

8

Diversidade reprodutiva e sucesso adaptativo

O caso dos anfíbios

Taran Grant

Danielle Angelini Fabri

Maurício Rivera-Correa

Marco Antonio Rada

Introdução

Todo o mundo reconhece um anfíbio. Desde criança, somos fascinados por esses animais estranhos que pulam, nadam e produzem uma cacofonia de choros, assobios, coaxos e dezenas de outros sons. Essa fascinação cresce ainda mais quando descobrimos que eles possuem uma vida dupla e que, na verdade, esse monte de “peixinhos” de corpo globular e cauda grande que observamos nos banhados não são peixes, mas girinos que algum dia vão se transformar em rãs e sair da água!

Na escola, é ensinado “o ciclo de vida dos anfíbios”: grandes grupos de adultos se juntam em banhados e poças e outros corpos d’água, formam casais, o macho abraça a fêmea, ela libera grandes quantidades de ovos dentro da água e o macho os fertiliza externamente. O casal se separa e abandona a ninhada e os embriões se desenvolvem sozinhos. Em poucos dias, eclodem os girinos, que mais tarde se transformarão em rãs, sapos ou pererecas em um processo chamado “metamorfose”.

Essa história, ensinada em todo o mundo, não é falsa, mas extremamente incompleta, pois atualmente são conhecidas cerca de 6.500 espécies de anfíbios, mais de 800 delas só no Brasil, as quais evoluíram em uma enorme diversidade reprodutiva, muito além do modelo simples das escolas. Essa diversidade reprodutiva está estreitamente relacionada com o sucesso adaptativo dos anfíbios. Neste capítulo, apresentaremos um breve resumo dessa diversidade reprodutiva, seguido por alguns exemplos mais detalhados para demonstrar quão complexa e variada é a reprodução dos anfíbios.

Reprodução dos anfíbios

Os anfíbios atuais formam uma linhagem evolutiva muito antiga, sendo o grupo-irmão de todos os outros tetrapodes (mamíferos, tartarugas, répteis escamados, crocodilos e aves). As três linhagens principais existem há pelo menos 250 milhões de anos, sendo conhecidas como Anura – rãs, pererecas e sapos – (Figura 1A), Caudata – salamandras e tritões – (Figura 1B) e Gymnophiona, os anfíbios sem membros – cobras-cegas e cecílias – (Figura 1C). Anura é o grupo mais diverso, com quase 5.700 espécies, seguido por Caudata, com 580 espécies, e Gymnophiona, com 174 (Frost, 2009). Esses últimos grupos são compostos por menos espécies, mas também evoluíram repertórios reprodutivos igualmente fascinantes.



Figura 1. Exemplos das três linhagens principais de anfíbios. 1A: Macho de *Dendropsophus minutus* cantando com o saco vocal inflado (fotografia: MR). 1B: *Bolitoglossa allanmani*, uma das duas espécies de salamandras que ocorrem dentro do território brasileiro. 1C: *Caecilia thompsoni*, uma cobra-cega da Colômbia (fotografias IB-C: TG).

A reprodução dos anfíbios é composta por uma sequência de eventos relacionados que culminam na formação de um juvenil na forma do adulto. Podemos dividir essa sequência de eventos em quatro passos generalizados:

1. **Seleção de local** – Para se reproduzirem, os adultos devem selecionar um lugar. Em muitas espécies, isso envolve a migração do local de forrageio (e.g., floresta no solo ou no copa das árvores) até o local de reprodução (e.g., banhado, riacho, solo), mas em outras espécies, especialmente as de reprodução terrestre, a reprodução ocorre sem migração, em territórios semipermanentes. Muitas vezes, os machos competem para estabelecer territórios, podendo até escavar e construir ninhos que protegem em ferozes combates, mas em outros casos a reprodução pode ocorrer sem o estabelecimento de territórios.

2. **Obtenção de casal** – De alguma forma, macho e fêmea precisam se encontrar, se avaliar e se juntar para formar um casal. Os anuros são famosos pelos diversos cantos que produzem e uma das funções mais importantes desses cantos é atrair as fêmeas. Porém, em muitas espécies, a obtenção do casal vai muito além do simples canto de anúncio e inclui cortejos elaborados em que ambos realizam movimentos, emitem sons e se acariciam antes de copular. Muitas vezes, os machos chamam as fêmeas diretamente, mas outras estratégias também estão presentes, como a de “macho-satélite”, que fica no limite do território de um macho residente para interceptar e desviar fêmeas atraídas por ele, ou de “macho-deslocador”, que ataca os casais amplexantes a fim de separá-los e “roubar” a fêmea.

3. **Cópula** – A cópula (o comportamento diretamente associado com a troca de material genético na reprodução sexual) dos anfíbios é extremamente variada em comparação a de outras linhagens de tetrápodes. Todos os gymnifionas, a maioria das salamandras e algumas espécies de anuros, apresentam fertilização interna, mas utilizam mecanismos diferentes. A maioria das espécies de anuros emprega o amplexo (abraço nupcial), mas a posição em que o macho abraça a fêmea varia: pode ser inguinal (na cintura), axilar (posterior aos braços) ou cefálico (o macho abraça a fêmea sobre os ombros, posicionando as mãos sob a cabeça). Outras espécies carecem de amplexo totalmente. Nesses casos, o macho deposita os espermatozoides primeiro e a fêmea deposita os ovos sobre eles ou recolhe-os para fertilização interna.

4. **Desenvolvimento** – Os pais, um ou ambos, podem fornecer algum tipo de cuidado parental durante diferentes estágios de desenvolvimento (e.g., somente durante os primeiros dias de desenvolvimento, até a eclosão, durante parte do desenvolvimento larval, até a metamorfose, ou ainda até depois da metamorfose estar completa), aporrandando diferentes tipos de cuidado parental, ou ambos podem abandonar os ovos assim que terminam a cópula. Os ovos dos anfíbios podem ser aquáticos, sendo depositados em poças, banhados, riachos ou em câmaras de água nas plantas (fitotelmos); terrestres, depositados embaixo de pedras ou troncos caídos (a serrapilheira); sobre a superfície de pedras ou folhas; ou ainda transportados por um dos adultos, sobre as costas ou no estômago da mãe, ou dentro do saco vocal do macho. Outras espécies usam estratégias mistas, depositando ovos terrestres e transportando as larvas posteriormente até algum corpo d'água. Além disso, existem

espécies vivíparas, i.e., nascem indivíduos formados e independentes. Em diferentes estágios do desenvolvimento, os nutrientes obtidos do vitelo (leitorrofia) podem ser complementados pela mãe. Esses nutrientes podem vir direta (matrotofia) o ou indiretamente, na forma de oócitos não fertilizados (oofagia), da mãe ou dos próprios irmãos em desenvolvimento (adelfofagia). Tipicamente, o desenvolvimento inclui um estágio de larva exotrófica, mas algumas espécies possuem larvas endotróficas que, apesar de eclodirem do ovo como organismos livres, completam o desenvolvimento usando somente as reservas de vitelo. Além disso, centenas de espécies de anuros “evitam” o estágio larval totalmente, completando seu desenvolvimento dentro do ovo ou no útero, sem metamorfose.

Exemplos específicos

O resumo geral da seção anterior permite apreciar a diversidade reprodutiva que os anfíbios apresentam, no entanto permanece uma grande simplificação. Nesta seção, exploramos a diversidade reprodutiva de cada ordem de anfíbio em maior detalhe.

Gymnophiona

Pouco se sabe sobre esses organismos fossoriais, mas o pequeno grupo evoluiu por meio de diversas adaptações reprodutivas. A maneira que machos e fêmeas se encontram permanece desconhecida, mas é provável que combinem sinais químicos à comunicação visual e tátil durante o cortejo (as espécies de *Gymnophiona* não cantam), assim como outros tetrápodes fossoriais. Existem espécies ovíparas e vivíparas e, em todas as espécies, os machos possuem um órgão intromitente, chamado falódeo, usado para a fertilização interna. As espécies ovíparas depositam seus ovos em terra, jamais em água, porém tanto espécies vivíparas quanto ovíparas podem apresentar larvas aquáticas. Em várias espécies, fetos e indivíduos recém-eclodidos possuem dentes temporários em forma de faca. Nas espécies vivíparas, as mães secretam substâncias lipídicas nas paredes do oviduto e os fetos utilizam os dentes para raspar a superfície do útero, ingerindo secreções e células epiteliais do oviduto (WAKE, 1993). Ao menos em uma das espécies ovíparas com dentes temporários, os recém-eclodidos usam os dentes para remover a capa externa da pele da mãe, que é modificada para incluir grandes depósitos de lipídios (KUPFER et al., 2006), um comportamento chamado dermatotrofia. Observações detalhadas de dermatotrofia só existem para a espécie africana *Boulengerula taitanus*,

mas é provável que as espécies brasileiras, como *Siphanops annulatus*, apresentem o mesmo comportamento.

Caudata

As salamandras não cantam e parece que dependem da procura visual para encontrar o casal. Na maioria das espécies a fertilização é interna. Os indivíduos migram até corpos d'água, onde realizam elaborados cortejos aquáticos que finalizam quando o macho abraça a fêmea, deposita um espermatóforo sobre o substrato, e guia a fêmea até o espermatóforo onde ela o recolhe com a sua cloaca para a fertilização interna. A oviparidade predomina em Caudata, mas algumas espécies vivíparas ocorrem na família Salamandridae. Essas espécies podem ser totalmente lecitotróficas (e.g., *Salamandra salamandra*), porém, em algumas populações de *S. salamandra* e em *Mertensiella luscbani*, os fetos consomem oócitos tróficos (oofagia) e os imãos em desenvolvimento (adelfofagia) dentro do útero, e em *S. atra* os fetos podem consumir células derivadas do útero e o vitelo de oócitos degradados (GREVEN, 1998). Outras linhagens (e.g., espécies do gênero *Ambystoma*) evoluíram a capacidade de realizar a reprodução ainda no estágio larval, sem completar a metamorfose. Essa adaptação, conhecida como neotenia, liberta as salamandras da necessidade de sair a terra quando as condições aquáticas são mais favoráveis.

A diversidade de salamandras no Brasil é muito baixa e se resume a duas espécies na Amazônia: *Bolitoglossa allamazonica* (Figura 1B) e *B. parvaensis*. Detalhes sobre a reprodução das espécies brasileiras são desconhecidos, contudo existe informação sobre outras espécies relacionadas. As espécies de *Bolitoglossa* são terrestres e arborícolas, realizando a reprodução longe de corpos d'água. São ovíparas de ovos terrestres, depositados no solo sob pedras ou troncos caídos. O desenvolvimento é direto, sem estágio larval, e em algumas espécies (e.g., *B. rostrata*; HOUČEK, 1977) a fêmea permanece junto aos ovos até a eclosão.

Anura

Um dos exemplos mais parecidos com o modelo ensinado nas escolas é a reprodução da diminuta perereca *Dendropsopbus minutus*, da família Hylidae. Na época reprodutiva, um grande número de indivíduos migra até banhados e poças temporárias ou permanentes, onde os machos produzem um concerto de cantos extremamente agudos a altos (Figura 1A). Esses machos cantam de arbustos nas margens ou na vegetação emergente do banhado, e a estratégia de macho-satélite também está presente (HADDDAD,

1991). Quando a fêmea se aproxima, o macho a abraça para formar o amplexo axilar, e o casal desce da vegetação e entra na água, onde os ovos são depositados pela fêmea e fertilizados externamente pelo macho. A postura é constituída por uma massa gelatinosa vertical transparente aderida à vegetação aquática, imersa na água. Assim que termina a cópula, o casal abandona a postura e os ovos e as larvas exotróficas completam o desenvolvimento sem cuidado parental.

Embora esse tipo de reprodução seja apresentado por muitas espécies da família Hylidae, difere muito de outras espécies. O canto do enorme "sapo-martelo", *Hypsiobas faber*, é familiar para muitos brasileiros, mas não os detalhes de sua reprodução, que começa com a migração dos machos até corpos d'água. Os machos cantam de arbustos, em diferentes alturas, ou sobre o solo, produzindo um som que é semelhante a uma batida de martelo contra o ferro, usado para demarcar o território e atrair as fêmeas. No território, os machos constroem pequenas piscinas artificiais (Figura 2A), próximas ao corpo d'água, que servirão como ninhos depois da cópula (MARTINS e HADDAD, 1988; MARTINS, 1993; MARTINS et al., 1993). No momento que a fêmea atende aos chamados, indo até a piscina, o macho a abraça, formando um amplexo axilar (Figura 2A). Após algum tempo, a fêmea desova e o macho fertiliza os ovos externamente, formando um filme gelatinoso transparente com centenas de ovos escuros na superfície da água (Figura 2B). O macho permanece na piscina para proteger os ovos de predadores e defender o ninho de machos intrusos em combates, às vezes mortais (LUTZ, 1960; MARTINS et al., 1998), fazendo com que sejam conhecidos também como "rãs gladiadoras" (FAVOVICH et al., 2005). Por efeito das chuvas, as piscinas artificiais se quebram e os girinos são dispersos rumo a poças relativamente mais profundas, onde continuam seu desenvolvimento até completar a metamorfose, sem cuidado parental.

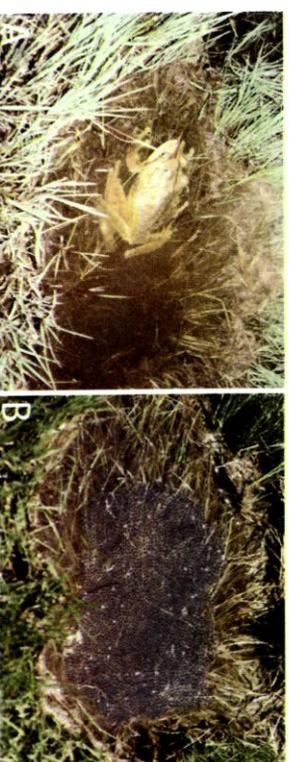


Figura 2. Reprodução no sapo-martelo, *Hypsiobas faber*. 2A: Macho e fêmea em amplexo axilar dentro da piscina construída pelo macho. 2B: A mesma piscina no dia seguinte, mostrando a postura de ovos formando um filme na superfície da água (fotografias: TG).

Em outras espécies de anuros, a reprodução ocorre em riachos, em vez de poças e banhados. São conhecidas popularmente como “rãs-de-cristal”, dada sua pele ventral translúcida (Figura 3), as pererecas da família Centrolenidae pertencem a um grupo de anfíbios de características morfológicas e reprodutivas surpreendentes: A espécie brasileira *Vitreorana uranoscopa*, assim como muitas das espécies de centrolenídeos, migra até a beira de riachos para a reprodução. Os machos vocalizam vigorosamente na vegetação marginal para atrair as fêmeas e defender o território (Figura 4A), o que pode resultar em combates físicos com outros machos (BOLÍVAR-G. et al., 1999; GUAYASAMIN e BARRIO AMORÓS, 2005). O macho segura a fêmea em amplexo axilar assim que entra em seu território (Figura 4B) e os ovos são depositados na superfície, tanto superior quanto inferior (Caroline Zank em comunicação pessoal; GUAYASAMIN et al., 2009) de uma folha acima da água, onde são fertilizados (Figura 4C). Em seguida, a fêmea abandona os ovos e o território do macho, que permanece cuidando da postura. O macho permanece em constante vigilância, sendo comumente observado sentado ao lado dos ovos, protegendo-os de possíveis predadores e parasitas por aproximadamente duas semanas. Após esse período, as larvas exotróficas eclodem e caem no riacho, onde completam seu desenvolvimento, com hábitos fossoriais (MCDIARMID e ALTIG, 1999).



Figura 3. Vista ventral de *Vitreorana uranoscopa* (fotografia: MR).



Figura 4. Reprodução na rã-de-cristal *Vitreorana uranoscopa*. 4A: Macho vocalizando. 4B: Casal em amplexo axilar sobre uma folha na vegetação acima de um riacho. 4C: Massa de ovos posta na superfície inferior de uma folha (fotografias: Caroline Zank).

Espécies de Leptodactylidae e Leiuperidae também colocam os ovos fora da água, só que em vez de ovipositar sobre folhas nas árvores, eles próprios produzem uma estrutura para os ovos (HEYER e RAND, 1977; Hödl, 1990; Barreto e Andrade, 1995; Brasileiro e Martins, 2006). No gênero *Physalaemus* (Figura 5), a reprodução ocorre associada a épocas chuvosas, tanto em poças temporárias quanto em lagos permanentes. Os indivíduos migram até corpos d'água e machos vocalizam em meio à vegetação próxima às margens ou em porções rasas da água.



Figura 5. *Physalaemus cuvieri*. 5A: Macho adulto. 5B: Ninho de espuma na base de vegetação na beira de um corpo d'água (fotografias: TG).

A fêmea escolhe o macho, que a segura em amplexo axilar, e o carrega até um local apropriado para a oviposição, geralmente frente à vegetação emergente, na qual os ninhos ficam parcialmente ocultos. Macho e fêmea realizam uma série de movimentos sincronizados durante a oviposição: quando pronta para a postura, a fêmea arquicia o corpo para trás, adquirindo uma “postura

“sinal”, e o macho utiliza os membros posteriores para estimular a liberação dos ovos e fertilizá-los, misturando o esperma aos ovos por meio de rápidos movimentos, como de remos. Nesse processo, bolhas de ar ficam presas à massa gelatinosa resultante, fazendo com que os ovos fiquem suspensos em resistentes ninhos de espuma característicos do gênero. Esses ninhos podem ser comuns e sua função ainda não foi cientificamente testada, porém supõe-se que contribuam para evitar a dessecação e/ou predação dos ovos e também para fornecer oxigênio ou servir de fonte adicional de nutrientes às larvas exotróficas. O desenvolvimento dos girinos ocorre em águas rasas e é bastante rápido: a metamorfose acontece, em média, dentro de dois meses, embora uma pequena variação ocorra entre as espécies.

As rãs venenosas e seus parentes (Dendrobatoidea) desovam ainda mais longe dos corpos d'água. Pelo geral essas espécies tropicais cantam e brigam para estabelecer territórios distribuídos no solo no interior da floresta, no mesmo lugar onde realizam a reprodução. Dessa forma, não migram entre o local de forrageio e o local de cópula. O amplexo (quando presente; não ocorre em muitas espécies) é céfalico (Figura 6A) e a fertilização é externa. As posturas são escondidas dentro da serrapilheira e incluem entre 1 e 40 ovos (Figura 6B), dependendo da espécie. O fato de o casal não ter que migrar para copular a reprodução. Nesse grupo, um ou ambos em nenhum momento durante a reprodução. Nesse grupo, um ou ambos os pais visitam a ninhada durante seu desenvolvimento e, quando os ovos eclodem, um deles (o sexo varia em diferentes espécies) transporta os girinos exotróficos até um corpo d'água, onde completam o desenvolvimento (Figura 6C). Na maioria das espécies, os girinos são depositados em corpos d'água no nível do solo, principalmente em riachos, mas também em corpos temporários tão pequenos quanto a pegada de um cavalo.

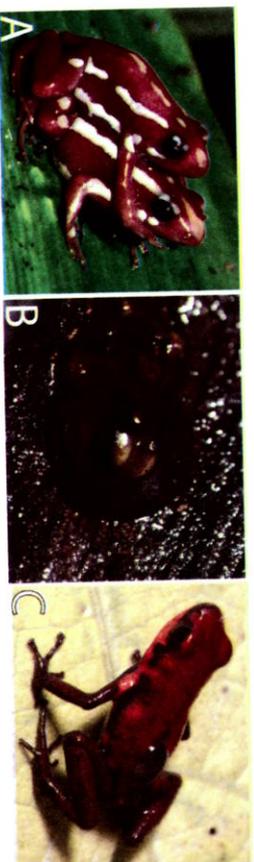


Figura 6. Reprodução nas rãs de veneno e seus parentes (Dendrobatoidea). 6A: *Epipedobates anthonyi* em amplexo céfalico. 6B: Embrião de *Ranitomeya opisthomenela*. A postura dessa espécie diminuta consiste em somente um ovo. 6C: Um macho adulto de *Ranitomeya dorissuansoniae* transportando um girino no dorso (fotografias: TG).

Outras espécies carregam os girinos vegetação acima, depositando-os em fitotelmos. Nas espécies do gênero *Oophaga*, a mãe deposita cada girino em seu próprio fitotelmo, voltando a cada 2-3 dias para depositar oócitos não fertilizados. Esses oócitos tróficos são a única fonte de alimento dos girinos, sendo fundamentais para completar a metamorfose.

A reprodução nas “rãs-de-veneno” é bastante e depende da umidade do ambiente para evitar a dessecação dos ovos, uma vez que são depositados no solo. Essa dependência é ainda mais acentuada nas espécies de Terrarana. Nessas espécies, o amplexo é axilar (Figura 7A) e os ovos são terrestres, postos na vegetação ou dentro da serrapilheira (Figura 7B), onde sapinhos completamente formados eclodem diretamente dos ovos (Figura 7C). Dessa forma, enquanto os dendrobatoideos mantêm uma mínima conexão com a água líquida para o desenvolvimento larval, as espécies de Terrarana se libertam totalmente dos corpos d'água, podendo ocorrer em áreas mais profundas das florestas. Entretanto, é por esse mesmo motivo que sua dependência da umidade do ambiente é tão mais expressiva e, além disso, a ausência de um estágio larval significa que os Terrarana são impossibilitados de aproveitar os abundantes recursos alimentares disponíveis no ambiente aquático.



Figura 7. Reprodução em Terrarana. 7A: Casal de *Ischnocnema benseli* em amplexo axilar. 7B: Ovos de uma espécie não identificada de *Pristimantis*. Os ovos foram postos dentro de uma folha enrolada na serrapilheira. 7C: A mesma postura no dia seguinte, após a eclosão. Nas espécies de Terrarana, eclodem sapinhos completamente formados, sem estágio larval (fotografias: TG).

Durante o cuidado parental das espécies de Dendrobatoidea e Terrarana, pelo menos um dos pais deve ficar junto aos filhotes (ovos ou larvas), o que limita a movimentação e, potencialmente, o acesso a recursos. A “solução” que algumas rãs encontraram foi que, em vez de transportar os girinos, como Dendrobatoidea, começaram a carregar os ovos logo após a cópula. Uma dessas espécies é *Flectonotus pygmaeus*, uma rã marsupial. Como em outras espécies de reprodução terrestre, a cópula ocorre sem migração, na floresta, de onde o macho emite os cantos de anúncio para atrair as

fêmeas. Também defende o território contra outros machos, às vezes chegando a combates físicos em que um dos machos cai no solo (MRC, observação pessoal). Nesse grupo, porém, o mais marcante é a oviposição, que é bastante elaborada (DUELLMAN e MANESS, 1980; DUELLMAN e GRAY, 1985). Durante o amplexo axilar, a fêmea libera os ovos um a um. Utilizando um dos pés, o macho recolhe, fertiliza e insere cada ovo em uma espécie de “saco dorsal”, formado por uma extensão da pele, nas costas da fêmea. Posteriormente, o saco dorsal é selado por uma prega longitudinal e os ovos (até 13; MRC, observação pessoal) são carregados no dorso (Figura 8) até a eclosão, quando os girinos endotróficos são liberados em fitotelmos, já em um avançado estado de desenvolvimento, para completar a metamorfose.

Figura 8. Fêmea de *Plectrohyla pygmaeus* carregando os ovos fertilizados dentro do marsúpio dorsal (fotografia: MRC).



Não obstante, as estratégias avançadas de cuidado parental não estão limitadas às espécies terrestres. No gênero *Pipa*, a reprodução ocorre inteiramente na água, sem migração, iniciando-se pela emissão de estímulos metálicos, como “cliques”, o “canto” de atração do macho (RABB e SNEEDGAR, 1960; RABB e RABB, 1960). O macho segura a fêmea receptiva em amplexo inguinal e o casal permanece praticamente imóvel próximo ao substrato, somente subindo a superfície para respirar, por um período que pode ultrapassar 24h; durante esse período de pré-oviposição a pele no dorso da fêmea incha consideravelmente. A seguir, macho e fêmea iniciam uma complexa “dança aquática” que se prolonga por várias horas e envolve uma série de movimentos de rotação, subida e descida na coluna de água. Por meio dessa dança, os ovos são postos pela fêmea e fertilizados e arranjados em seu dorso pelo macho. Grande parte dos ovos se perde durante a oviposição, mas os que permanecem aderidos penetram na pele,

formando câmaras semelhantes a bolsos; logo no primeiro dia, os ovos já estão cobertos com metade do volume total e, ao final do segundo dia, somente a parte mais externa da membrana gelatinosa que os recobre ainda é visível. O período de incubação gira em torno de alguns meses, variando entre espécies, e a prole pode emergir dos “bolsos” ainda como girinos em *P. carvalhoi*, *P. myersi* e *P. parva*, surgindo primeiro pela cauda, ou já como pequenos sapinhos em *P. arrabali*, *P. aspera*, *P. pipa* e *P. snethlagense* (GARDA et al., 2006; TRUEB e MASSEMIN, 2001).

Considerações finais

Em comparação com outras radiações evolutivas de tetrápodes, a primeira impressão de muitas pessoas é que os anfíbios apresentam pouca variação. Por exemplo, enquanto os mamíferos apresentam uma extraordinária variedade de formas e tamanhos (e.g, elefantes, ratos, baleias, morcegos...), somente três variedades “padrão” são observadas nos anfíbios (anuros, salamandras e cobras-cegas). Todavia, nos estudos da evolução, é comum que as primeiras impressões sejam falsas, ou ao menos incompletas. Visto da perspectiva da reprodução, os anfíbios são extremamente diversos, enquanto os mamíferos apresentam somente três variedades “padrão” (oviparidade, viviparidade marsupial, e viviparidade placentária). Em termos de número de espécies, existem mais anfíbios que mamíferos, e a descoberta de novas espécies de anfíbios pela ciência ocorre em uma taxa surpreendente. Sem dúvida, o grande número de espécies e a longa duração da linhagem se devem, em parte, à capacidade de adaptar as suas estratégias reprodutivas a diversas condições ambientais.

A sequência de eventos evolutivos que deu origem à fascinante diversidade reprodutiva dos anfíbios ainda não foi elucidada completamente, mas o pouco que se sabe sugere que a história será bastante complexa. Por exemplo, em um estudo de Dendrobatoidea (GRANT et al., 2006) descobriram que o amplexo foi perdido no ancestral comum da linhagem e que o amplexo cefálico evoluiu independentemente pelo menos três vezes. De forma similar, a deposição de óocitos nutritivos para o alimento de girinos (oofagia) evoluiu em três linhagens diferentes dos gêneros *Anomaloglossus*, *Oophaga* e *Ranitomeya*.

Ao mesmo tempo em que nossa compreensão da diversidade e da história evolutiva dos anfíbios está aumentando, a taxa de declínio, e provável extinção desses também, devido a vários fatores (STUART et al., 2008) e com consequências ecológicas ainda um tanto obscuras. Por isso, há uma grande urgência em aprender o máximo possível sobre a diversidade dos anfíbios, a fim de formular planos de conservação enquanto ainda há tempo.

Agradecimentos

Agradecemos Caroline Zank pela autorização do uso das imagens de *Vitreorana uranoscopa*. As pesquisas foram apoiadas pelo CNPq (Proc. 305473/2008-5) e a FAPESP (Proc. 2008/50928-1).

Referências

- BARRETO, L.; ANDRADE, G.V. Aspects of the reproductive biology of *Physalaemus cuvieri* (Anura: Leptodactylidae) in northeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 16, p. 67-76, 1995.
- BOLÍVAR-G, W.; GRANT, T.; OSORIO, L. A. Combat behavior in *Centrolene buckleyi* and other centrolenid frogs. **Alytes**, v. 16, p. 77-83, 1999.
- BRASILEIRO, C.; MARTINS, M. Breeding biology of *Physalaemus centralis* Bokermann, 1962 (Anura: Leptodactylidae) in southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, v. 40, 1199-1209, 2006.
- DUJELLIMAN, W.E.; GRAY, P. Developmental biology and systematics of the egg-brooding hyliid frogs, genera *Flectonotus* and *Fritziana*. **Herpetologica**, v. 39, p. 333-359, 1983.
- DUJELLIMAN, W.E.; MANNESS, S.J. The reproductive behavior of some hyliid marsupial frogs. **Journal of Herpetology**, v. 14, p. 213-222, 1980.
- FAIVOVITCH, J.; HADDAD, C.F.B.; GARCIA, P.C.A.; FROST, D.R.; CAMPBELL, J.A.; WHEELER, W.C. Systematic review of the frog family Hyliidae, with special reference to *Hylinae*: phylogenetic analysis and taxonomic revision. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 294, p. 1-240, 2005.
- FROST, D.R. **Amphibian species of the World: an online reference** (12 Feb. 2009). New York, USA: American Museum of Natural History, 2009. Electronic Database accessible at: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>.
- GARDA, A.A.; BIAVATI, G.M.; COSTA, G.C. Sexual dimorphism, female fertility, and diet of *Pipa arrabali* (Anura, Pipidae) in Serra do Cachimbo, Pará, Brazil. **South American Journal of Herpetology**, v. 1, p. 20-24, 2009.
- GRANT, T. et al. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Anura: Athesphatanura: Dendrobatidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 299, p. 1-262, 2006.
- GREVEN, H. Survey of the oviduct of salamandrids with special reference to the viviparous species. **Journal of Experimental Zoology**, v. 282, p. 507-525, 1998.
- GUAYASAMIN, J.M.; BARRIO-AMORÓS, C.L. Combat behavior in *Centrolene andinum*. **Rivista**, 1968 (Anura: Centrolenidae). **Salamandra**, v. 41, p. 153-155, 2005.
- GUAYASAMIN, J.M.; CASTROVIEJO-FISHER, S.; TRUEB, L.; MARZAGÜENA, J.; RADA, M.; VILA, C. Phylogenetic systematics of Glassfrogs (Amphibia: Centrolenidae) and their sister taxon *Altophryne rubiventris*. **Zootaxa**, v. 2100, p. 1-97, 2009.
- HADDAD, C.F.B. Satellite Behavior in the Neotropical Treefrog *Hyla minuta*. **Journal of Herpetology**, v. 25, p. 226-229, 1991.
- HEYER, W.R.; RAND, A.S. Foam nest construction in the Leptodactylid frogs *Leptodactylus pentadactylus* and *Physalaemus pustulosus* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). **Journal of Herpetology**, v. 11, p. 225-228, 1977.
- HÖDL, W. An analysis of foam nest construction in the Neotropical frog *Physalaemus ephippifer* (Leptodactylidae). **Copeia**, p. 547-554, 1990.
- HOUCK, L.D. Reproductive biology of a neotropical salamander. *Bolitoglossa rostrata*. **Copeia**, p. 70-83, 1977.
- KUPFER, A.; MÜLLER, H.; ANTONIAZZI, M.M.; JARED, C.; GREVEN, H.; NUSSBAUM, R.A.; WILKINSON, M. Parental investment by skin feeding in a caecilian amphibian. **Nature**, v. 440, p. 926-929, 2006.
- LUTZ, B. Fighting and an incipient notion of territory in male tree frogs. **Copeia**, p. 61-63, 1960.
- MARTINS, M. Observations on the reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber*. **Herpetological Journal**, v. 3, p. 31-34, 1993.
- _____. Observations on nest dynamics and embryonic and larval development in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. **Amphibia-Reptilia**, v. 14, p. 411-421, 1993.
- MARTINS, M.; HADDAD, C.F.B. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia: Hyliidae). **Amphibia-Reptilia**, v. 9, p. 49-60, 1988.
- MARTINS, M.; POMBAL JR, J.P.; HADDAD, C.F.B. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. **Amphibia-Reptilia**, v. 19, p. 65-73, 1998.
- MARTINS, M.; SAZIMA, I.; EGLER, S.G. Predators of the nest building gladiator frog, *Hyla faber*, in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia**, v. 14, p. 307-309, 1993.
- MCDIARMID, R.W.; ALTIG, R. (Ed.). **Tadpoles: The biology of Anuran larvae**. Chicago: University of Chicago Press, 1999.
- RABB, G.B.; RABB, M.S. On the mating and egg-laying behavior of the *Surtinam toad*, *Pipa pipa*. **Copeia**, p. 271-276, 1960.
- RABB, G.B.; SNEDIGAR, R. Observations on breeding and development of the *Surtinam toad*, *Pipa pipa*. **Copeia**, p. 40-44, 1960.
- STUART, S.N.; HOFFMAN, M.; CHANSON, J.S.; BERRIDGE, R.; RAMANI, P.; YOUNG, B. (Ed.). **Threatened amphibians of the World**. Lynx Edicions, IUCN, Conservation International. Barcelona, Gland, Arlington, 2008.
- TRUEB, L.; MASSEMIN, D. The osteology and relationships of *Pipa aspera* (Amphibia: Anura: Pipidae), with notes on its natural history in French Guiana. **Amphibia-Reptilia**, v. 22, p. 33-54, 2001.
- WAKE, M.H. Evolution of oviductal gestation in amphibians. **Journal of Experimental Zoology**, v. 266, p. 394-413, 1993.