

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**Influência do Micro-Hábitat 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**

DAVID LUCAS ROHR

ORIENTADORA: FLORA ACUÑA JUNCÁ

Feira de Santana - BA

2010

DAVID LUCAS ROHR

**INFLUÊNCIA DO MICRO-HÁBITAT NA ESTRUTURA
DO CANTO DE ANÚNCIO DE *HYPYSIBOAS CREPITANS*
WIED-NEUWIED, 1824 (ANURA: HYLIDAE) NA SERRA
DE SÃO JOSÉ, FEIRA DE SANTANA, BAHIA, E SUA
RELAÇÃO COM A ATENUAÇÃO DO SOM**

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

Orientadora: Prof. Dra. Flora Acuña Juncá

Feira de Santana

2010

Agradecimentos

À professora Dra. Flora Acuña Juncá, por ter sido uma excelente orientadora, por ter aceitado me orientar mesmo sem me conhecer (espero que não tenha se arrependido), por ter me apoiado e dado força nos momentos de dificuldade durante o mestrado, por estar sempre à disposição para me ajudar quando necessário, por ter me ensinado muito sobre anuros, vocalizações e pesquisa em geral e por ter tido tanta paciência comigo.

À minha família Gunde, Ferdinand e Lucia, por todo amor, apoio e compreensão. Vocês são a coisa mais importante da minha vida.

A todos que ajudaram de alguma forma no trabalho de campo: Ednei, Dulce, Filipe, Tito, Thiago, Isana, July, Bruna, Alana, Janete, Airan, Mazinho, Gutembergue (espero não estar esquecendo ninguém) e especialmente a Welber, por ter ido tantas vezes a campo comigo e com tanta disposição, sem sua ajuda não seria possível terminar as coletas.

À Alana, por sua amizade, companheirismo e compreensão. Você em pouco tempo se tornou muito importante na minha vida e sem você do meu lado teria sido ainda mais difícil fazer esta dissertação. Agradeço também pelas correções ortográficas e ajuda na formatação.

Aos amigos/irmãos do C.R.A: Bruno, Guga, Fausto, Feijão, Lapa, Riquinho, Leo, Mario, Urêa e Cosmo.

Aos meus colegas de turma do mestrado, por serem todos tão legais e loucos e por vários terem se tornado verdadeiros amigos. Foi muito bom conhecer todos vocês. Sem esquecer do pessoal das turmas seguintes.

Aos cachorros lindos Brahma, Heineken, Leão e Suellen que dividiram a casa comigo e, mesmo me dando tanto trabalho, amo muito a todos.

A todos do Laboratório de Animais Peçonhentos e Herpetologia da UEFS.

A todos os professores que tive na UFPE e UEFS por terem me ensinado tanto.

Ao pessoal do tênis que foi muito importante nos momentos de descontração.

A Antonio, Lukas, Rita, Denise, Aarão, Giovani, David, Arnaldo, Karol, Igor, Escobar, Sofia, Suellen, Eliza, Juju, Thais, Paulinha, Dilson.

À CAPES pela bolsa de mestrado.

A todas as pererecas gravadas. Sem vocês não existiria esta dissertação. Aproveito para pedir desculpas pelo incomodo que eu possa ter causado.

Índice

I – Contextualização Teórica.....	01
1. Variações das características acústicas associadas à temperatura.....	02
2. Variações das características acústicas associadas à morfologia.....	04
3. Variações das características acústicas associadas ao hábitat.....	06
4. Pressão seletiva, variação acústica e relevância no processo evolutivo.....	07
5. Seleção sexual e comunicação acústica em anuros.....	09
6. Seleção sexual estabilizadora e direcional.....	11
7. Propagação do som: atenuação e degradação.....	14
8. Fatores que influenciam a propagação do som.....	15
9. Seleção ambiental.....	17
II – Manuscrito para apreciação.....	22
Resumo.....	24
Abstract.....	25
Introdução.....	26
Material e Métodos.....	28
Resultados.....	31
Discussão.....	33
Agradecimentos.....	37
Referências Bibliográficas.....	37
Legenda das Figuras.....	44
Tabelas.....	45
Figuras.....	46

Apêndices.....	51
III – Referências Bibliográficas.....	55
IV – Anexo.....	71

I - Contextualização Teórica

As vocalizações são o principal meio de comunicação para a maioria dos anuros (Pough et al., 2001) e muitas espécies podem emitir mais de um tipo de canto, utilizados em diferentes contextos comportamentais (Gerhardt, 1994). Emitido pelos machos, o canto de anúncio é a vocalização mais comum e estudada e sua principal função é atrair as fêmeas para o acasalamento (Gerhardt, 1994). Esta função é conhecida desde a primeira metade do século XX (Rand, 2001), mas cada vez mais tem se tornado clara a quantidade de informação que estas vocalizações podem conter (Pough et al., 2001). O canto de anúncio pode também apresentar a função de mediar as interações agressivas entre os machos (Gerhardt, 1994), sua intensidade pode informar sobre a distância do sinalizador (Wilczynski & Brenowitz, 1988) e, em algumas espécies, a frequência dominante sobre o tamanho corpóreo do macho (Wagner, 1989). Há também evidências que diferenças na estrutura do canto possibilitam a identificação individual (Davis, 1987).

Os cantos de anúncio das diferentes espécies podem diferir de várias maneiras através de suas características espectrais (e.g. frequência) e temporais (e.g. duração do canto, intervalo entre cantos, taxa de pulsos) (Pough et al., 2001). Muitas destas características são importantes para o reconhecimento da espécie (Gerhardt, 1994), principalmente entre espécies simpátricas. Além destas diferenças inter-específicas existe uma considerável variação intra-específica (Blair, 1958; Ramer et al., 1983; Sullivan, 1989; Penna & Veloso, 1990; Sullivan & Malmos, 1994; Howard & Young, 1998). Os cantos de uma mesma espécie podem apresentar variação entre diferentes populações (Sullivan, 1989; Sullivan & Malmos, 1994), entre indivíduos de uma mesma população (Blair, 1958; Ramer et al., 1983; Sullivan & Malmos, 1994; Howard &

Young, 1998) e também entre os cantos do mesmo indivíduo (Blair, 1958; Howard & Young, 1998). O grau de variabilidade das características do canto também pode variar inter e intra-especificamente (Castellano & Giacoma, 1998; Howard & Young, 1998; Wollerman, 1998; Tárano, 2001; Márquez et al., 2008), tornando o reconhecimento destas variações relevantes para o entendimento da comunicação deste grupo de anfíbios e, especialmente, sobre os processos evolutivos que atuaram ou estão atuando na modulação de suas vocalizações (Gerhardt & Huber, 2002).

1. Variações das características acústicas associadas à temperatura

Como anuros são animais ectotérmicos, é esperado que características acústicas do seu canto sejam afetadas pela temperatura (Duellmen & Trueb, 1986). A temperatura pode exercer influência sobre diversas características do canto de anúncio dos anuros e essa relação é geralmente mais freqüente nas características temporais (Ryan, 1988), especialmente àquelas que dependem diretamente da atividade muscular cíclica, como taxa de repetição de canto e taxa de repetição de pulso (Sullivan, 1982; Girgenrath & Marsh, 1997). Das muitas mudanças nas funções fisiológicas associadas a flutuações na temperatura, aquelas que afetam músculos esqueléticos são particularmente conspícuas (Navas & Bevier, 2001). Altas taxas de cantos em anuros são alcançadas por taxas de contrações musculares igualmente altas, incluindo os músculos oblíquos internos e externos do tronco (Navas & Bevier, 2001). Esses músculos são caracterizados por uma alta densidade de mitocôndrias e capilares (Ressel, 1996), alta atividade de enzimas envolvidas na produção de ATP (Bevier, 1995), composição de fibras musculares especializadas para a atividade aeróbica (Taigen et al., 1985), contrações com propriedades temporais que aparentam aumentar a produção de energia (Girgenrath & Marsh, 1997) e diminuição significativa nas reservas de glicogênio durante o canto

(Bevier, 1997). Todas estas características estão relacionadas a músculos propícios a serem afetados pela temperatura (Navas & Bevier, 2001), pois uma redução na temperatura corpórea afetará a capacidade da mitocôndria de liberar ATP, reduzirá a velocidade de contração no músculo e por último limitará a geração de energia (Navas et al., 1999). Além disso, os processos temporais no sistema nervoso dos ectotérmicos geralmente são dependentes da temperatura (Walker, 1975).

Um grande número de estudos demonstra uma influência positiva da temperatura sobre a **taxa de repetição de pulsos** (Snyder & Jameson, 1965; Zweifel, 1968; Forester, 1973; Ralin, 1977; Gerhardt, 1982; Sullivan, 1982; Gayou, 1984; Sullivan, 1984; Robertson, 1986; Arak, 1988; Sullivan & Wagner, 1988; Sinsch & Joermann, 1989; Sullivan, 1989; Wagner, 1989; Krupa, 1990; Penna & Veloso, 1990; Sullivan & Hinshaw, 1990; Sullivan, 1992; Sullivan & Malmos, 1994; Roberts & Wardell-Johnson, 1995; Sullivan et al., 1996; Castellano & Giacoma, 1998; Howard & Young, 1998; Castellano et al., 1999; Castellano et al., 2000; Sullivan et al., 2000; Castellano et al., 2002; Friedl & Klump 2002; Lüddecke & Sánchez, 2002; Smith et al., 2003; Bernal et al., 2005; Gerhardt, 2005; Castellano & Rosso, 2006; Castellano et al., 2009) e sobre a **taxa de repetição de canto** (Belis, 1957; Zweifel, 1959; Snyder & Jameson, 1965; Zweifel, 1968; Brown & Brown, 1977; Ralin, 1977; Gayou, 1984; Sullivan, 1984; Robertson, 1986; Arak, 1988; Sullivan & Wagner, 1988; Sinsch & Joermann, 1989; Wagner, 1989; Sullivan & Hinshaw, 1990; Navas & Bevier, 2001; Friedl & Klump 2002; Castellano & Rosso, 2006; Castellano et al., 2009). Por outro lado, a relação entre a temperatura e a duração do canto é inversa, ou seja, geralmente ocorre uma diminuição da duração do canto quando há aumento da temperatura (Belis, 1957; Snyder & Jameson, 1965; Zweifel, 1968; Forester, 1973; Schneider, 1974; Brown & Brown, 1977; Ralin, 1977; Gerhardt & Mudry, 1980; Gayou, 1984; Sullivan, 1984;

Sullivan & Wagner, 1988; Sinsch & Joermann, 1989; Sullivan, 1989; Wagner, 1989; Krupa, 1990; Penna & Veloso, 1990; Sullivan & Hinshaw, 1990; Sullivan, 1992; Sullivan et al., 1996; Castellano et al., 1999; Castellano et al., 2000; Navas e Bevier, 2001; Castellano et al., 2002; Friedl & Klump 2002; Lüddecke & Sánchez, 2002; Smith et al., 2003; Larson, 2004; Castellano & Rosso, 2006; Castellano et al., 2009). Assim, o aumento da temperatura parece promover uma emissão de cantos mais curtos, mas com alta taxa de repetição e alta taxa de pulsos por segundo.

2. Variações das características acústicas associadas à morfologia

Enquanto os parâmetros temporais são mais dependentes da fisiologia e comportamento do anuro e conseqüentemente da temperatura, os parâmetros espectrais sofrem restrições morfológicas, sendo geralmente dependentes do tamanho corpóreo do indivíduo (Ryan, 1985; Ryan, 1988; Castellano & Giacoma, 1998). A frequência dominante do canto depende da frequência de ressonância das cordas vocais e, conseqüentemente, é influenciada pelo seu tamanho, tensão e massa (Ryan, 1986; Ryan, 1988; Ryan, 1990; McClelland et al., 1996; Gerhardt & Huber, 2002). Como existe uma correlação positiva entre tamanho corpóreo do indivíduo e comprimento/massa das cordas vocais, os machos maiores tendem a cantar em frequências mais baixas (Ryan, 1988). A frequência dominante é correlacionada negativamente com o volume de várias estruturas associadas na produção do canto, como as cordas vocais, cartilagem aritenóide, cartilagem basal, músculo constritor e músculo dilatador. (McClelland et al., 1996). Neste contexto, uma correlação negativa significativa entre o tamanho corpóreo (medido através do comprimento rostro-cloacal e/ou peso do indivíduo) e a frequência dominante do canto de anúncio tem sido encontrada para um grande número de espécies (Blair, 1958; Zweifel, 1959; Porter, 1964; Snyder & Jameson, 1965; Zweifel, 1968;

Oldham & Gerhardt, 1975; Ryan, 1980; Gerhardt, 1982; Sullivan, 1982; Duellman & Pyles, 1983; Ramer et al., 1983; Zimmerman, 1983; Forester & Czarnowsky, 1985; Narins & Smith, 1986; Robertson, 1986; Given, 1987; Arak, 1988; Asquith et al., 1988; Ryan, 1988; Sullivan & Wagner, 1988; Morris & Yoon, 1989; Sullivan, 1989; Wagner, 1989; Krupa, 1990; Penna & Veloso, 1990; Ryan et al., 1990b; Sullivan & Hinshaw, 1990; Stewart & Rand, 1991; Keddy-Hector et al., 1992; Sullivan 1992; Cherry, 1993; Howard & Palmer, 1995; Márquez, 1995; Roberts & Wardell-Johnson, 1995; Wagner & Sullivan, 1995; Sullivan et al., 1996; Giacoma et al., 1997; McClelland et al., 1997; Castellano & Giacoma, 1998; Dyson et al., 1998; Howard & Young, 1998; Wollerman, 1998; Castellano et al., 1999; Given, 1999; Bee et al., 2000; Castellano et al., 2000; Sullivan et al., 2000; Navas & Bevier, 2001; Tárano, 2001; Bee, 2002; Bee & Bowling, 2002; Castellano et al., 2002; Friedl & Klump 2002; Lodé & Jaques, 2003; Smith & Roberts, 2003; Smith et al., 2003; Larson, 2004; Bernal et al., 2005; Giasson & Haddad; 2006; Rosso et al., 2006; Poole & Murphy, 2007; Taylor et al., 2007; Márquez et al., 2008; Castellano et al., 2009).

No entanto, a variação inter e intra-específica que ocorre na frequência dominante não pode ser totalmente atribuída ao tamanho corpóreo. As poucas espécies que produzem frequências muito mais baixas que as esperadas para seu tamanho, apresentam massa fibrosa associada às cordas vocais ou massas fibrosas separadas que vibram em conjunto ou independentemente das cordas vocais (Ryan, 1988; Ryan & Drewes, 1990). A pressão de ar desenvolvida durante a vocalização e o tamanho e formato da cavidade bucal e saco vocal também são envolvidas na variação das características espectrais (Duellman & Trueb, 1986). Além disso, a frequência do canto também pode ser modificada, alterando a tensão das cordas vocais, através da contração ou relaxamento dos vários músculos associados à laringe (Ryan, 1988), mudando o

formato da cartilagem aritenóide ou sua posição relativa às cordas vocais (Ryan, 1988; Ryan & Drewes, 1990).

Em alguns estudos foram encontradas relações entre tamanho e frequência dominante que divergiram bastante em seu coeficiente de determinação para a mesma espécie de anuro e até mesmo para a mesma população (Zweifel, 1968; Sullivan, 1983; Krupa, 1990; Sullivan, 1992; Howard & Young, 1998), também sendo detectadas inclinações de retas significativamente diferentes entre esta correlação para espécies filogeneticamente próximas (Sullivan et al., 2000). Isto porque a variação na relação entre tamanho corpóreo e frequência dominante pode estar relacionada também a interações sociais e/ou estado motivacional; machos de algumas espécies podem diminuir sua frequência dominante quando estimulados com o canto de outros machos (Ramer et al., 1983; Wagner, 1989; Bee & Perril, 1996; Howard & Young, 1998; Bee et al., 2000; Bee & Bowling, 2002; Burmeister et al., 2002).

3. Variações das características acústicas associadas ao hábitat

No entanto, para algumas espécies não foi encontrada relação entre tamanho e frequência dominante (Sullivan, 1984; Sullivan & Malmos, 1994; Lardner & Lakim, 2004; Lingnau & Bastos, 2007), como por exemplo, *Metaphrynella sundana* (Peters, 1867), espécie da família Microhylidae. Os machos desta espécie utilizam as propriedades ressonantes de buracos em troncos de árvores para aumentar a intensidade do canto, aumentando o alcance do som e a probabilidade de atrair uma fêmea. Para melhor explorar a ressonância da cavidade, os machos são capazes de ajustar parcialmente sua frequência dominante para aproximar a sintonia ideal para o tamanho do buraco e a coluna d'água dentro dele, sendo as frequências altas mais compatíveis

aos buracos mais rasos, uma vez que a frequência ótima de ressonância é relacionada inversamente com o tamanho da coluna de ar (Lardner & Lakim, 2002).

A diminuição da frequência dominante durante os encontros agonísticos e a capacidade de *Metaphrynella sundana* ajustar parcialmente sua frequência para melhor explorar a ressonância das cavidades de árvores comprova que pelo menos machos de algumas espécies são capazes de modular parcialmente sua frequência dominante e que outros fatores, além do tamanho corpóreo, podem estar envolvidos na variação de frequência.

Outro fator que parece apresentar alguma influência sobre a frequência dominante das vocalizações dos anuros é o barulho do ambiente (Lardner & Lakim, 2004; Preininger et al., 2007). Espécies das proximidades de água corrente produzem frequências mais altas, enquanto a água corrente produz um barulho de frequência baixa (Preininger et al., 2007). Corredeiras rápidas e cachoeiras produzem sons de baixa frequência que podem exercer ou ter exercido uma pressão seletiva sobre espécies que utilizam comunicação acústica nestes habitats (Feng et al., 2006). Ao menos em *Odorrana tormota* (Wu, 1977), espécie de anuro que habita ambientes de correnteza, ocorre uma comunicação ultra-sônica, antes detectada apenas para vertebrados em alguns grupos de mamíferos (cetáceos, microchirópteros e alguns roedores) (Feng et al., 2006). Os cantos de frequência alta podem sobressair ao barulho que ocorre em ambiente das águas correntes, cujos espectrogramas apresentam maior intensidade nas frequências baixas e baixa intensidade nas frequências altas (Preininger et al., 2007).

4. Pressão seletiva, variação acústica e relevância no processo evolutivo

Para entender a variação inter e intra-específica nas vocalizações dos anuros que vão além de suas restrições fisiológicas e morfológicas, associadas à temperatura e ao

tamanho corpóreo respectivamente, é necessária a compreensão das possíveis pressões seletivas envolvidas na evolução da comunicação acústica deste grupo. Vários pesquisadores têm se dedicado ao estudo da comunicação acústica em populações contemporâneas, uma vez que elas podem identificar os tipos de pressão seletiva que provavelmente foram importantes em gerar ou manter certas mudanças (Gerhardt & Huber, 2002).

Diferenças significativas já foram encontradas para diversas características acústicas entre populações da mesma espécie (Ryan & Wilczynski, 1991; Ryan et al., 1996; Castellano et al., 1999). A variação geográfica em sistemas de comunicação pode testemunhar a importância da história evolutiva recente, destacando o potencial das diferenças encontradas para o processo de especiação (Gerhardt & Huber, 2002). No entanto, as diferenças encontradas entre populações da mesma espécie já foram associadas às condições ambientais (Castellano et al., 2000), seleção sexual (Gerhardt, 1994), deslocamento de caractere reprodutivo para evitar sobreposição acústica entre espécies (Fouquette, 1975; Márquez & Bosch, 1997), mudanças pleiotrópicas com variação geográfica no tamanho corpóreo (Ryan & Wilczynski, 1991) e necessidade de melhor transmissão associada ao ambiente de ocorrência (Ryan et al., 1990a). A variação no sinal acústico também pode resultar da seleção para evitar detecção e localização por predadores e/ou parasitas que utilizam orientação acústica, tendo em vista que os mesmos podem ser comuns em uma área e não em outras (Gerhardt & Huber, 2002). Já foram encontrados diversos predadores de anuros como morcegos, corujas, alguns marsupiais, além de outros anuros que se utilizam do canto de anúncio para encontrar suas presas (Jaeger, 1976; Ryan, 1985).

5. Seleção sexual e comunicação acústica em anuros

Um dos fatores que vem sendo bastante estudado na evolução da comunicação acústica é a seleção sexual. Como a maioria das vocalizações dos anuros tem o potencial de afetar o sucesso reprodutivo, logo ela está sujeita a seleção sexual (Gerhardt, 1994). Vários estudos tentaram mostrar a preferência das fêmeas por determinadas características do canto de anúncio dos machos, indicando, portanto, a seleção sexual como um “modulador” na comunicação acústica dos anuros. Considerando a influência do tamanho corpóreo sobre a frequência dominante, Wilbur et al. (1978) propuseram a hipótese que fêmeas usariam a frequência dominante dos cantos de anúncio para discriminar o tamanho corpóreo dos machos; a escolha por frequências baixas seria um bom mecanismo para selecionar machos grandes (Wilbur et al., 1978). Estudos posteriores detectaram a preferência da fêmea por frequências dominantes mais baixas nos cantos de anúncio das respectivas espécies (Ryan, 1980; Forester & Czarnowsky, 1985; Robertson, 1986; Ryan & Wilczynski, 1988; Morris & Yoon, 1989; Orense & Tejedo-Madueño, 1990; Ryan et al., 1990b; Ryan & Keddy-Hector, 1992; Ryan et al., 1992; Sullivan, 1992; Howard & Palmer, 1995; Jennions et al., 1995; Márquez, 1995; Giacoma et al., 1997; Márquez & Bosch, 1997; Castellano & Giacoma, 1998; Howard & Young, 1998; Wollerman, 1998; Burmeister et al., 2002; Lodé & Jaques, 2003; Lardner & Lakim, 2004; Poole & Murphy, 2007; Taylor et al., 2007). Além disso, algumas pesquisas demonstraram que as fêmeas preferem os machos grandes (Wilbur et al., 1978; Ryan, 1980; Ryan, 1983; Robertson, 1986; Morris, 1989), enquanto outras indicaram que os machos grandes apresentam vantagem reprodutiva na natureza (Morris & Yoon, 1989; Orense & Tejedo-Madueño, 1990; Wollerman, 1998; Poole & Murphy, 2007). Essa possível seleção sexual já foi relacionada ao fato de machos maiores apresentarem genes melhores (Woodward, 1987; Woodward et al.,

1988), controlarem melhor os recursos disponíveis para reprodução e desenvolvimento do girino (Howard, 1978) ou fertilizarem maior número de ovos (Ryan, 1983; Ryan, 1985; Robertson, 1990; Bourne, 1993).

Em algumas espécies, fêmeas maiores mostraram uma preferência significativamente maior por cantos de frequência dominante baixa (Ryan et al., 1992; Jennions et al., 1995; Márquez & Bosch, 1997; Castellano & Giacoma, 1998); em outras espécies, a fêmea optou por frequências equivalentes a machos de tamanho ideal em relação ao seu tamanho (Robertson, 1990; Bourne, 1993). Como na maioria dos anuros a fertilização é externa, estas preferências estariam associadas à eficiência de fertilização (Ryan, 1985; Robertson, 1990), pois diferenças acentuadas no tamanho entre o macho e a fêmea podem reduzir o número de ovos fertilizados (Castellano et al., 1999), machos muito pesados podem destruir parte da oviposição ou afogar a fêmea durante o amplexo e machos pequenos podem ter reservas de esperma reduzidas (Robertson, 1990).

No entanto, existe controversa sobre a seleção sexual através da frequência dominante. Outra explicação possível para a escolha por frequências baixas pelas fêmeas está relacionada ao sistema auditivo periférico da fêmea (Wollerman, 1998). O pareamento entre as características espectrais do canto de anúncio e a sintonia do sistema auditivo é um fator importante na manutenção do isolamento reprodutivo entre as espécies por facilitar o reconhecimento inter-específico (Blair, 1964). Como existe uma variação intra-específica nos valores dos parâmetros do canto de anúncio e as fêmeas podem demonstrar preferência por certos valores, a utilização de características espectrais para escolha intra-específica sugere que, por analogia à escolha inter-específica, a fêmea poderá escolher machos cujo canto de anúncio apresente uma frequência dominante mais próxima a sintonia ideal do seu sistema auditivo periférico

(Ryan et al., 1990b; Ryan & Rand, 1993). Existe uma correlação negativa entre o tamanho corpóreo e a sintonia do sistema auditivo da fêmea (Ryan et al., 1992), especialmente a melhor frequência excitatória da papila basal (Wilczynski et al., 1984). Como na maioria das espécies de anuros as fêmeas são maiores que os machos, sua morfologia deve ser sintonizada em frequências mais baixas (Orense & Tejedo-Madueño 1990). Surge-se então a teoria que os machos exploram a tendência pré-existente do sistema auditivo periférico das fêmeas que possuem uma papila basal sintonizada em frequências baixas (Ryan et al., 1990b).

6. Seleção sexual estabilizadora e direcional

Outro fator que deve ser levado considerado é a diferença na estereotipia entre os diferentes parâmetros das vocalizações das espécies. A partir do coeficiente de variação individual (CVI), as características das vocalizações de animais que se utilizam de comunicação acústica podem ser agrupadas como estáticas e dinâmicas (Gerhardt, 1991; Wollerman, 1998). Para os anuros, a frequência dominante e a taxa de repetição de pulso geralmente apresentam CVI baixos, sendo consideradas características estáticas (Castellano & Giacoma, 1998; Howard & Young; 1998; Wollerman, 1998; Tárano, 2001; Márquez et al., 2008), enquanto a taxa de repetição de canto e a duração do canto geralmente apresentam coeficientes de variação individual mais altos (Castellano & Giacoma, 1998; Howard & Young; 1998; Tarano, 2001; Márquez et al., 2008) e, portanto, são características dinâmicas. Alguns pesquisadores têm defendido que diferentes características do mesmo canto podem sofrer distintas pressões seletivas; as fêmeas exibiram uma seleção estabilizadora para os caracteres estáticos e seleção direcional para os dinâmicos (Gerhardt, 1991; Castellano & Giacoma, 1998; Wollerman, 1998; Castellano et al., 2002; Gerhardt & Huber, 2002). Essa hipótese

sugere que, durante a co-evolução dos sinalizadores e receptores, caracteres espectrais e temporais finos (frequência dominante e taxa de pulso) adquiriram a função de reconhecimento da espécie. Esse tipo de seleção aumentou a estereotipia do parâmetro, reforçando as restrições morfofisiológicas pré-existentes (Rosso et al., 2006). Por outro lado, em algumas espécies, as fêmeas apresentam preferência por frequências próximas à média da população (Gerhardt, 1974; Gerhardt, 1982; Sullivan, 1983; Sullivan & Leek, 1986; Arak, 1988; Sullivan, 1992; Cherry, 1993; Wagner & Sullivan, 1995; Dyson et al., 1998). A preferência por extremos como frequência dominante muito abaixo da média da população pode aumentar o risco de um cruzamento inter-específico (Wollerman, 1998). A influência deste risco sobre a estrutura do canto é corroborada por estudos que mostram um deslocamento de caracteres reprodutivos entre populações da mesma espécie, que ocorrem em localidades diferentes e que podem apresentar espécies simpátricas com cantos de anúncio similar, resultando em variação geográfica. Assim, a estrutura do canto dos machos pode variar entre populações da mesma espécie pela pressão exercida em uma delas por cantos similares de outras espécies (Fouquette, 1975). Por exemplo, fêmeas do gênero *Alytes* (Wagler, 1830) mostraram preferência direcional apenas na ausência de espécie simpátrica, que venha causar uma sobreposição em características distantes da média da população (Márquez & Bosch 1997).

Enquanto as pressões seletivas (direcional ou estabilizadora) agindo sobre a evolução das características espectrais é bastante discutível, as pressões sobre os parâmetros temporais parecem ser mais consistentes. As pesquisas realizadas com a taxa de repetição de pulso (característica estática) mostram uma preferência das fêmeas por cantos que apresentam valores próximos das médias de sua população ou espécie (Arak, 1988; Wollerman, 1998; Castellano & Rosso, 2006). Para as espécies que emitem

cantos pulsados, esta característica estática parece de fundamental importância para o reconhecimento específico (Wollerman, 1998).

Para os parâmetros temporais dinâmicos, como taxa de repetição de canto e duração do canto, a seleção sexual geralmente atua de forma direcional (Castellano et al., 2002); as fêmeas preferem valores que se aproximam dos extremos dos valores ocorrentes para as espécies. Os estudos realizados mostram que fêmeas preferem cantos de maior duração (Wells & Bard, 1987) e emitidos com taxa de repetição alta (Sullivan & Hinshaw, 1990; Dyson et al, 1998). Esta preferência pode estar relacionada aos altos gastos energéticos realizados pelo macho durante a emissão de cantos com tais características (Wells & Taigen, 1986; Wells & Taigen, 1989), indicativo de seu bom estado físico (Dyson et al., 1998). As preferências por vocalizações com altas taxas de repetição também podem estar relacionadas com a facilidade em encontrar o parceiro, diminuindo o gasto energético e o risco de predação da fêmea (Arak, 1988; Ryan, 1985). Como as características temporais em geral são fortemente influenciadas pela temperatura, fêmeas podem preferir cantos com características temporais similares às produzidas por um macho que esteja na mesma temperatura que a sua (Arak, 1988; Gerhardt, 2005).

Alguns estudos também mostram preferência das fêmeas por intensidades altas (Arak, 1988; Ryan & Keddy-Hector, 1992). No entanto, a intensidade com a qual o som vai atingir a fêmea é altamente dependente da distância do macho sinalizador e as fêmeas aparentemente não conseguem avaliar a distância do local de emissão (Gerhardt, 1994).

7. Propagação do som: atenuação e degradação

Os fatores influentes sobre a propagação de sinais acústicos de animais vêm sendo alvo de uma série de pesquisas e uma possível seleção para maximizar a distância e eficiência da transmissão das vocalizações dos anuros em relação ao habitat de propagação tem sido alvo de controversa.

Os efeitos sobre transmissão dos sinais acústicos podem ser de dois tipos: perda de energia durante a propagação do som, chamado efeito de atenuação e a perda de fidelidade, denominada degradação (Castellano et al., 2003). Para um sinal acústico ser percebido, ele precisa ter energia suficiente para causar uma resposta do receptor e, para ser reconhecido, o sinal precisa manter inalterada a estrutura espectral e temporal que carrega informação embutida (Castellano et al., 2003). Com a distância, as mudanças na amplitude do sinal e na fidelidade podem diminuir a sua eficácia (Kime et al., 2000). A perda de amplitude (atenuação) pode fazer com que o sinal alcance o receptor sem energia suficiente para ele detectar o sinal e a perda de fidelidade pode fazer com que o sinal não seja reconhecido pelo receptor (Kime et al., 2000).

A amplitude do sinal diminui em um mínimo de 6 dB por dobro de distância devido ao espalhamento esférico natural, ocorrendo também uma atenuação excedente relacionada à absorção e dispersão das ondas sonoras pelo ar, solo e vegetação (Wiley & Richards, 1978). A degradação dos sinais acústicos pode estar associada à reverberação e flutuações de amplitudes irregulares. A reverberação é causada principalmente pela mudança na direção das ondas sonoras pelas folhas, galhos e outros objetos, enquanto as flutuações de amplitude, por turbulências atmosféricas imprevisíveis (Wiley & Richards, 1978). A reverberação resulta dos diferentes caminhos e “atrasos” das ondas sonoras entre o sinalizador e receptor. Os diferentes momentos de chegada a pontos distantes aumentam a duração aparente do som, por

exemplo, intervalos de silêncio entre pulsos repetidos rapidamente seriam camuflados. Flutuações de amplitude são causadas por ventos e elevações de massas de ar quente geradas durante horários com luz solar em habitats abertos. Como a maioria dos anuros vocaliza durante a noite, seus sinais são provavelmente mais afetados por reverberação do que por flutuações de amplitude, podendo essas flutuações ganhar importância em noites de vento forte (Wiley & Richards, 1978; Richards & Wiley, 1980).

8. Fatores que influenciam a propagação do som

A propagação do som pode ser influenciada pelas características espectrais e temporais do som, altura do local de emissão, características do hábitat pelo qual ele se propaga, barulho ambiente e condições meteorológicas (Wiley & Richards, 1978).

A frequência dominante tem um papel relevante na propagação do som, pois frequências altas tendem a sofrer mais atenuação em relação às baixas (Morton, 1975; Marten & Marler, 1977; Marten et al., 1977; Brenowitz, 1982; Ryan, 1986; Sorjnen, 1983; Penna & Solis, 1998; Kime et al., 2000). Frequências baixas geralmente podem se propagar por uma distância maior porque elas são menos absorvidas do que as mais altas e são mais susceptíveis a difração por causa de seus comprimentos de onda longos (Bosch & De la Riva, 2004). As características temporais também podem ser importantes na eficácia da transmissão dos sinais (Ryan & Sullivan, 1989), em especial na degradação.

A altura do local onde o sinal acústico é emitido (Marten & Marler, 1977; Wiley & Richards, 1978; Henwood & Fabrick, 1979; Dabelsteen et al., 1993; Kime et al., 2000), assim como a altura do local onde se encontra o receptor (Wiley & Richards, 1978; Kime et al., 2000), também podem ter um papel significativo sobre a eficiência de propagação. Cantos transmitidos do nível do solo em geral propagaram com menos

eficiência do que aqueles transmitidos de locais mais altos (Kime et al., 2000). Isto pode explicar o porquê de machos de uma determinada espécie de anuro quando vocalizam em poleiros mais altos, atraírem fêmeas mais rápido que aqueles em poleiros mais baixos (Greer & Wells, 1980). As causas do aumento da atenuação e degradação no nível do solo podem incluir fatores como espalhamento pela vegetação densa, atenuação pelo chão e gradientes de temperatura e vento (Wiley & Richards, 1978).

No entanto, a influência da frequência dos sons e da altura da emissão e recepção não é tão simples, pois ambas dependem de outros fatores, como a vegetação (Wiley & Richards, 1978; Kime et al., 2000). Além disto, a menor eficiência de propagação das frequências altas em relação às baixas depende da posição do sinalizador e do receptor, com o efeito mais severo quando ambos estão sobre o solo (Wiley & Richards, 1978). O espectro será menos distorcido quando um dos dois (sinalizador ou receptor) estiver em posição elevada e o outro no nível do chão. Quando ambos estão em um local alto, alguns componentes do espectro do sinal serão atenuados, enquanto outros exaltados, dependendo de sua frequência, distância entre os animais e mudanças de fases, produzidas pela interação das ondas que chegam diretamente ao receptor e as ondas sonoras indiretas, por exemplo, que bateram no substrato (Wiley & Richards, 1978). A absorção molecular e dispersão desproporcional das ondas sonoras devem afetar as frequências altas, não importando a altura de transmissão (Wiley & Richards, 1978), mas a dispersão pela vegetação deve ser maior próximo ao solo, onde ela é mais densa (Kime et al., 2000). Em um estudo com 22 de espécies anuros da América Central, as vocalizações de frequências mais altas, quando testadas ao nível do solo, se propagaram de forma menos eficaz que as de frequências baixas em todas as distâncias testadas, entretanto, quando os testes foram realizados

com o som emitido acima do solo, a melhor propagação da frequência mais baixa foi detectável apenas nas maiores distâncias (Kime et al., 2000).

Os sinais acústicos também exibem diferenças na eficiência de propagação em ambientes distintos (Morton, 1975; Marten & Marler, 1977; Marten et al., 1977; Wiley & Richards, 1978; Ryan & Brenowitz, 1985; Sorjonen, 1986; Ryan & Sullivan, 1989; Wilczynski et al., 1989; Ryan et al., 1990a; Wiley, 1991; Endler, 1992; Penna & Solis, 1998; Kime et al., 2000) e algumas características acústicas são mais propícias para melhorar transmissão em diferentes tipos de habitats do que outras (Morton, 1975; Sorjonen, 1986; Ryan & Brenowitz, 1985; Wiley, 1991; Endler, 1992). Por exemplo, a propagação sonora em áreas florestadas pode ser mais influenciada pela vegetação, enquanto em áreas abertas variações micro-climáticas instáveis podem ser mais importantes (Wiley & Richards, 1978).

9. Seleção ambiental

As pressões seletivas que agem sobre os sinais de longo alcance, para diminuir atenuação (energia) e degradação (informação) com a distância, dependem das propriedades acústicas do sinal e das características físicas do local onde ele é propagado (Wiley & Richards, 1978; Kime et al., 2000). A diferença de eficiência na propagação de diferentes sons em diferentes tipos de habitats levou à hipótese que existe uma seleção ambiental agindo sobre a evolução dos sinais acústicos para a obtenção de cantos de propagação mais eficiente. Os estudos sobre a influência do habitat sobre a evolução na estrutura dos sinais acústicos têm sido realizados através de uma abordagem comparativa ou experimental (Castellano et al., 2003). Em estudos de base comparativa, pesquisadores compararam os sinais acústicos de espécies dentro de um grupo filogenético para detectar se as similaridades estão relacionadas a um

ancestral comum ou a evolução convergente e se as diferenças entre táxons são por falta de proximidade filogenética ou seleção divergente (Cosens & Falls, 1984; Ryan & Brenowitz, 1985; Wiley, 1991). Na abordagem experimental, pesquisadores testam diretamente a eficiência de transmissão dos sinais tocados em diferentes habitats (Ryan & Sullivan, 1989; Ryan et al., 1990a; Penna & Solis, 1998; Kime et al., 2000).

Estudos realizados com aves e primatas, tanto em uma abordagem comparativa (Morton, 1975; Hunter & Krebs, 1979; Wasserman, 1979; Shy, 1983; Ryan & Brenowitz, 1985; Wiley, 1991) quanto experimental (Cosen & Falls, 1984; Sorjonen, 1986; Brown et al., 1995), demonstram claramente que a pressão seletiva ambiental tem um papel considerável na evolução da comunicação acústica das espécies destes grupos, com os cantos sendo selecionados por características acústicas que propaguem com maior eficiência em seus respectivos habitats de ocorrência. No entanto, os estudos com anuros são em menor número e os resultados obtidos não são consistentes, tanto na metodologia comparativa quanto na experimental.

Zimmerman (1983) comparou cantos de anúncio de espécies de anuros amazônicos que ocorrem predominantemente em áreas de vegetação aberta (25 espécies) e em ambientes florestados de vegetação densa (31 espécies). A variação entre as espécies foi melhor explicada pelas diferenças entre os tamanhos corpóreos e suas relações filogenéticas do que pelo local de ocorrência. Em outro estudo, que testou a influência do ambiente sobre a evolução do canto de anúncio de 95 espécies da Bolívia, ocorrentes de habitats distintos, foi verificado que a variação entre as vocalizações foi relacionada principalmente à filogenia. Apenas quando foram testados os habitats em escalas menores, sua influência apresentou uma tendência à significância (Bosch & De la Riva, 2004).

Os poucos estudos de base experimental realizados com anuros também não apresentam resultados consistentes para a seleção ambiental. Penna & Solis (1998) testaram a propagação do canto de cinco espécies de anuros ocorrentes naturalmente em dois tipos de habitats. Em um dos habitats, o som apresentava um alcance maior, no entanto, a ocorrência das espécies não estava relacionada com a propagação mais eficiente, sendo a diferença entre elas (principalmente frequência dominante) melhor explicada pelo tamanho corporal. Kime et al. (2000) testaram a eficiência de transmissão de 22 espécies da América Central em ambientes de vegetação densa e de área aberta com os sons sendo emitidos em nível do solo e sobre poleiros. Os cantos das espécies mostraram diferentes eficiências de propagação e, de modo geral, os cantos apresentaram uma transmissão mais eficaz dentro da mata e quando emitidos acima do solo. No entanto, quando foi testada a influência da vegetação do local de ocorrência de todas as espécies, os resultados não mostraram evidências da seleção ambiental para maximizar a propagação do canto de cada espécie em seu habitat específico. Castellano et al. (2003) testaram a atenuação e degradação do canto dos taxa diplóide e tetraplóide do complexo *Pseudepidalea viridis*. Em estudos anteriores, já havia sido encontrada diferença na frequência dominante e taxa de repetição de pulsos e esta diferença foi associada à seleção natural (Castellano et al., 1998; Castellano et al., 2002). Testes de transmissão foram realizados em nove localidades do Quirguistão e Casaquistão com o mesmo tipo de vegetação, mas com diferentes altitudes em relação ao nível do mar. A eficiência de propagação dos diferentes cantos testados foi significativamente distinta na maioria das localidades, mas, novamente, os resultados não foram consistentes com a hipótese da seleção ambiental (Castellano et al., 2003).

No entanto, existem dois estudos com duas espécies filogeneticamente próximas do gênero *Acris*, Duméril & Bibron, 1841, que apresentam evidências de seleção

ambiental (Ryan et al., 1990a; Ryan & Wilczynski, 1991). O canto de anúncio de *A. blanchardi*, Harper, 1947, quando emitido em áreas abertas apresenta um canto de duração mais longa, frequência dominante mais baixa e taxa de repetição de canto mais lenta em relação à *A. crepitans* Baird, 1854, que ocorre predominantemente em áreas florestadas. Mesmo as duas espécies ocorrendo em geral em habitats distintos (*A. blanchardi* em áreas abertas e *A. crepitans* em florestas), existe ocorrência de *A. blanchardi* em uma floresta de pinheiros isolada. Quando comparado o canto desta espécie entre populações ocorrentes nos dois ambientes, parte da variação do canto pode ser determinada pelo ambiente, ou seja, *A. blanchardi* em áreas florestadas apresenta cantos menores, com frequência dominante mais alta e taxa de repetição mais alta. Esta diferença não pôde ser explicada por seleção estabilizadora, efeitos pleiotrópicos do tamanho ou deslocamento de caractere reprodutivo, indicando a influência da seleção ambiental (Ryan & Wilczynski, 1991). Quando foi testada a eficácia de transmissão, o canto da espécie de ocorrência na floresta, *A. crepitans*, se propagou melhor do que o canto de *A. blanchardi* nos dois ambientes, mostrando que pode ter ocorrido uma pressão seletiva ambiental maior sobre a espécie de áreas florestadas, onde a propagação do canto se mostrou muito menos eficiente em relação à área aberta para ambas as espécies (Ryan et al., 1990a).

Existem várias explicações para a falta de consistência nos estudos que abordam seleção ambiental em anuros. Uma possibilidade é o fato de que muitos dos parâmetros espectrais do canto são fortemente influenciados pelo tamanho corpóreo do macho (Cocroft & Ryan, 1995). Como a frequência dominante apresenta importância na propagação sonora (Morton, 1975; Marten & Marler, 1977; Marten et al., 1977; Kime et al., 2000), essa restrição morfológica pode impedir e/ou mascarar a seleção ambiental (Zimmerman, 1983; Kime et al., 2000; Bosch & De la Riva, 2004), considerando que as

espécies que cantam a uma frequência dominante muito mais baixa do que a esperada pelo seu peso apresentam um maior consumo energético (Ryan, 1988). Outro fator que deve ser considerado é que as espécies de anuros cantam com intensidades diferentes (Loftus-Hills & Littlejohn, 1971; Passmore, 1981), sendo possível que algumas espécies estudadas não tenham sofrido pressão seletiva para longas distâncias (Kime et al., 2000). Alguns estudos sugerem divisão de nicho acústico entre espécies de anuros em uma única comunidade (Hödl, 1977; Drewry & Rand, 1983; Duellman & Pyles, 1983), indicando a seleção por divergência entre os sinais para evitar interferência acústica entre espécies como mais influente do que a seleção para melhorar propagação na determinação da estrutura dos cantos (Kime et al., 2000).

Um dos fatores determinantes sobre a estrutura do canto de anúncio das diferentes espécies de anuros é a relação filogenética entre elas (Zimmerman, 1983; Cocroft & Ryan, 1995; Bosch & De la Riva, 2004), o que poderia impor restrições sobre a evolução dos cantos sob seleção ambiental (Bosch & De la Riva, 2004). Como já foi demonstrado que em diversas espécies as fêmeas podem ter preferência por determinadas características do canto (Ryan, 1985), a seleção sexual pode ser mais influente do que a necessidade de aumentar a transmissão do som (Kime et al., 2000).

Uma vez que ainda existem muitas lacunas no entendimento da variação das vocalizações dos anuros e tendo em vista a sua importância para o estudo da evolução da comunicação acústica do grupo, este trabalho visou verificar a variação ocorrente no canto de anúncio em uma população de *Hypsiboas crepitans* relacionada ao micro-habitat de vocalização, ainda muito pouco explorado na literatura, assim como a influência do micro-habitat na propagação sonora.

II – Manuscrito para apreciação

Este capítulo apresenta o manuscrito intitulado “Influência do Micro-hábitat 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” que se destina à submissão para apreciação e publicação no periódico científico JOURNAL OF HERPETOLOGY. Os resultados aqui discorridos, assim como a discussão e conclusões derivadas, decorrem do desenvolvimento da presente dissertação. Os critérios de redação e formatação seguem às normas deste periódico, as quais se encontram disponíveis na integra do ANEXO desta dissertação.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31

LRH: D. L. Röhr and F. A. Juncá

RRH: Advertisement Call and Micro-habitat

Micro-habitat Influence on the Advertisement Call Structure of *Hypsiboas crepitans* (ANURA: HYLIDEA)
at Serra de São José, Brazil, and its relation with sound attenuation

David L. Röhr and Flora A. Juncá¹

¹ *Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, 44.036-900 Brazil*

Key Words: Anura, *Hypsiboas crepitans*, vocalizations, micro-habitat, sound propagation

Present Address: Universidade Estadual de Feira de Santana, Avenida Transnordestina, S/N, Novo Horizonte, Feira de Santana, Bahia, 44.036-900, BRAZIL.

As vocalizações dos anuros apresentam variações inter e intra-específica, cujo reconhecimento pode auxiliar na compreensão da evolução da comunicação acústica deste grupo de anfíbios. Estas variações podem ser provocadas por diversos fatores, entre eles o micro-hábitat, cuja influência sobre a estrutura do canto de anúncio permanece um assunto muito pouco explorado. Este estudo objetivou estudar a influência do micro-hábitat de vocalização (dentro d'água e sobre poleiros na vegetação) sobre as características acústicas do canto de anúncio e sua importância na atenuação do som em uma população de *Hypsiboas crepitans*, na Serra São José, Bahia, Brasil. As características acústicas avaliadas foram frequência dominante, intensidade, duração do canto, intervalo entre os cantos e taxa de repetição de pulsos. Nenhuma característica acústica do canto de anúncio foi relacionada ao tamanho corpóreo do macho e apenas a taxa de repetição de pulsos foi influenciada pela temperatura. A frequência dominante e a taxa de repetição de pulsos do canto de anúncio foram significativamente diferentes quando emitidos por machos dentro d'água e empoleirados sobre a vegetação e, entretanto, não houve diferença significativa na atenuação do som. A variação detectada foi em características consideradas importantes no reconhecimento específico dos anuros e que podem exercer um papel fundamental na seleção sexual e na eficácia de propagação das ondas sonoras, influenciando a evolução das vocalizações da espécie.

Anuran vocalizations present intra and inter-specific variation, whose recognition may help at the comprehension of the evolutionary processes involved in the acoustic communication of this group of amphibians. These variations can be related to a number of factors, including the micro-habitat of vocalization, whose influence on the acoustic parameters of the advertisement calls still remains an unexplored subject. The objective of this study was to identify the influence of the micro-habitat of vocalization (inside the water and perches on the vegetation) upon the advertisement call acoustic parameters and its importance on the sound attenuation in a population of *Hypsiboas crepitans* which occurs at the Serra São José, northeastern Brazil. The acoustic parameters analyzed were the dominant frequency, intensity, call duration, interval between calls, and pulse rate. The acoustic parameters of the call were not related to the body size of the male and only the pulse rate was significantly influenced by the temperature. The dominant frequency and pulse rate of the advertisement call were significantly different when the frogs were calling from inside the water and at perches on the vegetation; however, there was no significant difference on the sound attenuation. The variation was detected on characteristics which are considered important in the specific recognition for anurans and that may play a main role on the sexual selection and on the efficiency of sound propagation, affecting the evolution of the species acoustic communication.

87 As vocalizações são o principal meio de comunicação para a grande maioria dos anuros (Ryan, 1988;
88 Gerhardt and Huber, 2002). Embora as espécies possam apresentar mais de um tipo de vocalização, a mais
89 comum e estudada é o canto de anúncio, que é emitido pelos machos com a função de atrair as fêmeas para o
90 acasalamento, além de mediar as interações agressivas entre machos (Gerhardt, 1994). Aparentemente, todas
91 as espécies de anuros possuem cantos de anúncio distintos e importantes para que as fêmeas reconheçam os
92 machos de sua espécie (Blair, 1964; Hödl, 1977; Penna and Veloso, 1990).

93 Entretanto, existe uma variação considerável no canto de anúncio, que pode ocorrer entre populações
94 de uma mesma espécie, entre indivíduos da mesma população e até entre cantos do mesmo indivíduo (Blair,
95 1958; Sullivan, 1989; Howard and Young, 1998). Esta variação intra-específica ocorre em diferentes
96 características do canto de anúncio e em diferentes graus de variabilidade (Castellano and Giacoma, 1998;
97 Tárano, 2001; Márquez et al., 2008), podendo assim os parâmetros serem classificadas como estáticas ou
98 dinâmicas, dependendo do seu coeficiente de variação individual (Gerhardt, 1991; Wollerman, 1998).

99 Diante da natureza ectotérmica dos anuros, as variações das características temporais do canto são,
100 geralmente, mais dependentes da temperatura e as espectrais, do tamanho do macho, uma vez que medidas
101 de frequência se correlacionam com o tamanho e massa das cordas vocais (Ryan, 1985; Ryan, 1988;
102 Castellano and Giacoma, 1998). Por outro lado, algumas espécies não apresentaram as variações nas
103 medidas de frequência correlacionadas ao tamanho do macho (Sullivan, 1984; Sullivan and Malmos, 1994;
104 Lardner and Lakim, 2004; Lingnau and Bastos, 2007), tornando muitas vezes confuso o entendimento destas
105 variações. Entretanto, outros fatores também podem acarretar variação tanto nas características temporais
106 como nas espectrais, e.g. a presença de outros machos vocalizantes (Wagner, 1989; Bee and Perril, 1996;
107 Howard and Young, 1998; Burmeister et al., 2002), ruído ambiente (Feng et al., 2006; Preininger et al.,
108 2007), presença de predadores e parasitas (Gerhardt and Huber, 2002), tipo de hábitat e micro-habitat
109 utilizado para vocalização (Ryan et al., 1990; Ryan and Wilczynski, 1991; Preininger et al., 2007).

110 O estudo da comunicação acústica pode sugerir os tipos de pressão seletiva envolvidos na origem ou
111 manutenção de características das vocalizações nas populações de anuros (Gerhardt and Huber, 2002),
112 promovendo um maior entendimento sobre suas variações. Neste contexto, a influência da seleção sexual
113 (e.g. Wilbur et al., 1978; Gerhardt, 1991; Márquez, 1995; Rosso et al., 2006) e seleção ambiental (e.g. Ryan

114 et al., 1990; Ryan and Wilczynski, 1991; Kime et al., 2000; Castellano et al., 2003) vêm sendo pesquisadas e
115 o respectivo papel na evolução do canto de anúncio tem sido alvo de controversa.

116 No que se refere à seleção sexual, esta controversa pode ser observada na preferência das fêmeas por
117 características espectrais. Enquanto para algumas espécies as fêmeas preferem cantos de anúncio com
118 frequência dominante abaixo da média da população, o que indicaria uma seleção pelos machos maiores
119 (Forester and Czarnowsky, 1985; Márquez, 1995; Giacoma et al., 1997; Wollerman, 1998), em outras, as
120 fêmeas preferem os valores próximos à média da população sendo associada a uma seleção estabilizadora
121 sobre características estáticas (Gerhardt, 1991; Dyson et al., 1998; Rosso et al., 2006).

122 Havendo ou não seleção sexual, para que as fêmeas sejam atraídas pelo canto de anúncio, este sinal
123 acústico deve ser eficiente na sua propagação, mantendo a fidelidade das características para o
124 reconhecimento específico (Gerhardt, 1994; Gerhardt and Huber, 2002). A eficiência de propagação dos
125 sinais acústicos pode ser influenciada pelas características acústicas do sinal inerentes a espécie e sua
126 variação intra-populacional (Morton, 1975; Marten et al, 1977; Ryan and Sullivan, 1989; Kime et al., 2000)
127 e por diversos fatores abióticos, como habitat (Wiley and Richards, 1978; Sorjonen, 1986; Ryan et al., 1990;
128 Endler, 1992), ruído ambiente (Feng et al., 2006; Preininger et al., 2007), condições climáticas (Wiley and
129 Richards, 1978) e altura do local de emissão (Wiley and Richards, 1978; Wilczynski et al., 1989; Kime et
130 al., 2000). Esta dualidade de características específicas e abióticas interferindo na qualidade da transmissão
131 do sinal acústico possibilita que uma pressão seletiva atue aumentando a distância da transmissão e
132 fidelidade do som (Kime et al., 2000; Castellano et al., 2003). No entanto, a importância de uma melhor
133 propagação no canto de anúncio dos anuros ainda não é clara, pois apenas dois trabalhos mostraram
134 evidências que as vocalizações dos anuros sofrem pressão seletiva para serem melhor transmitidas em seu
135 hábitat (Ryan et al., 1990; Ryan and Wilczynski, 1991).

136 De modo geral, o conhecimento sobre a variabilidade nas características acústicas do canto de
137 anúncio e sua relação com fatores bióticos e abióticos é ainda insipiente, quando considerada a grande
138 diversidade de espécies e seus ambientes de vocalização.

139 O grupo de *Hypsiboas faber* (sensu Faivovich et al., 2005) pertencente à família Hylidae, é composto
140 por sete espécies: *H. albomarginatus* (Spix, 1824), *H. crepitans* (Wied-Neuwied, 1824), *H. exastis*
141 (Caramaschi and Rodrigues, 2003), *H. faber* (Wied-Neuwied, 1821), *H. lundii* (Burmeister, 1856), *H.*

142 *pardalis* (Spix, 1824), *H. pugnax* (Schmidt, 1857) e *H. rosenbergi* (Boulenger, 1898). O grupo tem como
143 uma provável sinapomorfia comportamental a confecção de ninhos, embora *H. albomarginatus* não
144 apresente tal comportamento (Faivovich et al., 2005). Estes ninhos são pequenas poças construídas pelo
145 macho, de onde vocaliza para atrair as fêmeas, a exemplo de *H. faber* (Martins and Haddad, 1988), *H.*
146 *rosenbergi* (Kluge, 1979) e *H. pardalis* (Lutz, 1960). Entretanto, as espécies do grupo também podem
147 vocalizar empoleiradas na vegetação. Machos de *Hypsiboas albomarginatus* não constroem os ninhos, mas
148 podem vocalizar com parte do corpo dentro d'água ou empoleirados e, no caso de *H. crepitans*, não é claro
149 se a espécie apresenta ou não a construção de ninhos.

150 Populações de *Hypsiboas crepitans* ocorrem em ambientes relativamente áridos no Centro e
151 Nordeste do Brasil, e, embora questionável (ver Casal and Juncá, 2008), nas Guianas, Norte da Colômbia e
152 Venezuela e leste do Panamá (Frost, 2009). Na Serra São José, município de Feira de Santana, estado da
153 Bahia, ocorre em simpatria com *H. albomarginatus* e *H. faber*. Na serra, nunca foi observada a construção
154 de ninhos de *H. crepitans* e machos da espécie vocalizam empoleirados ou parcialmente dentro d'água.
155 Embora *H. crepitans*, assim como as outras espécies, apresente ovos depositados na água, o que poderia
156 representar uma vantagem para os machos que lá vocalizam, a variação e a eficiência de propagação do
157 canto emitido nestes dois tipos de ambientes nunca foi testada. Este estudo teve como principal objetivo
158 verificar as variações no canto de anúncio de *Hypsiboas crepitans* quando emitido sobre poleiros na
159 vegetação e dentro d'água, assim como testar se há diferença na atenuação do som quando considerados
160 estes micro-habitats de vocalização.

161

162 Material e Métodos

163

164 1- Área de estudo

165 O presente estudo foi realizado na Serra de São José, (39°01'W e 12°08'S), pertencente ao distrito de
166 Maria Quitéria, município de Feira de Santana, Bahia, Brasil. A região de Feira de Santana pertence ao
167 Domínio das Caatingas (Ab'Saber, 1974), apresenta clima semi-árido, com média de temperatura anual de
168 24°C e uma média pluviométrica anual de 800 mm. Os meses de outubro a janeiro formam o período de
169 temperaturas mais elevadas (média de 30°C) e os meses de junho a agosto o período de temperaturas mais

170 amenas (média variando entre 20°C e 23°C). A maior intensidade pluviométrica ocorre nos meses de março
171 a maio e o de menor intensidade nos meses de agosto a outubro (CEI-BA, 1994).

172 A cobertura vegetal da área caracteriza-se por sua variabilidade, apresentando caatinga, floresta
173 estacional decídua e semidecídua, além de floresta ombrófila densa. A vegetação original vem sendo
174 gradativamente degradada e transformada em áreas para agricultura e pecuária (Casal and Juncá, 2008).

176 2 – Modelo amostral e análises estatísticas

177 Foram realizadas gravações de cantos de anúncio de machos durante o período de 18h às 2h, entre os
178 meses de agosto de 2008 a setembro de 2009, com um maior esforço entre os meses de janeiro e julho,
179 quando ocorreu o maior número de machos vocalizantes da espécie estudada. Os machos vocalizantes foram
180 gravados através de gravador SONY WN - D6 acoplado a um microfone direcional SONY ECM – MS907.
181 Cada gravação teve uma duração aproximada de dois minutos.

182 A digitalização e análise do som foram realizadas através do programa computacional Canary 1.2.4.
183 As características do som foram basicamente tomadas a partir do espectrograma gerado utilizando os
184 seguintes parâmetros de resolução: “filter bandwidth” = 174,85 Hz, “frame length” = 23,22, “time grid
185 resolution” = 1,45 ms, “frequency grid resolution” = 43,1 Hz e FFT size = 1024 pt. Para analisar a taxa de
186 repetição de pulso foram utilizados outros valores para evidenciar as características temporais: “filter
187 bandwidth” = 1398,8 Hz e um “frame length de 128”, mantendo os outros parâmetros de resolução. A
188 terminologia dos componentes do canto seguiu Cocroft and Ryan (1995) e Littlejohn (2001).

189 As seguintes características do canto de anúncio foram analisadas: duração do canto (ms), intervalo
190 entre cantos (s), taxa de repetição do pulso (pulsos/s), frequência dominante (kHz). A taxa de repetição de
191 pulso foi calculada apenas para o último trecho do canto de anúncio, levando-se em consideração que as
192 notas anteriores tendem a se fundir à última, mascarando a taxa de repetição do pulso. Este último trecho
193 permanece detectável em todos os cantos (ver Casal and Juncá 2008).

194 Foram gravados 40 machos (20 empoleirados na vegetação e 20 com parte do corpo dentro d’água)
195 com o microfone a uma distância de 50 cm do indivíduo vocalizante. Foi também aferida a intensidade do
196 som a 50 cm de distância através de um decibelímetro Minipa ® MSL – 1351C antes e após a gravação, com
197 a média aritmética representando a intensidade do canto do indivíduo gravado. Após as gravações, os

198 machos foram pesados com auxílio de um dinamômetro Pesola ® (0,1g de precisão). A temperatura do ar e
199 da água (quando os indivíduos gravados vocalizavam nesse ambiente) foi aferida através de um termômetro
200 digital Minipa ® MV-363 (0,1°C de precisão). A altura do local onde o macho vocalizava foi mensurada
201 com a utilização de uma trena.

202 Para todos os machos, após a gravação a 50 cm de distância, foram realizadas quatro gravações
203 subsequentes nas distâncias de 1, 2, 4 e 8m, em seqüência aleatória, sorteada previamente a coleta.

204 Cada macho teve entre 20 e 120 cantos analisados das gravações a 50 cm de distância, totalizando
205 2.658 cantos. O valor de cada característica acústica analisada foi obtido pela média dos cantos presentes na
206 gravação de cada macho. Apenas para calcular as médias de intervalo entre os cantos e taxa de repetição dos
207 pulsos foram utilizados unicamente os dez últimos cantos presentes em cada gravação (total de 400 cantos).

208 Uma vez que a variabilidade da característica acústica pode ser importante sobre o tipo de pressão
209 seletiva ocorrente, o coeficiente de variação individual (CVI) foi calculado para cada característica analisada
210 por indivíduo pela formula: $CVI = \text{Desvio Padrão}/\text{Média} \times 100$ (Rosso et al., 2006), apresentando-se uma
211 média para os machos gravados.

212 Todos os indivíduos gravados foram marcados através de corte de um dos dígitos. Cada indivíduo foi
213 gravado uma única vez e as eventuais regravações foram descartadas.

215 2.1 - *Influência da altura do local de vocalização, temperatura ambiente e tamanho corpóreo*

216 Para avaliar a influência da altura do local de vocalização, temperatura ambiente e/ou tamanho
217 corpóreo sobre as características do canto de anúncio de *H. crepitans* foram feitas correlações ($p \leq 0,05$) entre
218 estas variáveis e os parâmetros acústicos amostrados, sendo o valor de p ajustado pela correção de
219 Bonferroni (Gotelli and Ellison 2004).

221 2.2 – *Influência do micro-hábitat de vocalização*

222 Para verificar se o micro-hábitat promove diferenças nos parâmetros acústicos da vocalização de
223 anúncio, foram feitas análises de variância ANOVA ($p \leq 0,05$) de um fator (tipo de ambiente) e dois níveis
224 (empoleirados e dentro d'água) para cada um dos parâmetros acústicos amostrados. Foi considerada como
225 unidade amostral de cada parâmetro acústico analisado a média dos valores obtidos para cada macho.

226 Para as características do canto de anúncio que sofreram influência da temperatura ambiente,
227 tamanho corpóreo e/ou altura do poleiro, foi utilizada uma análise de covariância (ANCOVA, $p \leq 0,05$) com o
228 intuito de avaliar se as características se comportam diferentemente, mesmo retirando o efeito da variável de
229 influência.

231 2.3 – Teste de propagação do som

232 Para avaliar a atenuação do som, utilizou-se a amplitude de frequência (diferença entre a frequência
233 mais alta e a mais baixa, obtidas através do espectrograma) dos cantos das gravações nas diferentes
234 distâncias (incluindo 50 cm). Foi analisado um total de 12.659 cantos nas 200 gravações (40 anuros x 5
235 distâncias). Para testar o efeito da atenuação sobre o canto dentro e fora d'água foi feita uma ANOVA
236 ($p \leq 0,05$) de um fator (distância) e cinco níveis (0,5, 1, 2, 4 e 8m), comparando as médias de amplitude
237 obtidas nos cantos presentes nas gravações feitas em todas as distâncias para cada macho.

238 Foi feita uma regressão linear simples ($p \leq 0,05$) entre os valores das amplitudes e distâncias, para os
239 indivíduos empoleirados e outra para os dentro d'água. Tendo em vista que quanto mais intensa for a
240 atenuação, maior será a inclinação da linha de tendência da regressão, foi feita uma comparação entre as
241 inclinações das duas regressões lineares através de um teste *t* para avaliar se existe diferença entre a perda de
242 energia para os cantos emitidos nos dois micro-habitats ($p \leq 0,05$).

245 Resultados

246
247 O canto de anúncio de *H. crepitans* apresentou uma frequência dominante média de $0,74 \pm 0,1$ kHz
248 ($n=2.658$ cantos de 40 indivíduos), uma duração de canto de $0,51 \pm 0,08$ segundos ($n=2.658$ cantos de 40
249 indivíduos), uma taxa de repetição de pulso de $94,1 \pm 8,9$ pulsos por segundo ($n=400$ cantos de 40
250 indivíduos) e um intervalo entre cantos de $1,45 \pm 1,38$ s ($n=360$ intervalos de 40 indivíduos). Os anuros
251 gravados vocalizaram a uma intensidade média de $78,51 \pm 2,95$ decibéis ($n=80$ cantos de 40 indivíduos). Os
252 machos que utilizaram poleiros estavam a uma altura média de $115,35 \pm 49,54$ cm ($n=20$) (Apêndice 1). A
253 taxa de repetição de pulsos, frequência dominante, duração de canto e intervalo entre os cantos apresentaram

254 um coeficiente de variação individual de 1,15%, 5,37%, 6,77% e 44,42%, respectivamente. Foram obtidos
255 resultados semelhantes quando os coeficientes de variação foram calculados separadamente para os
256 indivíduos que vocalizavam dentro d'água (1,22%, 4,30%, 7,51% e 37,84%) e empoleirados (1,09%, 6,64%,
257 6,02% e 50,98%).

258

259 1 - *Influência da altura do local de vocalização, temperatura ambiente e tamanho corpóreo*

260 O tamanho corpóreo do macho e a altura de empoleiramento não exerceram influência significativa
261 sobre nenhuma das características analisadas do canto de anúncio de *H. crepitans* ($p > 0,2$; Apêndice 2).
262 Quando separadas por micro-habitat de vocalização, as correlações entre tamanho corpóreo e frequência
263 dominante também não foram significativas para ambos os micro-habitats. A temperatura ambiente
264 influenciou significativamente a taxa de repetição de pulsos ($r^2=0,204$; $p=0,0034$; $n=40$) (Fig. 1).

265

266 2 – *Influência do micro-habitat de vocalização*

267 Os cantos emitidos por machos empoleirados apresentaram uma frequência dominante
268 significativamente mais alta em relação aos emitidos dentro d'água (ANOVA; $F=23,07$; $p=0,0001$; $n=40$)
269 (Fig. 2) e ainda uma taxa de repetição de pulso significativamente mais alta em relação aos cantos emitidos
270 por indivíduos dentro d'água, mesmo eliminando o efeito da temperatura (ANCOVA; $F=20,54$; $p=0,00006$;
271 $n=40$) (Fig. 3). Para as outras características testadas não houve diferença significativa entre os cantos
272 emitidos nos dois micro-habitats (Tab. 1).

273

274 3 – *Atenuação do som*

275 Foi possível detectar a atenuação do som ao longo das diferentes distâncias de gravação (0,5, 1, 2, 4,
276 8m) ocorrendo uma clara diminuição da amplitude do canto com o aumento da distância (ANOVA;
277 $F=54,784$; $p<0,0001$; $n=200$), para os cantos emitidos por machos empoleirados ($n = 20$) e dentro d'água (n
278 $= 20$) (Fig. 4).

279 As regressões lineares simples entre a amplitude do som e as distâncias foram altamente
280 significativas para os dois micro-habitats, no entanto, quando estas regressões foram comparadas entre os
281 indivíduos empoleirados e os dentro d'água, através da comparação entre regressões com um teste *t*,

282 verificou-se que não houve diferença significativa na perda de intensidade ($t = 1,54$; $p = 0,127$; $gl = 196$)
283 (Fig. 5).

285 Discussão

286
287 O canto de anúncio de *Hypsiboas crepitans* apresentou valores para as características analisadas
288 muito próximas aos obtidos anteriormente para a mesma população (Casal and Juncá, 2008). Os coeficientes
289 de variação individual (CVI) obtidos seguiram um padrão similar ao de outros anuros, onde as características
290 consideradas estáticas para o grupo (frequência dominante e taxa de pulsos) apresentaram um CVI mais
291 baixo do que a duração e intervalo entre cantos (considerados dinâmicos) (Howard and Young, 1998;
292 Tárano, 2001; Márquez et al., 2008). Entretanto, alguns pesquisadores consideram estáticas apenas aquelas
293 características que apresentam um CVI abaixo de 5% (Gerhardt, 1991; Wollerman, 1998), e para *H.*
294 *crepitans* o valor foi um pouco mais alto (5,37%).

295 Uma possível influência da altura de empoleiramento sobre a estrutura do canto de anúncio dos
296 anuros ainda é um fator pouco pesquisado. Para *H. crepitans*, esta variável não mostrou influência nas
297 características testadas, corroborando os resultados encontrados em ao menos um estudo (Asquith et al.,
298 1988). No entanto, são necessárias mais pesquisas, uma vez que a altura do local de onde o som é emitido
299 pode ser determinante na eficiência de transmissão dos sinais acústicos (Wiley and Richards, 1978; Fellers,
300 1979; Kime et al., 2000).

301 A influência da temperatura sobre qualquer atividade que requer gastos energéticos é esperada em
302 organismos ectotérmicos, e sua importância nas vocalizações dos anuros foi constatada em diferentes
303 estudos (Zweifel, 1968; Navas, 1996; Navas and Bevier, 2001, Lingnau and Bastos, 2007). Em geral, as
304 características temporais do canto são mais afetadas pela temperatura do que as espectrais (Ryan, 1988),
305 especialmente se tratando de parâmetros como taxa de repetição de canto e taxa de repetição de pulso, que
306 dependem diretamente da atividade muscular cíclica (Girgenrath and Marsh, 1997). A relação entre a taxa de
307 repetição de pulsos e temperatura encontrada nesta espécie corrobora outros estudos realizados para diversas
308 espécies (Sullivan, 1982; Gayou, 1984; Sullivan et al., 2000; Lüddecke and Sánchez, 2002).

309 Não foi detectada influência do tamanho corpóreo sobre a frequência dominante de *H. crepitans*,
310 embora esta característica espectral sofra restrições morfológicas, sendo dependente da frequência de
311 ressonância das cordas vocais e, conseqüentemente, do seu tamanho, tensão e massa (Ryan, 1988;
312 McClelland et al., 1996). Na grande maioria das espécies estudadas existe uma relação inversa entre a
313 frequência dominante do canto e o tamanho do macho (Castellano et al., 1999; Bee and Bowling, 2002;
314 Smith et al., 2003; Giasson and Haddad, 2006), ainda que alguns estudos não corroborem esta correlação
315 (Sullivan, 1984; Sullivan and Malmos, 1994; Lardner and Lakim, 2004; Lingnau and Bastos, 2007). A
316 frequência do canto também pode ser modificada alterando a tensão das cordas vocais, modificando o
317 formato da cartilagem aritenóide ou sua posição relativa às cordas vocais (Ryan, 1988; Ryan and Drewes,
318 1990). Em algumas espécies os machos podem diminuir parcialmente, de forma ativa, a frequência
319 dominante do seu canto quando estimulados com o canto de outros machos (Wagner, 1989; Bee et al., 2000;
320 Bee and Bowling, 2002; Burmeister et al., 2002), enquanto que machos de *Metaphrynella sundana* (Peters,
321 1867) (Microhylidae) podem ajustar a frequência dominante do canto de anúncio para explorar de forma
322 mais eficiente as propriedades de ressonância de buracos nos troncos das árvores, aumentando a intensidade
323 do som (Lardner and Lakim, 2002). Na população de *H. crepitans* estudada, aparentemente o fator micro-
324 hábitat de vocalização foi determinante na modulação da frequência, mascarando uma provável influência
325 do tamanho do corpo sobre este parâmetro.

326 Das características acústicas testadas, apenas aquelas cujos CVI foram baixos e, portanto,
327 consideradas estáticas (taxa de repetição de pulso e frequência dominante) foram significativamente
328 diferentes, quando os cantos foram emitidos dos dois micro-habitats de vocalização. Cantos emitidos por
329 machos dentro d'água tiveram uma frequência dominante mais baixa e uma menor taxa de repetição de
330 pulsos daqueles emitidos por machos empoleirados sobre a vegetação. Ambas as características podem ser
331 importantes para o reconhecimento intra-específico para as fêmeas (Gerhardt, 1994).

332 Estudos realizados com um grande número de espécies de diferentes famílias mostram que as fêmeas
333 têm preferência por vocalizações de frequência dominante baixa (Robertson, 1986; Wollerman, 1998; Lodé
334 and Jacques, 2003; Poole and Murphy, 2007). Estes pesquisadores associam a preferência da fêmea por
335 frequências baixas a uma seleção por machos maiores, uma vez que para estas espécies foi encontrada
336 correlação negativa entre o tamanho do macho e a frequência dominante. Embora não tenha sido testada qual

337 a preferência das fêmeas de *H. crepitans* por diferentes valores de frequência dominante, esta característica
338 da vocalização não seria um indicativo seguro de tamanho do macho. Entretanto, ao menos para
339 *Metaphrynella sundana*, cuja frequência dominante do canto de anúncio não se relaciona com tamanho do
340 macho, as fêmeas mostraram preferência por frequências baixas (Lardner and Lakim, 2002; Lardner and
341 Lakim, 2004) e, se caso fêmeas de *H. crepitans* apresentarem esta preferência, machos que vocalizam dentro
342 d'água poderiam obter um maior sucesso reprodutivo. No entanto, é necessário ressaltar que a frequência
343 dominante, por ser um parâmetro estático, poderia sofrer seleção estabilizadora a partir da preferência de
344 valores de frequência próximos à média da população (Gerhardt, 1991; Dyson et al., 1998; Rosso et al.,
345 2006).

346 Os estudos que analisaram seleção das fêmeas por taxa de repetição de canto em espécies de anuros,
347 geralmente encontram uma preferência por valores próximos à média da população, indicando uma seleção
348 estabilizadora e sua importância para o reconhecimento específico (Arak, 1988; Wollerman, 1998;
349 Castellano and Rosso, 2006). No presente estudo, não foi registrada qual a porcentagem de machos
350 vocalizantes em cada micro-habitat testado, tornando a média desta característica possivelmente tendenciosa
351 e não representativa da população, caso a proporção entre machos empoleirados e dentro d'água seja
352 significativamente diferente de 50%. Esta situação dificulta a inferência do significado da variação na taxa
353 de repetição de pulsos associada ao local de vocalização na seleção sexual.

354 Outro fator que deve ser considerado para explicar a variação no canto entre os dois micro-habitats
355 de vocalização de *H. crepitans* é a eficiência de propagação do som. Geralmente frequências baixas tendem
356 a apresentar uma propagação mais eficiente em relação às mais altas (Morton, 1975; Marten and Marler,
357 1977; Kime et al., 2000), porque são menos absorvidas do que as mais altas e são mais susceptíveis a
358 difração por causa de seus comprimentos de onda longa (Bosch and De la Riva, 2004). Neste caso, os
359 machos de *H. crepitans* que vocalizam dentro d'água levariam uma vantagem sobre os empoleirados. No
360 entanto, a propagação também pode ser afetada pela altura do local que o sinal é emitido (Wiley and
361 Richards, 1978, Kime et al., 2000), pois o som emitido de poleiros mais altos geralmente tem um maior
362 alcance (Kime et al., 2000), visto que a vegetação densa, atenuação pelo chão, e gradientes de temperatura e
363 vento podem dificultar a propagação nas proximidades do solo (Wiley and Richards, 1978).

364 Para *H. crepitans*, não foi encontrada uma diferença significativa na atenuação dos seus sinais
365 acústicos nos distintos micro-habitat. Considerando-se que os dois grupos exibem diferenças claras na altura
366 de vocalização (dentro d'água e sobre poleiros entre 20 e 225cm) e como os indivíduos que vocalizam
367 dentro d'água apresentaram uma frequência dominante mais baixa, pode ter havido uma compensação, entre
368 altura do poleiro e frequência, explicando a ausência de diferença na atenuação da vocalização nos dois
369 micro-habitats utilizados. Também deve ser levado em consideração que frequências altas podem ser
370 localizadas mais facilmente do que as mais baixas (Konishi, 1970) e que a melhor frequência de transmissão
371 pode variar dentro do contexto de sua emissão (Hödl and Amézquita, 2001). Nesta situação, uma maior
372 plasticidade na modulação da frequência dominante poderia ser a melhor solução (Bosch and De la Riva,
373 2004). Provavelmente, em *H. crepitans* ocorre esta maior plasticidade de modulação, uma vez que a
374 frequência dominante não foi correlacionada com o tamanho do macho, apresentou um coeficiente de
375 variação um pouco mais alto do que o esperado e, quando considerado micro-habitat de vocalização, variou
376 significativamente.

377 As características acústicas temporais também podem ser importantes na eficácia de propagação do
378 som, principalmente na perda de fidelidade. Ryan and Sullivan (1989) mostraram que cantos com taxa de
379 repetição de pulsos diferentes apresentaram distintos graus de degradação. Mesmo não tendo sido testada
380 degradação, a variação na taxa de pulsos associada ao micro-habitat de vocalização pode ter uma
381 importância na perda de fidelidade do canto de anúncio de *H. crepitans*.

382 No entanto, é importante ressaltar que seleção de vocalizações de propagação mais eficiente é alvo de
383 controversa entre as pesquisas com anuros. Enquanto a necessidade de melhorar a propagação apresenta uma
384 importância considerável na evolução dos sinais acústicos de aves e primatas (e.g. Hunter and Krebs, 1979;
385 Shy, 1983; Wiley, 1991; Brown et al., 1995), os resultados com anuros são menos claros (e.g. Ryan et al.,
386 1990; Ryan and Wilczynski, 1991; Kime et al., 2000; Bosch and De la Riva; 2004).

387 As vocalizações de *H. crepitans* foram fortemente influenciadas pelo seu micro-habitat de
388 vocalização na Serra São José, enquanto nenhuma característica acústica do seu canto de anúncio foi
389 relacionada ao tamanho corpóreo do macho. A influência do local de emissão do canto é de grande
390 importância para a compreensão do sistema de comunicação desta espécie, visto que a variação detectada foi
391 em características consideradas estáticas, importantes no reconhecimento intra-específico para os anuros

392 (frequência dominante e taxa de repetição de pulsos) e que podem exercer um papel fundamental na
393 evolução das vocalizações do grupo, atuando na seleção sexual e na eficácia de propagação das ondas
394 sonoras. Uma vez que não foi detectada uma diferença significativa na atenuação do som entre os cantos
395 emitidos nos dois micro-habitats, sugere-se o estudo da degradação entre os dois locais para averiguação de
396 sua importância desta variação na propagação. Recomenda-se também testes de preferência das fêmeas por
397 estas variáveis e de sucesso reprodutivo de machos desta espécie nos dois micro-habitats objetivando
398 detectar a relevância desta variação na seleção sexual.

400 Agradecimentos

401
402 À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa
403 de Mestrado e aos demais pesquisadores que contribuíram com o trabalho de campo.

405 Referências Bibliográficas

- 406
407 Ab'Saber, A. N., 1974. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. *Geomorfologia* 43:1-
408 39.
- 409 Arak, A. 1988. Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction? *Behavioral*
410 *Ecology and Sociobiology* 22: 317-327.
- 411 Asquith, A., Altig, R. and Zimba, P. 1988. Geographic variation in the mating call of the green treefrog *Hyla*
412 *cinerea*. *American Midland Naturalist* 119: 101-110.
- 413 Bee, M. A. and Bowling, A. C. 2002. Socially mediated pitch alteration by territorial male bullfrogs, *Rana*
414 *catesbeiana*. *Journal of Herpetology* 36: 140-143.
- 415 Bee, M. A. and Perril, S. A. 1996. Responses to conspecific advertisement calls in the green frog (*Rana*
416 *clamitans*) and their role in male-male communication. *Behaviour* 133: 283-301.
- 417 Bee, M. A., Perril, S. A. and Owen, P. C. 2000. Male green frogs lower the pitch of acoustical signals in
418 defense of territories: a possible dishonest signal of size. *Behavioral Ecology*: 11, 169-177.
- 419 Blair, W. F. 1958. Mating call in the speciation of anuran amphibians. *The American Naturalist* 92: 27-51.

420 Blair, W. F. 1964. Isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran amphibians. *The Quarterly*
421 *Review of Biology* 39: 334-344.

422 Bosch, J. and De la Riva, I. 2004. Are frogs calls modulated by the environment? An analysis with anuran
423 species from Bolivia. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1051-1059.

424 Brown, C. H., Gomez, R. and Waser, P. M. 1995. Old World monkey vocalizations: adaptation to the local
425 habitat? *Animal Behaviour* 50: 954-961.

426 Burmeister, S. S., Ophir, A. G., Ryan, M. J. and Wilczynski, W. 2002. Information transfer during cricket
427 frog contest. *Animal Behaviour* 64: 715-725.

428 Casal, F. C. and Juncá, F. A. 2008. Girino e canto de anúncio de *Hypsiboas crepitans* (Amphibia: Anura:
429 Hylidae) do estado da Bahia, Brasil, e considerações taxonômicas. *Boletim do Museu Paraense Emilio*
430 *Goeldi. Ciências Naturais* 3: 217-224.

431 Castellano, S. and Giacoma, C. 1998. Stabilizing and directional choice for male calls in the European green
432 toad. *Animal Behaviour* 56: 275-287.

433 Castellano, S. and Rosso, A. 2006. Variation in call temporal properties and female preferences in *Hyla*
434 *intermedia*. *Behaviour* 143: 405-424.

435 Castellano, S., Rosso, A., Doglio, S. and Giacoma, C. 1999. Body size and calling variation in the green toad
436 (*Bufo viridis*). *Journal of Zoology* 248: 83-90.

437 Castellano, S., Giacoma, C. and Ryan, M. J. 2003. Call degradation in diploid and tetraploid toads.
438 *Biological Journal of the Linnean Society* 78: 11-26.

439 Centro de Estatística e informações (CEI-BA). 1994. Informações Básicas dos Municípios Baianos: Região
440 Paraguaçu, CEI, Salvador.

441 Cocroft, R. B. and Ryan, M. J. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs.
442 *Animal Behaviour* 49: 283-303.

443 Dyson, M. L., Bush, S. L. and Halliday, T. R. 1998. Phonotaxis by female Majorcan Midwife Toads, *Alytes*
444 *muletensis*. *Behaviour* 135: 213-230.

445 Endler, J. A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist* 139:
446 S125-S153.

447 Faivovich, J. A., Haddad, C. F. B., Garcia, P. C. A., Frost, D. R., Campbell, J. A. and Wheeler, W. C. 2005.
448 Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and
449 taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294: 294-240.

450 Fellers, G. M. 1979. Mate selection in the gray treefrog, *Hyla versicolor*. *Copeia* 1979: 286-290.

451 Feng, A. S., Narins, P. M., Xu, C., Lin., W., Yu, Z., Qiu, Q., Xu, Z. and Shen, J. 2006. Ultrasonic
452 communication in frogs. *Nature* 404: 333-336.

453 Forester, D. C. and Czarnowsky, R. 1985. Sexual selection in the spring peeper, *Hyla crucifer* (Amphibia,
454 Anura): role of the advertisement call. *Behaviour* 92: 112-128.

455 Frost, D. R. 2009. Amphibian species of the world: an online reference. Version 5.3 (12 February, 2009).
456 Electronic Database accessible at: <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/> American Museum of
457 Natural History, New York, USA.

458 Gayou, D. C. 1984. Effects of temperature on the mating call of *Hyla versicolor*. *Copeia* 1984: 733-738.

459 Gerhardt, H. C. 1991. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Animal*
460 *Behaviour* 42: 615-635.

461 Gerhardt, H. C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and*
462 *Systematics* 25: 293-324.

463 Gerhardt, H. C. and Huber, F. 2002. Acoustic communication in insects and anurans. University of Chicago
464 Press, Chicago.

465 Giacoma, C., Zugolaro., C. and Beani, L. 1997. The advertisement calls of the green toad (*Bufo viridis*):
466 variability and the role of mate choice. *Herpetologica* 53: 454-464.

467 Giasson, L. O. M. Haddad, F. B. 2006. Social interactions in *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae)
468 and the significance of acoustic and visual signals. *Journal of Herpetology* 40: 171-180.

469 Girgenrath, M. and Marsh, R. L. 1997. *In vivo* performance of trunk muscles in tree frogs during calling.
470 *Journal of Experimental Biology* 200: 3101-3108.

471 Gotelli, J. N. and Ellison, A, M. 2004. A Primer of Ecological Statistics. Sinauer Associates, Inc.,
472 Massachusetts.

473 Hödl, W. 1977. Call differences and calling site segregations in anuran species from Central Amazonian
474 Floating Meadows. *Oecologia* 28: 351-363.

475 Hödl, W. and Amézquita, A. 2001. Visual signaling in anuran amphibians. In. M. J. Ryan, Anuran
476 Communication, pp. 121-144. Smithsonian Institutional Press, Washington, D.C.

477 Howard, R. D. and Young, J. R. 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating
478 preferences in *Bufo americanus*. *Animal Behaviour* 55: 1165-1179.

479 Hunter, M. L. and Krebs, J. K. 1979. Geographical variation in the song of the great tit (*Parus major*) in
480 relation to ecological factors. *The journal of Animal Ecology* 48: 759-785.

481 Kime, N. M., Turner, W. R. and Ryan, M. J. 2000. The transmission of advertisement calls in Central
482 American frogs. *Behavioral Ecology* 11: 71-83.

483 Kluge, A. G. 1979. The gladiator frogs of the Middle America and Colombia – a reevaluation of their
484 systematics (Anura: Hilidae). *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 688: 1-
485 24.

486 Konishi, M. 1970. Evolution of design features in the coding of species-specificity. *American Zoologist* 10:
487 67-72.

488 Lardner, B. and Lakim, M. B. 2002. Tree-hole frogs exploit resonance effects. *Nature* 420: 475.

489 Lardner, B. and Lakim, M. B. 2004. Female call preferences in tree-hole frogs: why are there so many
490 unattractive males? *Animal Behaviour* 68: 265-272.

491 Lingnau, R. and Bastos, R. P. 2007. Vocalizations of the Brazilian torrent frog *Hylodes heyeri* (Anura:
492 Hylodidae): Repertoire and influence of temperature on advertisement call variation. *Journal of Natural*
493 *History* 41: 1227-1235.

494 Littlejohn, N. J. 2001. Patterns of differentiation in the temporal properties of acoustic signals of anurans. In
495 M. J. Ryan, Anuran Communicatio, pp. 121-144. Smithsonian Institutional Press, Washington, D.C.

496 Lodé, T. and Jacques, D. L. 2003. Influence of advertisement call on reproductive success in the male
497 midwife toad *Alytes obstetricians*. *Behaviour* 140: 885-898.

498 Lüddecke, H. and Sánchez, O. R. 2002. Are tropical highland frogs cold-adapted? The case of the Andean
499 frog *Hyla labialis*. *Biotropica* 34: 281-288.

500 Lutz, B. 1960. The clay nest of *Hyla pardalis* Spix. *Copeia* 1960: 364-366.

501 Márquez, R. 1995. Female choice in the midwife toads (*Alytes obstetricians* and *A. cisternasii*). *Behaviour*
502 132: 151-161.

503 Márquez, R., Bosch, J. and Eekhout, X. 2008. Intensity of female preference quantified through playback
504 setpoints: call frequency versus call rate in midwife toads. *Animal Behaviour* 75: 159-166.

505 Marten, K. and Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization: I.
506 Temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2: 271-290.

507 Marten, K., Quine, D. and Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization:
508 I. Tropical forest habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2: 291-302.

509 Martins, M. and Haddad, C. F. B. 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla*
510 *faber* Wied (Amphibia: Hylidae). *Amphibia-Reptilia* 9: 49-60.

511 McClelland, B. E., Wilczynski, W. and Ryan, M. J. 1996. Correlations between call characteristics and
512 morphology in male cricket frogs (*Acris crepitans*). *Journal of Experimental Biology* 199: 1907-1919.

513 Morton, E. S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109: 17-34.

514 Navas, C. A. 1996. The effect of temperature on the vocal activity of tropical anurans: A comparison of high
515 and low-elevation species. *Journal of Herpetology* 30: 488-497.

516 Navas, C. A. and Bevier, C. B. 2001. Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog
517 *Colostethus subpunctatus*, *Herpetologica* 3: 384-395.

518 Penna, M. and Veloso, A. 1990. Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. *Journal of*
519 *Herpetology* 24: 23-33.

520 Poole, K. G. and Murphy, C. G. 2007. Preferences of female barking treefrogs, *Hyla gratiosa*, for larger
521 males: univariate and composite tests. *Animal Behaviour* 73: 513-524.

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

524 Robertson, J. G. 1986. Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog
525 *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour* 34: 773-784.

526 Rosso, A., Castellano, S. and Giacoma, C. 2006. Preferences for call spectra properties in *Hyla intermedia*.
527 *Ethology* 112: 599-607.

528 Ryan, M. J. 1985. *The Tungara Frog*. University of Chicago Press, Chicago.

529 Ryan, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In B.
530 Frittsch, *The Evolution of the Amphibian Auditory System*, pp. 637-677. John Wiley and Sons Inc., New
531 York.

532 Ryan, M. J. and Drewes, R. C. 1990. Vocal morphology of the *Physalaemus pustulosus* species group
533 (Leptadactylidae): morphological response to sexual selection for complex calls. *Biological Journal of the*
534 *Linnean Society* 40: 37-52.

535 Ryan, M. J. and Sullivan, B. K. 1989. Transmission effects of temporal structures in the advertisement calls
536 of two toads, *Bufo woodhousii* and *Bufo valliceps*. *Ethology* 80: 182-189.

537 Ryan, M. J. and Wilczynski, W. 1991. Evolution of intraspecific variation in the advertisement call of a
538 cricket frog (*Acris crepitans*, Hylidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 44: 249-271.

539 Ryan, M. J., Cocroft, R. B. and Wilczynski, W. 1990. The role of environmental selection in intraspecific
540 divergence of mate recognition signals in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Evolution* 44: 1869-1872.

541 Shy, E. 1983. The relation of geographical variation in song to habitat characteristics and body size in North
542 American Tanagers (Thraupinae: *Piranga*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 12: 71-76

543 Smith, M. J., Osborne, W. and Hunter, D. 2003. Geographic variation in the call structure of *Litoria*
544 *verreauxii* (Anura: Hylidae). *Copeia* 2003: 750-758.

545 Sorjonen, J. 1986. Factors affecting the structure and singing behaviour of some Northern European
546 Passerine birds. *Behaviour* 98: 286-304.

547 Sullivan, B. K. 1982. Significance of size, temperature and call attributes to sexual selection in *Bufo*
548 *woodhousei australis*. *Journal of Herpetology* 16: 103-106.

549 Sullivan, B. K. 1984. Advertisement call variation and observations on breeding behavior of *Bufo debilis* and
550 *B. punctatus*. *Journal of Herpetology* 18: 406-411.

551 Sullivan, B. K. 1989. Interpopulational variation in vocalizations of *Bufo woodhousii*. *Journal of*
552 *Herpetology* 23: 368-373.

553 Sullivan, B. K. and Malmos, K. B. 1994. Call variation in the Colorado River toad (*Bufo alvarius*):
554 behavioral and phylogenetic implications. *Herpetologica* 50: 146-156.

555 Sullivan, B. K., Malmos, K. B., Gergus, E. W. A. and Bowker, R. W. 2000. Evolutionary implications of
556 Advertisement ca variation in *Bufo debilis*, *B. punctatus*, and *B. retiformis*. Journal of Herpetology 34: 368-
557 374.

558 Tárano, Z. 2001. Variation in male advertisement calls in the neotropical frog *Physalaemus enesevae*. Copeia
559 2001: 1064-1072.

560 Wagner, W. E. 1989. Fighting. Assessment, and frequency alteration in blanchard's cricket frog. Behavioral
561 Ecology and Sociobiology 25: 429-436.

562 Wilbur, H. M., Rubenstein, D. I. and Fairchild, L. 1978. Sexual selection in toads: the roles of female choice
563 and male body size. Evolution 32: 264-270.

564 Wilczynski, W., Ryan, M. J. and Brenowitz, E. A. 1989. The display of the blue-black grassquit: the acoustic
565 advantage of getting high. Ethology 80: 218-222.

566 Wiley, R. H. 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of Eastern North
567 America. The American Naturalist 138: 973-993.

568 Wiley, R. H. and Richards, D. G. 1978. Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere:
569 implications for the evolution of animal vocalizations. Behavioral Ecology and Sociobiology 3: 69-94.

570 Wollerman, L. 1998. Stabilizing and directional preference of female *Hyla ebraccata* for calls differing in
571 static properties. Animal Behaviour 55: 1619-1630.

572 Zweifel, R. G. 1968. Effects of temperature, body size, and hybridization on mating calls of toads, *Bufo a.*
573 *americanus* and *Bufo woodhousii fowleri*. Copeia 1968: 269-285.

574

575

576

577

578

579

580

581

582

583
584
585
586
587
588
589
590
591
592
593
594
595
596
597
598
599
600
601
602
603
604
605

Figura 1. Influência da temperatura ambiente sobre a taxa de repetição de pulsos do canto de anúncio de *H. crepitans*.

Figura 2. Média, desvio padrão, máxima e mínima da frequência dominante do canto de anúncio de *H. crepitans* emitido por machos dentro d'água e sobre poleiros.

Figura 3. Taxa de repetição de pulsos do canto de anúncio de *H. crepitans* vocalizando dentro d'água (azul) e sobre poleiros (verde).

Figura 4. Média, desvio padrão, mínima e máxima da amplitude de frequência do canto de anúncio de *H. crepitans* em diferentes distâncias, mostrando a atenuação para machos vocalizando dentro e fora d'água.

Figura 5. Amplitude da frequência do canto de anúncio de *H. crepitans* nas diferentes distâncias para machos vocalizando dentro d'água (azul) e sobre poleiros na vegetação (verde).

Tabela 1: Parâmetros acústicos analisados para os dois micro-habitats

	Água	Empoleirado
Duração do Canto (s)	0,53 ± 0,09 (0,41-0,78)	0,49 ± 0,07 (0,41-0,59)
Intensidade (dB)	78,78 ± 3,20 (72,10-84,40)	78,33 ± 2,76 (73,20-82,80)
Intervalo entre Cantos (s)	1,17 ± 1,39 (0,46-5,58)	1,73 ± 1,35 (0,53-5,77)
Taxa de Pulsos (pulsos/s) *	89,29 ± 6,78 (79,45-106,29)	98,86 ± 8,16 (87,12-114,58)
Frequência Dominante (kHz) *	0,67 ± 0,09 (0,56-0,88)	0,80 ± 0,07 (0,70-0,98)

* Diferença significativa entre as médias dos micro-habitats ($p \leq 0,001$)

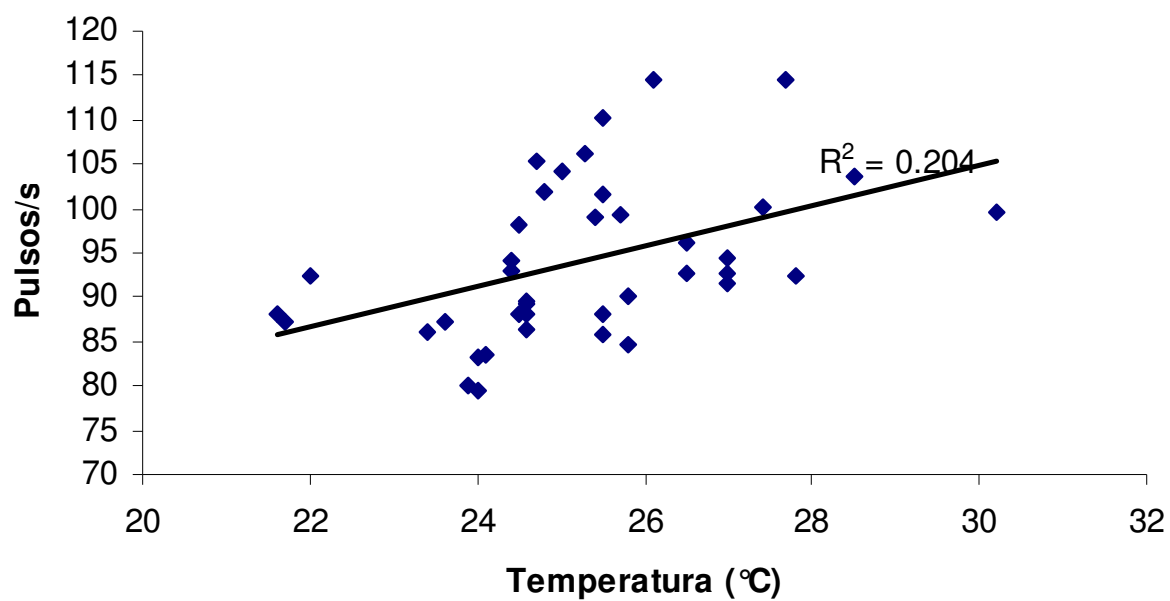


Figura 1

Frequência Dominante
Hz

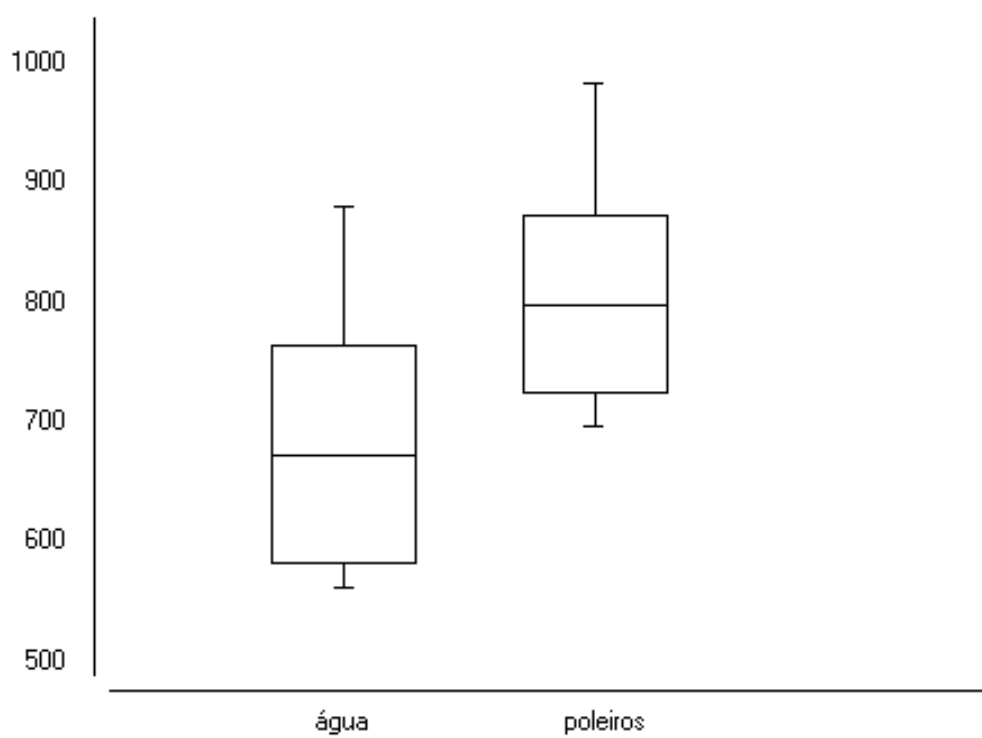


Figura 2

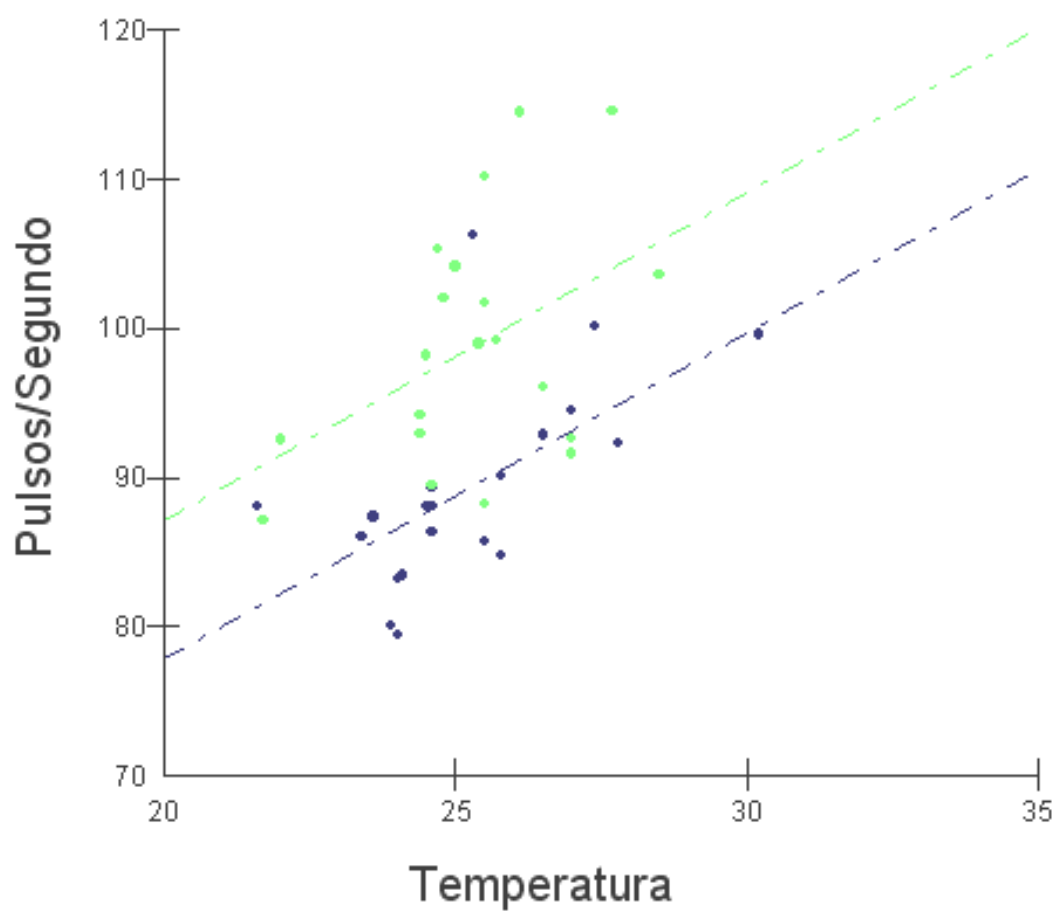


Figura 3

Amplitude de frequência
(Hz)

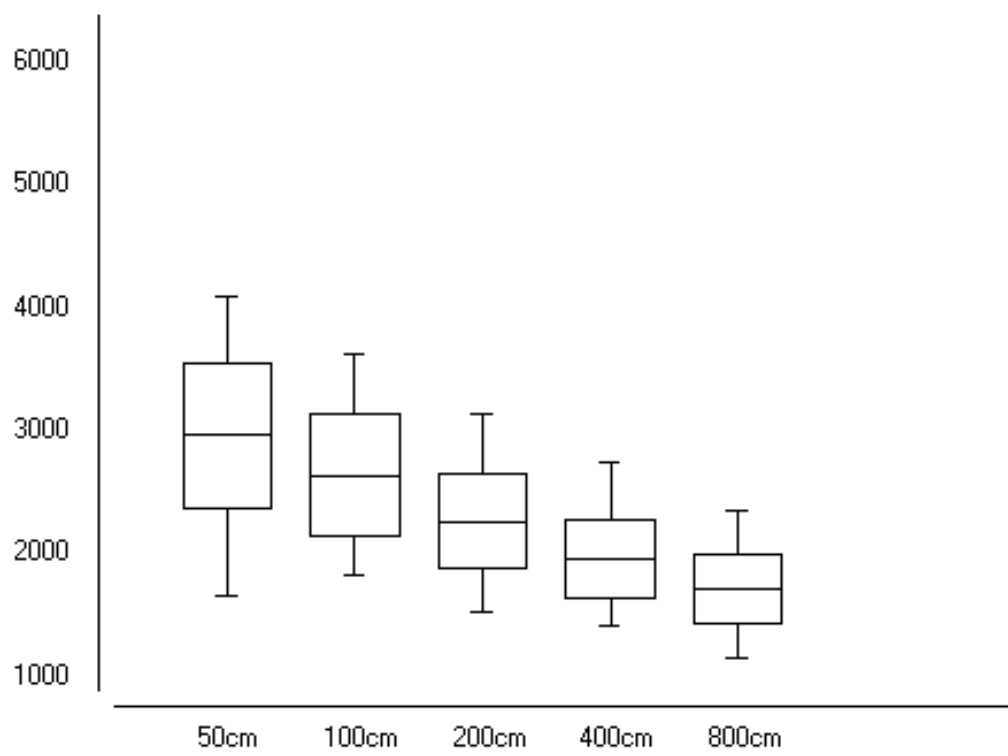


Figura 4

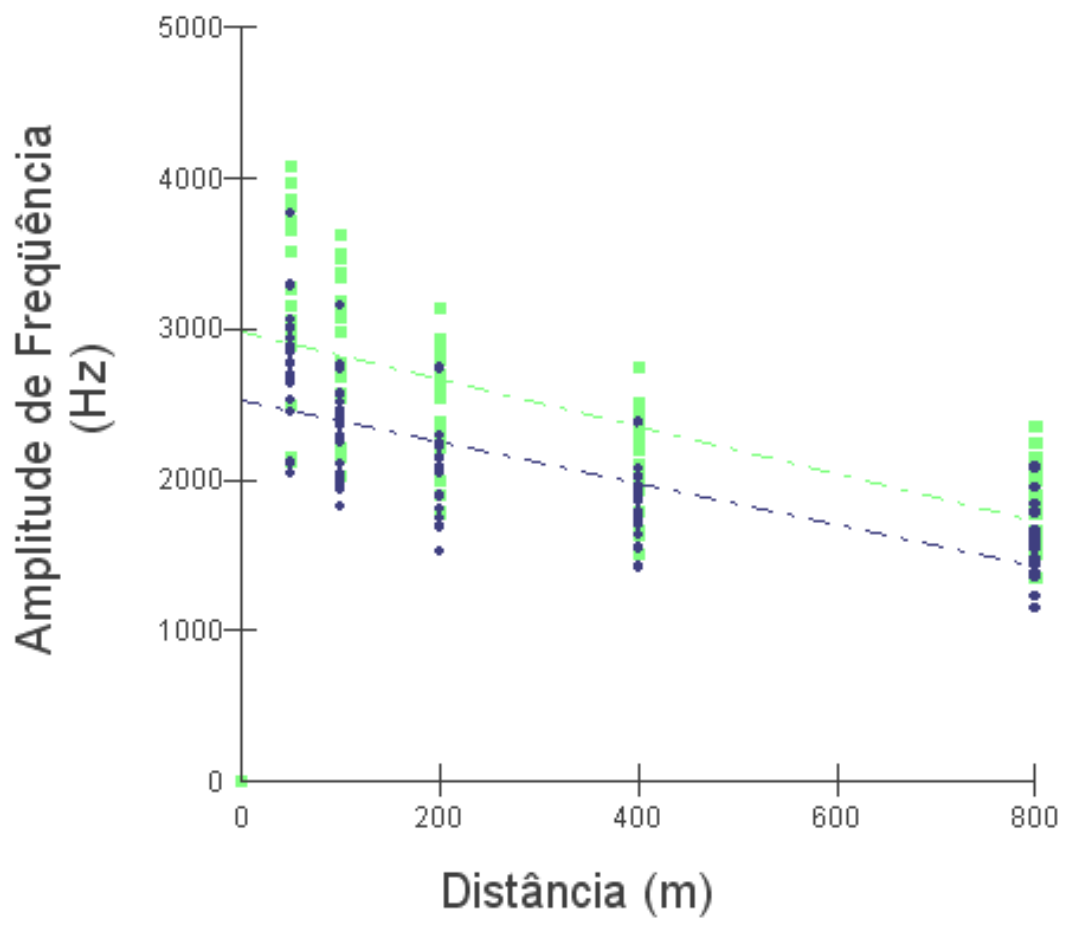


Figura 5

Apêndice 1. Variáveis analisadas para gravações do canto de anúncio de *Hypsiboas crepitans* à distância de 50 cm.

<i>H. crepitans</i>	Micro-habitat	CRC (cm)	Peso (g)	Temperatura (°C)	Intensidade (dCb)	Altura (cm)	Duração (mS)	Frequência Dominante (Hz)	Taxa de Pulsos (p/s)	Intervalo entre cantos
28/8/08 1	Empoleirada	6,780	16,6	22	75	100	527,843	824,903	92,53431	2,010556
07/1/09 1	Empoleirada	6,770	15	25,5	73,2	225	409,811	846,973	110,2128	4,653889
07/1/09 2	Empoleirada	6,685	14	25,7	77,9	170	523,940	756,199	99,17024	1,03600
07/1/09 3	Empoleirada	6,420	16	25,5	82,3	120	418,357	801,133	101,6748	0,72400
07/1/09 4	Empoleirada	6,085	9	24,8	74,6	160	487,775	844,522	102,0141	2,049111
19/1/09 2	Empoleirada	5,705	12	24,5	77,7	20	463,158	984,505	98,199	0,801556
05/2/09 1	Empoleirada	6,500	12	25	75,2	160	416,589	734,043	104,1309	2,600000
05/2/09 2	Empoleirada	7,005	17	26,5	80,8	125	591,097	917,446	96,1114	0,853111
05/2/09 3	Empoleirada	6,920	14	26,1	79,1	73	409,735	697,137	114,4573	0,594444
05/2/09 4	Empoleirada	6,465	17	27	75,3	78	514,518	703,418	91,60088	1,934889
12/2/09 2	Empoleirada	6,920	12,5	27	81,2	110	454,119	738,995	92,66974	1,353333
17/3/09 2	Empoleirada	5,515	16	25,5	78	62	526,275	888,059	88,23364	1,191556
26/3/09 1	Empoleirada	6,365	16	28,5	79,9	105	476,645	734,555	103,6204	0,525222
26/3/09 2	Empoleirada	7,240	24,5	27,7	79,9	122	547,346	755,815	114,5802	0,819
13/4/09 1	Empoleirada	6,945	15,5	24,7	82,8	149	410,149	798,686	105,2888	5,766556
24/4/09 1	Empoleirada	6,595	15,0	24,4	78,3	82	482,709	752,919	92,94035	1,953333
11/5/09 1	Empoleirada	7,180	17,0	24,6	75,2	52	584,351	812,753	89,46108	0,696778
25/5/09 4	Empoleirada	6,130	14,0	21,7	80,0	188	490,585	737,196	87,12164	2,145556
28/5/09 1	Empoleirada	5,960	12,0	24,4	79,9	111	524,024	824,208	94,21507	1,090556
16/9/09 1	Empoleirada	6,100	11,5	25,4	80,2	95	448,557	816,389	98,93887	1,796333
19/1/09 1	Água	6,085	12	26,5	72,9	-	514,390	694,631	92,82286	0,683667
19/1/09 3	Água	7,415	23	25,3	77,9	-	450,711	844,439	106,2954	5,577556
12/2/09 1	Água	6,370	13	27,4	78,9	-	421,357	809,749	100,0885	1,071778
05/3/09 1	Água	7,050	19	30,2	82,8	-	488,487	620,156	99,59731	0,621444
09/3/09 1	Água	5,960	14	27,8	80,5	-	533,228	657,372	92,33239	0,680667
17/3/09 1	Água	6,510	13	27	78,9	-	472,989	721,520	94,45126	1,071778
20/5/09 1	Água	5,815	11	24,6	82	-	407,534	765,675	89,29182	0,565556
20/5/09 2	Água	6,340	12,5	24,1	83,8	-	783,996	652,148	83,45122	0,731556
20/5/09 3	Água	5,650	10,5	23,6	77,2	-	418,788	689,907	87,37734	0,497111
25/5/09 1	Água	6,840	17,0	24,0	78,2	-	526,551	607,032	79,45007	0,605111
25/5/09 2	Água	6,725	17,0	23,9	77,0	-	528,737	651,517	80,11328	1,217778
25/5/09 3	Água	7,450	18	21,6	76,5	-	548,060	687,339	88,08227	4,789222
11/7/09 1	Água	7,340	20,5	24,0	79,4	-	615,625	561,130	83,15106	0,696667
11/7/09 3	Água	6,195	17,0	23,4	80,6	-	608,136	620,750	86,00635	0,564222
11/7/09 4	Água	6,365	15,0	25,5	79,3	-	479,929	606,890	85,75562	0,982667
11/7/09 5	Água	6,055	17,0	24,5	78,2	-	469,088	588,436	88,11733	0,620889
11/7/09 6	Água	6,095	15,0	24,6	84,4	-	599,152	602,930	86,37026	0,951667
12/7/09 1	Água	6,465	21,5	25,8	75,3	-	650,942	579,928	90,13989	0,464444
12/7/09 2	Água	7,080	23,5	25,8	72,1	-	547,536	623,602	84,73956	0,552111
12/7/09 3	Água	6,870	22,0	24,6	79,7	-	490,523	881,205	88,0777	0,508222
Média Água		6,534	16,575	25,210	78,780	-	527,788	673,318	89,28557	1,172706
Média Empoleirado		6,474	14,830	25,325	78,325	115,350	485,3792	798,493	98,85878	1,729789
Média Total		6,520	15,703	25,268	78,505	115,350	506,584	735,905	94,07218	1,451247
Desvio Padrão		0,510666	3,693618	1,754319	2,954089	49,53603	77,74547	103,1258	8,850025	1,383996

Apêndice 2. Correlações entre a altura do local de vocalização, tamanho corpóreo e temperatura ambiente com os parâmetros acústicos de *H. crepitans* analisados.

	Altura do Poleiro	Tamanho	Temperatura
Duração do Canto (s)	$r = -0,26; p = 0,26$	$r = 0,13; p = 0,44$	$r = -0,16; p = 0,32$
Intensidade (dB)	$r = -0,09; p = 0,70$	$r = -0,10; p = 0,56$	$r = 0,11; p = 0,51$
Intervalo entre Cantos (s)	$r = 0,24; p = 0,34$	$r = -0,08; p = 0,63$	$r = -0,26; p = 0,11$
Taxa de Pulsos (pulsos/s)	$r = 0,29; p = 0,21$	$r = 0,19; p = 0,24$	$r = 0,45; p = 0,003$
Frequência Dominante (kHz)	$r = -0,22; p = 0,35$	$r = -0,11; p = 0,51$	$r = -0,02; p = 0,90$

III – Referências Bibliográficas (Contextualização teórica)

- Arak, A.** 1988. Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**, 317-327.
- Asquith, A., Altig, R. and Zimba, P.** 1988. Geographic variation in the mating call of the green treefrog *Hyla cinerea*. *American Midland Naturalist*, **119**, 101-110.
- Bee, M. A.** 2002. Territorial male bullfrogs (*Rana catesbeiana*) do not assess fighting ability based on size-related variation in acoustic signals. *Behavioral Ecology*, **13**, 109-124.
- 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. & Perril, S. A.** 1996. Responses to conspecific advertisement calls in the green frog (*Rana clamitans*) and their role in male-male communication. *Behaviour*, **133**, 283-301.
- 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.
- Belis, E. D.** 1957. The effects of temperature on salientian breeding calls. *Copeia*, **1957**, 85-89.
- Bernal, X. E., Guarnizo & Lüddecke, H.** 2005. Geographic variation in advertisement call and genetic structure of *Colostethus palmatus* (Anura, Dendrobatidae) from the Colombian Andes. *Copeia*, **2003**, 750-758.
- Bevier, C. R.** 1995. Biochemical correlates of calling activity in neotropical frogs. *Physiological Zoology*, **68**, 1118-1142.

- Bevier, C. R.** 1997. Utilization of energy substrates during calling activity in tropical frogs. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **41**, 343-352.
- Blair, W. F.** 1958. Mating call in the speciation of anuran amphibians. *The American Naturalist*, **92**, 27-51.
- Blair, W. F.** 1964. Isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran amphibians. *The Quarterly Review of Biology*, **39**, 334-344.
- Bosch, J. & De la Riva, I.** 2004. Are frogs calls modulated by the environment? An analysis with anuran species from Bolivia. *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 1051-1059.
- Bourne, G. R.** 1993. Proximate costs and benefits of mate acquisition at leks of the frog *Ololygon rubra*. *Animal Behaviour*, **45**, 1051-1059.
- Brenowitz, E. A.** 1982. Long-range communication of species identity by song in the red-winged blackbird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **10**, 29-38.
- Brown, L. E. & Brown, J. L.** 1977. Comparison of environmental and body temperature as predictors of mating call parameters of spring peepers. *American Midland Naturalists*, **97**, 209-211.
- Brown, C. H., Gomez, R. & Waser, P. M.** 1995. Old World monkey vocalizations: adaptation to the local habitat? *Animal Behaviour*, **50**, 954-961.
- Burmeister, S. S., Ophir, A. G., Ryan, M. J. & Wilczynski, W.** 2002. Information transfer during cricket frog contest. *Animal Behaviour*, **64**, 715-725.
- Castellano, S. & Giacoma, C.** 1998. Stabilizing and directional choice for male calls in the European green toad. *Animal Behaviour*, **56**, 275-287.
- Castellano, S. & Rosso, A.** 2006. Variation in call temporal properties and female preferences in *Hyla intermedia*. *Behaviour*, **143**, 405-424.

- Castellano, S., Giacoma, C., Dujsebayaeva, T., Odierna, G. & Balletto, E.** 1998. Morphometrical and acoustical comparison between diploid and tetraploid green toads. *Biological Journal of the Linnean Society*, **63**, 257-281.
- Castellano, S., Rosso, A., Doglio, S. & Giacoma, C.** 1999. Body size and calling variation in the green toad (*Bufo viridis*). *Journal of Zoology*, **248**, 83-90.
- Castellano, S., Giacoma, C. & Dujsebayaeva, T.** 2000. Morphometric and advertisement call geographic variation in polyploid green toads. *Biological Journal of the Linnean Society*, **70**, 341-360.
- Castellano, S., Cuatto, B., Rinella, R., Rosso, A. & Giacoma, C.** 2002. The advertisement call of the European treefrogs (*Hyla arborea*): a multilevel study of variation. *Ethology*, **108**, 75-89.
- Castellano, S., Giacoma, C. & Ryan, M. J.** 2003. Call degradation in diploid and tetraploid toads. *Biological Journal of the Linnean Society*, **78**, 11-26.
- 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.
- Cherry, M. I.** 1993. Sexual selection in the raucous toad, *Bufo rangeri*. *Animal Behaviour*, **45**, 359-373.
- Cocroft, R. B. & Ryan, M. J.** 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. *Animal Behaviour*, **49**, 283-303.
- Cosens, S. E. & Falls, J. B.** 1984. A comparison of sound propagation and song frequency in temperate marsh and grassland habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **15**, 161-170.
- Dabelsteen, T., Larsen, O. N. & Pedersen, S. B.** 1993. Habitat-induced degradation of sound signals: quantifying the effects of communication sounds and bird location on

blur ratio, excess attenuation, and signal-to-noise ratio in blackbird song. *Journal of the Acoustical Society of America*, **93**, 2206-2220.

Davis, M. S. 1987. Acoustically mediated neighbor recognition in the North American bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **21**, 185-190.

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*. Maryland: The Johns Hopkins University Press.

Dyson, M. L., Bush, S. L. & Halliday, T. R. 1998. Phonotaxis by female Majorcan Midwife Toads, *Alytes muletensis*. *Behaviour*, **135**, 213-230.

Endler, J. A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist*, **139**, S125-S153.

Feng, A. S., Narins, P. M., Xu, C., Lin., W., Yu, Z., Qiu, Q., Xu, Z. & Shen, J. 2006. Ultrasonic communication in frogs. *Nature*, **404**, 333-336.

Forester, D. C. 1973. Mating call as a reproductive isolating mechanism between *Scaphiopus bombifrons* and *S. hammondi*. *Copeia*, **1**, 60-67.

Forester, D. C. & Czarnowsky, R. 1985. Sexual selection in the spring peeper, *Hyla crucifer* (Amphibia, Anura): role of the advertisement call. *Behaviour*, **92**, 112-128.

Fouquette, M. J. Jr. 1975. Speciation in chorus frogs. I. Reproductive character displacement in the *Pseudacris nigrita* complex. *Systematic Zoology*, **24**, 16-23.

Friedl, T. W. P. & Klump, G. M. 2002. The vocal behaviour of male European treefrogs (*Hyla arborea*): implications for the inter- and intrasexual selection. *Behaviour*, **139**, 113-136.

- Gayou, D. C.** 1984. Effects of temperature on the mating call of *Hyla versicolor*. *Copeia*, **1984**, 733-738.
- Gerhardt, H. C.** 1974. The significance of some spectral features in mating call recognition in the green treefrog (*Hyla cinera*). *Journal of Experimental Biology*, **6**, 229-241.
- Gerhardt, H. C.** 1982. Sound pattern recognition in some North American treefrogs (Anura: Hylidae): implications for mate choice. *American Zoologist*, **22**, 581-595.
- Gerhardt, H. C.** 1991. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. *Animal Behaviour*, **42**, 615-635.
- Gerhardt, H. C.** 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**, 293-324.
- Gerhardt, H. C.** 2005. Advertisement-call preferences in diploid-tetraploid treefrogs (*Hyla chrysoscelis* and *Hyla versicolor*): implications for mate choice and the evolution of communication systems. *Evolution*, **59**, 395-408.
- Gerhardt, H. C. & Huber, F.** 2002. *Acoustic communication in insects and anurans*. Chicago: University of Chicago Press.
- 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.
- Giacoma, C., Zugolaro, C. & Beani, L.** 1997. The advertisement calls of the green toad (*Bufo viridis*): variability and the role of mate choice. *Herpetologica*, **53**, 454-464.
- Giasson, L. O. M. & Haddad, F. B.** 2006. Social interactions in *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) and the significance of acoustic and visual signals. *Journal of Herpetology*, **40**, 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.** 1987. Vocalizations and acoustic interactions of the carpenter frog, *Rana virgatipes*. *Herpetologica*, **43**, 467-481.
- Given, M. F.** 1999. Frequency alternation of the advertisement call in the carpenter frog, *Rana virgatipes*. *Herpetologica*, **55**, 304-317.
- Greer, B. J. & Wells, K. D.** 1980. Territorial and reproductive behavior of the tropical American frog *Centrolenella fleischmanni*. *Herpetologica*, **36**, 318-326.
- Henwood, K. & Fabrick, A.** 1979. A quantitative analysis of the dawn chorus: Temporal selection for communicatory optimization. *The American Naturalist*, **114**, 260-274.
- Hödl, W.** 1977. Call differences and calling site segregations in anuran species from Central Amazonian Floating Meadows. *Oecologia*, **28**, 351-363.
- Howard, R. D.** 1978. The evolution of mating strategies in Bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Copeia*, **1978**, 850-871.
- Howard, R. D. & Palmer, J. G.** 1995. Female Choice in *Bufo americanus*: effects of dominant frequency and call order. *Copeia*, **1995**, 212-217.
- Howard, R. D. & Young, J. R.** 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. *Animal Behaviour*, **55**, 1165-1179.
- Hunter, M. L. & Krebs, J. K.** 1979. Geographical variation in the song of the great tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. *The journal of Animal Ecology*, **48**, 759-785.
- Jaeger, R. G.** 1976. A possible prey-call window in anuran auditory perception. *Copeia*, **1976**, 833-834.

- Jennions, M. D., Backwell, P. R. Y. & Passmore, N. I.** 1995. Repeatability of mate choice: the effect of size in the African painted reed frog, *Hyperolius marmoratus*. *Animal Behaviour*, **49**, 181-186.
- Keddy-Hector, A., Wiczynski, W. & Ryan, M. J.** 1992. Call patterns and basilar papilla tuning in cricket frogs. II. Intrapopulation variation and allometry. *Brain, Behavior and Evolution*, **39**, 238-246.
- Kime, N. M., Turner, W. R. & Ryan, M. J.** 2000. The transmission of advertisement calls in Central American frogs. *Behavioral Ecology*. **11**, 71-83.
- Krupa, J. J.** 1990. Advertisement call variation in the great plains toad. *Copeia*, **1990**, 884-886.
- Lardner, B. & Lakim, M. B.** 2002. Tree-hole frogs exploit resonance effects. *Nature*, **420**, 475.
- Lardner, B. & Lakim, M. B.** 2004. Female call preferences in tree-hole frogs: why are there so many unattractive males? *Animal Behaviour*, **68**, 265-272.
- Larson, K. A.** 2004. Advertisement call complexity in northern leopard frogs, *Rana pipens*. *Copeia*, **2004**, 676-682.
- 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.
- Lodé, T. & Jacques, D. L.** 2003. Influence of advertisement call on reproductive success in the male midwife toad *Alytes obstetricans*. *Behaviour*, **140**, 885-898.
- 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.
- Lüddecke, H. & Sánchez, O. R.** 2002. Are tropical highland frogs cold-adapted? The case of the Andean frog *Hyla labialis*. *Biotropica*, **34**, 281-288.

- Márquez, R.** 1995. Female choice in the midwife toads (*Alytes obstetricians* and *A. cisternasii*). *Behaviour*, **132**, 151-161.
- Márquez, R. & Bosch, J.** 1997. Male advertisement call and female preference in sympatric and allopatric midwife toads. *Animal Behaviour*, **54**, 1333-1345.
- 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.
- Marten, K. & Marler, P.** 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization: I. Temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **2**, 271-290.
- Marten, K., Quine, D. & Marler, P.** 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization: I. Tropical forest habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **2**, 291-302.
- McClelland, B. E., Wilczynski, W. & Ryan, M. J.** 1996. Correlations between call characteristics and morphology in male cricket frogs (*Acris crepitans*). *Journal of Experimental Biology*, **199**, 1907-1919.
- McClelland, B. E., Wilczynski, W. & Rand, A. S.** 1997. Sexual dimorphism and species differences in the neurophysiology and morphology of the acoustic communication system of two neotropical hylids. *Journal of Comparative Physiology A*, **180**, 451-462.
- Morris, M. R.** 1989. Female choice of large males in the treefrog *Hyla chrysoscelis*: the importance of identifying the scale of choice. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **25**, 275-281.
- Morris, M. R. & Yoon, S. L.** 1989. A mechanism for female choice of large males in the treefrog *Hyla chrysoscelis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **25**, 65-71.

- Morton, E. S.** 1975. Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist*, **109**, 17-34.
- Narins, P. M. & Smith, S.** 1986. Clinal variation in anuran advertisement calls: basis for acoustic isolation? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 135-141.
- Navas, C. A. & Bevier, C. B.** 2001. Thermal dependency of calling performance in the eurythermic frog *Colostethus subpunctatus*, *Herpetologica*, **3**, 384-395.
- Navas, C. A., James, R. S., Wakeling, J. M., Kemp, K. M. & Johnston, I. A.** 1999. An integrative study of the temperature dependence of whole animal and muscle performance during jumping and swimming in the frog *Rana temporaria*. *Journal of Comparative Physiology B*, **169**, 588-596.
- Oldham, R. S. & Gerhardt, H. C.** 1975. Behavioral isolating mechanisms in the treefrog *Hyla cinera* and *H. gratiosa*. *Copeia*, **1975**, 223-231.
- Orense, R. M. de. & Tejedo-Madueño, M.** 1990. Size-based mating pattern in the tree frog *Hyla arborea*. *Herpetologica*, **46**, 176-182.
- Passmore, N. I.** 1981. Sound levels of mating calls of some African frogs. *Herpetologica*, **37**, 166-171.
- Penna, M. & Veloso, A.** 1990. Vocal diversity in frogs of the South American temperate forest. *Journal of Herpetology*, **24**, 23-33.
- Penna, M. & Solís, R.** 1998. Frog call intensities and sound propagation in the South American temperate forest region. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **42**, 371-381.
- Poole, K. G. & Murphy, C. G.** 2007. Preferences of female barking treefrogs, *Hyla gratiosa*, for larger males: univariate and composite tests. *Animal Behaviour*, **73**, 513-524.
- Porter, K. R.** 1964. Morphological and mating call comparisons in the *Bufo vallicaps* complex. *American Midland Naturalist*, **71**, 232-245.

- Pough, F. H., Andrews, R. M., Cadle, J. E., Crump, M.L., Savitzky, A.H. & Wells, K.D.** 2001. *Herpetology*. New Jersey: Prentice-Hall, Inc.
- Preininger, D., Markus, B. & Hödl.** 2007. Comparison of anuran acoustic communities of two habitat types in the Danum Valley Conservation Area, Sabah, Malaysia. *Salamandra*, **43**, 129-138.
- Ralin, D. B.** 1977. Evolutionary aspects of mating call variation in diploid-tetraploid species complex of treefrogs (Anura). *Evolution*, **31**, 721-736.
- Ramer, J. D., Jenssen, T. A. & Hurst, C. J.** 1983. Size-related variation in the advertisement call of *Rana clamitans* (Anura: Ranidae), and its effect on conspecific males. *Copeia*, **1983**, 141-155.
- Rand, A. S.** 2001. A history of frog call studies 405 B.C. to 1980. In. *Anuran Communication* (Ed. By M. J. Ryan), pp. 121-144. Washington, D.C: Smithsonian Institutional Press.
- Ressel, S. J.** 1996. Ultrastructural properties of muscles used for call production in neotropical frogs. *Physiological Zoology*, **69**, 952-973.
- Richards, D. G. & Wiley, R. H.** 1980. Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. *The American Naturalist*, **3**, 381-399.
- Roberts, J. D. & Wardell-Johnson, G.** 1995. Call differences between peripheral isolates of the *Geocrinia rosea* complex (Anura: Myobatrachidae) in Southwestern Australia. *Copeia*, **1995**, 899-906.
- Robertson, J. G.** 1986. Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour*, **34**, 773-784.
- Robertson, J. G.** 1990. Female choice increases fertilization success in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour*, **39**, 639-645.

- Rosso, A., Castellano, S. & Giacoma, C.** 2006. Preferences for call spectra properties in *Hyla intermedia*. *Ethology*, **112**, 599-607.
- Ryan, M. J.** 1980. Female mate choice in a neotropical frog. *Science*, **209**, 523-525.
- Ryan, M. J.** 1983. Sexual selection and communication in a neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. *Evolution*, **37**, 261-272.
- Ryan, M. J.** 1985. *The Tungara Frog*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ryan, M. J.** 1986. Factors influencing the evolution of acoustic communication: biological constraints. *Brain, Behavior and Evolution*, **28**, 70-82.
- Ryan, M. J.** 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System* (Ed. by B. Fritsch), pp. 637-677. New York: John Wiley and Sons Inc.
- Ryan, M. J.** 1990. Signal, species and sexual selection. *The American Naturalist*, **78**, 46-52.
- Ryan, M. J. & Brenowitz, E. A.** 1985. The role of body size, and ambient noise in the evolution of bird song. *The American Naturalist*, **126**, 87-100.
- Ryan, M. J. & Drewes, R. C.** 1990. Vocal morphology of the *Physalaemus pustulosus* species group (Leptadactylidae): morphological response to sexual selection for complex calls. *Biological Journal of the Linnean Society*, **40**, 37-52.
- Ryan, M. J. & Keddy-Hector, A.** 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. *The American Naturalist*, **139**, S4-S35.
- Ryan, M. J. & Rand, A. S.** 1993. Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **340**, 187-195.
- Ryan, M. J. & Sullivan, B. K.** 1989. Transmission effects of temporal structures in the advertisement calls of two toads, *Bufo woodhousii* and *Bufo valliceps*. *Ethology*, **80**, 182-189.

- Ryan, M. J. & Wilczynski, W.** 1988. Coevolution of sender and receiver: effect on local mate preference in cricket frogs. *Science*, **240**, 1786-1788.
- Ryan, M. J. & Wilczynski, W.** 1991. Evolution of intraspecific variation in the advertisement call of a cricket frog (*Acris crepitans*, Hylidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **44**, 249-271.
- Ryan, M. J., Cocroft, R. B. & Wilczynski, W.** 1990a. The role of environmental selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog, *Acris crepitans*. *Evolution*, **44**, 1869-1872.
- Ryan, M. J., James, H. F., Wilczynski, W. & Rand, A. S.** 1990b. Sexual selection for sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus*. *Nature*, **343**, 66-67.
- Ryan, M. J., Perril, S. A. & Wilczynski, W.** 1992. Auditory tuning and call frequency predict population-based mating preferences in the cricket frog, *Acris crepitans*. *The American Naturalist*, **139**, 1370-1383.
- Ryan, M. J., Rand, A. S. & Weight, L. A.** 1996. Allozyme and advertisement call variation in the tungara frog, *Physalaemus pustulosus*. *Evolution*, **50**, 2435-2453.
- Schneider, H.** 1974. Structure of the mating calls and relationships of the European tree frogs (Hylidae, Anura). *Oecologia*, **14**, 99-110.
- Sinsch, U. Joermann, G.** 1989. Vocalization and mating behavior of the marsupial frog, *Gastrotheca marsupiata* (Dumeril and Bibron, 1841) (Amphibia: Hylidae). *Copeia*, **1989**, 755-760.
- Shy, E.** 1983. The relation of geographical variation in song to habitat characteristics and body size in North American Tanagers (Thraupinae: *Piranga*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **12**, 71-76

- Smith, M. J. & Roberts, J. D.** 2003. Call structure may affect male mating success in the quacking frog *Crinia Georgiana* (Anura: Myobatrachidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **53**, 221-226.
- Smith, M. J., Osborne, W. & Hunter, D.** 2003. Geographic variation in the call structure of *Litoria verreauxii* (Anura: Hylidae). *Copeia*, **2003**, 750-758.
- Snyder, W. F. & Jameson, D. L.** 1965. Multivariate geographic variation of mating call in populations of the Pacific tree frog (*Hyla regilla*). *Copeia*, **1965**, 129-142.
- Sorjonen, J.** 1983. Transmission of the two most characteristic phrases of the song of the thrush nightgale *Luscinia luscinia* in different environmental conditions. *Ornis Scandinavica*, **14**, 278-288.
- Sorjonen, J.** 1986. Factors affecting the structure and singing behaviour of some Northern European Passerine birds. *Behaviour*, **98**, 286-304.
- Stewart, M. M. & Rand, A. S.** 1991. Vocalizations and defense retreat sites by male and female frogs, *Eleutherodactylus coqui*. *Copeia*, **1991**, 1013-1024.
- 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 plain toad (*Bufo cognatus*). *Behaviour*, **84**, 258-264.
- Sullivan, B. K.** 1984. Advertisement call variation and observations on breeding behavior of *Bufo debilis* and *B. punctatus*. *Journal of Herpetology*, **18**, 406-411.
- Sullivan, B. K.** 1989. Interpopulational variation in vocalizations of *Bufo woodhousei*. *Journal of Herpetology*, **23**, 368-373.
- Sullivan, B. K.** 1992. Sexual selection and calling behavior in the American toad (*Bufo americanus*). *Copeia*, **1992**, 1-7.

- Sullivan, B. K. & Hinshaw, S. H.** 1990. Variation in advertisement calls and male calling behavior in the spring peeper (*Pseudacris crucifer*). *Copeia*, **1990**, 1146-1150.
- Sullivan, B. K. & Leek, M. R.** 1986. Acoustic communication in woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*): I. Response of calling males to variation in spectral and temporal components of advertisement calls. *Behaviour*, **98**, 305-319.
- 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.
- Sullivan, B. K., Malmos, K. B. & Given, M. F.** 1996. Systematics of the *Bufo woodhousii* complex (Anura: Bufonidae): advertisement call variation. *Copeia*, **1996**, 274-280.
- Sullivan, B. K., Malmos, K. B., Gergus, E. W. A. & Bowker, R. W.** 2000. Evolutionary implications of advertisement call variation in *Bufo debilis*, *B. punctatus*, and *B. retiformis*. *Journal of Herpetology*, **34**, 368-374.
- Taigen, T. L., Wells, K. D. & Marsh, R. L.** 1985. The enzymatic basis of high metabolic rates in calling frogs. *Physiological Zoology*, **58**, 718-726.
- Tárano, Z.** 2001. Variation in male advertisement calls in the neotropical frog *Physalaemus enesefae*. *Copeia*, **2001**, 1064-1072.
- Taylor, R. C., Buchanan, B. W. & Doherty, J. L.** 2007. Sexual selection in the squirrel treefrog *Hyla squirella*: the role of multimodal cue assessment in female choice. *Animal Behaviour*, **74**, 1753-1763.
- Wagner, W. E.** 1989. Fighting. Assessment, and frequency alteration in blanchard's cricket frog. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **25**, 429-436.

- Wagner, W. E. & Sullivan, B. K.** 1995. Sexual selection in the gulf coast toad, *Buffo valliceps* female choice based on variable characters. *Animal Behaviour*, **49**, 305-319.
- Walker, T. J.** 1975. Effects of temperature on rates in poikilotherm nervous system: evidence from the calling songs of meadow katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: *Orchelimum*) and reanalysis of published data. *Journal of Comparative Physiology A*, **101**, 57-69.
- Wasserman, F. E.** 1979. The relationship between habitat and song in the white-throated sparrow. *The Condor*, **81**, 424-426.
- Wells, K. D. & Bard, K. M.** 1987. Vocal communication in a neotropical treefrog, *Hyla ebraccata*: responses of females to advertisement and aggressive calls. *Behaviour*, **101**, 200-210.
- Wells, K. D. & Taigen, T. L.** 1986. The effect of social interactions on calling energetic in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **19**, 9-19.
- Wells, K. D. & Taigen, T. L.** 1989. Calling energetic of a neotropical treefrog, *Hyla microcephala*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **25**, 13-22.
- Wilbur, H. M., Rubenstein, D. I. & Fairchild, L.** 1978. Sexual selection in toads: the roles of female choice and male body size. *Evolution*, **32**, 264-270.
- Wilczynski, W. & Brenowitz, E. A.** 1988. Acoustic cues mediate inter-male spacing in a neotropical frog. *Animal Behaviour*, **36**, 1054-1063.
- Wilczynski, W., Zacon, H. H. & Brenowitz, E. A.** 1984. Acoustic communication in spring peepers: call characteristics and neurophysiological aspects. *Journal of Comparative Physiology*, **155**, 577-584.
- Wilczynski, W., Ryan, M. J. & Brenowitz, E. A.** 1989. The display of the blue-black grassquit: the acoustic advantage of getting high. *Ethology*, **80**, 218-222.

- Wiley, R. H.** 1991. Associations of song properties with habitats for territorial oscine birds of Eastern North America. *The American Naturalist*, **138**, 973-993.
- 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.
- Wollerman, L.** 1998. Stabilizing and directional preference of female *Hyla ebraccata* for calls differing in static properties. *Animal Behaviour*, **55**, 1619-1630.
- Woodward, B. D.** 1987. Paternal effects on offspring trits in *Scaphiopus couchi* (Anura: Pelobatidae). *Oecologia*, **73**, 626-629.
- Woodward, B. D., Travis, J. & Mitchell, S.** 1988. The effect of the mating system on progeny performance in *Hyla crucifer* (Anura: Hylidae).
- Zimmerman, B. L.** 1983. A comparison of structural features of calls of open and forest habitat frog species in the Central Amazon. *Herpetologica*, **39**, 235-246.
- Zweifel, R. G.** 1959. Effect of temperature on call of the frog, *Bombina variegata*. *Copeia*, **1959**, 322-327.
- Zweifel, R. G.** 1968. Effects of temperature, body size, and hybridization on mating calls of toads, *Bufo a. americanus* and *Bufo woodhousii fowleri*. *Copeia*, **1968**, 269-285.

IV - Anexo

Instructions to authors

Suitable Topics

The Journal of Herpetology accepts manuscripts on all aspects of the biology of amphibians and reptiles, with emphasis on behavior, biochemistry, conservation, ecology, evolution, morphology, physiology, and systematics. Papers on captive breeding, new techniques or sampling methods, limited natural history observations (i.e., anecdotal or isolated observations), geographic range extensions, and essays generally are not suitable. Consult the Editor prior to submitting a paper if you have doubts as to its suitability.

Where to Submit

All submissions to the Journal of Herpetology must be made using our web-based submission site. Questions about submission using this site should be addressed to the Editor, Matthew Parris (mparris@memphis.edu).

Note that registration is required to access this site; however, you do not need to be a member of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles (SSAR) to access the site or to submit a manuscript. We encourage all authors to consider joining SSAR).

Do not submit papers to the Managing Editor or to any of the Associate Editors.

What to Submit

Details about how to submit your manuscript can be found on the submission site. However, please note that figures will be uploaded separately from the text and should not be incorporated into the document containing the text and tables.

Membership

Membership in SSAR is not required for publishing in the Journal of Herpetology. However, authors of submitted papers are strongly encouraged to join SSAR (ZenScientist). Along with the benefits of becoming an SSAR member, it is important to note that production of the Journal of Herpetology is primarily supported by membership dues.

Page Charges

There are no mandatory page charges for publishing in the Journal of Herpetology. However, authors who have access to grant or institutional funds to pay page charges are expected to do so. In addition authors who are not members are strongly encouraged to contribute to the cost of publishing their paper because publication of the Journal of Herpetology depends heavily on membership dues.

Style and Formatting

Submitting a manuscript in the correct format for the Journal is essential in minimizing turnaround time and reducing costs to the Society. Manuscripts not in the correct style may be returned to the author before being sent for peer review. Thus, please be sure to follow the instructions below very carefully, especially the Checklist for Style and Formatting. Consult a recent issue of the Journal for additional style guidance.

The Journal of Herpetology publishes full papers and shorter communications. Placement of manuscripts in these categories will be determined after acceptance. Note that both full papers and shorter communications are formatted for submission in exactly the same way.

Line Numbers - To facilitate and speed electronic review, please use line numbers for your manuscript.

Title Page -- Sample Title Page appears at the close of these instructions. Please follow the format precisely. DO NOT abbreviate states, postal codes, etc. Authors may indicate present addresses using footnotes. An Email address for the corresponding author is required, and e-mail addresses for other authors may be included.

Abstract -- An abstract is required for all papers (including Shorter Communications). It should represent a concise statement of the objectives and results of the paper. Statistical results are not needed.

Main Body -- All manuscripts (including Shorter Communications) should consist of the following sections: Introduction (no heading), Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgments, Literature Cited, Tables (each on a separate page), Figure Legends (grouped together), and Appendices (if appropriate).

In-text References -- Cite references in the text in chronological order, using a semicolon to separate citations. Use "et al." for three or more authors (example; Smith, 1975; Jones and Jones, 1987; Brown et al., 1990). Papers accepted for publication should be cited as Smith (in press). Unpublished manuscripts (including manuscripts submitted for publication) should be cited as Smith (unpubl. data), and should not be placed in the Literature Cited.

Be very careful that all references cited in the text (including tables and figure legends) are included in the Literature Cited. Failure to check this properly may result in a significant publication delay.

Please limit citation strings to 3 or 4 of the most pertinent references.

In general, so-called "gray literature" references (e.g., meeting abstracts, unreviewed reports to government agencies) should NOT be listed in the Lit. Cit. If citations of such reports is deemed essential, sufficient information should be provided so that the readers can locate the reference independently. The Editor will act to remove citations deemed

unwarranted. Citation of websites should be avoided whenever possible.

Literature Cited Format -- The Literature Cited is one the largest sources of errors. Note that it is now policy that all journal titles be spelled out in their entirety (i.e., no abbreviations). Please be sure that all entries in the Literature Cited also appear in the text (and vice-versa), and that the format instructions below are adhered to carefully:

Article in a Journal
Smith, A. T. 1992. Ecology of rattlesnakes in Florida. *Journal of Herpetology* 26:100-105.

Book
Smith, A. T., and J. Jones. 1995. *Physiology of Amphibians and Reptiles*. McGraw-Hill Inc., New York (page numbers not needed when entire book is the citation).

Be sure to include the state and country (unless U.S.A.) with each book entry unless it is given in the name of the publisher (e.g., Arizona Game and Fish, etc.). **Capitalize the first letter of each significant word in book titles.**

Chapter in a Book
Smith, A. T. 1994. Systematics of frogs and toads. In J. Black and M. Lee (eds.), *Systematics of Amphibians and Reptiles*, pp. 52-65. Univ. of Kansas Press, Lawrence.

Works "in press"
Cite these IN TEXT by following the author's name with "(in press)", and in the Literature Cited section as follows:
Smith, J. Q. (in press). Things my uncle never said about snakes. *Journal of Ethnography*.

Dissertation or Thesis
Smith, A. T. 1991. *Behavioral Ecology of Turtles*. Unpubl. Ph.D. Diss. (or Thesis), Univ. of Kansas, Lawrence. (Use state name if not obvious from the university name, and include country if not U.S.A.).

Multiple Citations -- Multiple citations for the same author should be organized as follows: single citations first, two-author citations second (in alphabetical order), three or more authors third (in chronological order).

Tables
Tables should be double-spaced and each table should be numbered consecutively and placed on its own page. Do not use vertical lines. The legend of the table should be concise but sufficiently detailed so the table can be understood without reference to the text. The legend should appear on the same page as the table. Avoid footnotes whenever possible.

Figure Legends -- Figure headings should be placed on a single page and numbered in the order in which they are cited in the text.

Figures - Figures should be uploaded as separate files (one per figure) or included at the

end of the manuscript file. The following formats are supported by our submission site: TIF, EPS, PDF, or JPG formats. Further details are available on the submission site.

Figures with multiple parts should have each part labeled with a capital letters (e.g., A,B,C, ...) and all parts of the figure should be submitted on a single page.

Abbreviations -- Common abbreviations are given below:			
sec	min	h	yr
km	L (for liter)	mL	g
df	N	SD	SE
	P	CV	

Spell out week, month, day, and mean.

Animal Care and Permits: The Society feels strongly that all animals used in research should be treated humanely and ethically. SSAR, ASIH, and HL have jointly compiled Guidelines for Use of Live Amphibians and Reptiles in Field Research," which outlines appropriate treatment of amphibians and reptiles used in field research, and all contributors to the Journal are expected to comply with these guidelines. In addition, the Journal requires a statement indicating that authors have complied with all applicable institutional animal care guidelines, and that all required state and federal permits have been obtained. For institutions that do not have animal care committees or regulations, authors must affirm that the above guidelines have been followed.

Voucher Specimens The Journal of Herpetology requires that all submissions from researchers reporting results of phylogenetic reconstruction and taxonomic decision be supplemented by in-text (if a shorter communication) or appendix (if a major paper) reference to voucher specimens. Such reference must include an acceptable acronym (e.g. Copeia 1985:802-832; Copeia 1988:280-282) for the permanent collection(s) in which the voucher(s) resides and inclusive catalogue numbers for all specimens utilized. When tissue or DNA samples are utilized, reference to an identifiable carcass deposited in a permanent museum collection is required. Rationale for this decision appears in Molecular Phylogenetics and Evolution 17:129-132.

Checklist for Style and Formatting

- 1) Double check that you have followed all of the formatting guidelines provided above.
- 2) Follow Crother (2008; Herp. Circular 37, SSAR) for all standard English names ("common names") for species from North America, and Liner and Casas-Andreu (2008; Herp. Circular 38, SSAR) for species from Mexico. Standard names for species from outside North America and Mexico should use an appropriate regional reference if available.
- 3) Standard names of all reptiles and amphibians should be capitalized.
- 4) Double-space ALL parts of the ms (including the Title Page and Literature Cited) and number all pages of the manuscript.

- 5) Do not right-justify any portions of the text. Leave a 1.5" left margin and a 1" margin elsewhere.
- 6) Use italics for Latin names, addresses on title page, and subheadings only.
- 7) Do not boldface any portion of the text.
- 8) Do not use footnotes in the text.
- 9) Be sure all citations in the text are in the Literature Cited section and vice-versa.
- 10) Limit citation strings to 3 or 4 of the most pertinent papers.
- 11) Use line numbers (numbered continuously).

updated 04 January 2009

Sample Title Page

JOURNAL OF HERPETOLOGY

LRH: Lewis Smith (spell out name if only one author)

L. Smith and J. Clark (use initials and last name for two authors)

L. Smith et al. (use for more than two authors)

Shorter Communications (if less than 8 pages of text)

RRH: Ecology of timber rattlesnakes

Shorter Communications (if less than 8 pages of text)

Ecology and Reproduction of the Timber Rattlesnake (*Crotalus horridus*) in Kansas

Lewis S. Smith^{1,2} and James. R. Clark³

1 Department of Biology, University of Western Kansas, Simpson, Kansas 60022, USA

2 Department of Zoology, Nebraska State University, Lincoln, Nebraska 70033, USA

Key Words: Snakes, *Crotalus*, Ecology, Reproduction

³ Present Address: Southcentral Louisiana State University, Houma, Louisiana 74321
USA