$ e apresentou uma média de $255,09 \pm 76,11$
 253 pulsos por nota. A frequência dominante média do Fh4 (primeiro visível) foi $1,4 \pm 0,11$
 254 kHz e do Fh5 (segundo visível) foi $1,74 \pm 0,14 \text{ kHz}$. Os valores detalhados destes
 255 harmônicos e os valores para os demais harmônicos se encontram na Tabela 1.

256 A nota T foi emitida menos vezes isoladamente (30,61 %) que em conjunto com
 257 a nota A (90,39 %) ($\chi^2 = 19,7$; gl = 1; $P < 0,05$), podendo haver (5,88 %) ou não (94,12
 258 %) um intervalo entre elas.

259 Canto de briga (Cb)

260 Foram analisadas 34 notas de quatro indivíduos, sendo uma média de 7,75 (6 –
 261 11) cantos por indivíduo. O Cb é um canto composto formado por uma, duas ou três
 262 notas B. A nota B pode apresentar pelo menos sete harmônicos, sendo um (9,68%), dois
 263 (29,03%) ou três (70,97%) visíveis e dois (20%), três (56,67%) ou quatro (23,33%) não
 264 visíveis.

265 A duração média da nota foi de $53,65 \pm 12,95$ ms e apresentou uma média de
 266 $102,09 \pm 42,17$ pulsos por nota. A frequência média da fundamental foi $0,39 \pm 0,07$
 267 kHz, a frequência dominante média do Fh3 (primeiro visível) foi $1,42 \pm 0,21$ kHz, do
 268 Fh4 (segundo visível) foi $1,72 \pm 0,26$ kHz e do Fh5 (terceiro visível) $1,95 \pm 0,39$ kHz.
 269 Os valores detalhados destes harmônicos e os valores para os demais harmônicos se
 270 encontram na Tabela 1.

271 Canto de soltura (Cs)

272 Foram analisadas 18 notas de quatro indivíduos, sendo uma média de 4,5 (1 – 9)
 273 cantos por indivíduo. O Cs é um canto composto formado por uma a três notas S. A
 274 nota S pode apresentar pelo menos oito harmônicos, sendo dois (16,67%), três (50%) ou
 275 quatro (33,33%) visíveis e dois (16,67%), três (55,56%), quatro (22,22%) ou cinco
 276 (5,56%) não visíveis.

277 Na maioria das vezes (38,89 %) o harmônico de maior intensidade acústica foi o
 278 Fh5, seguindo de Fh4 (27,78%) e do Fh7 (16,67%). Os Fh2, Fh3 e Fh6 foram os de
 279 maior intensidade sonora em apenas 5,56% das vezes.

280 A duração média da nota R foi de $23,72 \pm 4,81$ ms e apresentou $62,05 \pm 17,84$
 281 pulsos por nota. A frequência dominante média da frequência fundamental é de $0,46 \pm$
 282 $0,05$ kHz. A frequência dominante média do Fh4 (segundo visível) foi de $1,9 \pm 0,19$
 283 kHz e do Fh5 (terceiro visível) $2,3 \pm 0,27$ kHz. Os valores detalhados destes harmônicos
 284 e os valores para os demais harmônicos se encontram na Tabela 1.

285 Canto de corte (Cc)

286 Foram analisados 13 cantos, de dois indivíduos, sendo uma média de 6,5 (3 –
 287 10) cantos por indivíduo. O Cc é um canto simples, formado por uma única nota C. A
 288 nota C foi emitida quando o macho estava em amplexo com uma fêmea na presença de
 289 outros machos (quando colocados em um terrário). A nota apresentou pelo menos seis
 290 harmônicos, sendo um (63%), dois (18%) ou três (18%) não visíveis e de cinco a oito
 291 visíveis. Na maioria das vezes (80%) o harmônico de maior intensidade acústica foi o
 292 terceiro harmônico visível.

293 A duração média da nota foi de $251,46 \pm 59,35$ ms e apresentou $80,23 \pm 11,65$
 294 pulsos por nota. A frequência média do Fh1 foi de $0,266 \pm 0,82$ kHz. A frequência
 295 dominante média da nota foi $1,62 \pm 0,52$ kHz. Os valores detalhados destes harmônicos
 296 se encontram na Tabela 1.

297 Grito de agonia

298 Foram testados 10 machos para verificação da emissão do grito de agonia.
 299 Nenhum emitiu o grito, somente o canto de soltura quando gentilmente manipulados.

300 Comparação entre as notas

301 Verificou-se que as cinco notas (A, T, B, S e C) diferem quanto a duração
 302 (ANOVA: $F_{44,48} = 355,9$; $P < 0,05$), o número de pulsos por canto (ANOVA: $F_{70,08} =$

303 557,2; $P < 0,05$) e a frequência fundamental (ANOVA: $F_{43,61} = 77,98$; $P < 0,05$). A
304 comparação das notas, duas a duas, para cada uma das três características analisadas,
305 pode ser encontrada na tabela 2.

306 A nota A foi mais longa quando seguida pela nota T [$273,31 \pm 62,78$ ms (145 -
307 392; $n = 37$ indiv.; $n = 32$ notas)] do que quando emitida isoladamente [$228,76 \pm 64,35$
308 ms (141 - 571; $n = 37$ indiv.; $n = 236$ notas)] ($t = 3,75$; $P < 0,05$) e possui mais pulsos
309 por nota quando seguida pela nota T [$435,14 \pm 97,34$ (243,6 - 618,28; $n = 37$ indiv.; $n =$
310 32 notas)] do que quando sozinha [$353,08 \pm 104,33$ (214,88 - 752,1; $n = 37$ indiv.; $n =$
311 234 notas)] ($t = 4,43$; $P < 0,05$). A nota A possuiu frequência fundamental maior
312 quando foi emitida isolada [$0,43 \pm 0,03$ kHz (0,3 - 0,5; 175; 35)] do que quando seguida
313 por T [$0,41 \pm 0,04$ kHz (0,3 - 0,5; 29; 35)] ($t = 2,14$; $P < 0,05$). A nota T, não apresentou
314 diferença quando emitida isolada ou em sequencia da nota A, para nenhuma das
315 características analisadas (duração, número de pulsos por nota e frequência
316 fundamental).

317 Resultados de Correlação

318 A duração da nota apresentou correlação negativa com relação à temperatura do
319 ar no momento da gravação e à massa corpórea do cantor, e positiva com relação ao
320 CRC do cantor. A frequência dominante da nota de anúncio, a frequência dominante do
321 primeiro harmônico visível e do segundo visível apresentaram correlação negativa para
322 todos os fatores testados. A frequência fundamental independe dos fatores testados
323 (massa, CRC e temperatura). Os valores das correlações podem ser encontrados na
324 tabela 3.

325 Combinação de notas em cantos compostos

326 *Physalaemus spiniger* emitiu as notas A, T, B, S e C (Figura 1) e estas podem vir
 327 nas seguintes combinações: Nota A, isolada em 88,08 % das vezes, e junto com a T em
 328 11,94 % das vezes; Nota T isolada em 13,51 % das vezes e junto da nota A em 86,49 %
 329 das vezes; Quando a nota A foi emitida junto com a nota T em 96,87% a nota A precede
 330 a nota T (AT) (Figura 3) e em 3,12 % das vezes a nota T precede a nota A (TA); A nota
 331 B foi emitida isolada em 28,57% das vezes, em seqüência de duas notas em 39,29% e
 332 em seqüência de três notas em 32,14% das vezes; e a nota S foi emitida isolada ou em
 333 conjunto de duas ou três notas em seqüência com intervalos entre elas ou em duas notas
 334 seguidas, sem intervalo (SS) (Devido ao baixo número de registros destas notas, não foi
 335 calculada a porcentagem de emissão de cada uma das combinações).

336 Discussão

337 Este trabalho apresenta a descrição de três cantos ainda não registrados para *P.*
 338 *spiniger* (cantos de briga, soltura e corte) e apresenta pela primeira vez uma nota de
 339 soltura emitida por uma espécie do grupo *P. signifer*.

340 Barrio (1965) classificou os cantos de anúncio das espécies de *Physalaemus* em
 341 quatro tipos. O tipo A é formado por notas longas (0,5 a 1,5 segundos) com harmônicos,
 342 com uma modulação de freqüência ascendente e descendente no início da nota; o tipo B
 343 é também formado por notas longas, com menos harmônicos que o tipo A, uma
 344 freqüência fundamental mais alta e modulação de freqüência ascendente; o tipo C é de
 345 notas curtas com harmônicos e com modulação de freqüência descendente; e o tipo D é
 346 uma nota curta, rápida, com pulsos e sem harmônicos, similar a um ruído.

347 Segundo a classificação de Barrio (1965), *P. spiniger* apresenta notas dos tipos
 348 B, C e D. A nota de anúncio (aqui chamada de A, ou Ca quando se trata do canto de

anúncio) corresponde a do tipo B, a territorial (aqui chamada de T ou Ct quando se trata do canto territorial) corresponde ao tipo C e a de briga (aqui chamada de F ou Fc quando se trata do canto de briga) corresponde ao tipo D. O tipo A de Barrio (1965) parece corresponder a uma das conformações (Figura 2u,v) da nota de anúncio, que ocorre com até mais do que o dobro da duração da média, porém, sem a alteração no número de harmônicos.

O canto de encontro, descrito em Haddad & Pombal (1998), é o que denominamos aqui de notas A e T emitidas em seqüência, sem intervalo (AT). Segundo a figura apresentada em Haddad & Pombal (1998) a modulação é ascendente entre o que eles chamam de primeira parte (parecido com a nota de anúncio) e a segunda parte, que possui uma taxa de pulsos menor que a primeira. O mesmo foi encontrado por nós.

O canto de *P. spiniger* é diferente do emitido por *P. nanus* e *P. atlanticus* (as três espécies morfologicamente crípticas) conforme já discutido em Haddad & Pombal (1998) e Haddad & Sazima (2004). *Physalaemus spiniger* apresenta a nota de anúncio de menor duração, frequências mais altas e taxa de pulsos/nota mais alta que *P. atlanticus* (Haddad & Sazima 2004) e duração maior que *P. nanus*, além da estrutura do canto de *P. nanus* que é composto por sete a nove notas, enquanto em *P. spiniger* é composto por uma única nota pulsionada (Haddad & Pombal 1998).

Uma variação da estrutura das notas de anúncio foi evidenciada, ressaltando que quando dois machos estão vocalizando, um deles emite a nota sem modulações em seu início, enquanto o segundo macho realiza modulação descendente e ascendente no início da vocalização (Haddad & Pombal 1998). Na população de Guaraqueçaba, encontramos situação semelhante, sendo que a modulação na nota ocorreu no final e não no início e somente de forma ascendente. Nesta mesma situação, um dos machos mantém a frequência sem modulações e distribui a intensidade sonora entre os mesmos

374 harmônicos, enquanto o outro macho emite as notas A e T seguidas e sem intervalo. Os
 375 machos podem ser individualizados pela frequência dos seus harmônicos e a
 376 distribuição da intensidade sonora. Não foi possível observar o comportamento desses
 377 machos para verificar qual deles foi o residente e qual o visitante e nem qual venceu o
 378 conflito.

379 Modulações como as citadas por Haddad & Pombal (1998) também foram
 380 encontradas na população analisada (Figura 2a) e além desta variação, foram
 381 encontradas outras 21 estruturas diferentes de modulação (Figura 2). A grande variação
 382 na estrutura de modulação da nota de anúncio é rara em anuros e seu significado ainda
 383 não é compreendido (Schwartz 1994).

384 O canto de corte foi descrito para diversas espécies de anuros (e. g., Toledo et al.
 385 2004; Zina & Haddad 2005; Owen & Tucker 2006; Lingnau & Bastos 2007; Oliveira
 386 Filho & Giaretta 2008). A estrutura deste canto pode ser parecida com a estrutura do
 387 canto de anúncio, como em *Ameerega flavopicta* (Lutz, 1925) (Toledo et al. 2004),
 388 *Hylodes heyeri* (Lingnau & Bastos 2007), *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799)
 389 (Freitas et al. 2001), *Pseudacris illinoensis* Smith, 1951 e *P. triseriata* (Wied-Neuwied,
 390 1838) (Owen & Tucker, 2006), ou distinta como em *Leptodactylus furnarius* Sazima
 391 and Bokermann, 1978, *L. mystacinus* (Burmeister, 1861) (Oliveira Filho & Giaretta
 392 2008), e *L. labyrinthicus* (Spix, 1824) (Zina & Haddad 2005). Em *Physalaemus*
 393 *spiniger* o canto de corte apresenta frequência fundamental e número de pulsos menores
 394 que o canto de anúncio. O canto de corte com frequência fundamental menor que o
 395 canto de anúncio também ocorre em *Pseudacris illinoensis* e *P. triseriata* (Owen &
 396 Tucker 2006) e o inverso ocorre em *L. mystacinus*, onde o canto de corte apresenta
 397 frequência fundamental maior que o canto de anúncio (Oliveira Filho & Giaretta 2008).
 398 O canto de corte de *Physalaemus spiniger* não difere do de anúncio quanto a duração,

399 mas em *L. labyrinthicus*, a duração do canto de corte é menor que o de anúncio (Zina &
 400 Haddad 2005) e em *Pseudacris illinoensis* o canto de corte tem duração maior que o
 401 canto de anúncio (Owen & Tucker 2006). A taxa de repetição do canto de corte é
 402 frequentemente maior que o canto de anúncio (Zina & Haddad 2005; Owen & Tucker
 403 2006; Lingnau & Bastos 2007; Oliveira Filho & Giaretta 2008), mas isso não pode ser
 404 observado em *P. spiniger* devido ao baixo número de emissões do canto de corte. Em
 405 geral, o canto de corte é emitido quando o macho está próximo à fêmea (Lingnau &
 406 Bastos 2007; Oliveira Filho & Giaretta 2008; Owen & Tucker 2006; Toledo et al. 2004;
 407 Zina & Haddad 2005), mas em *P. spiniger* o macho emite o canto de corte quando está
 408 amplexado a fêmea.

409 Quanto ao grito de agonia, oito espécies [*Eupemphix nattereri* Steindachner,
 410 1863, *P. cuvieri* Fitzinger, 1826, *P. marmoratus* (Reinhardt & Lütken, 1862,
 411 *Physalaemus* cf. *nanus*, *P. nanus* (Boulenger, 1888), *P. olfersii* (Lichtenstein & Martens
 412 1856), *Physalaemus* sp. (gr. *cuvieri*) e *Pseudopaludicola* cf. *saltica*] da família
 413 Leiuperidae foram testadas, porém nenhuma delas realizou tal grito (Toledo & Haddad
 414 2009). Das espécies que realizaram o grito de agonia, a maioria possuía comprimento
 415 rostro cloacal entre 30 e 60 mm, sendo que somente duas das 33 espécies que emitiram
 416 o grito de agonia possuíam menos de 30 mm (*Cycloramphus* sp. e *Dendropsophus*
 417 *minutus* (Peters, 1872) (Toledo & Haddad 2009). Os autores sugerem que alguns grupos
 418 perderam a capacidade de realizar o grito de agonia, uma vez que o tamanho dos
 419 indivíduos é um fator determinante para a sua presença (Toledo & Haddad 2009). Este
 420 pode ser o caso de *P. spiniger* para o qual não foi registrado nenhum grito de agonia
 421 para os dez indivíduos testados e, de forma geral, a espécie não ultrapassa 25 mm de
 422 comprimento rostro-cloacal (presente estudo; Haddad et al. 1998).

423 A relação da temperatura com a duração das notas é inversa por questões
424 energéticas (Navas & Bevier 2001). A vocalização envolve gasto de energia, pois para a
425 sua produção ocorre contração muscular e a temperatura pode afetar a atividade
426 muscular (Navas & Bevier 2001). Então, para manter a efetividade da vocalização em
427 temperaturas baixas, ocorre um aumento na duração das notas e uma redução na taxa de
428 repetição (Navas & Bevier 2001). Relações entre taxa de repetição e a temperatura já
429 foram encontradas para outras espécies (Sullivan & Malmos 1994; Giacoma et al. 1997;
430 Navas & Bevier 2001), porém não ocorreu com *P. spiniger* neste estudo.

431 Aparentemente não há explicação biológica para a frequência dominante variar
432 de acordo com a temperatura do ar. O que possivelmente explica esta relação pode ser a
433 forte correlação entre as variáveis de temperatura e massa dos indivíduos capturados.
434 Não que esta correlação tenha sentido biológico e sim somente que os dados coletados
435 têm este viés. Então possivelmente o fator que explica a variação da frequência
436 dominante é a massa dos indivíduos e não a temperatura do ar no momento da gravação.

437 No entanto, a variação das frequências dos cantos em ocasionada por de fatores
438 intrínsecos (CRC e massa dos machos em atividade de vocalização), seguem o
439 esperado: indivíduos maiores e mais pesados produzem sons de frequências mais baixas
440 (Giacoma et al. 1997; Márquez & Bosh 2001, Toledo & Haddad 2009). Com relação à
441 duração é esperado que indivíduos maiores produzam notas mais longas, dada a relação
442 alométrica entre tamanho do corpo e tamanho dos pulmões, e do tamanho dos pulmões
443 com a capacidade e retenção de ar (Toledo & Haddad 2009). Isto é, quanto maior o
444 indivíduo maior a capacidade de reter mais ar e sua capacidade de emitir notas mais
445 longas. Já a relação negativa entre a massa corporal e a duração da nota é diferente do
446 esperado e pode ter sido causada pelo pequeno número de indivíduos pesados (uma vez
447 que quando retirado da análise de correlação do CRC x duração da nota o indivíduo que

448 não teve sua massa mensurada, esta relação entre as variáveis deixa de ser positiva e
449 passa a ser negativa).

450 A vocalização em antifonia é uma estratégia comportamental utilizada para
451 reduzir a sobreposição de cantos de machos coespecíficos próximos (Schwartz 1994;
452 Wogel et al. 2002). Para isso, podem aumentar ou encurtar o intervalo entre cantos ou
453 parar repentinamente, retornando a vocalizar em antifonia com o macho coespecífico
454 (Wogel et al. 2002). Esse mecanismo parece estar relacionado à densidade populacional
455 (Cardoso & Martins 1987), mas para *P. signifer* esta relação não ocorre, uma vez que
456 machos vocalizam em antifonia mesmo com apenas dois indivíduos na poça (ver
457 também Wogel et al. 2002). Este comportamento só havia sido documentado para duas
458 espécies deste gênero: *P. cuvieri* (Barreto & Andrade 1995) e *P. signifer* (Wogel et al.
459 2002). E da mesma forma que *P. signifer*, *P. spiniger* vocalizou em antifonia mesmo na
460 presença de somente dois machos.

461 Acrobacias vocais foram descritas para algumas espécies como *Odorrana*
462 *tormota* (Wu 1977), uma espécie de ranídeo chinesa, que é capaz de variar
463 enormemente a duração da nota (50 a 400 ms) e as modulações de frequência durante a
464 execução da nota (Feng et al. 2002). Esta espécie é ainda capaz de estender sua
465 vocalização a escalas ultrassônicas (> 20 kHz) (Feng et al. 2006), ou em frequências
466 altas (16 kHz). A habilidade desta espécie pode estar associada a estrutura do seu
467 aparelho vocal (Feng et al. 2002; 2006). Para *Boophis madagascariensis* (Peters 1874),
468 da família Manteliidae, espécie endêmica de Madagascar, foram descritos 28 tipos
469 diferentes de notas de anúncio em um total de 24 h de gravação (Narins et al. 2000).
470 Sendo que, um mesmo macho foi capaz de emitir 14 diferentes tipos de notas (Narins et
471 al. 2000). Após uma análise morfológica na estrutura muscular vocal desta espécie,
472 verificou-se que algumas adaptações incomuns podem estar favorecendo a espécie à

473 tamanha articulação vocal (Narins et al. 2000). No entanto os autores, não descartam a
474 possibilidade de que este repertório vocal extenso seja produto de variações no circuito
475 neural que se comunica com a laringe (Narins et al. 2000). As acrobacias vocais
476 produzidas por *P. spiniger*, dada pela variação no canto de anúncio, pode ter relação
477 com o circuito neural, ou com seu aparelho fonador, porém, outros estudos são
478 necessários para que sejam feitas especulações neste sentido.

479 Modulações de frequência do canto de anúncio foram encontrada em menor
480 quantidade para espécies de Cicloranfídeos (Opazo et al. 2009) em que foram
481 identificados quatro padrões de modulação da nota de anúncio, além de variações entre
482 e intraindividuais. No entanto ainda não se sabe a função destes padrões de variação,
483 mas o que ocorre com *Eupsophus queulensis* Veloso, Celis-Diez, Guerrero, Méndez-
484 Torres, Iturra-C. & Simonetti, 2005 contribui para uma relação de que espécies que
485 habitam ambientes barulhentos apresentam padrões de modulação de forma a facilitar a
486 comunicação (Opazo et al. 2009). Mas este não parece ser o caso de *P. spiniger*, que
487 aparentemente não apresenta padrões entre as modulações, e não habita riachos nem
488 ambientes ruidosos. O repertório curto, pouco variável e estereotipado de notas é comum
489 em muitas espécies de hílídeos e leptodactílídeos (Ryan 1980; Narins et al. 2000).
490 Porém, a habilidade vocal dos Manteliidae em combinar diversas notas dentro de um
491 repertório extenso é incomum, mas não exclusiva (Narins et al. 2000). O número de
492 notas no repertório vocal reflete a pressão de seleção na promoção do isolamento
493 reprodutivo entre as espécies, o ambiente e o desenvolvimento do comportamento social
494 (Capranica 1976). Por outro lado, a variação sonora pode estar atuando como uma
495 ferramenta de reconhecimento individual, mantendo o código de reconhecimento
496 específico (Vielliard 2004). Dentro da família Leiuperidae, *Engystomops pustulosus*
497 apresenta canto de anúncio composto por dois componentes: o “whine” e o “chuck”. O

498 “whine” está sempre presente e pode estar seguido de zero a seis “chucks” (Rand &
499 Ryan 1981). Foi demonstrado que as fêmeas preferem machos com cantos mais
500 complexos, que é dado pela adição de “chucks” (Rand & Ryan 1981). Ademais, a
501 espécie é capaz de aumentar a complexidade do seu canto de anúncio, incluindo
502 “chucks” quando o competidor apresenta a frequência do “whine” similar ou mais alta
503 que a sua própria (Bosh et al. 2000). Já se sabe que em *E. pustulosus*, certa habilidade
504 vocal é associada a morfologia do aparelho fonador (Gridi-Papp et al. 2006), a presença
505 de uma massa fibrosa anexa às cordas vocais caracteriza a produção da nota “chuck”, e
506 a habilidade de produção da nota é alterada pela remoção desta massa (Gridi-Papp et al.
507 2006). Mas este não parece ser o caso de *P. spiniger*, já que as notas, apesar de
508 variáveis, não são tão distintas quanto o *whine* e o *chuck* de *E. pustulosus*.
509 Aparentemente, a habilidade vocal de *P. spiniger* está associada à morfologia do seu
510 aparelho vocal, ou à variação individual do canto.

511 O aumento da complexidade vocal, dado pela adição de “chucks” em *E.*
512 *pustulosus*, favorece os indivíduos de cantos mais complexos na seleção pelas fêmeas
513 (Rand & Ryan 1981). Porém, a adição de “chucks” aumenta a duração do canto e
514 também favorece a localização do macho por predadores auditivamente orientados
515 (Ryan et al. 1982). A complexidade da nota de anúncio de *Physalaemus spiniger* não se
516 dá pela adição de outras notas, exceto quando em uma situação de disputa territorial
517 (nota A seguida de T sem intervalo –AT). Neste sentido, o aumento da complexidade
518 dada pelas diferentes conformações da nota de anúncio pode estar favorecendo os
519 machos no sentido da seleção sexual, indicando suas características (tamanho e peso) e
520 os identificando individualmente.

521

522 Agradecimentos:

523 Agradecemos a Juliana Zina pelo empréstimo de gravações. A Capes e a Fapesp
524 (proc. no. 2008/50325-5 e 2008/52847-9), pelo auxílio e pelas bolsas de estudos e a
525 FBPN pelo apoio logístico. Ao ICMBio pela licença de coleta (licença nº 16461-1,
526 código de autenticação 24171151).

527 Referências

528 Barreto L. & Andrade, G.V. (1995) Aspects of the reproductive biology of *Physalaemus*
529 *cuvieri* (Anura: Leptodactylidae) in northeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*,
530 **16**(1), 67-76.

531 Barrio, A. (1965) El género *Physalaemus* (Anura, Leptodactylidae) en la Argentina.
532 *Physis* **25**, 421-448.

533 Bastos R.P. & Haddad C.F.B. (1995) Vocalizações e interações acústicas de *Hyla*
534 *elegans* (Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva. *Naturalia* **20**, 165-176

535 Bastos R.P. & Haddad C.F.B. (2001) Larvas de *Scinax rizibilis* (Bokermann) (Anura,
536 Hylidae): avaliando o efeito parental. *Revista Brasileira de Zoologia* **18**, 1127-
537 1133.

538 Bastos R.P. & Haddad C.F.B. (2002) Acoustic and aggressive interactions in *Scinax*
539 *rizibilis* (Anura: Hylidae) during the reproductive activity in southeastern Brazil.
540 *Amphibia-Reptilia* **23**, 97-104.

541 Bastos R.P., Bueno M.A.F., Dutra S.L. & Lima L.P. (2003) Padrões de vocalização de
542 anúncio em cinco espécies de Hylidae (Amphibia: Anura) do Brasil Central.
543 *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS* **16**, 39-51.

- 544 Boatright-Horowitz S.L., Horowitz S.S., & Simmons A.M. (2000) Patterns of vocal
545 interactions in a bullfrog (*Rana catesbeiana*) chorus: preferential responding to
546 far neighbors. *Ethology* **106**, 701-712.
- 547 Bosch J., Rand A.S. & Ryan M.J. (2000) Acoustic competition in *Physalaemus*
548 *pustulosus*, a differential response to calls of relative frequency. *Ethology* **106**,
549 865-871.
- 550 Bourne G.R. & York H. (2001) Vocal behaviors are related to nonrandom structure of
551 anuran breeding assemblages in Guyana. *Ethology, Ecology and Evolution* **13**,
552 313-329.
- 553 Brasileiro C.A. & Martins M. (2006) Breeding biology of *Physalaemus centralis*
554 Bokermann, 1962 (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Brazil *Journal of*
555 *Natural History*, **40**(17–18), 1199–1209.
- 556 Brenowitz E.A. & Rose G.J. (1999) Female choice and plasticity of male calling
557 behaviour in the Pacific treefrog (*Hyla regilia*). *Ethology* **57**, 1337-1342.
- 558 Capranica, R.R. (1976). The auditory system. In *Physiology of the amphibia* III: 443-
559 466. Lofts, B. (Ed.). New York: Academic Press.
- 560 Cardoso A.J. & Viellard, J. 1990 Vocalizações de anfíbios anuros de um ambiente
561 aberto, em Cruzeiro do sul, Estado do Acre. *Revista Brasileira de Biologia* **50**,
562 229-242.
- 563 Cardoso, A.J. & Martins J.E. (1987) Diversidade de anuros durante o turno de
564 vocalizações, em comunidade neotropical. *Papéis avulsos de Zoologia* **36**(23),
565 270-285.
- 566 Castellano, S., Tontini, L. Giacoma C. Lattes, A. & Balletto, E. (2002). The evolution
567 of release and advertisement calls in green toads (*Bufo viridis* complex).
568 *Biological Journal of the Linnean Society* **77**, 379-391.

- 569 Christensen-Dalsgaard, J., Ludwig, T.A. & Narins, P.M. (2002) Call diversity in an Old
570 World treefrog: level dependence and latency of acoustic responses.
571 *Bioacoustics* **13**, 80.
- 572 Costa, R.C., Facure, K.G. & Giaretta, A.A. (2006) Courtship, vocalization, and tadpole
573 description of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in southern
574 Goiás, Brazil." *Biota Neotropica* **6**(1).
- 575 Cruz, A.G.C. Nascimento, L.B. & Feio, R.N. (2007) A new specie of the genus
576 *Physalaemus* Fitzinger 1826 (Anura: Leuiperidae) from southeastern Brasil.
577 *Amphibia-Reptilia* **28**, 457-465.
- 578 Duellman W.E. & Trueb L. (1994) *Biology of amphibians* Johns Hopkins University
579 Press.Maryland 670p.
- 580 Etges, W.J. (1987) Call site choice in male anurans. *Copeia* 910-923.
- 581 FBPN (2001) Fundação O Boticário de Proteção da Natureza. Reserva Natural Salto
582 Morato - Plano de Manejo. Versão preliminar. São José dos Pinhais.
- 583 Feng, A.S. Narins P.M. & Xu , C. (2002) Vocal acrobatics in a Chinese frog, *Amolops*
584 *tormotus*. *Naturwissenschaften* **89**, 352–356.
- 585 Feng, A.S., Narins, P.M., Xu, C.H., Lin, W.Y., Yu, Z.L., Qiu, Q., Xu, Z.M. & Shen. J.
586 X. (2006) Ultrasonic communication in frogs. *Nature* **440**, 333–336.
- 587 Freitas, E.F.L. de, Spirandeli-Cruz, E.F. & Jim, J. (2001) Comportamneto reprodutivo
588 de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae)
589 *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS* **14**(2), 121-132.
- 590 Gridi-Papp, M., Rand A.S. & Ryan M.J. (2006) Complex call productions in the túngara
591 frog. *Nature* **441**.

- 592 Guimarães, D.L. & Bastos, R.P. (2003). Vocalizações e interações acústicas em *Hyla*
 593 *raniceps* (Anura: Hylidae) durante a atividade reprodutiva. *Iheringia* **93**(2), 149-
 594 158.
- 595 Haddad C.F.B. & Cardoso A.J. (1992) Elección del macho por la hembra de *Hyla*
 596 *minuta* (Amphibia: Anura). *Acta Zoologica Lilloana* **41**, 81-91
- 597 Haddad, C.F.B & Pombal Jr, J.P. (1998) Redescription of *Physalaemus spiniger*
 598 (Anura: Leptodactylidae) and descriptions of two new reproductive modes.
 599 *Journal of Herpetology* **32**(4), 557-565.
- 600 Haddad, C.F.B. & Giaretta, A.A. (1999) Visual and Acoustic communication in the
 601 Brazilian torrent frog, *Hylodes asper* (Anura; Leptodactylidae). *Herpetologica*
 602 **55**(3), 324-333.
- 603 Haddad, C.F.B. & Sazima, I. (2004) A new species of *Physalaemus* (Amphibia;
 604 Leptodactylidae) from the Atlantic forest in southeastern Brazil. *Zootaxa* **479**, 1-
 605 12.
- 606 Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001) PAST: Paleontological statistics
 607 software package for education and analysis. *Paleontologia Electronica* **4**(1), 9.
- 608 Hartmann, M.T., Hartmann, P.A. & Haddad, C.F.B. (2006) Repertório vocal de *Hylodes*
 609 *phyllodes* (Amphibia, Anura, Hylodidae). *Papéis Avulsos de Zoologia* **46**(17),
 610 203-209.
- 611 Heyer W.R. & Wolf J. (1989) *Physalemus crombiei* (Amphibia: Leptodactylidae) a new
 612 frog species from Espírito Santo, Brazil with comments on the *P. signiferus*
 613 group. Proceedings of the Biological Society of Washington. **102**, 500-506.
- 614 Heyer, W.R., Rand, A.S., Cruz, A.A.G. & Peixoto, O.L. (1990) Frogs of Boracéia.
 615 *Arquivos de Zoologia* **31**(4), 231-410.

- 616 Lingnau, R. & Bastos, R.P. (2007) Vocalizations of the Brazilian torrent frog *Hylodes*
 617 *heyeri* (Anura: Hylodidae): Repertoire and influence of air temperature on
 618 advertisement call variation. *Journal of Natural History* **41**(17–20), 1227–1235.
- 619 Lingnau, R. & Bastos, R.P. (2003) Vocalizações de duas espécies de anuros do sul do
 620 Brasil (Amphibia hylidae). *Arquivos do Museu Nacional* **61**(3), 203-207.
- 621 Lingnau, R. & Bastos, R.P. (2007) Vocalizations of the Brazilian torrent frog *Hylodes*
 622 *heyeri* (Anura: Hylodidae): Repertoire and influence of air temperature on
 623 advertisement call variation. *Journal of Natural History* **41**(17-20), 1227–1235.
- 624 Lingnau, R., Guimarães L.D. & Bastos R.P. (2004) Vocalizações de *Hyla werneri*
 625 (Anura, Hylidae) no sul do Brasil. *Phyllomedusa* **3**(2), 115-120.
- 626 Lutz, B. (1960) Fighting and an incipient notion of territory in male tree frogs. *Copeia*
 627 **1960**, 61-63.
- 628 Márquez, R., & Bosch J. (2001). Communication and mating in the midwife toads
 629 (*Alytes obstetricans* and *Alytes cisternasii*). In: *Anuran communication*. (Ed
 630 Ryan M.J.) Washington: Smithsonian Institution Press. p 220–231.
- 631 Martins, M., Pombal Jr, J.P. & Haddad, C.F.B. (1998) Escalated aggressive behavior
 632 and facultative parental care in the nest building gladiator frog *Hyla faber*.
 633 *Amphibia-Reptilia* **19**, 65-73.
- 634 Narins P.M., Feng A.S., Yong H.S., & Christensen-Dalsgaard J. (1998) Morphological,
 635 behavioral and genetic divergence of sympatric morphotypes of the treefrog
 636 *Polypedetes leucomystax* in Peninsular Malaysia. *Herpetologica* **54**,129–142.
- 637 Narins, P.M. & Capranica R.R. (1978) Communicative significance of the two-note call
 638 of the treefrog *Eleutherodactylus coqui*. *Journal of Comparative Physiology*
 639 **127**, 1–9.

- 640 Narins, P.M.; Lewis, E.R. & McClelland, B.E. (2000) Hyperextended call note
 641 repertoire of the endemic Madagascar treefrog *Boophis madagascariensis*
 642 (Rhacophoridae) *Journal of Zoology* **250**, 283-298.
- 643 Navas, C.A. & Bevier C.R. (2001) Thermal dependency of calling performance in the
 644 eurythermic frog *Colostetus subpunctatus*. *Herpetologica* **57**, 384-395.
- 645 Oldham, R.S. & Gerhardt, H.C. (1975) Behavioral isolating mechanisms of the
 646 treefrogs *Hyla cinerea* and *H. gratiosa*. *Copeia* **1975**, 223-231.
- 647 Oliveira Filho, J.C. & Giaretta, A.A. (2008) Reproductive behavior of *Leptodactylus*
 648 *mystacinus* (Anura, Leptodactylidae) with notes on courtship call of other
 649 *Leptodactylus* species *Iheringia* **98**(4), 508-515.
- 650 Opazo, D., Velásquez, N., Veloso, A., & Penna M. (2009) Frequency-Modulated
 651 Vocalizations of *Eupsophus queulensis* (Anura: Cycloramphidae) *Journal of*
 652 *Herpetology* **43**(4), 657-664.
- 653 Owen, P.C. & Tucker, J.K. (2006) Courtship Calls and Behavior in Two Species of
 654 Chorus Frogs, Genus *Pseudacris* (Anura: Hylidae) *Copeia* **1**, 137-144.
- 655 Pimenta, B.V.S., Cruz, C.A.G. & Silvano, D.L. (2005) A new species of the genus
 656 *Physalaemus* Fitzinger, 1826 (Anura, Leptodactylidae) from the Atlantic Rain
 657 Forest of southern Bahia, Brazil. *Amphibia-Reptilia* **26**, 201-210.
- 658 Pombal Jr, J.P. & Madureira C.A. (1997) A new species of *Physalaemus* (Anura,
 659 Leptodactylidae) from the Atlantic rain forest of Northeastern Brazil. *Alytes*
 660 **15**(3), 105-112.
- 661 Rand, A.S. & Ryan M. J. (1981) The adaptative significance of the complex vocal
 662 repertoire in a neotropical frog. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* **57**, 209-214.
- 663 Ryan M. J. (2001) *Anuran communication*. Washington: Smithsonian Institution Press.

- 664 Ryan M. J. (1983) Sexual selection and communication in a neotropical frog
 665 *Physalaemus pustulosus*. *Evolution* **37**, 261-272.
- 666 Ryan, M. J. (1980). Female mate choice in a neotropical frog. *Science* **209**, 523-525.
- 667 Ryan, M.J., Tuttle, M.D., & Rand, A.S. (1982). Bat predation and sexual advertisement
 668 in a neotropical anuran. *American naturalist* **119**(19), 136-139.
- 669 Schwartz, J.J. & Wells, K.D. (1984). Interspecific acoustic interactions of the
 670 neotropical treefrog *Hyla ebraccata*. *Journal of Comparative Physiology*. **14**,
 671 211-224.
- 672 Schwartz, J.J. (1994) Male advertisement and female choice in frogs: recent findings
 673 and new approaches to the study of communication in a dynamic acoustic
 674 environment. *American Zoologist* **34**, 616-624.
- 675 Tipler, P. (1991) *Física para Cientistas e Engenheiros*. Volume 2: Gravitação ondas e
 676 termodinâmica 3 Ed. LTC Livros Técnicos e Científicos Editora S.A.Rio de
 677 Janeiro 300 p.
- 678 Toledo, L.F. & Haddad, C.F.B. (2005) Acoustic repertoire and calling site of *Scinax*
 679 *fuscumarginatus* (Anura, Hylidae). *Journal of Herpetology* **39**(3), 455-464.
- 680 Toledo, L.F. & Haddad, C.F.B. (2009) Defensive vocalizations of Neotropical anurans.
 681 *South American Journal of Herpetology* **4**(1), 25-42.
- 682 Toledo, L.F., Guimarães, L.D., Lima, L.P., Bastos, R.P. & Haddad C.F.B. (2004) Notes
 683 on courtship, egg-laying site, and defensive behavior of *Epipedobates*
 684 *flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) from two mountain ranges of central and
 685 southeastern Brazil. *Phyllomedusa* **3**(2), 145-147.
- 686 Tuttle, M.D. & Ryan, M.J. (1982). The role of synchronized calling ambient light, and
 687 ambient noise in anti-bat-predator behavior of a treefrog. *Behavioral Ecology*
 688 *and Sociobiology*. **11**, 125-131.

- 689 Vielliard, J.M.E. (2004) A diversidade de sinais e sistemas de comunicação na fauna
 690 brasileira. Anais do I seminário Música Ciência e tecnologia: Acústica musical.
 691 p.145.
- 692 Wagner Jr, W.E. (1989) Graded aggressive signals in Blanchard's cricket frog: vocal
 693 responses to opponent proximity and size. *Animal Behaviour* **38**, 1025-1038
- 694 Weber, L.N. Gonzaga, L.P. & Carvalho e Silva, S.P. (2005) A new species of
 695 *Physalaemus* Fitzinger, 1826 from the lowland Atlantic Forest of Rio de Janeiro
 696 state, Brazil (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) *Arquivos do Museu Nacional*,
 697 **63**(4), 677-684.
- 698 Wells, K.D. (1977) The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behaviour* **25**,
 699 666–693.
- 700 Wells, K.D., Ed. (1988). *The effect of social interactions on anuran vocal behavior*. In
 701 B. Frittsch, M.J. Ryan, W. Wilczynski, T.E. Hetherington, and W. Walkowiak
 702 eds. *The Evolution of the Amphibians Auditory System*. John Wiley and Sons ,
 703 New York.
- 704 Wogel H., Abrunhosa, P.A. & Weber L.N. (2004) The tadpole, vocalizations and visual
 705 displays of *Hyloides nasus* (Anura, Leptodactylidae) *Amphibia-Reptilia* **25**, 291-
 706 227.
- 707 Wogel, H., Abrunhosa, P.A. & Pombal Jr, J.P. (2002) Atividade reprodutiva de
 708 *Physalaemus signifer* (Anura, Leptodactylidae) em ambiente temporário.
 709 *Iheringia* **92**(2), 57-70.
- 710 Zina, J. & Haddad, C.F.B. (2005) Reproductive activity and vocalizations of
 711 *Leptodactylus labyrinthicus* (Anura, Leptodactylidae) in southeastern Brazil.
 712 *Biota Neotropica* **5**(2). Disponível em: [http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/](http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?article+BN00605022005)
 713 [pt/abstract?article+BN00605022005](http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?article+BN00605022005) Acessado em 17/10/2009.

714 Tabela 1 - Características físicas das notas A (anúncio), T (territorial), B (briga), S (soltura) e C (corte) de *Physalaemus spiniger*. Para as
715 notas A e T também são apresentados os resultados de quando são emitidas isoladas ou em sequência (A seguida de T) e os resultados de
716 todos os casos independente da relação com outra nota em sequência. Os dados são apresentados como Média \pm Desvio padrão (mínimo –
717 máximo) , número de notas avaliadas; número de indivíduos avaliados.

	Nota A			Nota T			Nota B	Nota S	Nota C
	isolada	seguida de T	média	isolada	seguido A	média			
duração (s)	0,24 \pm 0,07	0,27 \pm 0,06	0,24 \pm 0,07	0,09 \pm 0,06	0,14 \pm 0,05	0,13 \pm 0,06	0,54 \pm 0,13	0,43 \pm 0,08	0,25 \pm 0,06
	(0,57 - 0,14)	(0,39 - 0,15)	(0,57 - 0,14)	(0,21 - 0,04)	(0,22 - 0,03)	(0,22 - 0,03)	(0,32 - 1,07)	(0,32 - 0,64)	(0,19 - 0,38)
	189; 35 indiv	8; 35 indiv.	221; 35 indiv.	2; 10 indiv.	34; 8 indiv.	37; 8 indiv.	34; 4 indiv.	18; 4 indiv.	13; 2 indiv.
pulsos/canto	365,1 \pm 108,8	435,1 \pm 97,3	375,2 \pm 109,9	137,9 \pm 100	240,8 \pm 91,7	209,3 \pm 104,8	102,1 \pm 42,2	23,7 \pm 4,8	80,2 \pm 11,7
	(752,1 - 214,9)	(618,3 - 243,6)	(752,1 - 214,9)	(319,2 - 50,4)	(376,3 - 46,1)	(376,3 - 46,1)	(46,1 - 291,0)	(17 - 35)	(66 - 106)
	189; 35 indiv.	8; 35 indiv.	221; 35 indiv.	2; 10 indiv.	34; 8 indiv.	37; 8 indiv.	34; 4 indiv.	18; 4 indiv.	13; 2 indiv.
Fh1 (kHz)	0,43 \pm 0,03	0,41 \pm 0,04	0,43 \pm 0,03	0,33 \pm 0,04	0,34 \pm 0,03	0,34 \pm 0,03	0,39 \pm 0,07	0,46 \pm 0,05	0,27 \pm 0,83
	(0,3 - 0,5)	(0,3 - 0,5)	(0,3 - 0,5)	(0,27 - 0,37)	(0,29 - 0,45)	(0,27 - 0,45)	(0,24 - 0,52)	(0,37 - 0,53)	(0,14 - 0,38)
	175; 35 indiv.	8; 35 indiv.	204; 35 indiv.	2; 10 indiv.	32; 8 indiv.	37; 8 indiv.	31; 4 indiv.	18; 4 indiv.	13; 2 indiv.
Fh3 (kHz)	1,27 \pm 0,09	1,25 \pm 0,06	1,27 \pm 0,09	1 \pm 0,12	1,03 \pm 0,09	1,02 \pm 0,1	1,42 \pm 0,21	1,52 \pm 0,05	
	(0,62 - 1,46)	(1,12 - 1,38)	(0,62 - 1,46)	(0,8 - 1,12)	(0,86 - 1,35)	(0,8 - 1,35)	(1,12 - 1,72)	(1,46 - 1,55)	
	170; 35 indiv.	8; 35 indiv.	197; 35 indiv.	2; 10 indiv.	32; 8 indiv.	37; 8 indiv.	9; 4 indiv.	3; 4 indiv.	
Fh4 (kHz)	1,68 \pm 0,11	1,7 \pm 0,1	1,68 \pm 0,11	1,42 \pm 0,09	1,39 \pm 0,11	1,4 \pm 0,11	1,72 \pm 0,26	1,9 \pm 0,19	
	(1,23 - 1,98)	(1,38 - 1,98)	(1,23 - 1,98)	(1,38 - 1,55)	(1,29 - 1,72)	(1,29 - 1,72)	(1,29 - 2,07)	(1,46 - 2,07)	
	174; 35 indiv.	8; 35 indiv.	203; 35 indiv.	2; 10 indiv.	28; 8 indiv.	32; 8 indiv.	23; 4 indiv.	13; 4 indiv.	
Fh5 (kHz)	1,99 \pm 0,2	1,99 \pm 0,14	1,99 \pm 0,19	1,74 \pm 0,23	1,74 \pm 0,13	1,74 \pm 0,14	1,95 \pm 0,39	2,3 \pm 0,27	
	(1,64 - 2,41)	(1,72 - 2,15)	(1,64 - 2,41)	(1,38 - 1,89)	(1,38 - 2,07)	(1,38 - 2,07)	(1,21 - 2,5)	(1,81 - 2,58)	
	34; 22 indiv.	8; 22 indiv.	43; 22 indiv.	2; 10 indiv.	32; 8 indiv.	37; 8 indiv.	29; 4 indiv.	16; 4 indiv.	
Fh6 (kHz)	1,81 \pm 0		1,81 \pm 0	1,83 \pm 0,13	1,91 \pm 0,11	1,9 \pm 0,11	2,27 \pm 0,43	2,65 \pm 0,31	
	(1,81 - 1,81)		(1,81 - 1,81)	(1,64 - 1,89)	(1,72 - 2,24)	(1,64 - 2,24)	(1,21 - 2,84)	(2,07 - 3,1)	

	1; 1 indiv.	1; 1 indiv.	2; 10 indiv.	27; 8 indiv.	31; 8 indiv.	20; 4 indiv.	13; 4 indiv.
Fh7 (kHz)			1,89 ± 0 (1,89 - 1,89)	1,95 ± 0,05 (1,89 - 1,98)	1,94 ± 0,05 (1,89 - 1,98)	2,4 ± 0,17 (2,07 - 2,5)	2,92 ± 0,32 (2,58 - 3,27)
Fh8 (kHz)			1; 10 indiv.	3; 8 indiv.	4; 8 indiv.	6; 4 indiv.	5; 4 indiv. 3,36 ± 0 (3,36 - 3,36) 1; 4 indiv.

719 Tabela 2 – Comparação das notas de *Physalaemus spiniger*, com relação a duração, número de pulsos por nota e frequência fundamental. O
720 resultado do teste Tukey pareado é apresentado abaixo da diagonal e acima da diagonal está representado com setas a comparação do valor
721 da linha com relação a coluna.

	Duração					Número de pulsos/nota					Frequencia fundamental				
	A	T	B	S	C	A	T	B	S	C	A	T	B	S	C
A		NS	↑	↑	NS		↑	↑	↑	↑		↑	NS	NS	↑
T	NS		↑	↑	↓	6.51		↑	↑	↑	8		↓	↓	↑
B	8.54	5.6		NS	↓	15.06	8.54		NS	NS	NS	5.1		↓	↑
S	10.2	7.3	NS		↓	18.37	11.86	NS		NS	NS	11.7	6.64		↑
C	NS	5.67	11	13		16.28	9.76	NS	NS		15	7.35	12.4	19	

NS = resultado não significativo.

722 Tabela 3 – Correlação de Spearman entre as características da nota do canto de anúncio
 723 de *Physalaemus spiniger* e temperatura, CRC e massa corpórea.

724

Características da nota de anúncio	Temperatura		CRC		Massa Corpórea	
	rs	P	rs	P	rs	P
Duração	-0.57	< 0,05	0.48	< 0,05	-0.44	< 0,05
F. Fundamental	-0,09	NS	-0,09	NS	-0,19	NS
F. dominante	0,359	< 0,05	-0.61	< 0,05	-0.46	< 0,05
F. dom. Fh1	-0.04	< 0,05	-0.62	< 0,05	-0.65	< 0,05
F. dom Fh2	-0.57	< 0,05	-0.56	< 0,05	-0.76	< 0,05

725 NS = valores não são significativos.

726

727 Legenda das Figuras

728 Figura 1 – Espectrograma (acima) e oscilograma (abaixo) dos diferentes cantos
729 registrados para *Physalaemus spiniger*: A) canto de anúncio, B) canto territorial, C)
730 canto de briga, D) canto de soltura e E) canto de corte.

731

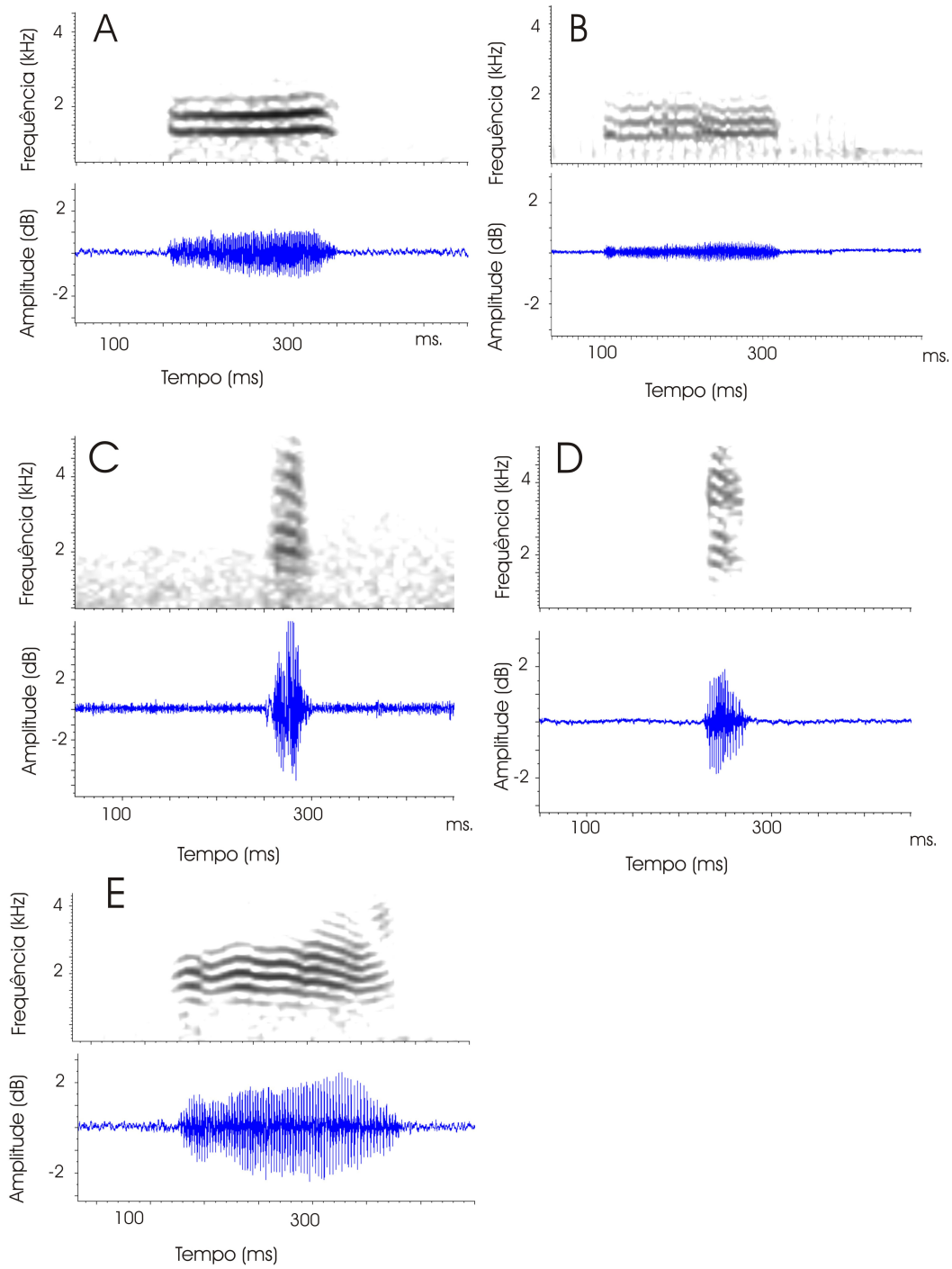
732 Figura 2 – Vinte e duas configurações (de A a V) registradas para o canto de anúncio de
733 *Physalaemus spiniger*

734

735 Figura 3 – Diferentes configurações para as notas de anúncio (A) seguida da nota
736 territorial (T), sem intervalo (AT) de *Physalaemus spiniger*. Em evidência a nota A e a
737 nota T indicando aproximadamente a sua duração.

738

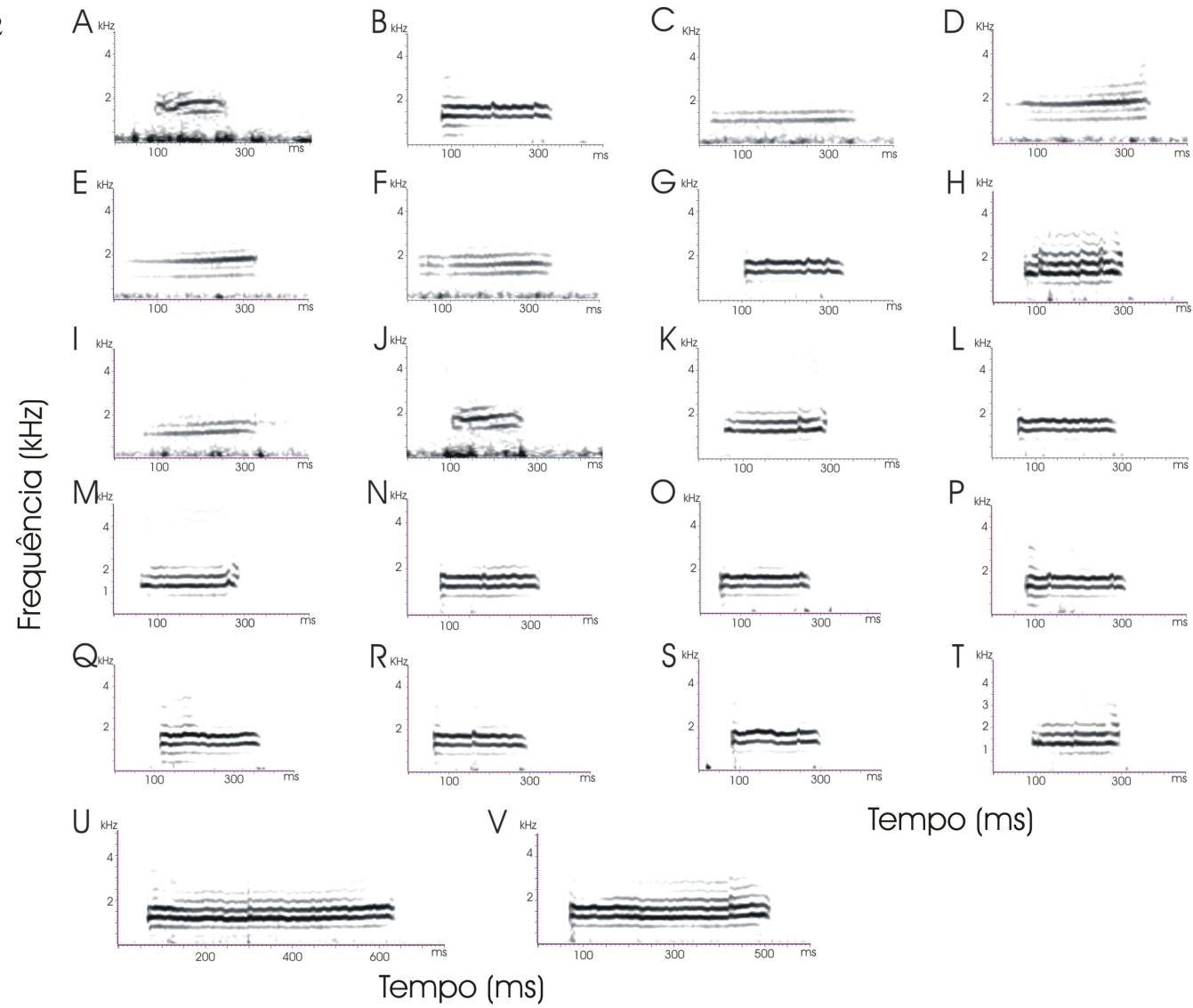
739 Figura 1 -

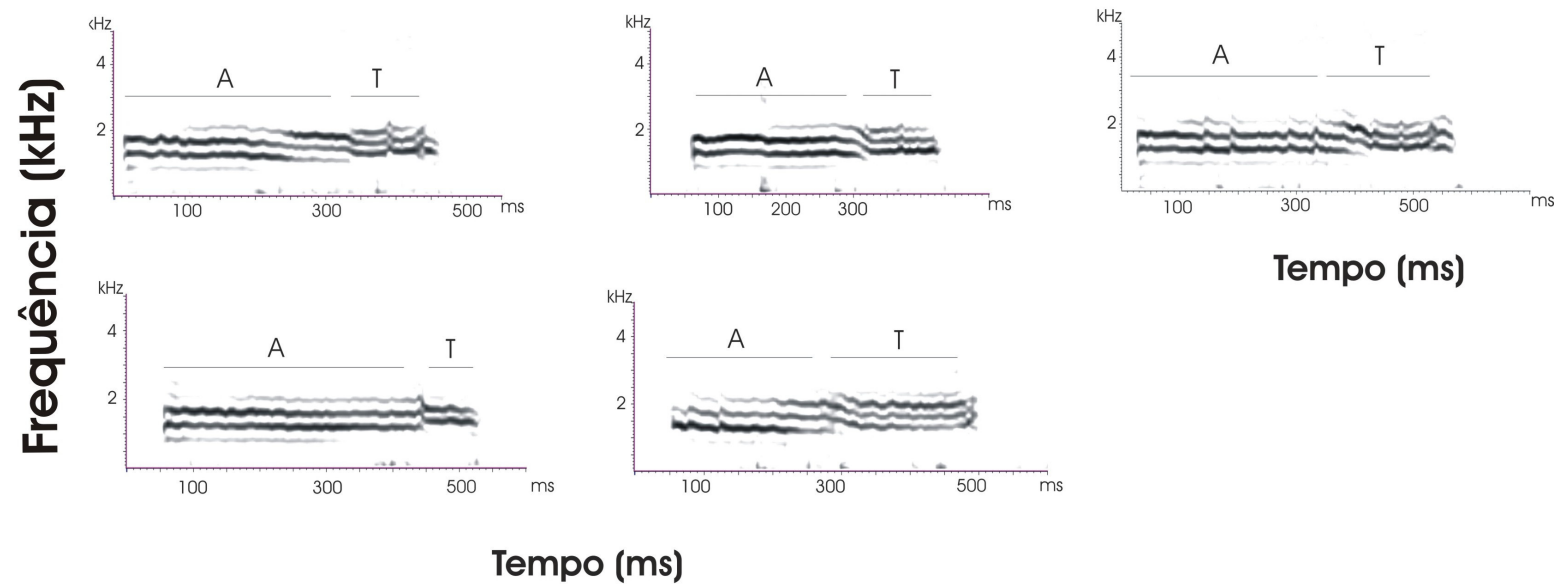


740

741 Figura 2

742





743 Figura 3

1 **Capítulo 2 - Variação morfológica de populações de *Physalaemus spiniger* (Anura,**
2 **Leuiperidae)**

3 Thais R. N. Costa^{1,4}, Maurício Oswaldo Moura^{1,2} & Luís Felipe Toledo^{1,3}

4

5

6 ¹Programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do
7 Paraná. Setor de Ciências Biológicas, Caixa Postal 19031, CEP 81531-980, Curitiba,
8 Paraná, Brasil.

9

10 ²Present address: Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas
11 Departamento de Zoologia, Caixa Postal 19020 CEP 81531-980, Curitiba, Paraná,
12 Brasil.

13

14 ³Present address: Museu de Zoologia “Prof. Adão José Cardoso”, Universidade Estadual
15 de Campinas (UNICAMP- IB), Rua Albert Einstein s/n, Campinas, São Paulo, Brasil,
16 CEP: 13083-863.

17

18 ⁴CORRESPONDENCE: e-mail, thaisreginacosta@gmail.com

19

20 Revista adotada para formatação: Herpetologica

21

22 Abstract

23 Geographic variation in species morphology can be measured from a large number of
24 characters (using size and shape in anatomical structures) in multimentional analysis
25 (PCA). This kind of analysis may provide information about which environmental
26 factors are influing the morphologic variation. In this way, we analised individuals of
27 *Physalaemus spiniger* deposited in four scientific collections that include the largest
28 collection of this species. Eleven morphological measures were taken in seven
29 populations and we used 20 environmental characterists in each location to check their
30 influence on the populations. In PCA three first axes explained more than 83 % of
31 variance. PC 1 explained the shape and the PC2 explained the size. The canonical
32 variate analysis indicated a non-coincidence of centroids whith the formation of four
33 groups. The first eingevector explained 40 % and the second explained 28 %. The three
34 first components explained about 97 % of the total variation of environmental variables.
35 Despite the linear correlation test was significant between variables and climatic factors,
36 the partial mantel test does not indicate the cause of the difference between the
37 populations are due to climatic factors or geographic distance. The difference between
38 the populations occurs as the latitudinal gradient in the north where the populations tend
39 to have a head longer than wide, eyes and nose larger, which can be interpreted as
40 having a larger body size. *Physalaemus spiniger* fits in Bergmann's rule when
41 considering the isothermal, which indicates how the temperature varies during the day,
42 that is, the extremes of temperature. In the North, although the average temperature is
43 more constant, the variation of daily temperature is higher. This, together with the
44 absence of the latitudinal gradient of mean temperature between the regions tested, may
45 result the species to attain larger sizes until they start breeding activity, because the

46 areas they occupy have lower rates of precipitation during periods of extreme
47 environmental characteristics (cold and dry).

48 Keywords: Multidimensional Analysis; Morphometry; *Physalaemus spiniger*;
49 Geographic variation.

50 Resumo

51 A variação geográfica da morfologia de espécies pode ser mensurada a partir de um
52 grande número de caracteres (tratando, por exemplo, a forma e o tamanho de diversas
53 estruturas anatômicas). Através de análises multidimensionais (como PCA) pode-se
54 obter informações sobre quais fatores ambientais estão influenciando a variação
55 morfológica das espécies. Sendo assim, analisamos exemplares de *Physalaemus*
56 *spiniger* depositados em coleções científicas. Foram medidas 11 variáveis morfológicas
57 de sete populações e utilizamos 20 variáveis abióticas de cada localidade para verificar
58 a influência dessas características nas populações. Os três primeiros eixos da PCA
59 explicam mais de 83 % da variação, com o CP1 explicando a forma e o CP2 explicando
60 o tamanho. A análise de variáveis canônicas mostra uma não coincidência dos
61 centróides, com a formação de quatro grupos. O primeiro autovetor explica cerca de 40
62 % da diferença entre os centróides e o segundo cerca de 28 %. Os três primeiros
63 componentes explicam cerca de 97 % da variação total das variáveis abióticas. Apesar
64 do teste de correlação linear apresentar-se significativo entre algumas variáveis e os
65 fatores climáticos, o teste parcial de mantel não aponta que a causa da diferença entre as
66 populações seja os fatores climáticos nem a distância geográfica. A diferença entre as
67 populações ocorre conforme o gradiente latitudinal onde ao norte as populações tendem
68 a ter uma cabeça mais longa do que larga, olho e focinho maiores, o que pode ser
69 interpretado como possuindo um tamanho de corpo maior. *Physalaemus spiniger* se

70 encaixa na regra de Bergmann quando se considera a isothermalidade, que indica o
71 quanto a temperatura varia durante o dia, isto é, os extremos de temperatura. Mais ao
72 norte, apesar da temperatura média ser mais constante, a variação da temperatura diária
73 é maior. Esta situação, aliada a ausência do gradiente latitudinal da temperatura média
74 entre as regiões testadas, pode estar forçando a espécie a atingir tamanhos maiores até
75 que se inicie a atividade reprodutiva, uma vez que as áreas que elas ocupam têm índices
76 menores de precipitação em períodos de características ambientais extremas (frio e
77 seco).

78 *Palavras-chave:* Análise Multidimensional; Morfometria; *Physalaemus spiniger*;
79 Variação Geográfica.

80

81 Introdução

82 A VARIAÇÃO geográfica de caracteres entre populações é a observação do padrão
83 de variação e covariação de descritores morfológicos que pode tanto ser produto de
84 mecanismos ecológicos quanto evolutivos. Desta forma, o estudo de variações
85 geográficas pode fornecer informações importantes a respeito dos padrões de adaptação
86 aos diferentes habitats, a uma separação histórica, ou isolamento ecológico (Benitez-
87 Diaz, 1993). Assim, a compreensão completa destes padrões é uma primeira etapa para
88 a compreensão de processos evolutivos em populações naturais (Benitez-Diaz, 1993).

89 A variação geográfica pode ser mensurada a partir de padrões morfológicos,
90 tanto de forma unidimensional quando multidimensional. A forma unidimensional trata
91 da variação de características onde se tem relações diretas entre as variáveis (Peres-
92 Neto, 1995). Já, a multidimensional trata da relação alométrica entre as variáveis e
93 introduz a consideração da forma nas análises das variáveis (ver referências em Reis,
94 1988). A perspectiva multidimensional pode ser tratada pela morfometria tradicional,
95 com relações ortogonais entre as variáveis e pela morfometria geométrica, que utiliza de
96 marcos anatômicos ou contornos onde é possível, por exemplo, quantificar razões entre
97 distâncias ou ângulos de estruturas (Rohlf & Marcus, 1993). Embora os dados originais
98 sejam diferentes nas duas formas de abordagem, o tratamento estatístico é semelhante.
99 Neste procura-se determinar as relações entre e dentro das variáveis (estrutura latente)
100 através de técnicas de redução do espaço dimensional (e.g. análise dos componentes
101 principais) e de teste de hipóteses a priori, como nas análises das variáveis canônicas e
102 técnicas discriminantes em geral (Morrison, 1976).

103 Análises de variabilidade morfológica ao longo da distribuição geográfica de
104 algumas espécies de anuros têm apontado para o tamanho como um descritor
105 importante, como nos casos de *Eupemphix nattereri* Steindachner, 1863 (Silva et al.,

2008), *Hyla intermedia* Boulenger, 1882 (Rosso et al., 2004), *Hypsiboas bischoffi* (Boulenger, 1887) (Marcelino et al., 2009), *Rhinella spinulosa* (Wiegmann, 1834) (Méndez et al., 2004), o grupo de espécies de *Rhinella crucifer* (Wied-Neuwied, 1821) (Baldissera et al., 2004) e do complexo de *Pseudepidalea viridis* (Laurenti, 1968) (Castellano & Giacoma, 2000). Em alguns casos, a variação morfológica ao longo da distribuição tem implicações taxonômicas (Baldissera et al., 2004; Napoli & Caramaschi 1999 a,b) e em outros casos não (Castellano & Giacoma, 2000; Marcelino et al., 2009; Méndez et al., 2004; Rosso et al., 2004; Silva et al., 2008).

Tendo como base a variação morfológica das espécies, alguns esforços têm sido feitos no sentido de identificar e resolver problemas taxonômicos (e.g., Napoli & Caramaschi, 1999a,b). Verifica-se a partir de variações morfológicas aliadas a outras ferramentas, como análise genética e bioacústica, se toda a variação interespecífica representa a variação dentro de uma mesma espécie ou se tratam-se de duas ou mais espécies distintas, consideradas anteriormente como uma só entidade taxonômica. Casos como este não são incomuns e podem ser observados para *Dendropsophus anataliasiasi* (Bokermann, 1972) e *D. rubicundulus* (Reinhardt & Lütken, 1862), com a descrição de *D. cachimbo* Napoli & Caramaschi, 1999 (Napoli & Caramaschi, 1999a), e pela avaliação do complexo *D. tritaeniatus*, com a descrição de *D. jimi* Napoli & Caramaschi, 1999 e *D. rhea* Napoli & Caramaschi, 1999 (Napoli & Caramaschi, 1999b).

Estudos recentes têm considerado a variação genética em conjunto com a variação morfológica de forma a somar ferramentas e permitir um maior entendimento dos fatores que causam a variação (Méndez et al., 2004; Rosso et al., 2004; Silva et al., 2008).

130 Variações morfológicas associadas a gradientes latitudinais foram encontradas
 131 para diversas espécies de anuros (e.g., Alexandrino et al., 2005; Baldissera et al., 2004;
 132 Benitez-Díaz, 1993; Castellano & Giacoma 2000; Funk et al., 2008; Marcelino et al.,
 133 2009; Méndez et al., 2004; Puerto et al., 2001; Rosso et al., 2004; Silva et al., 2008,
 134 Wüster et al., 1992). Em *Chioglossa lusitanica* Bocage, 1864, a variação morfológica
 135 coincide com a variação de marcadores genéticos ao longo do gradiente latitudinal
 136 analisado (Alexandrino et al., 2005). Em *Eupemphix nattereri* a variação morfológica
 137 das populações parece estar associada à variação genética e não às variações ambientais
 138 (Silva et al., 2008). Já *Rhinella spinulosa* apresenta populações de tamanho de corpo
 139 menor ao norte (Méndez et al., 2004). Espécies do complexo de *Pseudepidalea viridis*
 140 apresentam diferenças em relação ao tamanho, com espécies maiores ocupando áreas
 141 mais áridas e a forma do corpo parece estar associada a distâncias geográficas entre as
 142 populações (Castellano & Giacoma, 2000). *Hypsiboas bischoffi*, apesar de apresentar
 143 dois grupos distintos com relação a presença ou ausência de faixas dorso-longitudinais,
 144 não apresentou variação clinal geográfica (Marcelino et al., 2009). Para algumas
 145 espécies do grupo *Rhinella crucifer* há uma diminuição do tamanho do corpo no sentido
 146 norte-sul (Baldissera et al., 2004). *Hyla intermedia* apresenta variação populacional
 147 relacionada à distância genética e a geográfica (Rosso et al., 2004).

148 O grupo de *Physalaemus signifer* é composto por 13 espécies que se distribuem
 149 desde o estado de Alagoas até o estado de Santa Catarina. Quatro destas espécies (*P.*
 150 *angrensis* Weber, Gonzaga, & Carvalho e Silva, 2006; *P. atlanticus* Haddad & Sazima,
 151 2004; *P. camacan* Pimenta, Cruz, & Silvano, 2005 e *P. irroratus* Cruz, Nascimento &
 152 Feio, 2007) têm sua distribuição conhecida somente para suas localidades tipo (Frost,
 153 2009). Provavelmente algumas dessas espécies também ocorrem em outras áreas
 154 (L.F.T., obs. pessoal).

155 *Physalaemus spiniger* (Miranda-Ribeiro, 1926) faz parte do grupo *P. signifer*. É
156 uma espécie de anfíbio endêmica da Mata Atlântica e que se distribui na sua porção sul
157 e sudeste. Ocorre do litoral norte do estado do Paraná (Guaraqueçaba) até o litoral sul
158 do estado de São Paulo (Estação Ecológica da Juréia) (Haddad & Pombal, 1998).

159 Como as características ambientais (pluviosidade e temperatura) variam de
160 acordo com a latitude, e como as características ambientais são fatores importantes e
161 limitantes para a vida, sobrevivência, desenvolvimento e reprodução dos anfíbios em
162 uma determinada área, acreditamos que a variação das características ambientais, dentro
163 da área de ocorrência de *Physalaemus spiniger*, possa influenciar a morfologia da
164 espécie nas diferentes áreas de ocorrência. Desta forma, o objetivo deste estudo é testar
165 se existe estruturação geográfica de *Physalaemus spiniger* ao longo da sua distribuição,
166 usando marcadores morfológicos que descrevem a variação e covariação no tamanho e
167 na forma.

168 Material e Métodos

169 Amostra

170 Foram analisados exemplares de *Physalaemus spiniger* depositados nas coleções
171 do Museu de História Natural Capão da Imbuia, Curitiba, Paraná (MHNCI), Coleção de
172 anfíbios Célio F. B. Haddad, Rio Claro, São Paulo (CFBH), Museu de Zoologia “Prof.
173 Adão José Cardoso”, Campinas, São Paulo (ZUEC) e Museu de Zoologia da
174 Universidade de São Paulo, São Paulo (MZUSP). Foi também consultada a coleção do
175 Museu Nacional (MNRJ), mas nesta apenas poucos indivíduos estão presentes e
176 portanto o material testemunho não foi utilizado.

177 As populações de *P. spiniger* foram determinadas com base nos municípios de
178 procedência. Para os indivíduos destas populações 11 medidas morfológicas foram

179 mensuradas: comprimento rostro-cloacal (CRC), comprimento da cabeça (CC), largura
 180 da cabeça (LC), comprimento do pé (CP; do calo metatarsal interno até a ponta do
 181 artelho mais longo), comprimento da tíbia (CT), comprimento do fêmur (CF), distância
 182 inter-ocular (DIO), diâmetro do olho (DO), distância olho-focinho (DOF), distância
 183 olho-narina (DON) e distância narina-focinho (DNF = DOF – DON) (Figura 1). Todas
 184 as medidas foram realizadas com paquímetro digital Digimess (precisão 0,01 mm).

185 Foram consideradas 20 variáveis abióticas obtidas no banco de dados climáticos
 186 WorldClim, em resolução espacial 30-arc-sec (Hijmans et al., 2005) a saber: 1 -
 187 temperatura média anual, 2 - variação da temperatura mensal, 3 - Isotermalidade
 188 $((2/7)*100)$, 4 - sazonalidade da temperatura, 5 - temperatura máxima no mês mais
 189 quente, 6 - temperatura mínima no mês mais frio, 7 - variação da temperatura anual, 8 -
 190 temperatura média do trimestre mais quente, 9 - temperatura média do trimestre mais
 191 frio, 10 - temperatura média do trimestre mais seco, 11 - temperatura média do trimestre
 192 mais úmido, 12 - precipitação anual, 13 - precipitação média no mês mais úmido, 14 -
 193 precipitação média no mês mais seco, 15 – sazonalidade da precipitação, 16 -
 194 precipitação média sazonal, 17 - precipitação média no trimestres mais úmido, 18 -
 195 precipitação média no trimestre mais seco, 19 - precipitação média no trimestres mais
 196 quente, 20 - precipitação média no trimestre mais frio. Um conjunto desses dados foi
 197 compilado para cada uma das localidades analisadas de *P. spiniger*.

198 Populações selecionadas

199 Foram utilizados apenas machos adultos e localidades com no mínimo nove
 200 indivíduos. As populações consideradas foram a Estação Ecológica da Juréia (EEJ);
 201 Parque Estadual Campina do Encantado (PECE), Jacupiranga (JAC), Ilha Comprida
 202 (ICP), Ilha de Cananéia (ICN), Parque Estadual Ilha do Cardoso (PEIC) e Reserva

203 Natural Salto Morato (RNSM). A última está localizada no estado do Paraná, as demais
204 no estado de São Paulo (Tabela 1, Figura 2).

205 Análise estatística

206 Para reduzir a dimensão da matriz de dados e detectar possíveis variações
207 morfológicas entre as populações foi usada uma análise de componentes principais
208 (PCA), construída sobre uma matriz de variância e covariância das medidas
209 morfológicas logaritmizadas. Para determinar a existência de variação espacial entre as
210 populações foi usada uma análise de variáveis canônicas (CVA) também com a matriz
211 de dados logaritmizada (Manly, 1994).

212 Para determinar se as diferenças entre as populações são produto das condições
213 locais, foi realizada uma análise de componentes principais com os fatores abióticos e
214 extraído dela o primeiro componente principal, que explica a maior parte da variação
215 entre as localidades. Este componente principal foi considerado como uma variável que
216 engloba as informações globais sobre o clima. Esta variável foi unida à matriz de dados
217 morfométricos, sob o nome de “clima”. A partir desta nova matriz de dados (dados
218 morfométricos + “clima”) foi realizado um teste de correlação linear, para verificar
219 quais variáveis morfométricas estão correlacionadas com as variáveis abióticas.

220 O teste de Mantel parcial (Manly, 1994; Legendre & Legendre, 1998) foi usado
221 para testar concomitantemente os efeitos das similaridades físicas nas medidas
222 morfológicas. Foram usados dois tipos de matrizes de similaridades físicas: a distância
223 geográfica, que corresponde à distância linear (em km) entre as localidades das
224 populações analisadas, e a distância climática, que corresponde a similaridade
225 euclideana dos fatores climáticos entre as localidades.

226 As variáveis morfológicas foram testadas individualmente quanto a sua
227 correlação (Zar, 1999) em relação à latitude. Anteriormente, foi verificada a
228 normalidade dos dados pelo teste de normalidade (Zar, 1999).

229 Todas as análises foram realizadas no software PAST (Hammer et al., 2001),
230 exceto o teste de Mantel parcial que foi realizado com o software ZT (Bonnet & Peer,
231 2002).

232 Para verificar a acurácia das medições, foi escolhida uma amostra de 15
233 indivíduos da população da Reserva Natural do Salto Morato (RNSM) que teve suas
234 medidas registradas em três dias não consecutivos e em ordem aleatória. Na matriz de
235 dados cada dia de medição foi considerado uma réplica e, a partir da matriz de dados
236 logaritmizada, foi realizada uma análise de variância (MANOVA) para testar a hipótese
237 nula de que as variações de medição seriam ao acaso (Hayek & Heyer 2001).

238 Resultados

239 Verificação da acurácia da medição

240 A imprecisão da medição (dada pela porcentagem da variação dos valores de cada
241 uma das variáveis em relação à média) foi maior que 50 % para DIO, DON, DOF, DO e
242 DNF. No entanto, a análise de variância múltipla (MANOVA) não aponta diferença
243 entre as amostras (Wilk's lambda = - 0,55; gl = 22; 70; F = 1,121; $P > 0,05$), indicando
244 que a distribuição dos erros de medição são aleatórias.

245 Análise das variáveis morfológicas

246 Com base no levantamento feito nas coleções reunimos dados de sete localidades
247 de Floresta Ombrófila Densa, uma no estado do Paraná e as demais no estado de São
248 Paulo (Tabela 1, Figura 2), com um total de 167 machos adultos (Tabela 2).

249 As medidas morfológicas com o maior coeficiente de variação foram:
250 comprimento do fêmur (98,8 % na população de ICN e 97 % na população de ICP),
251 comprimento da tíbia (98% nas populações de PEIC e EEJ), e comprimento rostro-
252 cloacal (98 %, 113 % e 114 % nas populações de PECE, RNSM e JAC
253 respectivamente) (Tabela 2).

254 A partir da análise de componentes principais nove eixos foram obtidos, sendo
255 que os três primeiros componentes explicam juntos 83,88 % (CP1 = 64,6 %, CP2 =
256 12,11 %; CP3 = 6,67 %) da variação (Tabela 3, Figura 2).

257 O primeiro componente (CP1) é um contraste entre as variáveis: distância
258 narina-focinho (-0,97), distância olho-focinho (-0,19) e distância olho-narina (0,16). Já
259 o segundo componente (CP2) é explicado pelas variáveis distância olho-narina (0,74),
260 distância olho-focinho (0,49) e distância interocular (0,35); e o terceiro componente
261 (CP3) pelo contraste entre as variáveis: diâmetro do olho (-0,83), comprimento da
262 cabeça (-0,28) e distância interocular (0,25) (Tabela 3).

263 A maior variação da amostra testada está na forma, pois os dois primeiros
264 componentes explicam a variação da forma (embora o tamanho seja uma variável
265 importante) e o segundo componente explica a variação de tamanho.

266 Neste contexto, a análise dos escores no espaço reduzido dos dois primeiros
267 componentes (Figura 3a) indica uma separação entre alguns grupos. Existe uma
268 tendência da população de JAC se posicionar mais a esquerda do CP1 e a população da
269 RNSM e ICP mais a direita deste. A relação das características com o CP1 indica que a
270 primeira população apresenta um focinho maior (maior DNF) pelo posicionamento da
271 narina mais posteriormente que as demais populações (menor DON e maior DOF). Isto
272 é, apresenta um focinho mais longo que as demais. O inverso acontece com as
273 populações da RNSM e de ICP, que apresentam um focinho menor (menor DNF), com

274 a narina posicionada mais anteriormente, uma distância olho-narina maior e a distância
275 olho-focinho menor.

276 As populações do PECE e ICN posicionaram-se mais próximas a porção positiva
277 do CP2, o que indica que estas populações possuem uma maior distância olho-narina,
278 distância olho-focinho e distância interocular e da população da EEJ de se posicionar na
279 porção negativa deste componente, com menor distância olho-narina, distância olho
280 focinho e distância interocular. Isto pode ser interpretado pela presença de uma cabeça
281 mais estreita na população da EEJ. A diferença entre as populações também pode ser
282 dada por outros fatores como os relacionados no CP3 (Figura 3b), que posiciona as
283 populações de ICP e da RNSM na sua porção positiva e do PEIC e JAC na sua porção
284 negativa, indicando que as primeiras apresentam olhos menores (menor DO), a cabeça
285 mais curta (resultado de menor CC) e maior distância interocular (DIO). Estas duas
286 últimas distâncias são perpendiculares (CC e DIO) entre si e podem ser interpretadas
287 como sendo uma indicação de se tratarem de animais com cabeças mais largas que
288 longas em animais menores (o CRC é o quarto em nível de importância para a
289 composição do componente) (Tabela 3).

290 A diferença entre as populações foi determinada pela análise de variáveis
291 canônicas (CVA) que mostra uma não coincidência dos centróides (Figura 4), com a
292 formação de quatro complexos: um deles formado pela população de ICP, ICN e PECE;
293 outro formado pelas populações de EEJ e PEIC; outro formado pela população de JAC e
294 o quarto pela população de RNSM ($Wilk's\ lambda = -0,18$; $F_{60/808,1} = 4,549$; $P < 0,05$).
295 O primeiro autovalor explica 39,58 % e o segundo 28,42 % da diferença entre as
296 populações, sendo que as quatro características que mais contribuem para a primeira
297 variável canônica 1 (CV1) são, em ordem decrescente: diâmetro do olho (DO) (- 0,56),
298 distância olho narina (DON) (0,55), comprimento da cabeça (CC) (0,45) e a distância

interocular (DIO) (0,32), e para a segunda variável canônica (CV2) largura da cabeça (LC) (0,587), comprimento do pé (CP) (0,44), o comprimento do fêmur (CF) (0,39) e o comprimento rostro-cloacal (CRC) (0,23) (Tabela 4, Figura 4).

Análise dos fatores climáticos

Pela análise dos componentes principais sete eixos foram obtidos na redução de espaço para as variáveis abióticas, sendo que os três primeiros componentes explicam 96,69 % (Tabela 5) da variação total. O primeiro componente PC1 é formado pelo contraste entre a precipitação e a temperatura mensal, com as variáveis: variação da temperatura mensal (0,295) e a precipitação do mês mais seco (- 0,288), e a precipitação do período mais seco (- 0,285) e do período mais frio (- 0,285). O segundo componente (CP2) é a resposta da temperatura, formado pela temperatura mínima do mês mais frio (- 0,333), a temperatura média do período mais úmido (- 0,314), a temperatura máxima no mês mais quente (- 0,301), e a temperatura média anual (- 0,2985). O o terceiro componente (CP3) entre a sazonalidade da temperatura (-0,525), a variação da temperatura anual (- 0, 439) e a sazonalidade da precipitação (-0,4051) (Tabela 5, Figura 5). A análise do primeiro componente (CP1) evidencia dois grupos: as localidades que sofrem uma menor variação da temperatura durante o dia e o ano e que possuem um regime de chuvas mais intenso (PEIC e RNSM), e as localidades onde a variação da temperatura durante o ano e o dia não é intensa e o índice de pluviosidade é menor (EEJ, PECE e JAC). O segundo eixo permite identificar as localidades onde as temperaturas são menores (EEJ, PECE e PEIC) e onde são maiores (ICP e ICN). Já o terceiro eixo (CP3) distingue a população EEJ das demais pela regularidade da temperatura anual e chuvas mais homogeneamente distribuídas.

Em teste de correlação linear as variáveis morfológicas que se mostram relacionadas com os fatores climáticos são: LC ($r_s = - 0,18$ $P < 0,05$), CC ($r = 0,26$, $P <$

0,01), DIO ($r_s = 0,23$, $P < 0,05$), DOF ($r_s = -0,21$, $P < 0,01$), e DNF ($r_s = 0,18$, $P < 0,01$) (Tabela 6). E as que mostram relação com o gradiente latitudinal sul - norte, são: CC ($r_s = 0,287$, $P < 0,001$), DO ($r_s = 0,23$, $P < 0,01$), DNF ($r_s = 0,185$, $P < 0,05$), LC ($r_s = -0,18$, $P < 0,05$) e DON ($r_s = 0,21$, $P < 0,01$) (Tabela 6). As variáveis morfológicas não citadas se mostram independentes dos fatores analisados.

Em teste de correlação linear, as variáveis climáticas que apresentam correlação com a latitude foram: isothermalidade ($r_s = 0,93$; $P < 0,05$), sazonalidade da temperatura ($r_s = -0,89$; $P < 0,05$), precipitação no período mais seco ($r_s = -0,78$; $P < 0,05$) e precipitação no período mais frio ($r_s = -0,78$; $P < 0,05$).

O resultado do teste Mantel parcial aponta uma correlação entre a matriz climática e a geográfica ($r = -0,65$; $P < 0,05$) e não indica que os fatores climáticos ($r = -0,106$; $P > 0,05$) e/ou a distância geográfica ($r = -0,17$; $P > 0,05$) causam as variações morfológicas (Figura 6).

Discussão

A imprecisão da medição foi maior nas variáveis de menores valores DIO, DON, DOF, DO e DNF, possivelmente associado a dificuldade de obtenção destas medidas (Hayek & Heyer, 2005). Porém, a análise de variância multivariada (MANOVA) realizada entre as três medições da mesma amostra em dias alternados (segundo Hayek & Heyer, 2001) não resultou em diferença, indicando que as diferenças morfológicas encontradas entre as populações não são resultado de medições tendenciosas.

As medidas morfológicas com o maior coeficiente de variação estão relacionadas com o tamanho dos indivíduos (CF, CT e CRC), porém, as medidas que

347 mais contribuem para a diferença morfológica entre as populações estão relacionadas
348 com a forma dos indivíduos (DNF, DON, DOF, DIO, DO e CC).

349 O tamanho do corpo e o comprimento da cabeça já foram reconhecidos para
350 outras espécies como sendo características importantes na diferenciação morfológica
351 entre populações (Castellano & Giacoma, 2000; Méndez et al., 2004; Rosso et al., 2004;
352 Silva et al., 2008). Porém, em alguns casos o tamanho do corpo pode não ser uma
353 variável discriminatória importante (Puerto et al., 2001), como no caso destas
354 populações de *Physalaemus spiniger*.

355 Apesar das variáveis: comprimento da cabeça, diâmetro do olho e distância-olho
356 focinho se apresentarem individualmente correlacionadas com os fatores climáticos, o
357 teste de Mantel parcial aponta que a causa da variação morfológica das populações não
358 está relacionada aos fatores climáticos nem a distância geográfica. A mesma condição
359 foi observada entre a variação morfológica e geográfica de *Eupemphix nattereri* no
360 cerrado brasileiro (Silva et al., 2008) e para *H. bischoffi* ao longo da Mata Atlântica
361 (Marcelino et al., 2009). Da mesma forma que nos nossos estudos, *Eupemphix nattereri*
362 apresentou correlação entre as matrizes geográficas e macroambientais (nas quais foram
363 considerados índices pluviométricos, temperatura média e umidade do ar), mas também
364 não apresentou correlação entre a variação morfométrica e a variação genética (Silva et
365 al., 2008).

366 A diferença entre as populações aqui estudadas indica que as características
367 morfológicas variam conforme o gradiente latitudinal, sendo que ao norte as populações
368 tendem a ter uma cabeça mais longa do que larga, olho maior (maior DO) e um focinho
369 maior (maior DNF), o que pode ser interpretado como possuindo um corpo mais
370 robusto, apesar de não significativo. Variação morfológica em relação a um gradiente
371 norte-sul foi encontrada para outras espécies de anfíbios como em *Rhinella spinulosa* no

372 Chile (Méndez et al., 2004), onde quanto mais ao norte, menor é o tamanho do corpo
373 das populações. Ou como em *Hypsiboas bischoffi* (Marcelino et al., 2009) e cinco
374 espécies do grupo *Rhinella crucifer* (Baldiessa et al., 2004), para as quais no sentido
375 norte-sul há uma diminuição do tamanho do corpo. Nossos dados corroboram com o
376 padrão descrito para as espécies da Mata Atlântica (*H. bischoffi* e as espécies do grupo
377 de *R. crucifer*).

378 Em anfíbios o tamanho do corpo do adulto depende de vários fatores como o
379 tempo de metamorfose, crescimento antes e depois da maturidade, idade de maturidade
380 e longevidade, (Rosso et al., 2004). No entanto, diferenças genéticas e ambientais
381 podem causar diferenças no desenvolvimento ontogenético o que resulta na variação do
382 tamanho corporal (Silva et al., 2008).

383 A tendência dos organismos serem maiores em ambientes de temperatura mais
384 fria (Regra de Bergmann) (ver referências em Blanckenhorn & Demont, 2004) não é
385 consistente para a explicação da variação morfológica entre as populações de
386 *Physalaemus spiniger* como para outros anuros (Adam & Church, 2007). Se
387 considerarmos que as populações de Ilha de Cananéia e Ilha Comprida, são as de menor
388 tamanho, há uma concordância com a regra de Bergmann (onde em áreas em que a
389 temperatura é maior, os indivíduos são menores). No entanto, esta concordância é
390 somente pontual já que a temperatura média das áreas ocupadas pelas populações
391 analisadas não mostram um gradiente. Desta forma, *P. spiniger* parece apresentar uma
392 relação íntima com a precipitação e é possível que a variável que influencia mais a sua
393 distribuição seja a pluviosidade.

394 A diferença no tamanho do corpo, ao longo do gradiente latitudinal de umidade
395 pode ocorrer porque animais de climas mais áridos se reproduzem mais jovens que
396 populações de clima úmido. Então, o tamanho do corpo é somente uma consequência do

397 clima na atividade reprodutiva, sendo que o objeto da seleção é a idade da primeira
398 maturação e os animais que vivem em regiões mais áridas foram selecionados para
399 estarem aptos a reprodução mais jovens que os de clima úmido (Castellano & Giacoma,
400 2000). No entanto, é arriscado afirmações nesta escala para o caso de *P. spiniger*, pois
401 não foram usados métodos para definir a idade dos indivíduos analisados.

402 A distribuição de *P. spiniger* se encaixa na regra de Bergmann (ver referências
403 em Blanckenhorn & Demont, 2004) quando se considera não a temperatura média
404 mensal, mas a isothermalidade, que indica o quanto a temperatura varia durante o dia,
405 isto é, os extremos de temperatura. Mais ao norte, apesar da temperatura média ser mais
406 constante, a variação da temperatura diária é maior que ao sul. Esta situação, aliada a
407 ausência do gradiente latitudinal da temperatura média entre as regiões testadas, pode
408 estar forçando a espécie a atingir tamanhos maiores até que se inicie a atividade
409 reprodutiva, uma vez que as áreas que elas ocupam têm índices menores de precipitação
410 em períodos de características ambientais extremas (frio e seco).

411 Caso a diferença entre as populações seja fruto de seleção de um caráter
412 adaptativo, é possível que a seleção tenha ocorrido no sentido da habilidade de
413 alimentação. Isto pois nem a distância geográfica nem características ambientais
414 explicam a diferença entre as populações. A alimentação destas populações pode ser
415 distinta e variável quanto a disponibilidade de presas ou mesmo quanto a especialização
416 das populações em adquirir uma ou outra espécie de presa. Um modelo biométrico de
417 relação entre forma da cabeça e nicho alimentar para anuros prevê que: espécies
418 adaptadas a preda presas grandes e lentas apresentam longas mandíbulas e cabeça
419 larga; quando predam presas pequenas e lentas apresentam pequenas mandíbulas e
420 quando predam presas rápidas apresentam mandíbulas longas (Emerson, 1985). Este
421 modelo vem da relação entre a largura da cabeça e o assoalho da língua. O assoalho da

422 língua está relacionado com a velocidade de protusão da língua, que é importante para
423 espécies que predam presas rápidas, e a força da protusão da língua é importante para
424 espécies que predam presas grandes (Emerson, 1985).

425 Caso a diferença entre as populações não tenha causa adaptativa, é possível que
426 seja fruto da inércia evolutiva e a fonte da variação seja reflexo da população fundadora,
427 onde as características genéticas se mantem nas populações.

428

429 Agradecimentos:

430 Agradecemos a Capes e a Fapesp (proc. no. 2008/50325-5 e 2008/52847-9), pelo
431 auxílio e pelas bolsas de estudos. Aos curadores das coleções CFBH, MHNCI, MZUSP
432 e ZUEC pelo acesso as coleções e a FBPB pelo apoio logístico. Ao ICMBio pela
433 licença de coleta (licença nº 16461-1, código de autenticação 24171151).

434 Referências

435 Adams, D. C & J. O. Church 2007. Amphibians do not follow Bergmann's rule.

436 Evolution 62-2:413–420.

437 Alexandrino, J., Ferrand, N. & J. W. Arntzen 2005. Morphological variation in two

438 genetically distinct groups of the Golden Striped Salamander, *Chioglossa*

439 *lusitanica* (Amphibia: Urodela). Contributions to Zoology 74:213–222.

440 Baldissera, F. A., Caramaschi U. & C. F. B. Haddad 2004. Review of the *Bufo crucifer*

441 species group, with descriptions of two new related species (Amphibia, Anura,

442 Bufonidae). Arquivos do Museu Nacional 62:255–282.

443 Benitez-Díaz, H. 1993. Geographic variation in coloration and morphology of the acorn

444 woodpecker. The Condor 95:63-71.

- 445 Bonnet, E., & Y. V. Peer 2002. ZT: a software tool for simple and partial Mantel tests.
446 Journal of Statistical software 7(10):1-12.
- 447 Blanckenhorn, W.U. & Demont M. 2004. Bergmann and Converse Bergmann
448 Latitudinal Clines in Arthropods: Two Ends of a Continuum? Integrative and
449 Comparative Biology 44:413–424 1
- 450 Castellano S. & C. Giacoma 2000. Morphometric and advertisement call geographic
451 variation in polyploid green toads. Biological Journal of the Linnean Society
452 70:341-360.
- 453 Cepagri - Centro de Pesquisas Meteorológicas e Climáticas Aplicadas a Agricultura
454 ([http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-](http://www.cpa.unicamp.br/outras-informacoes/clima-dos-municipios-paulistas.html)
455 paulistas.html).
- 456 Cruz, A. G. C., Nascimento, L. B. & R. N. Feio 2007. A new specie of the genus
457 *Physalaemus* Fitzinger 1826 (Anura: Leuiperidae) from southeastern Brasil.
458 Amphibia-Reptilia 28:457-465.
- 459 Emerson, S.B. 1985 Skull Shape in Frogs: Correlations with Diet. Herpetologica
460 41(2):177-188.
- 461 FBPN, 2001. Fundação O Boticário de Proteção da Natureza. Reserva Natural Salto
462 Morato - Plano de Manejo. Versão preliminar. São José dos Pinhais.
- 463 Frost, D. R. 2009. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.3
464 (12 February, 2009). Electronic Database accessible at
465 [http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/American Museum of Natural](http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/American Museum of Natural History, New York, USA)
466 History, New York, USA.

- 467 Funk, W.C., Angulo, A., Cadwell, J.P., Ryan, M., & D.C. Cannatella 2008. Comparison
468 of morphology and calls of two cryptic species of *Physalaemus* (Anura:
469 Leiuperidae). *Herpetologica* 64(3):290–304.
- 470 Haddad, C. F. B. & J. P. Pombal Jr 1998. Redescription of *Physalaemus spiniger*
471 (Anura: Leptodactylidae) and descriptions of two new reproductive modes.
472 *Journal of Herpetology* 32(4):557- 565.
- 473 Hammer, Ø. Harper, D. A. T., & P. D. Ryan 2001. PAST: Paleontological statistics
474 software package for education and analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1):9.
- 475 Hayek, L. C. & W. R. Heyer 2001. Frog morphometrics: a cautionary tale. *Alytes* 18(3-
476 4): 153-177.
- 477 Hayek, L. C., & W. R. Heyer 2005. Determining sexual dimorphism in frog
478 measurement data: integration of statistical significance, measurement error,
479 effect size and biological significance. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*
480 77(1):45-76.
- 481 Hijimans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & A. Jarvis 2005. Very high
482 resolution 230 interpolated climate surfaces for global land areas. *International*
483 *Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- 484 Instituto Florestal - http://www.iflorestal.sp.gov.br/unidades_conservacao/busca.asp
- 485 Legendre, P. & L. Legendre 1998. Numerical ecology. 2nd English edition. Elsevier
486 Science BV, Amsterdam. xv + 853 pages.
- 487 Manly, B. J. 1994. *Multivariate Statistical Methods: A primer*. Chapman & Hall,
488 London. 215p.

- 489 Marcelino, V. R.; Haddad, C. F. B., & J. Alexandrino 2009. Geographic distribution and
 490 morphological variation of striped and nonstriped populations of the Brazilian
 491 Atlantic Forest treefrog *Hypsiboas bischoffi* (Anura: Hylidae). Journal of
 492 Herpetology 43(2):351–361.
- 493 Méndez, M. A., Soto, E. R., Correa, C., Veloso, A., Vergara, E., Sallaberry, M., & P.
 494 Iturra 2004. Morphological and genetic differentiation among Chilean
 495 populations of *Bufo spinulosus* (Anura: Bufonidae) Revista Chilena de Historia
 496 Natural 77:559-567.
- 497 Morrison, D. F. 1976. Multivariate Statistical Methods. McGraw-Hill, Nova York.
- 498 Napoli, M. F., & U. Caramaschi 1999a. Geographic variation of *Hyla rubicundula* and
 499 *H. anataliasiasi*, with the description of a new species (Anura, Hylidae). Alytes
 500 16(3-4): 165-189
- 501 Napoli, M. F. & U. Caramaschi 1999 b. Variation and description of two new Brazilian
 502 *Hyla* of the *H. tritaeniata* complex (Amphibia, Anura, Hylidae). Boletim do
 503 Museu Nacional (407):1-11.
- 504 Peres-Neto P. R. 1995. Introdução a Análises morfométricas. Oecologia Brasiliensis.
 505 Volume II: Tópicos em Tratamentos de Dados Biológicos. Peres- Neto, P.R.;
 506 Valentini, J. L. & Fernandez F. A. S. (Editores) p.57-89. Rio de Janeiro-RJ.
- 507 Puerto, G., Da Grace, M., Salomão A. O., Theakston, R. D. G., Thorpe, R. S., Warrell
 508 D. A. & W. Wuèster 2001. Combining mitochondrial DNA sequences and
 509 morphological data to infer species boundaries: phylogeography of lanceheaded
 510 pitvipers in the Brazilian Atlantic forest, and the status of *Bothrops pradoi*
 511 (Squamata: Serpentes: Viperidae). Journal of Evolutionary Biology 14:527-538.

- 512 Reis S. F. 1988. Morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. Revista
513 Brasileira de Zoologia 5(4):571-580.
- 514 Rohlf, F. J & Marcus, L. F. (1993) - A revolution in morphometrics. Trends Ecology
515 and Evolution 8: 129–132.
- 516 Rosso, A., Castellano, S., & C. Giacoma 2004. Ecogeographic analysis of
517 morphological and life-history variation in the Italian treefrog. Evolutionary
518 Ecology 18:303–321.
- 519 Silva, D. M., Cruz A. D., Bastos, R. P., Telles, M. P. C., & J. A. F. Diniz Filho 2008.
520 Morphometric and genetic differentiation among populations of *Eupemphix*
521 *nattereri* (Amphibia, Anura, Leiuperidae) from central Brazil. Iheringia 98:493-
522 500.
- 523 Wüster, W. Otsuka, S., Thorpe, R. S., & A. Malhotra 1992. Morphological variation in
524 russell's viper in Burma and Thailand. Herpetological Journal 2:9-101.
- 525 Zar J.H. 1999. Biostatistical Analysis. 4th edition. Prentice Hill.

526 TABELA 1 – Localidades de ocorrência de *P. spiniger* utilizadas neste estudo, com sua localização geográfica (graus decimais), clima e
 527 número de indivíduos analisados (N).

Localidade	Acronômio	Município- UF	Latitude	Longitude	clima	N
Reserva Natural Salto Morato	RNSM	Guaraqueçaba-PR	-25.255.343	-47.920.249	cfa *	43
Estação Ecológica da Juréia	EEJ	Iguape-SP	-24.524.436	-48.602.335	af	29
Jacupiranga	JAC	Jacupiraga-SP	-24.690.278	-47.938.152	am	33
Ilha de Cananéia	ICN	Cananéia-SP	-24.993.297	-47.581.431	af	9
Parque Estadual Campina do Encantado	PECE	Parquera-Açu-SP	-24.666.667	-47.850.586	cwa	20
Ilha Comprida	ICP	Ilha Comprida-SP	-24.974.556	-47.800.000	af	9
Parque Estadual Ilha do Cardoso	PEIC	Cananéia-SP	-24.993.297	-47.581.431	af	21

528 (*) FBPN 2001

529

530 TABELA 2–Valores das medidas morfológicas dos indivíduos de *P. spiniger* medidos nas populações analisadas. Os valores são
 531 apresentados como média \pm desvio padrão; coeficiente de variação; N (indivíduos medidos) – Coeficiente de variação foi dado por: média
 532 /desvio padrão. Os acronômios das localidades estão na tabela 1 e as siglas das medidas estão nos métodos.

	ICN	PEIC	EEJ	ICP	JAC	PECE	RNSM
						23 para CRC e 20 para as demais	42
N	9	23	30	10	33		
CRC	2,28 \pm 0,03; 76	2,28 \pm 0,03; 76	2,27 \pm 0,03; 75,67	2,26 \pm 0,02; 113	2,28 \pm 0,14; 114	2,26 \pm 0,02; 113	2,27 \pm 0,02; 113,5
LC	1,81 \pm 0,02; 90,5	1,81 \pm 0,02; 90,5	1,8 \pm 0,03; 60	1,77 \pm 0,04; 44,25	1,83 \pm 0,14; 91,5	1,8 \pm 0,02; 90	1,82 \pm 0,03; 60,67
CC	1,86 \pm 0,03; 62	1,86 \pm 0,03; 62	1,86 \pm 0,03; 62	1,82 \pm 0,02; 91	1,87 \pm 0,21; 62,33	1,85 \pm 0,02; 92,,5	1,84 \pm 0,03; 61,33
CF	1,97 \pm 0,02; 98,5	1,95 \pm 0,03; 65	1,94 \pm 0,03; 64,67	1,94 \pm 0,02; 97	1,94 \pm 0,14; 97	1,95 \pm 0,02; 97,5	1,94 \pm 0,03; 64,67
CT	1,98 \pm 0,03; 66	1,96 \pm 0,02; 98	1,96 \pm 0,02; 98	1,94 \pm 0,02; 97	1,95 \pm 0,14; 97,5	1,95 \pm 0,02; 97,5	1,95 \pm 0,02; 97,5
CP	1,96 \pm 0,04; 49	1,96 \pm 0,03; 65,33	1,95 \pm 0,03; 65	1,92 \pm 0,03; 64	1,96 \pm 0,14; 98	1,94 \pm 0,03; 64,67	1,96 \pm 0,02; 98
DO	1,33 \pm 0,05; 26,6	1,36 \pm 0,04; 34	1,34 \pm 0,05; 26,8	1,29 \pm 0,04; 32,25	1,35 \pm 0,28; 33,75	1,33 \pm 0,04; 33,25	1,3 \pm 0,05; 26
DIO	1,37 \pm 0,05; 27,4	1,3 \pm 0,05; 26	1,32 \pm 0,05; 26,4	1,35 \pm 0,05; 27	1,33 \pm 0,28; 33,25	1,36 \pm 0,05; 27,2	1,34 \pm 0,04; 33,5
DON	1,24 \pm 0,04; 31	1,17 \pm 0,08; 14,62	1,14 \pm 0,05; 22,8	1,23 \pm 0,06; 20,5	1,19 \pm 0,35; 23,8	1,22 \pm 0,06; 20,33	1,2 \pm 0,05; 24
DOF	1,43 \pm 0,02; 71,5	1,4 \pm 0,05; 28	1,38 \pm 0,06; 23	1,42 \pm 0,04; 35,5	1,43 \pm 0,28; 35,75	1,42 \pm 0,04; 35,5	1,38 \pm 0,08; 17,25
DNF	0,99 \pm 0,1; 9,9	0,99 \pm 0,13; 7,62	0,99 \pm 0,26; 3,81	0,93 \pm 0,17; 5,47	1,05 \pm 0,7; 10,5	0,95 \pm 0,18; 5,28	0,96 \pm 0,11; 8,73

533

534

535 TABELA 3–Escores das medidas morfométricas de *P. spiniger* em relação a cada
 536 componente, os autovalores de cada componente principal, a porcentagem de explicação
 537 e a explicação acumulada dos componentes, resultantes da análise de componentes
 538 principais, a partir da matriz de dados de variância e covariância.

	CP1	CP2	CP3	CP4
CRC	-0,018	0,135	-0,214	0,296
LC	-0,022	0,151	-0,126	0,248
CC	-0,030	0,099	-0,277	0,248
CF	0,009	0,098	-0,123	0,191
CT	-0,009	0,091	-0,136	0,229
CP	-0,024	0,115	-0,166	0,273
DO	-0,054	0,116	-0,831	-0,168
DIO	0,032	0,346	0,252	0,621
DON	0,160	0,739	0,183	-0,241
DOF	-0,189	0,489	-0,019	-0,390
FOC	-0,966	0,020	0,109	0,040
Autovalor	0,028	0,005	0,003	0,002
% variância	64,605	12,111	6,666	5,433
% variância acumulada	64,605	76,716	83,382	88,815

539

540

541 TABELA 4– Autovetores para cada eixo resultantes da análise de variáveis canônicas a
 542 partir da matriz de dados de medidas morfológicas de sete diferentes populações de
 543 *Physalaemus spiniger*.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
CRC	-0,066	0,226	0,180
LC	0,185	0,577	0,418
CC	-0,447	-0,184	0,285
CF	-0,053	-0,392	0,165
CT	-0,159	-0,129	-0,512
CP	-0,127	0,437	-0,131
DO	-0,565	-0,033	0,336
DIO	0,318	-0,227	0,022
DON	0,542	-0,198	0,323
DOF	-0,018	-0,347	0,345
FOC	-0,052	0,098	0,260

544

545

546 TABELA 5–Escores dos fatores abióticos para cada uma das localidades em relação a
 547 cada componente, os autovalores, a porcentagem de explicação e a explicação
 548 cumulativa dos componentes, resultantes da análise de componentes principais, a partir
 549 da matriz de dados de correlação.

	CP1	CP2	CP3
RNSM	-3,075	-0,055	-0,431
PEIC	-4,703	1,862	-1,157
ICN	0,407	-4,001	0,344
ICP	-0,251	-2,892	0,544
EEJ	0,784	2,425	2,921
PECE	2,339	2,031	-0,431
JAC	4,499	0,631	-1,790
Autovalor	9,687	6,374	2,310
% variância	50,986	33,547	12,157
variação acumulada (%)	50,986	84,533	96,690

550

551

552 TABELA 6 – Correlação linear de Spearman entre as medidas morfológicas de *P.*
 553 *spiniger* e a variável “clima” proveniente do CP1 que representa 99% da variação entre
 554 as sete localidades analisadas e entre as medidas morfológicas e a latitude. NS = não
 555 significativo.

	Clima		Latitude	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
CRC	0,044	NS	-0,031	NS
LC	0,117	NS	-0,182	0,019
CC	0,291	0,000	0,226	0,003
CF	-0,018	NS	0,059	NS
CT	-0,105	NS	-0,010	NS
CP	0,003	NS	-0,114	NS
DO	0,216	0,005	0,233	0,002
DIO	0,033	NS	-0,025	NS
DON	-0,099	NS	-0,215	0,005
DOF	0,155	0,046	0,052	NS
DNF	0,126	NS	0,185	0,017

556

557 Legenda das figuras:

558 FIG. 1 – Esquema representativo das medidas morfológicas registradas nos indivíduos de
 559 *Physalaemus spiniger*. Desenho adaptado de Cruz et al 2007. A) visão dorsal de um
 560 indivíduo inteiro, indicando as medidas: CRC - comprimento rostro-cloacal; CC -
 561 comprimento da cabeça; LC - largura da cabeça; CP - comprimento do pé (do calo
 562 metatarsal interno até a ponta do dedo mais longo); CT - comprimento da tíbia; CF -
 563 comprimento do fêmur; B) visão dorsal da cabeça, indicando as medidas DIO -
 564 distância inter-ocular; DO - diâmetro do olho; DOF - distância olho-focinho; DON -
 565 distância olho-narina; DNF -distância narina-focinho ($DNF = DOF - DON$).

566

567 FIG. 2 – Localidades de registro de *Physalaemus spiniger*. 1 - P.E. Carlos Botelho; 2 - P.
 568 E. Intervales; 3 - E.E. da Juréia (EEJ); 4 - P.E.Turístico do Alto Ribeira (PETAR); 5 -
 569 P.E. Campina do Encantado (PECE), 6 – Jacupiranga (JAC); 7 - Iguape, 8 - Ilha
 570 Comprida (ICP); 9 - Ilha de Cananéia (ICN); 10 - P.E Ilha do Cardoso (PEIC), 11 - R.
 571 N. Salto Morato (RNSM); 12 - Guaraqueçaba. As localidades identificadas pelo círculo
 572 preto foram utilizadas na análise e as representadas pelo círculo cinza foram descartadas
 573 das análises.

574

575 FIG. 3– Análise dos componentes principais das variáveis morfométricas, em matriz de
 576 dados de variância e covariância. Os eixos apresentam a porcentagem de explicação de
 577 cada um dos componentes. Cada elipse representa uma população analisada. ICN – Ilha
 578 de Cananéia, ICP – Ilha Comprida, PEIC – Parque Estadual Ilha do Cardoso, RNSM –
 579 Reserva Natural Salto Morato, PECE - Parque Estadual Campina do Encantado, EEJ –
 580 Estação Ecológica da Juréia, JAC- Jacupiranga.

581

582 FIG. 4– Análise das variáveis canônicas com base em matriz de dados morfológicos de
583 *P. spiniger*. Cada elipse representa a distribuição dos dados dos indivíduos das
584 populações analisadas no espaço multivariado.

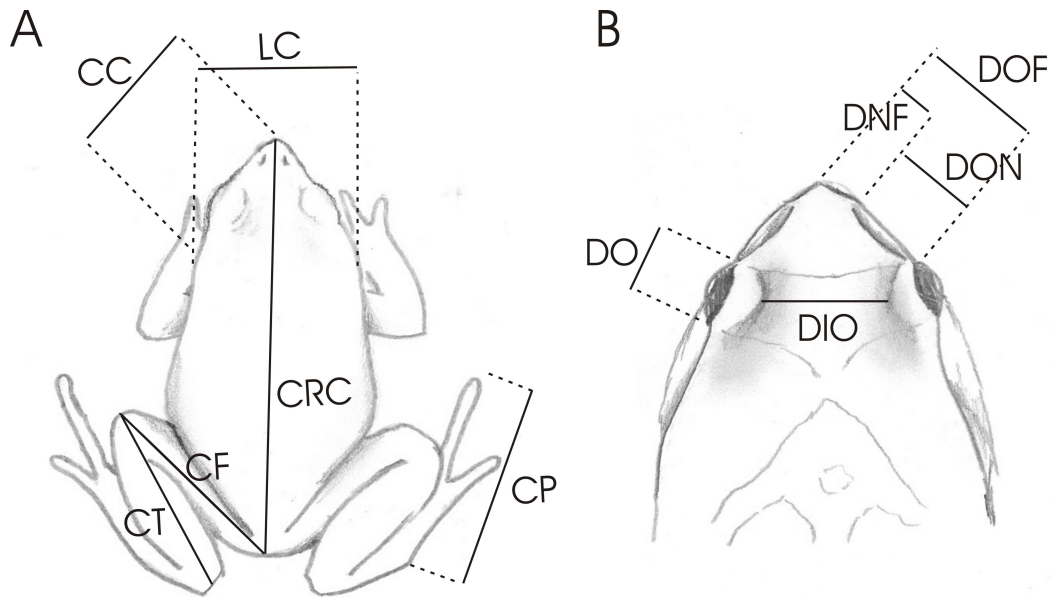
585

586 FIG. 5– Análise dos componentes principais das variáveis climáticas com base na matriz
587 de dados de correlação. A) Componentes 1 e 2; B) componentes 2 e 3. Os eixos
588 apresentam a porcentagem de explicação de cada um dos componentes. Cada ponto
589 representa uma das localidades analisada. ICN – Ilha de Cananéia, ICP – Ilha Comprida,
590 PEIC – Parque Estadual Ilha do Cardoso, RNSM – Reserva Natural Salto Morato,
591 PECE - Parque Estadual Campina do Encantado, EEJ – Estação Ecológica da Juréia,
592 JAC- Jacupiranga.

593

594 FIG.6 – Representação gráfica do resultado do teste de Mantel. A correlação entre as
595 matrizes de dissimilaridade física (Morfologia), distância geográfica (Geografia) e
596 dissimilaridade climática (Clima).

597

598 **FIG. 1**

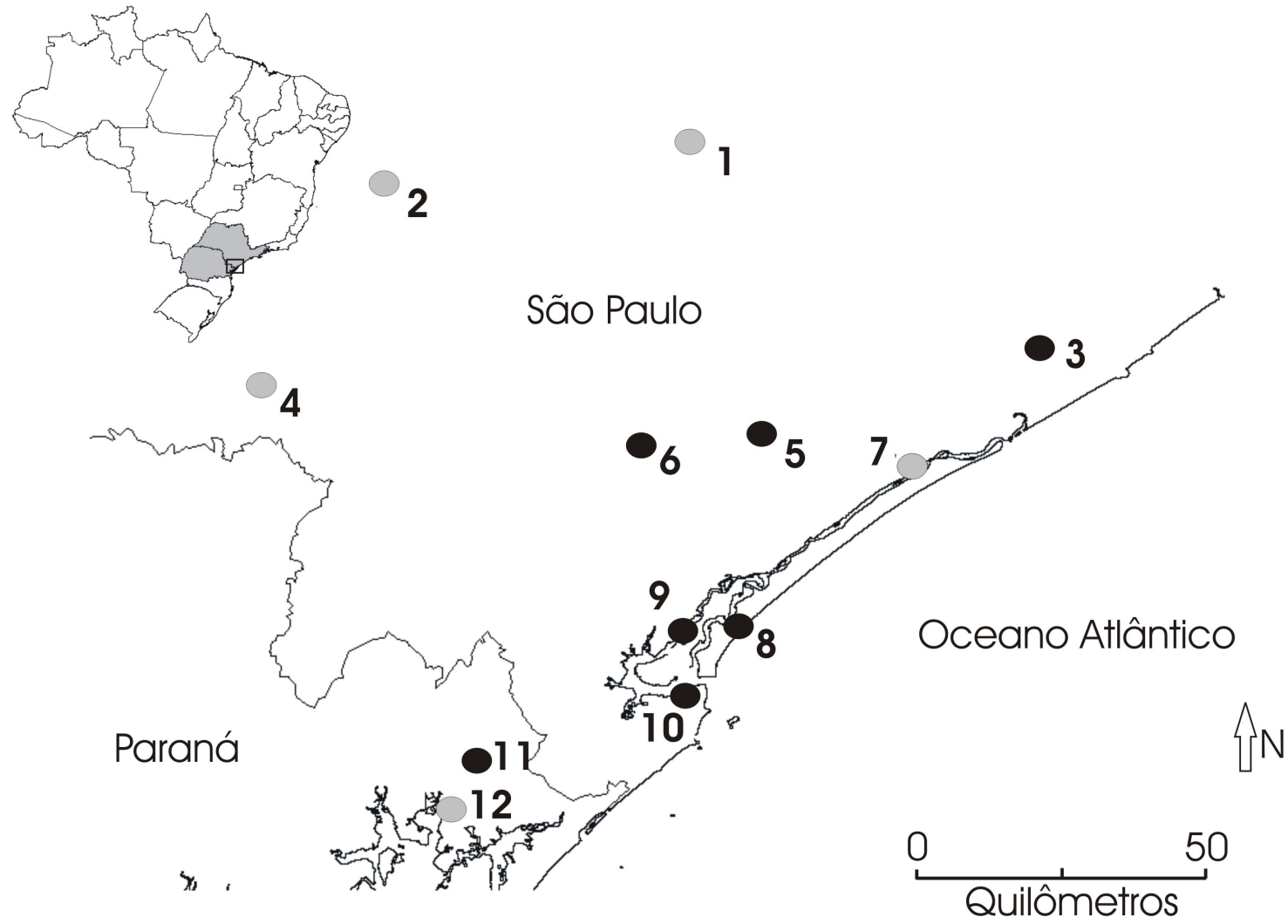
599

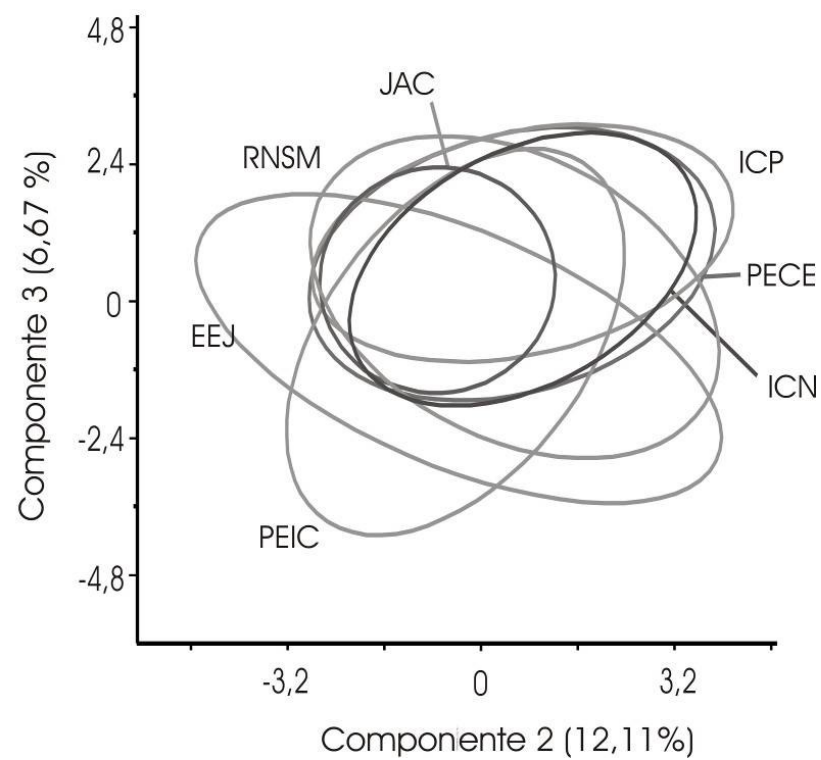
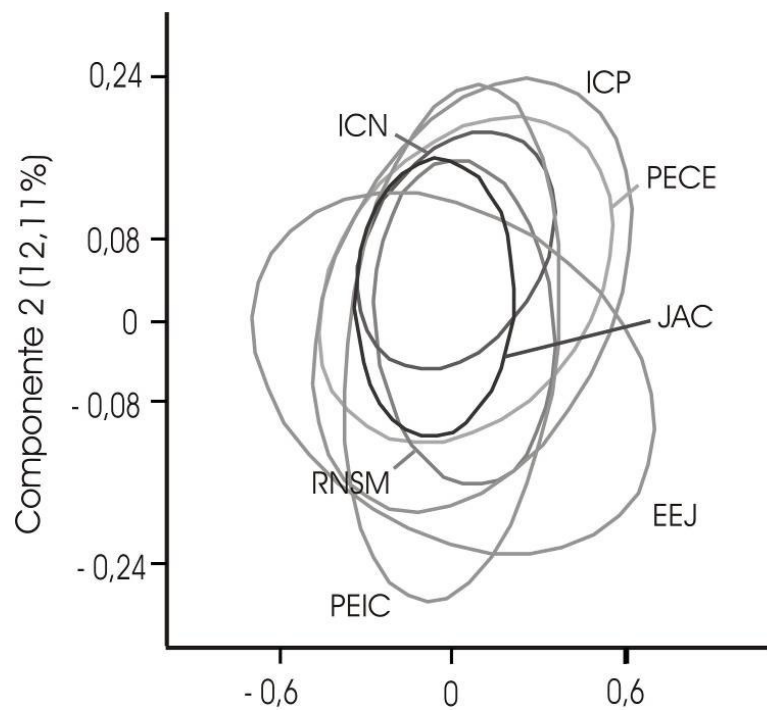
600

601

602 **FIG. 2**

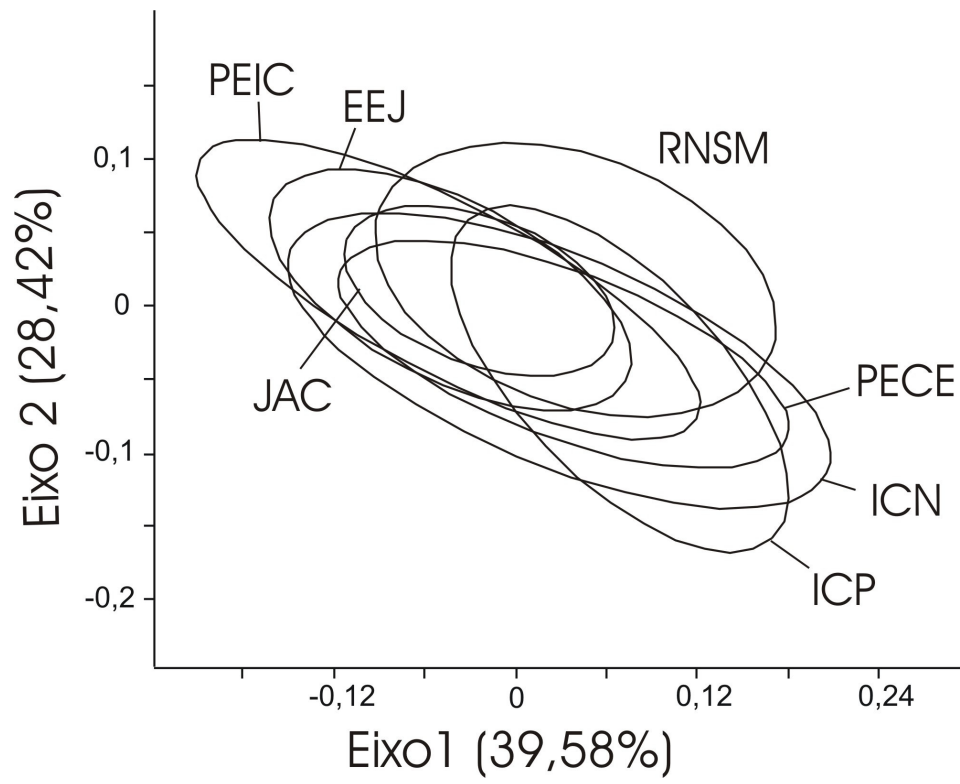
603



604 **FIG. 3**

605

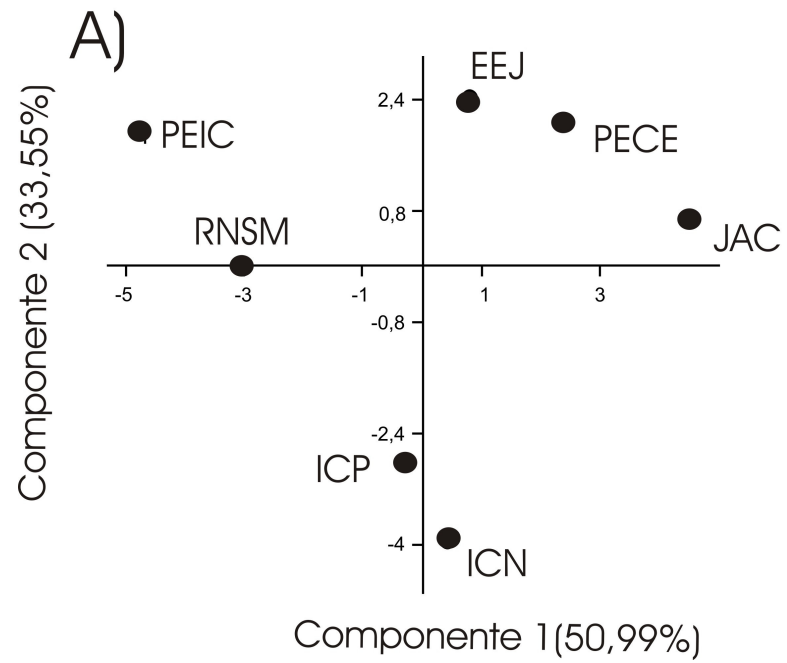
606

607 **FIG. 4**

608

609 **FIG.5-**

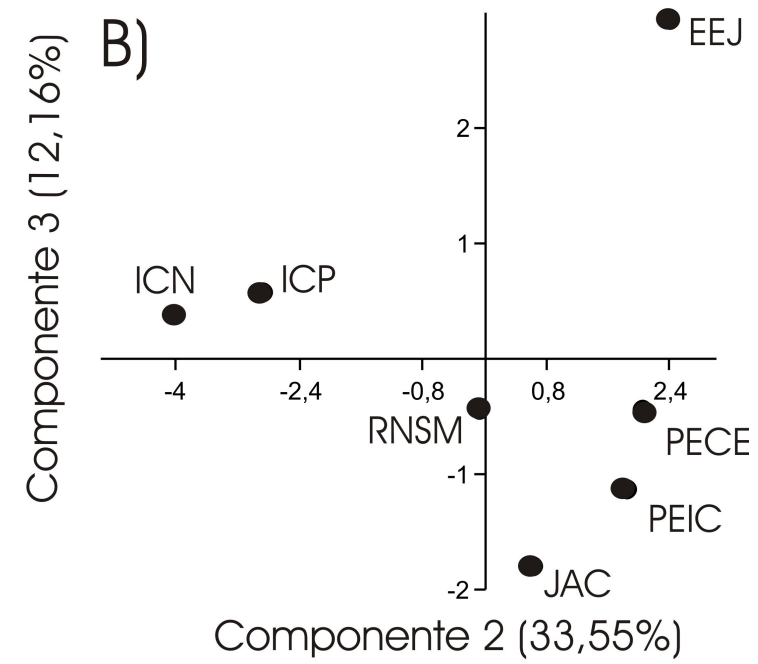
610

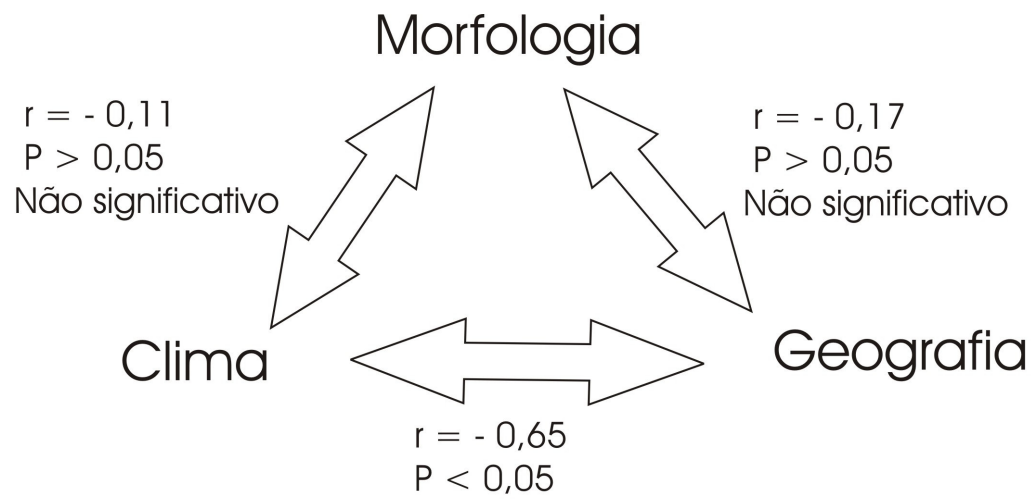


611

612

613



614 **FIG 6**

615

616

617

618 Author Addresses:

619

620 ¹*Programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do*
621 *Paraná. Setor de Ciências Biológicas, Caixa Postal 19031, CEP 81531-980, Curitiba,*
622 *Paraná, Brasil. E-mail: thaisreginacosta@gmail.com*

623

624 ²Present address: Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas
625 Departamento de Zoologia, Caixa Postal 19020 CEP 81531-980, Curitiba, Paraná,
626 Brasil.

627

628 ³*Present address: Museu de Zoologia “Prof. Adão José Cardoso”, Universidade*
629 *Estadual de Campinas (UNICAMP- IB), Rua Albert Einstein s/n, Campinas, São Paulo,*
630 *CEP13083-863 E-mail: toledolf2@yahoo.com*

631

632 ⁴Corresponding author: Thais R. N. Costa: thaisreginacosta@gmail.com

633

634 Anexo

635 Coleções consultadas, procedência e número de tombo dos exemplares de *P. spiniger*
636 medidos.

637

638 **CFBH** (EEJ): 307-10, 410, 833, 835, 1246, 12484-88;12490-94; 13524, 13800-01,
639 13806; (PEIC): 312-13; 315-17; 319-21, 4907, 6353, 7252, 7924, 10693-94; 12489;
640 (INC): 14899, 14901, 14902, 15800-01, 18865-66, 18997; (PECE): 14903, 15799-803,
641 17021, 17043, 17070-74, 17078, 17080-81, 17122, 17819, 17823, 17839, 18865-66,
642 18923-24, 18926-28, 18997, 19091; (ICP): 15803, 17043, 17122, 17819, 17823, 17839,
643 19130, 19600 – **MHNCI** (RNSM): 4808-10, 4926 – **MZUSP** (EEJ): 76562, 82404;
644 (JAC): 85095- 96, 85098-03, 85105-27 – **ZUEC** (JAC): 924, 3250; (PEIC): 6371-72,
645 6878-82; (EEJ): 9757, 9807-08, 9818; (PECE): 14525; (ICP): 14526-27; (RNSM):
646 12518, 14508-24, 14555-60, 14562-69, 14572-78.

1 **Capítulo 3 - Biologia reprodutiva de *Physalaemus spiniger* (Anura, Leiuperidae),**
2 **com a descrição de um novo modo reprodutivo para o gênero**

3 Thais R. N. Costa^{1,3} & Luís Felipe Toledo^{1,2}

4

5 ¹*Programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do*
6 *Paraná. Setor de Ciências Biológicas, Caixa Postal 19031, CEP 81531-980, Curitiba,*
7 *Paraná, Brasil. E-mail: thaisreginacosta@gmail.com*

8

9 ²*Museu de Zoologia “Prof. Adão José Cardoso”, Universidade Estadual de Campinas*
10 *(UNICAMP- IB), Rua Albert Einstein s/n, Campinas, São Paulo, CEP13083-863 E-*
11 *mail: toledolf2@yahoo.com*

12

13 ³CORRESPONDENCE:e-mail, thaisreginacosta@gmail.com

14

15 Revista adotada para formatação: Herpetologica

16 Abstract:

17 *Physalaemus spiniger* (Miranda Ribeiro, 1926) belongs to the *P. spiniger* species group
 18 and presents three known reproductive modes: 11, 28 and 24. We studied a population
 19 of the county of Guaraqueçaba, Paraná, Southern Brazil. In that population we observed
 20 a fourth reproductive mode for the species (mode number 29), which consists of a foam
 21 nest with eggs and early larval stages in basins, subsequent to flooding, exotrophic
 22 tadpoles developing in ponds. The bases used were caused by fall of vegetation or water
 23 drainage. The observations occurred between August 2008 and August 2009.
 24 Vocalizations were heard mostly during the night, and also in days when rained during
 25 previous night. The amplexus is axillary and the size relationship between male and
 26 female is 0.96. Foam nests have around 70 eggs with 1.56 mm diameter. Foam nests
 27 present 94 % of fertilization success. There was no correlation between female snout-
 28 vent length and number of eggs. Males are smaller than females and females select for
 29 larger males. The courtship behavior is also described for the first time after oviposition
 30 still. Females presented immature eggs in different stages in the abdomen. This could
 31 suggest that this species makes multiple clutches. This would increase the female
 32 reproductive success by making clutches at different sites and with different males. It is
 33 certainly the Leiuperidae species with the highest levels of reproductive plasticity
 34 already reported.

35 *Key words:* Anura, Behavior, *Physalaemus*, Reproduction, Reproductive
 36 modes.

37 Resumo:

38 *Physalaemus spiniger* (Miranda Ribeiro, 1926), pertence ao grupo de espécies de *P.*
 39 *signifer* e para esta espécie são conhecidos três modos reprodutivos: 11, 14 e 28.

40 Estudamos a população de Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. Nesta população observamos
41 um quarto modo reprodutivo para esta espécie (modo numero 29), que consiste em ovos
42 e larvas em ninhos de espuma em depressões no solo e que, posterior a inundação,
43 apresenta os girinos exotróficos se desenvolvendo na poça. As depressões que a espécie
44 utiliza foram formadas por queda de vegetação ou drenagem de água. As observações
45 em campo foram feitas tanto no período noturno como no período diurno entre agosto
46 de 2008 e agosto de 2009. Machos vocalizaram com maior frequência durante a noite,
47 mas também foram observados em atividade de vocalização durante todo o dia em dias
48 chuvosos, ou em dias após chuvas intensas a noite. O amplexo é axilar e a razão de
49 tamanho de um casal é de 0,96. As desovas possuem em média 70 ovos com cerca de
50 1,5 mm de diâmetro. O sucesso de fecundação é de 94 %. Não foi encontrada correlação
51 entre o comprimento rostro-cloacal das fêmeas e a quantidade de óvulos depositados.
52 Os machos são menores que as fêmeas e as fêmeas selecionaram os machos que
53 apresentavam a maior razão de tamanho em relação a elas. Foi descrito um
54 comportamento de corte elaborado, inédito para a família, incluindo, pelo menos,
55 comunicação sonora e tátil. Após a desova as fêmeas permaneceram com óvulos em
56 diferentes estágios de desenvolvimento nos ovários, indicando que a espécie pode
57 apresentar uma estratégia de múltiplas desovas por estação reprodutiva. Tal estratégia
58 pode conferir um acréscimo no sucesso reprodutivo, uma vez que permite as fêmeas
59 realizar postura em diferentes locais e com diferentes machos. Certamente é a espécie
60 da família Leiuperidae que possui maior plasticidade reprodutiva conhecida.
61 Palavras chave: Anura, comportamento, Physalaemus, reprodução, modos reprodutivos.

62 Introdução

63 O gênero *Physalaemus* está inserido na família Leiuperidae (Grant et al., 2006) e
64 é composto atualmente por 42 espécies, divididas em sete grupos: *P. albifrons* (quatro
65 espécies), *P. cuvieri* (nove espécies), *P. deimaticus* (três espécies), *P. gracilis* (cinco
66 espécies), *P. henselii* (três espécies), *P. olfersii* (cinco espécies) e *P. signifer* (13
67 espécies) (Nascimento et al., 2005; Pimenta et al., 2005; Weber et al., 2005; Cruz et al.,
68 2007).

69 Neste gênero o amplexo é axilar e a desova é realizada em ninhos de espuma
70 com as larvas se desenvolvendo em corpos d'água lóticos ou lênticos (Brasileiro &
71 Martins, 2006). O padrão de comportamento reprodutivo do gênero *Physalaemus* pode
72 variar de explosivo (Wells, 1977), como em *P. marmoratus* (Reinhardt and Lütken,
73 1862) (Brasileiro & Martins, 2006), a prolongado (Wells, 1977), como em *P. cuvieri*
74 Fitzinger, 1826 (Barreto & Andrade, 1995; Brasileiro & Martins, 2006).

75 O grupo *P. signifer* possui tamanho de pequeno a moderado (14,9 a 28,5 mm no
76 comprimento rostro-cloacal), o corpo delgado, ausência de tubérculos tarsais, a presença
77 de tubérculos metatarsais cônicos sem margens córneas, presença de pregas tarsais, saco
78 vocal bem desenvolvido (exceto em *P. bokermanni*) e glândulas inguinais que variam
79 de pequenas a grandes e estão associadas a ocelos negros. (Cruz et al. 2007). O grupo
80 distribui-se dentro do domínio de Floresta Atlântica (sensus Ab'Saber, 1977) desde o
81 estado de Alagoas ao estado do Rio Grande do Sul (Cruz et al., 2007).

82 *Physalaemus spiniger* (Miranda Ribeiro, 1926) pertence ao grupo *P. signifer*.
83 Foi descrita em 1926 por Miranda-Ribeiro sob o nome de *Engystomops spinigera*, tendo
84 como localidade tipo o município de Iguape, estado de São Paulo, Brazil. Foi re-descrita
85 por Haddad & Pombal (1998), os quais reconhecem e descrevem três modos
86 reprodutivos para a espécie: modo 11 (Haddad & Prado, 2005), ninhos de espuma

87 depositados em poças de água lântica e girinos exotróficos desenvolvendo nas mesmas
88 poças; modo 14 (Haddad & Prado, 2005), ninho de espuma depositado em água
89 acumulada nas axilas de bromélias terrestres e com girinos exotróficos se
90 desenvolvendo nas poças; e modo 28 (Haddad & Prado, 2005), ninho de espuma
91 depositados em locais úmidos no chão da floresta, próximo à poças, nas quais os girinos
92 exotróficos se desenvolvem. O cariótipo é composto por 22 pares cromossômicos e a
93 região organizadora de nucléolos é conhecida (Silva et al.,2000). Além destas
94 informações, nada mais está disponível sobre a espécie.

95 Desta forma, o presente estudo visou observar uma população natural de *P.*
96 *spiniger* para obter informações sobre sua biologia reprodutiva. Foram descritos os
97 comportamentos durante a atividade de vocalização e postura de ovos, características do
98 ovo e da desova, observados modos reprodutivos e relações alométricas e de esforço
99 reprodutivo de fêmeas e machos. Foi também verificada a presença de seleção sexual
100 através de experimentos.

101 Material e Métodos

102 Área de estudo

103 A área de estudo está inserida na Reserva Particula do Patrimônio Natural
104 Reserva Natural Salto Morato (RNSM), no município de Guaraqueçaba, Paraná, sul do
105 Brasil (25°10'56,61"S a 48°17'51,80"W). Além desta área, foram realizadas
106 observações em uma propriedade particular vizinha à RNSM (25°11'7,04"S a
107 48°17'50,91"W). Ambas as áreas pertencentes à Área de Proteção Ambiental de
108 Guaraqueçaba (20 a 930 m de altitude), situada dentro do bioma Mata Atlântica em área
109 com Floresta Ombrófila Densa Submontana (FBPN, 2001).

110 A classificação do clima é subtropical úmido (Cfa) segundo a classificação de
111 Köppen (1900), com temperatura média anual em torno de 21° C com a temperatura
112 média do mês mais frio igual a 17° C. Os verões são quentes e as geadas pouco
113 frequentes com uma tendência da concentração das chuvas nos meses de verão (entre
114 dezembro e fevereiro), no entanto, sem uma estação seca bem definida. Os índices
115 pluviométricos mostram mais de 2000 mm anuais e a umidade relativa do ar média
116 anual é de 85 % (FBPN, 2001).

117 O ambiente amostrado foi a Estrada da Figueira, que é pouco utilizada por
118 automóveis, onde ocorre o acúmulo de água em poças longas, estreitas e rasas, além de
119 poças adjacentes. Além deste, um ambiente de pastagem em uma propriedade particular
120 no entorno da reserva também foi amostrado. A pastagem teve o solo revolvido com
121 arado para a derrubada de *Braquiaria* sp., onde formaram-se valetas e a água se
122 acumula sob uma vegetação de gramínea baixa.

123 Informações climáticas

124 Informações sobre a precipitação, temperatura média e umidade relativa do ar
125 diárias foram obtidas junto ao Instituto Agrônomo do Paraná (IAPAR), estação de
126 Guaraqueçaba, Paraná, Brasil.

127 Observações em campo

128 As observações em campo foram feitas mensalmente entre agosto e novembro
129 de 2008 com duração de quatro a sete dias consecutivos. Observações esparsas foram
130 realizadas entre os meses de novembro de 2008, fevereiro de 2009 e agosto de 2009. As
131 observações eram iniciadas aproximadamente 30 minutos após o pôr do sol e duravam
132 por quatro ou cinco horas. Foram realizadas também observações ao longo do dia, em
133 dias chuvosos ou imediatamente seguintes a chuvas fortes.

134 Através dos métodos de animal focal, seqüências e de todas as ocorrências
135 (Altmann, 1974; Lehner, 1979; Martin & Bateson, 1986) observamos o comportamento,
136 o sítio de vocalização, o período e a temporada de atividade de vocalização dos machos
137 e também o comportamento de amplexo e de deposição de ovos.

138 Casais em amplexo foram capturados e tiveram seu comprimento rostro-cloacal
139 (CRC) medidos para identificar uma razão de tamanho entre os indivíduos. As medidas
140 foram realizadas com paquímetro digital com precisão de 0,01 mm. A massa dos
141 indivíduos foi registrada em laboratório, em balança de precisão (0,0001g) com os
142 animais mortos e conservados.

143 Foram coletadas 31 desovas em campo e levadas para laboratório. Foi registrado
144 o número de ovos e determinado o sucesso de fecundação pela razão entre o número
145 total de ovos fecundados dividido pelo número de óvulos liberados. Os ovos (N = 136)
146 tiveram seu diâmetro medido a partir de fotografias com auxílio do programa Image J
147 1.42 (Abramoff et al., 2004). Oito fêmeas foram capturadas após a desova para verificar
148 se há correlação entre o CRC e a quantidade de óvulos liberados.

149 Observações em laboratório

150 Ao total, foram capturadas quatro fêmeas com óvulos no abdome e 14 machos
151 em atividade de vocalização. Estes indivíduos foram mantidos em um mesmo terrário
152 para a observação do comportamento de corte.

153 Em laboratório foram oferecidos, de dois a oito, machos a fêmeas com óvulos no
154 abdome para testar a preferência da fêmea com relação ao tamanho (CRC) e massa dos
155 machos. Os indivíduos utilizados no teste foram coletados no campo, sendo escolhidos
156 machos que estavam em atividade de vocalização e as fêmeas grávidas (i.e., maduros
157 sexualmente), tomando o cuidado para que fossem testados indivíduos de uma mesma
158 área estudada, de forma que a fêmea escolhesse algum macho da sua área de ocorrência.

159 O intervalo de tempo entre o momento da captura e a experimentação não ultrapassou
160 três horas.

161 Análise estatística

162 Os valores são apresentados como média \pm desvio padrão (variação). As análises
163 estatísticas, Teste t de student e de correlação linear de Pearson (dados paramétricos) ou
164 Spearman (dados não paramétricos) foram realizadas através do software PAST 1.9
165 (Hammer et al., 2001). Foram considerados significativos valores quando $P < 0,05$.

166 Resultados

167 Dados climáticos

168 Durante o período de estudo (janeiro de 2009 a julho de 2009) na área estudada,
169 a temperatura média registrada foi de $20,5 \pm 3$ °C (15,6 – 24,6), a precipitação de $8,30 \pm$
170 $5,6$ mm (1,1 – 24,1) e a umidade relativa do ar média foi de $88,1 \pm 2,1$ % (83,7 – 93,8).

171 Atividade de vocalização

172 Durante o período de estudo, machos de *P. spiniger* vocalizaram por pouco mais
173 de seis meses (entre agosto de 2008 até meados de fevereiro de 2009) nas áreas
174 estudadas (Figura 1).

175 Machos de *P. spiniger* foram observados vocalizando com a parte anterior do
176 corpo fora da água em locais de pouca profundidade, com até cinco centímetros de
177 coluna d'água (Figura 2). Alguns machos também foram observados vocalizando no
178 chão, sobre o solo úmido, expostos ou abrigados sob a gramínea marginal de poças ou
179 alagados em clareiras no interior de mata em estágio secundário de regeneração.

180 Machos foram observados em atividade de vocalização no período noturno com
181 maior frequência. O turno de vocalização se estendeu por toda a noite. Nos dias

182 seguintes a noites de chuva intensa os machos vocalizaram em locais abrigados (sob a
183 vegetação) durante todo o dia, exceto nas horas mais quentes, entre 12h30 e 14h.

184 O amplexo observado foi axilar (Figura 3) e a razão de tamanho entre macho e
185 fêmea em amplexo foi $0,96 \pm 0,06$ ($0,88 - 1,06$; $n = 9$), ou seja, o macho é em média 4
186 % menor que a fêmea.

187 Seleção sexual

188 Os machos da população estudada são menores ($CRC = 18,36 \text{ mm} \pm 0,08$ ($16,38$
189 $- 21,54$; $n = 97$) que as fêmeas ($CRC = 19,58 \text{ mm} \pm 0,27$ ($17,45 - 22,53$; $n = 20$) ($t =$
190 $4,21$; $P < 0,05$; $F = 1,381$). Machos [$0,60 \text{ g} \pm 0,1$ ($0,40 - 0,79$; $n = 18$)] não diferiram
191 quanto a massa das fêmeas depois da desova [$0,67 \text{ g} \pm 0,09$ ($0,48 - 0,79$; $n = 8$)].
192 Machos que amplexaram fêmeas foram maiores [$CRC = 18,64 \text{ mm} \pm 0,21$ ($17,94 -$
193 $19,65$; $n = 8$)] que os machos rejeitados por elas [$CRC = 17,31 \text{ mm} \pm 0,26$ ($16,38 -$
194 $19,18$; $n = 10$) ($t = 3,08$; $P < 0,05$; $F = 1,84$)], porém não mais pesados ($t = 1,76$; $P >$
195 $0,05$; $F = 1,43$). Na situação experimental em que (em terrário) machos foram
196 oferecidos a fêmeas com óvulos no abdôme, na maioria das vezes (75 %, $N = 4$), a
197 fêmea foi amplexada pelo maior macho do terrário.

198 Corte

199 Em laboratório, foi observado o comportamento de corte de um casal. A fêmea
200 caminhou na direção do macho (Figura 4.A) e tocou-o nas costas com sua mão por
201 aproximadamente 10 segundos (Figura 4.B). Com três pequenos saltos virou de costas
202 para ele (Figura 4.C) e andou para tras (Figura 4.D) até ficar com sua pata traseira
203 direita sobre as pernas dele (Figura 4.E). Aproximadamente dez segundos depois, a
204 fêmea deu quatro leves golpes, similares a coices, no macho (dois golpes em duas
205 vezes) com a perna direita. Com saltos curtos ela se deslocou para frente dele (Figura
206 4.F) e o macho saltou e abraçou a fêmea no meio do corpo (Figura 4.G). Depois de

207 alguns segundos parados, ele vagorosamente move-se para frente até firmar-se em
208 amplexo axilar (Figura 3). Em nenhum momento, durante a corte ou depois do amplexo
209 o macho vocalizou. Porém, em outro casal formado em laboratório, o macho, enquanto
210 amplexado a fêmea vocalizou (ver Capítulo 1: canto de corte).

211 Desova

212 Desovas foram encontradas entre os meses de setembro de 2008 a março de
213 2009 (Figura 1). Os casais em amplexo (N = 5), formados em campo ou em laboratório
214 se deslocam pelo ambiente para a escolha do sítio de desova. O momento inicial da
215 construção do ninho de espuma não foi observado em campo e desovas foram
216 encontradas em locais onde os machos comumente vocalizam (Figura 2). Foram
217 encontradas duas desovas de *Physalaemus spiniger* em buracos no solo (Figura 5b).
218 Não havia poça principal na área onde a desova se encontrava. A poça mais próxima
219 encontrava-se a mais de três metros de distância do buraco utilizado para a desova e a
220 presença da desova no buraco não foi decorrente da evaporação da poça. Com o avanço
221 da estação chuvosa, toda a área ficou alagada, formando uma grande poça. Desovas em
222 buracos no solo também foram encontradas adjacentes a poças temporárias (N = 4).
223 Estes buracos aparentemente não foram construídos por indivíduos de *P. spiniger*, mas
224 sim por queda de vegetação, drenagem de água pelo solo, ou mesmo movimentação de
225 terra (arado ou passagem de automóvel). Nestes buracos sempre havia uma pequena
226 quantidade de água no fundo, mesmo que não houvesse comunicação com a poça de
227 água temporária adjacente.

228 Em laboratório, pudemos observar que logo após o amplexo o macho pressionou
229 a fêmea na região axilar com os braços repetidas vezes (três seqüências de dois ou três
230 apertões). Após o amplexo, pode haver ou não o deslocamento do casal e não pudemos
231 observar o intervalo de tempo que ocorre entre o amplexo e o início da desova. No

232 processo da desova o macho bateu levemente com a região gular no dorso da cabeça da
233 fêmea (duas seqüências de dois e três golpes) e arqueou o corpo de forma a posicionar
234 suas pernas sobre o dorso da fêmea. Em seguida a fêmea inflou levemente o corpo e o
235 macho posicionou os pés abaixo da cloaca dela (Figura 6). A fêmea contraiu novamente
236 seu corpo mais fortemente e o macho levantou seus pés atrás de si ou na altura do seu
237 dorso e bateu as pernas alternadamente num movimento de batedeira (Figura 7) no
238 sentido anti-horário. Essa sequencia de movimentos (macho arquear o corpo; posicionar
239 os pés abaixo da cloaca da fêmea; levantar os pés e girar as pernas em movimento de
240 batedeira) se repetiu até que a desova estivesse terminada o que pôde durar até duas
241 horas (N= 3). O macho realizou em média cerca de seis voltas completas com cada uma
242 das pernas [6,44 voltas \pm 1,49 (2 – 11; n = 39)]. Aparentemente realizou um número
243 maior de voltas e teve o movimento curto das pernas quando o ninho de espuma estava
244 no começo da sua construção e um número menor de voltas e com movimento amplo
245 das pernas quando o ninho estava parcialmente construído. Após aproximadamente três
246 segundos de rotação [3,45 s \pm 0,95 (2 – 6,87; n = 21)] o macho repousou suas pernas ou
247 sobre o ninho de espuma ou dentro dele. Após aproximadamente 13s o processo se
248 reiniciava [13,01 s \pm 3,06 (9,32 – 20,56; n = 28)].

249 O movimento anterior ao movimento rotatório (no qual o macho posiciona as
250 pernas no dorso da fêmea, os pés abaixo da cloaca da fêmea e as pernas sobre a desova,
251 antes do movimento de rotação) durou aproximadamente 2 segundos [1,72 s \pm 0,41
252 (0,66 – 2,54; n = 21)]. O processo todo, desde posicionar as pernas no dorso da fêmea e
253 finalizar o movimento rotatório, durou cinco segundos aproximadamente [5,35 s \pm 0,92
254 (2,91 – 8,59; n =32)]. Após a construção do ninho, o macho soltou-se da fêmea e cada
255 qual se deslocou para um lado. Em três ocasiões a fêmea permaneceu com a parte
256 posterior do corpo imerso na desova.

257 O ninho de espuma tem a consistência de clara de ovo batida e não se
258 desmancha imediatamente quando em formalina 5 %. Os ovos são liberados durante o
259 processo de construção do ninho de espuma (Figura 7). Os ninhos de espuma sempre
260 que foram avistados sobre a superfície da água (Figura 5a) estavam ancorados na
261 vegetação ou na terra. As desovas foram depositadas em buracos não construídos no
262 solo argiloso (Figura 5b).

263 Foram medidos 136 ovos fecundados proveniente de oito desovas (12, 14, 15,
264 16, 17, 17, 19 e 26 ovos por desova). O ovo fecundado apresentou diâmetro médio de
265 $1,56 \pm 0,13$ mm ($1,2 - 1,89$) e o volume médio de $2,03 \pm 0,48$ mm³ ($0,9 - 3,55$). A
266 membrana vitelínica estava visível e teve espessura de $0,35 \pm 0,19$ mm ($0,06 - 1,08$ mm;
267 $n = 37$; 4 desovas), a cápsula gelatinosa que envolve o ovo é única e apresentou
268 espessura média de $0,35 \pm 0,19$ mm ($0,06 - 1,08$; $n = 37$; 4 desovas).

269 São visíveis a olho nu o pólo animal (escuro) e o pólo vegetativo (claro). O
270 embrião entre os estágios 19 e 20 (Gosner, 1960) já apresentava movimentos.

271 Em laboratório foi observado que os ovos permaneciam, geralmente, na parte
272 central do ninho de espuma nos estágios iniciais de desenvolvimento. Após 72 h de
273 desenvolvimento os ovos estavam concentrados na parte de baixo do ninho de espuma e
274 já puderam ser observados embriões em movimento dentro dos ovos.

275 As oito fêmeas que desovaram em laboratório, seja por casais formados em
276 campo ($N = 4$), seja por casais formados em laboratório ($N = 4$), tiveram seus ovários
277 examinados. As oito fêmeas apresentaram ovócitos em diferentes estágios de
278 desenvolvimento nos ovários.

279 Não houve correlação entre o sucesso de fecundação e a razão de tamanho entre
280 machos e fêmeas ($r_s = -0,04$; $P > 0,05$; $N = 7$) e nem com o CRC do macho ($r_s = 0,035$;
281 $P > 0,05$; $N = 7$). Não foi encontrada correlação linear entre o CRC das fêmeas e a

quantidade de ovos desovados ($r_s = 0,16$ $P > 0,05$; $N = 7$); nem entre o CRC da fêmea e os óvulos maduros remanescentes no ovário ($r_s = 0,22$; $P > 0,05$; $N = 4$), nem entre o CRC da fêmea e a quantidade total de óvulos (óvulos depositados + óvulos maduros remanescentes no ovário) ($r_s = 0,31$; $P > 0,05$; $N = 4$).

Sucesso reprodutivo

Foram analisadas oito poças temporárias de aproximadamente $1,85 \text{ m}^2 \pm 1,64$ (0,21 – 5,4) que apresentaram de uma a sete desovas. As desovas foram observadas em campo em todos os meses entre setembro de 2008 e fevereiro de 2009 (Figura 1).

Foram analisadas 30 desovas que continham em média 70 ovos $\pm 30,46$ (17 – 155). Em dois ninhos de espuma (6,45 %) foram observados predadores (larvas de Diptera: ver Costa et al. 2009, aceito). Nas duas desovas com presença de predadores foram observados girinos ainda despigmentados e ovos destruídos. O sucesso de desenvolvimento destas desovas [= girinos e/ou embriões íntegros / número total de ovos originários da desova (ovos destruídos, embriões íntegros, girinos íntegros ou mortos)] foi de 28,81 % e 34,48 %. Estas desovas foram excluídas das demais análises. Para as demais desovas, o sucesso de fecundação médio foi de 94 % [$93,77 \% \pm 10,73$ (48,68 % a 100 % de óvulos fecundados)].

Discussão

A postura do corpo adotada por *P. spiniger* durante a atividade de vocalização (parte anterior do corpo fora d'água apoiado sobre as patas traseiras) já havia sido registrada para *P. centralis* Bokermann, 1962 (Brasileiro, 1998; Brasileiro & Martins, 2006), *P. cicada* Bokermann, 1966 (Bokermann, 1966), *P. cuvieri* (Barreto & Andrade, 1995) e *P. signifer* (Girard, 1853) (Wogel et al., 2002). A vocalização em locais de pouca profundidade (até 10 cm) já havia sido descrita para *P. albifrons* (Spix, 1824)

306 (Bokermann, 1966), *P. cicada* (Bokermann, 1966), *P. kroyeri* (Reinhardt & Lütken,
 307 1862) (Bokermann, 1966), *P. obtectus* Bokermann, 1966 (Bokermann, 1966) e *P.*
 308 *signifer* (Wogel et al., 2002). *Physalaemus centralis* Bokermann, 1962 (Brasileiro &
 309 Martins, 2006) e *P. rupestris* Caramaschi, Carcerelli & Feio, 1991 (Caramaschi et al.,
 310 1991) já haviam sido registradas vocalizando sobre o solo. Espécies pertencentes a
 311 outros gêneros foram registrados vocalizando sobre o solo e este comportamento foi
 312 relacionado a desovas postas fora da água (Costa et al., 2006, Santos & Amorim, 2005).
 313 Sendo assim, este comportamento de vocalização fora da água (sobre o solo ou abrigado
 314 sob a serapilheira), registrado pela primeira vez para *P. spiniger*, pode estar relacionado
 315 à grande plasticidade em modos reprodutivos apresentada pela espécie. Isto é, alguns
 316 machos podem estar vocalizando próximos às buracos no solo nos quais podem desovar
 317 (presente estudo).

318 O turno de vocalização de *Physalaemus spiniger* difere da de *P. centralis*, que
 319 está correlacionada com o pôr do sol e a temperatura do ar (Brasileiro & Martins, 2006).
 320 Aparentemente, o fator mais importante para a vocalização de *P. spiniger* é a
 321 pluviosidade e a umidade relativa do ar, pois os indivíduos vocalizam mesmo durante o
 322 dia, em dias chuvosos. Diferentemente de *P. centralis* (Brasileiro & Martins, 2006), a
 323 atividade de *P. spiniger* não decresce durante a madrugada, sendo mantida até o Sol
 324 incidir sobre eles. Sendo assim, isto pode sugerir que espécies do mesmo gênero que
 325 habitam diferentes ecossistemas (Cerrado para *P. centralis* e Mata Atlântica para *P.*
 326 *spiniger*) adotem diferentes estratégias reprodutivas.

327 *Physalaemus spiniger* possui reprodução prolongada, caracterizada pela
 328 ausência de comportamentos específicos de espécies de reprodução explosiva (e.g.,
 329 busca ativa por fêmeas e macho deslocador) e pela atividade de vocalização e de desova
 330 que se estende por mais de seis meses. Além disso, a atividade de vocalização, mesmo

331 durante o dia, pode classificá-la como uma espécie oportunista (Crump, 1974),
 332 permanecendo em atividade reprodutiva dependendo das condições ambientais. Neste
 333 caso, as condições ambientais que permitem *P. spiniger* vocalizar durante o dia são: as
 334 temperaturas amenas (a média mensal não ultrapassa 24° C), umidade relativa do ar alta
 335 e a pluviosidade. *Physalaemus spiniger* pode ser considerada também como uma
 336 espécie pioneira, colonizando a poça no início da estação chuvosa (Weber & Silva,
 337 2001) da mesma forma que *P. signifer* (Wogel et al., 2002). Em *P. signifer* poucos dias
 338 de chuva escassa promoveram o acúmulo de água, fato suficiente para desencadear a
 339 atividade reprodutiva da espécie (Wogel et al., 2002). Isto demonstra que o fator
 340 ambiental principal responsável pela atividade reprodutiva da espécie é a chuva ou a
 341 presença de poças (Wogel et al., 2002) e pode indicar que o mesmo fator ambiental (a
 342 chuva ou a presença de poças) seja o responsável pela atividade em *P. spiniger*, como
 343 observado neste estudo, e sugerir que o mesmo ocorra nas demais espécies do grupo.

344 O amplexo de *P. spiniger* é axilarassim como o observado por outros autores
 345 para espécies cogenéricas (Brasileiro & Martins, 2006; Bokermann, 1962). A
 346 observação de casais em amplexo se deslocando também foi observada para *P. cuvieri*
 347 (Bokermann, 1962; Cardoso, 1981) e *P. ephippifer* (Steindachner, 1864) (Hödl, 1990).
 348 Nestes casos os autores afirmam que o local da deposição dos ovos pode ser coincidente
 349 ou não com o sítio de vocalização dos machos (Bokermann, 1962; Cardoso, 1981; Hödl,
 350 1990).

351 Seleção sexual

352 A mesma razão de tamanho entre machos e fêmeas, não necessariamente em
 353 amplexo, foi encontrada para outras espécies do grupo *P. signifer* (*P. atlanticus* –
 354 Haddad & Sazima, 2004; *P. angrensis* – Weber et al., 2005; *P. signifer* – Wogel et al.,
 355 2002) e outras espécies do gênero [*P. albifrons* - Bokermann 1966; *P. cicada* -

356 Bokermann 1966; *P. cuvieri* – Barreto & Andrade 1995; *P. erythros* Caramaschi, Feio
 357 & Guimarães-Neto, 2003; *P. fernandezae* (Müller, 1926) – Barrio, 1965; *P. henselii*
 358 (Peters, 1872) – Barrio, 1965; *P. jordanensis* Bokermann, 1967– Bokermann, 1967; *P.*
 359 *kroyeri* (Reinhardt and Lütken, 1862) – Bokermann, 1966; *P. marmoratus* Nascimento
 360 et al., 2006].

361 Alguns autores (Bourne, 1993; Bastos & Haddad, 1996) sugerem, para hilídeos,
 362 que espécies que realizam amplexos axilares e que apresentam machos que variem de
 363 60 a 80 % do tamanho da fêmea possuem mais sucesso na fertilização dos ovos, devido
 364 a justaposição das cloacas no momento da fecundação. Porém, alguns comportamentos
 365 posturais (como arquear o corpo durante o amplexo) podem promover a justaposição
 366 das cloacas, resultando em altas taxas de fecundação dos ovos (Wogel et al., 2005). A
 367 curvatura postural observada em *P. spiniger* possivelmente se deve a necessidade de o
 368 macho recolher o óvulo liberado pela fêmea e misturá-lo à espuma e não a necessidade
 369 de justaposição das cloacas, que já ocorre dada a razão de tamanho entre machos e
 370 fêmeas em amplexo. No caso de *P. spiniger* as fêmeas selecionaram machos maiores,
 371 com tendência a uma razão de tamanho maior, o que pode ter favorecido o alto sucesso
 372 de fecundação na espécie, uma vez que a escolha exercida pela fêmea, em relação ao
 373 CRC do macho, se dá em função de uma melhor justaposição das cloacas durante a
 374 desova, e isso possibilita uma maior taxa de fecundação (Bourne, 1993; Bastos &
 375 Haddad, 1996, 1999).

376 Corte

377 O contato físico entre machos e fêmeas durante a corte, antes do amplexo, foi
 378 descrito para algumas espécies seja da Família Leiuperidae (Ryan, 1985) e outras
 379 famílias (Haddad & Sawaya, 2000; Giaretta & Kokubum, 2004; Kokubum & Souza,
 380 2008; Lucas et al., 2008) e foi observada com maior frequência em espécies de

381 reprodução prolongada (Ryan, 1985; Giaretta & Kokubum, 2004). A sinalização tátil é
 382 comumente observada em espécies em que há a condução da fêmea pelo macho até o
 383 local de desova [*Hylodes heyeri* Haddad, Pombal & Bastos, 1996 – obs. pessoal;
 384 *Aplastodiscus leucopygius* (Cruz & Peixoto, 1985) – Haddad & Sawaya, 2000;
 385 *Leptodactylus furnarius* Sazima & Bokermann, 1978 (Giaretta & Kokubum, 2004);
 386 *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) – Giaretta & Kokubum 2004; Lucas et al., 2008;
 387 *Leptodactylus* sp. (aff. *Hylaedactylus*) – Kokubum & Souza, 2008] e em situações em
 388 que o macho constrói um local de desova antes da chegada da fêmea (Haddad &
 389 Sawaya, 2000; Giaretta & Kokubum, 2004). Tal comportamento de condução de fêmea
 390 e/ou construção do local de desova não parece ser o caso de *P. spiniger* que aparenta
 391 usar buracos previamente formados no ambiente ou ocultar suas desovas sob a
 392 vegetação de gramíneas as margens das poças. No caso de *P. spiniger* a comunicação
 393 tátil parece fazer parte da sinalização de interesse ou aceitação da fêmea ao macho. Da
 394 mesma forma que em *Engystomops pustulosus* (Cope, 1864), em que há a o contato
 395 físico da fêmea no macho cantor antes de ser amplexada por ele (Ryan, 1985).

396 Desova

397 O movimento do macho de bater a perna alternadamente é conhecido para
 398 diversas espécies [*E. pustulosus* (Ryan, 1985); *L. fuscus* (Oliveira-Filho et al. 2005); *P.*
 399 *ephippifer* (Hold, 1990)] e em *P. spiniger*, como na maioria das espécies do gênero, a
 400 deposição dos ovos ocorre durante a formação do ninho. A média do número de ovos
 401 produzidos por *P. spiniger* é menor (70 ovos) do que as demais espécies do gênero
 402 como *P. maculiventris* Lutz, 1925 (129 ovos) (Heyer et al. 1990), *P. signifer* (273 ovos)
 403 (Wogel et al., 2002), *P. cuvieri* (474 ovos) (Barreto & Andrade, 1995), *P. ephippifer*
 404 (415 ovos) (Hödl, 1990), *P. lisei* (539 ovos) (M. Solé – dados não publicados), *P.*
 405 *centralis* (1872 ovos) (Brasileiro & Martins, 2006) e *P. marmoratus* (2465 ovos)

(Giaretta & Menin, 2004). Porém, não difere do número médio de ovos encontrado em *P. atlanticus* (81 ovos), espécie morfológicamente críptica (Haddad & Sazima, 2004). É comum ser observada uma correlação positiva entre o tamanho da fêmea e a quantidade de ovos produzida em diversas espécies, sejam da família Leiuperidae (e.g., *P. centralis* - Brasileiro & Martins 2006; *P. signifer* - Wogel et al., 2002) ou não [e.g., *Mannophryne trinitatis* (Garman, 1888) – Pradeiro & Robinson, 1990; *Elachistocleis bicolor* (Guérin-Méneville, 1838) – Rodrigues et al., 2003; *Leptodactylus chaquensis* Cei, 1950 - Prado et al., 2000; *L. fuscus* (Schneider, 1799) – Martins, 1988; *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 – Ryser, 1989]. Com base nesta informação era esperado que as fêmeas de *P. spiniger* e *P. atlanticus* que são menores que as demais fêmeas [*P. maculiventris* (23,3mm) (Heyer et al. 1990), *P. centralis* (34,7 mm) (Brasileiro & Martins, 2006), *P. signifer* (27,4 mm) (Wogel et al., 2002), *P. cuvieri* (31,2 mm) (Barreto & Andrade, 1995), *P. ephippifer* (31,0 mm) (Hödl, 1990), *P. marmoratus* (39,3 mm) (Giaretta & Menin, 2004)] apresentassem menor número de ovos.

A ovogênese assincrônica foi registrada para *E. pustulosus* como um padrão de desenvolvimento de ovócito capaz de maximizar a reprodução (Ryan, 1985) e é um padrão de ovogênese favorável a reprodução em ambientes imprevisíveis. A ovogênese assincrônica é um processo capaz de resolver o problema da falta de espaço na cavidade abdominal de fêmeas para produzir uma quantidade numerosa de óvulos. A ovogênese em anuros apresenta seis estágios, sendo o estágio seis aquele em que ocorre o acúmulo de vitelo, e precede a liberação do ovócito para fecundação. A fêmea mantém lotes de ovócitos no estágio cinco e logo depois que libera um lote de óvulos em estágio seis, um segundo lote em estágio cinco é maturado (Davidson & Hough, 1969). Desta forma, é possível otimizar o espaço e ter grande número de ovócitos numa mesma estação reprodutiva. É sugerida uma vantagem para espécies que usam ambientes temporários

431 para a reprodução, pois nestas situações é vantagem o maior número de ovócitos
432 disponíveis para desova quando os sítios de reprodução estejam viáveis (Davidson &
433 Hough, 1969) e pela imprevisibilidade dos ambientes temporários, proles menores
434 podem aumentar a chance de reprodução efetiva (reprodução dos adultos e
435 desenvolvimento das larvas até a metamorfose). A presença de ovócitos em diferentes
436 estágios de maturação no ovário das fêmeas após a desova é um indicativo de que *P.*
437 *spiniger*, da mesma forma que *E. pustulosus*, possui ovogênese assincrônica (Ryan,
438 1985).

439 A baixa correlação entre o CRC das fêmeas e o número de ovos da desova,
440 juntamente com o pequeno número de ovos por desova, a reprodução durante todo o
441 ano e a presença de fêmeas com óvulos nos ovários durante todo o ano foram apontados
442 como fatores indicativos de ocorrência de desova múltipla em *Pseudis limellum* (Cope,
443 1862) (Prado & Uetanabaro, 2000). Em *P. spiniger* não houve correlação entre o CRC
444 das fêmeas e o número de ovos na desova, e o número de ovos foi maior do que o
445 esperado em comparação com outras espécies dado o tamanho da fêmea. Mas, a
446 presença de desovas durante quase toda a estação reprodutiva e a identificação de
447 ovogênese assincrônica são indícios de que esta espécie seja parte do grupo de espécies
448 capazes de realizar mais de uma desova por estação reprodutiva (desovas múltiplas).

449 Atualmente são conhecidos três modos reprodutivos para *P. spiniger* (Haddad &
450 Pombal, 1998). Além destes, observamos uma variação no modo reprodutivo 29 (*sensu*
451 Haddad & Prado, 2005). Na classificação original, o modo 29 consiste em ninhos de
452 espuma depositados em painéis no solo, e os girinos exotróficos completam seu
453 desenvolvimento na poça depois da inundação (Haddad & Prado, 2005). Fazemos aqui
454 uma breve adaptação a este modo, no sentido de que a “panela” para a deposição da

desova pode ser uma depressão no solo. O uso de buracos para desova é pela primeira vez registrado para o gênero *Physalaemus*.

A elevada mortandade causada pelas larvas de díptera nas desovas pode ser um forte indicativo da adaptação da espécie a estabelecer este novo modo reprodutivo, uma vez que ninhos de espuma abrigados em tocas subterrâneas ficam menos sujeitos a ataques de predadores. Da mesma forma, a estratégia elaborada no modo reprodutivo, de desova em tocas subterrâneas, foi atribuída em *Aplastodiscus leucopygius* a uma pressão seletiva dos predadores (Haddad & Sawaya, 2000). A pressão de predação é uma explicação plausível para evolução de alguns modos reprodutivos na Mata Atlântica (Haddad & Prado, 2005).

É provável que a deposição dos ninhos de espuma na água (modo 11) seja o modo primitivo desta espécie (visto que ocorre nas demais espécies do gênero e é a mais comumente observada para esta espécie). A deposição de ninhos de espuma no solo (modo 28) seria um passo intermediário entre os dois outros modos observados para a espécie: deposição de ninhos de espuma nas axilas de bromélias terrestres (modo 14) e deposição em buracos no solo (modo 29). Estes dois últimos modos não diferem muito, já que as axilas de bromélias terrestres e os buracos no solo são semelhantes quanto ao acesso e morfologia. O modo 29 pode ser um passo intermediário entre o modo basal da espécie e os demais já observados até o presente momento (Figura 8).

Sucesso reprodutivo

Sucesso de fecundação semelhante ao de *P. spiniger* foi encontrado para outras espécies da Mata Atlântica: *P. cuvieri* com mais de 90% de sucesso de fecundação (Bokermann, 1962), 95 % para *Dendropsophus bipunctatus* (Spix, 1824) (Wogel & Pombal, 2007), 99,7 % para *Phyllomedusa rohdei* Mertens, 1926 (Wogel et al., 2005) e 86,22 % para *Scinax fuscomarginatus* (Lutz, 1925) (Toledo & Haddad, 2005). Valores

480 baixos no sucesso de fecundação devem indicar estratégias reprodutivas alternativas,
481 como deposição de óvulos tróficos (e.g., 6.5 % de sucesso observado em *Leptodactylus*
482 *labyrinthicus* (Spix, 1824) Prado et al., 2005).

483 Conclusões

484 *Physalaemus spiniger* é uma espécie altamente complexa em diversas
485 características. É a espécie da família com o maior número de modos reprodutivos já
486 reconhecidos. A presença de quatro modos reprodutivos confere a *Physalaemus*
487 *spiniger* uma proteção especial contra predadores e uma plasticidade às diferenças de
488 habitat onde a espécie ocorre. A proteção contra predadores aquáticos é dada pelas
489 desovas em axilas de bromélias e em locais úmidos no chão da floresta e contra
490 predadores visualmente orientados é dada pelos ninhos de espuma em buracos no solo.
491 A plasticidade em relação a fatores ambientais e a imprevisibilidade dos ambientes
492 temporários é outra vantagem dos quatro modos reprodutivos. A desova em bromélias e
493 em buracos no solo fornece uma proteção maior dos embriões contra a dessecação.

494 A complexidade de *P. spiniger* não se dá somente nos modos reprodutivos
495 diferenciados, mas também quanto ao comportamento de corte que envolve além da
496 comunicação sonora a comunicação tátil. Certamente é a espécie da família
497 Leiuperidae com maior complexidade e reprodutiva conhecida.

498 Todas essas características (variedade de modos reprodutivos e comportamento
499 de corte complexo) juntamente com a alta taxa de fecundação dos ovos e a capacidade
500 de realizar desovas múltiplas, que permite a fêmea desovar com mais de um macho em
501 uma mesma estação reprodutiva e em diferentes momentos (o que garante proteção a
502 fatores ambientais) fornece à espécie uma grande adaptação ao ambiente e um grande
503 sucesso reprodutivo. Toda a complexidade reprodutiva da espécie pode facilitar sua

504 adaptação a mudanças ambientais, flutuação nas populações de predadores e
 505 conseqüentemente redução do número de machos, possivelmente tornando a espécie
 506 mais resistente que outras filogeneticamente próximas e até mesmo dentre as espécies
 507 do microhabitat que ocupa.

508

509 **Agradecimentos**

510 Agradecemos a Cynthia P. A. Prado e Célio F. B. Haddad pelas valiosas
 511 contribuições no manuscrito. A Capes e a Fapesp (proc. no. 2008/50325-5 e
 512 2008/52847-9) pelo auxílio e pelas bolsas de estudos. A FBPn pelo apoio logístico. Ao
 513 ICMBio pela licença de coleta (licença nº 16461-1, código de autenticação 24171151).

514 Referências

- 515 Ab'Saber, A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira
 516 aproximação. Geomorfologia 52:1-23.
- 517 Abramoff, M. D., Magelhaes, P. J., and S. J. Ram 2004. "Image rocessing with imageJ".
 518 Biophotonics International 11(7):36-42.
- 519 Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods.
 520 Behaviour15:227-267.
- 521 Barreto L., and G. V. Andrade 1995. Aspects of the reproductive biology of
 522 *Physalaemus cuvieri* (Anura: Leptodactylidae) in northeastern Brazil. Amphibia-
 523 Reptilia 16:67-76.
- 524 Barrio, A. 1965. El género *Physalaemus* (Anura, Leptodactylidae) en la Argentina.
 525 Physis 25:421-448.

- 526 Bastos R. P., and C. F. B. Haddad 1996. Breeding activity of the Neotropical treefrog
527 *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). Journal of Herpetology 30:355–360.
- 528 Bastos, R. P., and C. F. B. Haddad 1999. Atividade reprodutiva de *Scinax rizibilis*
529 (Bokermann) (Anura, Hylidae) na Floresta Atlântica, sudeste do Brasil. Revista
530 Brasileira de Zoologia 16(2):409-421.
- 531 Bokermann W. C. A. 1967. Três novas espécie de "*Physalaemus*" do sudeste Brasileiro.
532 Revista Brasileira de Biologia 27(2):135-143.
- 533 Bokermann, W. C. 1962. Observações Biológicas sobre "*Physalaemus cuvieri*"
534 Fitz, 1826 (Amphibia, Salientia). Revista Brasileira de Biologia 22(4):391-339.
- 535 Bokermann, W. C. A. 1966. "Notas Sobre três espécies de "*Physalaemus*" de Maracás,
536 Bahia (Amphibia, Leptodactylidae)." Revista Brasileira de Biologia 26(3):253-
537 259.
- 538 Bourne, G. R. 1993. Proximate costs and benefits of mate acquisition at leks of the frog
539 *Oloolygon rubra*. Animal Behaviour 45:1051–1059.
- 540 Brasileiro, C. A. 1998. *Physalaemus centralis* (NCN). Male-male combat.
541 Herpetological Review 29(3):165.
- 542 Brasileiro, C. A., and M. Martins 2006. Breeding biology of *Physalaemus centralis*
543 Bokermann, 1962 (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Brazil. Journal of
544 Natural History 40(17–18):1199–1209.
- 545 Caramaschi U., Carcerelli L. C., and R. Feio 1991 A new species of *Physalaemus*
546 (Anura: Leptodactylidae) from Minas Gerais, Southeastern Brazil. Herpetologica
547 47(2):148-151.

- 548 Caramaschi, U., Feio, R.N., Guimarães-Neto A.S. 2003 A New, Brightly colored
549 species of *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae) from Minas Gerais,
550 Southeastern Brazil. *Herpetologica* 59(4):519-524. Available at:
551 <http://www.bioone.org/doi/abs/10.1655/02-102>.
- 552 Cardoso, A. J. 1981. Biologia e sobrevivência de *Physalaemus cuvieri* (Fitz.) 1826
553 (Amphibia, Anura) na natureza. *Ciência e Cultura*. 33:1224-1228.
- 554 Costa, R. C. Facure, K. G., and A. A. Giaretta 2006. Vocalização e descrição do girino
555 de *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) no sul de Goiás. *Biota*
556 *Neotropica* 6(1)
557 <http://www.biotaneotropica.org.br/v6n1/pt/abstract?article+bn00506012006> .
558 ISSN 1676-061 .
- 559 Costa, T. R. N., Silva, N. R. and L. F. Toledo 2009. *Physalaemus spiniger* (Iguape
560 Dwarf Frog) eggs and adult predation. *Herpetological Review*, aceito. (ver anexo
561 da dissertação).
- 562 Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community.
563 *Miscellaneous Publication of the Museum of Natural History* 61:1-68.
- 564 Cruz, A. G. C., Nascimento, L. B., and R. N. Feio 2007. A new specie of the genus
565 *Physalaemus* Fitzinger 1826 (Anura: Leuiperidae) from southeastern Brasil.
566 *Amphibia-Reptilia* 28:457-465.
- 567 Davidson, E. H., and B. R. Hough 1969. Synchronous oogenesis in *Engystomops*
568 *pustulosus*, a Neotropic anuran suitable for laboratory studies: Localization in
569 the embryo of RNA synthesized at the lampbrush stage. *Journal of Experimental*
570 *Zoology* 172: 25-48.

- 571 FBPN 2001. Fundação O Boticário de Proteção da Natureza. Reserva Natural Salto
572 Morato - Plano de Manejo. Versão preliminar. São José dos Pinhais.
- 573 Giaretta, A. A. and M. N. C. Kokubum 2004. Reproductive ecology of *Leptodactylus*
574 *furnarius* Sazima & Bokermann, 1978, a frog that lay eggs in underground
575 chambers (Anura, Leptodactylidae). Herpetozoa 16:115-126.
- 576 Giaretta, A. A., and M. Menin 2004. Reproduction, phenology and mortality sources of
577 a species of *Physalaemus* (Anura: Leptodactylidae). Journal of Natural History
578 38:1711–1722.
- 579 Grant, T., Frost, D. R., Caldwell, J. P., Gagliardo, R., Haddad, C. F. B., Kok, P. J. R.,
580 Means, B. D., Noonan, B. P., Schargel, W., and W. C. Wheeler 2006.
581 Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Anura:
582 Athesphatanura: Dendrobatidae). Bulletin of the American Museum of Natural
583 History 299:184-203.
- 584 Haddad, C. F. B., & R. J. Sawaya 2000. Reproductive modes of Atlantic Forest hyliid
585 frogs: A general overview and the description of a new mode. Biotropica
586 32(4b):862–871.
- 587 Haddad, C. F. B., and C. P. A. Prado 2005. Reproductive modes in frogs and their
588 unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. BioScience 55(3):207-217.
- 589 Haddad, C. F. B., and I. Sazima 2004. A new species of *Physalaemus* (Amphibia;
590 Leptodactylidae) from the Atlantic forest in southeastern Brazil. Zootaxa 479:1–
591 12.

- 592 Haddad, C. F. B., and J. P. Pombal Jr 1998. Redescription of *Physalaemus spiniger*
 593 (Anura: Leptodactylidae) and description of two new reproductive modes.
 594 Journal of Herpetology 32(4):557-565.
- 595 Hammer, Ø. Harper, D. A. T. and P. D. Ryan 2001. PAST v., 1.9: Paleontological
 596 statistics software package for education and analysis. Paleontologia Electronica
 597 4(1):9.
- 598 Heyer, W. R.; Rand, A. S., Cruz C. A. G. Peixoto O. L., and C. E. Nelson 1990. Frogs
 599 of Boraceia. Arquivos de Zoologia 31:231-410.
- 600 Hödl W. 1990 An analysis of foam nest construction in the Neotropical frog
 601 *Physalaemus ephippifer* (Leptodactylidae). Copeia 1990:547–554.
- 602 Kokubum, M. N. C. and M. B. Souza 2008. Reproductive ecology of *Leptodactylus aff*
 603 *hylaedactylus* (Anura, Leptodactylidae) from an open area in Northern Brazil.
 604 South American Journal of Herpetology 3:15–21.
- 605 Köppen, W. 1900. Versuch einer Klassifikation der Klimate vorsugsweise nach ihren
 606 Beziehungen zur Pflanzenwelt. Geograph. Zeirsehr 6: 593- 611, 657-679.
- 607 Lehner, P. N. 1979. Handbook of ethological methods. Garland STPM Press, New
 608 York. 403p.
- 609 Lucas, E. M., Brasileiro, C. A., Oyamaguchia, H. M., & M. Martins 2008. The
 610 reproductive ecology of *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae): new
 611 data from natural temporary ponds in the Brazilian Cerrado and a review
 612 throughout its distribution. Journal of Natural History 42(35–36):2305–2320.

- 613 Magnusson, W. E. & J. M. Hero 1991 . Predation and the evolution of complex
614 oviposition behavior in Amazon rainforest frogs. *Oecologia* 86:310-318.
- 615 Martin, P., and P. Bateson 1986. *Measuring behavior: an introductory guide*. Cambridge
616 Univ. Press. 199p.
- 617 Martins, M. 1998. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima
618 (Amphibia: Anura). *Revista Brasileira de Biologia* 48(4):969-977.
- 619 Nascimento L. B., Pimenta B. V., Cruz C. A., and U. Caramaschi 2006 Taxonomic
620 status of *Gomphobates marmoratus* Reinhardt and Lutken 1862 "1861" and
621 *Eupemphix fuscomaculatus* Steidachner 1864 (Amphibia, Anura,
622 Leptodactylidae). *South American Journal of Herpetology* 1(3):166-174.
- 623 Nascimento, L. B., Caramaschi, U., and C. A. G. Cruz 2005. Taxonomic review of the
624 species groups of the genus *Physalaemus* Fitzinger, 1826 with the revalidation
625 of the genera *Engystomops* Jiménez-De La-Espada, 1872 and *Eupemphix*
626 Steindachner, 1863 (Amphibia Anura, Leptodactylidae). *Arquivos do Museu*
627 *Nacional* 63(2): 297-320.
- 628 Nascimento, L. B., Carvalho, R. R.; Wogel, H.; Fernandes, D. S., and R. N. Feio 2001.
629 Reprodução e descrição do girino de *Physalaemus rupestris* Caramaschi,
630 Carcerelli and Feio, 1991 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Boletim do*
631 *Museu Nacional* 450:1-10.
- 632 Oliveira Filho J. C.; Costa, H. C. de M. and U. M. L. Braga 2005. Egg-laying and foam-
633 beating in *Leptodactylus fuscus* (Anura, Leptodactylidae). *Biota Neotropica*
634 5(2):319-320.

- 635 Pimenta, B. V. S., Cruz, C. A. G., and D. L. Silvano 2005. A new species of the genus
636 *Physalaemus* Fitzinger, 1826 (Anura, Leptodactylidae) from the Atlantic Rain
637 Forest of southern Bahia, Brazil. *Amphibia-Reptilia* 26 :201-210.
- 638 Pradeiro, M. J., and M. D. Robinson 1990. Reproduction in the toad *Colostethus*
639 *trinitatus* (Anura: Dendrobatidae) in a northern Venezuela seasonal
640 environment. *Journal of Tropical Ecology* 6:333-341.
- 641 Prado C. P., Uetanabaro, M., and F. S. Lopes 2000. Reproductive strategies of
642 *Leptodactylus chaquensis* and *L. podipicinus* in the Pantanal Brazil. *Journal of*
643 *Herpetology* 34(1):135-139.
- 644 Prado, C. P. A., and M. Uetanabaro 2000. Reproductive biology of *Lysapsus limellus*
645 Cope, 1862 (Anura, Pseudidae) in the Pantanal, Brazil. *Zoocriadeiros* 3(1):25-
646 30.
- 647 Prado, C. P., Toledo, L. F., Zina J., and C. F. B. Haddad 2005. Trophic eggs in the foam
648 nests of *Leptodactylus labyrinthicus* (anura, leptodactylidae): an experimental
649 approach. *Herpetological Journal* 15:279-284.
- 650 Rodrigues, D. J., Lopes, F. S., and M. Uetanabaro 2003. Padrão reprodutivo de
651 *Elachistocleis bicolor* (Anura, Microhylidae) na Serra da Bodoquena, Mato
652 Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia* 93(4):365-371.
- 653 Ryan, M.J. 1985. The Túngara frog: A Study in a Sexual Selection and Communication.
654 The University of Chicago Press, Chicago 51p.
- 655 Ryser, J. 1989. Weight loss, reproductive output, and the cost of reproduction in the
656 common frog, *Rana temporaria*. *Oecologia* 78: 264–268.

- 657 Santos E. M., and F. O. Amorim 2005. Modo reprodutivo de *Leptodactylus natalensis*
658 Lutz, 1930 (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). Revista Brasileira de
659 Zoociências 7(15): 39-4.
- 660 Silva, A. P. Z., Baldissera Jr., F. A., Haddad, C. F. B., and S. Kasahara 2000.
661 Karyotypes and nucleolus organizer regions in four species of genus
662 *Physalaemus* (Anura, Leptodactylidae). Iheringia 88:159-164.
- 663 Toledo, L. F., and C. F. B. Haddad 2005 Reproductive biology of *Scinax*
664 *fuscumarginatus* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil. Journal of
665 Herpetology 39:3029-3037.
- 666 Weber, L. N., and S. P. Carvalho e Silva 2001. Descrição da larva de *Physalaemus*
667 *signifer* (Girard, 1853) (Amphibia, Anura, Leptodactylidae) e informações sobre
668 a reprodução e a distribuição geográfica da espécie. Boletim do Museu Nacional
669 462:1-6.
- 670 Weber, L. N., Gonzaga, L. P., and S. P. Carvalho e Silva 2005. A New species of
671 *Physalaemus* Fitzinger, 1826 from the lowland Atlantic forest of Rio de Janeiro
672 state, Brazil (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). Arquivos do Museu Nacional
673 63(4):677-684.
- 674 Wells, K. D. 1976. Multiple Egg Clutches in the green frog (*Rana clamitans*).
675 Herpetologica 32(1) 85-87.
- 676 Wells, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. Animal Behaviour
677 25:666-693.

- 678 Wogel, H., Abrunhosa, P. A., and J. P. Pombal Jr. 2002. Atividade reprodutiva de
679 *Physalaemus signifer* (Anura, Leptodactylidae) em ambiente temporário.
680 Iheringia 92(2):57-70.
- 681 Wogel, H., Abrunhosa, P., and J. P. Pombal Jr. 2005. Breeding behaviour and mating
682 success of *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil.
683 Journal of Natural History 39(22):2035-2045.
- 684 Wogel, H., and J. P. Pombal Jr. 2007. Comportamento reprodutivo e seleção sexual em
685 *Dendropsophus bipunctatus* (Spix, 1824)(Anura, Hylidae). Papéis Avulsos de
686 Zoologia 47(13):165-174.

687 Tabela 1 – Comprimento rostro-cloacal (mm) de machos e fêmeas de espécies de *Physalaemus*, o grupo a qual pertencem, a quantidade de
 688 ovos, a razão de tamanho (macho/fêmea) e fonte.

Espécie	Grupo	macho (mm)	fêmea (mm)	número de ovos	razão	
					macho/fêmea	Fonte
<i>P. albifrons</i>	<i>P. albifrons</i>	32	34	--	0,9	Bokermann 1966
<i>P. angrensis</i>	<i>P. signifer</i>	17,59	19,73	--	0,9	Weber et al. 2005
<i>P. atlanticus</i>	<i>P. signifer</i>	21,1	22,4	81	0,9	Hadda & Sazima 2004
<i>P. centralis</i>	<i>P. cuvieri</i>	36,3	34,5	1872	1,1	Brasileiro & Martins 2006
<i>P. cicada</i>	<i>P. cuvieri</i>	26,75	28,25	--	0,9	Bokermann 1966
<i>P. cuvieri</i>	<i>P. cuvieri</i>	--	31,2	474	--	Barreto & Andrade 1995
<i>P. ephippifer</i>	<i>P. cuvieri</i>	--	31	415	--	Hödl 1990
<i>P. erikae</i>	<i>P. cuvieri</i>	23,7	23,1	--	1,0	Cruz & Pimenta 2004
<i>P. erythros</i>	<i>P. deimaticus</i>	23,2	26,4	--	0,9	Caramashi et al. 2003
<i>P. fuscomaculatus</i>	<i>P. albifrons</i>	--	39,3	2465	--	Giaretta & Menin 2004
<i>P. irroratus</i>	<i>P. signifer</i>	21,7	22,7	--	1,0	Cruz et al. 2007
<i>P. jordanensis</i>	<i>P. gracilis</i>	24	27	--	0,9	Bokermann 1967
<i>P. kroyeri</i>	<i>P. cuvieri</i>	29,5	32	--	0,9	Bokermann 1966
<i>P. signifer</i>	<i>P. signifer</i>	25,01	27,4	273	0,9	Wogel et al 2002
<i>P. spiniger</i>	<i>P. signifer</i>	18,8	21,1	76,89	0,9	Haddad & Pombal 1998
<i>P. spiniger</i>	<i>P. signifer</i>	18,3	19,58	70	0,9	Presente estudo

689

Legenda das figuras



Figura 1 – Dados de precipitação média mensal (barras cinza claro), temperatura média mensal (barra cinza escuro) e umidade relativa do ar média mensal (círculos negros), na região de Guaraqueçaba, Paraná, entre os meses de janeiro de 2008 e julho de 2009. A presença de machos em atividade vocal está representada por um desenho de um sapo () e a presença de desovas por um desenho de um girino ()

Figura 2 – Macho adulto de *Physalaemus spiniger* vocalizando com parte do corpo fora da água quando exposto (A) e abrigado sob folhas (B).

Figura 3 – Casal de *Physalaemus spiniger* em amplexo axilar.

Figura 4 – Esquema representando a corte em *Physalaemus spiniger*. A – a fêmea se aproxima do macho; B – a fêmea toca o macho com a mão em seu dorso; C – a fêmea se desloca para longe do macho; D – a fêmea se desloca em direção ao macho e coloca sua pata traseira sobre o macho; E a fêmea se desloca para a frente do macho; F – a fêmea caminha de costas em direção ao macho; G – o macho agarra a fêmea pelo abdome; H – o macho segura a fêmea em amplexo axilar.

Figura 5 - Visão ventral de um casal de *Physalaemus spiniger* em amplexo. As setas indicam os pés do macho em contato com a cloaca da fêmea, durante o processo de construção do ninho e desova.

Figura 6 – Casal de *Physalaemus spiniger* em amplexo. A seta indica um óvulo liberado, indicando que sua liberação ocorre ao longo da construção do ninho.

Figura 7 – Desova de *Physalaemus spiniger* em tocas no solo (A) e na água (B). As setas destacam casais realizando as posturas.

Figura 8. Fluxograma representando os possíveis passos evolutivos para diversificação dos modos reprodutivos de *Physalaemus spiniger*, sendo o modo 11 mais basal (primitivo e sinapomorfia do gênero), o modos 14 mais derivados e os modos 28 e 29 um intermediário entre o modo primitivo e o mais derivado.

Figura 1

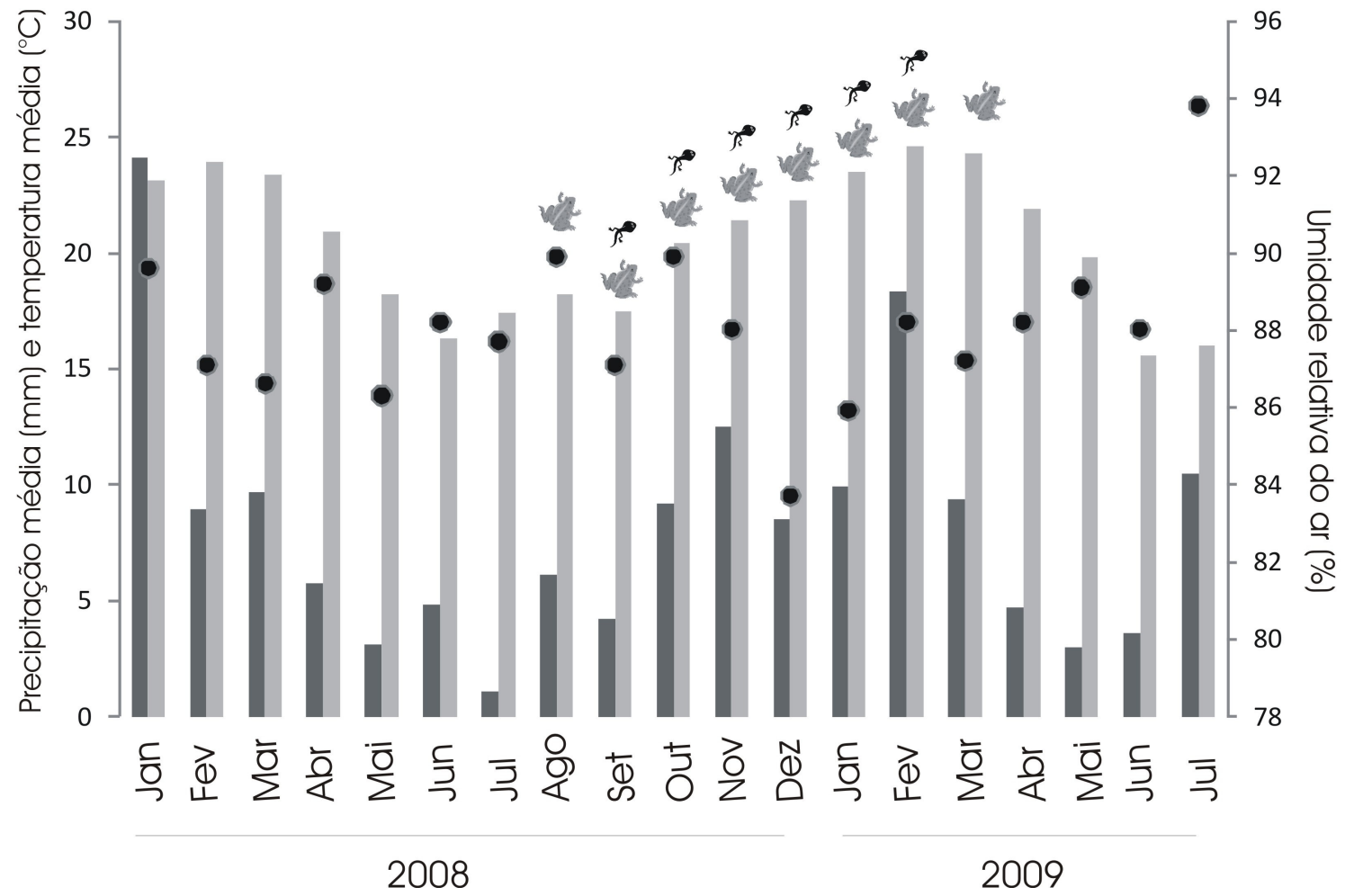


Figura 2.



Figura 3.



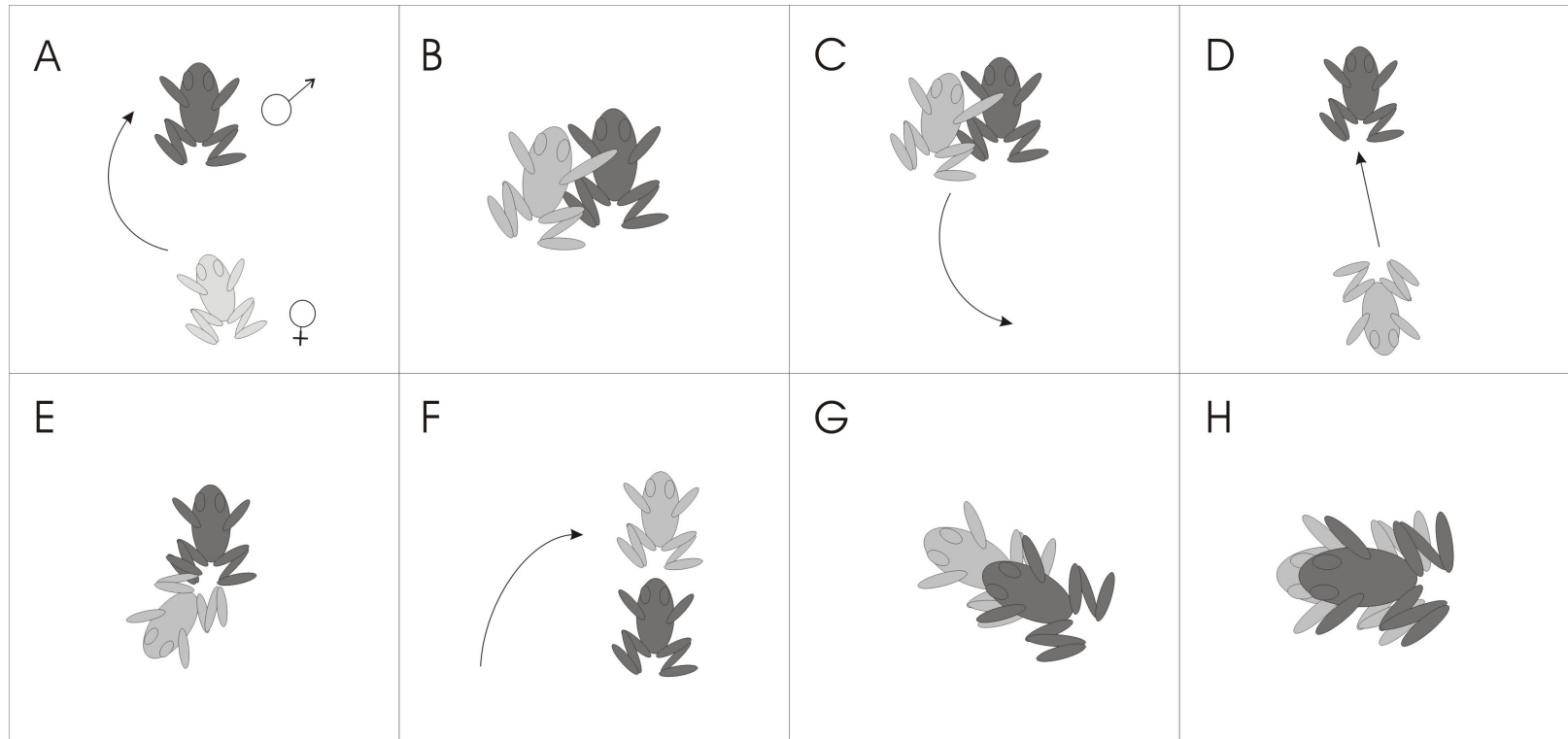
Figura 4

Figura 5



Figura 6

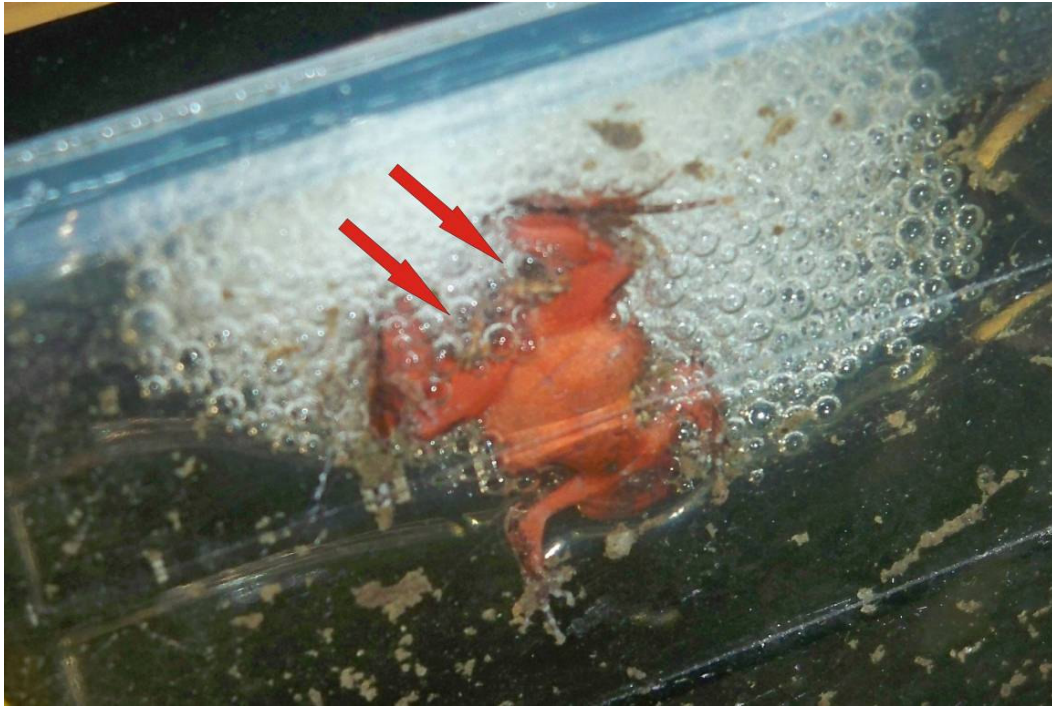
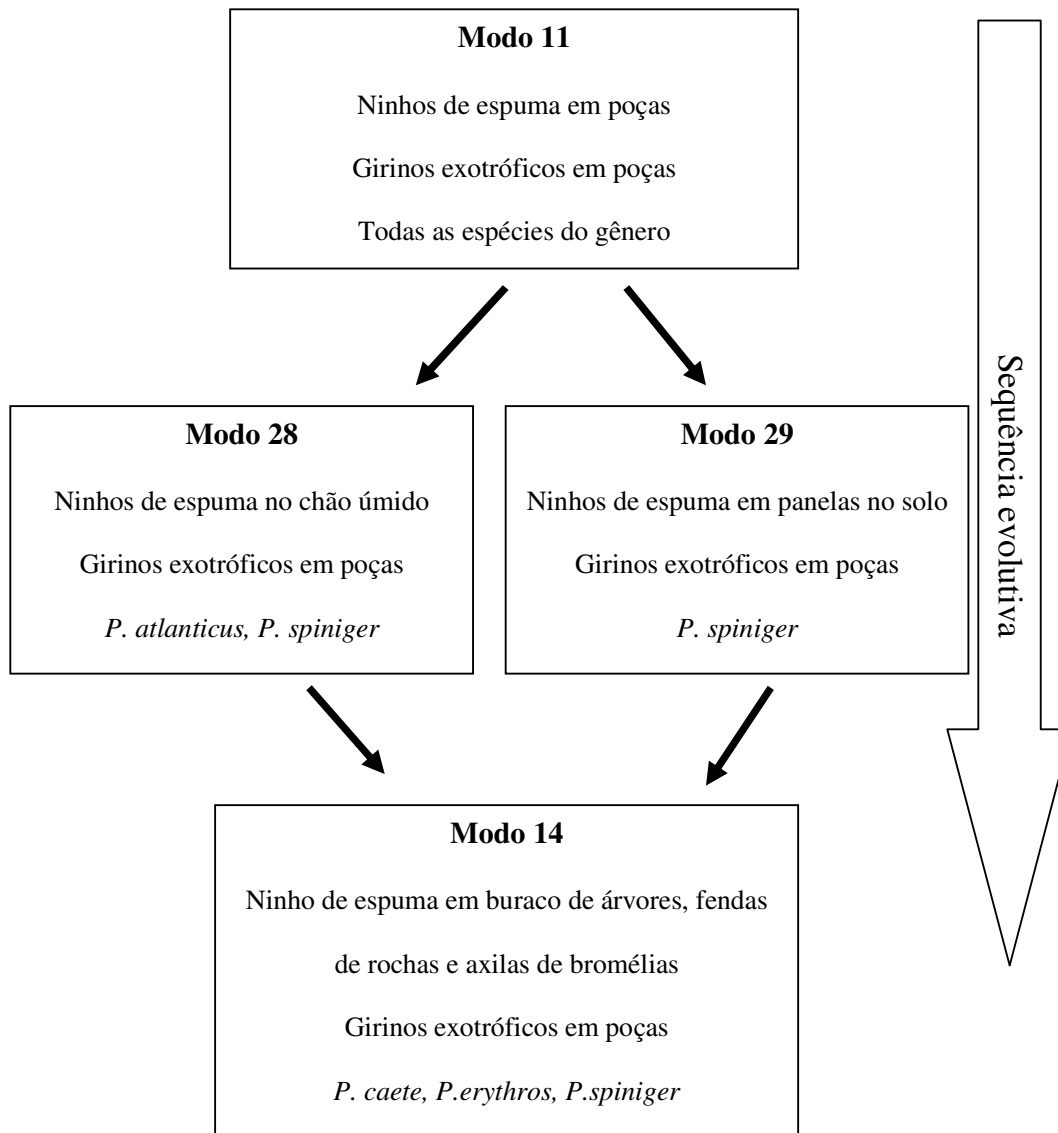


Figura 7



Figura 8



Author Addresses:

¹*Programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas, Caixa Postal 19031, CEP 81531-980, Curitiba, Paraná, Brasil. E-mail: thaisreginacosta@gmail.com*

²*Present address: Museu de Zoologia “Prof. Adão José Cardoso”, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP- IB), Rua Albert Einstein s/n, Campinas, São Paulo, CEP13083-863 E-mail: toledolf2@yahoo.com*

³Corresponding author: Thais R. N. Costa: thaisreginacosta@gmail.com

Conclusões gerais

Physalaemus spiniger apresenta distribuição não muito extensa, porém suas populações são diferentes entre si quanto à morfologia externa. As características morfológicas variam conforme o gradiente latitudinal e esta variação não está relacionada nem à distância geográfica nem às características ambientais. As maiores diferenças foram observadas na morfologia da cabeça das populações e sugerimos que a ecologia alimentar possa ser um fator que está promovendo a variação morfológica.

Physalaemus spiniger possui comportamentos complexos e uma ampla variedade na emissão de cantos. Destaca-se tanto dentro do grupo de espécies, quanto do gênero, da família ou mesmo dentro da ordem Anura. Possui pelo menos cinco cantos distintos (anúncio, territorial, briga, soltura e corte), sendo a espécie de *Physalaemus* com maior repertório conhecido até o momento. Ademais, foram reconhecidas até 22 variações do canto de anúncio, fato inédito para toda a família.

O estímulo ambiental que regula a atividade vocal e de reprodução é a chuva e a presença de poças e a espécie pode vocalizar mesmo durante o dia, apesar de apresentar hábito predominantemente noturno.

A espécie coloniza as áreas no começo da estação das chuvas e as fêmeas apresentam ovogênese assincrônica, que as permite realizar mais de uma desova durante a estação reprodutiva, com mais de um macho e em mais de um local, como uma forma de garantir a reprodução em ambientes imprevisíveis.

Apresenta plasticidade ainda quanto aos modos reprodutivos, sendo a espécie com mais modos reprodutivos na família Leiuperidae (quatro modos). O sistema de corte é complexo, com atividades acústicas e táteis. O sucesso de fecundação dos ovos é sempre alto. Estas características podem fornecer a espécie uma grande adaptação ao

ambiente e um grande sucesso reprodutivo. Toda a plasticidade reprodutiva da espécie pode facilitar sua adaptação a mudanças ambientais.

Anexo 1

***PHYSALAEMUS SPINIGER* (Iguape Dwarf Frog) EGGS AND ADULT**

PREDATION. Anurans are known to be preyed upon in the phases of eggs, tadpoles, and/or post-metamorphic frogs (Toledo et al 2007 Anurans as prey: an exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. Journal of Zoology, 271: 170-177). Anurans could be preyed upon by vertebrates, invertebrates, or even carnivorous plants (Toledo et al 2007, *op. cit.*). We here report predation upon eggs in the foam nest of *Physalaemus spiniger* by maggots of dipterans and an adult male of *P. spiniger* being preyed upon by Theraphosidae spider. *Physalaemus spiniger* is a small size frog (mean SVL in males of 18.8 mm and 21.1 mm in females) (Haddad and Pombal Jr., 1998. Redescription of *Physalaemus spiniger* (Anura: Leptodactylidae) and description of two new reproductive modes. Journal of Herpetology 32(4): 557-565) and call on the floor, near temporary ponds. The eggs are laid in a foam nests that is deposited on the water surface on the edges of ponds, on the humid leaf litter near the ponds, or on the axils of terrestrial bromeliads (Haddad e Pombal 2008, *op.cit.*).

Physalaemus spiniger is known from the states of Paraná (Guaraqueçaba) and São Paulo (Ilha do Cardoso, Cananéia, Estação Ecológica da Juréia, Iguape, Caverna do Diabo, Iporanga, Jacupiranga), Southern and Southeast Brazil (Haddad e Pombal 2008, *op.cit.*). The risk of predation by invertebrates is greater during the breeding season (Toledo, 2005. Predation of juvenile and adult anurans by invertebrates: current knowledge and perspectives. Herpetological Review, 36(4): 395-400) and spiders are the most important invertebrate predator of post-metamorphic anurans (Toledo et al., 2007, *op. cit.*). Maggots of dipterans are common predators of eggs and embryos

(Menin and Giaretta (2003). Predation on foam nests of leptodactyline frogs (Anura: Leptodactylidae) by larvae of *Beckeriella niger* (Diptera: Ephydriidae). *Journal of Zoology*, **261**, pp 239-243). Predation by invertebrates upon *Physalaemus* spp. have already been published (Brasileiro et al. 2003. *Physalaemus cuvieri* (Barker Frog) Predation. *Herpetological Review*. 34(2):137; Toledo 2003 *op. cit.*; Toledo 2005 *op. cit.*) and even there is already on the report of a Lycosidae spider predation upon *Physalaemus spiniger* (Toledo et al. 2007, *op. cit.*). On 27 October 2008 we found a foam nest with dipterans maggots that were feeding on the eggs. In the following night we observed an adult male *Physalaemus spiniger* (SVL = 18.5 mm) being preyed upon by a juvenile Theraphosidae spider (TL = 19.5 mm). The *P. spiniger* male was calling on the floor in the edges of a temporary pond when it was captured by the spider on its left leg at Reserva Natural Salto Morato, Guaraqueçaba, Paraná, Southern Brazil (25.186643°S, 48.254730°W). Both individuals were captured and deposited in the Museu de Zoologia “Prof. Dr. Adão José Cardoso”, at Unicamp, Campinas, Brazil (ZUEC 14578). After collecting the animals, the spider left the anuran that was already paralyzed and died three hours after the observation with its left leg partially digested (Fig 1). The size relationship observed in this predation event is consistent to the relation presented by Toledo et al (2007, *op. cit.*) where solitary, poisonous, and invertebrate predators generally eats preys of their own size, or preys that are a little shorter than its size.

We acknowledge FAPESP and CAPES for grants and scholarships.

Submitted by **THAIS REGINA NORONHA COSTA**, Programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas, Caixa Postal 19031, CEP 81531-980, Curitiba, Paraná, Brasil. E-mail: thaisreginacosta@gmail.com, **NELSON ROGRIGUES DA SILVA**, Museu de Zoologia “prof. Dr. Adão José Cardoso”, Universidade Estadual de Campinas

(UNICAMP- IB), Rua Albert Einstein s/n, Campinas, São Paulo, CEP13083-863 E-mail: nelsonrodrigues2701@yahoo.com.br, and **LUÍS FELIPE TOLEDO**, current address: Museu de Zoologia “prof. Dr. Adão José Cardoso”, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP- IB), Rua Albert Einstein s/n, Campinas, São Paulo, CEP13083-863; and Programa de pós-graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas, Caixa Postal 19031, CEP 81531-980, Curitiba, Paraná, Brasil. Email: toledolf2@yahoo.com.

Fig. 1 – *Physalaemus spiniger* preyed by a Theraphosidae spider. The partially digested left leg is indicated by an arrow.



Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)