

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA

DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**Comportamento reprodutivo, territorial e vocalização de
Hypsiboas atlanticus (CARAMASCHI & VELOSA, 1996)
(ANURA: HYLIDAE) no baixo Sul da Bahia, BRASIL**

FELIPE CAMURUGI ALMEIDA GUIMARÃES

ORIENTADORA: FLORA ACUÑA JUNCÁ

Feira de Santana, BA

2012

FELIPE CAMURUGI ALMEIDA GUIMARÃES

**Comportamento reprodutivo, territorial e vocalização de
Hypsiboas atlanticus (CARAMASCHI & VELOSA, 1996)
(ANURA: HYLIDAE) no baixo Sul da Bahia, BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientadora: Prof. Dr^a. Flora Acuña Juncá

Feira de Santana, BA

2012

Ficha Catalográfica – Biblioteca Central Julieta Carteado - UEFS

Guimarães, Felipe Camurugi Almeida
G978c Comportamento reprodutivo, territorial e vocalização de *Hypsiboas atlanticus* (Caramaschi & Velosa, 1996) (Anura: Hylidae) no baixo Sul da Bahia, Brasil / Felipe Camurugi Almeida Guimarães. – Feira de Santana, BA, 2012.
74 f. : il.
Orientadora: Flora Acuña Juncá
Dissertação (Mestrado em Zoologia)– Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, 2012.
1. *Hypsiboas atlanticus*. 2. Variação no canto. 3. Reprodução. 4. Anura - Comportamento. 5. Micro-habitat de vocalização. I. Juncá, Flora Acuña. II. Universidade Estadual de Feira de Santana. III. Departamento de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 597.8

Agradecimentos

Agradeço aos meus pais e irmãos por sempre acreditarem em mim e me estimularem. À Juliana pelo seu amor e paciência comigo.

Sou grato à professora Flora pela dedicação e exemplo de orientação.

À Anderson Medina por todo apoio prestado durante o mestrado, pela ajuda e viagens com a estatística. Aos amigos Mônica (Poliqueta), Felipe (Albatroz), Gérson (Limão), Anderson (Bojão), Elkiaer, Isana e Neilton pelos bons momentos. À Lucas Rohr pela ajuda tanto na fase de projeto quanto de desenvolvimento da dissertação e criticidade.

A todas (e muitas) pessoas que me ajudaram e atolaram no campo: Lucas Rohr (Luquinhas), Anderson Medina (Bojão), Isana Amorin, Juli Oliveira, Juliana Cedraz, Juliana Ramos, Emília Camurugi, Gérson Limoeiro (Limão), Flávio, Barnagleison Lisboa.

Agradeço a Michelin por todo apoio logístico e todas as pessoas que por tanto tempo tornaram minhas estadias sempre prazerosas.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo fornecimento da bolsa de estudo. À Universidade Estadual de Feira de Santana pelo apoio logístico. Ao Instituto Brasileiro de Meio Ambiente e Recursos Naturais Renováveis (IBAMA) pela concessão da licença de coleta (Processo N° 14299-1 e 28869-1).

SUMÁRIO

Lista de Figuras	
Lista de Tabelas	
1. Revisão bibliográfica	7
2. Área de Estudo	26
3. Capítulo 1: Comportamento de canto em <i>Hypsiboas atlanticus</i> (Anura: Hylidae): cantos diferentes ou diferentes tipos de canto de anúncio?	27
Resumo	28
Introdução	29
Material e Métodos	
1. Canto de Anúncio, Micro-habitat e Variação Individual	30
2. Canto de Encontro e de Corte	32
Resultados	33
Discussão	39
4. Capítulo 2: Biologia reprodutiva de <i>Hypsiboas atlanticus</i> (Anura: Hylidae)	43
Resumo	49
Introdução	45
Material e Métodos	
1. Dimorfismo Sexual, Comportamento de Corte e Desova	46
2. Período Reprodutivo e Ocupação de Micro-habitats	47
3. Territorialidade	48
Resultados	
1. Período reprodutivo e ocupação de micro-habitats	50
2. Comportamento territorial	52
3. Dimorfismo sexual, desova e acasalamento	55
Discussão	58
5. Referências Bibliográficas	62

LISTA DE FIGURAS

ÁREA DE ESTUDO

- Figura 1 Poça permanente na Reserva Ecológica Michelin, município de Igrapiuna, BA. 26

CAPÍTULO 1

- Figura 1 Machos de *Hypsiboas atlanticus*. Vocalizando empoleirado sobre a vegetação e vocalizando com o corpo parcialmente na água. 31
- Figura 2 Cantos de anúncio de *Hypsiboas atlanticus*, emitidos empoleirado na vegetação e com o corpo parcialmente na água. 34
- Figura 3 Canto de encontro de *Hypsiboas atlanticus*. 37
- Figura 4 Canto de corte de *Hypsiboas atlanticus*. 38

CAPÍTULO 2

- Figura 1 Casal de *Hypsiboas atlanticus* após desova em laboratório. 47
- Figura 2 Abundância de *Hypsiboas atlanticus* e precipitação por mês de amostragem 51
- Figura 3 Seqüência de comportamentos durante acasalamento e oviposição de *Hypsiboas atlanticus* registrado em laboratório. 57

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

- Tabela 1 Parâmetros acústicos de cantos de anúncio emitidos nos dois micro-habitats 35
- Tabela 2 Modelo completo da comparação das vocalizações de anúncio de *Hypsiboas atlanticus* 35

CAPÍTULO 2

- Tabela 1 Horário de atividade para temperatura do ar e da água, umidade e abundância de machos na água e empoleirados para os 13 meses amostrados. Comparação entre a abundância de machos vocalizando em poleiro e na água por horário de atividade. 51
- Tabela 2 Respostas de *H. atlanticus* de acordo com o tipo de “playback” e o micro-habitat de vocalização. 54
- Tabela 3 Comparação dos valores médios (teste t) da massa e CRC de machos (N=61) e fêmeas (N=25) de *Hypsiboas atlanticus*. 56

REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Comunicação em anuros

A comunicação em anuros pode ser definida como uma troca de sinais, envolvendo dois ou mais indivíduos, o emissor e o (s) receptor (es) (Pough et al., 1998). Os herpetólogos têm usado muitos termos para descrever os sinais comportamentais, mas a maioria pode ser classificada em algumas poucas categorias, a depender do contexto observado (Pough et al., 1998). Um mesmo canto, por exemplo, pode ter muitos significados a depender do sexo e estágio reprodutivo do receptor (Pough et al., 1998).

A maioria dos comportamentos associados à comunicação dos anuros está em um contexto reprodutivo e são também importantes componentes de territorialidade e competição intra-específica (Wells, 1977b; Wilczynski & Chu, 2001).

Nos anuros, diferentes tipos de sinais podem ser usados na comunicação e sua utilização dependerá da capacidade sensorial de cada espécie e das características ambientais em que vivem (Pough et al., 1998). Sinais acústicos são ideais para comunicação a longas distâncias já que o som se propaga rapidamente tanto no ar como na água (Pough et al., 1998; Wiley, 2009). Usualmente a fonte do sinal acústico é fácil de ser localizada e o sinal pode ser percebido à noite e quando barreiras físicas separam o emissor do receptor (Pough et al., 1998). Os animais podem usar um rico repertório acústico para comunicar sutis mudanças no comportamento, inclusive através de alterações na intensidade, frequência ou aspectos temporais das vocalizações (Pough et al., 1998). Sinais visuais podem ser eficazes a pequenas e médias distâncias e de fácil localização, mas são obstruídos por barreiras físicas e dependentes da iluminação, sendo predominantemente usados por espécies diurnas (Wells 1977a; Duellman & Trueb, 1986; Pough et al., 1998; Hödl & Amézquita 2001). A complexidade do repertório de sinais visuais é maior em espécies que se reproduzem em córregos com alta taxa de ruído e em espécies que se reproduzem em ambientes terrestres (Hödl & Amézquita, 2001). Sinais químicos são eficazes durante a noite ou dia e sofrem menos alterações que os sinais acústicos ou visuais, mas são mais difíceis

de localizar (Pough et al., 1998; Wiley, 2009). Sinais táteis, por sua vez, são usados na comunicação a curta distância através do toque (Pough et al., 1998).

Nos anuros, o principal meio de comunicação é a vocalização. As espécies podem apresentar um ou mais tipos de canto, mas o canto mais comum é o de anúncio, que tem como função anunciar a sua posição entre os outros indivíduos da mesma espécie ou de espécies diferentes (Duellman & Trueb, 1986). Cada espécie possui uma vocalização distinta e podem emitir uma variedade de cantos, dependendo do contexto comportamental (Gerhardt, 1994; Zug et al., 2001). É relativamente comum as espécies de anuros apresentarem mais de um tipo de vocalização, entre elas a de anúncio, emitida por machos para atrair fêmeas e/ou estabelecer seu território, de corte, usada em interações mais próximas entre macho e fêmea e agressiva, usada para defesa e espaçamento territorial, incluindo sinal de submissão (Pough et al., 1998).

Comunicação acústica em anuros

O estudo da comunicação acústica de anuros e algumas espécies de insetos apresenta algumas vantagens sobre outros grupos de animais, pois, com algumas exceções, ambos os grupos têm um repertório pequeno de sinais, cuja estrutura não depende e não é influenciada por experiências vivenciadas pelo indivíduo (Gerhardt & Huber, 2002).

Muitas espécies de anuros formam agregações nas quais os machos vocalizam para atrair parceiras; essas agregações são conhecidas como coro (Gerhardt & Huber, 2002). Embora a vocalização de anúncio nos anuros seja considerada uma das atividades de custo energético alto (Mac Nally 1981; Burcher et al., 1982), uma grande vantagem na comunicação acústica é o potencial para codificar de forma econômica múltiplas mensagens (Gerhardt, 1992). A comunicação vocal nos anuros tem servido como modelo no estudo de mecanismos auditivos e evolução da comunicação acústica (Gerhardt, 1987). Os parâmetros acústicos podem ser modificados ou moldados por pressões seletivas para evitar hibridização e, portanto, acredita-se que a variação nos

cantos pode estar associada à evolução de espécies (Blair, 1958; Cannatella, 2007). O canto de anúncio tem sido considerado um importante mecanismo de isolamento pré-nupcial (Fouquette, 1960; Duellman & Pyles, 1983) e pode informar a identidade da espécie, receptividade sexual, posição, tamanho, e em alguns casos, a identidade individual do macho no coro (Wells & Schwartz, 2007).

O canto de diferentes espécies pode variar em muitas características como frequência, taxa de repetição e duração e podem ser importantes no reconhecimento específico (Loftus-Hills & Littlejohn, 1971; Gerhardt, 1994; Gerhardt & Schwartz, 1995). Contudo, não se pode assumir que todas essas diferenças são importantes para as fêmeas (Pough et al., 1998).

Para a maioria dos anuros o canto de anúncio consiste num simples sibilar, trinado, ou outro tipo de nota repetida muitas vezes em sucessão, embora algumas espécies possuam cantos mais complexos, com a combinação de diferentes tipos de notas (Pough et al., 1998). Paralelismo e convergência nos cantos de anúncio de diferentes espécies não são incomuns. Entretanto, homologias não podem ser estabelecidas somente com base nas vocalizações, uma vez que sons similares podem ser emitidos por aparatos vocais totalmente diferentes ou mesmo existir cantos divergentes produzidos por estruturas vocais semelhantes (Straughan, 1973). Em alguns grupos, as vocalizações aparentemente diferem mais que a morfologia externa do corpo (Schiotz, 1973) e diante da sua especificidade, os cantos de anúncio têm servido como característica taxonômica diagnóstica para espécies filogeneticamente próximas (Heyer et al., 1990; Silva-Filho & Juncá, 2006).

Machos freqüentemente defendem territórios ou sítios de canto de outros machos e usualmente emitem um canto agressivo especializado. Esse tipo de canto comumente difere do canto de anúncio em parâmetros temporais e de frequência (Pough et al., 1998; Schwartz, 2001). Quando emitidos em interações muito próximas, os cantos agressivos são denominados cantos de encontro (Wells, 1977b). Além do canto agressivo, em muitas espécies há o emprego de movimentos e posições estereotipadas em encontros agonísticos como forma de sinal de ameaça (Wells, 1977b).

Por sua vez, os cantos de corte são emitidos em interações próximas em um contexto reprodutivo (Owen & Tucker, 2006). Enquanto o canto de anúncio é normalmente utilizado em comunicação a longas distâncias e também possui um componente territorial, o canto de corte é emitido pelo macho na presença da fêmea, indicando ausência de agressividade e disposição para o acasalamento (Wells, 1988). Em algumas espécies o canto de corte é estruturalmente diferente do canto de anúncio (e.g. Juncá, 1998), mas em outras espécies são similares, podendo diferir na intensidade e/ou taxa de repetição (Wells, 1988; Martins, 1993). Em algumas poucas espécies as fêmeas também podem emitir canto de corte (Bosch & Marquez, 2001). O reconhecimento do canto de corte pode ter implicação prática no monitoramento de um coro de anuros por indicar que há presença fêmeas (Owen & Tucker, 2006). Isso porque em algumas espécies de reprodução prolongada as fêmeas só acessam o coro durante a época reprodutiva, enquanto que os machos continuam a emitir seus cantos de anúncio durante todo o período (Wells, 1977b).

Wells (1978) descreveu para *Lithobates clamitans* (Latreille, 1801) cinco tipos de cantos, inclusive sendo dois deles de anúncio, denominados cantos de anúncio tipo I e tipo II. Posteriormente, Ramer et al. (1983) descreveram o canto de anúncio do tipo I de várias notas em rápida sucessão diminuindo a amplitude. Este canto foi usado para anunciar a posição do macho tanto para fêmeas como para outros machos. O canto de anúncio do tipo II foi emitido menos vezes que o canto de anúncio tipo I e difere deste principalmente pela maior intensidade e maior duração (Ramer et al., 1983). Ainda, Ramer et al. (1983) sugeriram que o canto de anúncio de alta intensidade (tipo II) serviria como comportamento intermediário até um encontro agressivo, sendo emitidos a uma distância aproximada de 3 metros (Wells, 1978). Contudo, o contexto específico do canto de anúncio de alta intensidade e o nível de informação agressiva contida nessa espécie parece ainda incerto (Bee & Perril, 1996).

Como os anuros se dispersam por diversos habitats, fatores ambientais exercem novos tipos de pressão seletiva que influenciam as características acústicas para uma comunicação mais efetiva (Duellman & Trueb, 1986). A comunicação dos machos pode envolver o uso de ajustes temporais, mudanças graduais no sinal (Schwartz, 2001). A modificação do canto pode ser importante em comunidades de

alta riqueza de espécies, diante da interferência acústica que pode ocorrer (Duellman & Trueb, 1986). Além disso, o macho tem que utilizar estratégias durante a vocalização para que seja distinguido dos outros machos e, manter ao mesmo tempo, energia suficiente para continuar atraindo as fêmeas ao longo do período em que elas estejam disponíveis (Schwartz et al., 1995).

Martof (1961) foi um dos primeiros pesquisadores a testar a vocalização como mecanismo de atração de parceira coespecífica para os anuros, sendo pioneiro na utilização de “playbacks” em experimentos de seleção. Experimentos com “playbacks” são particularmente interessantes em estudos que envolvem a função do canto no processo de acasalamento dos anuros por evitarem que outras formas de estímulo, como visual e olfativo (Gerhardt, 1987), possam influenciar na decisão da parceira ou repelir rivais. Os “playbacks” são confiáveis e considerados vantajosos no estudo da comunicação desse grupo de animais, pois são capazes de provocar sinalização e phonotaxia tanto em campo quanto em laboratório (Gerhardt & Huber, 2002).

Freqüência do canto: variação e importância

A massa da estrutura vocal que produz o sinal acústico tem papel importante na determinação da freqüência do sinal, sendo que estruturas com maior massa podem produzir sinais com freqüências mais baixas e altamente eficientes (Ryan & Kime, 2003). Contudo, não só a massa das cordas vocais pode ser importante para a freqüência do sinal, mas também a capacidade de mudança no tensionamento das cordas vocais, que pode promover cantos de freqüência modulada em algumas espécies de anuros, dependendo, principalmente, das interações sociais e/ou estado de motivação (Wagner Jr., 1989; Bee & Perril, 1996; Bee et al., 2000; Bee & Bowling, 2002; Ryan & Kime, 2003).

Animais pequenos geralmente produzem sons agudos (altas freqüências), que são mais facilmente absorvidos pelo solo ou vegetação e tendem a ser desvantajosos na comunicação acústica de longas distâncias (Littlejohn, 1977; Gerhardt, 1994), pois sons agudos não se propagam tanto quanto os de baixa freqüência (Forrest, 1994).

Cantos com picos de frequência mais baixos devem propagar melhor, podendo atrair fêmeas a um macho ou a um coro à distância, enquanto cantos com picos de frequência mais altos poderiam ser usados para atrair as fêmeas aos machos mais próximos (Gerhardt & Huber, 2002). A faixa espectral para a comunicação acústica efetiva em longas distâncias varia de 400 a 4000 Hz (Littlejohn, 1977).

Para muitas espécies, a frequência dominante (frequência na qual ocorre a maior intensidade do som; Charif et al., 1995) é inversamente proporcional ao tamanho do macho. Esta relação pode ser utilizada como um critério de seleção para fêmeas (Duellman & Trueb, 1986; Ryan, 1988; Wagner Jr., 1989). Por outro lado, em algumas espécies, o tamanho do macho não exerce influência na frequência dominante (Sullivan, 1984a; Sullivan & Malmos, 1994; Lardner & Bin Lakim, 2004; Lingnau & Bastos, 2007).

No ouvido interno dos anuros os principais locais de transdução acústica são a papila basilar e a *amphibiorum* (Littlejohn, 1977). Em *Hyla cinerea* (Schneider, 1799) foram observadas duas grupos de fibras nervosas auditivas: uma delas inerva a papila *amphibiorum* e responde a “frequências médias” (em torno de 0,7 a 1,2 kHz), enquanto a outra inerva a papila basilar e está relacionada à frequências mais altas (em torno de 3 a 3,6 kHz) (Gerhardt, 1987). Tem sido reportado que a sensibilidade de muitos neurônios a frequências médias é muito maior que os mais sensíveis neurônios de maiores frequência (Lewis et al., 1982; Gerhardt, 1987). Tanto em *Hyla cinerea* quanto em *Hyla gratiosa* LeConte, 1856, as fêmeas não mostraram preferência quando a diferença entre as frequências foi próxima de 10% (Gerhardt, 1987; Gerhardt, 1988).

Acredita-se que o som abaixo de 100 Hz da chuva, como o som de um trovão podem ser responsáveis pela emersão do subsolo de algumas espécies de ambientes áridos, pois apenas o estímulo de sons a baixa frequência produzidos artificialmente foram suficientes para fazer *Scaphiopus couchii* Baird, 1854 emergir de ambientes áridos (Dimmitt & Ruibal, 1980).

A alteração na frequência do canto durante as interações é menos comum que as alterações nos parâmetros temporais, embora relatada para algumas espécies (e.g. Wagner Jr., 1989; Bee & Perrill, 1996; Bee et al., 1999; Given, 1999; Howard & Young

1999). Como a frequência dominante está relacionada ao tamanho do macho em várias espécies, acredita-se que uma diminuição de frequência no canto poderia tornar o macho ser mais atrativo para as fêmeas e ao mesmo tempo enganar rivais, informando um tamanho maior do que realmente tem (Wagner Jr., 1992).

Ao menos em *Hyla cinerea* foi reportada a existência de duas faixas espectrais estereotipadas e ambos os picos de frequência estão relacionados à atração de fêmeas, embora sejam dependentes da intensidade (Gerhardt, 1981).

Muitos anuros e insetos produzem sinais que mostram algum grau de modulação na frequência e em alguns estudos têm se procurado saber qual a sua relevância no sistema de acasalamento, embora a escolha da modulação per se como critério acústico pareça improvável (Gerhardt & Huber, 2002).

Ainda em *Hyla cinerea* a temperatura foi uma variável importante na preferência das fêmeas por determinada faixa de frequência. Gerhardt & Mudry (1980) encontraram que as fêmeas desta espécie preferem frequências com picos mais baixos, mas diferentes conforme a temperatura: nas temperaturas usuais do período reprodutivo, fêmeas de *H. cinerea* preferiram cantos com a frequência próxima da média, enquanto em temperaturas mais baixas, os cantos com frequências mais baixas que a média foram as preferidas.

Parâmetros temporais na vocalização dos anuros

Por serem ectotérmicos, a maioria dos anuros tem algumas características do seu canto afetadas pela temperatura, principalmente aquelas que são controladas pelo sistema neuromuscular (Gerhardt & Huber, 2002). Por esse motivo espera-se que as características temporais sofram variação de acordo com a temperatura (Ryan, 1988), como a taxa de repetição de pulso e de canto (Zweifel, 1968; Sullivan, 1982; Girgenrath & Marsh, 1997) e duração do canto (Doherty & Gerhardt, 1984). Já a relação entre temperatura e duração do canto geralmente é inversa (Sullivan, 1984a; Sullivan & Wagner, 1988; Castellano & Rosso, 2006; Castellano et al., 2009). Assim, espera-se que

em temperaturas mais altas os cantos sejam mais curtos, mas emitidos em altas taxas de repetição.

Contudo, a influência do meio também pode ser importante na modificação de parâmetros temporais. Quando estimulados por outros machos (de forma natural ou por “playback”) pode haver um aumento na taxa de emissão de cantos ou de pulsos e aumento da duração e do intervalo entre pulsos (Bee & Perril, 1996; Martinez-Rivera & Gerhardt, 2008). Entretanto, cessado o estímulo, retornam a vocalizar nas taxas de emissão anteriores, o que sugere que os cantos mais freqüentes e longos são energeticamente muito custosos (Schwartz et al. 1995; Martinez-Rivera & Gerhardt, 2008)

Contexto social e a importância do ambiente na comunicação e reprodução

Machos de muitas espécies cantam reunidos em coros de altas densidades para atrair fêmeas (Wells & Shwartz, 1984). No entanto, geralmente esses machos não cantam independentemente, mas sim respondem às vocalizações de outros indivíduos, através de mudanças no seu próprio canto (Wells 1977b, c). Acredita-se que essas mudanças na vocalização sirvam para melhorar a habilidade do macho em manter seu território e atrair parceiras (Wells, 1977b, c).

Segundo Gerhardt & Schwartz (1995) existem três principais formas de interação em contexto reprodutivo entre as espécies de anuros em uma dada comunidade: a primeira se refere às vocalizações de anúncio que podem interferir nas sinalizações acústicas de outras espécies; a segunda está relacionada ao contexto agressivo entre machos, na qual algumas espécies podem emitir cantos particulares usados em encontros ou combates físicos intra-específicos; a terceira é a possibilidade de formação de casais de espécies diferentes. Para os mesmo autores há também três maneiras principais dos anuros lidarem com a questão da interferência acústica, desconsiderando épocas reprodutivas diferentes ao longo do ano e isolamento espacial: 1) os machos podem concentrar sua atividade vocal nos períodos em que outras espécies estão inativas ou pouco ativas vocalmente, evitando assim a

sobreposição dos cantos; 2) as propriedades espectrais podem diferir entre as espécies que estão interagindo; 3) as espécies podem ter partição espacial dentro do mesmo sítio reprodutivo, que poderia diminuir as chances da fêmea acidentalmente ir em direção a um macho de outra espécie.

Muitos estudos têm reportado uma combinação entre sintonia auditiva e a(s) faixa(s) de frequência destacada(s) em cantos de anúncio de uma mesma espécie (Gerhardt & Schwartz, 2001). Essa idéia é suportada pela hipótese de que essa sintonia seria importante na detecção do sinal co-específico, minimizando a interferência do barulho do ambiente e os coros de muitas espécies particularmente em ambientes tropicais (ver Littlejohn, 1977; Drewry & Rand 1983; Gerhardt & Huber, 2002). Gerhardt & Schwartz (2001) apontam que a faixa média de frequência a qual o sistema auditivo é mais sensível pode variar em até 20 % da frequência dominante média do canto de anúncio de uma mesma população de uma dada espécie. Em algumas espécies, cujos cantos variam geograficamente, membros de uma população podem distinguir seu dialeto de outros, semelhante ao que ocorre em algumas aves (Stebbins & Cohen, 1995).

Em ambientes ruidosos, o sinal acústico emitido pode estar comprometido, mas estratégias como afastar-se da fonte do ruído, vocalizar mais, com mais intensidade ou aumentar a repetição do canto podem ser empregadas (Schwartz, 2001; Parris et al., 2009). Em ambientes que possuem ruídos de baixa frequência, como, por exemplo, água corrente, as espécies tendem a produzir frequências mais altas (Preininger et al., 2007). Corredeiras rápidas e cachoeiras, que possuem sons com baixa frequência, podem ter exercido pressão seletiva em espécies que possuem a sinalização acústica nestes habitats, como em *Odorrana tormota* (Wu, 1977) (Ranidae), cuja comunicação é ultrassônica (Feng et al., 2006).

Estudos mais recentes têm demonstrado que os anuros podem modificar o espectro e/ou parâmetros temporais do canto em resposta a outros sons do ambiente que estejam se sobrepondo ao canto (Narins & Feng, 2007) ou mesmo ajustar parâmetros de seus cantos em resposta ao seu sítio local (Ladner & Bin Lakin, 2002; Ziegler et al., 2011).

Para aumentar seu poder de atração sobre as fêmeas, machos de *Metaphrynella sundana* (Peters, 1867) (Microhylidae), que vocalizam dentro de ocos de troncos de árvores parcialmente preenchidos com água, utilizam as propriedades acústicas destes ocos, ajustando as características temporais e espectrais do canto com o potencial de ressonância do oco, que varia com a quantidade de água (Ladner & bin Lakim, 2002). Em *Hypsiboas pulchellus* (Duméril & Bibron, 1841), por sua vez, há indícios que a associação direta ou indireta entre ambiente, atributos individuais e ajustes temporais e espectrais, tem promovido variação no canto (Ziegler et al., 2011).

Vocalização e micro-habitat de reprodução

A segregação em espécies de anuros que vocalizam em agregações densas pode ser a dois níveis espaciais. No primeiro, os machos de várias espécies podem reunir-se em grupos monoespecíficos, enquanto no segundo nível membros de duas espécies podem vocalizar em um mesmo sítio de reprodução, mas diferem na escolha do micro-habitat, como altura de empoleiramento e tipo de vegetação (Gerhardt & Schwartz, 1995). Espera-se que essa segregação por sítio de vocalização deva ser particularmente importante nos casos que as diferenças entre os cantos sejam pequenas (Duellman & Pyles, 1983). Ptacek (1992), estudando duas espécies de pererecas cinzentas, *Hyla chrysoyelis* Cope, 1880 e *Hyla versicolor* LeConte, 1825, observou que quando ocorrendo em simpatria, as espécies ocuparam micro-habitats diferentes (*H. chrysoyelis* mais próxima do solo e *H. versicolor* em poleiros afastados do solo), entretanto, quando isoladas, ocorria o oposto (uma grande proporção dos machos de *H. chrysoyelis* vocalizava em poleiros afastados do solo enquanto *H. versicolor* vocalizava próxima ao solo). Ainda, machos de *H. versicolor*, *H. chrysoyelis*, *H. andersonii* e também algumas espécies de Scaphiopodidae (*Scaphiopus couchii*, *Scaphiopus hurteri*, *Scaphiopus holbrookii*, *Spea bombifrons*, *Spea hammondi*) foram encontrados vocalizando tanto na superfície da água quanto em solo (ver revisão em Wells, 1977b).

A eficácia da comunicação sonora depende da posição do receptor e da eficiência da propagação do som emitido, que por sua vez, pode ser fortemente

influenciada pela altura do local de sua emissão, pelas características espectrais e temporais do som, pelo ruído do ambiente, pelas condições meteorológicas e características físicas do hábitat (Wiley & Richards, 1978; Kime et al., 2000). Portanto, uma importante consideração em estudos de partição de micro-habitat por anuros refere-se ao deslocamento de fêmeas grávidas (Gerhardt & Schwartz, 1995). Quando machos vocalizam em arbustos, por exemplo, as fêmeas podem aproximar-se por meio de rotas preferidas, e os machos que estiverem nessas rotas podem ter mais chances a conseguir uma parceira (Wells, 1977b).

Vocalização de anúncio e seleção sexual

O comportamento vocal dos anuros tem demonstrado ser um bom modelo para estudos relacionados à seleção sexual, por mostrarem considerável variação entre machos de uma mesma população (Giacoma & Castellano, 2001).

As fêmeas podem ser consideradas um recurso escasso pelo qual os machos competem (Krebs & Davies, 1996). A seleção sexual pode atuar intra-sexualmente e inter-sexualmente, comumente ao mesmo tempo: na primeira a seleção favorece os indivíduos de um dos sexos, em geral os machos, que competem por fertilizações, enquanto na segunda há o favorecimento de características que atraem o sexo oposto (Krebs & Davies, 1996).

Os padrões de preferências das fêmeas podem ser baseados em diferentes características acústicas, como faixa de frequência, taxa de pulsos, duração do pulso (canto breve), número de pulsos, duração de cantos longos e taxa de canto (ver revisão em Gerhardt & Huber, 2002).

Fêmeas de várias espécies têm preferências por machos cujas vocalizações demandem um alto gasto energético, como por exemplo, cantos com alta taxa de repetição, de longa duração ou alta intensidade (Gerhardt & Huber, 2002; Martinez-Rivera & Gerhardt, 2008). Contudo, fêmeas comumente preferem cantos longos (maior número de pulsos) e baixa taxa de repetição, que cantos curtos e de alta taxa de repetição, mesmo quando o esforço total de ambos é igual (Gerhardt et al., 1996).

Welch et al. (1998) sugeriram que variações na duração do canto podem ser usadas pelas fêmeas de *Hyla versicolor* como indicador de qualidade genética do macho. Em geral, vocalizações mais longas e complexas exigem maior custo energético ou tornam os machos mais susceptíveis à predação, portanto só fazem sentido quando há competição intensa por fêmeas (Pough et al., 1998).

Os diferentes parâmetros acústicos podem ser caracterizados como estáticos ou dinâmicos, que são definidos a partir do coeficiente de variação individual (CVI) e podem variar de acordo com a espécie (Gerhardt, 1991; Wollerman, 1998). Quando o CVI é menor que 5%, o parâmetro acústico é caracterizado como estático e quando maior que 12% é caracterizado como dinâmico (Gerhardt, 1991). Exemplos de parâmetros estáticos são usualmente a frequência dominante e a taxa de repetição de pulso (Howard & Young, 1998; Wollerman, 1998; Tárano, 2001; Márquez et al., 2008), enquanto a taxa de repetição de canto e a duração do canto são geralmente características dinâmicas (Howard & Young, 1998; Wollerman, 1998; Tárano, 2001; Márquez et al., 2008). Os parâmetros considerados como estáticos, portanto, teriam a função de reconhecimento da espécie, já que a preferência por frequência dominante muito abaixo da média da população, por exemplo, poderia aumentar o risco de um cruzamento inter-específico (Wollerman, 1998).

Biologia reprodutiva em anuros: comportamento de corte, estratégias, padrões e modo de reprodução

A reprodução nos anfíbios é a característica mais marcante na sua biologia, e muitas espécies só são detectados durante o seu período reprodutivo (Wells, 2007). Fatores intrínsecos, como fisiologia e comportamento, associados a condições ambientais favoráveis regulam a dinâmica reprodutiva, afetando assim os padrões, estratégias e modos de cada espécie. Entre os fatores ambientais que afetam o período reprodutivo, a distribuição das chuvas parece ser o mais importante para espécies de anuros tropicais (e.g. Donnelly & Guier, 1994; Bevier, 1997; Gottsberger & Gruber, 2004) acompanhado pela temperatura (e.g. Bertoluci, 1998), no entanto a

importância desses fatores é variável entre as espécies da comunidade (Abrunhosa et al., 2006).

Entre as espécies de anuros, dois padrões reprodutivos podem ser observados: a reprodução prolongada e explosiva (Wells, 1977b). Na primeira, geralmente, o período de reprodução abrange mais de um mês e a distribuição das chuvas não é considerada como um fator essencialmente determinante, enquanto a reprodução explosiva compreende alguns dias ou poucas semanas e a temperatura e a precipitação atuam como reguladoras da reprodução (Wells, 1977b; Bertoluci & Rodrigues, 2002). A reprodução prolongada permite que as fêmeas possam escolher o macho, visto que os machos estão disponíveis durante quase todo o ano (Duellman & Trueb, 1986).

A estratégia reprodutiva, por sua vez, pode ser entendida como um conjunto de atributos fisiológicos, morfológicos e comportamentais que juntos e sob certas condições ambientais produzem um número ideal de prole (Duellman & Trueb, 1986). As estratégias reprodutivas são definidas pelo controle de ciclo gametogênico, fecundidade, duração de desenvolvimento, idade da primeira reprodução e alcance da vida reprodutiva, esforço reprodutivo, incluindo cuidado parental, e restrições ambientais (Duellman & Trueb, 1986).

Os modos de reprodução são a combinação de fatores relacionados à oviposição e desenvolvimento, como local de oviposição, características dos ovos e desova, taxa e duração do desenvolvimento, e tipo de cuidado parental, se houver (Duellman & Trueb, 1986). A maioria dos anuros possui fertilização externa e a maior diversidade de comportamentos e modos reprodutivos e cuidado parental conhecidos entre os vertebrados terrestres (Duellman & Trueb, 1986; Haddad et al., 2008). Atualmente, são reconhecidos 39 modos reprodutivos para os anuros (Haddad & Prado, 2005).

Os estudos comportamentais complementam o conhecimento da biologia, bem como o papel de cada espécie na dinâmica das comunidades e podem fornecer orientações importantes para a biologia da conservação (Angeloni et al, 2008). A ecologia comportamental é um ponto de intersecção entre comportamento, ecologia e

evolução, buscando entender especialmente como um padrão comportamental particular contribui para as chances de sobrevivência e reprodução de um animal (Krebs & Davies, 1996). A seleção natural só pode atuar havendo diferenças genéticas, e para que haja evolução do comportamento na população, em tempos presentes ou pretéritos, é importante que haja variação comportamental, que esta variação seja hereditária e confira maior sucesso reprodutivo (Krebs & Davies, 1996).

Em algumas espécies, o comportamento de corte pode ser muito simples, no qual o macho vocaliza até a fêmea contatá-lo e em seguida, realizam o amplexo (Wells, 1977c). No entanto, algumas espécies exibem interações mais complexas, que podem envolver mudanças nos sinais vocais em resposta a outros indivíduos (Wells, 1977c). A produção de cantos de anúncio pelos machos é uma das características mais marcantes na reprodução dos anuros. Diferentemente das salamandras, rastros olfativos e *displays* visuais parecem ter menor importância no comportamento de corte dos anuros, embora sinais táteis sejam usados por algumas espécies e podem ser considerados como o sinal não-vocal mais importante para esse grupo (Duellman & Trueb, 1986). Em espécies com padrão de reprodução prolongado, fêmeas comumente aproximam-se de um determinado macho, que continua vocalizando até ser tocado pela fêmea (Wells, 1977b; Duellman & Trueb, 1986).

Segundo Stebbins & Cohen (1995) uma seqüência reprodutiva típica em anuros inicia-se com machos de uma determinada espécie reunindo-se em grande número no sítio reprodutivo e emitindo o canto de anúncio, com isso os primeiros a chegar atraem outros machos, formando o coro. Posteriormente as fêmeas chegam ao coro. É comum que os machos alternem seus cantos com o de outros machos próximos, especialmente em espécies de reprodução prolongada, na qual os machos podem ser territoriais. A fêmea reprodutivamente madura pode estar apta a responder ao canto de um macho específico, indo em direção ao mesmo. O amplexo pode iniciar logo depois do macho localizar a fêmea ou depois dela tocá-lo. Mas em algumas espécies as fêmeas podem avaliar vários machos antes do acasalamento (e.g. Ryan, 1985; Sullivan et al., 1995; Wogel & Pombal Jr., 2007).

Com algumas poucas exceções, quando pronto para acasalar, o macho abraça a fêmea para que haja então a deposição e fertilização dos óvulos (Duellman & Trueb, 1986; Stebbins & Cohen, 1995). Existem três tipos de amplexo (inguinal, axilar e cefálico e variações dessas posições), os quais também são usados na classificação e diagnose de alguns grupos de anuros (Ford & Cannatella, 1993; Frost et al., 2006; Wells, 2007). A variação em cada tipo de amplexo está relacionada ao tamanho relativo do corpo e formato dos machos e fêmeas, cuidado parental e modo de oviposição (Duellman & Trueb, 1986). Em muitos hilídeos, por exemplo, o amplexo axilar é modificado, com um ou dois dedos posicionados acima do braço da fêmea (Duellman & Trueb, 1986).

Uma vez que o sítio de oviposição é escolhido pela fêmea em amplexo, contrações peristálticas abdominais na fêmea acompanham a ovulação ou movimento dos óvulos através dos ovidutos, sinalizando para o macho que a oviposição está prestes a acontecer. A oviposição e fertilização, por sua vez, são realizadas por movimentos sincronizados entre macho e fêmea. No entanto, os autores afirmam que em espécies nas quais o amplexo é axilar o macho pode não perceber as contrações do oviduto, mas que possivelmente percebem a contração abdominal e posicionamento dos membros das fêmeas como sinal para oviposição. Em espécies com amplexo axilar e deposição de ovos na água, é comum que a fêmea levante sua cloaca, arqueando as costas, enquanto que o macho alinha sua cloaca com a da fêmea e ejacula ao mesmo tempo que ela deposita os óvulos (ver Duellman & Trueb, 1986).

A variação do tamanho dos ovos ocorre entre espécies, entre populações, e dentro de uma mesma população e entre ovos de uma mesma desova (Stebbins & Cohen, 1995). Dentro de um dado modo reprodutivo, pode haver uma tendência a: correlação positiva entre o tamanho da desova e dos ovos com o tamanho do corpo da fêmea; correlação negativa entre tamanho da desova e tamanho dos ovos em espécies sem cuidado parental; correlação positiva entre tamanho dos ovos e dos recém eclodidos (Duellman & Trueb, 1986). Contudo, vários estudos têm reportado um efeito da idade da fêmea no tamanho da desova, independentemente de seu tamanho (ver Wells, 2007). A quantidade de desovas produzidas por uma fêmea durante a estação reprodutiva é outro fator que pode influenciar o tamanho da desova e dos ovos, além

do tamanho do corpo e da idade da fêmea (Wells, 2007). A segunda desova é geralmente menor que a primeira em algumas espécies (e.g. Howard, 1978; Kluge, 1981).

A maioria das espécies deposita seus ovos na água, onde larvas aquáticas desenvolvem-se até a metamorfose. O local de deposição da desova e o seu formato, principalmente para as espécies que depositam seus ovos na água, podem ser influenciados por fatores como detecção por predadores, taxa de fluxo da água, risco de inundação, e temperatura (Stebbins & Cohen, 1995). Magnusson & Hero (1991) encontraram correlação positiva entre a quantidade de espécies com modo reprodutivo não-aquático e a abundância de predadores invertebrados.

Dimorfismo sexual em anuros

Diferenças sexuais externas existem na maioria dos anfíbios e podem incluir tamanho do corpo, desenvolvimento de glândulas, ornamentações dérmicas, saco vocal e coloração, mas o significado funcional de algumas dessas diferenças ainda não é bem compreendido (Duellman & Trueb, 1986; Wells, 2007). Algumas dessas diferenças ocorrem somente durante a estação reprodutiva, estimuladas por hormônios gonadotrópicos e outras estão presentes durante toda a vida (Duellman & Trueb, 1986). Em cerca de 90% das espécies de anuros, as fêmeas são maiores que os machos (Shine, 1979). Em *Lithobates castesbeianus* (Shaw, 1802), por exemplo, os machos maturam sexualmente antes das fêmeas e/ou em tamanhos menores e as fêmeas são significativamente maiores que os machos (Howard, 1981).

Entretanto em algumas espécies, os machos possuem o mesmo tamanho ou são pouco maiores que as fêmeas (Duellman & Trueb, 1986). Estes casos foram relacionados a espécies de anuros cujos machos combatem entre si e espécies cujos machos apresentavam espinhos (Shine, 1979). Shine (1979) concluiu que machos maiores eram favorecidos e selecionados em espécies com comportamento agressivo. Por outro lado, nas espécies cujos machos são territoriais e agressivos, ocorre também mudança vocal antes de uma interação física, e, portanto, o tamanho corpóreo

poderia ter pouca influência na capacidade de um macho manter seu território (Wells, 2007). Portanto, quando se considera todas as espécies de anuros que se têm informação, a relação entre espécies cujos machos são maiores que fêmeas e espécies cujos machos lutam entre si não parece ser tão robusta (Wells, 2007). Em algumas espécies a competição entre machos parece ser mais importante que a seleção por fêmeas (Wells, 1977b), tanto em espécies nas quais não há dimorfismo sexual relacionado ao tamanho e os machos podem participar de combates violentos (e.g. Martins, 1993), quanto em espécies cujas fêmeas são maiores que os machos (e.g. Kruse, 1981) o que poderia corroborar com os argumentos de Wells (2007).

Woolbright (1983) sugeriu que a seleção sexual favorece machos grandes e a seleção natural favorece fêmeas maiores devido à maior fecundidade associada. Sendo assim, Woolbright (1983) postulou um modelo que explicasse o dimorfismo sexual, indicando três pressupostos: (1) a seleção sexual favorece machos maiores, (2) a intensidade da seleção sexual aumenta com a duração do período reprodutivo e (3) limitações energéticas no tamanho do macho aumentam conforme a duração do período reprodutivo. No entanto, aparentemente, nenhuma dessas premissas sustenta o modelo (Sullivan, 1984b). Um dos argumentos usados por Sullivan (1984b) é que alguns estudos sugerem que machos maiores não aumentam suas chances de se reproduzir (e.g. Kluge, 1981; Kruse, 1981; Sullivan, 1983). Para algumas espécies, a estrutura etária pode ser importante para o dimorfismo sexual relacionado ao tamanho, sendo que se a seleção sexual tiver efeito sobre esse dimorfismo, é possível que esta desempenhe um papel secundário (Monnet & Cherry, 2002).

Mesmo que a seleção sexual favoreça um tamanho do corpo maior em um sexo ou outro, outras pressões seletivas podem favorecer um tamanho menor (Arnold & Wade 1984; Bernard, 2007). A presença de predadores, por exemplo, pode influenciar no tamanho de machos e fêmeas em populações distintas (Basolo & Wagner Jr., 2004). Predadores podem proporcionar uma condição conflituosa, na qual ao mesmo tempo em que machos maiores podem ser selecionados pelas fêmeas podem também ser mais predados, provavelmente por vocalizarem mais e, por conseqüência, atraírem mais predadores (Bernard, 2007).

Territorialidade e agressividade em anuros

A competição por recursos pode ocorrer, dependendo do grupo, através da exploração ou territorialidade (Krebs & Davies, 1996). Embora possa haver embates violentos entre animais, em geral, as disputas freqüentemente são resolvidas antes que haja injúrias sérias (Krebs & Davies, 1996). Em anuros, quando os machos intrusos não se afastam mesmo diante de ameaças vocais, machos podem defender seus sítios de vocalização com comportamentos agressivos, que podem incluir interações físicas, como lutas (Wells, 1977c). Interações agressivas podem determinar quais machos dominarão determinado recurso, enquanto as variações na abundância e qualidade do recurso podem influenciar a escolha das fêmeas (Wells, 1977a). Assim, a competição reprodutiva pode envolver outros fatores além da disputa direta por fêmeas, levando os machos a defenderem áreas de corte e acasalamento, ninhos e criação dos filhotes (Wells, 1977a; Krebs & Davies, 1996). Dependendo da espécie, quando um macho tem a posse de um território, isso pode aumentar sua atratividade para as fêmeas ou mesmo lhe dar acesso direto a elas (Wells, 1977b).

***Hypsiboas atlanticus* e grupo *H. punctatus*: comunicação e evolução**

A família Hylidae contém cerca de 900 espécies, sendo que, atualmente, 646 destas estão incluídas na subfamília Hylinae (Frost, 2011). *Hypsiboas atlanticus* (Caramaschi & Velosa 1996) está inserida no grupo *Hypsiboas punctatus sensu* Faivovich et al. (2005) que inclui também *Hypsiboas alemani* (Rivero, 1964), *Hypsiboas granosus* (Boulenger, 1882), *Hypsiboas hobbsi* (Cochran & Goin, 1970), *Hypsiboas ornatissimus* (Noble, 1923), *Hypsiboas picturatus* (Boulenger, 1882), *Hypsiboas punctatus* (Schneider, 1799), *Hypsiboas sibleszi* (Rivero, 1971) e *Hypsiboas liliae* Kok, 2006. Destas, apenas *H. punctatus*, que possui ampla distribuição, e *H. atlanticus*, que ocorre apenas na Mata Atlântica do sul do estado da Bahia até Pernambuco, não estão restritas ao extremo norte e noroeste da América do Sul (IUCN, 2010). A definição do grupo *Hypsiboas punctatus* incluiu apenas características moleculares (Faivovich et al. 2005).

Do grupo *Hypsiboas punctatus* (*sensu* Faivovich et al., 2005) ao menos três espécies já foram observadas vocalizando em dois micro-habitats distintos (vegetação e água): *Hypsiboas sibleszi* (Rivero, 1971), *Hypsiboas punctatus* (Schneider, 1799) (ver Hoogmoed, 1979) e *H. atlanticus* (neste estudo). Esse tipo de comportamento foi também reportado para outras espécies de hílideos (e.g. *Hyla versicolor*, *H. chrysoscelis*, *H. andersoni*; ver revisão em Wells, 1977b) e em algumas espécies de Scaphiopodidae foram encontradas espécies que vocalizam tanto na superfície da água quanto em solo (*Scaphiopus couchii*, *Scaphiopus hurteri*, *Scaphiopus holbrookii*, *Spea bombifrons*, *Spea hammondi*); ver revisão em Wells, 1977b).

Hypsiboas atlanticus foi encontrada reproduzindo-se em poças permanentes em áreas abertas (Camurugi et al., 2010). Pouco se sabe sobre sua biologia, além do canto de anúncio (Napoli & Cruz, 2005) e da morfologia do girino (Nascimento et. al, 2009).

Há ainda pouca informação acerca do papel do micro-habitat sobre a comunicação dos anuros e até que ponto diferentes micro-habitats podem afetar a vocalização de anúncio e a história reprodutiva de determinada espécie. *Hypsiboas atlanticus* vocaliza em diferentes micro-habitats e, aparentemente, seu canto de anúncio sofre alteração conforme o micro-habitat de vocalização (Camurugi, obs. pessoal). Sendo assim, este estudo pretende aumentar o conhecimento da biologia reprodutiva e vocalização de *H. atlanticus*. A seguir serão apresentados dois capítulos: o primeiro trata da influência do micro-habitat, tamanho corpóreo, e distância entre machos na estrutura do canto de anúncio de *Hypsiboas atlanticus*, além de descrever outros tipos de canto e o segundo trata da biologia reprodutiva da espécie, incluindo informações sobre corte, bem como componentes territoriais dos machos e ocupação temporal de micro-habitats de vocalização.

Área de Estudo

Uma população de *Hypsiboas atlanticus* foi estudada em uma poça permanente, de área de 420 m² (Figura 1), na Reserva Ecológica da Michelin (REM – 13°50'S, 39°10'W), município de Igrapiúna, Baixo Sul do estado da Bahia, Brasil. A poça caracteriza-se por ter no seu interior o predomínio de gramíneas e pteridófitas, mas está presente também vegetação de porte arbustivo de aproximadamente 2m de altura. No entorno, a vegetação é de porte arbóreo/arbustivo, com árvores que podem chegar a aproximadamente 15 metros de altura.

A região da REM está localizada no domínio de Mata Atlântica, apresenta precipitação anual média de aproximadamente 2.000 mm/ano, com amplitude térmica de 21,7° a 30,8°C e umidade do ar entre 80 e 85%, de acordo com dados oriundos da Estação Meteorológica das Plantações Michelin da Bahia Ltda. Uma média da precipitação mensal ao longo de dez anos (1997 a 2007) indica que o período menos chuvoso compreende os meses entre outubro e janeiro, com períodos intermediários entre junho e setembro e as chuvas mais freqüentes ocorrem entre os meses de fevereiro a maio (Lima & Juncá, 2009).



Figura 1: Poça permanente na Reserva Ecológica Michelin, município de Igrapiuna, BA.

Capítulo 1

Vocalização em *Hypsiboas atlanticus* (Anura: Hylidae): cantos de anúncio diferentes ou diferenças no canto de anúncio?

FELIPE CAMURUGI ALMEIDA GUIMARÃES

RESUMO

Vários estudos têm demonstrado que muitas características temporais e espectrais do canto de anúncio dos anuros pode sofrer variação intra-específica de acordo com a temperatura, tamanho do macho e distância entre os machos, enquanto poucos trabalhos têm relacionado estas variações com o micro-habitat. Similar a algumas outras espécies, os machos de *Hypsiboas atlanticus* vocalizam em dois micro-habitats distintos: empoleirados na vegetação ou com o corpo parcialmente na água. O objetivo deste estudo foi verificar a influência do micro-habitat sobre a estrutura do canto de anúncio de *Hypsiboas atlanticus*, bem como descrever outros tipos de cantos da espécie. Foram comparadas as seguintes variáveis acústicas entre cantos de anúncio emitidos em diferentes micro-habitats: frequência dominante, frequência fundamental, duração do canto, intervalo entre os cantos, número de notas, duração das notas, intervalo entre as notas, taxa de notas/segundo. A temperatura, o tamanho corpóreo e distância entre machos foram utilizadas como covariáveis. A duração do canto foi influenciada pela distância entre machos; a duração da nota, intervalo entre notas e taxa de notas, pela temperatura; a frequência dominante foi influenciada pelo comprimento rostro-cloacal, temperatura e distância entre machos. Todos os parâmetros acústicos analisados, com exceção da duração da nota, foram significativamente diferentes nos dois micro-habitats, mesmo considerando o efeito das diferentes covariáveis. Neste estudo, também, foram registrados e descritos o canto de encontro e o canto de corte. Diante da alteração em quase todos os parâmetros acústicos dos cantos de anúncio frente à mudança do micro-habitat de vocalização e considerando que a espécie ainda apresenta um canto de encontro e outro de corte, constata-se que *H. atlanticus* apresenta dois tipos de canto de anúncio, dependentes do micro-habitat.

INTRODUÇÃO

A maioria dos comportamentos de comunicação dos anuros está em um contexto reprodutivo e inclui componentes de territorialidade e competição intra-específica (Wells, 1977b; Wilczynski & Chu, 2001). A vocalização é a forma mais evidente e mais estudada de comunicação em anuros. Cada espécie possui uma vocalização distinta e, dependendo do contexto comportamental, os indivíduos podem emitir uma variedade de cantos (Gerhardt, 1994; Zug et al., 2001). Entre estes, o canto de anúncio é o mais comum e tem dupla função: atrair parceiras e anunciar a sua posição entre os outros indivíduos da mesma espécie ou de espécies diferentes (Duellman & Trueb, 1986).

Machos de muitas espécies cantam reunidos em coros de altas densidades para atrair fêmeas (Wells & Shwartz, 1984). Geralmente esses machos não cantam independentemente, mas sim respondem às vocalizações de outros indivíduos, através de mudanças no seu próprio canto, podendo mudar seu canto de anúncio para um canto agressivo caso haja aproximação de outros machos (Littlejohn, 1977; Wells 1977b,c), ou responder com mudanças menos drásticas em alguns dos parâmetros do canto de anúncio, como alteração na frequência dominante (e.g. Wagner Jr., 1989; Bee & Perrill, 1996; Bee et al., 1999; Given, 1999; Howard & Young 1999) ou alguns dos parâmetros temporais (e.g. Martinez-Rivera & Gerhardt, 2008).

Por serem animais ectotérmicos, espera-se que certas características acústicas dos cantos dos anuros sofram variação de acordo com a temperatura e, dentre estas, as características temporais são geralmente as mais suscetíveis (Ryan, 1988). Além da temperatura, outras variáveis podem influenciar as características da vocalização como a umidade, o tamanho do corpo e tamanho relativo do seu aparato vocal e densidade de machos vocalizantes (Duellman & Trueb, 1986, Ryan, 1988; Wagner Jr., 1989; Ryan & Kime, 2003).

Hypsiboas atlanticus (Caramaschi & Velosa 1996) é um hilídeo que habita áreas abertas inundadas (Napoli & Cruz, 2005) e está inserida no grupo *Hypsiboas punctatus sensu* Faivovich et al. (2005). É a única espécie do grupo restrita a Mata Atlântica e sua distribuição geográfica se estende do sul da Bahia até Pernambuco (IUCN, 2010). O canto de anúncio de *H. atlanticus* é conhecido apenas para machos

que vocalizavam dentro da água (Napoli & Cruz, 2005). Entretanto, durante a execução de trabalhos de campo, foi observado que os machos desta espécie vocalizam em dois micro-habitats distintos: empoleirados na vegetação ou parcialmente na água (Figura 1). Embora tenham sido observadas outras espécies do grupo *Hypsiboas punctatus* com essa variação de comportamento (e.g. Hoogmoed, 1979), não foi testado se o micro-habitat pode exercer algum tipo de pressão sobre o canto de anúncio dessas espécies ou se há mudança do tipo de vocalização. O objetivo deste estudo foi, então, verificar a influência do micro-habitat sobre a estrutura do canto de anúncio de *Hypsiboas atlanticus*, bem como descrever outros tipos de cantos da espécie.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Canto de anúncio, micro-habitat e variação individual

Para verificar a influência do micro-habitat, foram gravados 40 machos, 20 parcialmente dentro e 20 fora d'água por 2 a 6 minutos cada, a depender da taxa de emissão de canto. As gravações foram feitas através de gravador profissional M-Audio MICROTTRACK II e microfone direcional RØDE NTG-1. A análise das gravações foi feita através do software Canary 1.2.4 (Charif *et al.* 1995).

Como a temperatura ambiente, tamanho corpóreo e distância entre machos podem também influenciar parâmetros acústicos do canto de anúncio, estas variáveis foram medidas e incluídas na análise como covariáveis. Para cada macho gravado foi medido o seu comprimento rostro-cloacal (CRC) com paquímetro (0,01 mm de precisão) e massa, através de um dinamômetro Pesola® (0,1g de precisão). Para reconhecer os machos individualmente e evitar pseudo-replicações, após a gravação foi feito o uso do corte de dígitos como método de marcação, modificado de Martof (1953), preservando-se os oponíveis e no máximo três dígitos por animal foram cortados. Regravações não foram consideradas nas análises estatísticas. Logo após cada gravação, foi aferida a temperatura ambiente (termômetro digital Minipa® MV-361; 0,1°C de precisão) e foi registrado o horário, a altura do sítio de vocalização e a



Figura 1: Machos de *Hypsiboas atlanticus*. (A) Vocalizando empoleirado sobre a vegetação, (B) Vocalizando com o corpo parcialmente na água.

distância do macho vocalizante mais próximo foram medidas com auxílio de trena. A temperatura foi tomada a partir do micro-habitat de vocalização (da água, se o indivíduo estava na água, e do ar se estava empoleirado).

Foram analisadas as seguintes variáveis acústicas: frequência dominante (FD; kHz), frequência fundamental (FF; kHz), duração do canto (DC; ms), intervalo entre os cantos (IC; s), número de notas (NN; n), duração das notas (DN; ms), intervalo entre as notas (IN; ms), taxa de notas/segundo (TN; nota/s). A distância do microfone para o animal gravado variou de 0,5 a 1 metro.

Foi utilizado teste t ($p \leq 0,05$) para verificar se houve diferença no CRC e massa de machos que vocalizaram na água ou empoleirados na vegetação.

Para testar se o micro-habitat influencia na estrutura do canto de anúncio de *Hypsiboas atlanticus*, foram feitas ANCOVAs, uma para cada variável acústica. Em cada modelo, o parâmetro acústico foi incluso como variável resposta e as variáveis temperatura, distância entre machos vocalizantes e CRC como covariáveis, sendo o micro-habitat de vocalização o tratamento.

Os dados foram logaritimizados quando não seguiram a premissa de normalidade. A normalidade das variáveis foi testada através de Shapiro-Wilk.

2. Canto de encontro e de corte

Para verificar se *Hypsiboas atlanticus* possui canto de encontro (sensu Wells, 1977b), machos vocalizantes foram estimulados com “playback” de cantos emitidos tanto dentro quanto de fora da água. Foram gravados cantos de oito machos. O canto de corte foi obtido a partir de uma interação macho/fêmea, na qual a fêmea acessava o macho no provável sítio de deposição dos ovos (água) ($n = 1$).

Os programas estatísticos utilizados foram Excel para estatística descritiva (média, desvio padrão e frequência de ocorrência), Past (Hammer & Harper, 2011; versão 2.10) para testes t , normalidade e transformações de dados e Statistica (StatSoft, 2007) para as análises de variância.

RESULTADOS

Machos empoleirados na vegetação cantaram a uma altura média de $73,6 \pm 39,38$ cm ($n=20$) da água. No geral, o canto de anúncio de *Hypsiboas atlanticus* emitido pelos machos empoleirados ($n= 153$ cantos) teve duração de aproximadamente 250 ms e foi composto de cerca de 4 notas (Tabela 1; Figura 2). A frequência dominante média foi de 1,24 kHz e a frequência fundamental média de 0,9 kHz; O intervalo entre cantos foi de aproximadamente um minuto, a duração da nota de aproximadamente 30 ms e taxa de emissão da nota de aproximadamente 16 notas por segundo (Tabela 1; Figura 2A).

Ainda neste micro-habitat, houve três valores de frequência dominante: 78% do total dos cantos gravados apresentaram FD média de 1,24 kHz (DP = 0,07), 11% a 2,44 kHz (DP = 0,05) e 11% a uma média de 3,37 kHz (DP = 0,09). Metade dos machos gravados empoleirados na vegetação ($n = 10$) emitiu cantos cujas frequências dominantes oscilaram entre a mais baixa registrada para a espécie nesse tipo de micro-habitat (em torno de 1,24 kHz) e a frequência dominante intermediária (2,44 kHz) ou mais alta (3,37 kHz), enquanto os outros machos ($n = 10$) apresentaram cantos somente de frequência dominante mais baixa.

O canto de anúncio de *Hypsiboas atlanticus* emitido na água ($n= 520$ cantos de 20 machos) teve duração média de 300 ms e foi composto por cerca de 6 notas. A frequência dominante média foi de 0,88 kHz e a frequência fundamental média de 0,58kHz. O intervalo entre cantos foi em média 8 s. Cada nota teve duração de aproximadamente 35 ms emitidas em uma taxa de cerca de 18,2 notas por segundo (Tabela 1; Figura 2B).

Na água, do total de cantos gravados, 79% apresentou FD média de 0,88 kHz (DP = 0,05), 4% de 1,16 kHz (DP = 0,14) e 17% de 2,23 kHz (DP = 0,15). A exceção de um indivíduo, todos os machos emitiram cantos de FD mais baixa (aproximadamente 0,88 kHz). Dez machos, além de FD mais baixa, emitiram cantos em outras faixas de frequência: ou de FD mais alta (aproximadamente 2,23 kHz), ou de FD intermediária (aproximadamente 1,16 kHz), ou nas três faixas de frequência.

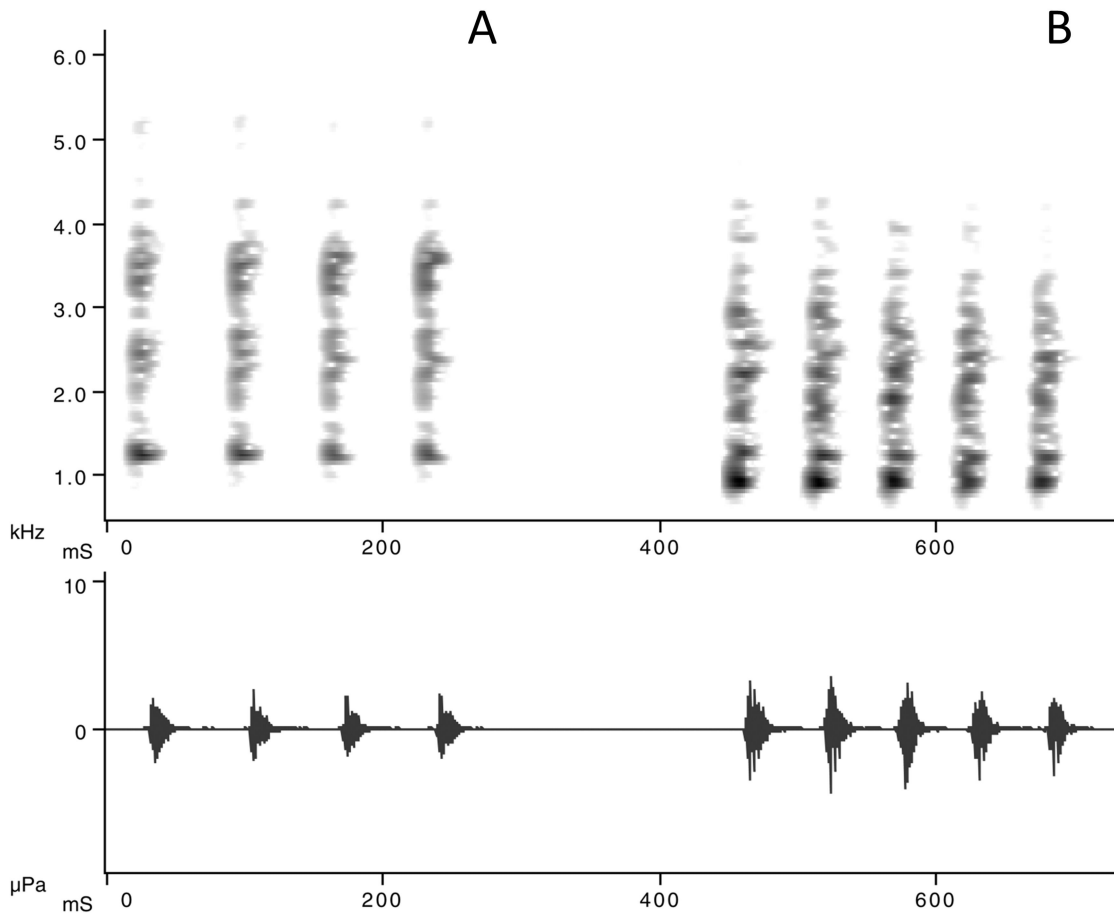


Figura 2: Espectrograma (acima) e oscilograma (abaixo) dos cantos de anúncio de *Hysiboas atlanticus*, emitidos empoleirado na vegetação (A) e com o corpo parcialmente na água (B). Igrapiúna, Bahia.

Os dois grupos de machos gravados (empoleirados e parcialmente dentro da água) não diferenciaram quanto ao CRC ($t= 0,3$; $p=0,76$; $GL= 38$) ou a massa ($t= 1,27$; $p= 0,21$; $GL= 38$).

Todos os parâmetros acústicos analisados, a exceção da duração da nota, foram significativamente diferentes entre os dois micro-habitats, mesmo considerando o efeito das diferentes covariáveis. Os parâmetros acústicos avaliados foram afetados de forma diferente pelas covariáveis utilizadas (Tabela 2). A duração do canto foi influenciada pela distância entre machos. A duração da nota, intervalo entre notas e taxa de emissão de notas foram influenciadas pela temperatura. A frequência dominante foi influenciada pelo CRC, temperatura e distância entre machos (Tabela 2).

Tabela 1: Parâmetros acústicos de cantos de anúncio emitidos nos dois micro-habitats, canto de corte e de encontro: mínimo e máximo (média e desvio padrão).

	Água	Poleiro	Corte	Encontro
Freqüência dominante (KHz)	0,78 – 1,03 (0,88 ± 0,06)	1,12 – 1,4 (1,24 ± 0,07)	0,82 - 0,9 (0,84 ± 0,02)	1,25 - 3,29 (2,23 ± 0,75)
Freqüência fundamental (KHz)	0,46 – 0,7 (0,58 ± 0,07)	0,6 – 1,03 (0,9 ± 0,1)	0,44 - 0,58 (0,52 ± 0,03)	0,65 - 1,39 (1,05 ± 0,19)
Duração do canto (ms)	207,45 – 660,06 (313,92 ± 118,5)	189,33 - 334,25 (251,33 ± 38,77)	96,54 - 931,16 (400,22 ± 213,06)	53,97 - 99,28 (78,96 ± 2,6)
Intervalo entre os cantos (s)	2,1 – 15,32 (7,63 ± 3,69)	7,6 – 160,73 (64,05 ± 46,54)	0,52 – 6,2 (2,86 ± 1,48)	
Número de notas	3,7 – 11,56 (5,7 ± 2,13)	3 - 5,15 (3,96 ± 0,48)	2 – 17 (7,27 ± 3,96)	1
Duração das notas (ms)	29,05 – 47,04 (35,6 ± 3,94)	25,14 – 44,52 (32,8 ± 3,59)	11,11 - 46,66 (32,53 ± 5,3)	
Intervalo entre as notas (ms)	16,46 – 36,46 (26,5 ± 5,59)	27,68 – 59,18 (42,23 ± 8,88)	13,46 - 53,08 (26,02 ± 5,5)	
Taxa de notas/segundo	15,69 – 20,04 (18,2 ± 1,01)	12,92 – 19,03 (15,89 ± 1,52)	14,23 – 20,72 (18,18 ± 1,15)	

Tabela 2. Modelo completo da comparação das vocalizações de anúncio de *Hypsiboas atlanticus*. As variáveis temperatura, distância entre machos vocalizantes e CRC como covariantes, sendo o micro-habitat de vocalização o tratamento. Valores de F e p (parêntese) das ANCOVAS e número de machos por teste para cada variável.

	Freq. Domin.	Freq. Fundam.	Dur do Canto	Interv. Cantos	Dur. nota	Interv notas	N notas	Tx de notas
Micro-habitat	222,23 (< 0,001)	87,42 (<0,001)	9,35 (< 0,005)	32,93 (< 0,001)	0,1 (0,75)	7,01 (< 0,05)	12,39 (< 0,005)	4,32 (< 0,05)
Temperatura	6,65 (< 0,05)	1,13 (0,3)	0,2 (0,66)	2,53 (0,12)	7,02 (< 0,05)	22,47 (< 0,001)	1,1 (0,3)	6,72 (< 0,05)
CRC	5,4 (<0,05)	3,42 (0,07)	0,55 (0,47)	0,05 (0,82)	0,8 (0,38)	1,43 (0,24)	0 (0,96)	3,02 (0,09)
Dist. Machos	7,56 (< 0,01)	0,82 (0,37)	5,95 (< 0,05)	2,2 (0,15)	1,13 (0,3)	0,8 (0,38)	2,57 (0,12)	1,6 (0,21)
N de machos	38	37	33	38	38	38	32	38

Oito machos empoleirados responderam ao “playback” com canto diferenciado. O canto de encontro de *Hypsiboas atlanticus* (Figura 3) é formado por uma única nota, de duração entre 53,97 e 99,28 ms ($\bar{x} = 78,96 \text{ ms} \pm 2,6$, $n = 39$ cantos), de frequência dominante entre 1,25 a 3,29 kHz ($\bar{x} = 2,23 \text{ kHz} \pm 0,75$); frequência fundamental entre 0,65 e 1,39 kHz ($\bar{x} = 1,05 \text{ kHz} \pm 0,19$).

O canto de corte constitui-se no canto de anúncio emitido na água com variações, incluindo intensidade mais baixa e alta taxa de repetição de canto ($n = 1$ indivíduo). O canto de corte de *H. atlanticus* (Figura 4) teve duração em média de 400 ms e composto por cerca de 7 notas. A frequência dominante média foi de 0,84 kHz e a fundamental de 0,52 kHz. O intervalo entre cantos foi em média de 3 s. Cada nota teve duração de aproximadamente 32,53 ms, com intervalo médio de 26,02 ms e a uma taxa de notas de 18,18 e de cerca de de 22 cantos/minuto.

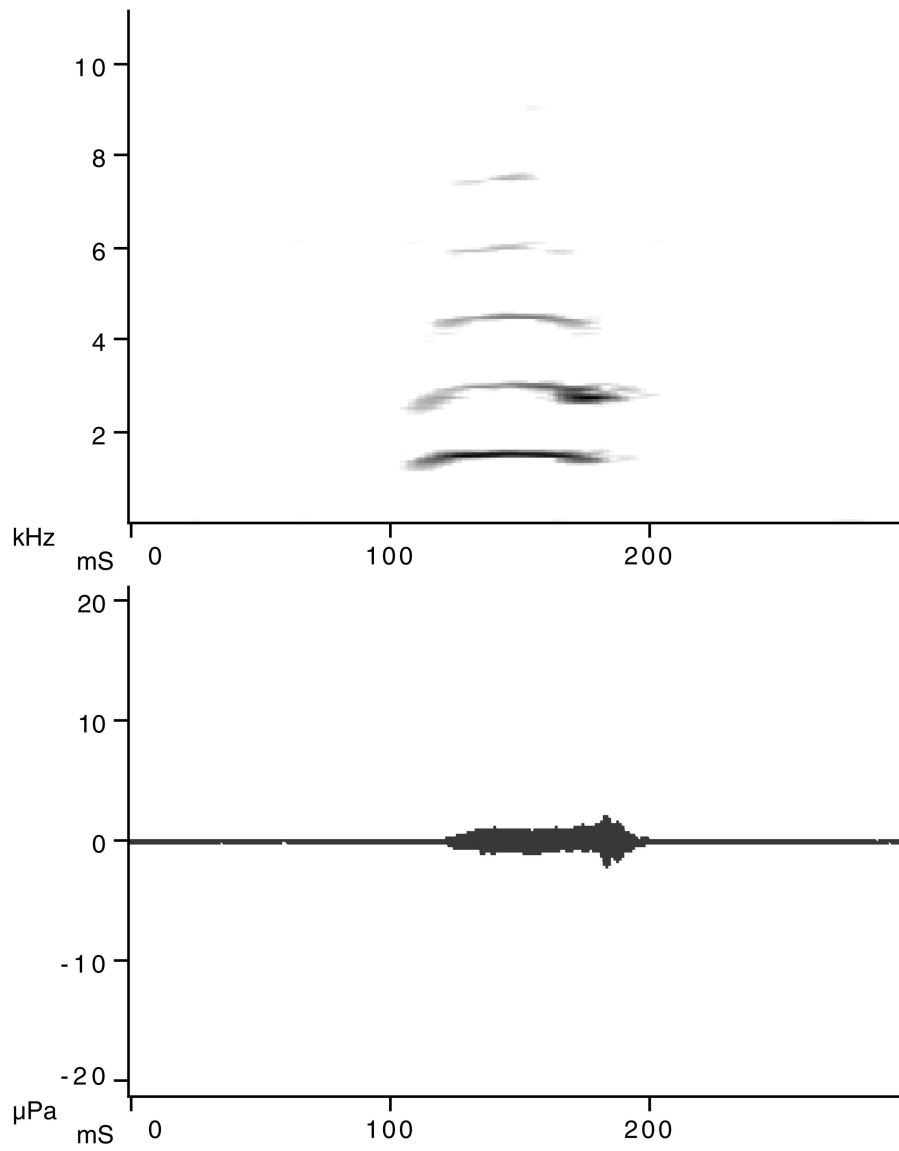


Figura 3: Canto de encontro de *Hypsiboas atlanticus*, Igrapiúna, Bahia. Espectrograma (acima) e oscilograma (abaixo).

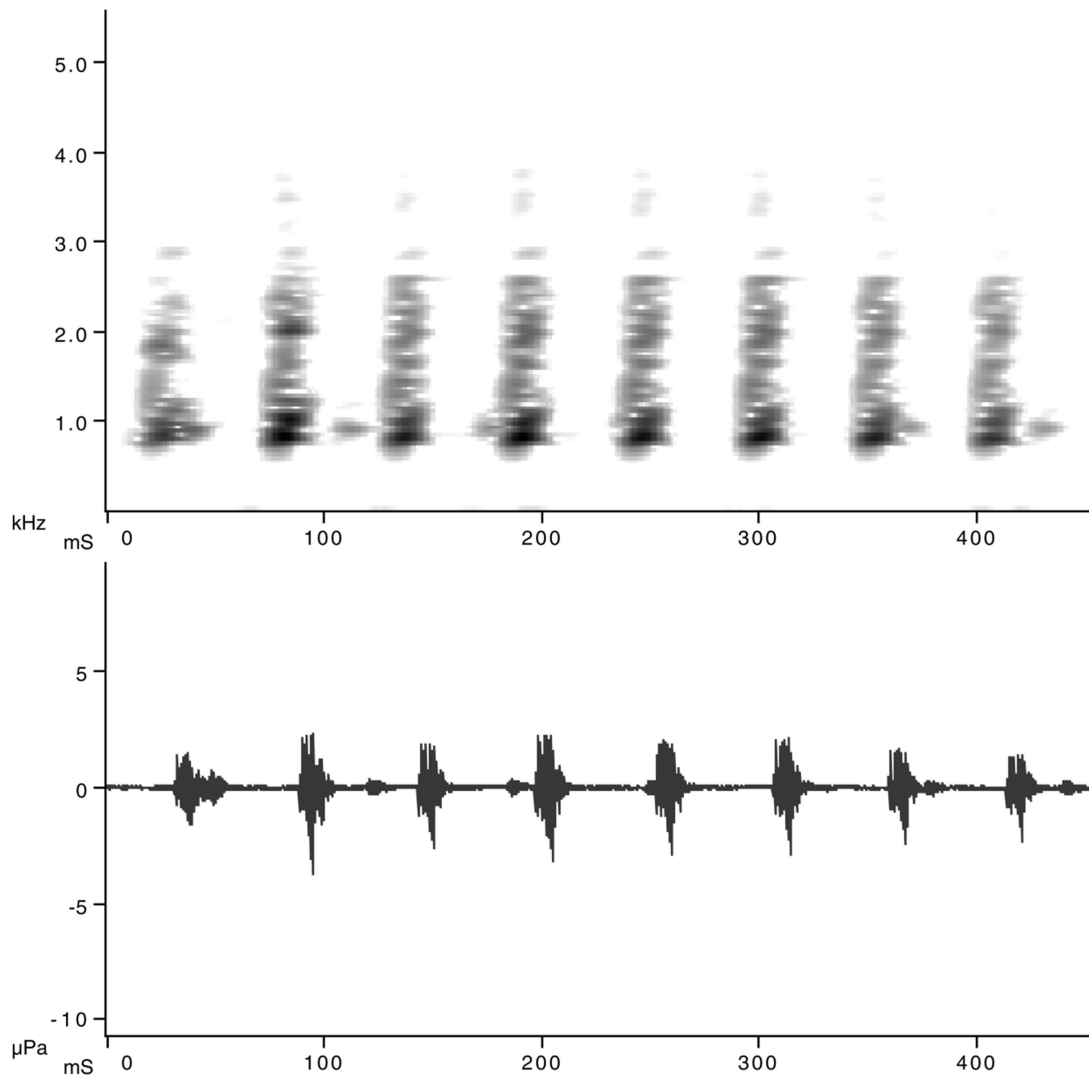


Figura 4: Canto de corte de *Hypsiboas atlanticus*, Igrapiúna, Bahia. Espectrograma (acima) e oscilograma (abaixo).

DISCUSSÃO

Neste estudo, foi constatada uma diferença significativa em quase 100% dos parâmetros acústicos analisados para os cantos de machos empoleirados e machos na água. Quando comparados aos machos na água, machos empoleirados apresentaram cantos de menor duração e menor número de notas, valores de freqüências (dominante e fundamental) mais altos, menor taxa de emissão de notas e maior intervalo entre cantos e entre notas.

Considerando-se os valores médios e desvio padrão, o canto de anúncio obtido neste trabalho para os machos que vocalizavam na água foi semelhante ao descrito por Napoli & Cruz (2005), também obtidos a partir de machos que vocalizavam na água e provenientes do município de Ituberá (vizinho ao município de Igrapiúna), diferindo apenas na duração da nota, que foi menor na descrição original (12-22,37ms; Napoli & Cruz, 2005).

Em *Hypsiboas crepitans* (Wied-Neuwied, 1984) também foram encontradas diferenças em parâmetros do canto de anúncio associados ao micro-habitat (Rohr, 2010). Machos de *Hypsiboas crepitans* também vocalizaram empoleirados na vegetação ou com o corpo parcialmente na água. Entretanto, apenas a freqüência dominante e taxa de pulso foram afetados pelo micro-habitat. As vocalizações de anúncio de *H. crepitans*, assim como os de *H. atlanticus*, tiveram a freqüência dominante significativamente mais alta quando vocalizando em poleiros. Contudo, ao contrário de *H. atlanticus*, os cantos de *H. crepitans* tiveram uma maior taxa de pulso quando os machos vocalizaram empoleirados na vegetação.

Na população estudada de *Hypsiboas atlanticus*, pode-se ouvir os dois tipos de vocalização de anúncio por toda a noite e inclusive identificar o micro-habitat de vocalização, pois os dois cantos de anúncio são facilmente distinguíveis. Fatores como a qualidade da informação do sinal, localização do macho pela fêmea e sítio de reprodução utilizado poderiam explicar a existência de dois cantos de anúncio para *Hypsiboas atlanticus*.

A utilização de diferentes tipos de micro-habitat para vocalização já foi reportada para outras espécies de anfíbios como *Scaphiopus*, *Spea* e *Hyla* (ver revisão

em Wells, 1977b) e *Scinax fuscomarginatus* (Toledo & Haddad, 2005), inclusive espécies do grupo *Hypsiboas punctatus* (*Hypsiboas sibleszi* e *Hypsiboas punctatus*; ver Hoogmoed, 1979), que vocalizam tanto empoeiradas na vegetação quanto na superfície da água. Entretanto, para aquelas espécies não foi relatada nem testada mudança nos parâmetros acústicos relacionados ao tipo de micro-habitat. Apenas para machos de *Metaphrynella sundana* (Peters, 1867) (Microhylidae) foi verificada mudança nos parâmetros acústicos de acordo com variações no micro-habitat utilizado para vocalização. Naquela espécie, machos utilizam ocos de troncos de árvores parcialmente preenchidos com água como sítio de vocalização e possuem a capacidade de ajustar características espectrais do canto de anúncio com o potencial de ressonância do oco, que varia com a quantidade de água (Lardner & bin Lakim, 2002).

A alteração de frequência, embora menos comum, foi registrada para algumas espécies, principalmente no contexto de interação entre machos (Wagner Jr., 1989; Bee & Perrill, 1996; Bee et al., 1999; Given, 1999; Howard & Young 1999). Embora a frequência dominante tenha sido relacionada ao CRC, esta hipótese não se enquadra ao observado para *H. atlanticus*, pois os valores de frequência dominante mais baixos foram os mais comumente emitidos nos dois micro-habitas, enquanto que as mudanças registradas foram para valores mais altos de frequência dominante. Por outro lado, Gerhardt & Huber, 2002 sugerem que o significado biológico de espécies que vocalizam em uma faixa de frequência mais baixa e outra mais alta é que cantos com pico de frequência mais baixo devem se propagar melhor que os de alta frequência, podendo atrair fêmeas a um macho ou a um coro à distância, enquanto que picos de frequências mais altos poderiam atrair as fêmeas a machos mais próximos.

Os cantos de anúncio de *Hypsiboas atlanticus* emitidos ao nível da água, por possuírem frequência mais baixa, seriam particularmente interessantes na comunicação a longas distâncias, enquanto que os emitidos na vegetação seriam comparativamente menos eficientes na sua propagação por possuírem frequências mais altas (Littlejohn, 1977; Gerhardt, 1994). No entanto, cantos transmitidos do nível

do solo geralmente têm sua propagação menos eficiente do que aqueles transmitidos de locais mais altos (Kime et al., 2000).

O canto de anúncio freqüentemente possui mais de uma função ou mais de um tipo de mensagem (Duellman & Trueb, 1986; Gerhardt, 1992). Para algumas espécies de anuros, os machos podem responder aos cantos de outros machos mudando a taxa de emissão e complexidade dos seus cantos, mas ainda mantendo as características básicas do canto de anúncio, como freqüência, duração da nota e taxa de pulso (Wells, 1988). Apenas o aumento na taxa de pulsos introdutórios é suficiente para que o canto de anúncio de algumas espécies passe a ser considerado como canto agressivo (Wells, 1988), diante do contexto social. Em *Hypsiboas atlanticus* houve influência do macho vocalizante mais próximo sobre a freqüência dominante e duração do canto. Em *H. atlanticus*, os parâmetros de freqüência analisados (FF e FD) foram mais baixos nos indivíduos que vocalizavam com o corpo na água e quando considerados os grupos separadamente, houve modificação na FD entre os indivíduos. Em espécies cujo CRC está negativamente relacionado à freqüência dominante, diminuir o valor de freqüência dominante do canto de anúncio poderia atrair mais fêmeas e ao mesmo tempo enganar machos rivais, informando um tamanho maior do que o real, emitindo uma falsa mensagem sobre seu tamanho (Wagner Jr., 1992).

Sete dos oito parâmetros acústicos em *Hypsiboas atlanticus* diferiram conforme o ambiente de vocalização, indicando que para essa espécie distinguem-se claramente dois tipos de canto de anúncio, que estão condicionados ao micro-habitat de vocalização. Para *Lithobates clamitans* também foram descritos dois cantos de anúncio (Wells, 1978). O canto de anúncio do tipo II daquela espécie distingue-se do tipo I principalmente por ser mais intenso e ter maior duração (Ramer et al., 1983). Naquela espécie o canto do tipo II é menos comum, e embora não se tenha certeza sobre a real função daquele canto, acredita-se que esteja relacionado a um contexto mais agressivo e que seria utilizado como comportamento intermediário até um encontro agressivo (Wells, 1978; Ramer et al., 1983).

O efeito da temperatura sobre os parâmetros temporais do canto já é esperado para os anuros, diante de sua natureza ectotérmica (Ryan, 1988). Nestes animais, a temperatura pode afetar especialmente os parâmetros que são controlados pelo

sistema neuromuscular (Gerhardt & Huber, 2002). Embora, não tenha sido encontrado até o momento nenhum trabalho que informe sobre a variação da temperatura e alterações na frequência dominante, a temperatura pode afetar a sintonia da frequência (Wells & Schwartz, 2007).

Até o momento, o canto de encontro de *H. atlanticus* foi emitido apenas por machos que vocalizavam empoleirados na vegetação. A territorialidade em anuros é geralmente relacionada ao tipo de reprodução das espécies; espécies que possuem reprodução prolongada tendem a ser territoriais (Wells, 1977b), padrão encontrado para *H. atlanticus* (ver capítulo II). No entanto, ainda não se sabe qual a influência do micro-habitat na agressividade da espécie. Também ressalta-se que a distância entre machos foi uma variável que influenciou a frequência dominante e a duração do canto em *H. atlanticus*.

O canto de corte de *H. atlanticus* foi uma variação do canto de anúncio na água, a partir da diminuição da intensidade e aumento da taxa de repetição, similar a muitas outras espécies de anuros (Wells, 1988). A baixa intensidade desses cantos de corte evitaria alertar outros machos sobre a presença da fêmea (Wells, 1988; Wells, 2007). O canto de corte parece ser comum nas espécies de anuros, mas não têm sido comumente reportado devido à falta de observações detalhadas do comportamento de corte (Owen & Tucker, 2006; Wells, 2007).

Estudos que priorizem a relação entre micro-habitat e comunicação acústica ainda são pontuais (ver Lardner & Bin Lakin, 2002) e podem fornecer respostas interessantes acerca da evolução da comunicação de determinadas espécies bem como seleção sexual. *Hypsiboas atlanticus* apresentou dois tipos de cantos de anúncio, determinados pelo micro-habitat e estudos relacionados à escolha da fêmea, ambiente de reprodução, corte, influência de fatores ambientais na abundância dos machos nos dois micro-habitats, bem como diferenças na territorialidade ou propagação do canto dependentes do micro-habitat de vocalização podem ajudar a compreender a importância e função de dois tipos de cantos de anúncio na ecologia reprodutiva dessa espécie.

Capítulo 2

Biologia reprodutiva, territorialidade e padrão de uso de micro-habitat de *Hypsiboas atlanticus* (Anura: Hylidae)

FELIPE CAMURUGI ALMEIDA GUIMARÃES

RESUMO

Embora o canto de anúncio seja o mais estudado entre as espécies de anuros, poucos estudos relataram dois cantos de anúncio distintos para a mesma espécie. *Hypsiboas atlanticus* possui dois tipos de canto de anúncio, emitidos de acordo com o micro-habitat de vocalização (em poleiro ou com o corpo parcialmente na água), além de um canto de encontro e canto de corte. Embora as características dos dois tipos de canto de anúncio permitam uma diferenciação inequívoca, a função destes dois cantos permanece desconhecida. A vocalização e comportamento social dos anuros estão intimamente relacionados à reprodução, portanto, entender a biologia reprodutiva de *H. atlanticus*, bem como o comportamento social entre machos, poderá sugerir como os dois tipos de canto de anúncio atuam nesta espécie. Este trabalho tem como objetivo verificar como os machos de *H. atlanticus* utilizam os dois micro-habitats ao longo da noite e como se dá a defesa de territórios nestes micro-habitats, além de estudar a reprodução da espécie, através das características da desova, dimorfismo sexual e acasalamento. Para tanto, uma população de *H. atlanticus* na Reserva Ecológica da Michelin, município de Igrapiuna, BA, foi estudada durante o período de julho de 2009 a agosto de 2011. A espécie vocalizou durante todos os meses de observação. A temperatura e umidade influenciaram a abundância dos machos na água e no poleiro ao longo da noite. A abundância mensal da espécie não foi relacionada à precipitação. Os machos foram significativamente maiores e mais pesados que as fêmeas e esse dimorfismo parece influenciar o comportamento durante a oviposição. O tamanho dos ovos foi relacionado significativamente com a massa da fêmea. Machos empoleirados apresentaram pouca mudança no canto de anúncio quando estimulados por “playback”, mas responderam com canto de encontro e sinais visuais. Machos na água aumentaram a intensidade ou o número de notas quando estimulados com “playback”. A julgar pelo horário de maior atividade dos machos no poleiro (início da noite) e pelas respostas ao ““playback””, o canto de anúncio no poleiro parece ter maior informação territorial, enquanto que o canto de anúncio na água, local de acasalamento, parece ser o mais atrativo para as fêmeas.

INTRODUÇÃO

Nos anuros o comportamento social entre machos está relacionado usualmente a disputas por acesso às fêmeas durante o período reprodutivo (Wells, 1977b). A vocalização é o tipo de comunicação mais estudada entre os anuros e o canto de anúncio parece ser o mais amplamente difundido entre as espécies, que transmite duas mensagens distintas; atrair fêmeas para reprodução e afastar machos competidores (Duellman & Trueb, 1986). Entretanto, os conflitos entre machos geralmente são intermediados por vocalizações agressivas (Martins, et al., 1998; Giasson & Haddad, 2006) e sinais visuais (Wells, 1977b; Juncá, 1998; Haddad & Gieretta, 1999; Giasson & Haddad, 2006), que evitam as interações físicas e conseqüentes injúrias (Krebs & Davies, 1996).

Estudos sobre a biologia e comportamento de espécies abundantes podem fornecer elementos para trabalhos com espécies raras que compartilhem de requerimentos ecológicos similares (Pittman et al., 2008). Neste contexto, encontra-se *Hypsiboas atlanticus* (Caramaschi & Velosa 1996), cuja abundância tem-se mostrado alta na região Sul do estado da Bahia e apresenta um comportamento raro relatado em literatura – machos desta espécie emitem dois tipos de canto de anúncio (Capítulo 1).

Pouco se sabe sobre a biologia reprodutiva de *Hypsiboas atlanticus*, além do canto de anúncio (Napoli & Cruz, 2005) e da morfologia do girino (Nascimento et al., 2009). *Hypsiboas atlanticus* está inserida no grupo *Hypsiboas punctatus sensu* Faivovich et al. (2005), que inclui mais oito espécies do gênero *Hypsiboas*. Sabe-se que *Hypsiboas punctatus* possui modo reprodutivo no qual a oviposição e o desenvolvimento larval são em ambientes lênticos (Hödl, 1990; López et al., 2009) e há algumas outras informações pontuais sobre a desova, o período reprodutivo e relação no tamanho macho/fêmea para *H. punctatus* (Lutz, 1973; Hödl, 1977; Hödl, 1990; Prado et al., 2005) e para mais outras três espécies do grupo (Hoogmoed, 1979; Lima et al., 2005).

Hypsiboas atlanticus possui dois tipos de canto de anúncio que estão condicionados pelo o micro-habitat de vocalização, em poleiro ou com o corpo

parcialmente na água, além de um canto de encontro e de corte (Capítulo 1). A vocalização e comportamento social dos anuros estão intimamente relacionados à reprodução, portanto, entender a biologia reprodutiva de *H. atlanticus*, bem como o comportamento social entre machos, poderá sugerir como os dois tipos de canto de anúncio atuam nesta espécie. Uma vez que a espécie exibe canto de encontro e há relação estreita entre o tipo de canto de anúncio com o sítio de vocalização, a aproximação de machos vocalizantes poderia promover respostas territoriais comportamentais também diferentes relacionadas à micro-habitat. Assim, este trabalho tem como objetivo estudar como os machos de *H. atlanticus* utilizam os dois micro-habitats ao longo da noite e como se dá a defesa de territórios nos diferentes micro-habitats, além de estudar a reprodução da espécie, através das características da desova, dimorfismo sexual e acasalamento.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Dimorfismo sexual, acasalamento e desova

O estudo foi realizado no período de julho de 2009 a agosto de 2011. As coletas foram mensais e de ao menos três dias consecutivos, das 18:00 h às 00:00 h e, nos dias de maior atividade, até as 04:00 h.

O comprimento rostro-cloacal (CRC) e a massa dos machos e fêmeas foram mensurados com paquímetro (0,01 mm) e um dinamômetro Pesola® (0,1g), respectivamente. Para constatar se há dimorfismo sexual quanto ao tamanho e massa, o CRC e massa de machos e fêmeas foram comparados através de teste t ($p \leq 0,05$).

O acasalamento foi registrado através de observação em laboratório. Dois machos vocalizantes e uma fêmea reprodutivamente madura foram alojados em um aquário (de dimensões 30 cm de altura, 25 cm de largura e 50 cm de comprimento), contendo 1,5 L de água e vegetação, simulando as condições naturais (Figura 1). As interações foram filmadas em máquina fotográfica Sony DSC-W350/B.

Para verificar características das desovas, fêmeas reprodutivamente maduras e machos vocalizantes foram acondicionados aos pares em saco plástico com água para que ocorresse acasalamento e desova. Foram obtidas 17 desovas, as quais foram

fixadas com formalina 5%. Os ovos foram contados e o diâmetro de uma amostra de 10 ovos por desova foi medido com auxílio de estereomicroscópio e lente micrométrica. A massa da desova foi estimada através da diferença de massa da fêmea antes e depois de desovar. As médias da quantidade de ovos por desova, diâmetro dos ovos e massa da desova respectivamente foram calculadas. Para verificar a relação entre o tamanho das fêmeas (CRC e massa depois de desovar) e as desovas (massa da desova, tamanho e número de ovos) foi feita uma correlação canônica ($p \leq 0,05$).



Figura 1: Casal de *Hypsiboas atlanticus* após desova, obtida em laboratório. Fêmea junto à desova e macho abaixo.

2. Período reprodutivo e ocupação de micro-habitats

O período reprodutivo foi determinado a partir da presença de machos vocalmente ativos. Para verificar a influência da temperatura e umidade relativa na abundância e escolha do micro-habitat de vocalização, uma noite a cada mês os machos vocalizantes foram contados em cada micro-habitat (dentro e fora da água) através da técnica “audio strip transect”, na qual todos os machos vocalizantes são

contados em um dado transecto (Zimmerman, 1994). A contagem foi realizada na área de estudo, a cada hora, entre 18:00 e 04:00. Ao final de cada contagem a temperatura do ar (T_{AR}) e da água (T_{AG}) e a umidade relativa do ar (UR) foi registrada. Para minimizar a interferência do observador, o censo ocorreu sempre na primeira noite de cada campanha de campo e, durante a noite de contagem, os machos não foram manipulados.

Para testar a influência da temperatura e umidade na abundância e escolha do micro-habitat de vocalização, foram feitas regressões múltiplas ($p \leq 0,05$) entre: T_{AR} e UR com abundância de machos empoleirados, T_{AG} e UR com abundância de machos na água. Para verificar se houve diferença entre a abundância dos machos que vocalizavam dentro e fora da água por horário de observação foi feito teste de Mann-Whitney ($p \leq 0,05$). Para verificar se a abundância da espécie tem relação com a precipitação, foi feita uma regressão linear simples ($p \leq 0,05$) entre a abundância máxima (soma de machos vocalizando tanto na água como em poleiro no horário de maior abundância em um único dia de cada mês) e a precipitação mensal (dados climatológicos da Reserva Ecológica da Michelin).

3. Territorialidade

Para verificar como se dá o comportamento territorial e se ele se diferencia de acordo com o micro-habitat e tipo de vocalização, foram utilizados “playbacks” de cantos de anúncios. Os “playbacks” foram de dois tipos: a) de cantos de anúncio cujas características acústicas se aproximaram da média dos cantos emitidos por machos parcialmente na água (MA) e b) de cantos de anúncio cujas características acústicas se aproximaram da média dos cantos emitidos pelos machos empoleirados na vegetação (ME) (ver Capítulo 1). O “playback” foi emitido a uma distância de aproximadamente 1 metro do macho em vocalização de anúncio, mas sempre exatamente a mesma distância para os dois trechos gravados de um mesmo indivíduo (antes e durante o “playback”), e foram registradas e descritas as mudanças de comportamento.

Os cantos foram gravados através de gravador profissional M-Audio MICROTTRACK II e analisados com o software Canary 1.2.4 (Charif *et al.* 1995). O

“playback” foi reproduzido com auxílio de um mp3 player (trechos em formato Wave) e amplificador Roland® Micro Cube. A intensidade dos “playbacks” foi ajustada à média da população de cada um dos dois grupos através de decibelímetro Minipa® MSL – 1351C. Para análise dos cantos, foram verificadas as seguintes variáveis: duração do canto (DC), número de cantos (NC), número de notas (NN), taxa de notas/segundo (TN) e frequência dominante (FD) e frequência mais alta (FA). Esta última variável indica se há variação na intensidade que o som é emitido.

Para cada tipo de estímulo (MA e ME), foram testados 10 machos em cada micro-habitat, totalizando 40 machos testados (10 machos na água e estimulados com MA, 10 na água e estimulados com ME, 10 empoleirados e estimulados com MA e 10 empoleirados e estimulados com ME). Para verificar possíveis alterações nos parâmetros acústicos e/ou sinais visuais, foram gravados dois trechos do canto de anúncio de cada macho testado: o primeiro sem estímulo e o segundo durante o estímulo. Depois de medidos, pesados e marcados, através do uso de corte de dígitos (modificado de Martof, 1953), os indivíduos foram liberados no mesmo local da captura. Machos previamente testados foram descartados da amostra.

Para saber quais variáveis acústicas da vocalização de anúncio foram influenciadas pelo tipo de “playback” (MA e ME) em cada micro-habitat, foram feitos testes de Wilcoxon para dados relacionados entre as variáveis acústicas selecionadas (DC, NC, NN, TN, FA e FD) antes e durante a emissão de “playback”.

Os programas computacionais estatísticos utilizados foram o Excel 2007 para estatística descritiva (Média, Desvio Padrão e Frequência de Ocorrência) e Biostat 5.0 para os testes estatísticos. Os dados foram logaritimizados quando não seguiram as premissas de normalidade. A normalidade dos valores obtidos para as variáveis foi testada pelo teste Shapiro-Wilk.

RESULTADOS

1. Período reprodutivo e ocupação de micro-habitat

A espécie vocalizou durante todos os meses de observação. Os machos iniciaram a vocalização no crepúsculo e encerraram geralmente no final da madrugada. Os meses de maior atividade vocal da espécie foram setembro de 2009 e janeiro de 2010, enquanto o de menor atividade foi o de agosto de 2010. A precipitação não influenciou a abundância de *H. atlanticus* ($r^2=0,04$; $p=0,89$; Figura 2). O pico de atividade de vocalização foi às 22h20min, enquanto o de menor atividade foi às 03h20min (Tabela 1). Houve diferença significativa entre o número de machos que vocaliza na água e empoleirados em quase todos os horários averiguados, exceto das 20:20 às 21:20 e 1:20. A abundância de machos empoleirados foi maior das 18:20 às 19:20 e às 03:20 (Tabela 1).

As variáveis ambientais (temperatura e umidade) influenciaram a abundância tanto os machos que vocalizavam na água (Temp $t= -2,63$; $p< 0,01$; Umidade $t=4,03$; $p<0,0001$) (Valor total da regressão - $F=8,45$; $p<0,001$; $GL=119$;) quanto dos machos que vocalizavam empoleirados na vegetação (Temp $t= 6,95$; $p<0,0001$; Umidade $t= -2,15$; $p<0,05$) (Valor total da regressão - $F=36,12$; $p<0,0001$; $GL=129$), nos diferentes horários.

Tabela 1. Horário de atividade, média e desvio padrão (entre parênteses) para temperatura do ar e da água, umidade e abundância de machos na água e empoleirados para os 13 meses amostrados. Comparação entre a abundância de machos vocalizando em poleiro e na água por horário de atividade (Mann-Whitney).

Horário	Temp. ar (°C)	Temp. água (°C)	Umidade do ar (%)	♂ água	♂ poleiro	U (p)
18:20	24,25 (±2,04)	25,69 (±1,48)	93,08 (±3,15)	1,54 (±1,51)	6,54 (±2,73)	8,5 (<0,0001)
19:20	23,85 (±2,07)	25,46 (±1,52)	93,54 (±3,8)	2,92 (±3,15)	6,08 (±2,75)	37 (<0,05)
20:20	23,42 (±2,36)	25,22 (±1,72)	93,08 (±5,6)	4,85 (±3,76)	6,31 (±3,04)	63 (0,27)
21:20	23,13 (±2,44)	25,06 (±1,65)	93,08 (±5,6)	7,62 (±4,33)	5,46 (±3,36)	60,5 (0,218)
22:20	23,00 (±2,54)	24,96 (±1,63)	92,92 (±5,77)	10,15 (±4,08)	4,46 (±2,26)	16 (<0,005)
23:20	22,95 (±2,58)	24,72 (±1,83)	92,92 (±5,77)	9,77 (±4,78)	3,92 (±2,56)	28,5 (<0,005)
00:20	22,88 (±2,63)	24,69 (±1,82)	93,38 (±5,06)	8,54 (±5,49)	4,23 (±2,71)	44,5 (<0,05)
01:20	22,67 (±2,76)	24,62 (±1,81)	93 (±5,8)	4,46 (±3,57)	3,92 (±2,02)	83 (0,939)
02:20	22,52 (±2,73)	24,51 (±1,79)	93,23 (±5,42)	1,38 (±2,10)	3,15 (±2,03)	38 (<0,05)
03:20	22,35 (±2,67)	24,42 (±1,84)	93 (±5,8)	0,08 (±0,28)	1,92 (±1,44)	22,5 (<0,005)

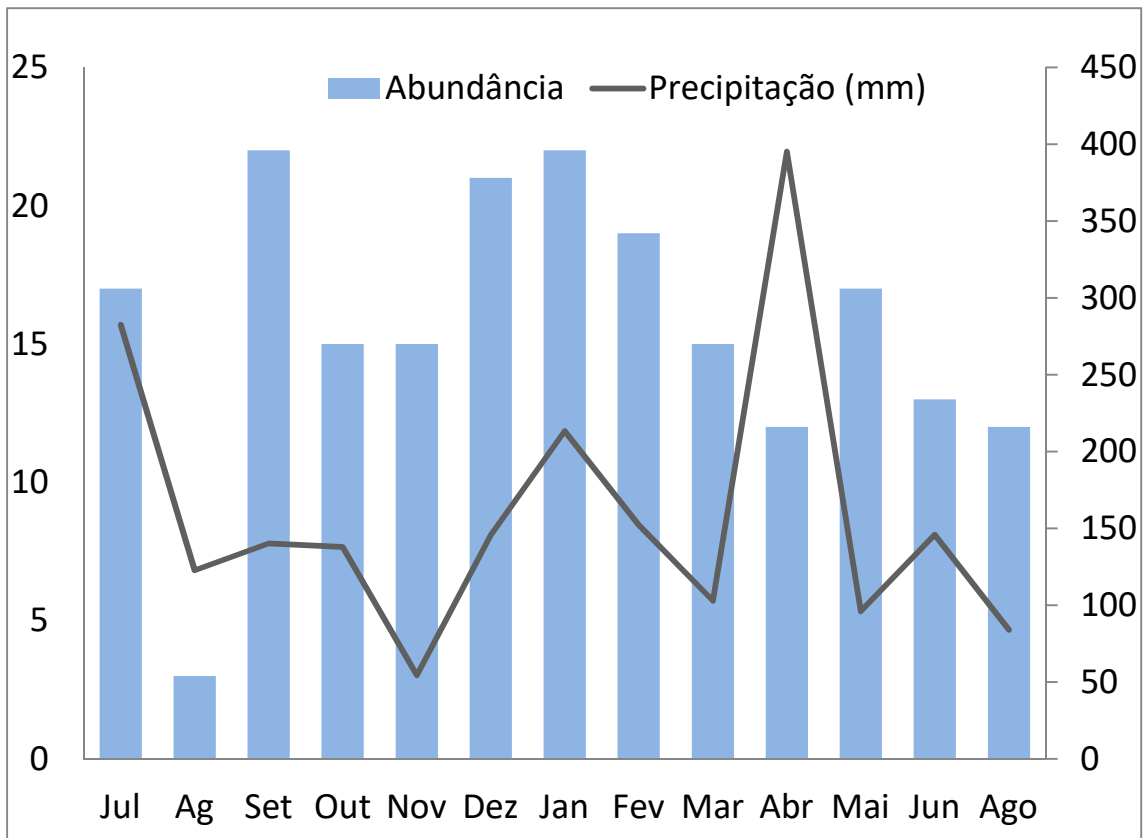


Figura 2: Abundância de *Hysiboas atlanticus* e precipitação por mês de amostragem, julho de 2010 a junho e agosto de 2011, Igrapiúna, Bahia.

2. Comportamento territorial

Os machos não defenderam um território ao longo do período reprodutivo, pois não permaneceram no mesmo local ao longo dos meses de observação. Entretanto, exibiram defesa de local de vocalização ao longo de uma mesma noite, constatada através de exibição de canto de encontro e dois tipos de sinais visuais observados oportunisticamente: bater o membro posterior (N= 3) e movimento de “apoio” (N= 1), exibidos em poleiro.

Os machos que vocalizavam empoleirados e com estímulo de MA diminuíram a taxa de notas e aumentaram a duração do canto (Tabela 2). Alguns destes machos (n= 4) também exibiram canto de encontro. Os machos empoleirados quando estimulados com ME não apresentaram mudanças significativas no canto, embora tenham emitido canto de encontro (N= 3) ou bateram o membro posterior (n= 1). Quando vocalizando na água, os machos estimulados com ME aumentaram o número

de notas, mas não exibiram canto de encontro ou sinais visuais. Machos na água, quando estimulados com MA, diminuíram a taxa de emissão de notas e aumentaram a duração do canto e a frequência alta (Tabela 2). Alguns destes machos (n= 2) saíram desse micro-habitat e passaram a vocalizar empoleirados na vegetação, um deles também emitiu canto de encontro.

Um macho que vocalizava empoleirado (canto de anúncio de poleiro) às 23:40 h, a 10 cm do espelho d'água, foi observado quando descia do poleiro para a água, enquanto estava sendo gravado. Ao alcançar a água, trocou a vocalização para canto de anúncio dentro d'água.

Tabela 2. Respostas de *H. atlanticus* de acordo com o tipo de “playback” (macho empoleirado - ME e MA – macho na água) e o micro-habitat de vocalização. Valores das médias antes e durante o “playback” de cada variável. DC – duração do canto (ms), NC – número de cantos, NN – número de notas, TN – taxa de notas por segundo, FA – frequência alta (kHz). Valores do teste de Wilcoxon (Z) com as respectivas probabilidades para cada grupo.

	♂ Poleiro X ME	Z (p)	♂ Poleiro X MA	Z (p)	♂ Água X ME	Z (p)	♂ Água X MA	Z (p)
DC	228,83 – 238,16	1,24 (0,21)	229,69 – 266,86	2,43 (0,01)	333,7 – 345,24	1,69 (0,09)	278,33 – 306,94	1,99 (0,047)
NC	5,1 – 3,8	1,43 (0,15)	3,7 – 3,8	0,84 (0,15)	19,82 – 25,64	1,07 (0,29)	8,8 – 9,4	0,51 (0,61)
NN	3,9 – 4	1,22 (0,22)	3,75 – 3,99	1,22 (0,22)	6,02 – 6,34	2,04 (0,04)	4,99 – 5,01	0,18 (0,86)
TN	17,49 – 17	1,78 (0,07)	16,49 – 15,2	2,31 (0,02)	18,16 -18,39	0,62 (0,53)	17,8 - 16,17	2,8 (0,005)
FD	1,85 - 2,14	1,17 (0,24)	2,24 - 2,11	0,89 (0,37)	1,84 - 2,03	0,98 (0,33)	1,37 - 1,27	0,3 (0,77)
FA	7,47 – 8,18	1,33 (0,18)	5,06 – 5,33	0,77 (0,44)	4,79 – 4,77	0,44 (0,66)	4,43 – 4,92	2,8 (0,005)

3. Dimorfismo sexual, desova e acasalamento

Os machos foram significativamente maiores e mais pesados que as fêmeas mesmo quando reprodutivamente maduras (Tabela 3). A massa da desova representou em média 34% da massa da fêmea e variou de 0,3 a 0,8 g ($0,58 \pm 0,14$ g; $n=17$). O diâmetro dos ovos variou de 1,4 a 1,9 mm ($1,59 \pm 0,11$; $N=170$). O total de ovos por desova variou de 160 a 307 (225 ± 37 ; $N=17$). A massa da fêmea foi relacionada positivamente com o diâmetro dos óvulos ($r^2=0,521$; $p<0,05$), mas não foi relacionada nem com o número de óvulos ($r^2=0,14$; $p\geq 0,05$), nem com a massa da desova ($r^2=0,13$; $p\geq 0,05$). O CRC das fêmeas não se relacionou com nenhuma das características da desova (n° de óvulos $r^2=0,1$; $p \geq 0,05$; diâmetro dos óvulos $r^2=0,38$; $p\geq 0,05$; massa da desova $r^2=0,47$; $p\geq 0,05$).

Os machos de *H. atlanticus* vocalizaram com o corpo parcialmente na água ou empoleirados na vegetação, a uma altura máxima de 1,70m (média= $0,70 \pm 0,41$; $n=31$), enquanto as fêmeas foram encontradas comumente empoleiradas na vegetação a uma altura máxima de 1,70 m, muitas delas próximas a machos que vocalizavam empoleirados. Em cinco ocasiões, as fêmeas foram vistas indo em direção a machos que cantavam na água e, entretanto, não foram observados casais em amplexo na natureza.

Contudo, o comportamento de corte foi observado em laboratório. Foram coletados dois machos e uma fêmea e acondicionados em um aquário. O macho que acasalou foi coletado próximo à fêmea e vocalizava em poleiro a 10 cm da água. Sua massa foi de 2,8 g e CRC de 37,96 mm. O outro macho coletado vocalizava na água. Sua massa foi de 2,9 g e CRC de 38,46 mm. A massa da fêmea foi de 1,6 g e CRC de 33 mm. A fêmea levou cerca de duas horas e meia até se aproximar do macho escolhido, sendo que os dois machos vocalizavam com canto de anúncio do tipo dentro da água. O acasalamento ocorreu às 03h00min.

O macho escolhido cantava na água até que a fêmea se aproximou poucos milímetros frente a ele. Ela encostou seu focinho na região gular do macho e passou a mão direita sobre focinho dele. O macho continuou a vocalizar canto de anúncio em uma taxa de emissão menor, durante pouco mais de 30 segundos. A fêmea virou a cabeça para a direita e foi para debaixo do macho, que por fim a amplexou (Figura 3A

a 3D). No amplexo, o macho manteve suas mãos entre os braços e a cabeça da fêmea, enquanto as cloacas do casal permaneceram próximas. Depois de amplexados, o macho perdeu a sua coloração avermelhada do dorso, restando apenas algumas pontuações vermelhas. A fêmea se movimentou um pouco carregando o macho, mas logo ficou imóvel. Aproximadamente 22 minutos depois de amplexados, a fêmea começou a desovar. Pouco antes, a fêmea aparentemente sinalizou com os membros posteriores, arqueando-os. Logo em seguida, o macho moveu o corpo para frente, afastando-o da cloaca da fêmea (Figura 3E). Ao ovipor, a fêmea se movimentou para frente, esfregando o óvulo na cloaca do macho, e retornou a posição inicial (Figura 3F). Estes movimentos se repetiram até que todos os 120 ovos fossem depositados (Figuras 3G a 3I). A deposição dos ovos levou aproximadamente seis minutos.

Tabela 3. Comparação dos valores médios (teste t) da massa e CRC de machos (N=61) e fêmeas (N=25) de *Hypsiboas atlanticus*.

	Macho		Fêmea		Teste t	P
	Média ± DP	Intervalo	Média ± DP	Intervalo		
CRC (mm)	36,9 ± 1,76	33,8 – 41	35,21 ± 1,89	31,21–38,88	3,93	< 0,001
Massa (g)	2,83 ± 0,4	1,7 – 3,3	2,45 ± 0,37	1,7 – 3,3	-4,23	< 0,0001

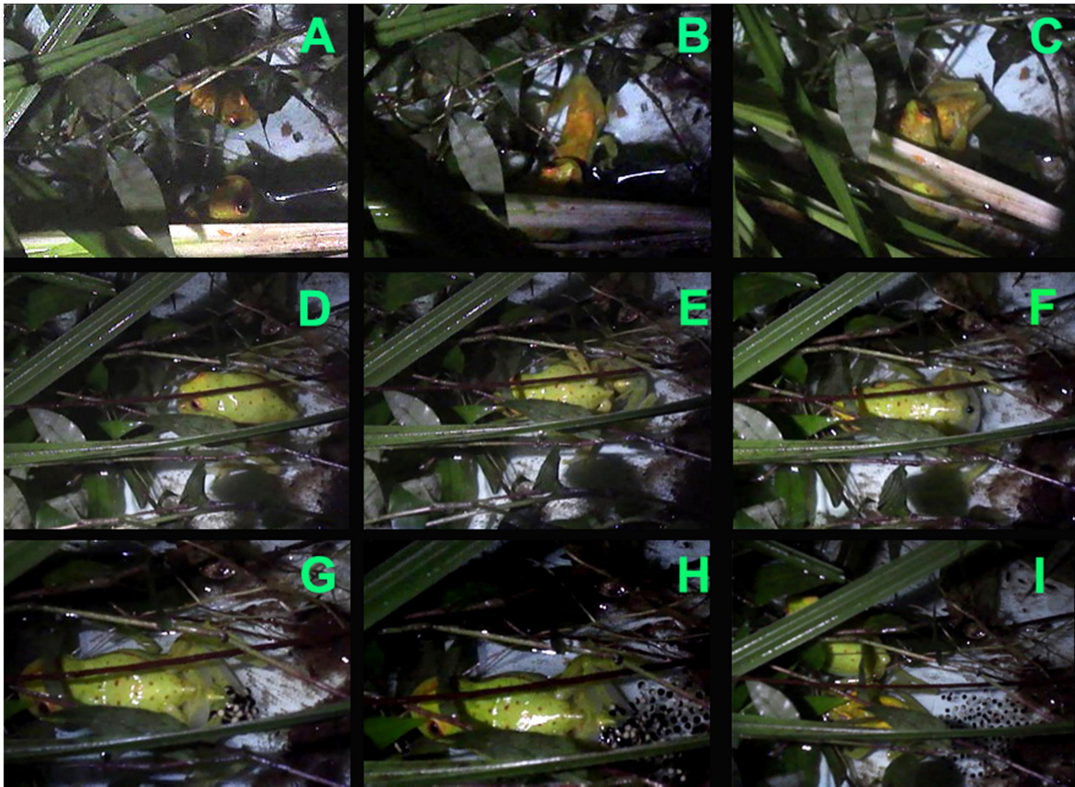


Figura 3: Seqüência de comportamentos durante acasalamento e oviposição de *Hypsiboas atlanticus* registrado em laboratório.

DISCUSSÃO

Hypsiboas atlanticus tem dimorfismo sexual de tamanho pouco usual entre as espécies de anuros, pois as fêmeas apresentaram-se significativamente menores que os machos (Shine, 1979; Monnet & Cherry, 2002). No grupo *Hypsiboas punctatus*, ao menos *Hypsiboas granosus* (Hoogmoedi, 1979) e *Hypsiboas punctatus* (Lutz, 1973) possuem o mesmo padrão de dimorfismo relacionado ao tamanho, embora não seja uma característica comum ao grupo, já que em outras espécies as fêmeas são maiores que os machos, como em *Hypsiboas ornatissimus* e *Hypsiboas sibleszi* (Hoogmoedi, 1979).

Embora não tenha sido observado em ambiente natural, a julgar pela observação em laboratório, *Hypsiboas atlanticus* apresenta modo reprodutivo do tipo 1, no qual a oviposição e o desenvolvimento larval acontece em ambientes lênticos, semelhante ao que ocorre em *Hypsiboas punctatus* (Hödl, 1990; López et al., 2009). O amplexo em *Hypsiboas atlanticus* iniciou logo depois que a fêmea tocou o macho, similar ao observado em *H. punctatus* (Hödl, 1977) e outras espécies de reprodução prolongada (Wells, 1977b; Duellman & Trueb, 1986; Stebbins & Cohen, 1995). *Hypsiboas atlanticus* apresentou modificação no amplexo axilar, com um ou dois dedos posicionados acima do braço da fêmea. Esta variação provavelmente está relacionada ao tamanho relativo do corpo e formato dos machos e fêmeas e modo de ovoposição (Duellman & Trueb, 1986). Além do amplexo, o comportamento exibido durante deposição dos ovos parece estar adaptado à diferença de tamanho entre macho e fêmea. Em espécies com amplexo axilar e deposição de ovos na água, é comum que a fêmea arqueie o corpo e eleve sua cloaca, enquanto que o macho alinha sua cloaca com a da fêmea e ejacule enquanto ela deposita os ovos (Duellman & Trueb, 1986). A fêmea de *H. atlanticus* além de arquear o corpo durante a postura dos ovos, também realizou pequenos movimentos “para frente e para trás”, compensando assim seu tamanho menor.

Dentro de um dado modo reprodutivo pode existir uma tendência a haver: i) correlação positiva entre o tamanho da desova e dos ovos com o tamanho do corpo da fêmea e ii) correlação negativa entre tamanho da desova e tamanho dos ovos em

espécies sem cuidado parental (Duellman & Trueb, 1986). Para *Hypsiboas atlanticus* apenas o tamanho dos ovos foi positivamente correlacionado à massa da fêmea. A quantidade de ovos depositados é bastante variável em *H. atlanticus* (desovas entre 160 e 307 ovos). Como *H. atlanticus* possui reprodução prolongada durante todo o ano, esta variação poderia ser explicada pelo número de desovas que a fêmea produz no mesmo período reprodutivo, pois, para algumas espécies, a segunda desova é sempre menor que a primeira (Kluge, 1981; Howard, 1978).

Hypsiboas atlanticus apresenta o padrão de reprodução prolongado (sensu Wells, 1977b), sendo encontrada em atividade durante todo o ano. Entre os fatores ambientais que afetam o período reprodutivo, a distribuição das chuvas parece ser o mais importante para espécies de anuros tropicais (Donnelly & Guyer, 1994; Bevier, 1997; Gottsberger & Gruber, 2004), acompanhado pela temperatura (Bertoluci, 1998). No entanto, a importância desses fatores é variável nas espécies de uma comunidade (Abrunhosa et al., 2006). A precipitação não foi importante para *H. atlanticus*, talvez por utilizar ambientes aquáticos permanentes para reprodução.

No entanto, a temperatura e a umidade influenciaram a abundância de machos vocalizantes ao longo da noite. No início da noite os machos vocalizaram mais em poleiros do que na água, provavelmente por estarem chegando ao coro. A partir das 20:00 horas, os machos que estavam vocalizando em maior abundância no poleiro passaram a se deslocar em direção a água e, até pouco mais das 21:00 horas, não houve diferença na abundância de machos nos micro-habitats. A partir das 22:00 horas a abundância de machos na água decresce, mas até antes da 01:00 hora, esta abundância continua maior na água. Isso poderia ser explicado por dois fatores: o primeiro está relacionado às condições de temperatura e umidade; o segundo fator pode ser comportamental, já que a água é o sítio de deposição dos ovos.

Embora possa haver embates violentos entre animais, em geral, as disputas freqüentemente são resolvidas antes que haja injúrias (Krebs & Davies, 1996). Em *Hypsiboas atlanticus* não houve defesa de território ao longo do período reprodutivo, mas os machos defenderam o sítio de vocalização durante uma mesma noite, constatado pela vocalização de encontro e sinais visuais. Embora os sinais visuais

utilizados para a defesa de território sejam usados predominantemente por espécies diurnas (Wells 1977a; Duellman & Trueb, 1986; Pough et al., 1998; Hödl & Amézquita 2001), estes também podem ocorrer em espécies noturnas (Amézquita & Hödl, 2004; Toledo et al., 2007), como em *Dendropsophus parviceps* (Boulenger, 1882), cuja emissão de sinais visuais só ocorreu com a proximidade de outro macho (Amézquita & Hödl, 2004). Em *H. atlanticus* a emissão de sinais visuais em interações agressivas não foi exclusiva a machos que respondiam a machos invasores, mas também ocorreram em resposta a “playbacks”.

Em anuros, machos vocalizantes, quando estimulados naturalmente ou por “playback”, podem alterar alguns parâmetros temporais ou espectrais do canto (e.g. Marshall et al., 2003; Martinez-Rivera & Gerhardt, 2008). Em *Hypsiboas atlanticus*, apenas os machos que vocalizavam no poleiro e estimulados por ME não apresentaram modificações no canto de anúncio. Por sua vez, os cantos de encontro só foram observados em machos que vocalizavam em poleiro, e talvez por isso eles não modifiquem os parâmetros do canto de anúncio (quando estimulados com ME) ou apenas diminuam a taxa de emissão de pulsos (quando estimulados com MA). Entretanto, para os machos que vocalizavam na água, quando estimulados por MA, além da mesma alteração nos parâmetros temporais observados nos machos empoleirados, houve aumento da intensidade do som, verificado através do aumento da FA. Já os machos na água, quando estimulados por ME, aumentaram o número de notas, mas não o suficiente para causar alteração significativa na duração do canto ou taxa de emissão de notas. Duas destas alterações podem representar um maior gasto de energia para o macho: o aumento de pulsos e o aumento de intensidade e os dois casos foram registrados para machos que vocalizavam na água, mas em resposta a estímulos distintos (Wells, 2007).

Reconhece-se que a vocalização de anúncio tem dupla função na comunicação de anuros: atrair parceiras e anunciar a sua posição entre os outros machos da mesma espécie (Duellman & Trueb, 1986). Contudo, essa dupla função parece ter pesos diferentes nos dois tipos de canto de anúncio de *Hypsiboas atlanticus*. Até o momento, são reconhecidos 4 tipos de vocalização para *H. atlanticus*: canto de anúncio emitido na água, canto de anúncio emitido em poleiro, canto de encontro e canto de corte. No

entanto, aparentemente o canto de anúncio emitido no poleiro tem maior informação territorial, já que até o momento só foram observados sinais visuais e cantos de encontro nesse tipo de micro-habitat. Além disso, o maior número de machos empoleirados ocorre nas primeiras horas da noite, quando estão estabelecendo seu território. Para *Phyllomedusa nordestina* Caramaschi, 2006, por exemplo, os primeiros horários de atividade foram decisivos no estabelecimento de territórios a ser defendido (Vilaça et. al., 2011). Já o canto de anúncio emitido na água seria mais atrativo para as fêmeas, pois o canto de corte seguiu o mesmo padrão do canto de anúncio na água, exceto pela menor intensidade. Além disso, deslocamentos de fêmeas em direção a machos só foram observados para machos na água. Diante das observações de fêmeas próximas a machos empoleirados, possivelmente estas esperam os machos alcançarem a água para ir ao seu encontro.

No início da noite, os machos de *Hypsiboas atlanticus* vocalizam em poleiro e provavelmente disputam um território que deve incluir o sítio de reprodução na água. Assim, os machos estariam mais sensíveis a presença de outros indivíduos e cantos de encontro e sinais visuais ocorreriam em interações a curta distância. Neste contexto, o deslocamento vertical dos machos vocalizantes acompanhado pela mudança de tipo de canto anúncio é uma interação entre fatores comportamentais e ambientais (temperatura e umidade).

REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- Abrunhosa, P.A.; Wogel, E. & Pombal Jr., J.P. 2006. Anuran temporal occupancy in a temporary pond from the Atlantic Rain Forest, South-Eastern Brazil. *Herpetological Journal* 16: 115-122.
- Amézquita, A. & Hödl, W. 2004. How, When, and Where to Perform Visual Displays: The Case of the Amazonian Frog *Hyla parviceps*. *Herpetologica* 60(4): 420-429.
- Angeloni, L.A.; Schlaepfer, M.A.; Lawler, J.J. & Crooks, K.R. 2008. A reassessment of the interface between conservation and behaviour. *Animal Behaviour* 75: 731-737.
- Arnold, S.J. & Wade M. J. 1984. On the measurement of natural and sexual selection: Applications. *Evolution* 38:720–34.
- Basolo, A.L. & Wagner Jr., W.E. 2004. Covariation between predation risk, body size and fin elaboration in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 87–100.
- Bee, M.A. & Bowling, A. C. 2002. Socially mediated pitch alteration by territorial male bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Journal of Herpetology* 36: 140-143.
- Bee, M.A. & Perrill, S.A. 1996. Responses to conspecific advertisement calls in the green frog (*Rana clamitans*) and their role in male-male communication. *Behaviour* 133 (3/4): 283-301.
- Bee, M.A.; Perrill, S.A. & Owen, P.C. 1999. Size assessment in simulated territorial encounters between male green frogs (*Rana clamitans*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 177-184.
- Bee, M.A.; Perril, S.A. & Owen, P.C. 2000. Male green frogs lower the pitch of acoustical signals in defense of territories: a possible dishonest signal of size. *Behavioral Ecology* 11: 169-177.
- Bernard, M.F. 2007. Predators and mates: conflicting selection on the size of male pacific treefrogs (*Pseudacris regilla*). *Journal of Herpetology* 41 (2): 317-320.
- Bertoluci, J. 1998. Annual patterns of breeding activity in Atlantic Rainforest anurans. *Journal of Herpetology* 32 (4): 607-611.

- Bertoluci, J. & Rodrigues, M.T. 2002. A utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) da Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos da Zoologia* 42 (11): 287-297.
- Bevier, C.R. 1997. Breeding activity and chorus tenure of two neotropical hylid frogs. *Herpetologica* 53: 297–311.
- Blair, W.F. 1958. Mating call in the speciation of anuran amphibians. *The American Society of Naturalists* 92: 27-51.
- Bosch, J. & Marquez, R. 2001. Female courtship call of the Iberian midwife toad (*Alytes cisternasii*). *Journal of Herpetology* 35: 647-652.
- Bucher, T.L.; Ryan, M.J. & Bartholomew, G.A. 1982. Oxygen consumption during resting, calling, and nest building in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Physiological Zoology* 55 (1): 10-22.
- Camurugi, F.; Lima, T.M.; Mercês, E.A. & Juncá, F.A. 2010. Anurans of the Reserva Ecológica da Michelin, municipality of Igrapiúna, state of Bahia, Brazil. *Biota Neotropica* 10 (2): 305-312.
- Cannatella, D.C. 2007. An integrative phylogeny of Amphibia. *In*: Narins, P., & Popper, A. (eds.). *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. Springer-Verlag, New York: 12-43.
- Castellano, S. & Rosso, A. 2006. Variation in call temporal properties and female preferences in *Hyla intermedia*. *Behaviour* 143: 405-424.
- Castellano, S.; Zanollo, V.; Marconi, V. & Berto, G. 2009. The mechanisms of sexual selection in a lek-breeding anuran, *Hyla intermedia*. *Animal Behaviour* 77: 213-224.
- Charif, R.A.; Mitchell, S. & Clark, C.W. 1995. *Canary 1.2.4 user's manual*. Cornell Laboratory of Ornithology, New York, Ithaca, 229p.
- Dimmitt, M.A. & Rubial, R. 1980. Environmental Correlates of Emergence in Spadefoot Toads (*Scaphiopus*). *Journal of Herpetology* 14 (1): 21-29.

- Doherty, J.A. & Gerhardt, H.C. 1894. Evolutionary and neurobiological implications of selective phonotaxis in the spring peeper (*Hyla crucifer*). *Animal Behaviour* 32: 875-881.
- Donnelly, M.A. & Guyer, C. 1994. Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of Neotropical hylid frogs. *Oecologia* 98 (3/4): 291-302.
- Drewry, G.E. & Rand, A.S. 1983. Characteristics of an acoustic community: Puerto Rican frogs of the genus *Eleutherodactylus*. *Copeia* 1983: 941-953.
- Duellman, W.E. & Pyles, R.A. 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. *Copeia* 1983: 639-649.
- Duellman, W.E. & Trueb, L. 1986. *Biology of amphibians*. New York, McGraw-Hill, 670p.
- Faivovich, J. N., Haddad, C.F.B., Garcia, P.C.A., Frost, D.L.R.; Campbell, J.A. & Wheeler, W.C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: Phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294: 1-240.
- Feng, A.S., Narins, P.M., Xu, C., Lin, W., Yu, Z., Qiu, Q., XU, Z & SHEN, J. 2006. Ultrasonic communication in frogs. *Nature* 440: 1-4.
- Ford, L. & Cannatella, D.C. 1993. *The Major Clades of Frogs*. *Herpetological Monographs* 7: 94-117.
- Forrest, T.G. 1994. From sender to receiver: propagation and environmental effects on acoustic signals. *American Zoologist*. 34: 644–654.
- Fouquette, Jr., M. J. 1960. Isolating mechanisms in three sympatric treefrogs in the Canal Zone. *Evolution* 14 (4): 484-497.
- Frost, D.R.; Grant, T.; Faivovich, J.; Bain, R.H.; Haas, A.; Haddad, C.F.B.; de Sá, R.O.; Channing, A.; Wilkinson, M.; Donnellan, S.C.; Raxworthy, C.J.; Campbell, J.A.; Blotto, B.L.; Moler, P.; Drewes, R.C.; Nussbaum, R.A.; Lynch, J.D.; Green, D.M. & Wheeler, W.C. 2006. The Amphibian Tree of Life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1-370.

- Gerhardt, H.C. 1981. Mating call recognition in the green treefrog (*Hyla cinerea*): importance of two frequency bands as a function of sound pressure level. *Journal of Comparative Physiology* 144: 9-16.
- Gerhardt, H.C. 1987. Evolutionary and neurobiological implications of selective phonotaxis in the green treefrog, *Hyla cinerea*. *Animal Behaviour* 35 (5): 1479-1489.
- Gerhardt, H.C. 1988. Acoustic properties used in call recognition by frogs and toads. In: Fritsch, B., Ryan, M.J., Wilczynski, W., Hetherington, T.E., Walkowiak, W., (Eds). *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. John Wiley & Sons, Inc, New York: 455-483.
- Gerhardt, H.C. 1992. Multiple messages in acoustic signals. *Seminars in the Neuroscience* 4:391-400.
- Gerhardt, H.C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 293-324.
- Gerhardt, H.C.; Dyson, M.L. & Tanner, S.D. 1996. Dynamic properties of the advertisement calls of gray tree frogs: patterns of variability and female choice. *Behavioral Ecology* 7: 7-18.
- Gerhardt, H.C. & Huber, F. 2002. *Acoustic communication in insects and anurans*. Chicago: University of Chicago Press, 531 p.
- Gerhardt, H.C. & Mudry, K.M. 1980. Temperature effects on frequency preferences and mating call frequencies in the green treefrog, *Hyla cinerea* (Anura: Hylidae). *Journal of Comparative Physiology A* 137: 1-6.
- Gerhardt, H.C. & Schwartz, J. J. 1995. Interspecific Interactions in Anuran Courtship. In: Heatwole, H. & Sullivan, B.K. (ed.). *Amphibian Biology: Social Behaviour*. Chipping-Norton (Sydney), Surrey Beatty & Sons: 603-632
- Gerhardt, H.C. & Schwartz, J. J. 2001. Auditory tuning, frequency preferences and mate choice in anurans. *In*: Ryan, M.J. (ed.). *Anuran communication*. Smithsonian Institution Press, Washington: 73-85.

- Giacoma, C. & Castellano, S. 2001. Advertisement call variation and speciation in the *Bufo viridis* complex. In: Ryan, M.J. (ed.). Anuran communication. Smithsonian Institution Press, Washington: 205-219.
- Giasson, L.O.M. & Haddad, C.F.B. 2006. Social Interactions in *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) and the Significance of Acoustic and Visual Signals. *Journal of Herpetology* 40 (2): 171-180.
- Girgenrath, M. & Marsh, R.L. 1997. *In vivo* performance of trunk muscles in tree frogs during calling. *Journal of Experimental Biology* 200: 3101-3108.
- Given, M.F. 1999. Frequency alteration of the advertisement call in the carpenter frog *Rana virgatipes*. *Herpetologica* 55: 304-317.
- Gottsberger, B. & Gruber, E. 2004. Temporal partitioning of reproductive activity in a neotropical anuran community. *Journal of Tropical Ecology* 20: 271-280.
- Haddad, C.F.B. & Giaretta, A.A. 1999. Visual and acoustic communication in the Brazilian torrent frog, *Hylodes asper* (Anura, Leptodactylidae). *Herpetologica* 55: 324-333.
- 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: 207-217.
- Haddad, C.F.B.; Toledo, L.F. & Prado, C.P.A. 2008. Anfíbios da Mata Atlântica. São Paulo: Neotropica, 200p.
- Heyer, W.R, Rand, A.S., Cruz, C.A.G.; Peixoto, O. L. & Nelson, C. E. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia*, São Paulo 31: 231-410.
- Hödl, W. 1977. Call Differences and Calling Site Segregation in Anuran Species from Central Amazonian Floating Meadows. *Oecologia* 28: 351-363.
- Hödl, W. 1990. Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. *Fortschritte der Zoologie* 38:41-60.
- Hödl, W. & Amésquita, A. 2001. Visual signalling in anuran amphibians. In: Ryan M. (Ed.), Anuran communication. Smithsonian Institution Press, Washington: 121-141.

- Hoogmoed, M. S. 1979. Resurrection of *Hyla ornatissima* Noble (Amphibia, Hylidae) and remarks on related species of green tree frogs from the Guiana area. Notes on the herpetofauna of Surinam VI. Zoologische Verhandelingen 172: 1–46.
- Howard, R.D. 1978. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. Ecology 59: 789–98.
- Howard, R.D. 1981. Sexual Dimorphism in Bullfrogs. Ecology 62 (2): 303-310.
- Howard, R.D. & J.R. Young. 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. Animal Behaviour 55: 1165-1179.
- IUCN. <http://www.iucnredlist.org/amphibians> (acessado em 25 de maio de 2010).
- Jaeger, R. G. 1976. A possible prey-call window in anuran auditory perception. Copeia 1976: 833-834.
- Juncá, F. A. 1998. Reproductive biology of *Colostethus stepheni* and *Colostethus marchesianus* (Dendrobatidae), with the description of a new anuran mating behavior. Herpetologica 54: 377-387.
- Kime, N. M., Turner, W. R. & Ryan, M. J. 2000. The transmission of advertisement calls in Central American frogs. Behavioral Ecology 11: 71-83.
- Kluge, A.G. 1981. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. Miscellaneous Publications Museum of Zoology. University of Michigan 160: 1–170.
- Krebs, J. R.; Davies, N. B. Introdução à Ecologia Comportamental. São Paulo: Atheneu, 420p.
- Kruse, K.C. 1981. Mating success, fertilization potential, and male body size in the american toad (*Bufo americanus*). Herpetologica 37 (4): 228-233.
- Lardner, B. & bin Lakim, M. B. 2002. Tree-hole frogs exploit resonance effects. Nature 420: 475.
- Lardner, B. & bin Lakim, M. B. 2004. Female call preferences in tree-hole frogs: why are there so many unattractive males? Animal Behaviour 68: 265-272.

- Lingnau, R. & Bastos, R. P. 2007. Vocalizations of the Brazilian torrent frog *Hylodes heyeri* (Anura: Hylodidae): Repertoire and influence of temperature on advertisement call variation. *Journal of Natural History* 41: 1227-1235.
- Lewis, E. R., E. L. Leverenz & Koyama, H. 1982. The tonotopic organization of the bullfrog amphibian papilla, an auditory organ lacking a basilar membrane. *Journal of Comparative Physiology* 145: 437-445.
- Lima, T.M. & Juncá, F.A. 2009. A herpetofauna de serrapilheira da reserva ecológica da Michelin, Ituberá, Bahia, Brasil. *Sitientibus Serie Ciências Biológicas*. 8(3-4): 316-321.
- Lima, A P; Magnusson, W E; Menin, M; Erdtmann, L K; Rodrigues, D J; Keller, C; Hödl, W. 2005. Guia de sapos da Reserva Adolpho Ducke, Amazônia Central, Áttema Design Editorial. 168 p.
- Littlejohn, M. J. 1977. Long-range acoustic communities in anurans: an integrated and evolutionary approach. *In*: Taylor, D.H.; Guttman, S.I. (eds). *The reproductive biology of amphibians*. Plenum, New York: 263-291.
- Loftus-Hills, J.J. & Littlejohn, M.J. 1971. Mating call sound intensities of anuran amphibians. *The Journal of the Acoustical Society of America* 49: 1327-1329.
- López, J. A.; Scarabotti, P. A.; Medrano, M. C. & Ghirardi, R. 2009. Is red spotted green frog (*Hypsiboas punctatus*, Anura: Hylidae) selecting its preys? The importance of prey availability. *International Journal of Tropical Biology and Conservation / Revista de Biología Tropical* 57 (3): 847-857.
- Lutz, B. 1973. *Brazilian species of Hyla*. Univ. Texas Press, Austin, Texas, 260 p.
- Mac Nally, R.C. 1981. On the reproductive energetics of chorusing males: energy depletion profiles, restoration and growth in two sympatric species of *Ranidella* (Anura). *Oecologia* 51 (2): 181-188.
- Magnusson, W.E. & Hero, J.M. 1991. Predation and the evolution of complex oviposition behaviour in Amazon rainforest frogs. *Oecologia* 86: 310-318.

- Márquez, R., Bosch, J. & Eekhout, X. 2008. Intensity of female preference quantified through playback setpoints: call frequency versus call rate in midwife toads. *Animal Behaviour* 75: 159-166.
- Marshall, V. T.; Humfeld, S.C. & Bee, M.A. 2003. Plasticity of aggressive signalling and its evolution in male spring peepers, *Pseudacris crucifer*. *Animal Behaviour* 65: 1223–34.
- Martinez-Rivera, C.C. & Gerhardt, H.C. 2008. Advertisement-call modification, male competition, and female preference in the bird-voiced treefrog *Hyla avivoca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63: 195–208.
- Martins, M. 1993. Observations on the reproductive behaviour in the Smith Frog, *Hyla faber*. *Herpetological Journal* 3:31-34.
- Martins, M.; Pombal Jr., 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: 65-73.
- Martof, B.S. 1953. Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. *Ecology*. 34: 174-195.
- Martof, B.S. 1961. Vocalization as an Isolating Mechanism in Frogs. *American Midland Naturalist* 65(1): 118-126
- Martinez-Rivera, C.C. & Gerhardt, H.C. 2008. Advertisement-call modification, male competition, and female preference in the bird-voiced treefrog *Hyla avivoca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:195–208.
- Monnet, J.M. & Cherry, M.I. 2002. Sexual size dimorphism in anurans. *Proc. Royal Society London B* 269: 2301–7.
- Napoli, M. F., & Cruz, I. C. 2005. The advertisement call of *Hyla atlantica* CARAMASCHI & VELOSA , 1996 , with considerations on its taxonomic status. *Arquivos do Museu Nacional* 63: 283-288.
- Narins, P. M. & Feng, A. S. 2007. Hearing and Sound Communication in Amphibians: Prologue and Prognostication. *In: Narins, P., & A. Popper (eds.). Hearing and*

Sound Communication in Amphibians. Springer handbook of auditory research, New York: 1-11.

Nascimento, F. A. C.; Lima, M.G. ; Skuk, G.O. & Sa, R.O. 2009. The tadpole of *Hypsiboas atlanticus* (Anura, Hylidae) from northeastern Brazil. Iheringia, Série Zoologia 99(4): 431-436.

Owen, P.C. & Tucker, J.K. 2006. Courtship calls and behavior in two species of chorus frogs, genus *Pseudacris* (Anura: Hylidae). Copeia 2006 (1): 137-144.

Parris, K. M.; Velik-Lord, M, & North, J. M. A. 2009. Frogs call at a higher pitch in traffic noise. Ecology and Society 14(1): 25.

Pittman, S.E., Jendrek, A. L., Price, S. J. & Dorcas, M. E. 2008. Habitat selection and site fidelity of Cope's gray treefrog (*Hyla chrysoscelis*) at the aquatic-terrestrial ecotone. Journal of Herpetology 42: 378–385.

Pough, F. H., Andrews, R. M., Cadle, J. E., Crump, M.L., Savitzky, A.H. & Wells, K.D. 1998. Herpetology. New Jersey: Prentice-Hall, Inc. 577p.

Prado, C.P; Uetanabaro, M. & Haddad, C.F.B. 2005. Breeding activity patterns, reproductive modes, and habitat use by anurans (Amphibia) in a seasonal environment in the Pantanal, Brazil. Amphibia-Reptilia 26: 211-221

Preininger, D., Markus, B. & Hödl, w.. 2007. Comparison of anuran acoustic communities of two habitat types in the Danum Valley Conservation Area, Sabah, Malaysia. Salamandra 43: 129-138.

Ptacek, M.B. 1992. Calling sites used by male gray treefrogs, *Hyla versicolor* and *Hyla chrysoscelis*, in sympatry and allopatry in Missouri. Herpetologica 48(4): 373-382.

Ramer, J.D., Jenssen, T.A. & Hurst, C.J. 1983. Size-related variations in the advertisement call of *Rana clamitans* (Anura: Ranidae), and its effect on conspecific males. Copeia 1983: 141-155.

Rohr, D.L. 2010. Influência do micro-habitat na estrutura do canto de anúncio de *Hypsiboas crepitans* Wied-Neuwied, 1824 (Anura: Hylidae) na Serra de São José, Feira de Santana, Bahia, e sua relação com a atenuação do som. Dissertação

(Mestrado em Zoologia), Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, 2010.

- Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. *In*: Frittsch, B. (ed.). *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. John Wiley and Sons, New York: 637-677.
- Ryan, M. J. & Kime, N. M. 2003. Selection on long-distance acoustic signals. *In*: Simmons, A; Fay, R.R. & Popper, A.N (ed.). *Acoustic communication*. Springer Handbook of Auditory Research, New York: 225-274.
- Schiøtz, A. 1973. Evolution of anuran mating calls: ecological aspects. *In*: Vial, J.L. (Ed.). *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*. University of Missouri Press, Columbia: 311-319
- Schwartz, J. J. 2001. Call monitoring and interactive playback systems in the study of acoustic interactions among male anurans. *In*: Ryan, M.J. (ed.). *Anuran communication*. Smithsonian Institution Press, Washington: 183- 204
- Schwartz, J.J; Ressel, S.J. & Bevier, C.R. 1995. Carbohydrate and calling: depletion of muscle glycogen and the chorusing dynamics of the Neotropical treefrog *Hyla microcephala*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37(2): 125-135.
- Shine, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979: 297–306.
- Silva-Filho, I.S. N. & Juncá, F.A. 2006. Evidence of full species status of the neotropical leaf-frog *Phyllomedusa burmeisteri bahiana* (A. Lutz, 1925) (Amphibia, Anura, Hylidae). *Zootaxa* 1113: 51-64.
- Stebbins, R.C. & Cohen, N.W. 1995. *A Natural History of Amphibians*. New Jersey: Princeton University Press, 316p.
- Straughan, I.R. 1973. Evolution of anuran mating calls: bioacoustical aspects. *In*: Vial, J.L. (Ed.). *Evolutionary biology of the anurans: contemporary research on major problems*. University of Missouri Press, Columbia: 321-327.
- Sullivan, B.K. 1982. Significance of size, temperature and call attributes to sexual selection in *Bufo woodhousei australis*. *Journal of Herpetology* 16: 103-106.

- Sullivan, B.K. 1983. Sexual selection in the great plains toad (*Bufo cognatus*). Behaviour 84 (3/4): 258-264.
- Sullivan, B.K. 1984a. Advertisement call variation and observations on breeding behavior of *Bufo debilis* and *B. punctatus*. Journal of Herpetology 18: 406-411.
- Sullivan, B.K. 1984b. Size dimorphism in anurans: a comment. American Naturalist 123: 721-724.
- Sullivan, B.K. & Malmos, K.B. 1994. Call variation in the Colorado River toad (*Bufo alvarius*): behavioral and phylogenetic implications. Herpetologica 50: 146-156.
- Sullivan, B.K. & Wagner, W.E. 1988. Variation in advertisement and release calls, and social influence on calling behavior in the gulf coast toad (*Bufo valliceps*). Copeia, 1988: 1014-1020.
- Tárano, Z. 2001. Variation in male advertisement calls in the neotropical frog *Physalaemus enesefae*. Copeia 2001: 1064-1072.
- Toledo, L.F. & Haddad, C.F.B. 2005. Acoustic repertoire and calling behavior of *Scinax fuscomarginatus* (Anura, Hylidae). Journal of Herpetology 39 (3): 455-464.
- Toledo, L.F., Araújo, O.G.S., Guimarães, L.D., Lingnau, R. & Haddad, C.F.B. 2007. Visual and acoustic signaling in three species of Brazilian nocturnal tree frogs (Anura, Hylidae). Phyllomedusa 6(1): 61-68.
- Vasconcelos, T.S; Santos, T.G. & Haddad, C.F.B. 2006. Amphibia, Anura, Hylidae, *Hypsiboas punctatus*: Distribution extension and filling distribution gaps. Check List 2006: 2(2).
- Vilaça, T.R.A.; Silva, J.R.S & Solé, M. 2011. Vocalization and territorial behaviour of *Phyllomedusa nordestina* Caramaschi, 2006 (Anura: Hylidae) from southern Bahia, Brazil. Journal of Natural History 45: 1823-1834.
- Wagner Jr., W.E. 1989. Assessment, and frequency alteration in Blanchard's cricket frog. Behavioral Ecology and Sociobiology 25(6): 429-436.
- Wagner Jr., W.E. 1992. Deceptive or honest signalling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. Animal Behavior 44: 449-462.

- Welch, A.M.; Semlitsch, R.D. & Gerhardt, H.C. 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male gray tree frogs. *Science* 280: 1928-1930.
- Wells, K.D. 1977a. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). *Ecology* 58: 750-762.
- Wells, K.D. 1977b. The social behaviour of anuran amphibians. *Animal Behavior* 25: 666-693.
- Wells, K. D. 1977c. The courtship of frogs. *In* Taylor, D. H. & Guttman, S. I. (eds.). *The reproductive biology of amphibians*. Plenum Press, New York: 233–262.
- Wells, K.D. 1978. Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behaviour. *Animal Behavior* 26: 1051-1063.
- Wells, K.D. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior. *In*: Fritsch, B., Ryan, M.J., Wilczynski, W., Hetherington, T.E., Walkowiak, W., (Eds). *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. John Wiley & Sons, Inc, New York: 433–54.
- Wells, K. D. 2007. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago: The University of Chicago Press, 1148p.
- Wells, K.D. & Schuartz, J.J. 1984. Vocal communication in a neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: Aggressive calls. *Behaviour* 32: 405-420.
- Wells, K.D. & Schuartz, J.J. 2007. The behavioral ecology of anuran communication. *In* Narins, P.M.; Feng, A.S.; Fay, R.R. & Popper, A.N. (ed.). *Hearing and Sound Communication in Amphibians*. Springer handbook of auditory research, New York: 44–86.
- Wilczynski, W. & Chu, J. 2001. Acoustic communication, endocrine control, and neurochemical systems of the brain. *In*: Ryan, M.J. (ed.). *Anuran communication*. Smithsonian Institution Press, Washington: 23–35.
- Wiley, R. H. 2009. Signal transmission in natural environments. *In*: Squire, L. R. (ed.). *Encyclopedia of Neuroscience*, Volume 8, Elsevier, Oxford: 827-832.

- Wiley, R. H. & Richards, D. G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3: 69-94.
- Woolbright, L. L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran Amphibia. *American Naturalist* 121: 110–119.
- Wollerman, L. 1998. Stabilizing and directional preference of female *Hyla ebraccata* for calls differing in static properties. *Animal Behaviour* 55: 1619-1630.
- Ziegler, L.; Arim, M. & Narins, P.M. 2011. Linking amphibian call structure to the environment: the interplay between phenotypic flexibility and individual attributes. *Behavioral Ecology* 3: 520-526.
- Zimmerman B.L. 1994. Audio-strip transects. In: Heyer, W.R.; Donnelly, M.A. McDiarmid; R.W. Hayek, L.C. & Foster M.S. (eds.). *Measuring and Monitoring Biological Diversity: Standard Methods for Amphibians*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.: 99-108.
- Zug, G. R., Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. 2001. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. San Diego: Academic Press, 630p.
- Zweifel, R. G. 1968. Effects of temperature, body size, and hybridization on mating calls of toads, *Bufo americanus* and *Bufo woodhousii fowleri*. *Copeia* 1968: 269-285.