



REVISÃO DO DESENVOLVIMENTO DIRETO EM ANUROS: A EVOLUÇÃO DE UMA ESTRATÉGIA REPRODUTIVA

Rodrigo Barbosa Fontana^{1}, Camila Both² & Sandra Maria Hartz¹*

¹ Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Laboratório de Ecologia de Populações e Comunidades, Av. Bento Gonçalves, 9500, CEP: 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

² Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Campus Litoral Norte, Departamento Interdisciplinar, Centro de Estudos Costeiros, Limnológicos e Marinhos, Av. Tramandaí, 976, CEP: 95625-000, Imbé, RS, Brasil.

E-mails: rbf.fontana@gmail.com (*autor correspondente); camilaboth@gmail.com; sandra.hartz@ufrgs.br.

Resumo: Anfíbios são conhecidos por apresentar a maior diversidade reprodutiva dentre os tetrápodes. Dentre os modos reprodutivos, um dos mais especializados é o desenvolvimento direto dos ovos terrestres, caracterizado pela ausência da fase larval (girino) e do processo de metamorfose. A evolução dessa estratégia reprodutiva vem sendo bastante discutida e ainda merece destaque, principalmente por ajudar a esclarecer os mecanismos envolvidos na independência de ambientes aquáticos para a reprodução do grupo, bem como para os vertebrados em geral. Neste trabalho, através de uma revisão sistemática, investigamos 15 artigos, buscando identificar e esclarecer as principais hipóteses e forças seletivas ecológicas que guiaram a evolução do desenvolvimento direto em anfíbios anuros. Nossos resultados, apontam especialmente os fatores bióticos (ex: predação e a competição), seguidos pelos fatores abióticos (ex: condições ambientais e climáticas) como os principais promotores da diversificação reprodutiva e evolução do desenvolvimento direto em anuros. Poucos trabalhos de fato testaram essas hipóteses, sendo esses geralmente realizados em escalas espaciais reduzidas, com poucas linhagens ou considerando os fatores isolados. Assim, destacamos a importância de futuros trabalhos que testem efetivamente o papel dos potenciais promotores ecológicos do surgimento e da evolução do desenvolvimento direto em anuros, principalmente levando em consideração diferentes regiões, escalas espaciais maiores e um maior número de clados dentro do grupo.

Palavras-chave: anfíbios; fatores seletivos; modos reprodutivos; reprodução.

DIRECT DEVELOPMENT IN ANURANS: THE EVOLUTION OF A REPRODUCTIVE STRATEGY: Amphibians are known for having the greatest reproductive diversity among tetrapods. Among the reproductive modes, one of the most specialized is the direct development of terrestrial eggs, characterized by the absence of the larval phase (tadpole) and the metamorphosis. The evolution of this reproductive strategy has been widely discussed, and still deserves to be highlighted, mainly because it helps to clarify the mechanisms involved in the independence of the aquatic environments for the reproduction of the group, as well as for other vertebrates. In the present study, through a systematic review, we investigated 15 articles, seeking to identify and clarify the main ecological hypotheses and selective forces that guided the evolution of direct development in anuran amphibians. Our results, based in 15 studies, point especially to biotic factors (*e.g.* predation and competition), followed by abiotic factors (*e.g.* environmental and climatic conditions) as the main promoters of reproductive diversification and the evolution of direct

development. Few studies have in fact evaluated these hypotheses, and these are generally carried out on reduced spatial scales, with few lineages or considering the factors in isolation. Therefore, we highlight the importance of future works that effectively test the role of potential ecological promoters of the arising and evolution of direct development in anurans, mainly considering different regions, larger spatial scales, and a greater number of clades within the group.

Keywords: amphibians; selective factors; reproduction; reproductive modes.

INTRODUÇÃO

“Embora alguns sapos adotem o seu modo de desenvolvimento estereotipado (depositando milhares de ovos que se tornaram girinos livres nadantes), muitos outros evoluíram estratégias reprodutivas que beiram o improvável” (Duellman 1992, p.1). Uma das características dos anfíbios que talvez esteja entre as mais estudadas, complexas e interessantes são os modos reprodutivos. Os modos reprodutivos são considerados a reunião de determinados atributos reprodutivos, como o sítio e características das desovas e dos girinos, forma de nutrição e de desenvolvimento dos embriões, entre outros (Haddad & Prado 2005, Nunes-de-Almeida *et al.* 2021). Além disso, a taxa e a duração do desenvolvimento e estágio e tamanho das larvas também podem ser levados em consideração (Salthe & Duellman 1973). Os anfíbios se destacam como um grupo com uma ampla variedade de morfologias, relações ecológicas e a maior diversidade reprodutiva dentre os tetrápodes terrestres, características essas resultantes da história de vida complexa do grupo (Duellman & Trueb 1986).

Os 71 modos reprodutivos até então descritos para anfíbios anuros, podem basicamente ser divididos em dois grandes grupos: (i) modos reprodutivos de espécies que ovipositam em ambientes aquáticos, que inclui o modo reprodutivo estereotipado considerado mais ancestral; e (ii) modos reprodutivos de espécies que ovipositam em ambientes terrestres, considerados modos reprodutivos derivados e portanto inovações evolutivas (Duellman & Trueb 1986, Haddad & Prado 2005, Gomez-Mestre *et al.* 2012, Nunes-de-Almeida *et al.* 2021). Diferentes gêneros apresentam diferentes estratégias reprodutivas. Ainda, espécies dentro de um mesmo gênero também podem apresentar plasticidade reprodutiva, apresentando um modo reprodutivo mais usual com a possibilidade de

um ou mais modos alternativos em resposta às condições ambientais e à densidade de competidores (Martins *et al.* 1998, Thibaudeau & Altig 1999, Touchon & Warkentin 2008, Nunes-de-Almeida *et al.* 2021).

Assim como as demais características biológicas, as estratégias reprodutivas foram fixadas ao longo da história evolutiva das espécies, sendo correlacionadas com o nível de evolução ou adaptação (Angelini & Ghiara 1984). Os modos reprodutivos apresentaram radiação adaptativa em diversos ambientes, dessa forma a especialização reprodutiva evoluiu de forma independente ao longo das diferentes linhagens (Duellman & Trueb 1986, Meegaskumbura *et al.* 2015). Ainda, a alta diversidade reprodutiva dos anfíbios não é somente relacionada com as relações evolutivas entre espécies, mas também com as condições ambientais da região em que essas espécies evoluíram (Duellman & Trueb 1986, Callery *et al.* 2001, Denver *et al.* 2002, Haddad & Prado 2005). Embora seja considerado ancestral e uma estratégia de história de vida de sucesso dentre os animais, o desenvolvimento bifásico tem sido substituído pelo desenvolvimento direto ao longo da história evolutiva de muitas linhagens, sendo esse considerado uma das mudanças evolutivas mais extremas na história de vida dos anfíbios, bem como dos vertebrados (Duellman & Trueb 1986, Hanken *et al.* 1997, Callery *et al.* 2001).

Classificado como uma estratégia reprodutiva, o desenvolvimento direto dos ovos resulta em muitas transformações fundamentais tanto no desenvolvimento pré-eclosão, como as mudanças estruturais esqueléticas, musculares e glandulares, quanto na pós-eclosão (Hanken *et al.* 1997, Goldberg *et al.* 2020). A transformação mais extrema e característica é a perda da fase larval (girino), e conseqüentemente, a eclosão de miniatura dos adultos. Espécies que se reproduzem através do desenvolvimento direto possuem menor número de ovos por ninhada e

menos posturas por ano em comparação com as demais espécies; em contraponto seus ovos são maiores, com uma maior reserva nutricional (Angelini & Ghiara 1984, Callery *et al.* 2001). Além disso, a transição da oviposição aquática para a terrestre diminuiu o número de potenciais predadores dessas espécies, reduzindo assim significativamente a mortalidade nas fases larval e juvenil dos anfíbios, fases em que enfrentam uma maior gama de predadores (Duellman 1992). Essas mesmas características, associadas a uma distribuição reduzida e expansão limitada pelo clima apresentada por este grupo de espécies, também puderam permitir a continuação e perpetuação do modo reprodutivo mais ancestral na árvore dos anfíbios (Gomez-Mestre *et al.* 2012). Por outro lado, essas características, como as posturas reduzidas, distribuição restrita e o desenvolvimento direto podem ser relacionadas com o declínio populacional e o risco de extinção de espécies (Hero *et al.* 2005, Fontana *et al.* 2021). O desenvolvimento direto é encontrado ao longo de toda a árvore filogenética dos anuros, podendo ser observado em diversas espécies de pelo menos 22 famílias, sendo o modo reprodutivo exclusivo de determinadas famílias como: Eleutherodactylidae; Brachycephalidae; e Craugastoridae (Hedges *et al.* 2008, Oliveira *et al.* 2017, Frost 2021).

O surgimento do desenvolvimento direto não se deu de forma linear, mas sim através de uma sequência de padrões inesperados na sucessão de mudanças entre as estratégias reprodutivas, tendo evoluído de maneira frequente tanto de ovos terrestres quanto aquáticos, de larvas exotróficas (que se alimentam), ambos desprotegidos (Gomez-Mestre *et al.* 2012). Ainda, a sobrevivência e o desenvolvimento de ovos, bem como o crescimento das larvas de anfíbios é dependente das características tanto do ambiente físico, como biótico (Alford 1999). Assim, o papel das principais pressões seletivas na evolução dos modos reprodutivos dos anfíbios torna-se uma questão importante a ser discutida. Dentre essas pressões podemos citar os fatores bióticos como a predação dos ovos e larvas, e a competição por sítios reprodutivos, bem como os fatores abióticos como a estrutura e complexidade ambiental (Magnusson & Hero 1991, Callery *et al.* 2001, Haddad & Prado 2005, Gomez-Mestre & Warkentin 2007).

Entender como ocorreu a diversificação dos modos reprodutivos dos anfíbios e a consequente evolução do desenvolvimento direto é de extrema importância. Além de fornecer novas ideias sobre a história evolutiva do grupo, também pode ajudar a elucidar uma das principais transições na evolução dos vertebrados que garantiu a saída do ambiente aquático, a independência da água para a reprodução e a conquista da terra. Desse modo, através de uma revisão da literatura publicada até 2020, buscamos apresentar e abordar as diferentes perspectivas relacionadas às pressões seletivas ecológicas na evolução do desenvolvimento direto em anfíbios anuros, procurando apresentar uma síntese do tema até o momento. Além disso, também procuramos apontar as lacunas existentes nos estudos ecológicos e evolutivos deste grupo, bem como sugerimos futuras direções a serem seguidas.

MATERIAL E MÉTODOS

Para entender quais os possíveis fatores relacionados ao surgimento e evolução do desenvolvimento direto em anuros, realizamos uma revisão sistemática através da base de dados “Web of Science” e “Science Direct” utilizando as seguintes palavras-chave e operadores para ampliar as buscas por possíveis variações gramaticais: [(*amphibia** OR *anura** OR *frog** OR *toad**) AND (*direct**) AND (*develop**) AND (*reproducti**) AND (*evoluti**)]. Não restringimos o ano de publicação. Todos os artigos tiveram suas informações básicas planilhadas (ano, título, autores e periódico). Após compilar os manuscritos iniciamos a filtragem seguindo três etapas: i) excluímos os artigos em que em seu título remetesse a outros tópicos de pesquisa, como por exemplo, artigos de descrição de espécies, análises morfológicas, fisiológicas e moleculares, entre outros; ii) realizamos a leitura dos resumos dos artigos restantes e excluímos todos aqueles que não tivessem uma menção direta ou indireta à evolução dos modos reprodutivos em anfíbios anuros; e iii) realizamos a leitura completa dos artigos selecionados nas duas primeiras etapas e excluímos aqueles que não tivessem nenhuma referência à evolução do desenvolvimento direto em anuros, bem como não mencionassem nenhum possível fator seletivo para o seu surgimento.

Com os artigos selecionados identificamos as forças seletivas potenciais para o surgimento e evolução do desenvolvimento direto em anuros e os agrupamos em duas categorias: i) fatores abióticos, que incluiu fatores relacionados à estrutura e a imprevisibilidade ambiental, e as condições climáticas; e ii) fatores bióticos, em que agrupamos as pressões referentes às interações e às pressões intrínsecas dos próprios indivíduos/espécies. Ainda, os artigos selecionados foram agrupados de acordo com a região biogeográfica e os grupos taxonômicos avaliados, a fim de reconhecer e indicar as lacunas de conhecimento sobre o tema.

RESULTADOS

Revisão sistemática

A busca inicial resultou em um total de 375 artigos publicados entre 1948 e 2020 (Tabela S1), no entanto, após a filtragem, apenas 15 manuscritos foram considerados na revisão por atenderam aos critérios pré-determinados. Através da análise dos artigos selecionados, publicados entre 1948 e 2017, encontramos 10 fatores que são discutidos como potenciais promotoras da diversificação reprodutiva e forças seletivas para o surgimento e evolução do desenvolvimento direto em anuros (Figura 1 e 2). Observamos que a maior parte dos manuscritos (N = 10) aponta a predação como sendo o principal fator de seleção do desenvolvimento direto, seguido pela competição (N = 9) e pela estrutura ambiental (N = 6). Por outro lado, as três forças seletivas menos citadas correspondem também a fatores bióticos, sendo a seleção sexual, fatores genéticos e hormonais (Figura 2). Ainda, parte dos trabalhos (N = 10) apenas citava os fatores na introdução ou discussão, baseado em outros estudos. Dentre os trabalhos avaliados, apenas cinco (Gomez-Mestre *et al.* 2012, Müller *et al.* 2013, Zamúdio *et al.* 2016, Liedtke *et al.* 2017, Portik *et al.* 2017) testaram efetivamente o papel destes fatores na evolução do desenvolvimento direto, sendo esses realizados em escala reduzida e/ou considerando linhagens específicas e fatores isolados. Apenas um dos trabalhos (Gomez-Mestre *et al.* 2012) foi realizado em ampla escala (global), no entanto considerou apenas os fatores climáticos como limitantes da evolução dos modos reprodutivos em anfíbios.

DISCUSSÃO

Pressões seletivas bióticas na evolução do desenvolvimento direto em anuros

Predação

Os ovos e larvas aquáticas de anfíbios são predados por uma ampla diversidade de insetos aquáticos e vertebrados, incluindo os próprios anfíbios (Lutz 1948, Toledo *et al.* 2007). Citada primeiramente por Lutz (1948) como a principal responsável pela evolução ontogenética dos anfíbios, a predação de ovos e de larvas aquáticas desempenhou um importante papel no surgimento de diferentes características na história de vida dos anfíbios, principalmente no que diz respeito aos mecanismos antipredatórios (Chivers *et al.* 2001, McKeon & Summers 2013, Ferreira *et al.* 2019). Uma vez considerada como uma das principais causas de mortalidade na fase larval dos anfíbios, a vulnerabilidade à predação pode ser influenciada pelas características dos indivíduos, como o tamanho corporal, comportamento, coloração, seleção de micro-habitat e palatabilidade (Wilbur 1987, Alford 1999). Além disso, determinadas espécies podem apresentar plasticidade reprodutiva, alterando os locais de postura de riachos e lagoas com alto risco de predação dos ovos e larvas para lagoas e poças mais distantes, onde a predação tende a ser menor (Duellman 1992, Buxton & Sperry 2017). Dessa forma, a busca por ambientes com menores riscos de predação e, conseqüentemente, uma menor mortalidade da prole parece ter sido favorecida ao longo da evolução do grupo (Lutz 1948, Lynn 1961, del Pino & Escobar 1981). De fato, a predação é elencada como fator chave na estruturação de comunidades de girinos com diferentes graus de permanência (Heyer *et al.* 1975, Wilbur 1987, Buxton & Sperry 2017, Arribas *et al.* 2018), e pode ser fator chave para a reprodução fora dos ambientes aquáticos. No entanto, a troca do ambiente aquático pelo terrestre não isenta os ovos e larvas de predadores terrestres (Gomez-Mestre & Warkentin 2007, Wells 2007). Assim, a predação pode ser considerada como uma importante fonte de pressão seletiva do desenvolvimento direto.

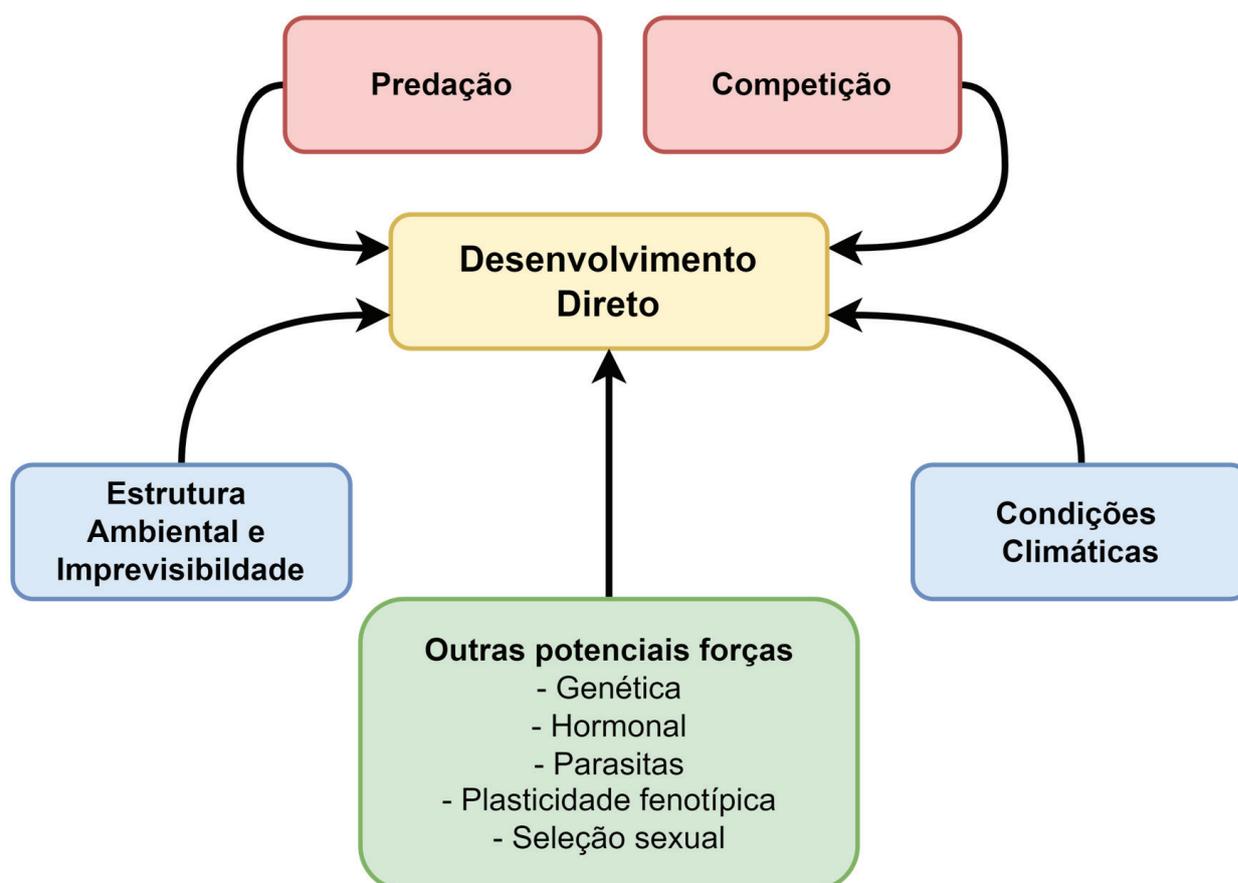


Figura 1. Esquema ilustrando os fatores apresentados como forças seletivas potenciais da origem e evolução do desenvolvimento direto em anuros. Caixas vermelhas correspondem as pressões seletivas bióticas, caixas azuis correspondem as pressões seletivas abióticas e a caixa verde corresponde aos fatores menos citados, mas também mencionados como potenciais forças seletivas. Baseado em 15 artigos publicados entre 1948 e 2017.

Figure 1. Scheme illustrating the factors presented as potential selective forces of the origin and evolution of direct development in anurans. Red boxes correspond to biotic selective pressures, blue boxes correspond to abiotic selective pressures and the green box corresponds to factors less cited, but also mentioned as potential selective forces. Based on 15 articles published between 1948 and 2017.

Competição

Outro fator biótico citado pela maioria dos trabalhos como um dos principais responsáveis pelo surgimento e evolução do desenvolvimento direto em anfíbios foi a competição, tanto por sítios reprodutivos quanto por recursos alimentares. Além de adaptações morfológicas, como as alterações estruturais do embrião, algumas espécies ainda conseguiram impor adaptações comportamentais para diminuir a mortalidade nas fases iniciais do seu ciclo de vida (Weygoldt & Carvalho-e-Silva 1992, Wells 2007). Da mesma forma como em locais com alto risco de predação, os anfíbios podem alterar seus locais de oviposição ou o próprio comportamento em resposta a alta densidade de competidores nos sítios reprodutivos (Martins *et al.* 1998, Buxton & Sperry 2017).

Também, a presença de cuidado parental, como apresentada por diversas espécies pertencentes as famílias Dendrobatidae, Eleutherodactylidae, Microhylidae, entre outras, parece ser outra adaptação comportamental resultante da alta competição nos locais de oviposição (Weygoldt 1987, Brown *et al.* 2008, Vági *et al.* 2019). Gomez-Mestre *et al.* (2012) constataram que o cuidado parental além de ter evoluído conjuntamente com a reprodução terrestre, também está relacionado com o desenvolvimento direto. A força da competição entre girinos por recursos pode ser dependente do tipo de habitat de desenvolvimento das espécies; por exemplo, girinos de *Spea multiplicata*, espécie de poças sazonais, podem impedir que espécies majoritariamente de poças permanentes, como *Lithobates pipiens*, utilizem

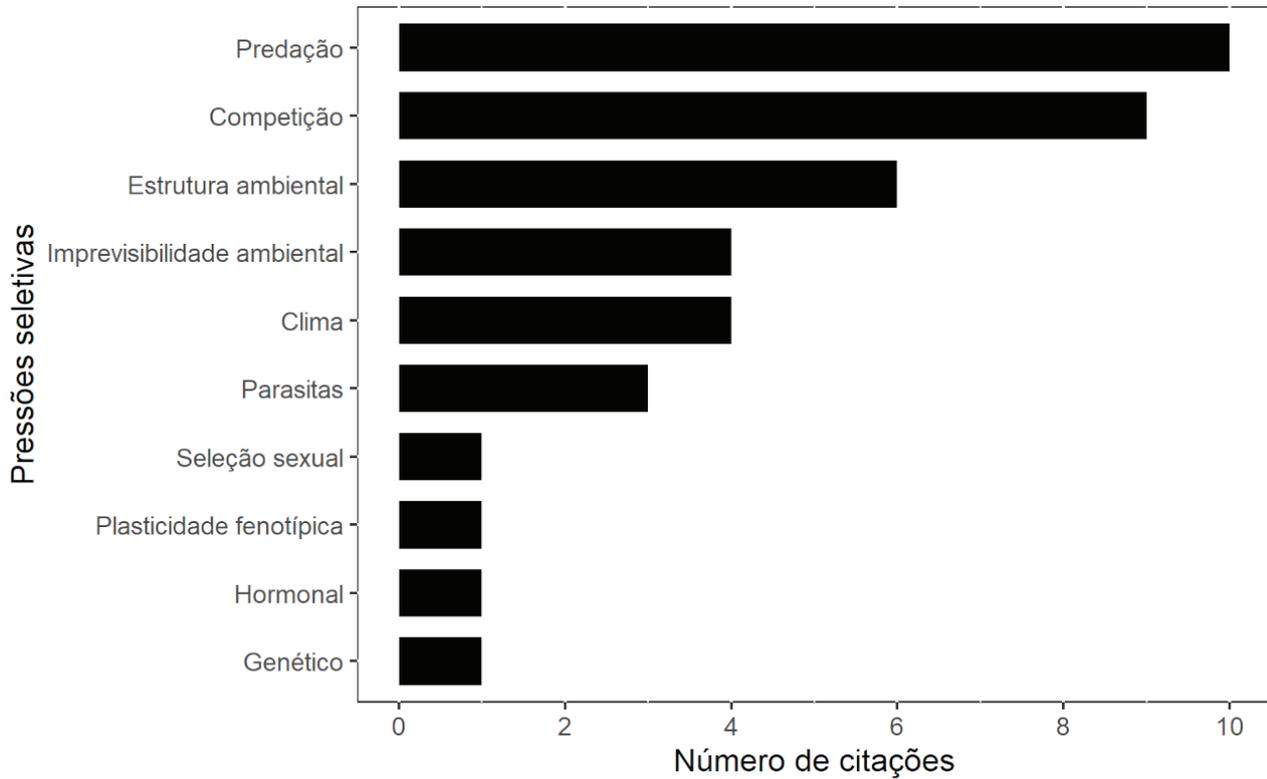


Figura 2. Número de citações de 15 artigos publicados entre 1948 e 2017 mencionando as potenciais forças seletivas da origem e evolução do desenvolvimento direto em anuros.

Figure 2. Citations number of 15 articles published between 1948 and 2017 indicating the potential selective forces of the origin and evolution of direct development in anurans.

do mesmo ambiente, uma vez que suas taxas de desenvolvimento e crescimento tendem a serem maiores (Woodward 1982, 1983, Wilbur 1987).

Para os girinos que habitam poças a disputa por recursos alimentares é a principal fonte de competição intraespecífica principalmente para espécies que ocupam poças permanentes, onde a disponibilidade de recursos tende a ser limitada e mais escassa (Alford 1999). Também, a competição intraespecífica pode favorecer a diferenciação de fenótipos distintos no mesmo ambiente, como o surgimento de formas especializadas em diferentes recursos (Levis *et al.* 2020). Por outro lado, a competição interespecífica, além de poder promover alterações nas taxas de crescimento e desenvolvimento dos indivíduos (Griffiths *et al.* 1991, Laurila 2000), também é conhecida como uma das principais forças responsáveis pela diferenciação de nicho de espécies competidoras e, conseqüentemente, é uma das promotoras das inovações evolutivas das alternativas de história de vida (Lack 1947, Grant & Grant 2006). Inovações evolutivas podem variar desde a evolução de estruturas morfológicas, como a

dentição da mandíbula inferior dos ceratofrídeos, o surgimento de morfotipos especializados em determinados recursos, como a forma carnívora da larva de *Spea bombifrons*, até a evolução das diferentes estratégias reprodutivas, como é o caso do desenvolvimento direto (Duellman & Trueb 1986, Farrar & Hey 1997, Fabrezi *et al.* 2016, Levis *et al.* 2020). Deste modo, a competição entre adultos em busca de sítios reprodutivos e entre girinos por condições e recursos disponíveis surge como um dos principais promotores do hábito de vida terrestre e evolução do desenvolvimento direto nos anfíbios.

Pressões seletivas abióticas na evolução do desenvolvimento direto em anuros

Estrutura ambiental e incertezas

Condições estruturais e físicas dos habitats, além de estarem relacionadas com a escolha de sítios de oviposição e a abundância de girinos, desempenharam um importante papel na revolução reprodutiva apresentada pelos anfíbios. Citada inicialmente por Wilbur & Collins (1973),

a incerteza ambiental associada a determinados ambientes aquáticos resultou na seleção de diferentes estratégias reprodutivas, incluindo o desenvolvimento direto (Crump 1974, 2015). Por exemplo, uma vez que ambientes como riachos rápidos podem acabar carregando os ovos e larvas através da correnteza, aumentando a mortalidade dos jovens, estratégias de desenvolvimento direto em solos mais úmidos, nas proximidades desses ambientes podem ter sido favorecidas (Weygoldt & Carvalho-e-Silva 1992, Haddad & Prado 2005, Thomas *et al.* 2019). No entanto, a alta diversidade reprodutiva dos anfíbios também é um reflexo do extenso gradiente ambiental existente entre os sítios reprodutivos totalmente aquáticos e os totalmente terrestres. Dentre esses dois extremos, uma gama de espécies pode se reproduzir em poças permanentes ou extremamente sazonais, em cavidades ou câmaras com presença de água, fitotelmas, chegando até os solos úmidos das florestas (Haddad & Prado 2005).

Dentre as principais forças seletivas para diversificação e especialização reprodutiva dos anfíbios também podemos destacar outras características físicas como a topografia, e a ampla variedade de características e tipos de habitat e microhabitats (Brown & Brown 1992, Haddad & Prado 2005, de Lima *et al.* 2016). Em um dos poucos trabalhos em que o papel do ambiente sob a evolução reprodutiva dos anfíbios foi efetivamente testado, Müller *et al.* (2013) verificaram uma associação positiva entre a oviposição terrestre com os habitats florestais (independente da altitude) e do desenvolvimento larval terrestre com as florestas de altitude da África Oriental. Esses resultados indicaram que fatores específicos desse tipo de ambiente teriam uma forte influência na reprodução terrestre do grupo na região. Da mesma forma, Liedtke *et al.* (2017) verificaram que os modos reprodutivos terrestres de bufonídeos africanos, incluindo o desenvolvimento direto, evoluíram em ambientes de florestas íngremes onde a disponibilidade de água acumulada na superfície é mais baixa. Assim sendo, a troca do ambiente aquático pelo terrestre em busca do sucesso e da sobrevivência da prole também parece ter sido uma alternativa válida e eficiente tanto para a expansão geográfica quanto para a diversificação reprodutiva dos anfíbios.

Condições climáticas

Da mesma forma que as condições estruturais dos ambientes, o clima é um fator essencial para a distribuição, ocorrência e sobrevivência dos anfíbios. Gomez-Mestre *et al.* (2012) ao avaliarem o efeito do clima sob a evolução dos modos reprodutivos dos anfíbios a nível global, verificaram que as espécies com reprodução terrestre (incluindo espécies com desenvolvimento direto) estão associadas a ambientes mais quentes e úmidos (com temperaturas mais altas e maior precipitação). Por outro lado, o estudo de Liedtke *et al.* (2017), realizado em escala espacial menor, aponta que embora os anfíbios africanos de reprodução terrestre também sejam associados a locais úmidos, estes ambientes tendem a ser mais frios. Diferenças como essa podem ocorrer devido ao padrão de distribuição dos modos reprodutivos responder de diferentes maneiras de acordo com a escala ou região biogeográfica analisada, como apresentado por Lion *et al.* (2018). Os fatores climáticos, como os padrões de precipitação e de temperatura, também podem interferir e alterar o comportamento migratório, as estratégias e os ciclos reprodutivos dos anfíbios (Salthe & Duellman 1973, Todd & Winne 2006).

Ainda, as pressões ambientais climáticas além de levarem a alterações comportamentais, podem levar a alterações morfológicas e fisiológicas, como a redução do tamanho corporal das larvas, antecipação da metamorfose e o acúmulo de modificações no desenvolvimento larval, conduzindo dessa forma a evolução dos modos reprodutivos até o desenvolvimento direto (Duellman & Trueb 1986, Callery *et al.* 2001). Desse modo, além de fatores bióticos, como a predação e a competição, e dos fatores abióticos, como a estrutura ambiental, o clima também parece ter sido um importante propulsor da reprodução terrestre e principalmente do desenvolvimento direto em anfíbios.

Outras forças seletivas potenciais

Fatores menos estudados e, portanto, menos mencionados também podem ter contribuído na evolução dos modos reprodutivos dos anfíbios, principalmente no desenvolvimento direto. Na revisão sobre a evolução dos modos reprodutivos em anfíbios mais completa até então, Crump

(2015) além de destacar o papel da predação, competição e da imprevisibilidade e estrutura ambiental na evolução dos modos reprodutivos, menciona outras possíveis forças seletivas, como a baixa concentração de oxigênio em poças tropicais (Van Dijk 1971), a fuga do parasitismo (Todd 2007) e fatores genéticos (Altig & Crother 2006). Para Altig & Crother (2006), o surgimento do desenvolvimento direto pode ser resultado de alterações nos genes que regulam a cascata do desenvolvimento, assim a liberação ou restrição do desenvolvimento larval em conjunto com a evolução independente de um novo fenótipo de ovo, levaria ao surgimento desse modo reprodutivo alternativo. Essa hipótese também poderia explicar a evolução do desenvolvimento direto seguindo uma sequência inesperada, como proposta por Gomez-Mestre *et al.* (2012), embora seja pouco provável devido a distribuição do desenvolvimento direto em muitas linhagens distintas.

Wassersug (1986), por sua vez, desenvolveu uma teoria relacionando a evolução do desenvolvimento direto com a antecipação da metamorfose devido às condições ambientais e endocrinológicas. Segundo sua teoria, girinos aquáticos constantemente liberam hormônios inibidores da metamorfose (prostaglandinas) no meio, e ao se alimentarem, ingerem os hormônios que retardam o processo de metamorfose ao chegarem no trato digestivo. Assim, em ambientes com baixa densidade de recursos e, conseqüentemente, baixa ingestão de hormônios, a metamorfose seria antecipada. Já em espécies com desenvolvimento direto, a presença das reservas nutricionais no estômago dos embriões impediria o fluxo das prostaglandinas até o estômago das larvas, contribuindo com desenvolvimento ainda dentro do ovo (Wassersug 1986). Em uma nova abordagem, Zamúdio *et al.* (2016) introduziram a hipótese de a seleção sexual ter atuado como uma promotora da diversificação reprodutiva e da evolução da reprodução terrestre em hilídeos e leptodactílídeos, sendo confirmada por seus resultados. Ainda, associações entre mudanças dos sítios reprodutivos com as características ecomorfológicas das espécies também podem ter direcionado a evolução de modos reprodutivos aquáticos para os terrestres (Portik *et al.* 2017). Dessa forma, as várias forças seletivas podem atuar

independentemente nas diferentes características dos modos reprodutivos (Zamúdio *et al.* 2016).

Considerando a Teoria de Conservadorismo de Nicho (Wiens & Graham 2005), onde há uma propensão das espécies de conservarem as características ecológicas ancestrais, certamente a evolução do desenvolvimento direto também enfrentou fatores limitantes como a própria história evolutiva do grupo. Campos *et al.* (2019), constataram a presença de alto sinal filogenético no tipo de desenvolvimento de anfíbios da Mata Atlântica. Nesse sentido, o conservadorismo de nicho reprodutivo pode ser um importante opositor à evolução do desenvolvimento direto, mantendo e perpetuando o desenvolvimento larval por milhões de anos em determinados clados, como nas famílias Hylidae e Phyllomedusidae (Wiens & Graham 2005, Campos *et al.* 2019). A retenção de características do nicho também pode impactar nos processos de expansão e na distribuição de espécies, restringindo as mesmas a ambientes mais estáveis, onde há maior ocorrência de modos reprodutivos especializados (Benício *et al.* 2021). Por fim, o desenvolvimento direto pode ter surgido e se difundido entre a árvore filogenética dos anfíbios através de evolução paralela das diferentes linhagens, sem seguir dessa forma um padrão sequencial com estágios intermediários de evolução dos modos reprodutivos dos anfíbios (Gomez-Mestre *et al.* 2012, Naumann *et al.* 2021). Assim, a evolução do desenvolvimento direto em anuros pode ter sido moldada tanto pela promoção por parte dos fatores bióticos e abióticos, como pela restrição por parte do componente filogenético (Nunes-de-Almeida *et al.* 2021).

Lacunas e futuras direções no conhecimento sobre a evolução do desenvolvimento direto

Quantificar o papel dos fatores bióticos na evolução do desenvolvimento direto em anfíbios ainda é desafiador, principalmente pela dificuldade de dimensionar os efeitos de interações como a predação e a competição para muitas comunidades ecológicas naturais. Da mesma forma, o efeito do ambiente também merece um maior destaque. Os poucos trabalhos que efetivamente avaliaram as forças seletivas foram desenvolvidos em escalas espaciais reduzidas e/ou para clados específicos. Müller *et al.* (2013) consideraram anfíbios da África Oriental; Zamúdio *et al.* (2016)

avaliaram apenas duas famílias (Hylidae com ampla distribuição global, e Leptodactylidae com distribuição restrita as Américas); Lietdke *et al.* (2017) examinaram apenas uma família na África (Bufonidae); e Portik *et al.* (2017) apenas quatro famílias também na África (Arthroleptidae, Brevicipitidae, Hemisotidae e Hyperoliidae).

Outros aspectos a serem explorados nesse contexto são as possíveis influências de padrões geográficos e filogenéticos atuando sob estes resultados. Um exemplo é o quanto análises realizadas em grandes escalas espaciais, como a de Gomez-Mestre *et al.* (2012), poderiam apresentar resultados contrastantes em menores escalas. Nesse sentido, nenhum trabalho considerou todos os diferentes fatores aqui abordados. Além disso, podemos sugerir em outro ponto de vista, de que a diversidade de modos reprodutivos poderia até mesmo seguir um padrão da diversidade de espécies semelhante ao proposto por Dobzhansky (1950) para a diversidade de espécies. Neste caso, fatores bióticos teriam maior influência sob a evolução do desenvolvimento direto em anfíbios nas regiões tropicais, devido principalmente a maior diversidade de potenciais predadores e competidores nestes locais, enquanto nas regiões temperadas os fatores abióticos seriam os mais importantes em virtude da maior sazonalidade climática.

Destacamos a falta de estudos elencando a radiação ultravioleta (UV) e os contaminantes químicos, como os agroquímicos (herbicidas a base de glifosato) como forças seletivas potenciais na evolução do desenvolvimento direto, a qual também pode ser relacionada com mutações de DNA, erros genéticos, alterações de desenvolvimento e o declínio populacional dos anfíbios (Bernal *et al.* 2011, Alton & Franklin 2017, Londero *et al.* 2019). Assim, buscando garantir a sobrevivência e o sucesso da prole, a troca dos sítios reprodutivos aquáticos tradicionais (onde a incidência de raios UV e a concentração de agroquímicos tendem a ser maior) por sítios reprodutivos terrestres (mais protegidos da radiação e da contaminação química) pode ter auxiliado na evolução do desenvolvimento direto nos anuros. Nesse sentido, é importante que futuros trabalhos tentem englobar as várias potenciais forças seletivas em um viés macroecológico, ampliando as escalas espaciais

analisadas, bem como as diferentes linhagens da árvore evolutiva do grupo.

CONCLUSÃO

Nossa revisão buscou identificar e esclarecer os papéis dos potenciais promotores ecológicos da evolução do desenvolvimento direto em anfíbios anuros. As diversas hipóteses levantadas nos trabalhos avaliados demonstraram que a atuação de fatores únicos e isolados talvez não seja a melhor hipótese para explicar o surgimento e a evolução do desenvolvimento direto dos ovos em anuros. Dessa forma, nossa revisão aponta que várias forças seletivas podem atuar independentemente nas diferentes características dos modos reprodutivos. Ainda, com a nossa revisão pudemos destacar o baixo número de trabalhos que efetivamente testaram os mecanismos por trás da evolução do desenvolvimento direto em anuros, sendo esses majoritariamente realizados em escalas espaciais reduzidas e com clados específicos. Também enfatizamos que pelo fato de a maior parte dos trabalhos apenas terem levantado e discutido hipóteses sobre a evolução do desenvolvimento direto, os fatores seletivos potenciais mais abordados podem não necessariamente ser aqueles que direcionaram a evolução desse modo reprodutivo. Por fim, salientamos a importância da realização de futuros trabalhos com essa temática, que podem ajudar a elucidar outros aspectos na evolução da reprodução terrestre dos anfíbios anuros, bem como dos vertebrados como um todo.

AGRADECIMENTOS

RBF agradece à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de pesquisa (88882.345610/2019-01), SMH agradece ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq) pela concessão de bolsa de pesquisa (305549/2018-09).

REFERÊNCIAS

Alford, R. A. 1999. Ecology: resource use, competition, and predation. In: R. W. McDiarmid & R. Altig (Eds.), Tadpoles: the biology of anuran larvae. pp. 240—278.

- Chicago: The University of Chicago Press.
- Altig, R., & Crother, B. I. 2006. The evolution of three deviations from the biphasic anuran life cycle: alternatives to selection. *Herpetological Review*, 37(3), 321—325.
- Alton, L. A., & Franklin, C. E. 2017. Drivers of amphibian declines: effects of ultraviolet radiation and interactions with other environmental factors. *Climate Change Responses*, 4(6), 1—26. DOI: 10.1186/s40665-017-0034-7
- Angelini, F., & Ghiara, G. 1984. Reproductive modes and strategies in vertebrate evolution. *Bolletino di zoologia*, 51(1—2), 121—203. DOI: 10.1080/11250008409439459
- Arribas, R., Touchon, J. C., & Gomez-Mestre, I. 2018. Predation and competition differentially affect the interactions and trophic niches of a Neotropical amphibian guild. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6(1), 1—14. DOI: 10.3389/fevo.2018.00028
- Benício, R. A., Provete, D. B., Lyra, M. L., Heino, J., Haddad, C. F. B., Rossa-Feres, D. C., & da Silva, F. R. 2021. Differential speciation rates, colonization time and niche conservatism affect community assembly across adjacent biogeographical regions. *Journal of Biogeography*, 48(9), 2211—2225. DOI: 10.1111/jbi.14145
- Bernal, M. H., Alton, L. A., Cramp, R. L., & Franklin C. E. 2011. Does simultaneous UV-B exposure enhance the lethal and sub-lethal effects of aquatic hypoxia on developing anuran embryos and larvae? *Journal of Comparative Physiology B*, 181(7), 973—980. DOI: 10.1007/s00360-011-0581-3
- Brown, J. L., Twomey, E., Morales, V., & Summers, K. 2008. Phytotelm size and relation to parental care and mating strategies in two species of Peruvian poison frogs. *Behaviour*, 145(9), 1139—1165. DOI: 10.1163/156853908785387647
- Brown, K. S., & Brown, G. G. 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forests. In: T. C. Whitmore & J. A. Sayer (Eds.), *Tropical deforestation and species extinction*. pp. 129—142. London: Chapman and Hall.
- Buxton, V. L., & Sperry, J. H. 2017. Reproductive decisions in anurans: A review of how predation and competition affects the deposition of eggs and tadpole. *Bioscience*, 67(1), 26—38. DOI: 10.1093/biosci/biw149
- Callery, E. M., Fang, H., & Elinson, R.P. 2001. Frogs without polliwogs: evolution of anuran direct development. *BioEssays*, 23(3), 233—241. DOI: 10.1002/1521-1878(200103)23:3<233::AID-BIES1033>3.0.CO;2-Q
- Campos, F. S., Lourenço-de-Moraes, R., Rudoy, A., Rödder, D., Llorente, G. A., & Solé, M. 2019. Ecological trait evolution in amphibian phylogenetic relationships. *Ethology Ecology & Evolution*, 31(6), 526—543. DOI: 10.1080/03949370.2019.1630012
- Chivers, D. P., Kiesecker, J. M., Marco, A., DeVito, J., Anderson, M. T., & Blaustein A. R. 2001. Predator-induced life history changes in amphibians: egg predation induces hatching. *Oikos*, 92(1), 135—142. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2001.920116.x
- Crump, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Doctoral thesis. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publication, (61), 1—68.
- Crump, M. L. 2015. Anuran reproductive modes: evolving perspectives. *Journal of Herpetology*, 49(1), 1—16. DOI: 10.1670/14-097
- de Lima, A. V. P., Reis, A. H., Amado, N. G., Cassiano-Lima, D., Borges-Nojosa, D. M., Oriá, R. B., & Abreu, J. G. 2016. Developmental aspects of the direct-developing frog *Adelophryne maranguapensis*. *Genesis*, 54(5), 257—271. DOI: 10.1002/dvg.22935
- del Pino, E., & Escobar, B. 1981. Embryonic stages of *Gastrotheca riobambae* (Fowler) during maternal incubation and comparison of development with that of other egg-brooding hylid frogs. *Journal of Morphology*, 167(3), 277—295. DOI: 10.1002/jmor.1051670303
- Denver, R. J., Glennemeier, K. A., & Boorse, G. C. 2002. Endocrinology of complex life cycles: amphibians. In: D. Pfaff, A. P. Arnold, S. E. Fahrbach, A. M. Etgen & R. T. Rubin (Eds.), *Hormones, brain and behavior*. pp. 469—513. London: Academic Press.
- Dobzhansky, T. H. 1950. Evolution in the tropics. *Tropical Ecology*, 38(2), 209—221.
- Duellman, W. E. 1992. Reproductive strategies of frogs. *Scientific American*, 267(1), 80—87. DOI: 10.1038/scientificamerican0792-80
- Duellman, W. E., & Trueb, L. 1986. *Biology of amphibians*. Nova York: McGraw-Hill: p. 670.

- Fabrezi, M., Quinzio, S. I., Goldberg, J., Cruz, J. C., Pereyra, M. C., & Wassersug, R. J. 2016. Developmental changes and novelties in ceratophryid frogs. *EvoDevo*, 7(5), 1—16. DOI: 10.1186/s13227-016-0043-9
- Farrar, E. S., & Hey, J. D. 1997. Carnivorous spadefoot (*Spea bombifrons* Cope) tadpoles and fairy shrimp in Western Iowa. *Journal of the Iowa Academy of Sciences*, 104(1), 4—7.
- Ferreira, R. B., Lourenço-de-Moraes, R., Zocca, C., Duca, C., Beard, K. H., & Brodie Jr, E. D. 2019. Antipredator mechanisms of post-metamorphic anurans: a global database and classification system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73(69), 1—21. DOI: 10.1007/s00265-019-2680-1
- Fontana, R. B., Furtado, R., Zanella, N., Debastiani, V. J., & Hartz, S. M. 2021. Linking ecological traits to extinction risk: Analysis of a Neotropical anuran database. *Biological Conservation*, 246(1), 1—7. DOI: 10.1016/j.biocon.2021.109390
- Frost, D. R. 2021. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.1. Base de dados eletrônica disponível em <https://amphibiansoftheworld.amnh.org/index.php>. American Museum of Natural History, Nova Iorque, EUA. DOI: 10.5531/db.vz.0001
- Golberg, J., Taucce, P. P. G., Quinzio, S. L., Haddad, C. F. B., & Candiotti, F. V. 2020. Increasing our knowledge on direct-developing frogs: The ontogeny of *Ischnocnema henselii* (Anura: Brachycephalidae). *Zoologischer Anzeiger*, 284(1), 78—87. DOI: 10.1016/j.jcz.2019.11.001
- Gomez-Mestre, I., & Warkentin, K. M. 2007. To hatch and hatch not: similar selective trade-offs but different responses to egg predators in two closely related, syntopic treefrogs. *Oecologia*, 153(1), 197—206. DOI: 10.1007/s00442-007-0708-0
- Gomez-Mestre, I., Pyron, R. A., & Wiens, J. J. 2012. Phylogenetic analysis reveal unexpected patterns in the evolution of reproductive modes in frogs. *Evolution*, 66(12), 1—14. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2012.01715.x
- Grant, P. R., & Grant, B. R. 2006. Evolution of character displacement in Darwin's finches. *Science*, 313(5784), 224—226. DOI: 10.1126/science.1128374
- Griffiths, R. A., Edgar, P. W., & Wong, A. L. C. 1991. Interspecific competition in tadpoles: Growth inhibition and growth retrieval in natterjack toads, *Bufo calamita*. *Journal of Animal Ecology*, 60(3), 1065—1076. DOI: 10.2307/5431
- Haddad, C. F. B., & Prado, C. P. A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience*, 55(3), 207—217. DOI: <https://doi.org/bg8d2d>
- Hanken, J., Jennings, D. H., & Olsson, L. 1997. Mechanistic basis of life-history evolution in anuran amphibians: Direct development. *American Zoologist*, 37(2), 160—171. DOI: 10.1093/icb/37.2.160
- Hedges, S. B., Duellman, W. E., & Heinicke, M. P. 2008. New World direct-developing frogs (Anura: Terrarana): Molecular phylogeny, classification, biogeography, and conservation. *Zootaxa*, 1737(1), 1—182. DOI: 10.11646/zootaxa.1737.1.1
- Hero, J. M., Williams, S. E., & Magnusson, W. E. 2005. Ecological traits of declining amphibians in upland areas of eastern Australia. *Journal of Zoology*, 267(3), 221—232. DOI: 10.1017/S0952836905007296
- Heyer, W. R., McDiarmid, R. W., & Wiggmann D. L. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. *Biotropica*, 7(2), 100—111. DOI: 10.2307/2989753
- Lack, D. 1947. Darwin's finches. Cambridge: Cambridge University Press: p. 208.
- Laurila, A. 2000. Competitive ability and the coexistence of anuran larvae in freshwater rock-pools. *Freshwater Biology*, 43(2), 161—174. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2000.00533.x
- Levis, N. A., Fuller, C. G., & Pfenning D. W. 2020. An experimental investigation of how intraspecific competition and phenotypic plasticity can promote the evolution of novel, complex phenotypes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 131(1), 76—87. DOI: 10.1093/biolinnean/blaa095
- Liedtke, H. C., Müller, H., Hafner, J., Penner, J., Gower, D. J., Mazuch, T., Rödel, M. O., & Loader, S. P. 2017. Terrestrial reproduction as an adaptation to steep terrain in African toads. *Proceedings of the Royal Society B*, 284(1851), 1—9. DOI: 10.1098/rspb.2016.2598
- Lion, M. B., Mazzochini, G. G., Garda, A. A., Lee, T. M., Bickford, D., Costa, G. C., & Fonseca C. R. 2018. Global patterns of terrestriality

- in amphibian reproduction. *Global Ecology and Biogeography*, 28(6), 1—13. DOI: 10.1111/geb.12886
- Londero, J. E. L., Santos, M. B., & Schuch, A. P. 2019. Impact of solar UV radiation on amphibians: focus on genotoxic stress. *Mutation Research/ Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*, 842, 14—21. DOI: 10.1016/j.mrgentox.2019.03.003
- Lutz, B. 1948. The ontogenetic evolution in frogs. *Evolution*, 2(1), 29—39. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1948.tb02729.x
- Lynn, W. G. 1961. Types of amphibian metamorphosis. *American Zoologist*, 1(1), 151—161. DOI: 10.1093/icb/1.1.151
- Magnusson, W. E., & Hero, J. M. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. *Oecologia*, 86(3), 310—318. DOI: 10.1007/BF00317595
- Martins, M., Pombal, J. P., & Haddad, C. F. B. 1998. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. *Amphibia-Reptilia*, 19(1), 65—73. DOI: 10.1163/156853898X00331
- McKeon, C. S., & Summers K. 2013. Predator driven reproductive behavior in a tropical frog. *Evolutionary Ecology*, 27(4), 725—737. DOI: 10.1007/s10682-013-9641-3
- Meegaskumbura, M., Senevirathne, G., Biju, S. D., Garg, S., Meegaskumbura, S., Pethiyagoda, R., Hanken, J., & Schneider, C. J. 2015. Patterns of reproductive-mode evolution in Old World tree frogs (Anura, Rhacophoridae). *Royal Swedish Academy of Sciences*, 44(5), 509—522. DOI: 10.1111/zsc.12121
- Müller, H., Liedtke, H. C., Menegon, M., Beck, J., Ballesteros-Mejia, L., Nagel, P., & Loader, S. P. 2013. Forest as promoters of terrestrial life-history strategies in East African amphibians. *Biology Letters*, 9(3), 1—5. DOI: 10.1098/rsbl.2012.1146
- Naumann, B., Schwiger, S., Hammel, J. U., & Müller, H. 2021. Parallel evolution of direct development in frogs – Skin and thyroid gland development in African Squeaker Frogs (Anura: Arthroleptidae: *Arthroleptis*). *Developmental Dynamics*, 250(4), 584—600. DOI: 10.1002/dvdy.275
- Nunes-de-Almeida, C. H. L., Haddad, C. F. B., & Toledo, L. F. 2021. A revised classification of the amphibian reproductive modes. *Salamandra German Journal of Herpetology*, 57(3), 413—427.
- Oliveira, B. F., São-Pedro, V. A., Santos-Barrera, G., Penone, C., & Gosta G. C. 2017. AmphibiO, a global database for amphibian ecological traits. *Scientific Data*, 5(170123), 1—7. DOI: 10.1038/sdata.2017.123
- Portik, D. M., & Blackburn, D. C. 2017. The evolution of reproductive diversity in Afrobatrachia: A phylogenetic comparative analysis of an extensive radiation of African frogs. *Evolution*, 70(9), 2017—2032. DOI: 10.1111/evo.12997
- Salthe, S. N., & Duellman, W. E. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In: J. L. Vial (Ed.), *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*. pp. 229—249. Columbia: University of Missouri Press.
- Thibaudeau, G., & Altig, R. 1999. Endotrophic anurans. In: R. W. McDiarmid & R. Altig (Eds.), *Tadpoles: the biology of anuran larvae*. pp. 170—180. Chicago: The University of Chicago Press.
- Thomas, A., Das, S., & Manish K. 2019. Influence of stream habitat variable on distribution and abundance of tadpole of the endangered Purple frog, *Nasikabatrachus sahyadrensis* (Anura: Nasikabatrachidae). *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 12(2), 144—151. DOI: 10.1016/j.japb.2019.01.009
- Todd, B. D. 2007. Parasites lost? An overlooked hypothesis for the evolution of alternative reproductive strategies in amphibians. *The American Naturalist*, 170(5), 793—799. DOI: 10.1086/521958
- Todd, B. D., & Winne C. T. 2006. Ontogenetic and interspecific variation in timing of movement and responses to climate factors during migrations by pond-breeding amphibians. *Canadian Journal of Zoology*, 84(5), 715—722. DOI: 10.1139/z06-054
- Toledo, L. F., Ribeiro, R. S., & Haddad, C. F. B. 2007. Anurans as prey: an exploratory analysis and size relationships between predators and their prey. *Journal of Zoology*, 271(2), 170—177. DOI: 10.1111/j.1469-7998.2006.00195.x
- Touchon, J. C., & Warkentin, K. M. 2008. Reproductive mode plasticity: Aquatic and

- terrestrial oviposition in a treefrog. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(21), 7495—7499. DOI: 10.1073/pnas.0711579105
- Vági, B., Végvári, Z., Liker, A., Freckleton, R. P., Székely, T. 2019. Parental care and the evolution of terrestriality in frogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1900), 1—10. DOI: 10.1098/rspb.2018.2737
- Van Dijk, D. E. 1971. Anuran ecology in relation particularly to oviposition and development out of water. *Zoologica Africana*, 6(1), 119—132. DOI: 10.1080/00445096.1971.11447407
- Wassersug, R. 1986. How does a tadpole know when to metamorphose? A theory linking environmental and hormonal cues. *Journal of Theoretical Biology*, 118(2), 171—181. DOI: 10.1016/S0022-5193(86)80132-1
- Wells, K. D. 2007. *The ecology and the behaviour of amphibians*. London: The University of Chicago Press: p. 1400.
- Weygoldt, P. 1987. Evolution of parental care in dart poison frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 25(1), 51—67. DOI: 10.1111/j.1439-0469.1987.tb00913.x
- Weygoldt, P., & Carvalho-E-Silva, S. P. 1992. Mating and oviposition in the hylodine frog *Crossodactylus gaudichaudii* (Anura: Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia*, 13(1), 35—45. DOI: 10.1163/156853892X00210
- Wilbur, H. M. 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology*, 68(5), 1437—1452. DOI: 10.2307/1939227
- Wilbur, H. M., & Collins, J. P. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis: nonnormal distributions of competitive ability reflect selection for facultative metamorphosis. *Science*, 182(4119), 1305—1314. DOI: 10.1126/science.182.4119.1305
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36(1), 519—539. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102803.095431
- Woodward, B. D. 1982. Tadpole competition in a desert anuran community. *Oecologia*, 54(1), 96—100. DOI: 10.1007/BF00541115
- Woodward, B. D. 1983. Predator-prey interactions and breeding-pond use of temporary-pond species in a desert anuran community. *Ecology*, 64(6), 1549—1555. DOI: 10.2307/1937509
- Zamúdio, K. R., Bell, R. C., Nali, R. C., Haddad, C. F. B., & Prado, C. P. A. 2016. Polyandry, predation, and the evolution of frog reproductive modes. *The American Naturalist*, 188(Supplement), 41—61. DOI: 10.1086/687547

Material Suplementar

Tabela S1. Lista dos 375 artigos encontrados na revisão sobre a evolução do desenvolvimento direto em anuros, descrevendo o ano, a autoria, o título do artigo, o título do periódico e se o documento foi selecionado ou não para a presente revisão.

Table S1. List of 375 articles found in the review on the evolution of direct development in anurans, describing the year, the authorship, the article title, the journal title and if the article was selected or not for this review.

Submitted: 24 June 2021

Accepted: 26 April 2022

Published on line: 09 May 2022

Associate Editor: Leandro Hohl