

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Instituto de Biologia

SECRETARIA
DE
PÓS GRADUAÇÃO

ECOLOGIA REPRODUTIVA DE UMA
COMUNIDADE DE ANFÍBIOS ANUROS NA
SERRA DO JAPI, SUDESTE DO BRASIL

Célio Fernando Baptista Haddad

Orientador:

Dr. Adão José Cardoso

Tese apresentada ao Instituto de Biologia
da Universidade Estadual de Campinas, para
a obtenção do título de Doutor em Biologia
(Ecologia).

H116e

13993/BC

CAMPINAS

1991

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Este exemplar cor-
responde à redação final
Final da tese defendida pelo
candidato Célio Fernando Baptista
Haddad e aprovada pela Comissão
de Exames em 26.10.1991

30/05/1992

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Adão J. Cardoso, pelo apoio, orientação e amizade durante os meus primeiros passos no estudo dos anuros e pela orientação desta tese.

A Pat, pela paciência, carinho e incentivo e pela grande ajuda em todas as etapas deste trabalho.

Aos Drs. Augusto S. Abe, Jorge Jim, Ivan Sazima e Jacques M. E. Vielliard, pelo apoio e amizade durante minha formação, pela leitura da tese e pelas valiosas sugestões.

Aos amigos Ari Giaretta, Marcelo Gordo, Márcio Martins, J.P. Pombal Jr. e Ellen Pombal, pelo apoio em diversas etapas do trabalho.

A minha mãe, pelo cuidadoso e trabalhoso serviço de costurar dezenas de cintos elásticos para os meus sapos.

Aos meus irmãos, Claudia e Luiz, pelo auxílio nas atividades de campo.

Aos seguintes colegas e amigos, pela companhia durante as atividades de campo: Claudia, Monique, Cristine Strüsmann, Martinho e Tobias Wang.

Ao Dr. Hilton S. Pinto do CEPAGRI e IB - UNICAMP, pelo fornecimento de dados meteorológicos.

Ao Dr. Mário Gneri, do IMEC - UNICAMP, pela orientação estatística.

Ao Sr. Antônio (em memória) do DAE de Jundiaí, pelo auxílio nos trabalhos de campo e pela manutenção do local de estudo.

Ao Sr. Jaime Somera, pelo esmero nas ilustrações a nanquim.

A minha família (Anna, Claudia, José, Luiz, Rosana e Salma), pelo apoio e principalmente por aturarem os meus aquários e terrários dentro de casa.

Aos colegas e funcionários do Departamento de Zoologia da UNESP - Rio Claro e Departamento de Zoologia da UNICAMP, pelo apoio em diferentes partes do trabalho e pela amizade.

Aos funcionários do Museu de História Natural da UNICAMP, pela cooperação em diversas etapas do trabalho.

Ao Departamento de Aguas e Esgotos (DAE) de Jundiaí, por permitir o estudo dentro da área de captação de água.

A CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), pela bolsa concedida.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) proc. 403337/88-7, pelo auxílio concedido.

ÍNDICE

	página
1. INTRODUÇÃO	01
2. LOCAL DE ESTUDO	04
3. MATERIAL E MÉTODOS	13
3.1. Visitas regulares	13
3.2. Identificação das espécies	13
3.3. Observações naturalísticas com adultos	14
3.4. Experimentos	16
3.5. Desovas	17
3.6. Manutenção de híbridos em laboratório	18
3.7. Manutenção de híbridos no campo	19
3.8. Análise estatística	19
4. RESULTADOS	21
4.1. Lista de espécies	21
4.2. Relato das espécies	22
4.3. Modos de reprodução	51
4.4. Estratégias reprodutivas	54
4.5. Padrões de reprodução	58
4.6. Utilização de recursos	59
4.6.1. Utilização dos micro-ambientes para a reprodução	59
4.6.2. Padrões de distribuição temporal: ao longo da noite	60
4.6.3. Padrões de distribuição temporal: ao longo do ano	61
4.7. Interações entre as espécies	62

5. DISCUSSÃO	88
5.1. Comentários taxonômicos	88
5.2. Territorialidade	90
5.3. A ação humana e a composição de espécies	94
5.4. Vocalizações	97
5.5. Atração de fêmeas	100
5.6. Sucesso reprodutivo	101
5.7. Escolha do sítio de desova	103
5.8. Modos de reprodução	104
5.9. Estratégias reprodutivas	113
5.10. Padrões de reprodução	119
5.11. Utilização de recursos	120
5.12. Interações entre as espécies	125
6. CONCLUSÕES	130
7. RESUMO	132
8. SUMMARY	135
9. REFERÊNCIAS	138

1. INTRODUÇÃO

Com a constatação da territorialidade nos anuros, a partir do trabalho de Martof (1953), houve um interesse crescente no estudo do comportamento social destes animais, o que possibilitou o reconhecimento de padrões e estratégias biológicas que operam, principalmente, a nível populacional. Neste contexto, o trabalho de Wells (1977a) foi fundamental pois, além de reunir o conhecimento sobre o comportamento social disponível até aquela época, estabeleceu os caminhos que a investigação autoecológica poderia seguir a partir daqueles conhecimentos. Se de um lado os trabalhos com enfoque populacional possibilitaram uma expansão ordenada de conhecimentos, guiada por trabalhos de revisão como o de Wells (1977a), os estudos sinecológicos em anuros só foram revistos de forma mais crítica no início da década de 1980 (e.g. Scott & Campbell, 1982). A complexidade inerente a este tipo de estudo tem impedido uma visão mais integrada e abrangente dos fenômenos que atuam a nível de comunidades (Scott & Campbell, 1982; Toft, 1985).

O conceito de comunidade é complexo. Em um senso mais amplo a comunidade seria composta por todos os componentes bióticos que interagem em um ecossistema (Crump, 1982). Uma definição mais prática, adotada por muitos ecólogos, a qual será adotada no presente trabalho, é a de MacArthur (1971) que considera a comunidade como "qualquer conjunto de

organismos relacionados, que vivem próximos e sobre os quais é interessante se referir."

Estudos abordando diferentes aspectos têm sido publicados com comunidades de anuros (revisão em Scott & Campbell, 1982). Uma das suposições básicas da maioria dos estudos de partilha de recursos, em comunidades herpetológicas, é que a exclusão competitiva entre espécies atua como a força responsável pelos padrões observados (Scott & Campbell, 1982). No entanto, Toft (1985) indica que os padrões de partilha de recursos resultam de três categorias causais distintas, das quais a competição é apenas uma; as outras duas são a predação e fatores que operam independentemente de interações interespecíficas.

Na região neotropical parece haver uma tendência a uma abordagem naturalística nos estudos mais recentes sobre comunidades de anuros (e.g. Weygoldt, 1986; Aichinger, 1987; Cardoso et al., 1989; Heyer et al., 1990). Este enfoque é uma consequência de um fato inevitável: os estudos de modelos em comunidades (e.g. Cardoso & Martins, 1987) são derivados de trabalhos de investigação de história natural. Sem os estudos de base (como sistemática e história natural), não será possível o desenvolvimento de modelos ecológicos que descrevam adequadamente as comunidades.

A fauna de anuros da América do Sul é pouco conhecida, sendo ainda comum a descoberta de novas espécies. Esta situação está relacionada à grande riqueza de espécies das comunidades neotropicais, que são proporcionalmente pouco

estudadas (Duellman, 1979). Somente quando os dados sobre história natural estiverem disponíveis para um grande número de espécies neotropicais, será possível um maior número de estudos ecológicos de cunho mais experimental.

No momento, é necessário um grande esforço dos herpetólogos que atuam na região neotropical, para que as informações básicas sobre as espécies de anuros tornem-se disponíveis. Alguns trabalhos, realizados nas últimas décadas, têm contribuído para minorar o problema da escassez destas informações básicas (e.g. Crump, 1974; Duellman, 1978; Hoogmoed & Gorzula, 1979; Toft & Duellman, 1979; Jim, 1980; Weygoldt, 1986; Aichinger, 1987; Cardoso et al., 1989; Cardoso & Vielliard, 1990; Heyer et al., 1990; Hödl, 1990).

Para as regiões serranas do Sudeste do Brasil, compreendidas dentro do "Domínio das Matas Atlânticas" (sensu Ab'Saber 1977), são praticamente inexistentes as publicações sobre ecologia de comunidades de anuros. Exceções recentes são os estudos de Weygoldt (1986), em Santa Teresa, Espírito Santo, Cardoso et al. (1989), em Poços de Caldas, Minas Gerais e Heyer et al. (1990), em Boracéia, São Paulo.

De um modo geral, a fauna da Mata Atlântica é pouco conhecida, devido à exiguidade de estudos a médio e longo prazo e à falta de levantamentos faunísticos em diferentes regiões. Paralelamente ao pouco conhecimento deste ecossistema, existe o problema da velocidade de destruição dos ambientes naturais, por ação antrópica, que é muito

maior que a velocidade dos ecólogos e zoólogos em coletar os dados. Em algumas áreas de Mata Atlântica, no Sudeste do Brasil, o empobrecimento das comunidades de anuros tem sido registrado (Heyer et al., 1988, 1990; Weygoldt, 1989) e pode ser atribuído à degradação dos ambientes pela ação do homem. Desta forma, o estudo destas comunidades se faz necessário e urgente.

No presente trabalho são apresentadas informações sobre a reprodução das espécies de anuros na região da Ermida, Serra do Japi, município de Jundiaí, Estado de São Paulo. São abordados os sítios de vocalização e oviposição, padrões temporais de reprodução, modos de reprodução, estratégias reprodutivas, territorialidade e interações interespecíficas. O objetivo principal do estudo é determinar as estratégias de utilização de recursos entre as espécies de anuros. A hipótese de trabalho baseia-se no pressuposto da existência de partilha de recursos nesta comunidade. A partilha de recursos será estudada em termos de (1) utilização de micro-ambientes para a reprodução, (2) turno de vocalização, (3) temporada de vocalização e (4) utilização do espaço acústico.

2. LOCAL DE ESTUDO

A Serra do Japi situa-se nas proximidades dos municípios de Jundiaí e Cabreúva, Estado de São Paulo. Faz parte de um conjunto montanhoso mais amplo, conhecido como

Serrania de São Roque, constituindo-se em relevo montanhoso residual, remanescente da ação de ciclos erosivos de abrangência local e regional, ativos a partir da primeira metade do Terciário (Machado & Santoro, no prelo). A fisionomia atual da Serra do Japi reflete os últimos instantes de uma longa história geológica, que teve início no Pré-Cambriano (Ab'Sáber, no prelo; Machado & Santoro, no prelo). O tipo de rocha predominante é o quartzito, ocorrendo, em menor escala, anfibólitos, granitos, gnaisses e migmatitos (Machado & Santoro, no prelo).

Da encosta da Serra até próximo a 1.000 m de altitude ocorrem florestas mesófilas semidecíduas; acima de 1.000 m ocorrem as florestas de altitude (Morellato et al., 1989). Lagedos rochosos, com relictos de vegetação xérica, ocorrem em diversos pontos da serra (Ab'Sáber, no prelo).

A Serra do Japi é caracterizada por altitudes que variam entre 700 e 1.300 m acima do nível do mar. Apresenta temperaturas médias anuais entre 15,7 e 19,2°C, respectivamente, nas partes mais altas e mais baixas (Pinto, no prelo). Existe um acentuado gradiente negativo na precipitação anual a medida que se desloca no sentido São Paulo - Campinas (Pinto, no prelo). De abril a setembro os dias são mais frios e secos e de outubro a março os dias são mais quentes e úmidos (Pinto, no prelo), evidenciando uma sazonalidade pronunciada (Morellato et al., 1989).

O período de coleta de dados foi atípico em termos de precipitação. O ano de 1988 foi seco (Fig. 1), apresentando

menor precipitação total, em relação à média local apresentada por Pinto (no prelo). A menor precipitação deste ano parece ser consequência da corrente Anti-El Niño (Molion, 1989). Por outro lado, os meses de janeiro e fevereiro de 1990 apresentaram precipitação total maior que a média local (Pinto, no prelo).

A temperatura no começo da noite (aproximadamente uma hora após o ocaso) foi variável, apresentando valores menores nos meses mais secos e maior oscilação entre setembro e novembro, devido a frentes frias (Fig. 1).

Os dados do presente estudo foram coletados no segmento denominado Serra da Ermida ($23^{\circ}13'S$; $46^{\circ}48'W$). O local estudado (Figs. 2 e 3) encontra-se a 870 m de altitude e corresponde a um ponto de captação de água do Departamento de Aguas e Esgotos (DAE) de Jundiaí, que abastecia o bairro Elói Chaves, no município de Jundiaí. Os corpos d'água presentes neste local correspondiam a uma represa (ambiente lântico permanente; Fig. 4), três riachos de corredeira (ambientes lóticos permanentes; riachos I, II e III; Fig. 5) e poças d'água no braço morto do riacho I ou em suas proximidades (ambientes lânticos temporários).

Os riachos de corredeira apresentavam leito arenoso, seixoso ou rochoso (quartzítico); em alguns trechos ocorriam acúmulos de matéria orgânica, principalmente restos vegetais. As águas apresentavam-se cristalinas, turvando-se apenas durante as tempestades. Os riachos eram rasos (geralmente entre 20 e 40 cm de profundidade), com alguns

poços mais fundos (aproximadamente de 1 m). Os locais de acúmulo de matéria e os poços variavam em posição de acordo com as chuvas. A mata mesófila semi-decídua envolvia completamente os riachos, chegando, em alguns trechos, a formar um dossel sobre o leito.

A represa apresentava aproximadamente 80 m de comprimento por 30 m de largura, abrangendo ambientes de borda de mata e áreas abertas. Foi dividida em 24 segmentos (Fig. 3), cada um delimitado por dois pontos. Os pontos correspondiam a estacas de madeira ou rochas marcadas com tinta a óleo. Esta metodologia foi utilizada para o mapeamento das margens da represa e também para possibilitar a localização, em mapa, das desovas e dos adultos das espécies estudadas. As margens da represa apresentavam as seguintes características: no trecho 1, mata cobrindo o solo e pendendo sobre a água, ambiente aquático com profundidade de 1 m, com acúmulo de matéria orgânica no fundo e muitos ramos vegetais submersos; nos trechos 2 a 4, solo arenoso, desprovido de vegetação, com a profundidade da água entre 0,5 e 1,0 m, acúmulo de matéria orgânica no fundo e poucos ramos vegetais submersos; nos trechos 5 a 7, solo pedregoso, com pequenas áreas arenosas onde crescia vegetação herbácea rala e baixa (20 cm no máximo), profundidade da água variando entre 0 e 1,0 m, com acúmulo de matéria orgânica no fundo; nos trechos 8 a 9, solo pedregoso, praticamente desprovido de vegetação, profundidade da água entre 0,5 e 1,5 m; nos trechos 10 a 11, barragem de concreto, com

profundidade da água variando de 0,3 e 3,0 m, com grande acúmulo de matéria orgânica no fundo; nos trechos 12 a 16, solo arenoso recoberto por vegetação herbácea rala e baixa (30 cm no máximo), profundidade da água variando entre 0 e 0,5 m, pouco acúmulo de matéria orgânica no fundo e poucos ramos vegetais submersos; no trecho 17, solo arenoso praticamente desprovido de vegetação e profundidade da água variando de 0 e 30 cm; nos trechos 18 a 24, solo lodoso e encharcado, vegetação herbácea densa e alta (entre aproximadamente 50 e 100 cm), profundidade da água variando de 0 e 1,8 m, acúmulo de matéria orgânica e muitos ramos vegetais submersos. A margem do braço morto do riacho I próxima à represa apresentava uma vegetação semelhante à dos trechos 18 a 24; a outra margem apresentava vegetação mais alta (1,5 a 2,0 m) com predominância de marantáceas e samambaias, além de vegetação herbácea densa.

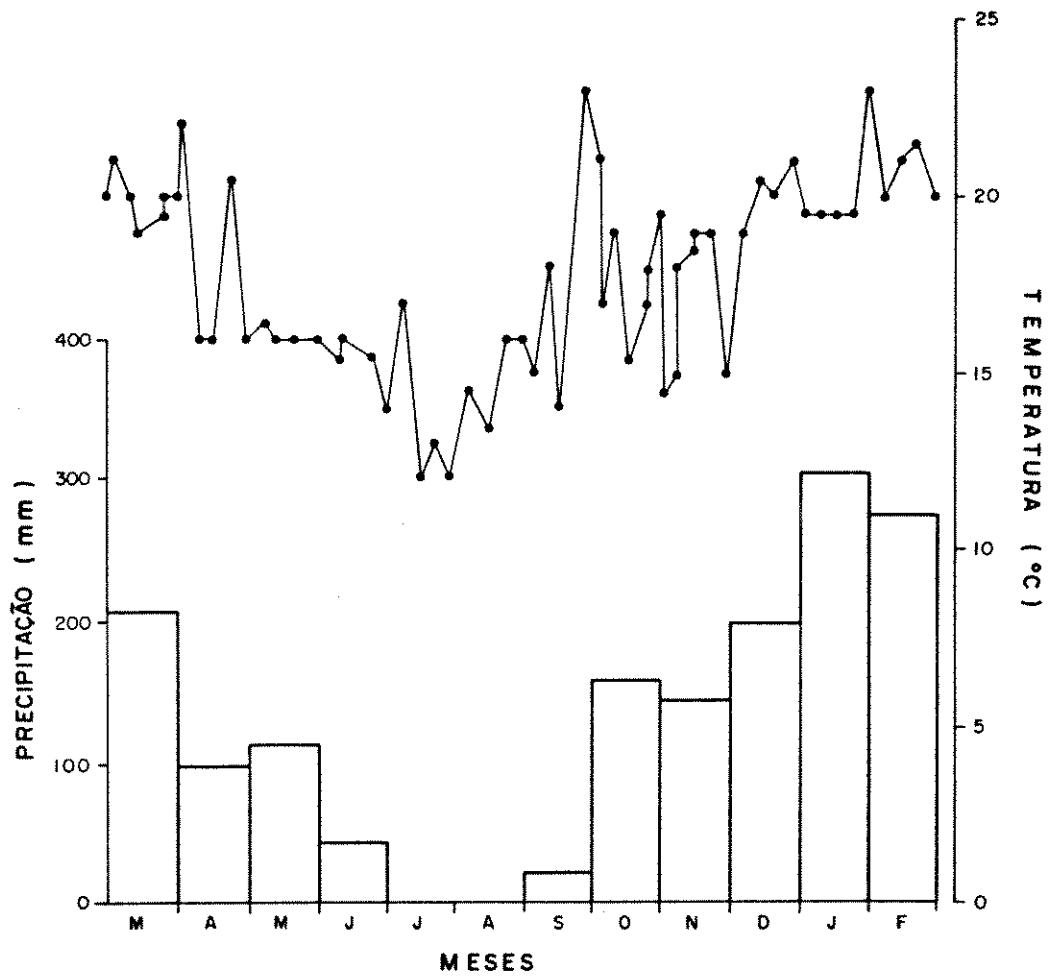


Figura 1. Precipitação total mensal (barras) para uma região próxima à represa do DAE (Posto E3-053, 23°12'S; 46°53'W - 715m de altitude) e temperatura do ar (traço), tomada no local de estudo, uma hora após o pôr do sol. Março de 1988 a fevereiro de 1989, Ermida, Serra do Japi, Jundiaí, Estado de São Paulo.

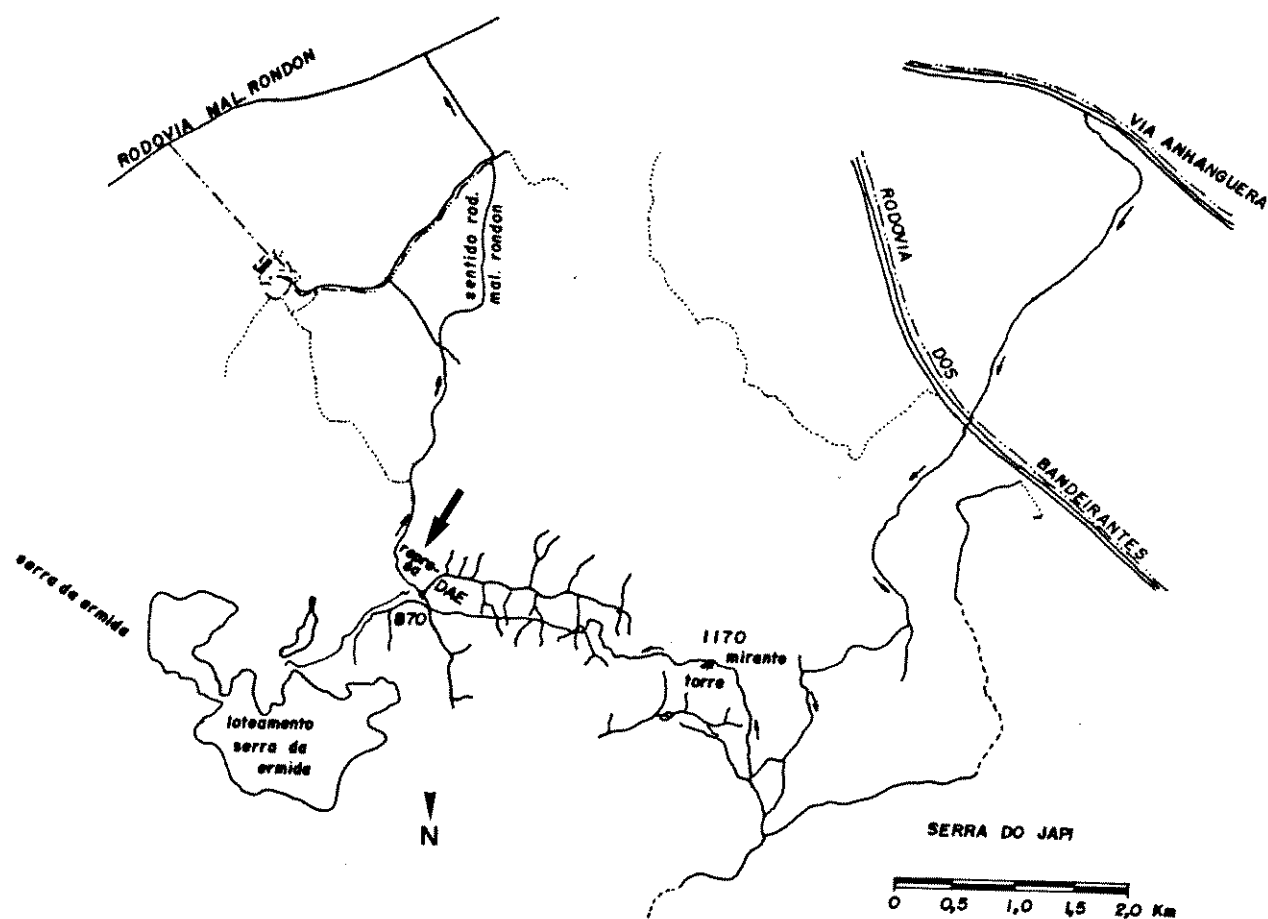


Figura 2. Localização da represa do DAE, Serra do Japi, Município de Jundiaí, Estado de São Paulo. A seta maior indica o local de estudo e as setas menores indicam o leito das estradas.

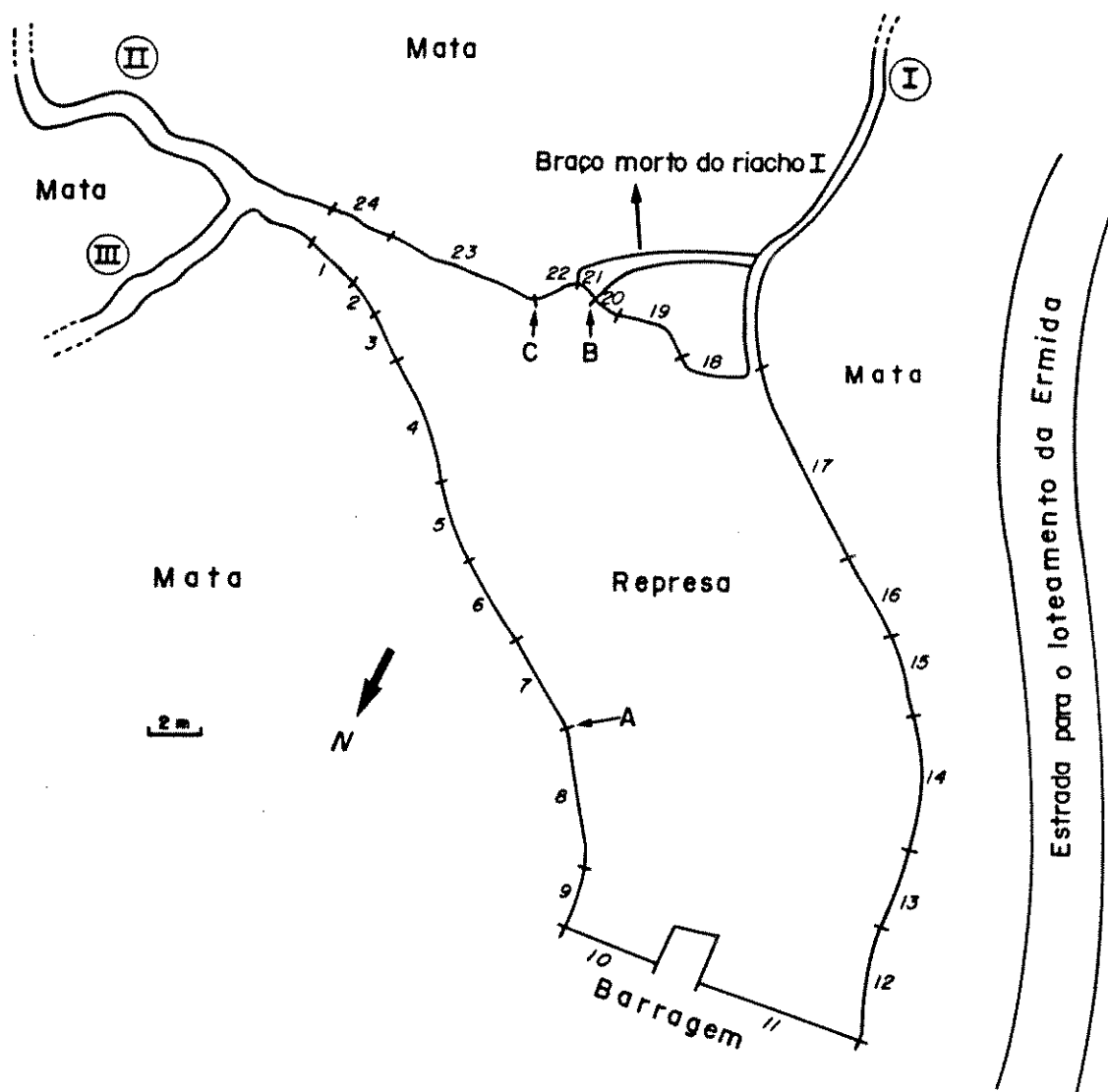


Figura 3. Detalhe da área estudada, na Serra do Japi, com os seguintes ambientes: represa do DAE, riachos (I, II e III), poças temporárias (braço morto do riacho I) e mata. Os número 1 a 24 correspondem aos trechos de margem; as letras A, B e C indicam os sítios de vocalização do macho número 10 de Bufo crucifer (vide texto).



Figura 4. Parte da represa do DAE, Serra do Japi, município de Jundiaí, Estado de São Paulo. Repare as margens sem vegetação ou com vegetação herbácea e a mata que circunda a represa.



Figura 5. Detalhe do riacho II no local de estudo, mostrando a vegetação densa, pendente sobre a água.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Visitas regulares

A coleta regular de dados foi conduzida entre 1º de março de 1988 a 28 de fevereiro de 1989. Foram estudados todos os tipos de ambientes utilizados durante a atividade reprodutiva dos anuros, com exceção da copa das árvores. Foram realizadas duas visitas semanais regulares na estação quente e úmida (março de 1988 e entre outubro de 1988 e fevereiro de 1989); numa das visitas eram estudadas as espécies da represa e das poças temporárias do braço morto do riacho I e na outra visita eram estudadas as espécies dos três riachos e da mata. Na estação fria e seca (entre abril e setembro de 1988), devido ao menor número de espécies em atividade reprodutiva, era possível fazer toda a coleta regular de dados (na represa, poças temporárias, riachos e mata) em uma visita semanal. Visitas adicionais foram realizadas principalmente na estação quente e úmida. O horário segue o fuso -3h GMT, portanto não sendo observadas as alterações de horário de verão nas anotações.

3.2. Identificação das espécies

A identificação das espécies foi feita principalmente com base em animais observados no campo e registro das vocalizações emitidas pelos machos. Para espécies de difícil identificação no campo, ou com problemas taxonômicos

conhecidos, alguns exemplares foram coletados e identificados com base em comparações com material de coleções herpetológicas, incluindo tipos, material de localidades-tipo e descrições na literatura. Espécimes-testemunho encontram-se depositados na coleção de vertebrados do Museu de História Natural, Universidade Estadual de Campinas (ZUEC) e no Departamento de Zoologia da Universidade Estadual Paulista (UNESP), "campus" de Rio Claro.

3.3. Observações naturalísticas com adultos

As observações com os adultos eram iniciadas pouco antes do pôr do sol (quando os machos de muitas espécies iniciavam a atividade de vocalização) prosseguindo até o momento em que a atividade diminuía ou cessava. Para Hylodes cf. ornatus foram necessárias observações diurnas, já que a espécie apresentava atividade nas horas claras do dia. Durante a noite as espécies eram estudadas com auxílio de lanternas manuais a pilha, evitando-se iluminar diretamente os animais cujo comportamento estava sendo observado.

A cada visita regular era tomada a temperatura do ar no início da noite (aproximadamente uma hora após o pôr do sol), com um termômetro de mercúrio com precisão de 0,5°C. Eram registradas, também, condições de luminosidade da noite (e.g. noite clara com lua cheia, noite escura com lua nova), ocorrência de ventos fortes e chuvas.

O número de machos em atividade de vocalização e o número de casais observados em amplexo era anotado a cada visita regular, para todas as espécies em atividade reprodutiva.

Machos e fêmeas foram marcados por amputação de dedos das mãos e pés, conforme a técnica apresentada por Martof (1953) ou eram reconhecidos através de marcas naturais. Para algumas espécies como Bufo crucifer, B. ictericus e Hyla bischoffi, além da amputação de dedos, foram colocados cintos elásticos (7 mm de largura, 75% algodão e 25% elastodieno) numerados com tinta nanquim. O método de marcação por cintos elásticos foi abandonado dois meses após o seu início, e os cintos foram removidos, pois causavam lesões na pele dos indivíduos. Era marcada apenas uma pequena quantidade dos indivíduos das diferentes populações. Apenas para B. crucifer e B. ictericus procurou-se marcar todos os indivíduos adultos observados.

Sempre que um indivíduo era marcado, foi medido seu Comprimento Rostro-Anal (CRA). Todas as espécies, com exceção de B. ictericus, foram medidas com um paquímetro com precisão de 0,1 mm. Machos e fêmeas de B. ictericus, que apresentavam grande porte, foram medidos com uma régua plástica com precisão de 1 mm. Para a tomada da medida do CRA os indivíduos eram esticados. As medidas de CRA possibilitaram a verificação de tendências relacionando o tamanho com a seleção sexual, dimorfismo sexual, estratégia

satélite, estratégia do macho deslocador (q.v.) e número de ovos depositados.

A marcação individual possibilitou o registro do número de vezes que um determinado indivíduo compareceu aos ambientes estudados; o número de vezes que um determinado macho retornou a um mesmo sítio de vocalização; o número de amplexos que um determinado indivíduo realizou ao longo do estudo.

3.4. Experimentos

Para o estudo da territorialidade dos machos das diferentes espécies, além das observações de campo, foram feitos experimentos de "playback" ou de imitação das vocalizações. Para os experimentos de "playback" as vocalizações de anúncio ("advertisement calls" sensu Wells, 1977b) das espécies eram gravadas em gravador Uher 4000 Report Monitor, com microfone Uher M538. As vocalizações gravadas, ou imitações sonoras feitas pelo observador, eram emitidas na direção dos machos, sendo registrado se o indivíduo passava a demonstrar algum comportamento territorial.

Para o estudo da estratégia satélite, foram realizados experimentos de remoção do macho vocalizador, deixando-se o macho satélite isolado. Com este experimento verificava-se a existência ou não de espera por território disponível (Haddad, no prelo).

3.5. Desovas

A coleta de informações sobre as desovas era feita durante as horas claras do dia, com o trabalho de localização e contagem. Para a maioria das espécies o encontro das desovas foi incomum. Apenas para Bufo ictericus e Hyla prasina foi possível o acompanhamento semanal das desovas. O número de desovas e o local em que elas se encontravam, em relação aos trechos da margem (Fig. 3), eram registrados para determinar a preferência por sítios de desova. Foram medidas as profundidades em que se encontravam as desovas de H. prasina. No campo, as desovas de Bufo crucifer e de B. ictericus eram colocadas em uma proveta com precisão de 5 ml, sendo o volume total anotado. Amostras destas desovas eram fixadas no campo em formalina 5%. No laboratório, o número de ovos por amostra era contado e o número aproximado de ovos por desova era estimado. Para as demais espécies as desovas eram fixadas em formalina 5% e todos os ovos eram contados em laboratório.

Desovas também foram obtidas coletando-se casais em amplexo ou juntando os casais. Em ambos os casos, os casais eram colocados em sacos plásticos com água e vegetação. No caso de Bufo crucifer e de B. ictericus os casais eram transportados em sacos plásticos e mantidos por um ou dois dias em tanques de cimento de 50 cm de comprimento, por 25 cm de largura e 30 cm de altura, com profundidade de água de aproximadamente 10 cm. As desovas obtidas em laboratório eram fixadas em formalina 5% e os casais devolvidos ao local

de estudo. Algumas fêmeas ovuladas e fêmeas que haviam acabado de desovar foram fixadas. Estas fêmeas foram dissecadas e analisadas em lupa para a determinação dos estágios de desenvolvimento dos óvulos ovarianos. Quando as fêmeas apresentavam óvulos em diferentes fases de desenvolvimento foi considerado que deveriam apresentar mais de uma desova por estação reprodutiva (veja Crump, 1974).

Para o cálculo do volume de ovos apresentado na tabela 2, foi utilizada a fórmula do volume da esfera (já que os ovos das espécies estudadas apresentam formato esférico). Assim, volume do ovo = $4/3\pi r^3$, onde π é a constante 3,14 e r corresponde ao raio do ovo. O diâmetro era medido em lupa binocular Carl Zeiss com ocular micrométrica, sendo desprezadas as dimensões das cápsulas gelatinosas. Os números de ovos utilizados para as medidas de diâmetro foram os seguintes: 60 de Bufo crucifer, 60 de B. ictericus, 36 de Hyla bischoffi, 30 de Hyla sp. (aff. circumdata), 50 de Hyla fuscovaria, 30 de Hyla leucopygia, 100 de Hyla prasina, 8 de Phasmahyla cochranæ, 8 de Phyllomedusa burmeisteri, 38 de Eleutherodactylus quentheri e 8 de Eleutherodactylus juipoca. O volume de ovos depositado por uma fêmea era calculado pela multiplicação do volume de cada ovo pelo número total de ovos por desova.

3.6. Manutenção de híbridos em laboratório

A manutenção de híbridos de Bufo crucifer e B. ictericus e de Hyla bischoffi e H. prasina foi feita em

aquários de 20 cm de comprimento, por 15 cm de largura e 12 cm de altura, com cerca de dois litros de água coletada na Serra do Japi. Os girinos foram alimentados com alface e ração para peixes. Os imagos e jovens foram alimentados com moscas Drosophila.

3.7. Manutenção de híbridos no campo

Híbridos de Bufo crucifer e B. ictericus foram mantidos no campo, dentro de um cercado de aproximadamente 5m². O cercado foi feito com tela plástica de 1mm de malha. No cercado, os girinos podiam ser observados em situação muito parecida com a natural, permitindo o registro de formação de cardumes e comportamento alimentar.

3.8. Análise estatística

Para as análises de correlação foi utilizado o coeficiente de Pearson; para as comparações simples entre médias foi utilizado o teste t (Sokal & Rohlf, 1981; Zar, 1984). Para verificar se a distribuição das duas espécies do gênero Bufo era ou não associada, as posições dos machos, em quatro noites diferentes, foram registradas em mapas da represa, sendo elaborado um mapa para cada noite. As quatro noites escolhidas para o teste de distribuição (7 de julho, 6 e 29 de agosto e 12 de setembro de 1988), foram aquelas que apresentaram os maiores números de machos ativos, somando-se as duas espécies. Dezoito parcelas correspondendo a 10 X 6 m foram colocadas em cada mapa da represa, de forma

a amostrar toda a extensão da margem. As parcelas foram colocadas na mesma posição nos quatro mapas. Para a verificação da associação ou não na distribuição espacial das duas espécies foi utilizado o teste de χ^2 com a correção de Yates (Zar, 1984).

4. RESULTADOS

4.1. Lista de espécies

Dezessete espécies de anuros foram encontradas em atividade reprodutiva, durante o período de coleta regular de dados:

Família Bufonidae

Bufo crucifer

Bufo ictericus

Família Hylidae

Hyla arildae

Hyla bischoffi

Hyla sp. (aff. circumdata)

Hyla faber

Hyla fuscovaria

Hyla hayii

Hyla hiemalis

Hyla leucopygia

Hyla prasina

Phasmahyla cochranae

Phyllomedusa burmeisteri

Família Leptodactylidae

Eleutherodactylus quentheri

Eleutherodactylus juipoca

Hylodes cf. ornatus

Physalaemus cuyieri

4.2. Relato das espécies

Os dados sobre história natural estão mais completos para as espécies mais abundantes ou de fácil observação. Assim, espécies como Bufo crucifer, B. ictericus, Hyla leucopygia e H. prasina serão tratadas com mais detalhes.

De uma maneira geral, todas as espécies diminuíam a atividade reprodutiva em noites frias, claras ou com muito vento. Chuvas muito fortes reduziam a atividade de vocalização dos machos e chuvas fracas estimulavam esta atividade.

Família Bufonidae

Bufo crucifer Wied, 1821

Foi a única espécie que apresentou padrão bimodal de atividade, vocalizando a partir do ocaso e pouco antes do amanhecer. Durante o dia refugia-se em tocas entre raízes de árvores ou entre rochas. Machos desta espécie foram observados vocalizando na margem da represa, do trecho 1 ao 24 (borda de mata e áreas abertas), sobre rochas ou no solo, em ambiente de vegetação rala; algumas vezes vocalizavam parcialmente submersos. Foram observados dois tipos de

vocalizações para os machos: (1) vocalização de anúncio ("advertisement call" sensu Wells, 1977b), emitidas aparentemente para a atração de fêmeas; (2) vocalização de libertação ("release call" sensu Bogert, 1960), emitidas quando um macho era tocado ou abraçado por outro macho. Há dimorfismo sexual em tamanho, sendo as fêmeas maiores em Comprimento Rostro-Anal (CRA) ($\bar{X}$ = 81,00 mm; DP = 6,93; N = 3; amplitude: 73 a 85,2 mm) que os machos ($\bar{X}$ = 68,85 mm; DP = 6,47; N = 19; amplitude: 57,9 a 79 mm). Machos apresentavam calosidade nupcial no 1º, 2º e 3º dedos das mãos.

Embora a temporada de vocalização tenha sido de abril de 1988 a fevereiro de 1989, fêmeas ovuladas e desovas foram observadas somente nos meses de junho, julho, agosto e outubro de 1988. O amplexo é do tipo axilar, com os machos segurando firmemente as fêmeas. A desova é composta por cordões gelatinosos, com ovos em fileira única. É depositada próxima à margem da represa, enroscada entre ramos vegetais em ambientes sombreados. O número médio de ovos por desova foi de 4.669,67 (DP = 926,76; N = 3; amplitude: 3.615 a 5.354). Aparentemente, a fêmea escolhia o sítio de desova, pois ela carregava o macho, sem que este auxiliasse no deslocamento. Uma fêmea dissecada após a desova apresentava pequenos óvulos imaturos, com tamanhos similares.

Dos 16 machos marcados de B. crucifer, cinco voltaram a vocalizar no mesmo sítio em diferentes noites. Oito machos vocalizaram em sítios diferentes a cada noite e três foram

observados uma única noite. O macho número 10, acompanhado durante todo o estudo, foi o indivíduo que retornou o maior número de vezes a um mesmo local. Este indivíduo se abrigava durante o dia em uma toca entre as raízes de uma árvore, que ficava a 2 m do ponto A da figura 3. O ponto A correspondia a uma rocha na margem da represa, em cujas imediações o macho 10 foi observado em atividade de vocalização em 20 de um total de 46 noites amostradas (1988: 17 de abril; 19, 22 e 29 de maio; 23 e 30 de junho; 7 e 21 de julho; 6, 15, 22 e 29 de agosto; 4, 12 e 27 de setembro; 3 de outubro; 15 e 21 de novembro; 5 e 12 de dezembro). Em quatro noites amostradas (1988: 19 de dezembro; 1989: 2 e 30 de janeiro; 20 de fevereiro) este macho foi observado nas imediações do ponto B da figura 3 e em outras três noites nas imediações do ponto C da mesma figura (1988: 9 e 10 de junho; 1989: 23 de janeiro). Fêmeas só foram vistas quando compareciam aos coros para a reprodução.

Houve uma correlação positiva e significativa entre o comprimento total dos machos e o número de vezes em que eles estiveram presentes nos coros ($r = 0,523$; $0,02 < P < 0,05$; $N = 16$). Assim, machos maiores compareceram um maior número de noites.

Uma única interação aparentemente agressiva foi observada entre machos de B. crucifer. Os machos números 7 (67 mm de CRA) e 14 (71 mm de CRA) vocalizavam lado a lado. Num dado momento o macho 14 pulou sobre o 7 expulsando-o para outro sítio de vocalização.

Durante o período de coleta regular de dados, um total de 16 machos foi observado no coro, em atividade reprodutiva; o número máximo observado numa noite foi de 11 machos (9 de junho de 1988). No dia 5 de agosto de 1989 (após a coleta regular de dados), com a chegada de uma frente fria, 20 machos compareceram à represa para a reprodução. Destes, apenas sete correspondiam a indivíduos marcados durante a coleta regular. O grande número de machos, observado com a chegada da frente fria, sugere que certos indivíduos comparecem ao coro apenas em situações especiais.

Bufo ictericus Spix, 1824

Apresenta atividade de vocalização mais intensa durante a noite. Durante o dia, vários machos foram observados abrigados em tocas similares às referidas para B. crucifer; alguns machos e fêmeas têm sido observados deslocando-se ou em repouso no chão da mata. Na Serra do Japi, machos foram observados vocalizando do trecho 1 ao 24 (borda de mata e áreas abertas), parcialmente submersos na água calma da represa, apoiados no fundo. Algumas vezes foram observados vocalizando na margem da represa (sobre o solo) em ambiente de vegetação rala. Raramente vocalizavam na mata, às margens de riachos de corredeira. Foram observados dois tipos de vocalizações para os machos: (1) vocalização de anúncio e (2) vocalização de libertação, ambas com funções similares às indicadas para a espécie anterior. Há dimorfismo sexual

em coloração e tamanho. As fêmeas são manchadas e, em média, são maiores ($\bar{X} = 163$ mm; DP = 12,43; N = 22; amplitude: 140 a 180 mm) que os machos ($\bar{X} = 134,84$ mm; DP = 12,52; N = 32; amplitude: 108 a 160 mm), que apresentam padrão de coloração homogêneo. Machos apresentavam calosidade nupcial no 1º, 2º e 3º dedos das mãos.

Fêmeas ovuladas e desovas foram observadas em todos os meses em que houve atividade de vocalização dos machos, exceto em dezembro de 1988. Uma fêmea marcada por amputação de artelhos (número 22) desovou no dia 21 de julho de 1988 e foi observada desovando novamente no dia 5 de agosto de 1989. Duas fêmeas dissecadas após a desova apresentaram pequenos óvulos imaturos, com tamanhos similares. O amplexo é do tipo axilar, com os machos segurando firmemente as fêmeas. A média do CRA de machos em amplexo ($\bar{X} = 144,30$ mm; DP = 9,76; N = 20; amplitude: 129 a 150 mm) foi significativamente maior ($t = 2,87$; $P < 0,01$; 50 gl) que a média do CRA de machos da população ($\bar{X} = 134,84$ mm; DP = 12,52; N = 32; amplitude: 108 a 160 mm).

Não houve correlação significativa entre os comprimentos totais de machos e fêmeas em amplexo ($r = 0,30$; $P > 0,1$; N = 18). Correlações positivas significativas foram observadas entre o número de vezes que um macho esteve presente no coro e o número de amplexos efetuados ($r = 0,67$; $P < 0,001$; N = 31), entre o CRA dos machos e o número de amplexos efetuados ($r = 0,47$; $0,001 < P < 0,01$; N = 31) e entre

o número de vezes que um macho esteve presente no coro e o CRA dos machos ($r = 0,42$; $0,01 < P < 0,02$; $N = 31$).

A desova é composta por cordões gelatinosos, com ovos em fileira dupla. É depositada em diversos tipos de microambientes próximos à margem da represa, tais como locais sombreados, ensolarados, rasos e fundos. O número médio de ovos por desova foi de 14.689,77 (DP = 6.310,09; $N = 13$; amplitude: 6.194 a 29.711). Aparentemente, a fêmea escolhia o sítio de desova, pois ela carregava o macho, sem que este auxiliasse no deslocamento. Os sítios de desova não corresponderam, de uma maneira geral, aos sítios de vocalização dos machos (Fig. 6). Os locais preferidos para a desova foram as margens da represa próximas à desembocadura do riacho II.

Dos 32 machos marcados de B. ictericus, cinco voltaram a vocalizar no mesmo sítio em diferentes noites. O indivíduo que retornou o maior número de vezes utilizou uma mesma região da represa por oito vezes. Fêmeas foram vistas, geralmente, nas noites em que compareciam aos coros para a reprodução.

Foram observadas seis interações aparentemente agressivas entre machos de B. ictericus. Todas consistiram em pulos sobre o dorso do rival, coices e abraços parecidos a amplexos. O macho que ficava por baixo emitia vocalizações de libertação. Em duas interações os machos foram coletados e medidos. Numa das interações um macho de 14 cm de CRA pulou sobre outro macho de 13,5 cm; após uns 30 minutos de

luta (nas outras cinco interações as lutas demoraram poucos segundos), sempre dentro d'água, o macho menor conseguiu escapar e fugiu. Na outra interação, um macho de 14 cm nadou 4,5 m e pulou sobre seu vizinho de 15,5 cm. O macho maior emitiu vocalizações de libertação e foi prontamente libertado pelo macho menor, que se afastou, voltando para o sítio em que estava a 4,5 m do macho maior.

Durante o período de coleta regular de dados, 34 machos foram observados no coro, em atividade reprodutiva. O número máximo observado numa noite foi de 11 machos (31 de outubro de 1988). Com a chegada de uma frente fria (após a coleta regular de dados), no dia 5 de agosto de 1989, 20 machos compareceram à represa para a reprodução. Da mesma forma que para B. crucifer, as frentes frias parecem estimular a atividade reprodutiva de B. ictericus.

Família Hylidae

Hyla arildae Cruz & Peixoto, 1985

Apresentou atividade de vocalização noturna. Durante o dia, alguns indivíduos foram encontrados em repouso sobre vegetação próxima ao riacho III, apresentando coloração homocrômica com o substrato que dificulta sua localização. Machos desta espécie foram observados vocalizando empoleirados na vegetação marginal ao riacho III (ambiente de mata), geralmente sobre as folhas largas de plantas da família Marantaceae, entre 118 a 190 cm do solo ($\bar{X}$ = 150,38 cm; DP = 23,96; N = 13). Poucos indivíduos foram ouvidos ao

longo da estação reprodutiva e sempre ocorriam num mesmo local do riacho, ao longo de uns 40 metros de margens. Um macho marcado por amputação de artelhos foi observado vocalizando por mais de um mês sobre a mesma folha (dias 4, 9, 16 e 25 de outubro; 8 e 15 de novembro de 1988). Fêmeas e desovas não foram observadas.

Três tipos de vocalizações foram registrados para esta espécie: (1) vocalização de anúncio; (2) vocalização de interação entre machos, emitida quando dois machos vocalizavam próximos; (3) vocalização com função desconhecida, auditivamente similar à vocalização emitida durante a construção de ninhos subterrâneos por Hyla leucopygia.

O CRA médio dos machos foi de 38,93 mm (DP = 2,49; N = 4; amplitude: 36,1 a 41,3 mm).

Hyla bischoffi Boulenger, 1887

Os machos de H. bischoffi foram observados vocalizando durante a noite, geralmente empoleirados entre 2 a 400 cm do solo ($\bar{X}$ = 89,84 cm; DP = 91,30; N = 25), na vegetação herbácea e arbustiva (raramente sobre rochas) ao redor da represa (áreas abertas). Foram observados principalmente nos trechos 1, 21, 22 e 23. Três machos marcados com cintos elásticos e amputação de artelhos foram estudados quanto a manutenção de um mesmo sítio de vocalização ao longo da estação reprodutiva. O macho número 2 utilizou uma mesma área geral (deslocamento horizontal máximo de 4 m) durante

um mês (1, 10, 13 e 24 de março e 1 de abril de 1988). O macho número 3 também permaneceu por volta de um mês na mesma área geral (deslocamento máximo horizontal de 5 m, entre os dias 10 e 24 de março e 9 e 17 de abril de 1988). O macho número 6, observado em duas semanas consecutivas (17 e 22 de abril de 1988), apresentou dois sítios de vocalização separados por uma distância de 57,6 m.

Hyla bischoffi apresentou dois tipos de vocalizações: (1) vocalização de anúncio; (2) vocalização territorial (trinado), emitida em resposta a outros machos ou ao "playback" das vocalizações. Quando dois machos alternavam vocalizações de anúncio e um dos indivíduos era retirado experimentalmente, o outro interrompia a atividade de vocalização por alguns minutos.

Há dimorfismo sexual em tamanho, com os machos apresentando CRA médio ($\bar{X}$ = 45,58 mm; DP = 1,91 mm; N = 5; amplitude: 43,4 a 48,4 mm) menor que o das fêmeas ($\bar{X}$ = 57,25 mm; DP = 2,28; N = 4; amplitude: 54,1 a 59,5 mm). Machos apresentam pré-polex desenvolvido, o que não ocorre com as fêmeas.

A desova é depositada na represa, aderida a detritos vegetais do fundo. Fêmeas ovuladas foram observadas nos dias 3 de março e 19 de dezembro de 1988. A fêmea observada em dezembro compareceu aos locais usados como sítios de vocalização pelos machos, embora não houvesse machos ativos (veja a Fig. 23). Esta fêmea foi colocada em saco plástico, com água, juntamente com um macho de Hyla prasina, uma das

espécies ativas na noite de 19 de dezembro. A fêmea desovou todo o complemento (859 ovos); os ovos desenvolveram, originando embriões híbridos defeituosos que duraram até 10 dias.

Fêmeas dissecadas após a desova apresentaram óvulos com diferentes tamanhos, o que sugere mais que uma desova por estação reprodutiva.

Hyla sp. (aff. *circumdata*)

Na época reprodutiva, indivíduos foram encontrados à noite, empoleirados na vegetação ao redor de poças temporárias formadas no braço morto do riacho I (borda de mata); mais raramente, foram observados sobre o solo ao redor da represa (áreas abertas). A distância dos poleiros ao solo variou de 0 a 150 cm ($\bar{X}$ = 66,18 cm; DP = 58,66; N = 11). Vocalizavam pouco, com o pico de atividade ocorrendo do meio para o fim da noite, entre cinco e nove horas após o pôr do sol. Um único tipo de vocalização foi observado para os machos adultos dessa espécie, correspondendo à vocalização de anúncio. Jovens e subadultos, quando capturados, emitiam gritos de angústia ("distress call" de Duellman & Trueb, 1986), com a boca aberta. Fora da época reprodutiva, machos, fêmeas e jovens foram observados, durante a noite, empoleirados na vegetação marginal aos riachos de corredeira.

Aparentemente, não há dimorfismo sexual em tamanho, com os machos apresentando CRA ($\bar{X}$ = 57,51 mm; DP = 4,23; N = 11;

amplitude: 51,3 a 64,0 mm) similar ao das fêmeas ($\bar{X}$ = 56,90 mm; DP = 3,40; N = 4; amplitude: 52,9 a 61,2 mm). Machos apresentam pré-polex desenvolvido, em forma de espinho, que é recoberto pelo tegumento da mão. Quando capturados os machos raspam os espinhos na mão do coletor, podendo causar pequenos ferimentos.

Três fêmeas ovuladas foram observadas; duas no dia 5 e uma no dia 30 de dezembro de 1988. Amplexos não foram observados. Uma desova observada (17 de janeiro de 1989) encontrava-se em uma pequena depressão circular do solo próxima à margem da represa. Esta depressão correspondia a um antigo ninho subterrâneo, construído por H. leucopygia, cuja cobertura havia sido destruída pela chuva. Também pode desovar em pequenas poças temporárias (J.P. Pombal Jr., com. pess.). Os ovos, envoltos por grandes cápsulas gelatinosas, ficam soltos e submersos no fundo d'água. O número médio de óvulos maduros, observados nos ovários de duas fêmeas, foi de 491 (DP = 172,53; amplitude: 369 a 613). Óvulos maduros ocorriam juntos com óvulos menores, de diferentes tamanhos, sugerindo mais que uma desova por estação reprodutiva.

Hyla faber Wied, 1821

De atividade reprodutiva noturna, alguns indivíduos podem ser encontrados, durante o dia, refugiados na vegetação, por vezes a descoberto sobre ramos ou folhas grandes. Machos vocalizavam ao redor da represa, principalmente entre os trechos 19 a 22 (área aberta) e no

braço morto do riacho I (área aberta e borda de mata). Alguns machos foram observados vocalizando a partir da água e outros a partir de poleiros na vegetação. A distância dos poleiros ao solo variou de 50 a 800 cm ($\bar{X}$ = 571,43 cm; DP = 261,18; N = 7). Durante o pôr do sol iniciavam a atividade de vocalização geralmente a partir das copas das árvores. Quando escurecia, os machos já se encontravam em sítios mais baixos, com vegetação e próximos à água, ou dentro d'água em partes rasas. Podiam vocalizar em ninhos em forma de "piscinas" que construíam na lama da margem.

Foram observados quatro tipos de vocalizações: (1) vocalização de início (= canto inicial sensu Martins, 1990); (2) vocalização de anúncio; (3) vocalização territorial de pulo ("jumping territorial call" de Martins & Haddad, 1988); (4) grito de angústia com a boca aberta (sensu Martins, 1990). As vocalizações de início correspondiam às primeiras vocalizações emitidas pelos machos em cada noite; frequentemente foram emitidas a partir das copas das árvores (auditivamente foram muito parecidas às vocalizações de anúncio). Quando as vocalizações de H. faber eram imitadas, durante o ocaso e início da noite, os machos respondiam prontamente a partir das copas das árvores com vocalizações de anúncio, por vezes adiantando o início das atividades de vocalização. As vocalizações territoriais de pulo foram emitidas quando a vocalização de anúncio (vide acima) de machos de H. faber, que vocalizavam na água ou em piscinas, era imitada; nestas circunstâncias eles pulavam em direção à

fonte de som, emitindo simultaneamente a vocalização. O grito de angústia foi emitido quando os machos eram capturados e seguros pelas pernas para a marcação; nestas circunstâncias escancaravam a boca e emitiam um forte grito, ao mesmo tempo procurando raspar o pré-polex, em forma de espinho, na mão do coletor.

Fêmeas e desovas não foram observadas. Um macho adulto capturado media 107 mm de CRA.

Hyla fuscovaria A. Lutz, 1925

De atividade noturna, durante o dia alguns indivíduos podem ser encontrados em tocas e frestas em árvores, no solo ou entre rochas. Na Ermida, os machos foram observados vocalizando sobre o solo, entre vegetação herbácea rala, ao redor da represa, nos trechos 2 a 24 (áreas abertas) ou em poças temporárias. Mais raramente vocalizavam sobre rochas ou dentro d'água. Foram observados dois tipos de vocalizações: (1) de anúncio; (2) aparentemente territorial. Quando dois ou mais machos vocalizavam próximos entre si, era comum emitirem vocalizações aparentemente territoriais, entremeadas às vocalizações de anúncio. Quando isolados raramente emitiam vocalizações territoriais.

Treze machos, marcados por amputação de artelhos, foram acompanhados ao longo da estação reprodutiva. Nenhum deles retornou a um mesmo sítio de vocalização, ou a uma mesma área geral, em semanas consecutivas. O macho número 1 foi observado em amplexo nos dias 5 e 12 de dezembro de 1988.

Aparentemente não há dimorfismo sexual em tamanho, pois machos ($\bar{X}$ = 47,60 mm; DP = 1,96; N = 8; amplitude: 45,4 a 50,8 mm) e fêmeas ($\bar{X}$ = 47,80 mm; DP = 0,28; N = 2; amplitude: 47,6 a 48,0 mm) apresentaram comprimentos totais similares. Na época reprodutiva, os machos apresentam duas áreas delimitadas na região peitoral, aparentemente glandulares, que podiam se apresentar escurecidas devido à aderência de partículas do solo.

Três fêmeas ovuladas, em amplexo, foram observadas em dezembro de 1988 (uma no dia 5 e duas no dia 12). Os casais em amplexo foram observados logo após o ocaso (aproximadamente às 20:00 h). Os casais foram vistos nos sítios de vocalização dos machos, geralmente no solo e a pequena distância da água da represa. Posteriormente (após uns 5 a 30 minutos) a fêmea carregava o macho para dentro d'água. A desova, composta por ovos aglutinados, era depositada no substrato, espalhada entre detritos vegetais, em poças ou na represa. Uma desova obtida em laboratório apresentou 1957 ovos.

Hyla hayii Barbour, 1909

Os machos foram observados à noite, vocalizando empoleirados sobre troncos, ramos e folhagem, ao redor de poças temporárias próximas aos trechos 22, 23 e 24 (borda de mata) ou da represa, nos trechos 14 a 24 (borda de mata). A distância dos poleiros ao solo variou de 5 a 61 cm ($\bar{X}$ = 29,55 cm; DP = 20,42; N = 11). Apresentaram os dois tipos de

vocalizações referidos para a espécie anterior. Quando dois machos vocalizavam próximos era comum emitirem vocalizações aparentemente territoriais entremeadas às vocalizações de anúncio. Quando isolados raramente emitiam vocalizações territoriais. Fêmeas e desovas não foram observadas na Serra do Japi. Dois machos apresentaram 41,5 e 42,4 mm de CRA.

Hyla hiemalis Haddad & Pombal, 1987

Foi observada exclusivamente na estação fria e seca, sendo rara durante o período estudado. Os machos foram observados à noite, em atividade de vocalização, empoleirados em vegetação pendente sobre a represa, nas proximidades do trecho 1 (ambiente de mata). A distância dos poleiros ao solo variou de 1 a 10 cm ($\bar{X}$ = 7 cm; DP = 5,20; N = 3). A vocalização é complexa, sendo formada por dois tipos de notas emitidas em sequências e intensidades variáveis. As funções dos dois tipos de notas, bem como das diferentes sequências e intensidades de emissão, não são conhecidas. Fêmeas e desovas não foram observadas na Serra do Japi.

Hyla leucopygia Cruz & Peixoto, 1984

De atividade noturna, no verão os machos foram observados vocalizando, empoleirados em vegetação baixa, marginal aos três riachos (ambientes de mata) e, principalmente, poças temporárias na borda da mata, formadas no braço morto do riacho I. A distância dos poleiros ao solo variou de 35 a 700 cm ($\bar{X}$ = 252,27 cm; DP = 194,35; N = 44).

Embora a reprodução ocorra no verão, nas noites quentes e úmidas do inverno os machos entravam em atividade de vocalização, principalmente a partir da vegetação alta, próxima aos riachos.

Três tipos de vocalizações foram observados para essa espécie: (1) vocalização de anúncio; (2) vocalização de corte ("courtship call" sensu Wells, 1977b); (3) vocalização de construção de ninho. As vocalizações de corte passavam a ser emitidas no momento em que o macho percebia a presença de uma fêmea. As vocalizações de corte são muito parecidas às vocalizações de anúncio, diferindo destas por serem emitidas em ritmo mais acelerado (aproximadamente uma por segundo) e com menor intensidade. A intensidade das vocalizações de corte é variável (quanto mais distante a fêmea, mais alta é a vocalização), no entanto, nunca foram tão intensas como as de anúncio. Os machos, quando construindo ninhos de lama, emitiam um tipo de vocalização totalmente diferente da vocalização de anúncio. Estes machos permaneciam próximos ao solo ou no solo e raramente emitiam a vocalização de anúncio. As vocalizações de construção de ninho foram ouvidas entre dezembro de 1988 e janeiro de 1989.

Há dimorfismo sexual em tamanho, sendo os machos, em média, menores em CRA ($\bar{X}$ = 41,98 mm; DP = 1,55; N = 13; amplitude: 40,0 a 44,6 mm) que as fêmeas ($\bar{X}$ = 44,2 mm; DP = 0,92; N = 3; amplitude: 43,4 a 45,2 mm).

Um macho sujo de lama foi visto durante a noite (2 de janeiro de 1989) dentro de um ninho em construção. Este indivíduo foi localizado no momento em que emitia as vocalizações de construção de ninho. Outro macho foi visto às 14:00h (29 de dezembro de 1988), também sujo de lama, ao lado de um ninho em construção, sem emitir vocalizações.

Os ninhos subterrâneos, construídos pelos machos, apresentavam aberturas elípticas ou circulares (Fig. 7) com eixo médio maior de 2,25 cm (DP = 1,60; N = 6; amplitude: 1,0 a 5,0 cm) e eixo médio menor de 1,55 cm (DP = 0,95; N = 6; amplitude: 0,8 a 3,0 cm). Dois em seis ninhos analisados apresentavam um corredor ligando a abertura até uma câmara subterrânea; estes corredores apresentaram 2 e 9 cm de comprimento. Os quatro ninhos restantes não apresentavam corredor, estando a abertura ligada diretamente à câmara. A profundidade média da câmara subterrânea foi de 9,63 cm (DP = 2,89; N = 8; amplitude: 6,5 a 15,0 cm); seu eixo interno maior apresentava uma média de 8,94 cm (DP = 1,43; N = 8; amplitude: 7,0 a 10,5 cm); o eixo interno menor apresentava uma média de 8 cm (DP = 1,83; N = 8; amplitude: 5,5 a 10,0 cm). Na câmara subterrânea havia um acúmulo de aproximadamente 4 cm de água, que infiltrava pelo solo a partir das poças próximas.

A distância média dos ninhos até os corpos d'água mais próximos (geralmente poças temporárias) foi de 34,42 cm (DP = 14,53; N = 12; amplitude: 12,0 a 50,0 cm). A distância média dos ninhos até os sítios de vocalização dos machos que

os construíram foi de 278,75 cm (DP = 166,35 cm; N = 4; amplitude: 155 a 510 cm). A média das menores distâncias entre ninhos de diferentes machos foi de 16 cm (DP = 2,24; N = 5; amplitude: 15 a 20 cm).

A figura 8 apresenta, de maneira esquemática, o comportamento de formação de casais em H. leucopygia. A seguir é feita uma descrição detalhada, baseada em cinco observações. O macho, empoleirado na vegetação, emite vocalizações de anúncio que atraem fêmeas. Quando atraída, a fêmea salta e caminha na direção do macho. Quando percebe a aproximação da fêmea, o macho passa a emitir as vocalizações de corte. A fêmea geralmente salta atrás do macho e toca com as mãos ou com a cabeça nos membros posteriores do macho (Fig. 9). Logo após ser tocado pela fêmea, o macho salta (saltos de 10 a 110 cm) ou caminha pela vegetação, descendo em direção ao solo, nas proximidades de uma poça temporária. Após cada salto, ou alguns passos, o macho interrompe o deslocamento e passa a emitir vocalizações de corte, aparentemente para orientar a fêmea. A fêmea aproxima-se do macho, podendo tocá-lo novamente antes que ele volte a se deslocar. As vezes, quando a fêmea toca o macho ele se volta até ela e, fletindo os braços, encosta a região gular ou o focinho na cabeça da fêmea (Fig. 10). Por vezes permanecem alguns segundos nesse contato. Em algumas ocasiões a fêmea toca o focinho do macho com as mãos ou os pés. Posteriormente, o macho volta a saltar ou caminhar em direção ao solo. Chegando ao solo, o macho, utilizando os

comportamentos acima descritos, guia a fêmea até o ninho subterrâneo, previamente construído. O macho entra primeiro e a fêmea o segue.

Uma fêmea foi vista abandonando um macho, no percurso até o ninho, passando a seguir um macho vizinho, que estava vocalizando. Em uma ocasião uma fêmea abandonou o macho após o casal ter entrado no ninho; o macho passou a emitir vocalizações de anúncio a partir do ninho, em alta frequência de repetição (aproximadamente uma por segundo), mas a fêmea não retornou.

Fêmeas ovuladas foram vistas do final de dezembro de 1988 até o final de janeiro de 1989 (duas fêmeas em 27 de dezembro e uma em 28 de dezembro; uma fêmea em 9 de janeiro, duas fêmeas em 10 de janeiro e uma fêmea em 23 de janeiro). Uma fêmea dissecada apresentou, além dos óvulos maduros, óvulos adicionais, de diferentes tamanhos, sugerindo mais que uma desova por estação reprodutiva. Desovas foram observadas no campo nessa mesma época (Fig. 11).

O tipo de amplexo não é conhecido, pois a liberação dos gametas ocorre no ninho subterrâneo. Os ovos são colocados em uma única camada na superfície da água acumulada no ninho, sendo despigmentados. Um ninho subterrâneo, contendo 219 ovos, depositados na madrugada do dia 29 de dezembro de 1988, foi inundado pela água da poça temporária mais próxima, no dia 6 de janeiro de 1989. Um ninho com a entrada destruída pela chuva, observado no dia 10 de janeiro de

1989, apresentou embriões com natação ativa e grandes bolsas vitelínicas.

Hyla prasina Burmeister, 1856

Foi a espécie mais abundante na Ermida e a única que se reproduziu durante todo o ano. Durante o ocaso, emitiam vocalizações esporádicas a partir da mata próxima à represa, o que sugere que os machos utilizavam a mata como abrigo diurno. Entre duas e três horas após o ocaso os machos apresentavam atividade de vocalização intensa. Na estação chuvosa, utilizavam como sítios de vocalização o solo, rochas e a vegetação ao redor da represa, entre os trechos 1 e 24 (áreas abertas e borda de mata). A distância dos sítios de vocalização ao solo variou de 0 a 300 cm ($X = 22,57$ cm; $DP = 42,36$; $N = 187$). Com menor frequência, foram observados empoleirados, em atividade de vocalização, na vegetação marginal ao riacho II (ambiente de mata). Na estação seca e fria, além da utilização dos sítios referidos anteriormente, vários machos foram observados vocalizando parcialmente submersos ou flutuando na água da represa.

De cinco machos acompanhados, apenas um manteve-se por um mês num mesmo sítio de vocalização; os outros quatro apresentaram, no mesmo intervalo de tempo, deslocamento médio de 15,23 m ($DP = 10,05$; amplitude: 4,0 a 26,8 m).

Apresentou dois tipos de vocalizações, similares às de Hyla bischoffi: (1) vocalização de anúncio; (2) vocalização territorial (trinado), emitida em resposta a outros machos

ou a "playback" das vocalizações. Quando o macho vocalizava a partir da água, nos meses frios e secos, as vocalizações apresentavam-se auditivamente diferentes daquelas emitidas a partir de outros sítios. Em noites com temperatura do ar em torno de 11°C ou menos, não apresentavam atividade de vocalização.

Há dimorfismo sexual em tamanho, sendo os machos menores em CRA ($\bar{X}$ = 47,60 mm; DP = 3,04; N = 78; amplitude: 39,7 a 53,9 mm) que as fêmeas ($\bar{X}$ = 52,73 mm; DP = 2,59; N = 28; amplitude: 45,8 a 59,2 mm)

Fêmeas ovuladas e desovas foram observadas durante todo o período de estudo. No entanto, o pico reprodutivo ocorreu entre maio e junho de 1988. Fêmeas ovuladas foram vistas nas proximidades de machos em atividade de vocalização, entre duas e quatro horas após o pôr do sol. O CRA médio dos machos em amplexo ($\bar{X}$ = 48,00 mm; DP = 3,30; N = 28; amplitude: 40,9 a 53,9 mm) não foi significativamente maior (t = 0,57; $P > 0,1$; 104 gl) que a média do CRA da população de machos ($\bar{X}$ = 47,60 mm; DP = 3,04; N = 78; amplitude: 39,7 a 53,9 mm). Não houve correlação significativa entre o CRA de machos e fêmeas em amplexo (r = 0,13; $P > 0,1$; N = 27). Após o amplexo, a fêmea carregava o macho para dentro d'água. A desova de H. prasina é depositada na represa, em profundidade variável ($\bar{X}$ = 26,20 cm; DP = 17,74; N = 124; amplitude: 5 a 92 cm), aderida ao redor de vegetais submersos. O número médio de ovos depositados por H. prasina foi de 916,20 (DP = 328,94; N = 20; amplitude: 485 a 1646

ovos). Fêmeas dissecadas após a oviposição apresentaram óvulos imaturos com diferentes tamanhos, o que sugere mais que uma desova por ano.

Hyla prasina apresentou coloração variável. O mesmo indivíduo podia apresentar, em diferentes noites, coloração verde, marrom ou pardo-oliváceo; esta última corresponde a uma coloração intermediária às duas primeiras. A proporção de cores dos machos da população da Ermida variou sazonalmente (Fig. 12). No entanto, numa mesma noite podiam ser vistos machos com diferentes padrões de coloração (Fig. 13). Nos meses mais úmidos o número de indivíduos verdes é predominante sobre os marrons e os intermediários são raros. Nos meses secos quase toda a população é marrom, sendo raros os indivíduos verdes. Indivíduos com coloração intermediária não foram observados nos meses secos.

Machos interagem territorialmente pela posse de sítios de vocalização. Foram observadas cinco interações territoriais envolvendo agressões físicas. Em três, o macho perdedor fugiu para outro sítio de vocalização e em duas ele passou a ser satélite do vencedor. A descrição do comportamento territorial dos machos de H. prasina, baseada em cinco interações observadas, é apresentada a seguir.

Um macho territorial após perceber as vocalizações de anúncio de um invasor, volta-se em sua direção e passa a emitir as vocalizações territoriais (trinados); se o invasor não se retirar ou não interromper as vocalizações, o macho, cujo território foi invadido, salta sobre o intruso. Um

macho sobe sobre o outro; o de cima agarra o adversário pela região gular, puxando-o para trás. O macho de baixo arremete o corpo para trás, impulsionado pelos membros anteriores, tentando livrar-se do adversário. Quando lado a lado, trocam golpes com as pernas e empurrões (um dos machos pode colocar os membros anteriores sob o adversário, tentando jogá-lo para fora do território). Os machos, quando atracados, chegam a rolar pela margem da represa, ficando com partículas do solo aderidas pelo corpo. Durante a interação ambos emitem vocalizações territoriais, entremeadas por vocalizações de anúncio. A interação termina quando um dos machos se retira do sítio em disputa ou quando um dos machos para de vocalizar, passando a apresentar a estratégia satélite.

Phasmahyla cochranae (Bokermann, 1966)

Durante o dia alguns indivíduos podem ser encontrados, em repouso, sobre folhas e apresentam coloração dorsal verde. A noite deslocam-se sobre vegetação e apresentam, quando em atividade, coloração dorsal castanho-avermelhada. Os machos foram observados vocalizando durante a noite, empoleirados em vegetação marginal ou pendente sobre os riachos II e III (ambientes de mata). A distância dos poleiros ao solo variou de 20 a 121 cm ($\bar{X}$ = 59,75 cm; DP = 29,86; N = 8). Dois tipos de vocalizações foram observados: (1) vocalização de anúncio; (2) vocalização territorial. A

segunda vocalização foi emitida após estimulação de um macho com "playback" de sua vocalização de anúncio.

De sete machos marcados por amputação de artelhos, dois mantiveram-se por aproximadamente um mês nos mesmos sítios de vocalização (macho 3: 4, 9, 16 e 25 de outubro de 1988; macho 4: 4, 9 e 16 de outubro e 15 de novembro de 1988). Os demais foram vistos nos mesmos sítios por uma ou duas semanas.

Machos apresentaram calosidade nupcial escurecida no primeiro dedo da mão. O CRA médio dos machos ($\bar{X}$ = 33,50 mm; DP = 3,03; N = 9; amplitude: 29 a 38 mm) é menor que o CRA de duas fêmeas observadas ($\bar{X}$ = 45,15 mm; DP = 0,21; amplitude: 45,0 a 45,3 mm). Uma fêmea (marcada por amputação de artelhos) foi observada por duas vezes (16 de outubro e 15 de novembro de 1988) nas proximidades do sítio de vocalização do macho número 3.

A única desova observada (4 de outubro de 1988) encontrava-se nos ramos vegetais a partir dos quais o macho número 3 vocalizava, 90 cm acima da água. Os ovos são colocados em folhas pendentes sobre os riachos, fora da água. A desova apresentava 32 ovos com embriões, contidos em uma folha de melastomatacea. A folha estava dobrada longitudinalmente, sendo seus bordos (direito e esquerdo) aderidos por cápsulas gelatinosas similares àquelas que envolvem os ovos.

No dia 2 de outubro de 1990 (21:00h), uma fêmea (Fig. 14) foi observada a aproximadamente dois metros de um macho

que vocalizava ativamente. O casal, mantido em um saco plástico com água e ramos vegetais, entrou em amplexo axilar após aproximadamente duas horas. O casal iniciou a atividade de desova no dia seguinte, às 9:00h, permanecendo com os olhos totalmente abertos e apresentando coloração verde. A fêmea, após a escolha do local, estendeu e afastou os braços e pernas e passou a realizar movimentos circulares com os membros posteriores; o macho repetiu os mesmos movimentos, com menor intensidade. Logo a seguir a fêmea pareceu ter contrações abdominais; sua cloaca se abriu e formou um tubo curto. O macho se encolheu sobre a fêmea e encostou sua cloaca na da fêmea. A fêmea liberou quatro óvulos juntamente com cápsulas gelatinosas que não continham óvulos. O macho liberou, ao mesmo tempo, uma gotícula de líquido seminal. Entre as sequências de oviposturas, em que eram liberados entre dois e quatro óvulos por vez, o casal repetia o comportamento de movimentos com os membros posteriores e a fêmea apresentava contrações, embora nem sempre desovasse (proporção aproximada de 1:1 entre comportamentos com ovipostura e sem ovipostura). Na última ovipostura a fêmea depositou apenas um agregado de cápsulas gelatinosas. A fêmea apresentou mais duas contrações antes que o macho a abandonasse. O tempo total de oviposição foi de aproximadamente 40 minutos. Esta fêmea, dissecada após a desova, apresentava óvulos imaturos com diferentes tamanhos, o que sugere mais que uma desova por estação reprodutiva.

Phyllomedusa burmeisteri Boulenger, 1882

Na Ermida, os machos foram observados vocalizando durante a noite, empoleirados em ramos próximos à água da represa, entre os trechos 16 e 17 (borda de mata). A distância dos poleiros ao solo variou de 500 a 550 cm ($\bar{X}$ = 525 cm; DP = 25; N = 3). Foi uma espécie rara nos ambientes estudados; um macho foi observado em atividade de vocalização em janeiro e outro em novembro de 1988. O macho observado em novembro apresentou CRA de 68,6 mm. Apenas vocalizações de anúncio foram observadas. Machos apresentam calosidade nupcial escurecida no primeiro dedo da mão. Fêmeas e desovas não foram observadas na Serra do Japi.

Família Leptodactylidae

Eleutherodactylus quentheri (Steindachner, 1864)

Machos foram observados vocalizando no final da tarde e no início da noite, sobre vegetação baixa, no interior da mata, geralmente distantes dos corpos d'água. A distância dos poleiros ao solo variou de 26 a 60 cm ($\bar{X}$ = 40,60 cm; DP = 15,68; N = 5). Durante o dia foram observados sobre a serapilheira. Apenas vocalizações de anúncio foram registradas para essa espécie. Há dimorfismo sexual em tamanho, com os machos apresentando comprimento total ($\bar{X}$ = 25,53 mm; DP = 1,35; N = 6; amplitude: 24,0 a 27,3 mm) menor que o das fêmeas ($\bar{X}$ = 36,64; DP = 0,78; N = 5; amplitude: 35,3 a 37,3 mm).

No começo da estação reprodutiva (outubro), quando a mata estava seca, machos e fêmeas ficavam na borda da mata, próximos à represa, onde o solo é mais úmido. Três fêmeas ovuladas e três machos foram coletados em 9 de outubro de 1988. Mantidos em terrários, os casais entraram em amplexo no dia 10 de outubro. Os amplexos, do tipo axilar, duraram até três dias, sem que as fêmeas desovassem. Fêmeas dissecadas apresentaram uma média de 32 óvulos maduros despigmentados ($DP = 3,74$; $N = 4$; amplitude: 28 a 37). Óvulos menores em diferentes fases de desenvolvimento também foram observados, o que sugere mais que uma desova por estação reprodutiva. Outras duas fêmeas ovuladas foram observadas em novembro de 1988 (dias 8 e 10). Desovas não foram observadas.

Eleutherodactylus juipoca Sazima & Cardoso, 1978

Machos foram observados vocalizando no final da tarde e no início da noite, nas bordas da mata ou clareiras, geralmente distantes dos corpos d'água. Os machos vocalizavam empoleirados sobre vegetação herbácea. Apenas vocalizações de anúncio foram registradas para essa espécie.

No começo da estação reprodutiva (9 de outubro de 1988), quando a mata ainda se apresentava seca, duas fêmeas ovuladas foram observadas na borda da mata, próximas à represa, onde o solo é mais úmido. Machos não foram capturados, mas foram ouvidos com frequência; duas fêmeas capturadas mediam 26,1 e 26,2 mm. Estas fêmeas apresentaram

14 e 17 ovulos despigmentados, aparentemente maduros. Também foram observados óvulos em diferentes fases de desenvolvimento, sugerindo mais de uma desova por estação reprodutiva.

Hylodes cf. ornatus

Vocalizam durante o dia, com os picos de atividade ocorrendo durante o amanhecer e durante o pôr do sol. Durante a noite foram encontrados alguns indivíduos no leito ou em tocas e frestas na margem dos riachos. Pode apresentar vocalização esporádica no início de noites claras (noites de lua cheia). Machos foram observados nos riachos I e II (ambientes de mata), onde vocalizavam sobre rochas, troncos emersos no leito do riacho, ou na margem. Mais raramente, vocalizavam parcialmente submersos, sobre pedras. Dois tipos de vocalizações foram observados: (1) vocalização de anúncio; (2) vocalização territorial.

O CRA médio dos machos ($\bar{X}$ = 25,93 mm; DP = 0,62; N = 4; amplitude: 25,1 a 26,6 mm) é menor que o CRA da única fêmea observada (28,1 mm). Machos apresentam pés e mãos com fimbrias mais desenvolvidas que as das fêmeas.

Quando dois machos alternavam vocalizações de anúncio e um deles era removido experimentalmente, seu vizinho chegava a interromper as vocalizações por 4 ou 5 minutos. Os machos de Hylodes cf. ornatus apresentaram comportamento territorial evidente. Quando dois machos vocalizavam a partir de sítios próximos, ou quando eram apresentadas

vocalizações gravadas desta espécie, respondiam prontamente, parando de emitir as vocalizações de anúncio (trinados) e passando a emitir vocalizações territoriais (piados). Quando assustados, os machos saltavam na correnteza, retornando após alguns minutos ao mesmo sítio de vocalização. Dois indivíduos marcados por amputação de artelhos foram observados ocupando os mesmos sítios ao longo de três meses (macho 2: 1, 9, 17, 22 e 28 de abril, 7 de maio, 2, 10, 16 e 20 de junho de 1988; macho 10: 1, 9, 17, 22 e 28 de abril, 7, 12 e 19 de maio, 10 e 30 de junho e 7 de julho de 1988). Amplexo e desovas não foram observados.

Physalaemus cuvieri Fitzinger, 1826

De atividade noturna, durante o dia alguns indivíduos podem ser encontrados abrigados sob troncos e pedras, em áreas abertas e na borda da mata. Machos desta espécie foram observados vocalizando, flutuando na água da represa ou de ambientes recém-inundados do braço morto do riacho I (áreas abertas). Na Ermida foram observadas apenas as vocalizações de anúncio. Uma fêmea ovulada foi observada no dia 15 de novembro de 1988 e machos foram ouvidos pela primeira vez em 19 de dezembro do mesmo ano. Machos apresentam calosidade nupcial enegrecida no primeiro dedo da mão. O amplexo é do tipo axilar e a desova é flutuante, envolta por espuma e geralmente ancorada à vegetação emersa de ambientes inundados. Foi uma espécie rara durante o período de estudos.

4.3. Modos de reprodução

Nove modos de reprodução (sensu Duellman & Trueb, 1986) foram registrados na comunidade de anuros da Serra do Japi (Tabela 1).

O modo de reprodução mais difundido entre as espécies da comunidade foi o modo de reprodução número 1. Para Hylodes cf. ornatus, embora a desova seja desconhecida, o modo de reprodução mais provável é o número 2. Hyla sp. (aff. circumdata) pode apresentar o modo de reprodução número 1 ou 3. Eleutherodactylus guentheri e E. juipoca devem apresentar o modo de reprodução número 7, embora não tenham sido obtidas evidências diretas. O modo de reprodução de Hyla arildae não foi observado.

O comprimento Rostro-Anal (CRA) médio de fêmeas, número médio de ovos por desova, diâmetro médio dos ovos, pigmentação dos ovos e volume médio de ovos por desova estão resumidos na tabela 2. Com estes valores foram plotados diagramas de dispersão de pontos e calculados os coeficientes de correlação. Correlações positivas significativas foram observadas entre o CRA de fêmeas e o volume de ovos por desova, tanto para espécies que desovam em ambientes lânticos como para espécies que apresentam modos de reprodução distintos (Fig. 15). Correlações positivas significativas foram observadas entre o CRA de fêmeas e o número de ovos por desova, tanto para espécies que desovam em ambientes lânticos como para espécies que

apresentam modos de reprodução distintos (Fig. 16). Uma correlação positiva significativa foi observada entre o CRA de fêmeas e o diâmetro do ovo, para espécies que desovam em ambientes lênticos; quando espécies que apresentam modos de reprodução distintos foram consideradas a correlação não foi significativa (Fig. 17). Não foram observadas correlações significativas entre o número de ovos por desova e o diâmetro do ovo, tanto para espécies que desovam em ambientes lênticos como para espécies que apresentam modos de reprodução distintos (Fig. 18).

As espécies consideradas como mais generalistas (modos de reprodução 1 e 6 da tabela 1) podem ser separadas das espécies mais especialistas (modos 3, 4, 5, 7, 8 e 9 da tabela 1) com base na correlação entre o CRA médio de fêmeas e o diâmetro médio do ovo (Fig. 17). Hyla sp. (aff. circumdata) e H. faber foram consideradas dentro do grupo das espécies mais especialistas. No entanto, estas duas espécies apresentam características tanto de generalistas (e.g. o elevado número de ovos nas duas espécies e o grande porte de H. faber) como de especialistas (e.g. H. faber apresenta cuidado parental, as duas espécies podem desovar fora do corpo d'água principal e os ovos de Hyla sp. (aff. circumdata) são grandes).

As médias interespecíficas, calculadas a partir da tabela 2, para as espécies consideradas como mais especialistas (veja a Fig. 17), foram as seguintes: CRA fêmeas = 53,75 mm (DP = 22,67); diâmetro dos ovos = 2,30 mm

(DP = 0,43); número de ovos por desova = 423,79 (DP = 708,85); volume de ovos por desova = 2.122,56 (DP = 2.913,75). O mesmo tipo de análise para as espécies consideradas como mais generalistas (veja a Fig. 17), resultou nos seguintes valores: CRA de fêmeas = 66,02 mm (DP = 46,17); diâmetro dos ovos = 1,54 mm (DP = 0,36); número de ovos por desova = 3.417,15 (DP = 5.190,47); volume de ovos por desova = 13.017,74 (DP = 26.050,87). Estes dados indicam claramente que as espécies com modos de reprodução mais especializados são, em média, menores e produzem um baixo número de ovos grandes, em relação às espécies mais generalistas. No entanto, as comparações do volume de ovos produzido por espécies especialistas e generalistas de tamanhos semelhantes, indica que os especialistas geralmente produzem um menor volume de ovos (usando a tabela 2, compare o volume de ovos de B. crucifer e H. faber; B. crucifer e P. burmeisteri; H. bischoffi e P. burmeisteri; H. fuscovaria e H. leucopygia; P. cuvieri e E. quentheri).

Para B. ictericus e H. prasina foi possível fazer uma análise intraespecífica sobre correlação entre o CRA das fêmeas e o número de ovos depositados. Houve correlação positiva significativa ($r = 0,518$; $0,02 > p > 0,01$ $N = 20$) entre o CRA das fêmeas de H. prasina e o número de ovos depositados. No caso de B. ictericus esta correlação não foi significativa ($r = 0,348$; $p > 0,1$; $N = 7$).

4.4. Estratégias reprodutivas

Na comunidade de anuros da Serra do Japi foram observadas quatro diferentes estratégias reprodutivas, empregadas pelos machos. A estratégia do "macho vocalizador", em que o macho vocaliza para atrair fêmeas, foi a mais difundida. As 17 espécies de anuros estudadas emitiam vocalizações com suposta função de atração de fêmeas. As três estratégias restantes, por serem alternativas (mas não exclusivas) à estratégia anterior podem ser chamadas de "estratégias reprodutivas alternativas" ("alternative mating strategies" sensu Howard, 1978b) e são as seguintes: i - estratégia do "macho satélite"; ii - estratégia de "procura ativa por fêmeas"; iii - estratégia do "macho deslocador".

O macho satélite pode ser definido como o indivíduo que permanece sem vocalizar, com o saco vocal desinflado, em postura abaixada e próximo a um macho que esteja vocalizando. Esta estratégia foi observada em diversas ocasiões para machos de Hyla prasina que previamente haviam perdido lutas territoriais. Os machos satélites desta espécie permaneciam próximos aos machos que venciam as interações territoriais. Esta estratégia foi observada apenas em noites em que havia um grande número de machos. Os machos satélites de H. prasina ($\bar{X}$ = 47,7 mm; DP = 3,81; N = 9) não foram significativamente menores (t = 1,88; $P > 0,05$; gl = 13) que os machos vocalizadores que venciam as lutas ($\bar{X}$ = 51,1 mm; DP = 2,56; N = 6). Quando os machos vocalizadores

eram experimentalmente retirados das proximidades dos satélites, estes passavam a vocalizar após alguns minutos ($N = 2$). Em uma ocasião foi observado um macho satélite interceptar uma fêmea que se aproximava do macho vocalizador.

Para Hyla fuscovaria em uma única ocasião foi observado um indivíduo apresentando comportamento que se assemelhava à estratégia satélite. Era um macho, que não vocalizava e se encontrava a 5 cm do macho vocalizador.

A procura ativa por fêmeas corresponde a uma estratégia na qual o macho, sem vocalizar, percorre o ambiente de reprodução à procura de uma fêmea, a qual é interceptada e envolvida no acasalamento. Esta estratégia foi observada para 10 machos de B. crucifer, no dia 5 de agosto de 1989, quando foi registrado o maior número de machos de Bufo vocalizando ao mesmo tempo (20 de B. crucifer e 20 de B. ictericus). Vários machos de B. crucifer, nestas condições de alta densidade, percorrem as margens ou flutuam nos ambientes aquáticos rasos (Fig. 19), saltando sobre praticamente tudo o que se move nas proximidades e que seja aproximadamente de seu tamanho. Também nestas condições de alta densidade, bem como em densidades menores, alguns machos de B. crucifer e de B. ictericus apresentavam comportamento intermediário entre a estratégia de vocalizar e a estratégia de procurar ativamente por fêmeas: os machos das duas espécies intercalavam períodos de uns poucos

segundos de vocalização com períodos de um ou dois minutos de procura ativa.

Na estratégia do macho deslocador, quando um macho solitário encontra um casal em amplexo, ele tenta deslocar, do dorso da fêmea, o macho acasalado; conseguindo seu intento, o macho deslocador entrará em amplexo com a fêmea. A fêmea aparentemente não procura favorecer nenhum dos machos, apresentando papel geralmente passivo na interação. Na Serra do Japi, esta estratégia alternativa foi observada para as duas espécies do gênero Bufo. No único registro para B. crucifer, o macho acasalado media 77,7 mm de CRA e o macho deslocador media 73,7 mm de CRA. Nesta interação o macho deslocador não conseguiu expulsar o macho acasalado, que permaneceu com a fêmea, fertilizando seus óvulos algumas horas mais tarde. Para B. ictericus foram observadas cinco interações; duas foram cronometradas. Na primeira interação o macho deslocador fez quatro tentativas de expulsar o macho em amplexo; a primeira durou cinco segundos, a segunda 30 segundos, a terceira três minutos e a quarta 20 minutos. A outra interação cronometrada durou 24 minutos. Duas interações não cronometradas duraram menos de 5 minutos. Um único macho deslocador teve sucesso nas cinco interações observadas (Tabela 3).

Para B. ictericus foi possível registrar, com detalhes, os comportamentos dos machos acasalado e deslocador e da fêmea. Um macho solitário, que esteja usando a estratégia de macho vocalizador, poderá passar à estratégia do macho

deslocador se encontrar um casal em amplexo ($N = 2$). Ao encontrar o casal, o macho deslocador pulará sobre ele, agarrando a fêmea ($N = 2$). Quando o macho acasalado começa a ser empurrado pelo deslocador, ele imediatamente passa a emitir vocalizações de libertação e começa a empurrar com os pés e escoicear o deslocador. O deslocador, segurando a fêmea pelo abdome ou região inguinal, procura se enfiar por baixo do macho acasalado, ficando entre este e a fêmea. Nestas tentativas, o deslocador coloca a cabeça por baixo do corpo do macho acasalado e à maneira de uma cunha, intromete-se entre o casal. Pode se intrometer por trás do macho acasalado ($N = 2$) ou pela região lateral ($N = 1$) (Figs. 20 e 21). O macho deslocador pode agarrar a fêmea pela região gular ou axilar e com os pés passa a "chutar" e empurrar o focinho e as mãos do macho em amplexo. Estes comportamentos também foram vistos na única interação observada para B. crucifer. Quando o trio se encontrava na água ($N = 4$) a fêmea algumas vezes debatia-se intensamente ao ser empurrada para baixo, devido ao peso dos dois machos que lutavam sobre seu dorso. Nestas circunstâncias a fêmea passava a empurrar os dois machos, procurando voltar a cabeça para a superfície. Quando conseguia respirar, inflava os pulmões e passava a flutuar, carregando os dois machos que prosseguiam na disputa. A disputa terminava quando um dos machos, geralmente o deslocador (4 dentre 5 observações), desistia da disputa. Numa única ocasião, a

fêmea chutou um macho deslocador, o qual apresentava o mesmo tamanho do macho em amplexo.

Para as fêmeas, apenas duas estratégias reprodutivas foram observadas: (1) estratégia da "fêmea seletiva"; (2) estratégia da "fêmea passiva". No primeiro caso a fêmea selecionava o macho com base em suas vocalizações (observado para Hyla fuscovaria e H. prasina) ou com base em suas vocalizações somadas às características das tocas para a desova (observado para H. leucopygia). No segundo caso as fêmeas eram atraídas até o coro e ao se deslocarem nas proximidades dos machos eram interceptadas por estes, sem que houvesse uma escolha nítida (observado para Bufo crucifer e B. ictericus).

4.5. Padrões de reprodução

As espécies de anuros da Ermida em relação a nove características de espécies que apresentam reprodução explosiva (sensu Wells, 1977a), são apresentadas na tabela 4. Apenas Bufo crucifer e B. ictericus apresentaram um grande número de características de espécies com reprodução explosiva, embora tenham se reproduzido durante quase todo o ano. Para a maioria das espécies predominam as características de reprodução prolongada (sensu Wells, 1977a; sinal "-" da tabela 4). O amplexo demorado de E. quentheri (até três dias), observado em laboratório, embora se enquadre como característica de espécies com reprodução

explosiva, pode ser um resultado artificial das condições de cativeiro.

4.6. Utilização de recursos

4.6.1. Utilização dos micro-ambientes para a reprodução

A maioria das espécies de anuros da Ermida apresentou diferenças na utilização dos ambientes de reprodução (sítios de vocalização e de desova). Para as seguintes espécies não foi observada sobreposição, com nenhuma das outras espécies, na utilização de micro-ambientes para a reprodução: Hyla arildae, H. faber, H. hiemalis, Phyllomedusa burmeisteri, Eleutherodactylus quentheri, E. juipoca, Hylodes cf. ornatus e Physalaemus cuvieri (Tabela 5).

Hyla prasina foi a espécie que conseguiu ocupar a maior diversidade de micro-ambientes para a atividade de vocalização. Esta capacidade de utilização de diferentes sítios de vocalização gerou sobreposição parcial entre H. prasina e as seguintes espécies: Bufo crucifer, B. ictericus, Hyla bischoffi, H. leucopygia, Hyla sp. (aff. circumdata), H. fuscovaria, H. hayii e Phasmahyla cochranae. No entanto, se levados em conta os sítios de desova, além dos de vocalização, H. prasina sobrepõe-se com B. crucifer, B. ictericus, H. bischoffi e H. fuscovaria.

As espécies que se reproduziram em ambientes abertos e de borda de mata nas imediações da represa (B. crucifer, B. ictericus, H. bischoffi, Hyla sp. (aff. circumdata), H.

fuscovaria, H. hayii e H. prasina) apresentaram, em geral, forte sobreposição na utilização de sítios de vocalização e desova. De maneira contrária, as espécies que se reproduziram exclusivamente na mata (H. arildae, H. hiemalis, P. cochranae, E. guentheri e H. cf. ornatus) apresentaram pouca ou nenhuma sobreposição (Tabela 5).

A figura 22 apresenta, de maneira esquemática, a ocupação dos microambientes pelos machos das diferentes espécies da comunidade, durante a atividade de vocalização.

4.6.2. Padrões de distribuição temporal: ao longo da noite

Houve sobreposição total ou parcial no horário de vocalização da maioria das espécies (Fig. 23). Para Phyllomedusa burmeisteri não são apresentados dados devido à raridade local da espécie, o que dificultou o reconhecimento de um padrão. No entanto, esta espécie, assim como a grande maioria das espécies da comunidade, apresentou atividade noturna.

Para a comunidade estudada, foi possível reconhecer quatro padrões gerais para o turno de vocalização: 1 - diurno (Hylodes cf. ornatus); 2 - início no crepúsculo com encerramento antes do meio da noite (Bufo crucifer, B. ictericus, Eleutherodactylus guentheri e E. juipoca); 3 - início no crepúsculo com encerramento próximo ao meio da noite (Hyla arildae, H. bischoffi, H. faber, H. fuscovaria, H. hayii, H. hiemalis, H. leucopygia, Phasmahyla cochranae e Physalaemus cuvieri); 4 - início após o crepúsculo, com

encerramento após o meio da noite (Hyla sp. (aff. circumdata) e H. prasina).

Bufo crucifer apresentou um padrão bimodal de atividade, vocalizando durante a aurora e a partir do ocaso. B. ictericus vocalizava esporadicamente durante o dia e, mais frequentemente, durante o ocaso e início da noite.

As espécies das famílias Bufonidae e Leptodactylidae iniciavam a atividade de vocalização antes que as espécies da família Hylidae (Fig. 23). Hyla sp. (aff. circumdata) e H. prasina iniciavam as atividades de vocalização mais tarde que as demais espécies.

4.6.3. Padrões de distribuição temporal: ao longo do ano

No local de estudos foram encontradas 17 espécies em atividade de vocalização (Fig. 24).

Hyla prasina foi a única espécie que apresentou atividade de vocalização ao longo de todo o ano. Bufo crucifer, B. ictericus, Hyla leucopygia e Hylodes cf. ornatus apresentaram atividade de vocalização durante quase todo o ano. Algumas espécies, como Hyla arildae, H. faber, Phasmahyla cochranae e Eleutherodactylus quentheri, apresentaram atividade de vocalização durante quatro a sete meses do ano. Hyla bischoffi, Hyla sp. (aff. circumdata), H. fuscovaria, H. hayii, H. hiemalis, Phyllomedusa burmeisteri, Eleutherodactylus juipoca e Physalaemus cuvieri apresentaram atividade de vocalização por períodos de três meses ou menos.

A maioria das espécies apresentou atividade de vocalização contínua ao longo da estação reprodutiva. No entanto, algumas espécies apresentaram interrupções nesta atividade, retomando-a um ou mais meses depois, como foi o caso de H. faber, P. cuvieri e Hylodes cf. ornatus. Os meses de março a setembro apresentaram os menores números de espécies em atividade de vocalização e os meses de outubro a fevereiro apresentaram os maiores números (Fig. 25).

4.7. Interações entre as espécies

Machos de Bufo crucifer e B. ictericus apresentaram distribuição espacial associada, ao longo das margens da represa ($\chi^2 = 14,22$; $P < 0,001$; $N = 72$ parcelas).

Em duas ocasiões foram observados amplexos heteroespecíficos entre macho de B. crucifer e fêmea de B. ictericus. Assim, 40% (2/5) dos acasalamentos observados para B. crucifer foram heteroespecíficos. Para B. ictericus 9,1% (2/22) dos acasalamentos observados foram heteroespecíficos. Em uma das ocasiões (9 de julho de 1988), um casal heteroespecífico depositou uma desova que resultou em prole híbrida. O macho (B. crucifer) media 64,8 mm em CRA e a fêmea (B. ictericus) media 155 mm em CRA. O casal desovou um total de 1864 ml (aproximadamente 23 mil ovos). Aproximadamente dois terços dos ovos foram deixados no campo e um terço foi levado para o laboratório. Do total levado para o laboratório, 60% apresentava as primeiras clivagens e 40% correspondia a óvulos não fecundados. O aspecto geral

externo de, aproximadamente, 98% dos embriões e girinos era normal. As anomalias anatômicas apresentadas por aproximadamente 2% dos embriões e girinos foram as seguintes: i - cauda torcida; ii - corpo deformado e sem simetria bilateral. Alguns girinos, sem anomalias externas evidentes, nadavam em círculos, o que sugere anomalias internas (musculares ou esqueléticas) ou problemas de orientação. No laboratório, os primeiros indivíduos começaram a metamorfosear no início de outubro. Todos os indivíduos metamorfoseados em laboratório apresentavam morfologia externa normal. No entanto, aproximadamente 5% (12/249) dos imagos apresentavam problemas de deslocamento e orientação, morrendo afogados na ausência de maiores cuidados. Estes indivíduos não saltavam em linha reta; os saltos sempre descreviam linhas curvas e cada indivíduo saltava apenas num sentido (ou horário ou anti-horário). O tempo máximo de sobrevivência dos jovens híbridos, mantidos em laboratório, foi de nove meses. O CRA máximo observado, para esses jovens metamorfoseados, foi de 33,9mm. Fenotipicamente, os jovens metamorfoseados em laboratório correspondiam a B. ictericus. No campo, 1.077 girinos híbridos foram mantidos num cercado de tela plástica fina. Estes girinos formavam cardumes e se alimentavam de maneira similar aos girinos das espécies parentais. No entanto, também apresentavam as anomalias indicadas para os indivíduos mantidos em laboratório.

Machos destas duas espécies também interagem durante a atividade reprodutiva. Em quatro ocasiões foi observado amplexo de macho de B. crucifer sobre macho de B. ictericus (Fig. 26). Em duas destas ocasiões, o macho de B. ictericus emitiu vocalizações de libertação ("release call" sensu Bogert, 1960), ao mesmo tempo lutando para se livrar do macho de B. crucifer. Em outras quatro ocasiões, machos de B. crucifer, utilizando estratégia de procura ativa por fêmeas, foram observados no momento em que pulavam sobre machos de B. ictericus, aparentemente tentando o amplexo. Nessas quatro observações, os machos de B. crucifer foram repelidos por pulos ou empurrões dos machos de B. ictericus.

Estas duas espécies também interagem através das vocalizações. Foi comum a observação de coaxos de um macho estimulando a atividade de vocalização de seu vizinho, coespecífico ou heteroespecífico.

Uma situação similar, de interação através das vocalizações, foi observada entre Hyla bischoffi e H. prasina. Neste caso, as vocalizações dos machos de H. bischoffi, que iniciavam a atividade de vocalização mais cedo, antecipavam a atividade de vocalização de machos de H. prasina que estivessem nas proximidades.

Tabela 1. Modos de reprodução observados ou sugeridos para a comunidade de anuros da Ermita, Serra do Japi, município de Jundiaí, Estado de São Paulo (modificado de Duellman & Trueb, 1986).

I. Ovos aquáticos

A. Ovos depositados diretamente na água

1. Ovos e larvas em ambientes lênticos: B. crucifer, B. ictericus, H. bischoffi, Hyla sp. (aff. circumdata), H. fuscovaria, H. hayii, H. hiemalis e H. prasina.
2. Ovos e larvas em ambientes lóticos: Hylodes cf. ornatus¹.
3. Ovos e estágios larvais iniciais em depressões naturais²; após a inundação as larvas vão para ambientes lênticos: Hyla sp. (aff. circumdata).
4. Ovos e estágios larvais iniciais em piscinas de barro construídas; após a inundação as larvas vão para ambientes lênticos: H. faber.
5. Ovos e estágios larvais iniciais em ninhos subterrâneos escavados na lama; após a inundação as larvas vão para ambientes lênticos: H. leucopygia.

B. Ovos em ninhos de espuma

6. Ninho de espuma e larvas em ambientes lênticos: P. cuvieri.

II. Ovos terrestres

C. Ovos sobre o solo ou em tocas

7. Desenvolvimento direto (dos ovos eclodem jovens com morfologia de adultos): E. guentheri³ e E. juipoca⁴.

III. Ovos arbóreos

D. Ovos em ninhos de folhas

8. Com a eclosão a larva cai das folhas e passa para ambientes lênticos: P. burmeisteri⁴.
 9. Com a eclosão a larva cai das folhas e passa para ambientes lóticos: P. cochranae.
-

¹Modo de reprodução sugerido.

²Considerando-se como naturais quaisquer depressões que não foram construídas pela espécie.

³Não observado na Serra do Japi; observado por Lynn & Lutz (1946).

⁴Não observado na Serra do Japi; Observado em Itatiba, São Paulo (A.A. Giarretta, com. pess.).

Tabela 2. Características reprodutivas de 14 espécies de anfíbios anuros da região da Erma, Serra do Japi, município de Jundiaí, Estado de São Paulo.

Espécie		CRA médio de fêmeas (mm)	Número médio de ovos por desova	Diâmetro médio dos ovos (mm)	Pigmentação do ovo	Volume médio de ovos por desova (mm ³)
<i>B. crucifer</i>	g	81,00	4.669,67	1,75	+	13.103,09
<i>B. ictericus</i>	g	163,00	14.689,66	2,10	+	71.230,16
<i>H. bischoffi</i>	g	57,25	859*	1,76	+	2.452,45
<i>H. aff. circumdata</i>	e	56,90	491	2,08	+	2.326,85
<i>H. faber</i>	e	90,05 ¹	1986 ¹	2,00 ²	+	8.319,35
<i>H. fuscovaria</i>	g	47,80	1957*	1,15	+	1.557,77
<i>H. hiemalis</i>	g	31,30 ³	270 ³	1,20 ³	+	244,29
<i>H. leucopygia</i>	e	44,20	219*	2,04 ⁴	-	969,29
<i>H. prasina</i>	g	52,73	916,20	1,60	+	1.965,25
<i>P. burmeisteri</i>	e	76,98 ⁴	191 ⁵	2,96	-	2.593,59
<i>P. cochranae</i>	e	45,30*	32*	2,57	-	284,16
<i>E. quentheri</i>	e	36,64	32**	2,67**	-	318,91**
<i>E. juipoca</i>	e	26,15	15,50**	1,78**	-	45,77**
<i>P. cuvieri</i>	g	29,05	558,5 ⁶	1,25 ⁶	-	571,15

Os seguintes dados foram obtidos de outras localidades ou da literatura: ¹ Martins & Haddad (1988); ² Martins (1990); ³ Haddad & Pombal (1987); ⁴ fêmeas do Rio De Janeiro (RJ); ⁵ desovas obtidas em Itatiba, SP; ⁶ Andrade (1987). * n = 1; ** óvulos ovarianos maduros; g = espécies generalistas (colocam os ovos diretamente em corpos d'água lenticos naturais); e = espécies especialistas (não colocam ovos em corpos d'água lenticos naturais); o sinal positivo indica ovos pigmentados; o sinal negativo indica ovos despigmentados.

Tabela 3. Comprimento rostro-anal (CRA) em mm dos machos de Bufo ictericus envolvidos em cinco interações pela posse de fêmeas.

interações	CRA do macho acasalado	CRA do macho deslocador
1	135*	135
2	155*	150
3	155*	150
4	140	155*
5	140*	144

* = machos que venceram as disputas.

Tabela 4. Espécies de anuros da Ermida, Serra do Japi, em relação a nove características reprodutivas típicas de espécies de reprodução explosiva (sensu Wells, 1977a).

Espécie	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<u>R. crucifer</u>	-	-	+	+	+	+	+	+	?
<u>R. ictericus</u>	-	-	+	+	+	+	+	+	?
<u>H. arildae</u>	-	-	?	?	?	?	-	-	?
<u>H. bischoffii</u> ^A	-	-	-	?	?	-	-	-	-
<u>Hyla</u> sp. (aff. <u>circumdata</u>)	-	-	?	?	?	?	-	-	-
<u>H. faber</u> ^B	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>H. fuscovaria</u>	-	-	-	?	?	-	-	-	?
<u>H. hayii</u> ^C	-	-	-	?	?	-	-	-	?
<u>H. hiemalis</u> ^D	-	+ ^E	-	?	?	-	-	+	-
<u>H. leucopygia</u>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>H. prasina</u>	-	-	-	?	-	-	-	-	-
<u>P. burmeisteri</u>	-	+ ^E	?	?	?	?	+	?	?
<u>P. cochranae</u>	-	-	-	?	?	-	+	-	-
<u>E. guentheri</u>	-	-	-	?	?	+ ^F	-	-	-
<u>E. juipoca</u>	-	-	?	?	?	?	-	-	-
<u>Hylodes</u> cf. <u>ornatus</u>	-	-	-	?	?	?	-	-	?
<u>P. cuvieri</u> ^D	-	+ ^E	-	-	?	-	+	-	?

1 - muitas fêmeas simultaneamente em amplexo; 2 - reprodução ocorre durante alguns dias até semanas (baseado na emissão de vocalizações); 3 - procura ativa por fêmeas; 4 - macho intercepta a fêmea; 5 - macho deslocador; 6 - amplexo demora dias; 7 - calosidades nupciais presentes; 8 - vocalizações de machos vizinhos são sobrepostas; 9 - fêmeas desovam uma única vez por estação reprodutiva (baseado na inexistência de óvulos ovarianos em diferentes fases de desenvolvimento).

"+" = característica presente; "-" = característica ausente (presente a característica de reprodução prolongada); "?" = desconhecido.

A = parcialmente baseado em dados de Ribeirão Branco (SP); B = parcialmente baseado em dados de Martins & Haddad (1988) ou Martins (1990); C = parcialmente baseado em dados de Iguape (SP); D = parcialmente baseado em dados de Haddad & Pombal (1987) e dados de Campinas (SP); E = durou alguns dias na Ermida, mas em áreas próximas dura meses; F = em laboratório, sem que as fêmeas desovassem (3 observações).

Tabela 5. Sobreposição na utilização dos micro-ambientes de reprodução na comunidade de anuros da Ermita, Serra do Japi, município de Jundiaí, Estado de São Paulo.

	Bi	Ha*	Hb	Hc	Hfa	Hfu	Hha*	Hhi	Hi	Hp	Pb	Pco	Eg	Ej	Ho	Pcu
Bc	3	0	2	1	0	3	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
Bi	0	2	1	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
Ha*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hb	0	0	0	2	1	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0
Hc	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Hfa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hfu	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hha*	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hhi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hi	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hp	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pb	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pco	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ej	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Bc = B. crucifer; Bi = B. ictericus; Ha = H. arildae; Hb = H. bischoffi; Hc = Hyla sp. (aff. circumdata); Hfa = H. faber; Hfu = H. fuscovaria; Hha = H. hayii; Hhi = H. hiemalis; Hi = H. leucopygia; Hp = H. prasina; Pco = P. cochranae; Eg = E. quentheri; Ej = E. juipoca; Ho = Hylodes cf. ornatus; Pcu = P. cuvieri.

* = sítio de desova desconhecido; 0 = não há sobreposição; 1 = sobreposição apenas no sítio de vocalização; 2 = sobreposição apenas no sítio de desova; 3 = sobreposição no sítio de vocalização e desova.

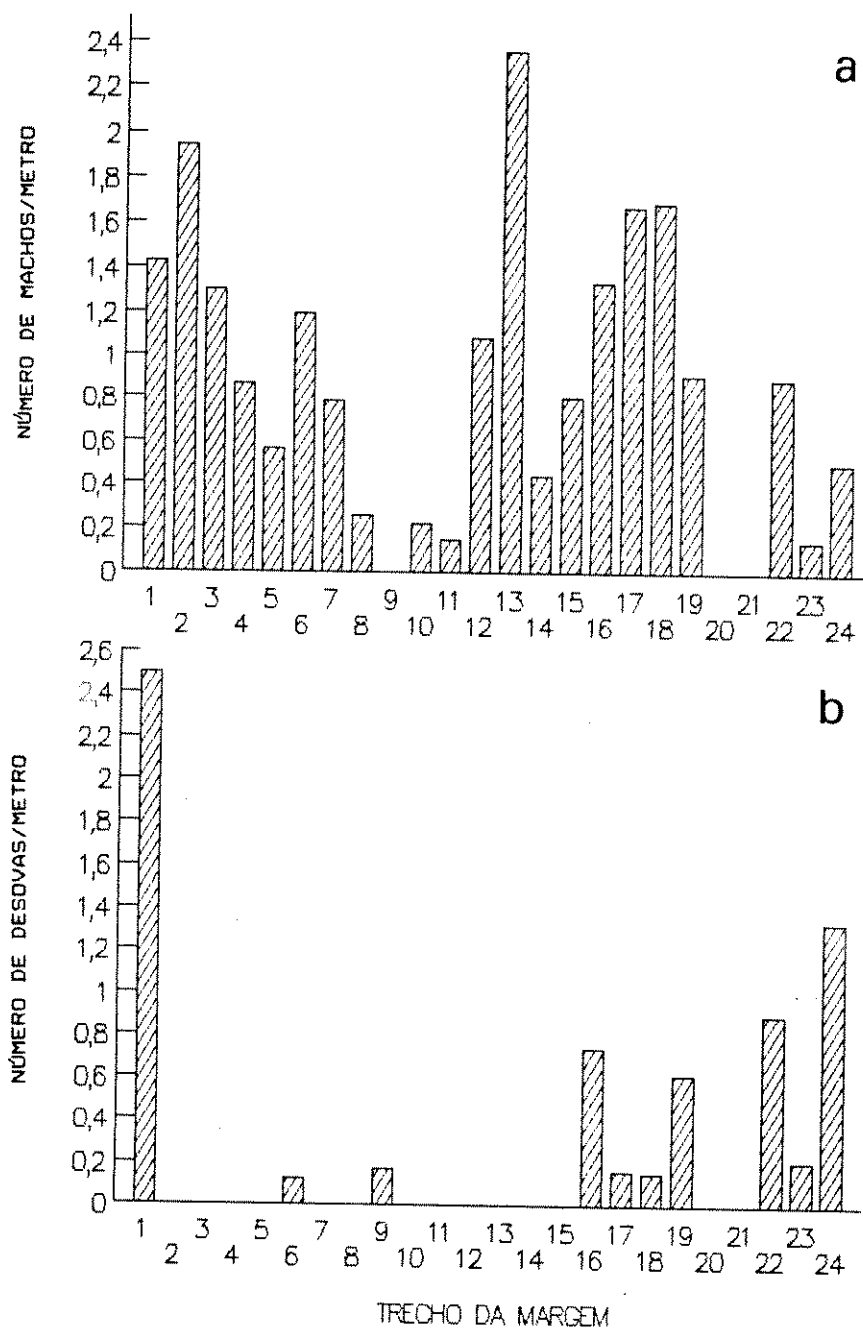


Figura 6. Preferência de Bufo ictericus por sítios de vocalização (a) e desova (b) na represa do DAE, Serra do Japi, município de Jundiaí, Estado de São Paulo. O número de machos e desovas corresponde à somatória de um ano de observações (março de 1988 a fevereiro de 1989). Localização dos trechos da margem conforme a figura 3.

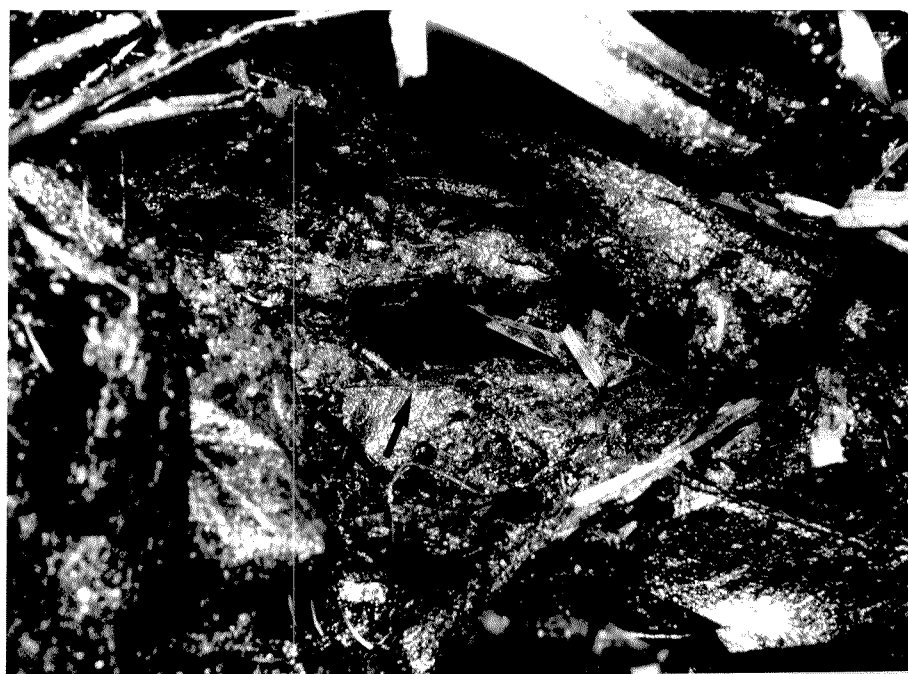


Figura 7. Abertura do ninho subterrâneo de Hyla leucopygia (seta), escavado pelo macho na margem do braço morto do riacho I, Ermida, Serra do Japi, município de Jundiaí, Estado de São Paulo.

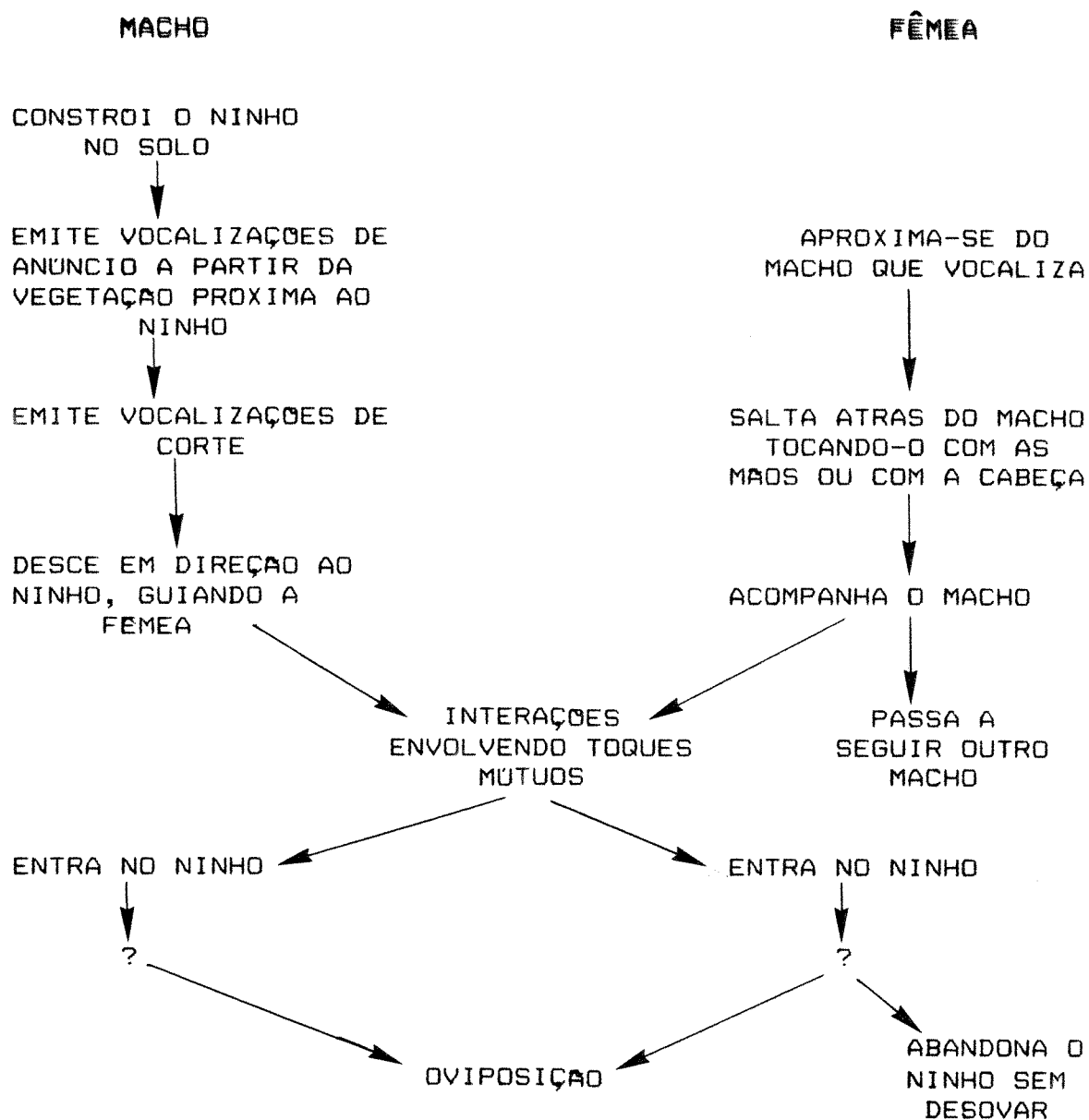


Figura B. Representação esquemática do comportamento reprodutivo de *Hyla leucopygia*, observado na Serra do Japi, município de Jundiaí, Estado de São Paulo. Os pontos de interrogação representam as fases desconhecidas que transcorrem no interior do ninho subterrâneo.

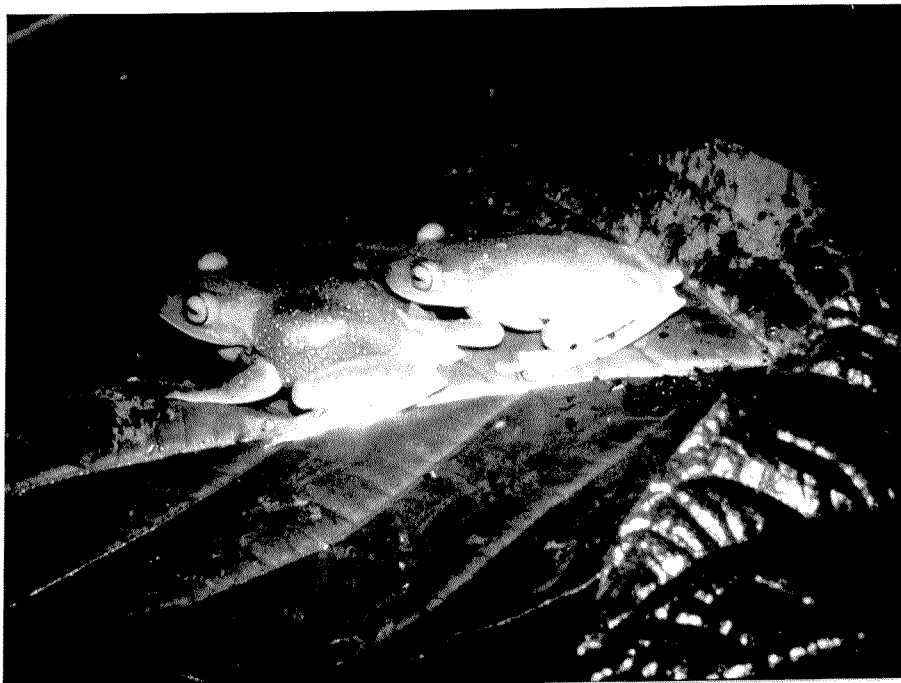


Figura 9. Casal de Hyla leucopygia, no momento em que a fêmea toca a perna do macho com a mão, durante a corte.

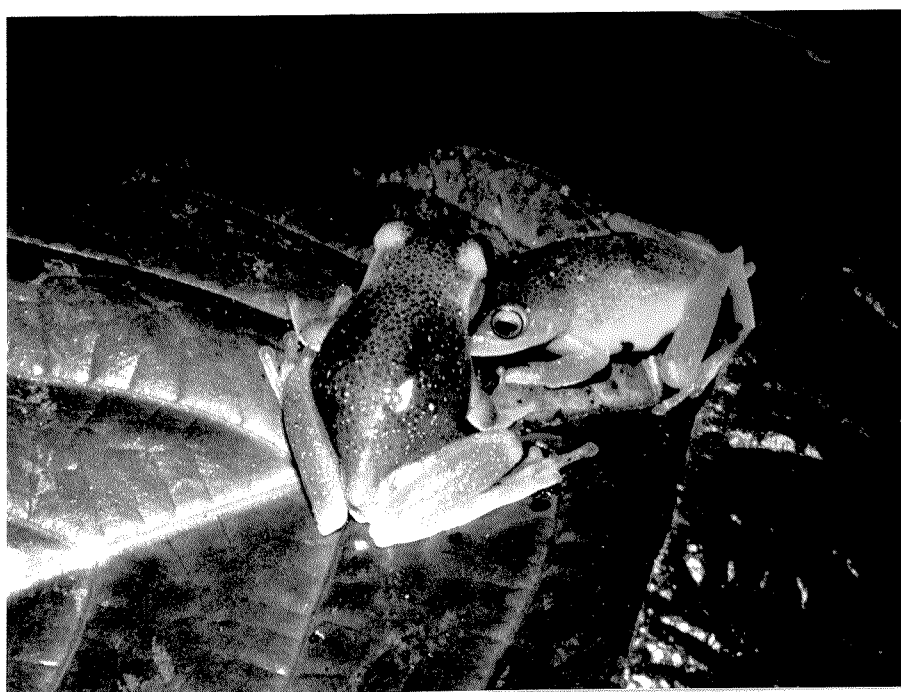


Figura 10. Casal de Hyla leucopygia, no momento em que o macho toca com a região gular o focinho da fêmea, durante a corte.

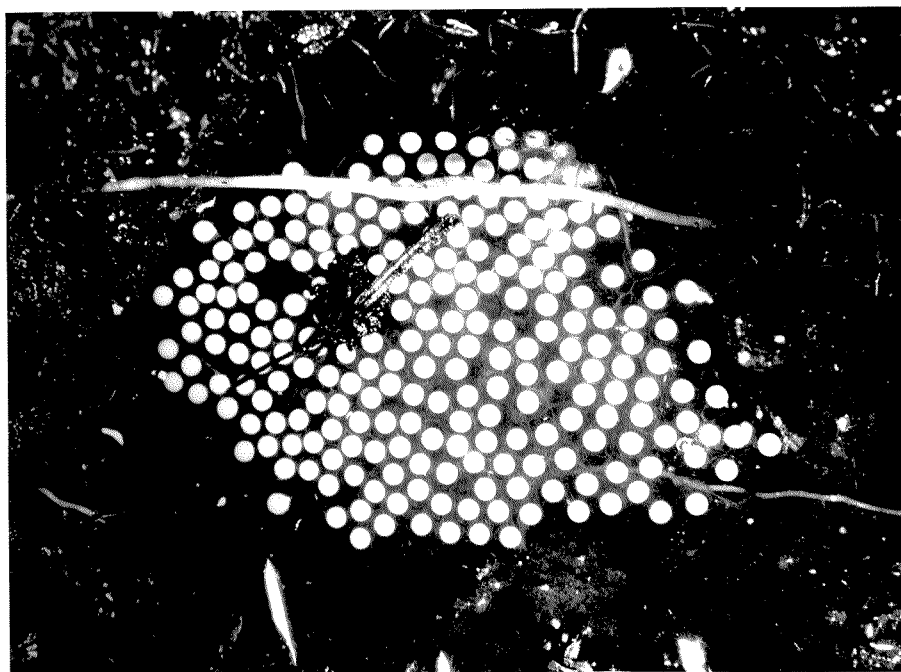


Figura 11. Desova de Hyla leucopygia, depositada em ninho subterrâneo. A parte superior do ninho foi removida para a fotografia. Note que os ovos são colocados em camada única na superfície da água e não apresentam pigmentação.

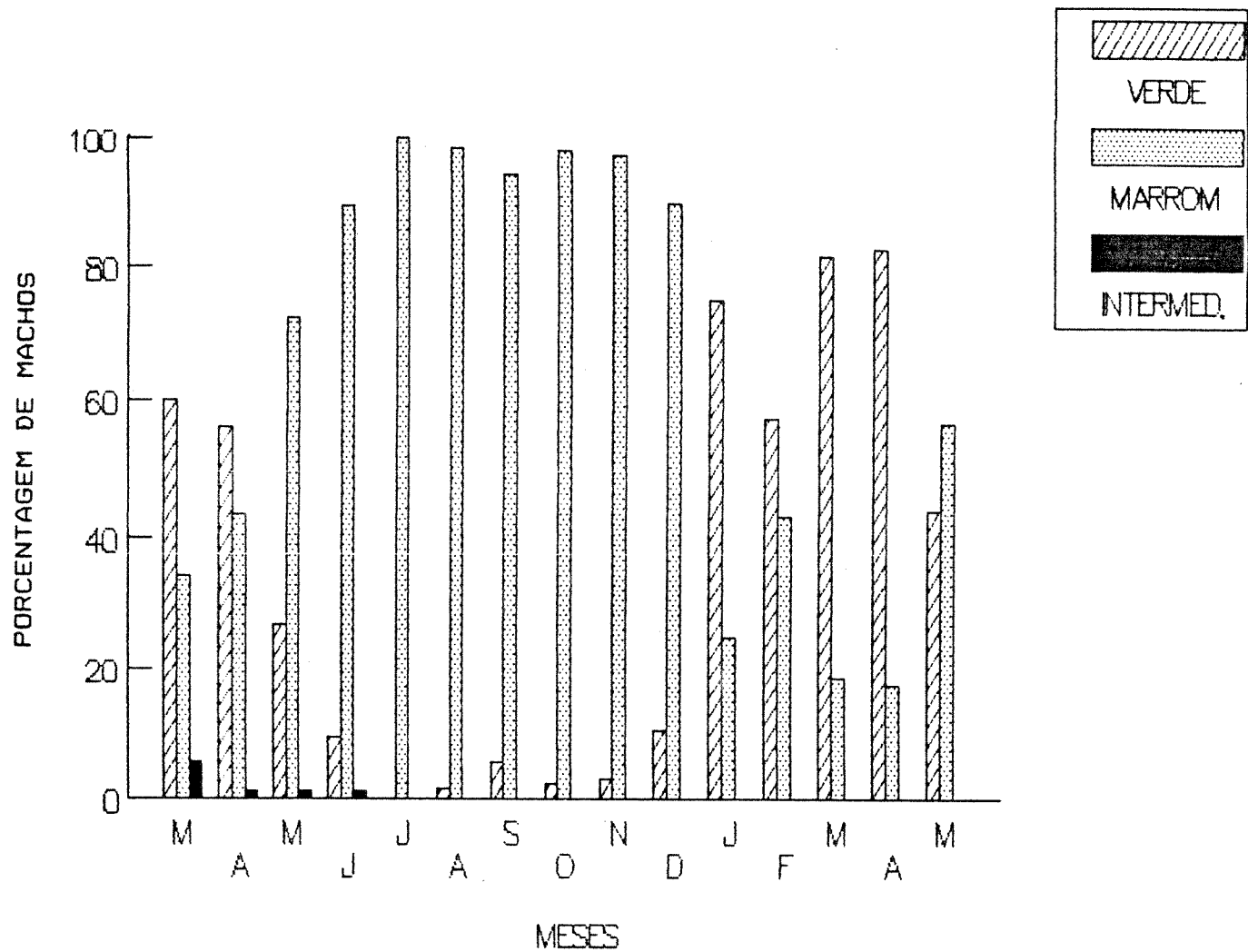


Figura 12. Variação sazonal na proporção do padrão de coloração da população de machos de *Hyla prasina* da Serra do Japi, Município de Jundiá, Estado de São Paulo. Intermed. corresponde à coloração pardo-oliváceo.



Figura 13. Machos de Hyla prasina com diferentes padrões de coloração. Numa mesma noite podem ser observados indivíduos com cores diferentes vocalizando lado a lado. Ermida, Serra do Japi, Município de Jundiaí, Estado de São Paulo (Foto J.P.Pombal Jr.).

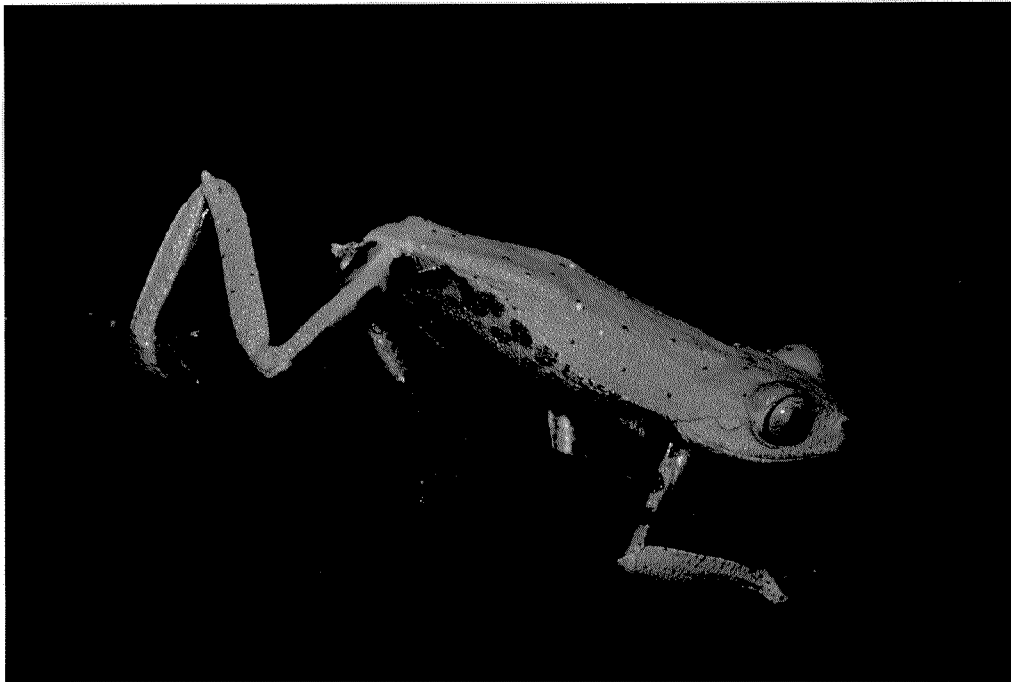


Figura 14. Fêmea de Phasmahyla cochranae caminhando sobre a vegetação marginal ao riacho II, Ermida, Serra do Japi, Município de Jundiaí, Estado de São Paulo.

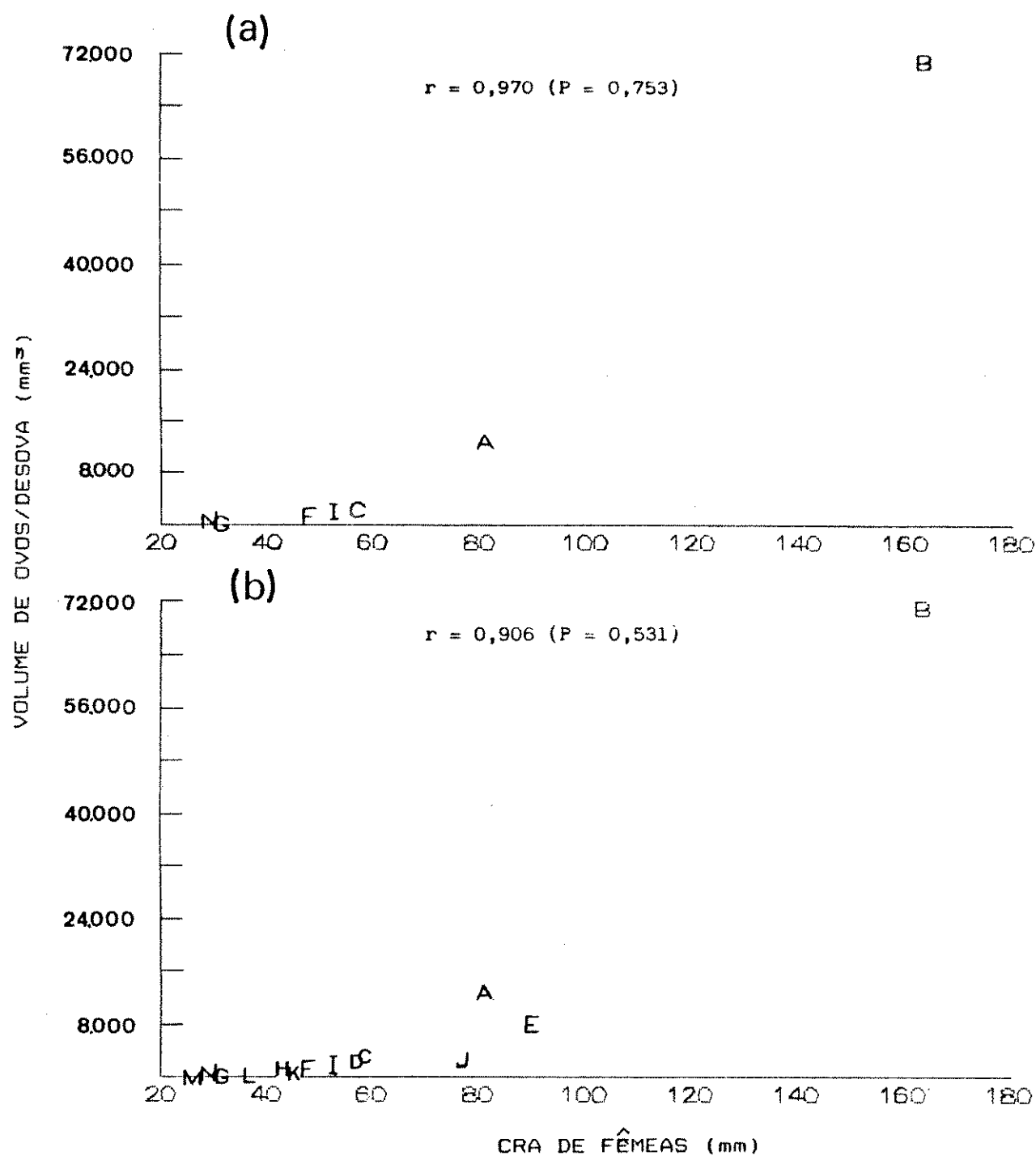


Figura 15. Diagramas de dispersão mostrando as correlações entre comprimento Rostro-Anal (CRA) de fêmeas de anuros e volume de ovos por desova, na Ermida, Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo: (a) unicamente para espécies que desovam em ambientes lênticos; (b) entre espécies que apresentam modos de reprodução distintos. A = B. crucifer; B = B. ictericus; C = H. bischoffi; D = Hyla sp. (aff. circumdata); E = H. faber; F = H. fuscovaria; G = H. hiemalis; H = H. leucopygia; I = H. prasina; J = P. burmeisteri; K = P. cochranæ; L = E. quentheri; M = E. juipoca; N = P. cuvieri.

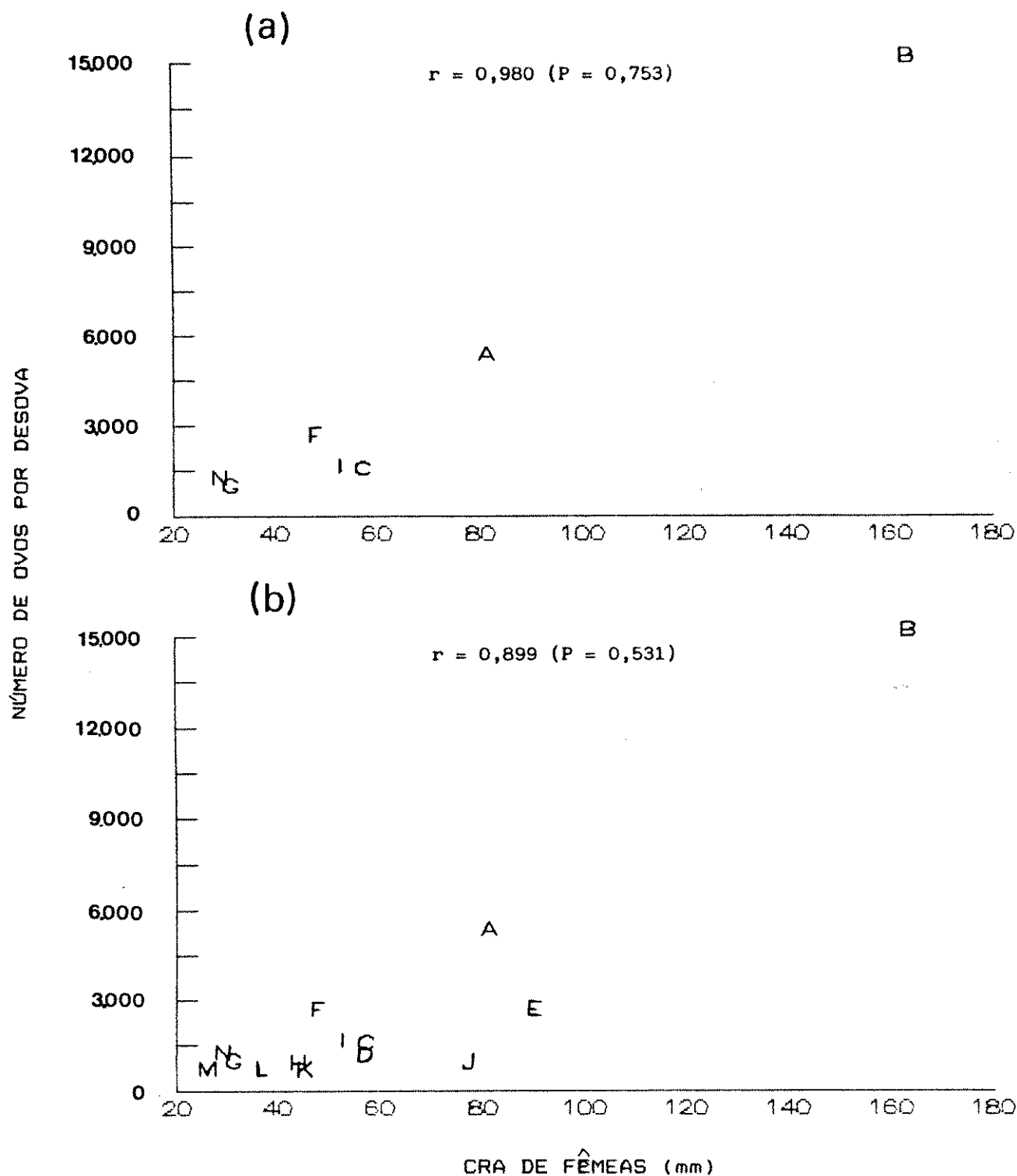


Figura 16. Diagramas de dispersão mostrando as correlações entre Comprimento Rostro-Anal (CRA) de fêmeas de anuros e número de ovos por desova, na Ermida, Serra do Japi, Município de Jundiaí, Estado de São Paulo: (a) unicamente para espécies que desovam em ambientes lânticos; (b) entre espécies que apresentam modos de reprodução distintos. As espécies correspondentes às letras maiúsculas são apresentadas na figura 14.

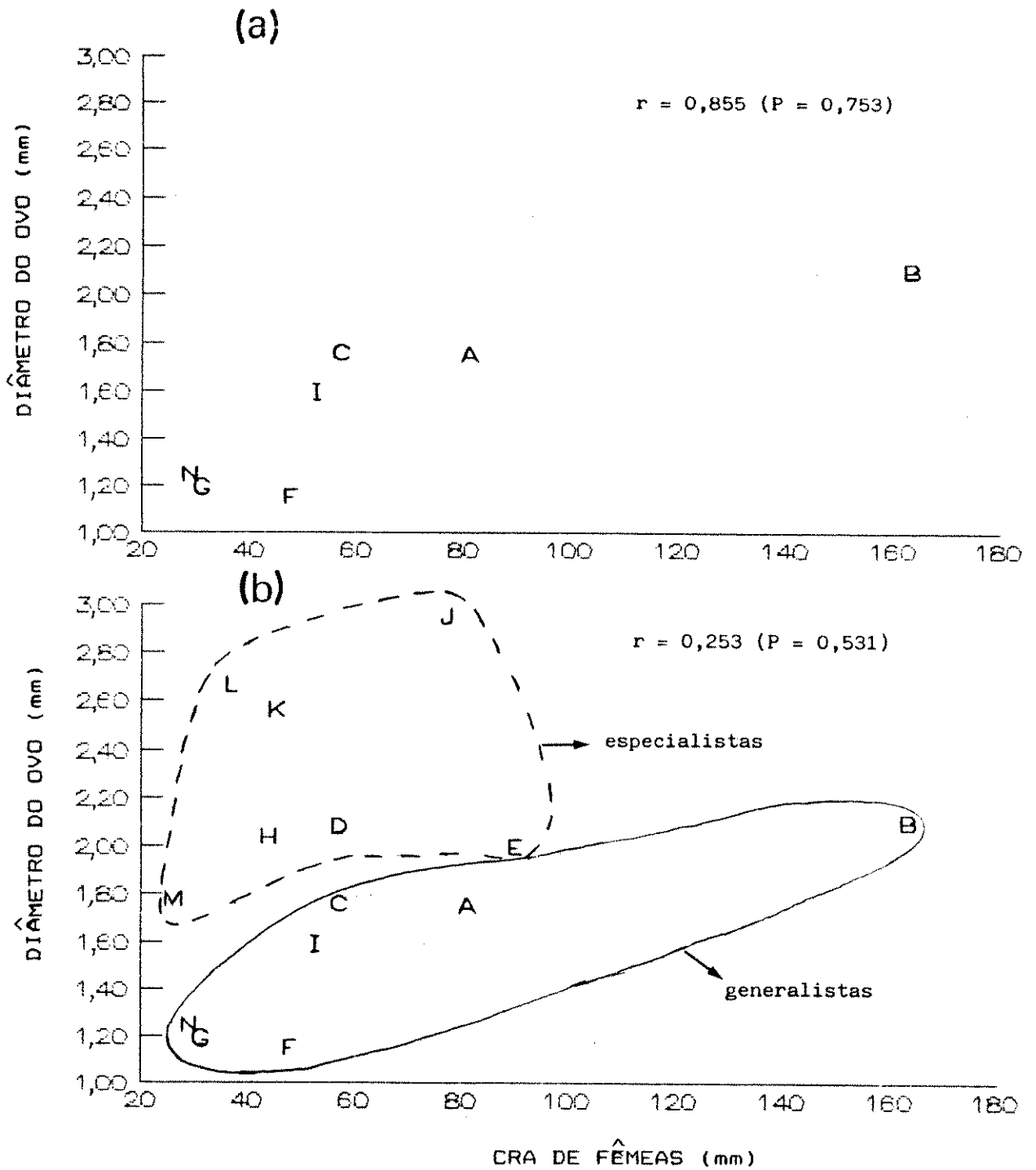


Figura 17. Diagramas de dispersão mostrando as correlações entre Comprimento Rostro-Anal (CRA) de fêmeas de anuros e diâmetro do ovo, na Ermida, Serra do Japi, Município de Jundiá, Estado de São Paulo: (a) unicamente para espécies que desovam em ambientes lenticos; (b) entre espécies que apresentam modos de reprodução distintos. As espécies correspondentes às letras maiúsculas são apresentadas na figura 14.

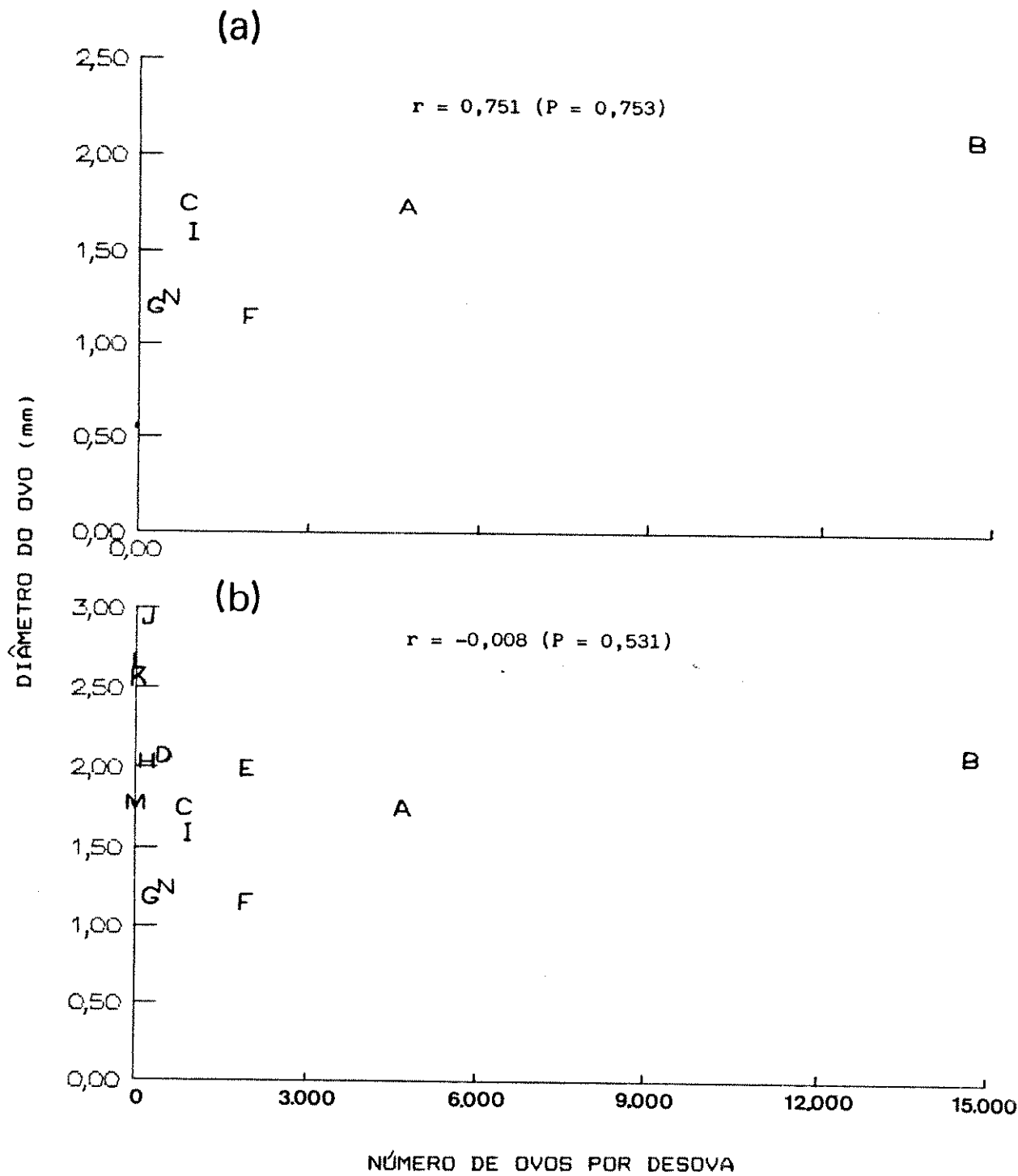


Figura 18. Diagramas de dispersão mostrando as correlações entre número de ovos por desova e diâmetro do ovo de anuros, na Ermida, Serra do Japi, Município de Jundiaí, Estado de São Paulo: (a) unicamente para espécies que desovam em ambientes lânticos; (b) entre espécies que apresentam modos de reprodução distintos. As espécies correspondentes às letras maiúsculas são apresentadas na figura 14.



Figura 19. Macho de Bufo crucifer quando empregava a estratégia de procura ativa por fêmea. O macho permanece sem vocalizar, flutuando em ambientes rasos da represa do DAE, Ermida, Serra do Japi, Município de Jundiaí, São Paulo.



Figura 20. Macho deslocador de Bufo ictericus procurando posição entre um casal, por trás.



Figura 21. Macho deslocador de Bufo ictericus procurando posição entre um casal, pelo lado.

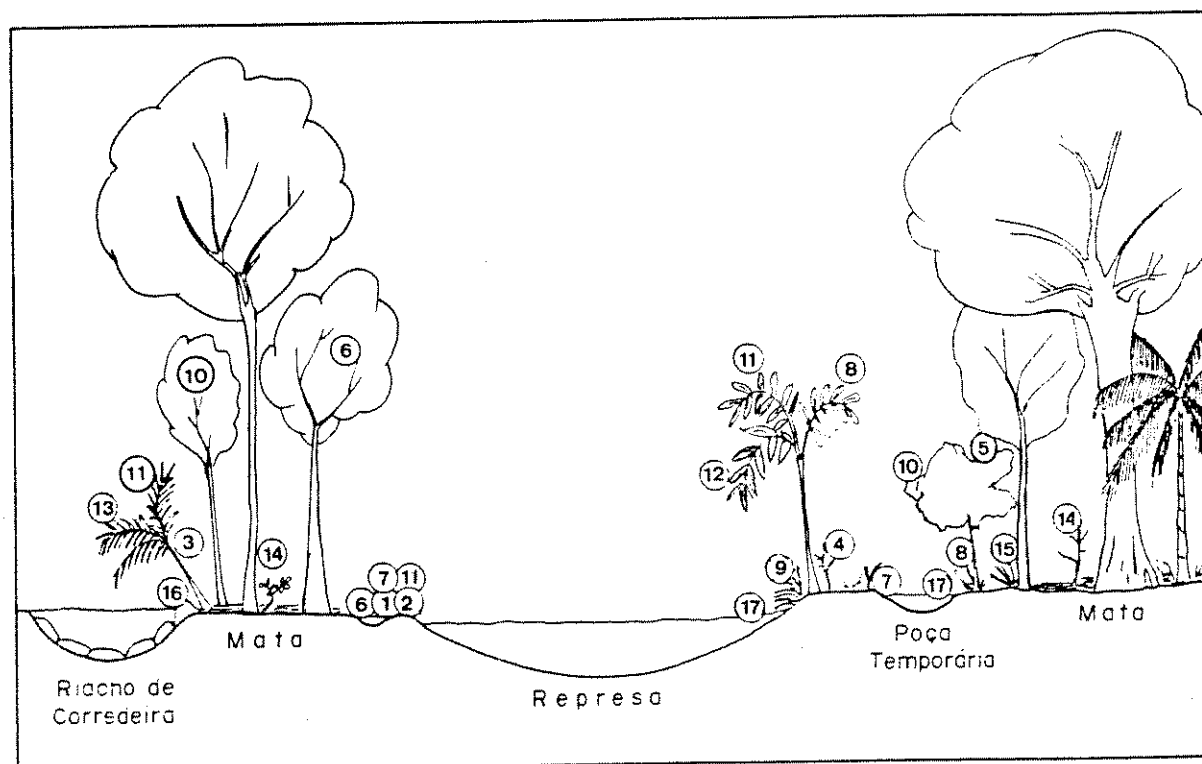


Figura 22. Representação esquemática da ocupação de microambientes pelos machos de anuros, durante a atividade de vocalização na Serra do Japi, município de Jundiaí, Estado de São Paulo. 1 = B. crucifer; 2 = B. ictericus; 3 = H. arildae; 4 = H. bischoffi; 5 = Hyla sp. (aff. circumdata); 6 = H. faber; 7 = H. fuscovaria; 8 = H. hayii; 9 = H. hiemalis; 10 = H. leucopygia; 11 = H. prasina; 12 = P. burmeisteri; 13 = P. cochranae; 14 = E. guentheri; 15 = E. juipoca; 16 = Hylodes cf. ornatus; 17 = P. cuvieri.

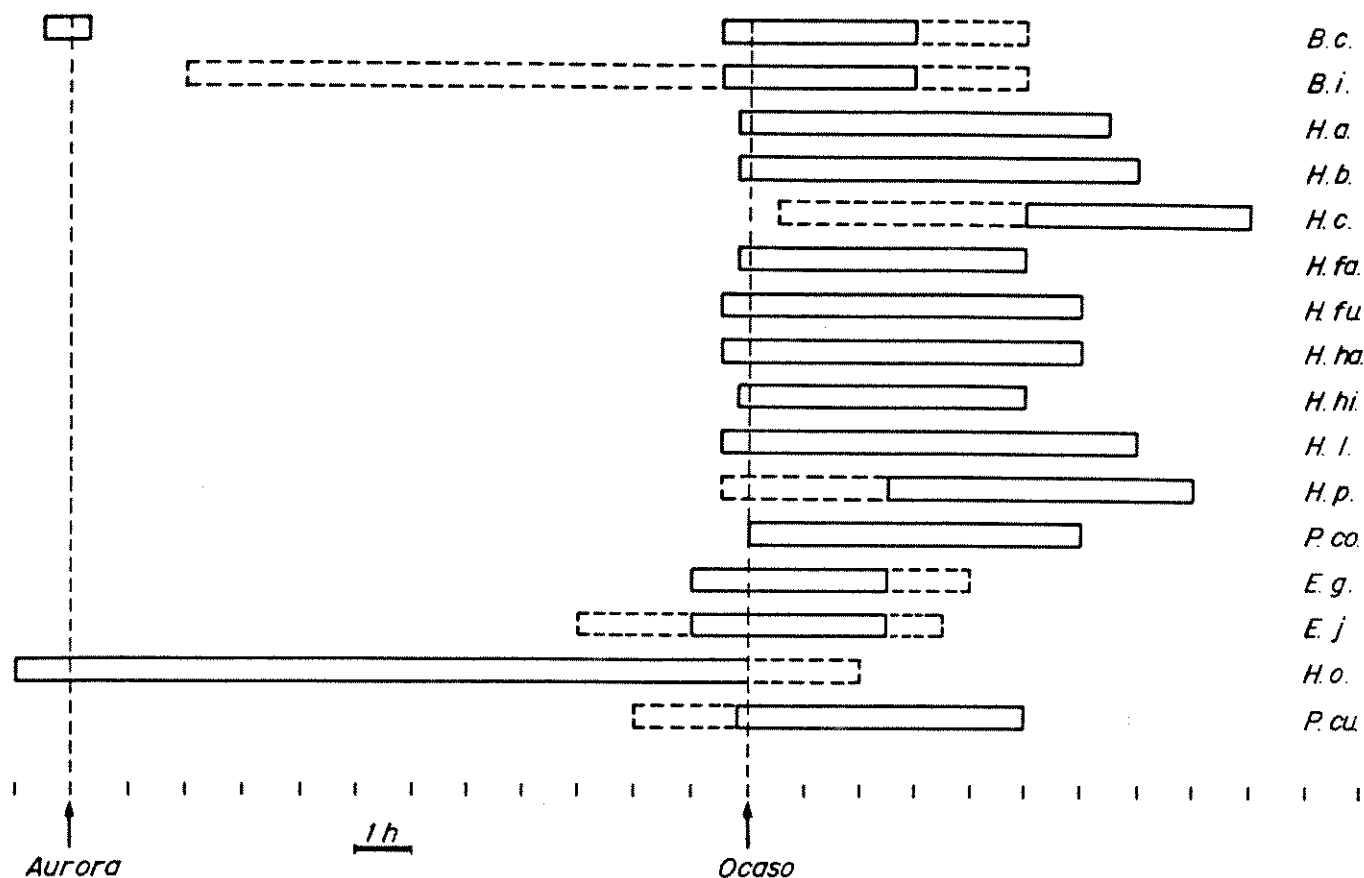


Figura 23. Turno de vocalização de 16 espécies de anuros da Serra do Japi, município de Jundiaí, Estado de São Paulo. Traços interrompidos indicam atividade esporádica e traços contínuos indicam atividade contínua. Os horários são aproximados. B.c. = B. crucifer; B.i. = B. ictericus; H.a. = H. arildae; H.b. = H. bischoffi; H.c. = Hyla sp. (aff. circumdata); H.fa. = H. faber; H.fu. = H. fuscovaria; H.ha. = H. hayii; H.hi. = H. hiemalis; H.l. = H. leucopygia; H.p. = H. prasina; P.co. = P. cochranae; E.g. = E. guentheri; E.j. = E. juipoca; H.o. = Hylodes cf. ornatus; P.cu. = P. cuvieri.

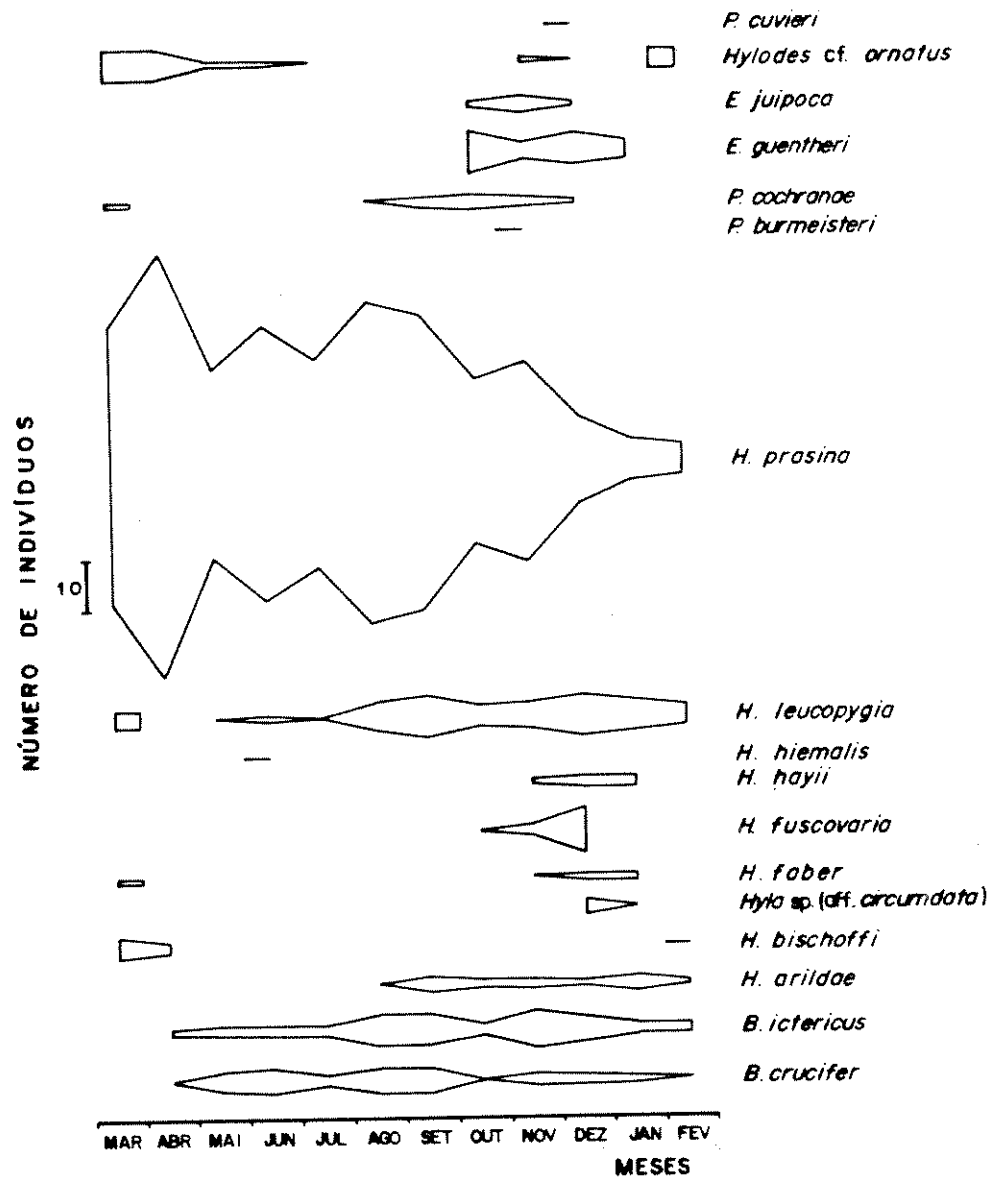


Figura 24. Temporada de vocalização e abundância de machos de 17 espécies de anuros da Ermida, Serra do Japi, Município de Jundiaí, Estado de São Paulo, entre março de 1988 e fevereiro de 1989.

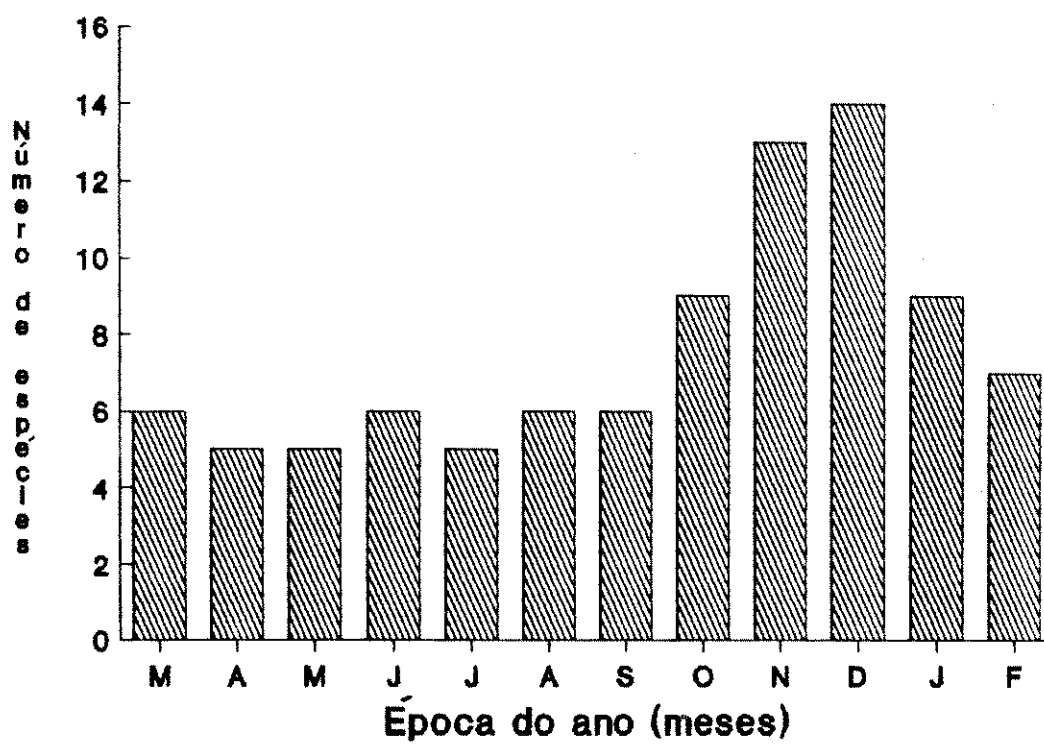


Figura 25. Número de espécies de anuros em atividade de vocalização entre os meses de março de 1988 a fevereiro de 1989, na Ermida, Serra do Japi, Município de Jundiaí, Estado de São Paulo.



Figura 26. Macho de Bufo crucifer em amplexo axilar com macho de B. ictericus, na Ermida, Serra do Japi, Município de Jundiaí, Estado de São Paulo.

5. DISCUSSÃO

5.1. Comentários taxonômicos

Uma das maiores dificuldades no estudo dos anuros brasileiros é a identificação satisfatória de uma dada população, por diversos motivos (e.g. descrição original deficiente, material-tipo mal preservado ou extraviado, existência de espécies crípticas). Esse problema é mais acentuado em regiões serranas, devido à maior diversificação de anuros nessas áreas (e.g. Heyer & Maxson, 1983, Duellman, 1988; Heyer et al., 1990). Heyer et al. (1990) apresentam nomes a todos os espécimes de anuros observados em Boracéia (Serra do Mar, SP); no entanto, são evidentes as incertezas dos autores quanto aos nomes corretos dos taxa. Ao trabalhar com uma comunidade de anuros em região serrana no Espírito Santo, Weygoldt (1986) encontrou dificuldades semelhantes de identificação. Devido a essa situação geral da taxonomia dos anuros da Mata Atlântica, algumas das identificações do presente trabalho são aproximadas e somente poderão ser satisfatoriamente solucionadas com revisões taxonômicas de grupos de espécies (e.g. espécies afins de Hyla circumdata). As recomendações de Cardoso & Vielliard (1985) e Martins & Haddad (1990), sobre estudos em populações topotípicas, facilitam esta tarefa. Recentemente, diversos grupos taxonômicos de anuros da Mata Atlântica foram revisados (e.g. Cruz & Peixoto, 1984, 1985; Heyer & Cocroft, 1986), atenuando as mencionadas dificuldades de identificação.

A seguir são feitos alguns comentários taxonômicos mais específicos.

As espécies de Hyla incluídas nos grupos rubra e catharinae não são aqui consideradas como representantes do gênero Ololygon, como proposto por Fouquette & Delahoussaye (1977). As espécies destes grupos são tratadas no gênero Hyla, pelos motivos apresentados por diversos autores (e.g. Cardoso & Sazima 1980, Cruz & Peixoto 1982, Haddad & Pombal 1987).

Hyla bischoffi é conhecida da Serra do Mar, entre os estados do Rio de Janeiro e Rio Grande do Sul (Lutz 1973, Frost 1985). A população da Serra do Japi corresponderia ao que Lutz (1973) caracterizou como H. bischoffi multilineata Lutz & Lutz, 1939, porém sem base zoogeográfica adequada. As populações do Estado de São Paulo têm sido denominadas de Hyla multilineata Lutz & Lutz (Bokermann, 1967a; Heyer et al., 1990), critério que não é seguido no presente trabalho. As diferenças nas vocalizações de espécimes de São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul são triviais a nível específico, assim como as morfológicas e cromáticas (obs. pess.).

Embora Hyla sp. da Serra do Japi apresente afinidades com o grupo de Hyla circumdata (Cope, 1867), não é possível identificá-la com segurança, devido a falta de informações sobre as vocalizações de H. circumdata do Rio de Janeiro (localidade tipo). A espécie Hyla do grupo circumdata da Serra do Japi pode tratar-se de uma forma não descrita.

A população de Phyllomedusa burmeisteri da Serra do Japi corresponde morfologicamente à população diplóide do Rio de Janeiro (RJ), localidade tipo da espécie e não às formas tetraplóides do interior dos estados de São Paulo e Paraná, que correspondem a uma espécie em descrição por Pombal & Haddad (no prelo).

A espécie de Hylodes da Serra do Japi apresenta grande semelhança com Hylodes ornatus (Bokermann, 1967), do qual difere principalmente por detalhes de coloração. A identidade da espécie aqui tratada é dificultada pelo fato da vocalização (um caráter usado para diferenciar espécies nesse gênero; veja Heyer & Cocroft 1986) ser desconhecida para H. ornatus (Bokermann 1967b; W.C.A. Bokermann, com. pess.). Morfologicamente, os espécimes da Serra do Japi não são facilmente separáveis daqueles de H. ornatus, indicando a possibilidade de tratar-se de duas espécies crípticas, ou variações geográficas da mesma espécie. A ocorrência de H. ornatus na Serra do Japi seria inesperada, uma vez que essa espécie é conhecida somente a 2.200 m de altitude, no município de Itatiaia (Serra da Mantiqueira), Estado do Rio de Janeiro (Bokermann 1967b).

5.2. Territorialidade

A territorialidade nos animais está relacionada à aquisição de recursos limitados (Kaufmann, 1983). Em algumas espécies de anuros, em que os machos defendem territórios, os recursos limitados correspondem às fêmeas ovuladas

(Haddad, 1987). A manutenção de territórios pode facilitar a localização do macho pela fêmea e evitar que o casal seja perturbado por outros machos (Wells, 1977a; Passmore, 1981).

A territorialidade nos anuros da Serra do Japi pode ser observada através de uma série de evidências diretas e indiretas, que estão associadas à aquisição de fêmeas. Evidências diretas são as vocalizações territoriais (observadas em Hyla arildae, H. bischoffi, H. faber, H. fuscovaria, H. hayii, H. prasina, Phasmahyla cochranæ e Hylodes cf. ornatus) e lutas pela posse de sítios de vocalização (observada em Hyla prasina). Embora lutas entre machos de Hyla faber não tenham sido observadas na Serra do Japi, este comportamento territorial têm sido observado em outras populações próximas (Lutz, 1960; Martins & Haddad, 1988).

Evidências indiretas são indicadas a seguir.

(1) Pré-polex em forma de espinho (em Hyla sp. aff. circumdata e em H. faber). Shine (1979) indica que a existência destas estruturas nos machos de anuros está relacionada à territorialidade. No caso de H. faber, Martins & Haddad (1988) indicam que os espinhos são utilizados nas lutas territoriais.

(2) Espécies nas quais o macho apresenta Comprimento Rostro-Anal (CRA) igual ou maior que a fêmea (Hyla sp. (aff. circumdata), H. fuscovaria). Shine (1979) apresenta evidências de que em espécies onde os machos lutam por território existe uma tendência de aumento no tamanho dos

machos em relação às fêmeas. Esta relação foi confirmada, por exemplo, em H. faber (Martins & Haddad, 1988). Machos de H. faber da Serra do Japi talvez sejam maiores do que as fêmeas, que não foram observadas no presente estudo. No entanto, os machos de H. prasina são menores que as fêmeas e lutam por territórios. Em outras espécies em que os machos lutam esta relação de tamanho não foi confirmada (Perrill, 1984; Haddad, 1987). Assim, a generalização de Shine (1979) sobre a proporção de tamanho entre machos e fêmeas, em relação à territorialidade, é questionável.

(3) Espécies em que o macho constroi estruturas para a oviposição, previamente à chegada da fêmea. Nesta categoria podem ser incluídas H. faber e H. leucopygia. Para a primeira a territorialidade tem sido demonstrada, conforme discutido anteriormente. Sazima (1975) indica que nas espécies onde os machos constroem estruturas para a reprodução, antes da chegada da fêmea, tem sido observada a territorialidade, o que foi confirmado por Martins (1988) para Leptodactylus fuscus. A territorialidade nestas espécies pode ser compreendida como forma de defesa de uma estrutura cuja construção demanda tempo e energia, além do fato destas estruturas serem construídas em ambientes que corresponderiam a recursos limitados em certas circunstâncias (por exemplo, margens apropriadas a construção de ninhos de lama).

(4) Espécies nas quais o macho permanece num mesmo sítio em diferentes noites. Nesta categoria estão Bufo

crucifer, B. ictericus, Hyla arildae, H. bischoffi, H. prasina, Phasmahyla cochranae e Hylodes cf. ornatus. A manutenção de uma área fixa tem sido interpretada como evidência de territorialidade em anuros (e.g. Crump, 1972; Duellman & Savitzky, 1976; Wells, 1981).

No presente estudo não houve evidência de territorialidade para Phyllomedusa burmeisteri, Eleutherodactylus quentheri, E. juipoca e Physalaemus cuvieri. No entanto, isto pode ser devido às dificuldades de observação (por exemplo em Eleutherodactylus) ou à raridade de algumas espécies (P. burmeisteri e P. cuvieri). Exemplares de P. burmeisteri do Rio de Janeiro (RJ) respondem a "playback" de vocalizações coespecíficas, emitindo vocalizações aparentemente territoriais (obs. pess.). Na região de Joaquim Egídio (Campinas, SP) E. juipoca ocorre em alta densidade em áreas de capoeira; nestes locais os machos emitem vocalizações territoriais (obs. pess.) e lutam por território (J.P. Pombal Jr., com. pess.). Na região de Campinas, machos de P. cuvieri emitem vocalizações diferentes das de anúncio quando dois ou mais indivíduos vocalizam muito próximos (obs. pess.), o que sugere a existência de vocalizações territoriais nesta espécie.

No caso das duas espécies de Bufo é difícil caracterizar a existência ou não de territorialidade. Embora alguns machos mantenham os mesmos sítios de vocalização por várias noites, é possível que isto se deva à proximidade

entre o abrigo diurno e o sítio de vocalização e não necessariamente à territorialidade. As interações físicas entre os machos de Bufo também são questionáveis quanto à função. É difícil saber se um macho tenta deslocar outro do sítio (e.g. Arak, 1983a; 1988a), o que caracterizaria a territorialidade, ou se um macho tenta entrar em amplexo com o outro (Wells, 1977a).

5.3. A ação humana e a composição de espécies

Na comunidade estudada as populações de algumas espécies foram, aparentemente, muito maiores que outras. Hyla prasina foi a espécie mais abundante, ao longo do estudo, possivelmente favorecida pela ação humana. Esta espécie não foi frequente nos ambientes naturais, como os riachos de mata, e foi muito comum na represa (tanto áreas de borda de mata como áreas abertas).

De uma maneira geral, as espécies de borda de mata e áreas abertas parecem ter sido favorecidas pela derrubada da mata e construção da represa. As seguintes espécies podem ser consideradas como favorecidas: Bufo crucifer, B. ictericus, Hyla bischoffi, Hyla sp. (aff. circumdata), H. faber, H. fuscovaria, H. hayii, H. prasina, Eleutherodactylus juipoca e Physalaemus cuvieri. Algumas espécies que são raras na Ermida (Hyla faber, H. hiemalis, Phyllomedusa burmeisteri e Physalaemus cuvieri) são abundantes em outras regiões do município de Jundiaí, ou em municípios próximos como Itatiba e Campinas (obs. pess.;

A.A. Giaretta com. pess.). A raridade local, em alguns casos, provavelmente está relacionada à inexistência de ambientes adequados à reprodução (P. burmeisteri: poças grandes com ramos e folhas pendentes; H. faber: margens de lagoas com lama). A raridade de H. hiemalis talvez seja devida à seca acentuada de 1988. No ano de 1989, que foi mais úmido, um número cinco vezes maior de machos desta espécie foi observado em atividade de vocalização, no local de estudo. Physalaemus cuvieri, que é uma espécie típica de áreas abertas (Bokermann, 1962; Cardoso, 1981a) provavelmente está começando a invadir a região da represa, o que poderia explicar a sua raridade local.

Bufo crucifer, B. ictericus, Hyla faber, H. hayii e H. prasina são, aparentemente, espécies primariamente de ambientes florestais, pois em locais pouco perturbados reproduzem em poças no interior de matas (obs. pess.). No entanto, são espécies generalistas capazes de invadir os ambientes abertos pelo homem, estando, aparentemente, em situação "ótima" quando estes ambientes estão próximos a matas ou capoeiras.

As espécies típicas de áreas abertas como H. fuscovaria e P. cuvieri podem ter sido (e estar sendo) favorecidas pelas derrubadas, incêndios, loteamentos e estradas, que criam ambientes abertos e corredores de migração a partir de áreas mais baixas e abertas. Leptodactylus cf. ocellatus, outra espécie típica de áreas abertas, tem sido observada na

região da represa, mas não em atividade reprodutiva (obs. pess.).

De maneira contrária, é possível que as espécies restritas aos ambientes de mata (como Hyla arildae, H. hiemalis, Phasmahyla cochranæ, Eleutherodactylus quentheri e Hylodes cf. ornatus), aparentemente incapazes de colonizar áreas abertas, estejam sofrendo declínios populacionais. O caso extremo na Ermida é Centrolenella cf. eurygnatha. Esta espécie era ouvida, no começo da década de 1980, a partir da vegetação marginal do riacho II (obs. pess.) e seus girinos vistos com facilidade nos poços mais fundos deste riacho (I. Sazima, com. pess.). Atualmente esta espécie não é mais ouvida e nenhum girino tem sido encontrado, estando aparentemente extinta no local estudado.

Heyer et al. (1988) sugerem como causa das extinções e declínios populacionais, de anuros no Sudeste do Brasil, uma geada mais intensa que o normal, ocorrida em 1979. Esta argumentação parece pouco plausível pois, mesmo que os adultos chegassem a morrer devido ao frio intenso, restariam as larvas nas águas correntes dos riachos, que poderiam repor as populações de adultos após algum tempo. Além disso, outras comunidades de anuros, de regiões do Sudeste do Brasil que não foram afetadas por geadas, também têm sofrido declínios populacionais e extinções de espécies (Weygoldt, 1989). Muitas causas podem ser sugeridas para explicar estas extinções em diferentes localidades do Sudeste do Brasil e mesmo do mundo (veja Blaustein & Wake, 1990). Talvez uma

causa comum destas extinções seja o aumento da acidez das águas dos riachos, provocada por chuvas ácidas (Weygoldt, 1989).

5.4. Vocalizações

As 17 espécies estudadas na Ermida apresentaram um ou mais tipos de vocalizações. Cada espécie apresentou uma vocalização de anúncio que permitia o seu reconhecimento específico. A espécie menos ativa vocalmente foi Hyla sp. (aff. circumdata). Heyer *et al.* (1990) indicam que machos de uma espécie identificada como Hyla circumdata (Salesópolis, SP) nunca foram ouvidos vocalizando. Dentre as hipóteses sugeridas para explicar este fato, estes autores indicam a possibilidade da espécie vocalizar em horários mais avançados da noite. Para a espécie do Japi, além das vocalizações terem sido emitidas do meio para o fim da noite, os machos vocalizaram pouco.

E certo que estudos mais aprofundados sobre a autoecologia das espécies que compõem a comunidade presentemente estudada, como o trabalho de Martins (1990), revelarão um maior número de tipos de vocalizações. Tomando Hyla faber como exemplo, Martins (1990) observou oito tipos de vocalizações emitidas em contextos específicos, em uma população na região de Campinas (SP). No presente estudo apenas metade destas vocalizações foi registrada para a mesma espécie. Além do enfoque mais detalhado do trabalho, a população estudada por Martins (1990) era muito maior que a

da Ermida, o que poderia explicar o maior número de interações e, conseqüentemente, de informações obtidas por este autor. Sonogramas de algumas das vocalizações de H. faber encontram-se descritos e figurados em Martins & Haddad (1988) e Heyer et al. (1990).

As vocalizações de Phasmahyla cochranae e Physalaemus cuvieri encontram-se descritas e figuradas em Cardoso (1981a; 1986) e Heyer et al. (1990). As vocalizações de anúncio de Hylodes cf. ornatus são descritas e figuradas por Cardoso (1986). Esta espécie, referida como Hylodes sp., apresenta-se adaptada aos ambientes de corredeira, emitindo vocalizações que se destacam do intenso ruído da água (Cardoso, 1986).

As vocalizações de Hyla hiemalis, assim como aquelas das espécies do complexo catharinae (sensu Lutz, 1973), são muito complexas e variáveis. Somente estudos aprofundados sobre comunicação sonora poderão esclarecer as funções dos diferentes tipos de notas emitidos pelas espécies deste complexo. As vocalizações de H. hiemalis estão descritas e figuradas em Haddad & Pombal (1987).

Com base nas similaridades das vocalizações, são apresentadas a seguir quatro duplas de espécies que aparentemente apresentam elevado grau de parentesco.

Bufo crucifer e B. ictericus apresentaram dois tipos de vocalizações: de anúncio e de libertação. As vocalizações de anúncio estão descritas e figuradas em Heyer et al. (1990). Os machos, as vezes, parecem tentar entrar em amplexo com

outros machos, aparentemente confundidos com fêmeas. As vocalizações de libertação, emitidas pelo macho abraçado, indicam o seu sexo ao macho que tentou o amplexo (Bogert, 1960). Em outras espécies de Bufo, foi observado que as frequências sonoras das vocalizações de libertação são usadas como meio de avaliação de tamanho entre machos rivais (Davies & Halliday, 1978). É possível que B. crucifer e B. ictericus avaliem os tamanhos dos rivais com base nestas vocalizações, emitidas durante as interações entre machos ou durante lutas pela posse de fêmeas.

As vocalizações de anúncio de Hyla fuscovaria e H. hayii são muito parecidas entre si, assim como as vocalizações territoriais. A vocalização de anúncio da primeira espécie está descrita e figurada em Cardoso (1981b). As vocalizações da segunda espécie estão descritas e figuradas em Cardoso (1986) e Heyer et al. (1990).

As vocalizações de anúncio de H. bischoffi e H. prasina também são parecidas entre si, assim como as vocalizações territoriais. As semelhanças nas vocalizações e a capacidade de hibridação destas espécies parece confirmar que ambas pertencem a um mesmo grupo de espécies. As vocalizações de H. bischoffi estão descritas em Bokermann (1967a) e Heyer et al. (1990), onde é considerada como Hyla multilineata.

Hyla arildae e H. leucopygia apresentaram dois tipos de vocalizações similares (vocalização de anúncio e vocalização de construção de ninho). Embora para H. arildae não tenham sido observados ninhos, formação de casais e desovas, uma

vocalização similar àquela de construção de ninho observada em H. leucopygia, pode indicar função semelhante (H. arildae também escavaria ninhos). As vocalizações de anúncio de H. arildae e H. leucopygia encontram-se descritas e figuradas em Heyer et al. (1990).

Eleutherodactylus quentheri e E. juipoca apresentaram vocalizações de anúncio semelhantes entre si. A vocalização de anúncio de E. quentheri está descrita e figurada em Heyer et al. (1990) e a de E. juipoca em Sazima & Cardoso (1978) e Cardoso (1986). Embora para E. juipoca só tenham sido observadas vocalizações de anúncio, na região de Campinas, São Paulo, onde a espécie ocorre em alta densidade, podem ser ouvidas vocalizações territoriais (obs. pess.).

5.5. Atração de fêmeas

A observação de fêmeas ovuladas de H. bischoffi e P. cuvieri, nos ambientes de reprodução, em noites em que não foram observados machos ativos, pode indicar que as vocalizações nestas duas espécies não tinham função de atração de fêmeas a longas distâncias. Talvez fêmeas de algumas espécies de anuros sejam atraídas até os ambientes propícios para a reprodução através de características como relevo, temperatura e umidade, conforme sugerido por Martof & Thompson (1958). Quando no ambiente de reprodução, as fêmeas seriam atraídas até machos específicos do coro através das vocalizações emitidas pelos machos.

É interessante o fato das fêmeas ovuladas destas espécies de Hyla terem comparecido aos locais de reprodução em noites em que não foram observados machos de suas espécies. Isto poderia ser explicado pela casualidade. Como a população de machos das duas espécies era pequena, foi comum não haver machos destas espécies em atividade reprodutiva durante várias noites, mesmo na estação reprodutiva.

5.6. Sucesso reprodutivo

Para três espécies da comunidade foram obtidas quantificações que permitiram verificar a importância, na formação de casais, do Comprimento Rostro-Anal (CRA) e do número de noites que os machos comparecem ao coro.

Em Hyla prasina, o CRA médio dos machos em amplexo não foi significativamente diferente do CRA médio de machos da população, o que parece indicar que as fêmeas não escolhem machos com base em tamanho. Também em diversas outras espécies de anuros, o tamanho não parece ser o critério usado pelas fêmeas na seleção de machos (e.g. Greer & Wells, 1980; Kluge, 1981; Gerhardt, 1982; Sullivan, 1983; Perrill, 1984; Haddad & Cardoso, no prelo). O risco de predação, para estas espécies, poderia ser uma explicação para a inexistência de seleção de machos grandes, os quais tornariam os casais pesados e sujeitos a maior risco de predação (Haddad, 1987).

Em muitas espécies de anuros, as fêmeas selecionam os machos com base nas características das vocalizações (e.g. Gerhardt, 1982; Forester & Czarnowsky, 1985; Sullivan, 1986a; Haddad, 1987). Embora as fêmeas de Hyla prasina pareçam usar as características das vocalizações como meio de seleção de machos, esta possibilidade não foi testada experimentalmente.

A utilização do tamanho do macho, como meio de seleção sexual realizada pela fêmea, foi observada em várias espécies (revisão em Haddad, 1987). Em Bufo ictericus o CRA médio dos machos em amplexo foi significativamente maior que o CRA médio dos machos da população. Este resultado analisado isoladamente poderia sugerir que as fêmeas escolhessem machos maiores. No entanto, nesta espécie as fêmeas não parecem selecionar machos, sendo interceptadas antes de qualquer possibilidade de aproximação até machos específicos do coro. O mecanismo que geraria esta tendência estatisticamente significativa, de machos maiores de B. ictericus em amplexo, pode ser a estratégia, apresentada por machos maiores, de deslocamento de machos menores em amplexo.

Em algumas espécies de anuros foi observado que os machos que comparecem em maior número de noites ao coro reprodutivo, apresentam maior número de acasalamentos (veja referências em Sullivan, 1987). Em Bufo ictericus houve uma tendência estatisticamente fraca de machos maiores comparecerem um maior número de vezes ao coro. Uma tendência

um pouco mais forte foi observada entre o CRA dos machos e o número de amplexos. A tendência mais forte foi observada entre o número de vezes no coro e o número de amplexos. Assim, embora o tamanho pareça ser importante no sucesso reprodutivo dos machos de B. ictericus, o número de vezes que o macho compareceu ao coro para a reprodução mostrou-se o fator mais fortemente correlacionado ao número de fêmeas obtidas.

Para Bufo crucifer os dados da Serra do Japi possibilitaram apenas a observação de correlação entre o CRA de machos e número de vezes no coro, sugerindo uma situação similar àquela comentada, no parágrafo anterior, para B. ictericus.

Acasalamentos por classe de tamanho ("size-assortative mating") foram observados em algumas espécies de anuros (e.g. Howard & Kluge, 1985; Höglund, 1989). Para Bufo ictericus e Hyla prasina este tipo de acasalamento não foi confirmado, pois não houve correlação significativa entre tamanho de machos e fêmeas em amplexo.

5.7. Escolha do sítio de desova

Para a maioria das espécies da Ermida a escolha do sítio de desova foi feita pelas fêmeas. No local de estudos, as fêmeas de Bufo crucifer, B. ictericus, Hyla fuscovaria, H. prasina, Phasmahyla cochranæ e Eleutherodactylus quentheri foram observadas carregando os machos até os sítios escolhidos para a desova. No caso de B. ictericus, os

sítios de vocalização preferidos pelos machos não foram os mesmos preferidos pelas fêmeas para a desova.

Em outras regiões do Estado de São Paulo, fêmeas das seguintes espécies, também representadas na comunidade da Serra do Japi, foram vistas carregando os machos até os sítios de desova: Hyla bischoffi (Ribeirão Branco, obs. pess.), H. hayii (Ubatuba, I. Sazima, com. pess.; Iguape, obs. pess.), H. hiemalis (Campinas, obs. pess.), Phyllomedusa burmeisteri (Paranapiacaba, Santo André, A.J. Cardoso, com. pess.), Physalaemus cuvieri (Campinas, Cardoso, 1981a; obs. pess.).

Nas espécies em que o machos constroem estruturas para a desova, previamente ao acasalamento, são eles que determinam o local da desova, cabendo às fêmeas a escolha do parceiro, que pode ser influenciada pelas características do local em que a estrutura foi construída e pela própria construção. Quando um parceiro é aceito, ao mesmo tempo a fêmea aceita desovar no local por ele construído. Nesta categoria encontram-se Hyla faber (Martins & Haddad, 1988; Martins, 1990) e H. leucopygia (presente estudo).

5.8. Modos de reprodução

Para a comunidade de anuros da Serra do Japi, foi necessária uma adaptação na proposta dos modos de reprodução apresentada por Duellman & Trueb (1986). Assim, os modos 3 e 4 da comunidade do Japi correspondem ao modo 3 de Duellman & Trueb (1986). Esta divisão é importante para diferenciar um

dos modos de reprodução de Hyla sp. (aff. circumdata), que pode utilizar depressões do terreno, do modo usado por Hyla faber, que constroi piscinas.

De maneira similar, o modo de reprodução número 18 de Duellman & Trueb (1986) foi dividido em dois modos distintos para a comunidade da Serra do Japi (modos 8 e 9 da tabela 1). Esta separação diferencia Phyllomedusa burmeisteri, cujas larvas caem em ambientes lênticos após a eclosão, de Phasmahyla cochranæ, que apresenta larvas que caem em ambientes lóticos após a eclosão.

O modo de reprodução observado para Hyla leucopygia (número 5 da tabela 1) deve ser incorporado como novo nos modos de reprodução de anuros, pois ainda não foi referido para a família Hylidae, nem para outras famílias de anuros (veja Duellman, 1986; Duellman & Trueb, 1986; Hödl, 1990). Duellman (1986, 1988) indica que Hyla albosignata e H. leucopygia depositam ovos em vegetação sobre correntes de água, o que não foi aqui confirmado para H. leucopygia da Serra do Japi (que deposita os ovos em ninhos subterrâneos escavados pelos machos). Em Ribeirão Branco (SP), um macho de Hyla albosignata, sujo de lama, foi observado emitindo vocalizações típicas do momento de construção de ninho (C.F.B. Haddad & J.P. Pombal, Jr. obs. pess.), indicando que esta espécie também deposita ovos em ninhos subterrâneos. O primeiro registro de construção de ninho subterrâneo na família Hylidae foi apresentado por Cruz & Peixoto (1984), para Hyla caviticola. Essa espécie, assim como as duas

anteriores, pertence ao complexo albosignata (sensu Cruz & Peixoto, 1984), o que indica que este modo de reprodução pode ocorrer em todas as espécies do complexo.

Lynn & Lutz (1946) registram que Eleutherodactylus guentheri de Teresópolis (RJ) apresenta desenvolvimento direto, sendo os ovos depositados em cavidades rasas de barrancos. Não existem razões para se supor diferenças nos modos de reprodução da população de E. guentheri da Serra do Japi e da de Teresópolis. No caso de E. juipoca, embora não existam dados publicados sobre o modo de reprodução, o desenvolvimento pode ser considerado como direto, pois este é o modo de reprodução característico do gênero (Lynn & Lutz, 1946; Salthe & Duellman, 1973; Duellman & Trueb, 1986; Hödl, 1990).

O modo de reprodução mais comum na comunidade estudada foi o número 1 (ovos e larvas em ambientes lênticos). Esta maior proporção de espécies utilizando o modo de reprodução número 1 está de acordo com o padrão esperado, pois os ambientes lênticos e lóticos representam os sítios de oviposição mais usados pelos anuros (e.g. Drump, 1974; Duellman, 1978; Toft & Duellman, 1979; Duellman & Trueb, 1986; Cardoso et al., 1989; Duellman, 1989; Hödl, 1990). Algumas espécies com o modo de reprodução número 1, por serem mais generalistas, poderiam apresentar alternativamente o modo de reprodução número 2, caracterizado por ovos e larvas em ambientes lóticos (Hödl, 1990). Bufo crucifer e B. ictericus podem reproduzir-se em

remansos de rios e riachos em algumas localidades da Mata Atlântica (e.g. Iporanga e Iguape, SP; obs. pess.). Na Serra do Japi, alguns machos de B. ictericus e H. prasina foram observados em atividade de vocalização às margens de riachos, embora nunca tenham sido encontradas desovas dessas espécies nesses ambientes.

Diversos autores, que discutiram a evolução dos modos de reprodução dos anfíbios, têm indicado uma tendência evolutiva em direção a uma menor dependência de ambientes aquáticos (referências em Crump, 1982; mas veja a interpretação diferente de Bogart, 1981). Lamotte & Lescure (1977) indicam que as tentativas no sentido de uma maior independência do meio aquático são numerosas dentro do grupo dos anuros. Na comunidade de anuros da Serra do Japi podemos observar diferentes "experiências evolutivas" rumo a uma maior independência do ambiente aquático. A família Hylidae apresenta espécies tipicamente dependentes do ambiente aquático para a reprodução: H. bischoffi, H. fuscovaria, H. hayii, H. hiemalis e H. prasina; espécies que colocam ovos em depressões naturais do solo ou em depressões construídas no solo, com pequeno acúmulo de água, afastadas do corpo d'água principal no sentido horizontal: Hyla sp. (aff. circumdata) e H. faber; uma espécie que coloca ovos dentro de ninhos subterrâneos de lama, com pouca água, afastados do corpo d'água principal no sentido horizontal: H. leucopygia; espécies que colocam ovos em ninhos de folhas no ambiente aéreo, afastados do corpo d'água principal no sentido

vertical: P. cochranae e P. burmeisteri. Na família Leptodactylidae, o ninho de espuma de P. cuvieri, colocado na superfície do corpo d'água, afasta os ovos do contato direto com a água. Heyer (1969) considera a evolução dos ninhos de espuma dos leptodactilídeos como um passo fundamental na independência do ambiente aquático. Ainda na família Leptodactylidae, as duas espécies de Eleutherodactylus apresentam ovos ricos em vitelo e com desenvolvimento direto, o que corresponde a um estágio avançado de independência do ambiente aquático para a reprodução (Duellman & Trueb, 1986).

Nas florestas tropicais, as temperaturas elevadas e os altos índices de precipitação pluviométrica e umidade relativa do ar possibilitaram a evolução de novos modos de reprodução, menos dependentes de corpos d'água (Hödl, 1990). Este autor observou que, na região amazônica, o número de espécies de anuros com desenvolvimento embrionário fora d'água é maior em localidades com alta precipitação e baixa sazonalidade. Na Serra do Japi, 29,4% das espécies (cinco em 17) apresentaram desenvolvimento embrionário fora d'água (Physalaemus cuvieri, Phasmahyla cochranae, Phyllomedusa burmeisteri, Eleutherodactylus guentheri e E. juipoca). Este valor é bem mais baixo que o valor (41%) referido por Hödl (1990) para Belém, Estado do Pará, que foi o menor observado pelo autor na região amazônica. Na Serra do Japi, a baixa porcentagem de espécies com desenvolvimento embrionário fora d'água pode ser explicada pela menor precipitação média,

pelas temperaturas medias mais baixas e pela maior sazonalidade.

Quanto maior o Comprimento Rostro-Anal (CRA) das fêmeas de uma população de anuros, maior o número de ovos por desova, havendo, portanto, uma correlação positiva entre estes dois parâmetros (e.g. Davies & Halliday, 1977; Howard, 1978a; Ryan, 1985; Haddad, 1987). Este tipo de análise de correlação foi possível para duas espécies da Serra do Japi: em H. prasina a correlação foi positiva e significativa; em B. ictericus a correlação foi positiva e não significativa. Kluge (1981) não observou correlação entre o CRA das fêmeas e o número de ovos em Hyla rosenbergi e Crump (1974) observou que apenas 11 em 41 espécies de anuros, de uma comunidade neotropical, apresentaram correlação positiva significativa entre estes parâmetros. É possível que as pequenas variações no CRA das fêmeas, ou no número de óvulos produzidos, sejam responsáveis por esta ausência de correlação significativa num grande número de espécies (veja Duellman & Trueb, 1986). Salthe & Duellman (1973) e Duellman & Trueb (1986) indicam que a correlação positiva entre o CRA das fêmeas de anuros e o número de ovos por desova também existe interespecificamente, dentro dos modos de reprodução, mas não entre os diferentes modos. Kuramoto (1978), estudando diversas espécies de anfíbios japoneses (caudados e anuros), observou correlação positiva entre o CRA das fêmeas e o número de ovos por desova, tanto dentro dos modos

de reprodução como entre os diferentes modos. Os dados para a comunidade da Serra do Japi confirmam esta correlação interespecífica, tanto para espécies que desovam em ambientes lênticos (modos 1 e 6) como para espécies com diferentes modos de reprodução, concordando com Kuramoto (1978).

Salthe & Duellman (1973) observaram uma fraca correlação entre o CRA médio de fêmeas de anuros e o diâmetro médio do ovo, quando os dados foram plotados para espécies com diferentes modos de reprodução. No entanto, estes autores observaram que para um mesmo modo de reprodução a correlação positiva foi mais forte. Estas mesmas observações são válidas para a comunidade de anuros da Serra do Japi. Salthe & Duellman (1973), baseados na correlação entre o CRA médio de fêmeas e o diâmetro médio do ovo, concluíram que espécies com reprodução mais especializada (desenvolvimento direto, ninhos terrestres dos quais saem girinos em estágios avançados e desovas em ambientes lóticos) diferem das espécies que desovam em ambientes lênticos. Estas conclusões também são válidas para a comunidade de anuros da Serra do Japi.

Duellman & Trueb (1986) indicam que uma análise interespecífica evidenciará uma correlação negativa entre diâmetro do ovo e número de ovos por desova. Para a comunidade presentemente estudada não houve este tipo de correlação quando considerados os diferentes modos de reprodução simultaneamente. Quando foram consideradas apenas

as espécies que desovam em ambientes lênticos, houve uma correlação positiva não significativa. Estes resultados, fora do esperado, não são facilmente explicáveis e podem ser devidos à casualidade. É necessário um maior volume de informações para diferentes comunidades de anuros, a fim de que estas relações de tamanho, volume e fecundidade sejam melhor entendidas.

Salthe & Duellman (1973) indicam que a utilização de valores volumétricos, de fêmeas e de desovas, corresponderia a uma forma mais precisa de avaliação da correlação. No entanto, estes autores não utilizaram valores volumétricos devido à dificuldade de mensuração do corpo das fêmeas. Para a comunidade de anuros da Serra do Japi, além das correlações analisadas por Salthe & Duellman (1973), foi utilizado o coeficiente de correlação entre o volume médio de ovos por desova e o CRA médio de fêmeas. Talvez a utilização do volume médio de ovos por desova possibilite coeficientes de correlação mais realistas, pois o volume representa uma forma de medida simultânea do número de ovos por desova e do diâmetro médio dos ovos.

Salthe & Duellman (1973) e Hödl (1990) observaram que, entre os anuros, as espécies de pequeno e médio porte parecem ser mais aptas a experimentar novos modos de reprodução, menos dependentes do meio aquático. Na comunidade estudada por Crump (1974) as espécies especialistas (modos de reprodução 4, 6, 7 e 8 de Crump, 1974) são menores, produzindo um baixo número de ovos

grandes, em relação às espécies generalistas (veja a tabela 12 de Crump, 1974). Isto também ocorreu com a comunidade de anuros da Serra do Japi, confirmando as generalizações de Salthe & Duellman (1973) e Hödl (1990).

Crump (1974) observou que espécies com volume corpóreo maior apresentam maior volume de ovos, independente do modo de reprodução. No entanto, a mesma autora, também observou que a medida que o CRA das espécies aumenta, é proporcionalmente menor o volume total da massa de ovos produzida. Isto é explicável pelo fato de espécies maiores apresentarem uma quantia de tecidos de suporte proporcionalmente maior (Crump, 1974). Uma análise na tabela 12 de Crump (1974) parece indicar que as espécies mais especialistas geralmente produzem um menor volume de ovos que as espécies mais generalistas. Para as espécies da Serra do Japi esta tendência no sentido de menor volume de ovos em espécies mais especialistas também parece ocorrer. Isto pode ser explicado pelo fato das generalistas alocarem praticamente toda a energia reprodutiva em produção de vitelo, enquanto os especialistas apresentam, além dos gastos com vitelo, gastos associados às especializações reprodutivas. Por exemplo, as duas espécies da subfamília Phyllomedusinae (Phasmahyla cochranæ e Phyllomedusa burmeisteri) da Serra do Japi, além dos ovos, produzem cápsulas gelatinosas, similares às que envolvem os ovos, que funcionam como adesivo na construção do ninho de folhas. No entanto, é possível que as especialistas desovem um maior

número de vezes, durante a estação reprodutiva, quando comparadas às generalistas.

A pigmentação, presente nos ovos da maioria das espécies que se reproduzem em ambientes ensolarados, protege os ovos da ação dos raios ultravioleta (Salthe & Duellman, 1973). Com relação à pigmentação dos ovos, a comunidade da Serra do Japi apresentou resultados esperados, uma vez que espécies que desovam em ambientes ensolarados apresentam ovos pigmentados. Exceção foi P. cuvieri, que embora possa desovar em ambientes ensolarados (Andrade, 1987), apresenta ovos despigmentados. Neste caso, a ausência de pigmentos pode estar relacionada à presença do ninho de espuma branca que, de acordo com Gorzula (1977), pode proteger os ovos da insolação (mas veja interpretações diferentes em Dobkin & Gettinger, 1985 e Downie, 1988). As espécies mais especialistas, por desovarem em ambientes protegidos da influência dos raios solares, apresentam ovos despigmentados. Hyla sp. (aff. circumdata) e H. faber, embora consideradas como especialistas, desovam em ambientes ensolarados e apresentam ovos pigmentados.

5.9. Estratégias reprodutivas

A emissão de vocalizações é uma das características mais marcantes dos anfíbios anuros, estando relacionada principalmente à reprodução (Bogert, 1960; Duellman & Trueb, 1986). Nos estudos sobre reprodução em comunidades de anuros é comum verificar que todas as espécies apresentam

vocalizações (e.g. Hödl, 1977; Cardoso, 1981b, 1986; Cardoso & Vielliard, 1990). Portanto, a confirmação de vocalizações com função reprodutiva, em todas as espécies da comunidade estudada na Serra do Japi, era esperada. A origem das vocalizações nos anuros possivelmente ocorreu no início da história evolutiva do grupo, o que explica a sua presença em quase todas as espécies atuais (Straughan, 1973; Duellman & Trueb, 1986). Espécies consideradas mudas (e.g. Schiøtz, 1973; Duellman, 1978; Jim & Caramaschi, 1979; Heyer, 1982) podem ter perdido as vocalizações como adaptação secundária (Straughan, 1973).

Indivíduos do mesmo sexo podem utilizar estratégias reprodutivas alternativas que aumentam o seu sucesso reprodutivo (Waltz, 1982). A competição intrasexual para acasalamentos é geralmente intensa entre machos e a variação no sucesso reprodutivo deste sexo é maior do que nas fêmeas; isto faz com que os machos utilizem frequentemente estratégias reprodutivas alternativas (Howard, 1978b).

Machos satélites têm sido observados em associação com machos vocalizadores, em várias espécies de anuros (Wells, 1977a). Howard (1978b) sugere que a documentação dessa estratégia reprodutiva alternativa poderá ocorrer para muitas espécies, como resultado de estudos intensivos de campo. Como previsto por Howard (1978b), vários estudos subsequentes têm registrado o comportamento satélite em outras espécies de anuros (e.g. Miyamoto & Cane, 1980; Arak, 1983b; Roble, 1985; Robertson, 1986; Given, 1988; Haddad, no

prelo). O comportamento satélite pode ser um fenômeno difundido entre espécies de animais nas quais os machos sinalizam em grupo para atrair fêmeas (Arak, 1988b). A decisão tomada por um macho ao mudar de estratégia (satélite para vocalizador e vice-versa) pode ser parcialmente explicada por "efeitos locais"; quando um macho estiver próximo a outro pouco atraente, poderá ser vantajoso vocalizar para atrair fêmeas; quando o mesmo macho estiver próximo a um macho atraente, poderá ser melhor mudar para a estratégia satélite (Arak, 1988b).

Wells (1977c) propõe duas hipóteses alternativas, não exclusivas, para explicar o comportamento satélite: (1) machos satélites estão esperando por disponibilidade de territórios, (2) machos satélites são parasitas sexuais que tentam interceptar fêmeas ovuladas que se aproximem do macho vocalizador.

Para Hyla prasina, embora os dados sejam escassos, a estratégia satélite parece estar relacionada à espera por territórios disponíveis, bem como ao parasitismo sexual, o que confirmaria as duas hipóteses de Wells (1977c). Essas duas funções foram observadas simultaneamente, em outras espécies (Perrill et al., 1978, 1982; Sullivan, 1982; Roble, 1985; Haddad, no prelo), o que seria esperado, já que as duas estratégias (vocalizador e satélite) são meios distintos de se alcançar um objetivo único: o acasalamento.

Machos satélites são referidos frequentemente como menores que os vocalizadores, o que sugere que sejam mais

jovens ou mais fracos (Howard, 1978b; Forester & Likens, 1986; Robertson, 1986; Given, 1988; Haddad, no prelo). Os machos satélites também podem ser perdedores de interações territoriais (Haddad, no prelo). Os machos satélites de H. prasina correspondiam a indivíduos que perdiam lutas por território, mas não foram significativamente menores que os machos vocalizadores. Isto sugere que medidas do CRA dos machos de H. prasina não fornecem uma avaliação confiável da força dos indivíduos.

A estratégia de procura ativa por fêmeas foi observada em várias espécies de anuros, principalmente do gênero Bufo (e.g. Wells, 1977a; Howard & Kluge, 1985; Howard, 1988a; Tejedo, 1988). A utilização dessa estratégia pelos machos foi associada a coros com alta densidade de indivíduos em atividade reprodutiva (Wells, 1977a; Tejedo, 1988). Em coros com alta densidade, é grande a possibilidade de machos satélites parasitarem os esforços reprodutivos de machos vocalizadores próximos, o que aparentemente faz com que a procura ativa por fêmea seja mais frequente (Höglund & Robertson, 1988). Na Serra do Japi, a estratégia de procura ativa por fêmeas foi confirmada apenas para Bufo crucifer em situação em que o coro apresentava alta densidade de machos. Embora B. crucifer se reproduza ao longo do ano, esta espécie se comporta de acordo com o padrão explosivo (sensu Wells, 1977a). A procura ativa por fêmeas não foi observada de maneira nítida para Bufo ictericus, mas é possível que ocorra nesta espécie em situações de densidades mais

elevadas do que a máxima observada no presente estudo (20 machos por noite).

A estratégia do macho deslocador, observada em várias espécies de anuros, pode criar uma tendência no sentido de machos maiores obterem maior sucesso reprodutivo, pois estes deslocam os machos menores, tomando-lhes as fêmeas (Wells, 1979; Howard & Kluge, 1985; Howard, 1988a; Tejedo, 1988; Höglund, 1989). Na Serra do Japi, as duas espécies do gênero Bufo apresentaram a estratégia do macho deslocador. Para B. ictericus aparentemente houve uma tendência no sentido de machos maiores deslocarem os machos menores do amplexo.

Em espécies onde se observa procura ativa por fêmeas e machos deslocadores, é possível que num primeiro momento os acasalamentos sejam randômicos devido à interceptação das fêmeas pelos machos em procura ativa (Kruse, 1981; Howard 1988a,b). No entanto, ao longo da noite os machos deslocadores poderiam criar uma tendência no sentido de machos maiores substituírem os menores em amplexo, reduzindo ou eliminando os casais randomicamente formados.

Na Serra do Japi, o modo de reprodução número 1, por ser um dos mais generalizados (Duellman & Trueb, 1986), aparentemente favoreceu estratégias reprodutivas alternativas de macho satélite, procura ativa por fêmeas e macho deslocador. No modo de reprodução número 1 as fêmeas podem ser passivas à aproximação dos machos (e.g. Bufo crucifer e B. ictericus), aceitando o amplexo do primeiro macho que as intercepte (por exemplo, por procura ativa), ou

aceitando um macho que desloque o parceiro inicial. As fêmeas de algumas espécies que apresentam o modo de reprodução número 1 podem ser seletivas, usando como critério de seleção as vocalizações dos machos (aparentemente isto ocorreu em Hyla fuscovaria e H. prasina). Neste caso, um macho satélite, que fizesse a interceptação no momento exato da aproximação final da fêmea até o macho escolhido, poderia ser confundido como um macho vocalizador e ser aceito pela fêmea.

Modos mais especializados de reprodução, como os números 4 e 5 da Tabela 1, apresentados respectivamente por Hyla faber e H. leucopygia, devem dificultar ou inviabilizar as estratégias reprodutivas alternativas. Nestas espécies a fêmea é atraída e "manipulada" pelas vocalizações dos machos. Estas vocalizações são usadas como o primeiro mecanismo de seleção sexual pelas fêmeas (Martins & Haddad, 1988; Martins, 1990; este estudo). Se o macho conseguir atrair a fêmea até a piscina de barro (H. faber) ou ninho subterrâneo (H. leucopygia), então a fêmea passará a inspecionar estas estruturas construídas pelos machos e poderá rejeitá-los nesta fase (Martins & Haddad, 1988; Martins, 1990; presente estudo). No caso de espécies como H. faber pode-se levar em conta a possibilidade dos machos lutarem por piscinas construídas por seus rivais, já que elas são visíveis (Martins & Haddad, 1988; Martins, 1990) e demandam tempo e energia na construção. Em Hyla rosenbergi, uma espécie com comportamento reprodutivo muito parecido ao

de H. faber, Kluge (1981) observou machos que atacaram casais, tentando deslocar o macho em amplexo (estratégia do macho deslocador). No caso de H. leucopygia, como os ninhos subterrâneos são escondidos e os machos vocalizam longe deles, seria difícil a existência de machos "ladrões" de ninhos. Também seria difícil a existência de machos deslocadores, pois eles teriam dificuldades em localizar os casais, que ficam dentro dos ninhos.

5.10. Padrões de reprodução

Wells (1977a) reconhece dois padrões reprodutivos básicos nos anuros: reprodução explosiva e reprodução prolongada. No entanto, este autor reconhece que estas categorias representam extremos de um contínuo. A comunidade de anuros da Ermida parece confirmar este contínuo, pois algumas espécies apresentam muitas características de reprodução explosiva (Bufo crucifer e B. ictericus), outras espécies apresentam muitas características de reprodução prolongada (e.g. Hyla hiemalis e Physalaemus cuvieri) e algumas espécies só apresentam características de espécies de reprodução prolongada (e.g. Hyla faber, H. leucopygia e H. prasina). Hyla hiemalis apresentou reprodução restrita a poucos dias. No entanto, esta última característica talvez seja devida a ausência de chuvas nos meses de julho e agosto, que poderia reduzir a atividade reprodutiva desta espécie. A curta temporada de vocalizações para Phyllomedusa burmeisteri e P. cuvieri também parece ter sido um fenômeno

local, pois no município de Itatiba, Estado de São Paulo, região próxima à Serra do Japi, a primeira vocaliza durante meses (A.A. Giaretta, com. pess.); a segunda espécie também vocaliza durante meses no município de Campinas, Estado de São Paulo (obs. pess.).

De uma maneira geral, as espécies de anuros da Ermida apresentaram um maior número de características de espécies de reprodução prolongada. Estas observações estão de acordo com o padrão esperado, pois Wells (1977a) indica que o padrão de reprodução prolongado é provavelmente o mais comum nos anuros, principalmente nas espécies tropicais.

5.11. Utilização de recursos

As diferenças na forma de uso dos recursos, entre as espécies que compõem as comunidades herpetológicas, resultam de três categorias de causas, segundo Toft (1985): (1) competição, (2) predação, (3) fatores que operam independentemente das interações interespecíficas, como limitações fisiológicas. Alguns autores indicam a importância da partilha de recursos como mecanismo de isolamento reprodutivo entre as espécies de anuros (Creusere & Whitford, 1976; Hödl, 1977).

Na comunidade de anuros da Ermida, a partilha de recursos foi estudada em termos de (1) utilização de micro-ambientes para a reprodução, (2) turno de vocalização, (3) temporada de vocalização e (4) utilização do espaço acústico.

O turno de vocalização foi a característica mais sobreposta entre as espécies da comunidade e talvez seja de importância secundária na partilha de recursos. No entanto, foi possível o estabelecimento de quatro padrões gerais para o turno de vocalização. As espécies pouco utilizaram a segunda metade da noite para a atividade de vocalização. A razão do não aproveitamento deste período, nas atividades reprodutivas, permanece sem explicação convincente, de acordo com Cardoso & Martins (1987). É possível que, de uma maneira geral, as espécies utilizem a segunda metade da noite nas atividades de alimentação (I. Sazima, com. pess.).

Limitações relacionadas à filogenia podem explicar o início do turno de vocalizações. Espécies pertencentes a famílias que não apresentam adaptações eficientes para a ocupação vertical do ambiente (Bufonidae e Leptodactylidae), parecem menos sujeitas à dessecação. Estas espécies, que ocupam sítios no solo ou próximos a este substrato (o solo está geralmente mais úmido que os ramos e folhagens) podem iniciar a atividade mais cedo ou apresentar atividade diurna. Situação similar foi observada por Cardoso & Martins (1987) e Cardoso & Haddad (no prelo) em uma comunidade de anuros em Poços de Caldas, Minas Gerais.

A temporada de vocalização, a utilização de micro-ambientes para a reprodução e, principalmente, a utilização do espaço acústico foram de grande importância na partilha de recursos na Serra do Japi.

Em comunidades de anuros tropicais, a vocalização tem sido considerada como o principal fator de separação das espécies, seguido pelos sítios de vocalização e oviposição (referências em Duellman & Trueb, 1986). A utilização do espaço acústico foi a característica que mais prontamente separou as espécies da Ermida. Analisando apenas as vocalizações de anúncio, é possível demonstrar uma partilha total do ambiente acústico entre as diferentes espécies desta comunidade.

As diferenças nas vocalizações das espécies que compõem as comunidades de anuros têm sido consideradas como evidência da partilha do espaço acústico (e.g. Cardoso & Vielliard, 1990; Heyer et al., 1990) e da existência de nichos acústicos distintos (Duellman & Trueb, 1986). Vários autores têm ressaltado as diferenças nas vocalizações de espécies simpátricas de anuros, como sendo importantes no isolamento reprodutivo (e.g. Fouquette, 1960; Creusere & Whitford, 1976; Hödl, 1977; Cardoso & Vielliard, 1990; Heyer et al., 1990).

A partilha do ambiente acústico pode ser parcialmente explicada como resultado da evolução de características sonoras que evitam a interferência acústica e reprodutiva entre as espécies. Por outro lado, a filogenia das espécies que compõem as comunidades de anuros também pode explicar parcialmente as diferenças nas vocalizações, pois as características acústicas das espécies muitas vezes refletem o grupo no qual a espécie de anuro está incluída.

Vários autores têm ressaltado a importância da partilha de micro-ambientes como um mecanismo que possibilita a coexistência entre as diferentes espécies de anuros (Inger & Colwell, 1977; Wiest, 1982; Cardoso et al., 1989; Cardoso & Vielliard, 1990). Na Ermida, a partilha de micro-ambientes utilizados na reprodução foi total entre algumas espécies e inexistente entre outras. Entre as espécies que utilizaram ambientes de área aberta houve maior sobreposição na utilização dos sítios de vocalização e desova. Esta sobreposição foi menor entre as espécies que utilizaram exclusivamente ambientes de mata, o que, aparentemente, se deve à maior disponibilidade de micro-ambientes na mata. Possivelmente, a ocupação vertical do ambiente de mata reduz as possibilidades de sobreposição. Além disso, o menor número de espécies que se reproduziu no interior da mata também deve ter reduzido as chances de sobreposição.

Na Serra do Japi, onde ambientes de borda de mata e mata são comuns, foi nítida a predominância, em termos de número de espécies, de Hylidae sobre as outras duas famílias. As espécies de Hylidae devem ser favorecidos nestes ambientes por apresentarem discos adesivos, que favorecem a vida arborícola.

As diferenças na temporada de vocalização das espécies pertencentes a uma comunidade podem ser interpretadas com base nas diferenças de resposta aos fatores abióticos (Wiest, 1982; John-Alder et al., 1988). Em comunidades de anuros de climas temperados tem sido observada sucessão de

espécies em atividade de reprodução (Blair, 1961; Wiest, 1982; Duellman & Trueb, 1986). Esta sucessão é aparentemente menos evidente em comunidades tropicais (Heyer et al., 1990).

Fouquette (1960), estudando três espécies do gênero Hyla na região do Canal do Panamá, observou que, embora houvesse sobreposição total na temporada de reprodução, os picos reprodutivos de cada espécie eram diferentes. Situações similares parecem ter ocorrido entre algumas espécies da comunidade de anuros da Ermida, como Hyla leucopygia e H. prasina, que apresentaram temporadas de vocalização sobrepostas, porém com os picos desta atividade e da atividade reprodutiva ocorrendo em diferentes épocas do ano.

Cardoso & Haddad (no prelo) observaram, na região de Poços de Caldas, Minas Gerais, que embora a temporada de vocalizações da maior parte das espécies de anuros tenha ocorrido na época chuvosa, algumas espécies vocalizaram e se reproduziram em diferentes épocas do ano. Situação similar ocorreu com a comunidade de anuros da Ermida. Comparando-se as figuras 1 e 24, percebe-se uma relação entre a precipitação mensal e o número de espécies em atividade de vocalização, estando o maior número de espécies em atividade reprodutiva nos meses chuvosos.

Se considerados os recursos usados para a reprodução, percebe-se que entre as espécies da comunidade de anuros da Ermida não existe sobreposição total, mas sim partilha

parcial de recursos. O único caso de forte sobreposição na utilização de recursos reprodutivos ocorreu entre Bufo crucifer e B. ictericus. Embora diferissem apenas nos espaços acústicos utilizados, as vocalizações nestas espécies não parecem de grande importância como mecanismos de isolamento reprodutivo, não sendo suficientes para impedir cruzamentos interespecíficos.

A utilização de micro-ambientes para a reprodução, o turno e a temporada de vocalização e a utilização do espaço acústico, também podem ter importante função como mecanismos de isolamento reprodutivo pré-zigóticos, pois dificultam o contato entre as diferentes espécies de anuros em atividade reprodutiva na comunidade. Assim, na comunidade de anuros da Serra do Japi, e talvez nas comunidades de anuros em geral, as pressões seletivas que levam ao isolamento reprodutivo podem ser de grande importância no estabelecimento da partilha de recursos, o que não foi indicado por Toft (1985).

5.12. Interações entre as espécies

O uso de sinais sonoros similares por machos de diferentes espécies de anuros, que se reproduzem simultaneamente na mesma área, pode causar problemas na discriminação dos sons pelas fêmeas e interferência acústica entre os machos (Littlejohn & Martin, 1969).

Aparentemente, a discriminação auditiva dos machos de Hyla prasina não é suficiente para diferenciar vocalizações

coespecíficas das vocalizações de H. bischoffi, o que pode causar interferências acústicas interespecíficas. Baixa discriminação auditiva também foi observada em H. faber, que prontamente vocaliza em resposta a diferentes tipos de sons naturais ou artificiais (Martins & Haddad, 1988; observações pessoais).

O adiantamento no horário de vocalização dos machos de Hyla prasina, estimulados pelas vocalizações de H. bischoffi, poderia estar prejudicando indivíduos da primeira sem beneficiar indivíduos da segunda espécie. Fêmeas de H. prasina entravam no coro para selecionar os machos apenas no horário de pico da atividade de vocalização, entre 2 e 4 horas após o pôr do sol. Portanto, não deve ter havido um aumento nas probabilidades de atração de fêmeas. O adiantamento no horário de vocalização dos poucos machos de H. prasina, que estavam próximos a machos de H. bischoffi, pode ter aumentado os gastos energéticos dos machos da primeira espécie, já que as vocalizações têm alto custo energético (Taigen *et al.*, 1985; Prestwich *et al.*, 1989). Os riscos de predação também podem ter sido aumentados com o adiantamento no horário de vocalização de H. prasina, pois predadores auditivamente orientados utilizam sons emitidos pelos anuros para localizá-los (Tuttle & Ryan, 1982).

As interações interespecíficas mais evidentes e complexas ocorreram entre as duas espécies de Bufo. Várias categorias diferentes de interações podem ser reconhecidas, devendo ser analisadas em separado. As interações de

estimulação, através de vocalizações heteroespecíficas, podem ser consideradas como benéficas às duas espécies. Fêmeas poderiam ser atraídas auditivamente, através de maiores distâncias, por coros grandes (Wells, 1977a), embora coros maiores não atraíam necessariamente maiores proporções de fêmeas (Arak, 1988a). Na Serra do Japi, a presença de coros mistos das duas espécies de Bufo fez com que o coro ficasse maior e os machos mais ativos, o que poderia aumentar a probabilidade de atração de fêmeas das duas espécies.

Quando ocorria amplexo interespecífico entre machos, geralmente o indivíduo abraçado lutava para se livrar e ao mesmo tempo emitia as vocalizações de libertação. O amplexo interespecífico deve ser prejudicial aos dois machos, pois acarreta perdas de energia, diminuindo o tempo disponível aos amplexos corretos (intraespecíficos e com fêmeas). Também pode aumentar a exposição dos indivíduos à predação, devido aos movimentos e ruídos (Licht, 1976).

A hibridação entre as duas espécies de Bufo também foi prejudicial aos indivíduos envolvidos, pois acarretou perdas de energia, tempo e gametas. A explicação para esta forte interferência reprodutiva entre estas duas espécies provavelmente está relacionada à sobreposição na utilização de recursos reprodutivos, que foi praticamente total entre ambas (veja a seção 5.11.), aliada à baixa seletividade dos machos das duas espécies. Os machos destas espécies são pouco seletivos e a procura ativa por fêmeas (observada em

B. crucifer) pode acarretar erros na formação do casal (Haddad et al., 1990). Tem-se observado que machos de diversas espécies do gênero Bufo tentam o amplexo com quaisquer objetos que se movimentem nas proximidades (Wells, 1977a; Arak, 1983b), o que pode explicar os amplexos interespecíficos e a frequente hibridação entre espécies deste gênero em diferentes partes do mundo (e.g. Sullivan, 1986b; Arak, 1988a; Haddad et al., 1990). A frequente hibridação no gênero Bufo parece indicar que as vocalizações não são tão importantes no isolamento reprodutivo de diversas espécies neste gênero, contrariamente ao que foi indicado por alguns autores (e.g. Blair, 1956, 1964, 1969; Licht, 1976).

No caso das duas espécies do gênero Bufo da Serra do Japi, a hibridação é frequente porque, além dos machos não serem seletivos em relação às fêmeas, as duas espécies apresentam muitas características ecológicas sobrepostas como a distribuição espacial, o turno e a temporada de vocalizações.

A alta porcentagem de óvulos não fecundados (40%), apresentada pelo casal heteroespecífico de Bufo, pode ter sido ocasionada pela diferença de tamanho das espécies. O posicionamento muito anterior da cloaca do macho de B. crucifer, em relação à cloaca da fêmea de B. ictericus, pode ter impedido uma fertilização eficiente (veja Licht, 1976).

A prole híbrida, obtida do acasalamento do macho de B. crucifer com a fêmea de B. ictericus, foi aparentemente

inviável. No entanto, esta direção de cruzamento apresentou prole menos aberrante, em comparação com a prole obtida do acasalamento entre macho de B. ictericus com a fêmea de B. crucifer, na região de Salesópolis, São Paulo (Haddad et al., 1990). O aspecto externo aparentemente normal dos híbridos da Serra do Japi reforça a sugestão de Blair (1972) de que B. crucifer apresenta afinidades genéticas maiores com o grupo marinus, no qual B. ictericus está incluído. Interferência reprodutiva entre B. crucifer e B. ictericus ocorre também em Iporanga e Salesópolis, São Paulo (Haddad et al., 1990), sendo possível que ocorra em outras localidades da Mata Atlântica.

6. CONCLUSÕES

6.1. Houve sazonalidade na atividade reprodutiva da comunidade de anuros da Serra do Japi. Esta sazonalidade esteve associada aos ciclos anuais de chuvas. Na estação chuvosa houve um maior número de espécies em atividade reprodutiva, devido a uma maior disponibilidade de ambientes para esta atividade.

6.2. Na Serra do Japi, a manifestação da territorialidade entre as diferentes espécies de anuros ocorreu num contínuo, sendo observadas desde espécies com pouca ou nenhuma manifestação de territorialidade até espécies muito territoriais.

6.3. Espécies de anuros de áreas abertas, ou capazes de colonizar estas áreas, estão sendo aparentemente favorecidas pela atividade humana, em detrimento de espécies incapazes de se reproduzirem fora dos ambientes florestais.

6.4. Foram observadas diferentes adaptações reprodutivas que possibilitam maior independência em relação ao meio aquático na comunidade de anuros.

6.5. Espécies de pequeno porte foram mais aptas a "experimental" modos de reprodução mais especializados e menos dependentes do meio aquático.

6.6. Hyla faber e H. leucopygia, não apresentaram estratégias reprodutivas alternativas (estratégia do macho satélite, estratégia do macho deslocador e estratégia de procura ativa por fêmeas), aparentemente como resultado de suas especializações reprodutivas.

6.7. A hipótese de trabalho, que partia do pressuposto da existência de partilha de recursos entre as espécies da comunidade, não foi totalmente confirmada. Os padrões de distribuição temporal e espacial e as diferenças na utilização do espaço acústico, evitaram sobreposição na utilização dos recursos reprodutivos para quase todas as espécies da comunidade. Exceção ocorreu com a dupla Bufo crucifer e B. ictericus, que apresentou padrões de distribuição espacial e temporal sobrepostos e hibridação.

6.8. Além da competição, predação e fatores que independem de interações interespecíficas, um quarto fator pode ser ressaltado na partilha de recursos na comunidade de anuros da Serra do Japi: são as pressões seletivas que levam ao isolamento reprodutivo, fazendo com que as espécies partilhem os recursos reprodutivos, ao mesmo tempo reduzindo as probabilidades de hibridação.

7. RESUMO

Uma comunidade de anuros foi estudada na Serra do Japi, município de Jundiaí (ca. 23°13'S; 46°48'W; 870 m de altitude), Estado de São Paulo. Os seguintes tipos de ambientes foram estudados: represa, riachos de corredeira, poças temporárias e a mata circundante a estes corpos d'água. O estudo foi realizado entre março de 1988 e fevereiro de 1989. As coletas de dados foram feitas durante curtas visitas a intervalos regulares de uma semana. Visitas adicionais foram feitas na estação chuvosa (outubro a março).

Dezessete espécies, pertencentes a três famílias de anuros, foram observadas em atividade reprodutiva: Bufonidae (2), Hylidae (11) e Leptodactylidae (4). Aparentemente, o ambiente de mata favoreceu um número predominante de espécies de Hylidae, que apresentam adaptações à ocupação vertical do ambiente. Houve sazonalidade na atividade reprodutiva da comunidade de anuros. Na estação chuvosa houve um maior número de espécies em atividade reprodutiva devido a uma maior disponibilidade de ambientes adequados a esta atividade. A maioria das espécies da comunidade apresentou início da atividade de vocalização em horário próximo ao pôr do sol. Hylodes cf. ornatus foi a única espécie tipicamente diurna e Bufo crucifer apresentou padrão bimodal de atividade, vocalizando ao amanhecer e ao anoitecer.

Os padrões de distribuição temporal e espacial e as diferenças na utilização do espaço acústico evitaram sobreposição na utilização dos recursos na reprodução de quase todas as espécies. Exceções foram Bufo crucifer e Bufo ictericus que apresentaram padrões de distribuição espacial e temporal sobrepostos e hibridação interespecífica.

Nove modos de reprodução foram registrados para as 17 espécies de anuros da comunidade. O modo mais comum foi o da deposição de ovos em ambientes lânticos, com o desenvolvimento larvário nestes ambientes. Um modo de reprodução incomum na família Hylidae foi registrado para Hyla leucopygia, que deposita ovos aquáticos em ninhos subterrâneos escavados pelos machos, nas margens de poças temporárias. Três espécies apresentaram desenvolvimento embrionário fora d'água (Physalaemus cuvieri, Phasmahyla cochranæ e Phyllomedusa burmeisteri) e duas apresentaram desenvolvimento direto (Eleutherodactylus quentheri e Eleutherodactylus juipoca), evidenciando diferentes graus de independência do meio aquático para a reprodução. As espécies com modos de reprodução mais especializados foram menores e produziram um baixo número de ovos grandes, em relação às espécies consideradas como mais generalistas.

A estratégia reprodutiva mais difundida entre os machos das diferentes espécies da comunidade foi a do "macho vocalizador". Três estratégias reprodutivas alternativas foram observadas para os machos: i - estratégia do "macho satélite"; ii - estratégia de "procura ativa por fêmeas";

iii - estratégia do "macho deslocador". Para as espécies com modos mais especializados de reprodução foram observados apenas machos vocalizadores. Aparentemente os modos de reprodução especializados impedem ou dificultam o surgimento de estratégias reprodutivas alternativas.

Na comunidade de anuros da Serra do Japi houve um contínuo entre os padrões de reprodução explosiva e prolongada. No entanto, houve predomínio de características de reprodução prolongada. Algumas espécies apresentaram muitas características de reprodução explosiva (Bufo crucifer e Bufo ictericus), outras apresentaram muitas características de espécies de reprodução prolongada (e.g. Hyla hiemalis e Physalaemus cuvieri) e algumas só apresentaram características de espécies de reprodução prolongada (e.g. Hyla faber, Hyla leucopygia e Hyla prasina).

As derrubadas de mata, incêndios e construção da represa no local de estudos parecem ter favorecido espécies que utilizam ambientes de borda de mata e áreas abertas para a reprodução. De maneira contrária, é possível que as espécies restritas aos ambientes de mata estejam sofrendo declínios populacionais.

B. SUMMARY

An anuran community was studied at the Serra do Japi, municipality of Jundiaí (ca. 23°13'S; 46°48'W; 870 m above sea level), São Paulo State, southeastern Brazil. The following environments were studied: reservoir, rapid rivulets, temporary ponds, and the surrounding forest. The study was carried out between March 1988 and February 1989, and field data were obtained during short visits at regular intervals of one week. Additional field surveys were undertaken during the rainy season.

Seventeen species of three anuran families were observed in reproductive activity: Bufonidae (2), Hylidae (11), and Leptodactylidae (4). The forested habitat favoured the greater number of Hylidae species because this group is adapted to a vertical occupation of the environment.

I observed seasonality in the reproductive activity of the anuran community studied. During the rainy season there was a higher number of species in reproductive activity due to a greater availability of adequate environments to this activity. The majority of the species in the community started to call near the sunset. Hylodes cf. ornatus was the only diurnal species and Bufo crucifer presented a bimodal activity pattern, calling during sunrise and sunset.

The patterns of temporal and spatial distribution, and differences in the acoustical attributes of the call among the majority of the species avoided overlapping in the

resources utilized for reproduction. Exceptions were Bufo crucifer and B. ictericus that presented overlap in the temporal and spatial distribution, resulting in hybridization.

I observed nine reproductive modes in the anuran community. The most common was the deposition of eggs in lentic water and larval development in this environment. A uncommon reproductive mode in Hylidae was observed for Hyla leucopygia. This species deposits aquatic eggs in subterranean chambers excavated by males at the margins of temporary ponds. Three species presented early stages of development above water (Physalaemus cuvieri, Phasmahyla cochranae, and Phyllomedusa burmeisteri) and two species presented direct development (Eleutherodactylus quentheri and E. juipoca), indicating different degrees of evolution toward terrestriality. Species with specialized modes of reproduction were the smallest and produced a low number of large eggs.

The most common reproductive strategy observed for males was the "calling strategy". Three alternative mating strategies were observed for males: i - "satellite"; ii - "active searching"; iii - "displacer". In species with specialized modes of reproduction I observed only calling males. It is possible that specialized reproductive modes prevent or difficult the appearance of alternative mating strategies.

In the anuran community of Serra do Japi there was a continuum between explosive breeding and prolonged breeding patterns. However, there was a predominance of prolonged breeding characteristics. Some species presented several explosive breeding characteristics (B. crucifer and B. ictericus) other species presented several prolonged breeding characteristics (e.g. Hyla hiemalis and Physalaemus cuvieri), and some species only presented prolonged breeding characteristics (e.g. Hyla faber, H. leucopygia, and H. prasina).

In the Serra do Japi, the falling of trees, clearance of ground by fire, and the construction of reservoir favoured species that reproduce in the forest edges and open areas. On the other hand, it is possible that species restricted to the forest have experienced populational decline.

9. REFERÊNCIAS

- AB'SABER, A.N. 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. Geomorfologia, 52:1-21.
- AB'SABER, A.N. No prelo. A Serra do Japi, sua origem geomorfológica e a teoria dos refúgios. In Morellato, L.P.C. (ed.). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp, Campinas.
- AICHINGER, M. 1987. Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. Oecologia, 71:583-592.
- ANDRADE, G.V. 1987. Reprodução e vida larvária de anuros (Amphibia) em poça de área aberta na Serra do Japi, Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- ARAK, A. 1983a. Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses. Nature, 306:261-262.
- ARAK, A. 1983b. Male-male competition and mate choice in anuran amphibians. In P. Bateson (ed.). Mate choice. Cambridge University Press, Cambridge.
- ARAK, A. 1988a. Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction? Behav. Ecol. Sociobiol., 22:317-327.
- ARAK, A. 1988b. Callers and satellites in the natterjack toad: evolutionarily stable decision rules. Anim. Behav., 36:416-432.

- BLAIR, W. F., 1956. Call difference as an isolation mechanism in southwestern toads (genus Bufo). Texas J. Sci., 8: 87-106.
- BLAIR, W. F., 1961. Calling and spawning seasons in a mixed population of anurans. Ecology, 42:99-110.
- BLAIR, W. F., 1964. Isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran amphibians. Quart. Rev. Biol., 39: 334-344.
- BLAIR, W. F., 1969. Especiacion en los sapos (genero Bufo). Acta Zool. Lilloana, 24: 317-326.
- BLAIR, W.F. 1972. Evidence from hybridization. In W.F. Blair (ed.). Evolution in the genus Bufo. University Texas Press, Austin.
- BLAUSTEIN, A.R. & WAKE, D.B. 1990. Declining amphibian populations: a global phenomenon? Trends Ecol. Evol., 5:203-204.
- BOGART, J.P. 1981. How many times has terrestrial breeding evolved in anuran amphibians? Monit. Zool. Ital. (N. S.) Suppl., 15(3):29-40.
- BOGERT, C.M. 1960. The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. In Lanyon, W.W. & W.N. Tavolga (eds.). Animal sounds and communication. Am. Inst. Biol. Sci. Publ., 7:137-320.
- BOKERMANN, W.C.A. 1962. Observações biológicas sobre "Physalaemus cuvieri" Fitz., 1826 (Amphibia, Salientia). Rev. Brasil. Biol., 22:391-399.

- BOKERMANN, W.C.A. 1967a. Notas sobre cantos nupciais de anfíbios brasileiros (Anura). III. An. Acad. Bras. Ciênc., 39:491-493.
- BOKERMANN, W.C.A. 1967b. Una nueva especie de Elosia de Itatiaia, Brasil (Amphibia, Leptodactylidae). Neotropica, 13:135-137.
- CARDOSO, A.J. 1981a. Biologia e sobrevivência de Physalaemus cuvieri Fitz., 1826 (Amphibia, Anura), na natureza. Ci e Cult., 33:1224-1228.
- CARDOSO, A.J. 1981b. Organização espacial e temporal na reprodução e vida larvária em uma comunidade de hilídeos no Sudeste do Brasil (Amphibia, Anura). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- CARDOSO, A.J. 1986. Utilização de recursos para reprodução em comunidade de anuros no Sudeste do Brasil. Tese de Doutorado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- CARDOSO, A.J.; ANDRADE G.V. & HADDAD, C.F.B. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no Sudeste do Brasil. Rev. Brasil. Biol., 49:241-249.
- CARDOSO, A.J. & HADDAD, C.F.B. No prelo. Diversidade e turno de vocalizações de anuros em comunidade neotropical. Acta Zool. Lilloana.
- CARDOSO, A.J. & MARTINS, J.E. 1987. Diversidade de anuros durante o turno de vocalizações, em comunidade neotropical. Pap. Avulsos Zool., São Paulo, 36:279-285.

- CARDOSO, A.J. & SAZIMA, I. 1980. Nova espécie de Hyla do Sudeste brasileiro (Amphibia, Anura, Hylidae). Rev. Brasil. Biol., 40:75-79.
- CARDOSO, A.J. & VIELLIARD, J.M.E. 1985. Caracterização bioacústica de uma população topotípica de Hyla rubicundula (Amphibia, Anura). Rev. Brasil. Zool., 2:423-426.
- CARDOSO, A.J. & VIELLIARD, J. 1990. Vocalizações de anfíbios anuros de um ambiente aberto, em Cruzeiro de Sul, Estado do Acre. Rev. Brasil. Biol., 50:229-242.
- CREUSERE, F.M. & WHITFORD, W.G. 1976. Ecological relationships in a desert anuran community. Herpetologica, 32:7-18.
- CRUMP, M.L. 1972. Territoriality and mating behavior in Dendrobates granuliferus (Anura: Dendrobatidae). Herpetologica, 28:195-198.
- CRUMP, M.L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., 61:1-68.
- CRUMP, M.L. 1982. Amphibian reproductive ecology on the community level. In Scott Jr., N.J. (ed.). Herpetological communities, pp. 21-36. United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Wildlife Research Report 13.
- CRUZ, C.A.G. & PEIXOTO, O.L. 1982. Uma nova espécie de Hyla do Estado do Espírito Santo, Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). Rev. Brasil. Biol., 42:721-724.

- CRUZ, C.A.G. & PEIXOTO, O.L. 1984. Espécies verdes de Hyla: o complexo "albosignata" (Amphibia, Anura, Hylidae). Arg. Univ. Fed. Rur. Rio de Janeiro, 7:31-47.
- CRUZ, C.A.G. & PEIXOTO, O.L. 1985. Espécies verdes de Hyla: o complexo "albofrenata" (Amphibia, Anura, Hylidae). Arg. Univ. Fed. Rur. Rio de Janeiro, 8: 59-70.
- DAVIES, N.B. & HALLIDAY, T.R. 1977. Optimal mate selection in the toad Bufo bufo. Nature, 269:56-58.
- DAVIES, N.B. & HALLIDAY, T.R. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads Bufo bufo. Nature, 274:683-685.
- DOBKIN, D.S. & GETTINGER, R.D. 1985. Thermal aspects of anuran foam nests. J. Herpetol., 19(2):271-275.
- DOWNIE, J.R. 1988. Functions of the foam in the foam-nesting leptodactylid Physalaemus pustulosus. Herpet. J., 1:302-307.
- DUELLMAN, W.E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., 65:1-352.
- DUELLMAN, W.E. 1979. The South American herpetofauna: a panoramic view. In Duellman, W.E. (ed.). The South American herpetofauna: its origin, Evolution, and dispersal, pp. 1-28. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., monograph 7.
- DUELLMAN, W.E. 1986. Diversidad y evolucion adaptativa de los hílidos neotropicales (Amphibia: Anura: Hylidae). An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso, 17:143-150.

- DUELLMAN, W.E. 1988. Patterns of species diversity in anuran amphibians in the american tropics. Ann. Missouri Bot. Gard., 75:79-104.
- DUELLMAN, W.E. 1989. Alternative life-history styles in anuran amphibians: evolutionary and ecological implications. In Bruton, M.N. (ed.). Alternative life-history styles of animals, pp. 101-126. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- DUELLMAN, W.E. & SAVITZKY, A.H. 1976. Aggressive behavior in a centrolenid frog, with comments on territoriality in anurans. Herpetologica, 32:401-404.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L. 1986. Biology of amphibians. McGraw-Hill Book Company, New York.
- 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.
- FORESTER, D.C. & LYKENS, D.V. 1986. Significance of satellite males in a population of spring peepers (Hyla crucifer). Copeia, 1986:719-724.
- FOUQUETTE Jr., M.J. 1960. Isolating mechanisms in three sympatric treefrogs in the Canal Zone. Evolution, 14:484-497.
- FOUQUETTE Jr., M.J. & DELAHOUSSEY, A.J. 1977. Sperm morphology in the Hyla rubra group (Amphibia, Anura, Hylidae), and its bearing on generic status. J. Herpetol., 11:387-396.

- FROST, D.R. (ed.) 1985. Amphibian species of the world. Allen Press, Lawrence.
- GERHARDT, H.C. 1982. Sound pattern recognition in some north american treefrogs (Anura: Hylidae): implications for mate choice. Amer. Zool., 22:581-595.
- GIVEN, M.F. 1988. Territoriality and aggressive interactions of male Carpenter frogs, Rana virgatipes. Copeia, 1988:411-421.
- GORZULA, S. 1977. Foam nesting in leptodactylids: a possible function. British J. Herpetol., 5:657-659.
- GREER, B.J. & WELLS, K.D. 1980. Territorial and reproductive behavior of the tropical american frog Centrolenella fleischmanni. Herpetologica, 36:318-326.
- HADDAD, C.F.B. 1987. Comportamento reprodutivo e comunicação sonora de Hyla minuta Peters, 1872 (Amphibia, Anura, Hylidae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- HADDAD, C.F.B. No prelo. Satellite behavior in the neotropical treefrog, Hyla minuta (Anura: Hylidae). J. Herpetol.
- HADDAD, C.F.B. & CARDOSO, A.J. No prelo. Elección del macho por la hembra de Hyla minuta (Amphibia: Anura). Acta Zool. Lilloana.
- HADDAD, C.F.B.; CARDOSO, A.J. & CASTANHO, L.M. 1990. Hibridação natural entre Bufo ictericus e Bufo crucifer (Amphibia : Anura). Rev. Brasil. Biol., 50:739-744.

- HADDAD, C.F.B. & POMBAL Jr., J.P. 1987. Hyla hiemalis, nova espécie do grupo rizibilis do estado de São Paulo (Amphibia, Anura, Hylidae). Rev. Brasil. Biol., 47:127-132.
- HEYER, W.R. 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae). Evolution, 23:421-428.
- HEYER, W.R. 1982. Two new species of the frog genus Hylodes from Caparaó, Minas Gerais, Brasil (Amphibia: Leptodactylidae). Proc. Biol. Soc. Wash., 95:377-385.
- HEYER, W.R. & COCROFT, R.B. 1986. Descriptions of two new species of Hylodes from the Atlantic forest of Brazil (Amphibia: Leptodactylidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 99:100-109.
- HEYER, W.R. & MAXSON, L.R. 1983. Relationships, zoogeography, and speciation mechanisms of frogs of the genus Cycloramphus (Amphibia, Leptodactylidae). Arg. Zool., São Paulo, 30:341-373.
- HEYER, W.R.; RAND, A.S.; CRUZ, C.A.G. & PEIXOTO, O.L. 1988. Decimations, extinctions, and colonizations of frog populations in southeast Brazil and their evolutionary implications. Biotropica, 20:230-235.
- HEYER, W.R.; RAND, A.S.; CRUZ, C.A.G.; PEIXOTO, O.L. & NELSON, C.E. 1990. Frogs of Boracéia. Arg. Zool., São Paulo, 31:231-410.

- HODL, W. 1977. Call differences and calling sites segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. Decologia, 28:351-363.
- HODL, W. 1990. Reproductive diversity in amazonian lowland frogs. Fortschritte Zool., 38:41-60.
- HÖGLUND, J. 1989. Pairing and spawning patterns in the common toad, Bufo bufo: the effects of sex ratios and the time available for male-male competition. Anim. Behav., 38:423-429.
- HÖGLUND, J. & ROBERTSON, J.G.M. 1988. Chorusing behaviour, a density-dependent alternative mating strategy in male common toad (Bufo bufo). Ethology, 79:324-332.
- HOOGMOED, M.S. & GORZULA, S.J. 1979. Checklist of the savanna inhabiting frogs of the El Manteco region with notes on their ecology and the description of a new species of treefrog (Hylidae, Anura). Zool. Mededel., 54:183-216.
- HOWARD, R.D. 1978a. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. Ecology, 59(4):789-798.
- HOWARD, R.D. 1978b. The evolution of mating strategies in bullfrogs, Rana catesbeiana. Evolution, 32:850-871.
- HOWARD, R.D. 1988a. Sexual selection on male body size and mating behaviour in american toads, Bufo americanus. Anim. Behav., 36:1796-1808.
- HOWARD, R.D. 1988b. Reproductive success in two species of anurans. In Clutton-Brock, T.H. (ed.). Reproductive

- success, pp. 99-113. University of Chicago Press, Chicago.
- HOWARD, R.D. & KLUGE, A.G. 1985. Proximate mechanisms of sexual selection in wood frogs. Evolution, 39:260-277.
- INGER, R.F. & COLWELL, R.K. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. Ecolog. Monoqr., 47:229-253.
- JIM, J. 1980. Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). Tese de doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- JIM, J. & CARAMASCHI, U. 1979. Uma nova espécie de Hyla da região de Botucatu, São Paulo, Brasil (Amphibia, Anura). Rev. Bras. Biol., 39:717-719.
- JOHN-ALDER, H.B.; MORIN, P.J. & LAWLER, S. 1988. Thermal physiology, phenology, and distribution of frogs. Am. Nat., 132:505-520.
- KAUFMANN, J.H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. Biol. Rev., 58:1-20.
- KLUGE, A.G. 1981. The life history, social organization, and parental behavior of Hyla rosenbergi Boulenger, a nest-building gladiator frog. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 160:1-170.
- KRUSE, K.C. 1981. Mating success, fertilization potential, and male body size in the american toad (Bufo americanus). Herpetologica, 37:228-233.

- KURAMOTO, M. 1978. Correlations of quantitative parameters of fecundity in amphibians. Evolution, 32(2):287-296.
- LAMOTTE, M. & LESCURE, J. 1977. Tendances adaptatives a l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. La Terre et la Vie, 31:225-311.
- LICHT, L.E. 1976. Sexual selection in toads (Bufo americanus). Can. J. Zool., 54:1277-1284.
- LITTLEJOHN, M.J. & MARTIN, A.A. 1969. Acoustic interaction between two species of leptodactylid frogs. Anim. Behav., 17:785-791.
- LUTZ, B. 1960. Fighting and an incipient notion of territory in male tree frogs. Copeia, 1960:61-63.
- LUTZ, B. 1973. Brazilian species of Hyla. Univ. Texas Press, Austin.
- LYNN, W.G. & LUTZ, B. 1946. The development of Eleutherodactylus quentheri Stdnr. 1864. Bol. Mus. Nac., N. S. (Rio de Janeiro), 71:1-46.
- MACARTHUR, R.H. 1971. Patterns of terrestrial bird communities. In Farner, D.; King, J.R. & Parkes, K.C. (eds.). Avian Biology. Vol. 1, pp. 189-221. Academic Press, New York and London.
- MACHADO Jr., D.L. & SANTORO, E. No prelo. Elementos geológicos da Serra do Japi. In Morellato, L.P.C. (ed.). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp, Campinas.

- MARTINS, M. 1988. Biologia reprodutiva de Leptodactylus fuscus em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). Rev. Brasil. Biol., 48:969-977.
- MARTINS, M. 1990. História natural do sapo ferreiro (Hyla faber Wied) na região de Campinas, Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- MARTINS, M. & HADDAD, C.F.B. 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the Smith Frog, Hyla faber Wied (Amphibia: Hylidae). Amphibia-Reptilia, 9:49-60.
- MARTINS, M. & HADDAD, C.F.B. 1990. On the identity of Dendrobates quinquevittatus (Anura: Dendrobatidae). Mem. Inst. Butantan, 52:53-56.
- MARTOF, B.S. 1953. Territoriality in the green frog, Rana clamitans. Ecology, 34:165-174.
- MARTOF, B.S. & THOMPSON Jr., E.F. 1958. Reproductive behavior of the chorus frog, Pseudacris nigrita. Behaviour, 13:243-258.
- MIYAMOTO, M.M. & CANE, J.H. 1980. Behavioral observations of non calling males in Costa Rican Hyla ebraccata. Biotropica, 12:225-227.
- MOLION, L.C.B. 1989. ENOS e o clima no Brasil. Ciência Hoje, 10:22-29.
- MORELLATO, L.P.C.; RODRIGUES, R.R.; LEITAO FILHO, H.F. & JOLY, C.A. 1989. Estudo comparativo da fenologia de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta

- mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. Rev. Bras. Bot., 12:85-98.
- PASSMORE, N.I. 1981. The relevance of the specific mate recognition concept to anuran reproductive biology. Monit. Zool. Ital., 6:93-108.
- PERRILL, S.A. 1984. Male mating behavior in Hyla regilla. Copeia, 1984: 727-732.
- PERRILL, S.A.; GERHARDT, H.C. & DANIEL, R. 1978. Sexual parasitism in the green tree frog (Hyla cinerea). Science, 200:1179-1180.
- PERRILL, S.A.; GERHARDT, H.C. & DANIEL, R.E. 1982. Mating strategy shifts in male green treefrogs (Hyla cinerea): an experimental study. Anim. Behav., 30:43-48.
- PINTO, H.S. No prelo. Clima da Serra do Japi. In Morellato, L.P.C. (ed.). História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp, Campinas.
- POMBAL Jr., J.P. & HADDAD, C.F.B. No prelo. Espécies de Phyllomedusa do grupo burmeisteri do Brasil oriental, com descrição de uma espécie nova (Amphibia, Hylidae). Rev. Bras. Biol.
- PRESTWICH, K.N.; BRUGGER, K.E. & TOPPING, M. 1989. Energy and communication in three species of hylid frogs: power input, power output and efficiency. J. Exp. Biol., 144:53-80.

- ROBERTSON, J.G.M. 1986. Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog Uperoleia rugosa. Anim. Behav., 34:763-772.
- ROBLE, S.M. 1985. Observations on satellite males in Hyla chrysoscelis, Hyla picta, and Pseudacris triseriata. J. Herpetol., 19:432-436.
- RYAN, M.J. 1985. The Tungara frog. Univ. Chicago Press, Chicago.
- SALTHER, S.N. & DUELLMAN, W.E. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In Vial, J.L. (ed.). Evolutionary biology of the anurans, pp. 229-249. Univ. Missouri Press, Columbia.
- SAZIMA, I. 1975. Hábitos reprodutivos e fase larvária de Leptodactylus mystacinus e L. sibilatrix (Anura, Leptodactylidae). Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- SAZIMA, I. & CARDOSO, A.J. 1978. Uma nova espécie de Eleutherodactylus do sudeste do Brasil. Rev. Brasil. Biol., 38:921-925.
- SCHLOTZ, A. 1973. Evolution of anuran mating calls: ecological aspects. In Vial, J.L. (ed.). Evolutionary biology of the anurans, pp. 311-319. Univ. Missouri Press, Columbia.
- SCOTT, Jr., N.J. & CAMPBELL, H.W. 1982. A chronological bibliography, the history and status of studies of herpetological communities, and suggestions for future research. In Scott Jr., N.J. (ed.). Herpetological

- communities, pp. 221-239. United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Wildlife Research Report 13.
- SHINE, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. Copeia, 1979:297-306.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1981. Biometry. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- STRAUGHAN, I. 1973. Evolution of anurans mating calls: bioacoustical aspects. In Vial, J.L. (ed.). Evolutionary biology of the anurans, pp. 321-327. Univ. Missouri Press, Columbia.
- SULLIVAN, B.K. 1982. Male mating behaviour in the Great Plains toad (Bufo cognatus). Anim. Behav., 30:939-940.
- SULLIVAN, B.K. 1983. Sexual selection in the Great Plains toad (Bufo cognatus). Behaviour, 84:258-264.
- SULLIVAN, B.K. 1986a. Intra-population variation in the intensity of sexual selection in breeding aggregations of Woodhouse's toad (Bufo woodhousei). J. Herpetol., 20:88-90.
- SULLIVAN, B.K. 1986b. Hybridization between the toads Bufo microscaphus and Bufo woodhousei in Arizona: morphological variation. J. Herpetol., 20:11-21.
- SULLIVAN, B.K. 1987. Sexual selection in Woodhouse's toad (Bufo woodhousei). III. Seasonal variation in male mating success. Anim. Behav., 35:912-919.

- TAIGEN, T.L.; WELLS, K.D. & MARSH, R.L. 1985. The enzymatic basis of high metabolic rates in calling frogs. Physiol. Zool., 58:719-726.
- TEJEDO, M. 1988. Fighting for females in the toad Bufo calamita is affected by the operational sex ratio. Anim. Behav., 36:1765-1769.
- TOFT, C.A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia, 1985:1-21.
- TOFT, C.A. & DUELLMAN, W.E. 1979. Anurans of the lower rio Llullapichis, Amazonian Perú: A preliminary analysis of community structure. Herpetologica, 35:71-77.
- TUTTLE, M.D. & RYAN, M.J. 1982. The role of a synchronized calling, ambient light, and ambient noise, in anti-bat-predator behavior of a treefrog. Behav. Ecol. Sociobiol., 11:125-131.
- WALTZ, E.C. 1982. Alternative mating tactics and the law of diminishing returns: the satellite threshold model. Behav. Ecol. Sociobiol., 10:75-83.
- WELLS, K.D. 1977a. The social behaviour of anuran amphibians. Anim. Behav., 25:666-693.
- WELLS, K.D. 1977b. The courtship of frogs. In Taylor, D.H. & Guttman, S.I. (eds.). The reproductive biology of amphibians, pp. 233-262. Plenum Press, New York.
- WELLS, K.D. 1977c. Territoriality and male mating success in the green frog (Rana clamitans). Ecology, 58:750-762.

- WELLS, K.D. 1979. Reproductive behavior and male mating success in a neotropical toad, Bufo typhonius. Biotropica, 11:301-307.
- WELLS, K.D. 1981. Territorial behavior of the frog Eleutherodactylus urichi in Trinidad. Copeia, 1981:726-728.
- WEYGOLDT, P. 1986. Beobachtungen zur Ökologie und Biologie von Fröschen an einem neotropischen Bergbach. Zool. Jb. Syst., 113:429-454.
- WEYGOLDT, P. 1989. Changes in the composition of mountain stream frog communities in the atlantic mountains of Brazil: frogs as indicators of environmental deterioration? Studies on Neotropical Fauna and Environment, 243:249-255.
- WIEST Jr., J.A. 1982. Anuran succession at temporary ponds in a post oak-savanna region of Texas. In Scott Jr., N.J. (ed.). Herpetological communities, pp. 39-47. United States Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Wildlife Research Report 13.
- ZAR, J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs.