

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

Instituto de Biologia

"ORGANIZAÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL NA REPRODUÇÃO E VIDA LARVÁRIA EM  
UMA COMUNIDADE DE HILÍDEOS NO SUDESTE DO BRASIL (AMPHIBIA, ANURA)"

Adão José Cardoso

Orientador:

Dr. Ivan Sazima

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, para a obtenção do Título de Mestre em Biologia (Ecologia).

CAMPINAS

1981

UNICAMP  
BIBLIOTECA CENTRAL

À

memória

de

meus

P A I S,

que tantos sacrifícios fizeram pela minha formação.

## AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho só foi possível graças à participação de diversas pessoas, às quais sou grato. Em especial, a gradeço:

Ao Dr. Ivan Sazima, pela orientação, apoio e amizade, antes e durante a realização deste trabalho;

Aos Drs. Jacques M. E. Vielliard e Pierre C. C. Montouchet, pela leitura do manuscrito e sugestões apresentadas;

Ao Prof. Werner C. A. Bokermann, pelo empréstimo de material, leitura do manuscrito e sugestões apresentadas;

Aos Drs. Yveline Leroy, Michelle Castelango e Hidetoshi Arakawa, pela confecção de sonogramas aqui apresentados;

Aos Drs. Woodruff W. Benson e William H. Stubblebine, pela leitura do texto em Inglês e sugestões apresentadas;

Aos Profs. Luis A. Razera e Rachel B. Penteado, pela revisão do texto, em Português e em Inglês;

À seção de Climatologia do Instituto Agronômico de Campinas, pela cessão de dados meteorológicos;

Ao Sr. Dalton Wagner Gobbo, pelas facilidades durante o trabalho de campo no Aeroporto de Marte;

À Célio F. B. Haddad, G. V. Andrade e Márcio R. C. Martins, pelo companheirismo e ajuda em diversas etapas;

A Atílio Storti Filho e Anibal Gimenes, pela ajuda durante a viagem às localidades tipo das espécies estudadas;

À Sra. Marli Bicudo Fernandes, pela eficiência e dedicação na apresentação do texto final e ao Sr. Dagoberto Silva, pela impresão gráfica do texto;

Aos funcionários do Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia da UNICAMP, sou grato pela amizade e pelos momentos de convivência;

À C.A.P.E.S. (Coordenadoria de Aperfeiçoamento do Pessoal de Ensino Superior), pela bolsa concedida.

À minha família (Benedita, Marcelo, Renato e Lucila), pelo apoio e desprendimento durante todas as fases deste trabalho.

## ÍNDICE

	Página
1. INTRODUÇÃO .....	1
2. LOCAL DE ESTUDO .....	3
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	7
4. COMENTÁRIOS TAXONÔMICOS .....	11
5. RESULTADOS	
5.1. Adultos .....	17
5.1.1. Ambientes utilizados .....	17
5.1.2. Vocalizações .....	21
5.1.2.1. Turno e temporada das vocalizações	21
5.1.2.2. Características físicas das	
vocalizações .....	26
5.1.2.3. Funções das vocalizações .....	37
5.1.3. Acasalamento .....	39
5.1.4. Interações sociais .....	40
5.2. Desovas e girinos .....	47
5.3. Fatores climáticos .....	57
6. DISCUSSÃO	
6.1. Adultos .....	61
6.1.1. Ambientes utilizados .....	61
6.1.2. Vocalizações .....	63
6.1.2.1. Turno e temporada das vocalizações	63
6.1.2.2. Características físicas das	
vocalizações .....	65
6.1.2.3. Funções das vocalizações .....	70
6.1.3. Acasalamento .....	73
6.1.4. Interações sociais .....	74
6.2. Desovas e girinos .....	80
6.3. Fatores climáticos .....	85
7. CONCLUSÕES .....	88
8. RESUMO .....	90
9. SUMMARY .....	92
10. REFERÊNCIAS .....	94

## 1. INTRODUÇÃO

Os ecossistemas aquáticos têm servido para a elaboração de muitos princípios ecológicos importantes, relativos a variações sazonais, dinâmica de populações, diversidade e sucessão, além de outros. Embora a maior parte dos estudos sobre estes ecossistemas tenha sido realizada em regiões temperadas, não existe, "a priori", expectativa de que a maioria destes princípios sejam diferentes nos ecossistemas tropicais, com exceção daqueles relacionados às variações sazonais, que em muitos casos podem ser a chave para o entendimento dos processos de equilíbrio nos ecossistemas tropicais (Lugo, 1974). No entanto, a falta de conhecimentos sobre ecossistemas e populações tropicais é bastante acentuada e a importância de seu estudo já foi apontada por diversos autores (Cole, 1954; Orians, 1974; Duellman, 1979).

O objetivo deste estudo é o conhecimento das interações que permitem a manutenção das espécies como unidades discretas, bem como a partilha de recursos para reprodução, entre as diversas populações de hilídeos que ocorrem em ambiente alterado pela ação humana, em área sub-tropical.

Populações de Hylidae foram utilizadas pela facilidade de sua obtenção, já que ocorrem em áreas alteradas próximas das cidades e também pelas perspectivas interessantes de se estudar o seu ciclo de vida bifásico e, portanto, com interações em ambientes aquáticos e terrestres. Além disso, a amplitude da distribuição geográfica deste grupo de animais é outro fator importante, pois facilita a obtenção de dados comparáveis entre regiões com diferentes características. A família Hylidae engloba cerca de

500 espécies, distribuídas por todos os continentes; porém, ocorre em maior número na América do Sul, onde provavelmente esta família teve origem (Johnson, 1977; Duellman, 1979).

O conjunto das populações que ocorrem na área estudada, constitui o que denominei "comunidade de hilídeos", tendo usado o termo comunidade no sentido proposto por MacArthur (1971), ou seja: "qualquer grupo de organismos com parentesco, vivendo próximo de outros, sobre os quais é interessante se referir" .

Embora a herpetofauna da América do Sul seja a mais diversificada de todos os continentes, pouco se conhece sobre sua taxonomia e muito menos sobre sistemática e relações ecológicas . Foi constatado, ainda, que a devastação humana em certas áreas está eliminando para sempre alguns aspectos importantes da biota, que, em muitos casos, permanecem desconhecidos (Duellman, 1979), caracterizando, portanto, a urgência de estudos dessa natureza.

## 2. LOCAL DE ESTUDO

O presente estudo foi desenvolvido na área adjacente às nascentes de um riacho localizado na Fazenda Taubatê, município de Campinas, Estado de São Paulo (22°53'S; 47°05'W; aprox. 690m alt). Na sua parte inicial, este riacho corre no sentido norte-sul até cerca de 300 m das nascentes principais, quando, então, seu percurso inclina levemente para oeste, passa pela rodovia SP-79 (que une os municípios de Campinas a Itu) à altura do km 1 e, após percorrer cerca de 6 km, principalmente no sentido norte-sul, vai desaguar no rio Capivari. Esta área inclui os diversos ambientes localizados próximos às duas margens do riacho, desde suas nascentes até o ponto em que atinge a rodovia, em percurso aproximado de 400 m. Ao sul, este e nordeste, a área em estudo foi delimitada pelo cume das encostas do riacho, enquanto que a rodovia SP-79 serviu como limite ao norte e oeste. Nesta área, os ambientes primitivos foram bastante alterados pelo homem, inicialmente para cultura de café e, posteriormente, para criação de gado.

Durante a época em que os trabalhos foram realizados, as encostas do vale eram recobertas principalmente pelas gramíneas *Paspalum notatum* Flügge (capim batatais) e *Aristida pallens* Cav. et Desc. (capim barba de bode); nas partes alagáveis, próximas ao riacho, havia capoeiras com predominância de *Baccharis* sp. (Compositae), *Miconia* aff. *theezans* (Melastomataceae), *Ludwigia sericea* (Camb.) Hara (Onagraceae) e *Vernonia* aff. *cognatha* (Compositae), além de vegetação baixa constituída principalmente por *Baccharis trimera* Oc (carquejo), *Andropogon bicornis* L. (Gramineae) (capim rabo de burro), e algumas *Cyperus* sp. (Cyperaceae),

*Eleocharis* sp. (Cyperaceae), *Ludwigia* spp.; próximo às nascentes principais, havia grande quantidade de *Eryngium* sp (Umbelliferae).

No percurso do riacho havia trechos com cobertura vegetal e trechos sem cobertura vegetal. Naqueles com cobertura vegetal, formavam-se alagados relativamente profundos (70 a 80 cm) e as espécies vegetais mais frequentes eram *Ludwigia sericea* (Camb.) Hara, *Ludwigia laroutteana* (Camb.) Hara, *Ludwigia nervosa* (Poir) Hara, *Miconia* aff. *theezans* e *Typha domingensis* Pers. Nos trechos descobertos, havia formação de pequenas poças (Fig. 1), cuja fundura era variável, porém sempre menor que 30 cm. Estas poças eram margeadas por *Cyperus* sp., *Eleocharis* sp. e *Ludwigia nervosa* (Poir) Hara.



Figura 1 - Poça de pequena profundidade formada no trecho do riacho com pouca cobertura vegetal.

Nas encostas próximas ao riacho, havia uma lagoa permanente e diversas poças temporárias. A lagoa permanente (Fig.2) apre

sentava forma ligeiramente elíptica, medindo cerca de 15 m de comprimento por 6 m de largura, com profundidade máxima de 60 cm. Era distante cerca de 20 m do riacho e estava localizada em campo de pastagem. Segundo o atual administrador da fazenda, a lagoa foi escavada há cerca de 30 anos, com objetivo de fornecer água aos animais criados na fazenda. A parte norte da lagoa era recoberta por abundante vegetação, onde predominavam duas espécies de *Ludwigia* e *Cyperus*; a leste havia uma pequena área, densamente ocupada por *Cyperus* sp. A principal lagoa temporária (Fig. 3) formava-se numa depressão natural do terreno, distante cerca de 5 m do leito do riacho; media cerca de 3 m de comprimento por 1,5 m de largura, com profundidade máxima de 0,45 m. Esta pequena poça apresenta vegetação bastante variada no seu interior, onde sobressai um exemplar arbustivo de *Pontederia* sp. Além destas lagoas, diversos locais apresentam inundações efêmeras durante a época das chuvas. Os termos permanente, temporária e efêmera são aqui utilizados no sentido proposto por Crump (1974).

Dados gerais sobre clima, altitude e cobertura vegetal na região de Campinas foram apresentados por Sazima (1975).

Atualmente, a área encontra-se inteiramente alterada, com os ambientes aquáticos soterrados e com arruamentos para loteamento imobiliário.

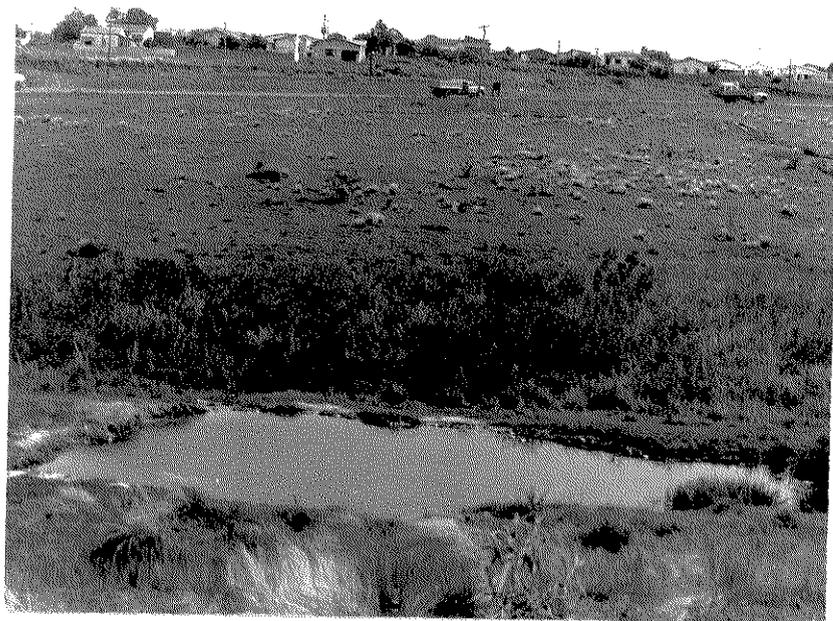


Figura 2- Lagoa permanente escavada em pastagem próximo ao riacho. Ao fundo, o leito da rodovia SP-79.



Figura 3- Vista geral da principal lagoa temporária mostrando , ao fundo, a cobertura vegetal do riacho.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

As observações gerais, no campo, foram concentradas entre julho de 1977 e novembro de 1978, com frequência regular de 14 dias; porém outras foram realizadas com intervalo irregular, tanto antes como depois desse período. Estas observações gerais, quinzenais, consistiam em atividade nos períodos diurno e noturno, entre 16 e 24 horas. Durante o dia, foram anotadas presença de desovas, estádios de desenvolvimento larvário das diversas espécies, comportamento das larvas e presença de indivíduos adultos ativos, ou em abrigos diurnos. Durante a noite, a atividade básica consistiu na determinação das espécies ativas a cada hora, com estimativa do número de machos que emitiam canto nupcial. Atenção especial foi dada para os seguintes dados: período em que os machos de cada espécie iniciavam a emissão de canto nupcial e permaneciam ativos; locais usados como substrato durante a emissão do canto nupcial; comportamento territorial; presença e horário em que casais eram observados em amplexo; comportamento logo após o amplexo. Estes estudos foram realizados, inicialmente, na Fazenda Taubaté e em brejo no "campus" da UNICAMP. Porém, com o soterramento deste último local, os estudos continuaram somente no primeiro.

Na época em que houve maior atividade reprodutiva dos hilitos, foram realizadas observações e coletas mais frequentes; nas poças temporárias, foram realizadas coletas semanais, em locais previamente estabelecidos ("estações de coleta"), com objetivo de determinar a duração do período larvário na natureza. Na poça temporária maior, foram numeradas e estabelecidas 14 estações de

coleta, de maneira que as estações de número par eram marginais e as de número ímpar eram internas. Durante as coletas semanais foram verificados os estágios dos girinos, utilizando lupa de campo, com aumento de 15x e comparando com a tabela de Gosner (1960). Em cada observação, era fixada apenas uma pequena amostragem contendo os estágios mínimo e máximo para cada espécie.

Os indivíduos adultos foram procurados tanto durante o dia, nos possíveis abrigos diurnos, como durante a noite, nos locais em que emitiam canto nupcial. Foi possível o reconhecimento do mesmo indivíduo em diferentes noites, graças a marcas naturais ou padrões de coloração característicos que os mesmos apresentavam; tentativas de marcação pelo método "toe clip" não foram bem sucedidas em animais pequenos, devido à dificuldade de reconhecimento da marca. Alguns casais de *Hyla sanborni* e de *Hyla velata* foram coletados manualmente, transportados para laboratório em diferentes sacos plásticos com água e af mantidos para observação da corte nupcial, amplexo e desova. A preparação destes animais para coleção seguiu os critérios habituais para anfíbios anuros (Jim, 1970; Sazima, 1975). As medidas foram tomadas com paquímetro, segundo critério de Duellman (1970).

Algumas desovas encontradas na natureza foram integralmente fixadas em formol a 10%; porém a maioria delas foi apenas analisada quanto a número de ovos e localização. Uma desova de *Hyla sanborni* e uma de *Hyla velata* foram transportadas para laboratório no interior de saco plástico com água. Parte destas desovas foi mantida em um mesmo aquário de vidro com capacidade aproximada de 30 litros; a outra parte foi mantida em caixa de cimento amianto contendo cerca de 400 litros de água. As medidas dos ovos foram tomadas com ocular micrométrica em material fixado.

Os girinos foram observados e coletados quinzenalmente, durante o dia, utilizando-se peneira com 50 cm de diâmetro e malha fina ou coador plástico com 15 cm de diâmetro. Para cada espécie, o conteúdo intestinal dos girinos foi verificado pela análise de 10 lâminas, preparadas com material contido na região do "manicoto" ("manicotto", de Griffiths, 1961) de três girinos em estádios de desenvolvimento diversos e coletados no mesmo dia. As larvas cuja identidade não era conhecida foram transportadas para laboratório em sacos de plástico contendo água do local em que viviam. Estas larvas foram mantidas separadamente em caixa de cimento amianto e, à medida em que se desenvolviam, pequenas amostras eram fixadas por imersão direta em formol a 10%. No entanto, a maioria delas foi mantida viva, até que a metamorfose fosse completada, quando então eram fixadas. A alimentação dessas larvas consistiu unicamente de alface.

Dados sobre umidade relativa do ar, chuvas, temperatura e pressão atmosférica durante o período de observações foram obtidos na Fazenda Theodureto de Camargo, distante cerca de 5 km do local de estudo, através da Estação de Climatologia do Instituto Agrônomo de Campinas. A temperatura da água e do ar era verificada também no local de estudo com termômetro de mercúrio, no momento em que hilídeos começavam a emitir canto nupcial e no momento em que as atividades de campo eram encerradas.

As vocalizações dos machos foram gravadas com aparelho UHER 4000 report IC, com microfone UHER M534, em fita magnética Scotch 212-E, a 19 cm/s. Os sonogramas foram analisados na faixa de 300 Hz ("wide band filter") em Aparelho Sonograph KAY, modelo 6061A e feitos pelos Drs. Jacques Vielliard e Yveline Leroy na École Pratique des Hautes Études, Paris. A interpretação

dos sonogramas segue a metodologia proposta por Duellman (1970).

O material testemunho aqui referido, incluindo desovas, em briões, larvas, adultos, fitas com gravações e sonogramas, encon tra-se depositado no Departamento de Zoologia da Universidade Es tadual de Campinas.

A identidade das espécies, sempre que possível, foi atribuída somente após comparação com tipos (e.g. *Hyla fuscomar* *ginata*, *Hyla fuscovaria* e *Hyla sanborni*), descrições originais e coletas na localidade tipo especificada (São Paulo, Belo Horizonte, Nova Friburgo e Triquetá, antigamente denominada Água Limpa) ou presumida (nas proximidades de Juiz de Fora, no caso de *Hyla albopunctata*).

## 4. COMENTÁRIOS TAXONÔMICOS

Algumas espécies de hílídeos que ocorrem no local de estudo apresentam certas dificuldades nomenclaturais, tornando necessária uma breve caracterização de cada uma delas.

*Hyla albopunctata* Spix, 1824 (Fig. 4)—Além de a descrição original desta espécie ser bastante vaga, a ilustração de Spix (1824) é praticamente irreconhecível, de forma que são bastante pertinentes os argumentos de Lutz com relação à nomenclatura desta espécie. No entanto, o exame do material tipo, antes que fosse destruído (Cochran, 1955), e a consagração do nome *Hyla albopunctata* na nomenclatura zoológica, fazem com que uma posição conservadora seja mais conveniente do que utilizar o nome *Hyla oxyrhina* Reinhardt & Lütken (1862), conforme sugerido por Lutz (1973). Segundo Bokermann (1967a), os tipos desta espécie, provavelmente, foram coletados nos Estados de São Paulo ou Minas Gerais.

*Hyla fuscomarginata* A.Lutz, 1925 (Fig. 5) — Foi descrita de material procedente de São Paulo e Belo Horizonte (Lutz, 1925a); porém este nome foi atribuído também a uma outra espécie do grupo *rubra*, do litoral dos Estados do Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo. Esta última espécie foi inicialmente descrita como *Hyla rubra orientalis*, por Lutz (1968); tendo sido, mais tarde, alterada por Lutz (1973 pag. 159) para *Hyla rubra altera*. Os espécimes por mim obtidos na Fazenda Taubaté concordam com a descrição original de *Hyla fuscomarginata* e com o material considerado como tipo no Museu Nacional do Rio de Janeiro, além de serem idênticos a espécimes provenientes da cidade de São Paulo (margem do rio Pinheiros).



Figura 4 - *Hyla albopunctata* no momento em que emitia canto nupcial (ZUEC 4181). Comprimento: 44 mm



Figura 5 - *Hyla fuscomarginata* no momento em que emitia canto nupcial (ZUEC 4185). Comprimento: 23 mm

*Hyla fuscovaria* A. Lutz, 1925 - Coletei um exemplar (ZUEC 4203) desta espécie em Água Limpa (atualmente denominada Trique da), ao lado da antiga estação ferroviária onde J. Venâncio realizou diversas coletas. Estes exemplares concordam com a descrição original de Lutz (1925b) e correspondem à mesma espécie por mim encontrada na Fazenda Taubaté, Campinas.

*Hyla sanborni* Schmidt, 1944 (Fig. 6) - Foi descrita de San Carlos (Uruguai) e considerada como uma provável raça geográfica de *Hyla nana* Boulenger (Lutz, 1973). Barrio (1967) considerou *Hyla sanborni* como subespécie de *Hyla nana* e indicou sua distribuição geográfica desde Buenos Aires (Argentina) até o estado do Rio Grande do Sul (Brasil); Braun & Braun (1976) consideram *Hyla sanborni* como espécie plena, citando sua ocorrência em diversos locais próximos a Porto Alegre; Cei (1980) seguiu os mesmos critérios de Barrio (1967).

A identidade aqui apresentada foi atribuída após comparação com um dos parátipos de *Hyla sanborni* (FMNH 10349) e comparação do sonograma obtido de canto nupcial gravado em Campinas com o sonograma atribuído a *Hyla nana sanborni* por Barrio (1967). Além disso, nos municípios de Jaguariúna e Moji-Guaçu, ambos próximos de Campinas, bem como Nova Itapirema (L.D. Vizotto, comunicação pessoal), existem populações de *Hyla sanborni* coabitando com indivíduos que parecem corresponder à espécie conhecida como *Hyla nana* Boul., 1889. Nestes locais de simpatria foi possível constatar diferenças entre o canto nupcial de cada uma destas espécies e entre a microdistribuição dos machos ao emitirem canto nupcial. As características da população estudada na Fazenda Taubaté, que permitem identificá-la como *Hyla sanborni* são: comprimento total dos machos adultos variável entre 17 e 19 mm, ausência de dentes vomerinos, padrão de coloração e so

nograma do canto nupcial semelhante ao sonograma publicado por Barrio (1967).



Figura 6 - *Hyla sanborni* no momento em que emitia canto nupcial (ZUEC 4182). Comprimento: 18 mm

*Hyla velata* Cope, 1887 (Fig. 7) — Foi descrita da Chapada dos Guimarães, Estado de Mato Grosso e colocada em sinonímia de *Hyla minuta* Peters, 1827 por Cochran (1955). Esta autora comparou "cotipos" de *Hyla minuta* com *Hyla bivittata* Boulenger, 1888 e reconheceu uma única espécie, com as formas *minuta* e *bivittata*, as quais passaram a ser aceitas por diversos autores (Vizotto, 1967; Lutz, 1973). Visitando a localidade tipo de *Hyla minuta* (município de Nova Friburgo, Estado do Rio de Janeiro), tive oportunidade de coletar dois casais desta espécie. Estes exemplares são bastante diferentes daqueles obtidos na Fazenda Taubatê, principalmente pelo menor tamanho, olhos mais proeminentes e padrão do colorido, com fortes manchas amareladas nas par

tes ocultas da coxa.



Figura 7 - *Hyla velata* no momento que emitia canto nupcial (ZUEC 4186). Comprimento: 20 mm

Analisei diversos exemplares da coleção Werner C.A. Bokermann e os agrupei em três lotes: Rio de Janeiro e Rondônia (WCAB 9727, 10795, 10798, 16991-17009, 27499-27512, 30492-30498), Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná e Planalto de São Paulo (450-452, 542-543, 592-594, 981-986, 988, 990-991, 993, 996-997, 999, 22800-22803, 37278-37294) e Mato Grosso (15525-15544, 16270-16293). Verifiquei que há acentuadas diferenças no tamanho e padrão do colorido quando se compara o lote de Mato Grosso com aquele do Rio de Janeiro e Rondônia.

Em muitas regiões de ocorrência de *Hyla minuta*, há predominância de certos padrões de coloração sem exclusão total do padrão menos freqüente naquela região (Cochran, 1955; Lutz, 1973).

Em muitas regiões, como no município de Miracatu (Estado de São Paulo), existem vários padrões intermediários e aberrantes, sugerindo a ocorrência de hibridização nestes locais.

Minha interpretação inicial do problema "*Hyla minuta*" é que existem duas espécies distintas, porém de origem relativamente recente - "incipient species" sensu Dobzhansky (1951) - daí a semelhança entre elas.

Considero, então, que as populações, desde o Uruguai até o Estado do Mato Grosso, incluindo o planalto do Estado de São Paulo (descritas como *Hyla velata* Cope, 1887; *Hyla bivittata* Boulenger, 1888; *Hyla emrichi* Mertens, 1927 e *Hyla uruguayana* Schimidt, 1944) podem ser referidas como *Hyla velata* Cope, 1887, enquanto que as populações da baixada litorânea, desde Trinidad até a Serra do Mar, ao sul do Estado de São Paulo (descritas como *Hyla minuta* Peters, 1872; *Hyla goughi* E. Boulenger, 1911; *Hyla pallens* A. Lutz, 1925 e *Hyla suturata* Miranda-Ribeiro, 1926) podem ser referidas como *Hyla minuta* Peters, 1872. Acredito, no entanto, que um acerto nomenclatural no "complexo" *minuta* só será possível com base em dados adicionais, morfológicos e biológicos, incluindo ambientes ocupados, fase larvária e canto nupcial ao longo de toda a distribuição das populações envolvidas.

## 5.1. Adultos

## 5.1.1. Ambientes utilizados

Informações sobre ambientes se referem a abrigos diurnos dos adultos e, principalmente, aos ambientes utilizados para reprodução.

Abrigos diurnos foram localizados somente para duas espécies: *Hyla albopunctata* foi vista em diversas ocasiões sobre folha de *Miconia* sp. aff. *theezans* ou *Ludwigia nervosa*, sempre em postura de repouso, que consiste no apoio de toda a parte ventral do corpo e dos membros sobre a folha e na manutenção das pálpebras cerradas. Diversos exemplares de *Hyla sanborni*, tanto machos como fêmeas, foram localizados durante o dia entre as folhas de *Eryngium* sp. As folhas desta planta se dispõem em forma de rosetas (Fig. 8) e acumulam certa quantidade de água, mesmo nos períodos de estiagem prolongada.

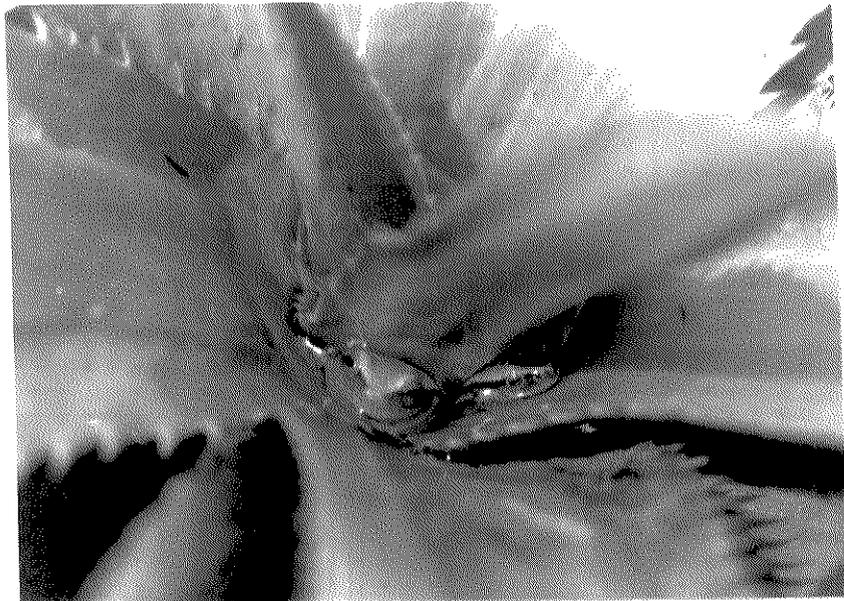


Figura 8 - Dois espécimes de *Hyla sanborni* abrigados entre as folhas de *Eryngium* sp, abrigo diurno.

Com relação à corte e à desova, os micro-ambientes ocupados com maior frequência pelas diversas espécies eram diferentes entre si (Fig. 9). Esta maior frequência na ocupação de determinados tipos de micro-ambientes reflete certa preferência dos indivíduos por determinados tipos de ambientes e foi constatada de forma relativamente estável na maior parte da temporada reprodutiva. No entanto, estas preferências não foram muito evidentes durante a época de chuvas intensas, quando surgiram novos alagados e aumentou o número de machos ativos de *Hyla fuscomarginata*, *Hyla sanborni* e *Hyla velata*; a tendência generalizada nesta época de chuvas intensas foi a ocupação dos novos ambientes temporários que se formavam.

*Hyla albopunctata* - Durante o período em que emitiam vocalizações os machos desta espécie, frequentemente, foram localizados sobre folhas de *Miconia* sp aff. *theezans*, a altura aproximada de 1 m, embora também fossem localizados, com menor frequência, sobre o chão. Nestes locais, os machos vocalizam com o corpo em posição horizontal ou com a cabeça levemente voltada para cima.

*Hyla fuscomarginata* - Foram encontrados emitindo vocalizações com a cabeça voltada para baixo, sobre ramos e folhas de pequenos arbustos localizados na margem ou no interior de poça temporária, em altura variável de 20 a 80 cm. Indivíduos isolados foram encontrados coaxando também na vegetação marginal da lagoa permanente, às vezes, com a cabeça voltada para cima. Os primeiros indivíduos que começavam a vocalizar estavam localiza

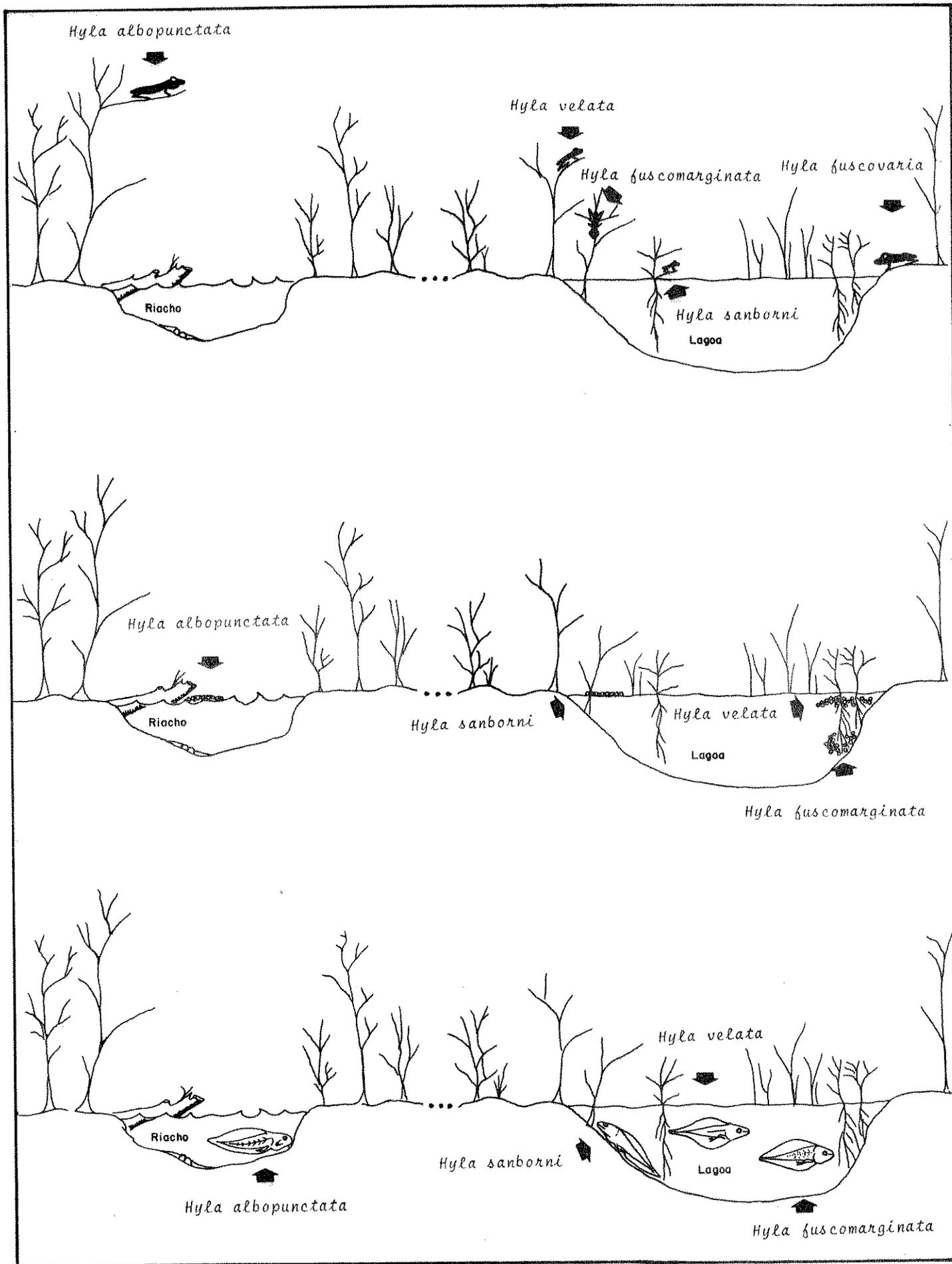


Figura 9 - Micro-ambientes ocupados pelos híldeos, na Fazenda Taubatê.

Em cima : durante a emissão do canto nupcial;

No meio : para desovar;

Em baixo : durante a fase larvária.

Obs: ilustração esquemática, não sendo observada escala.

dos sobre folhas de taboa (*Typha domingensis*) e se deslocavam em direção à vegetação da poça temporária. Esta espécie, porém, não foi localizada em seu abrigo adiuerno.

*Hyla fuscovaria* — Nas poucas vezes que emitiram vocalizações, os machos estavam localizados sobre o chão, próximos à margem da lagoa permanente.

*Hyla sanborni* — Foram encontrados, coaxando em altura variável entre 5 cm e 30 cm, sobre gramíneas e ciperáceas marginais ou localizadas no interior de poças temporárias, da lagoa permanente ou de poças existentes no riacho. A sua postura durante a emissão do canto nupcial é bastante variável, desde indivíduos com a cabeça voltada para baixo até indivíduos com a cabeça voltada para cima.

*Hyla velata* — Frequentemente foram encontrados, em altura variável de 10 a 40 cm, sobre ramos ou folhas de vegetação aquática ou marginal de poça temporária, de lagoa permanente ou de poças formadas no riacho. Os machos coxam em posição horizontal, ou com a cabeça levemente voltada para cima; nas noites com luar claro, comumente ocupam substratos mais baixos e menos expostos.

### 5.1.2. Vocalizações

#### 5.1.2.1. Turno e Temporada

Para a maioria das espécies, o turno de vocalizações comumente era iniciado logo após o pôr-do-sol e se prolongava por 4 ou 5 horas. Estes turnos foram relativamente constantes, havendo, no entanto, uma relação entre luminosidade (representada pelo horário do pôr-do-sol) e o início das vocalizações (Fig.10). Variações neste padrão foram constatadas em *Hyla albopunctata* e *Hyla velata*, que iniciaram o turno um pouco mais cedo em novembro e em fevereiro.

Alguns machos de *Hyla sanborni* e *Hyla velata* foram observados no sítio de corte sem emitir som algum, principalmente no final do turno de vocalizações.

A atividade de vocalizações dos indivíduos sofre variações no número de notas emitidas durante o turno (Tabela I) e pode ser influenciada por diversos eventos naturais, como o trovão, o vento e a chuva. Trovão provoca paralização das vocalizações durante cerca de um minuto; vento diminui a atividade, principalmente das espécies de menor porte que comumente utilizam ramos frágeis como sítio de corte, enquanto que as gotas de chuva, ao caírem sobre indivíduos ativos, fazem com eles procurem abrigo ou cessem totalmente suas atividades.

O número de indivíduos ativos também foi variável durante o turno de vocalizações (Tabela II), atingindo o máximo entre duas a três horas após o início da atividade, quando, então, tende a diminuir.

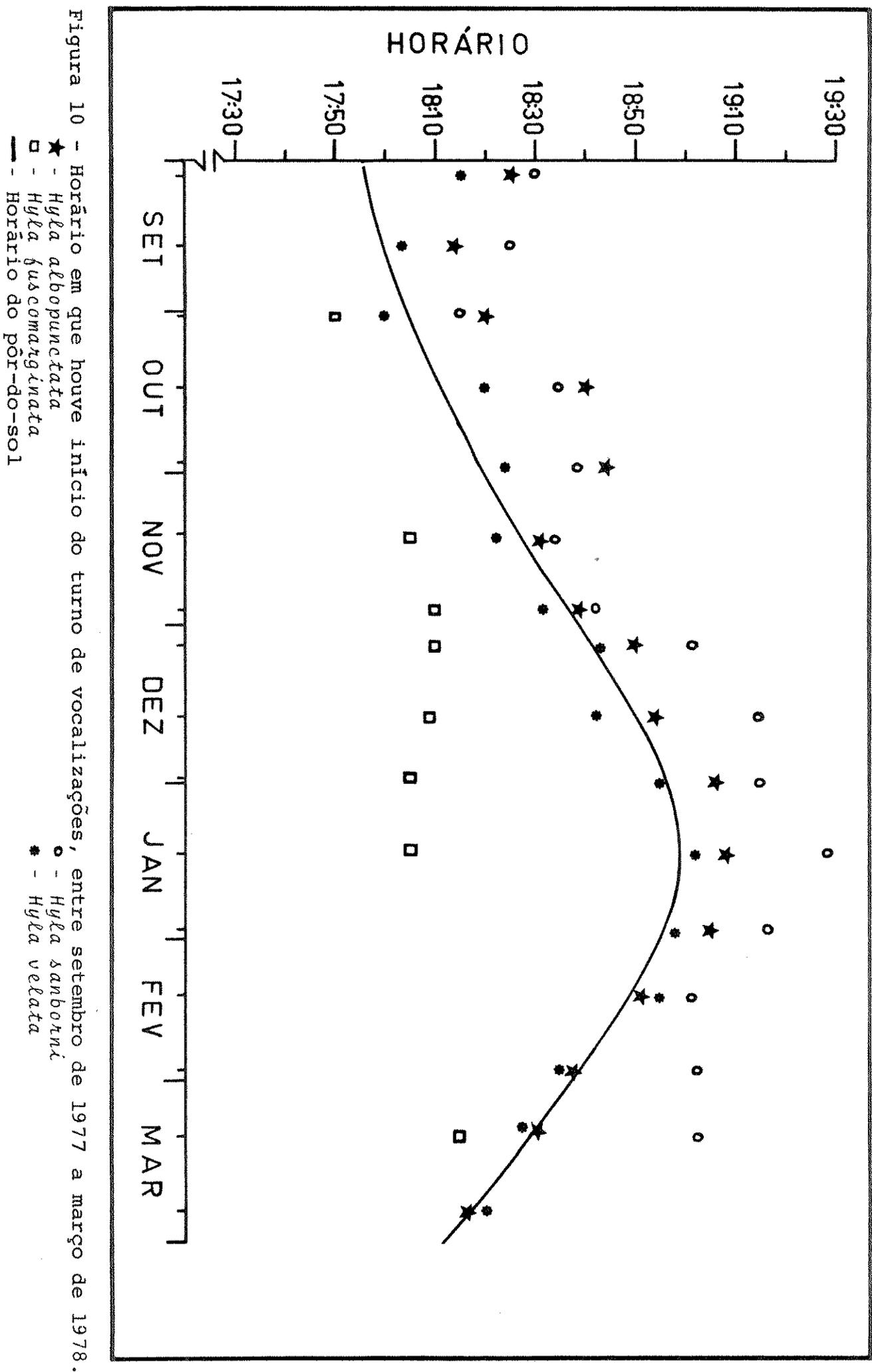


Tabela I

## NÚMERO MÉDIO DE NOTAS EMITIDAS POR MINUTO NOS DIFERENTES HORÁRIOS

dia	hora *	<i>H. albopunctata</i>	<i>H. fuscomarginata</i>	<i>H. sanborni</i>	<i>H. velata</i>
05-06-1977	18:30	-	-	-	28
	19:30	-	-	-	32
	20:30	-	-	-	23
	21:30	-	-	-	8
	22:30	-	-	-	-
	23:30	-	-	-	-
03-10-1977	18:30	23	38	63	83
	19:30	25	36	63	102
	20:30	40	30	74	85
	21:30	45	30	68	68
	22:30	32	23	56	58
	23:30	10	-	36	18
30-12-1977	18:30	14	82	-	85
	19:30	35	86	93	88
	20:30	35	63	112	93
	21:30	32	22	86	88
	22:30	28	20	74	54
	23:30	3	-	48	26
29-01-1978	18:30	22	-	46	32
	19:30	26	-	57	69
	20:30	38	-	70	80
	21:30	40	-	70	66
	22:30	36	-	41	16
	23:30	18	-	23	15

\* - A hora indicada representa aproximação de  $\pm$  10 minutos.

Tabela II

## NÚMERO DE INDIVÍDUOS ATIVOS EM DIFERENTES HORAS

dia	hora*	<i>H. albopunctata</i>	<i>H. fuscomarginata</i>	<i>H. sanborni</i>	<i>H. velata</i>
	18	-	-	-	-
	19	-	-	-	3
	20	-	-	-	8
05-06-1977	21	-	-	-	-
	22	-	-	-	-
	23	-	-	-	-
	24	-	-	-	-
	18	-	8	-	3
	19	4	12	8	19
	20	8	14	26	25
03-10-1977	21	14	14	28	36
	22	13	3	26	23
	23	13	-	12	19
	24	-	-	2	5
	18	-	12	-	-
	19	12	22	-	22
	20	14	22	18	32
30-12-1977	21	14	20	34	30
	22	15	4	36	20
	23	8	-	28	22
	24	2	-	4	8
	18	-	-	-	-
	19	9	-	-	8
	20	15	-	22	25
29-01-1978	21	16	-	20	28
	22	16	-	23	26
	23	9	-	18	22
	24	-	-	2	5

\*- A hora indicada representa uma aproximação de  $\pm$  10 minutos.

A temporada de vocalizações (período do ano em que os machos emitem sons) foi variável para as diversas espécies (Fig. 24), desde vocalizações restritas à época das chuvas, como em *Hyla fuscomarginata*, até vocalizações durante o ano todo, como em *Hyla velata*. Nos casos de *Hyla albopunctata* e *Hyla sanborni*, as vocalizações foram iniciadas na mesma época do ano, nas duas temporadas de reprodução; machos destas espécies iniciaram vocalizações bem antes da temporada de reprodução, que foi reconhecida pela ocorrência de desovas, de embriões ou de larvas pouco desenvolvidas.

Alguns padrões de temporada de vocalizações foram reconhecidos. Assim, *Hyla albopunctata* e *Hyla sanborni* iniciaram vocalizações pouco antes da época chuvosa e bem antes da reprodução; *Hyla fuscomarginata* apresenta vocalizações somente nos períodos das chuvas, na época chuvosa; *Hyla velata* apresenta vocalizações durante o ano todo.

### 5.1.2.2. Características físicas das vocalizações

*Hyla albopunctata* — Apresenta canto do tipo agregado não organizado, geralmente constituído por duas notas semelhantes, às vezes seguidas por uma terceira. O som das duas notas iniciais pode ser representado por "prééé ... prééé" e a terceira como "uóóóc".

O sonograma do canto nupcial (Fig. 11-A) representa uma das notas iniciais, com duração aproximada de 0,6 s, constituída por cerca de 118 pulsos, sendo que aqueles do início e do final da nota estão isolados, enquanto os demais formam agrupamentos constituídos por número de pulsos bastante variado. Alguns desses agrupamentos são justapostos, enquanto que outros são separados por pequeno intervalo de tempo. Todos os pulsos ocupam faixa entre 0,8 e 6,2 kHz, com a maior parte da energia ("frequência dominante", de Duellman, 1970), na faixa de 2,4 a 3,3 kHz.

O sonograma do canto territorial (Fig. 11-B) apresenta duração de 0,6 s e é constituído por cerca de 50 pulsos com estrutura semelhante. Ocupam faixa de 0,2 a 4,0 kHz e têm frequência dominante em duas faixas: 0,2 a 0,8 kHz e 1,2 a 2,0 kHz. O espaçamento entre os pulsos é bastante irregular, podendo estar justapostos como no início da série, ou estarem separados por até 0,04 s. Marcas adicionais que aparecem entre 3,8 e 4,4 kHz são sons emitidos por outras espécies.

*Hyla fuscomarginata* — Frequentemente apresenta organização alternada ("em duetos"), sendo que a primeira nota do "dueto" é mais aguda lembrando o som "hiim", enquanto a segunda

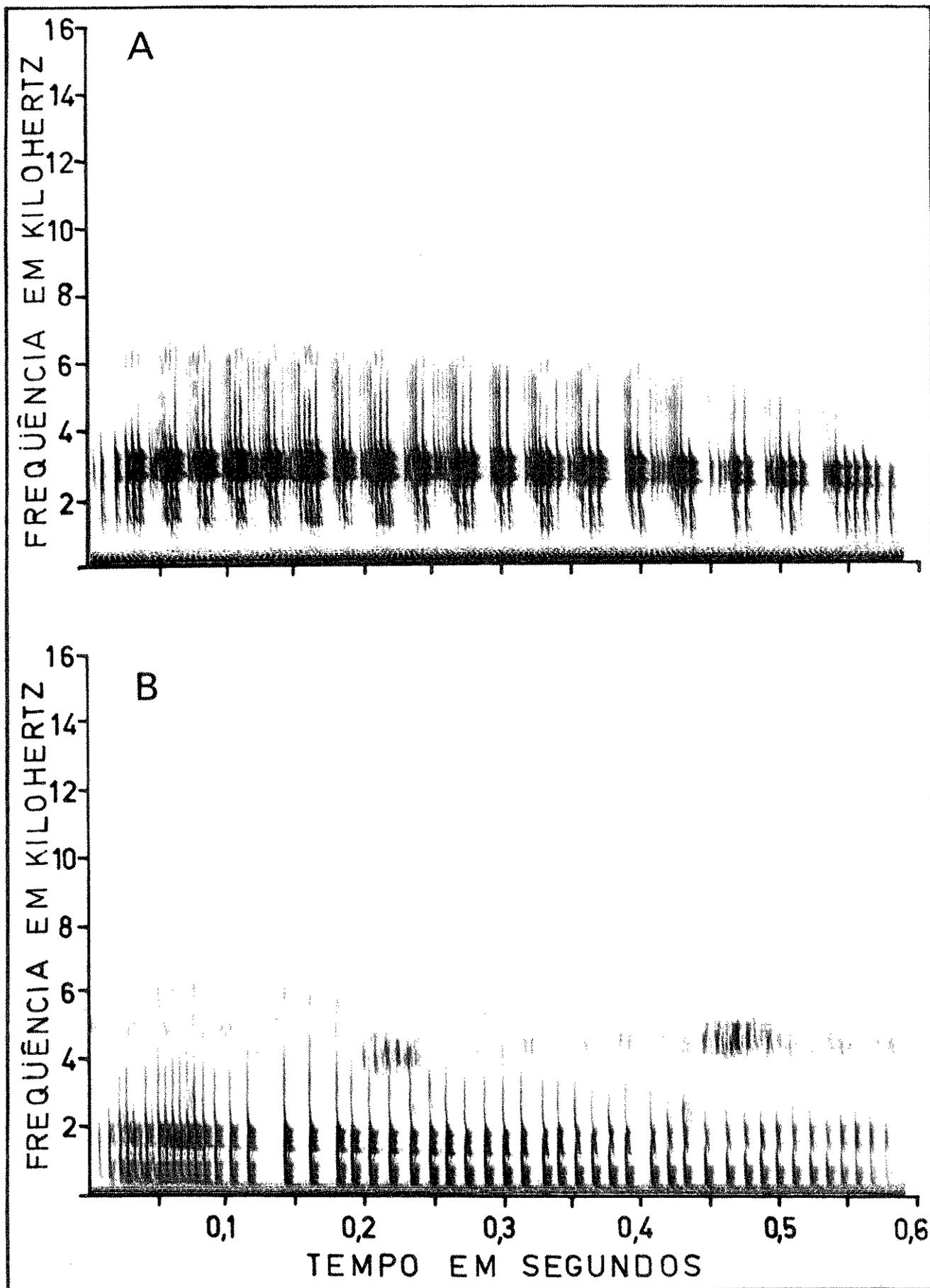


Figura 11 - Sonogramas de vocalizações de *Hyla albopunctata* (ZUEC, 4181).

Em cima : canto nupcial. 07-11-1976, 20:30 h

temp. ar: 22°C; da água: 23°C

Em baixo\*: canto "territorial". 07-11-1976, 21:00 h

temp. ar: 22°C; da água: 23°C

\*Marcas entre 3,8 e 4,4 kHz representam sons de outro animal.

lembra "haaam". Quando o canto é emitido isoladamente, apresenta somente as características da primeira nota do "dueto", porém com duração bastante superior. A distância entre os machos que participavam do dueto foi variável entre 30 e 90 cm.

O sonograma do canto isolado (Fig. 12-A), apresenta uma nota multi-pulsionada, com duração de 0,8 s e cerca de 158 pulsos, os quais se distribuem entre 3,2 e 5,3 kHz. Existem duas faixas com maior intensidade de energia, sendo uma delas entre 3,5 e 4,4 kHz e a outra entre 4,6 e 5,0 kHz. A faixa entre 3,5 e 4,4 kHz é constante, enquanto que a faixa entre 4,6 e 5,0 kHz apresenta ligeiramente modulação ascendente de frequência à medida que os pulsos são emitidos.

O sonograma do canto em "dueto" (Fig. 12-B) apresenta duas notas distintas, sendo que a anterior corresponde à uma nota emitida em canto isolado, porém com duração reduzida à metade (0,4 s). A nota posterior tem duração de 0,5 s e é constituída por cerca de 90 pulsos com espaçamento uniforme; estes pulsos se distribuem em três faixas nítidas: entre 0,1 e 1,2 kHz, entre 2,3 e 5,0 kHz e entre 5,2 e 5,8 kHz. Pulsos com intensidade e distribuição irregulares aparecem na nota posterior, entre 1,3 e 2,2 kHz. Marcas adicionais que aparecem entre 5,7 e 6,3 kHz são devido a sons emitidos por outras espécies.

*Hyla fuscovaria* — O canto é constituído por seqüência de notas semelhantes, que podem ser representadas por "rooom" (características do grupo *rubra*), tanto em cantos isolados como em "duetos". Na organização dos duetos, os sons emitidos são semelhantes, porém o primeiro deles um pouco mais alto, caracterizando

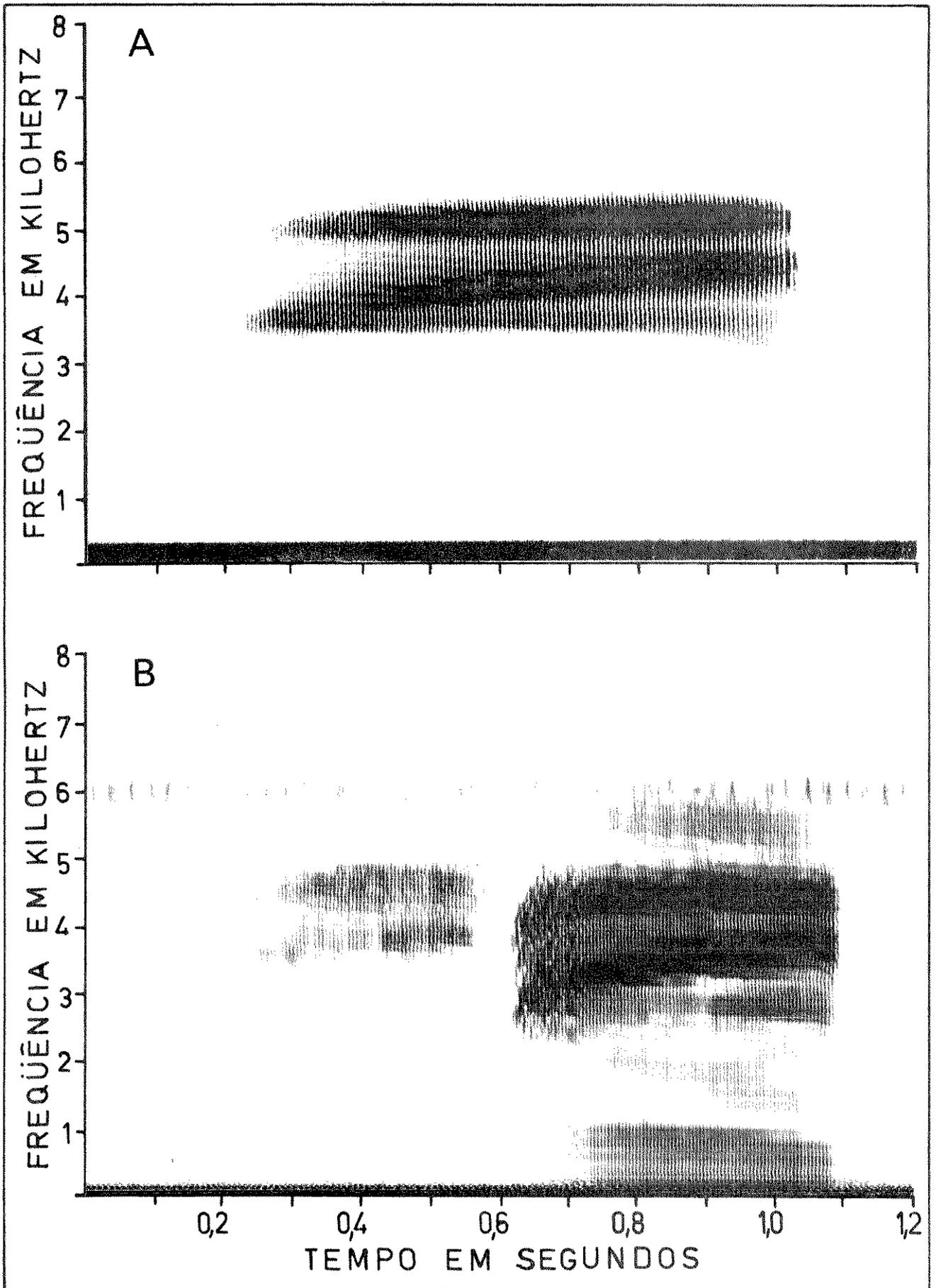


Figura 12 - Sonogramas do canto nupcial de *Hyla fuscomarginata* (ZUEC 4206).  
 Em cima : macho isolado. 02-12-1976, 18:30 h  
 temp. ar: 23°C; da água 21°C  
 Em baixo\*: machos cantando em dueto. 02-12-1976, 18:30 h  
 temp. ar: 23°C; da água 21°C

\*Marcas entre 5,7 e 6,3 kHz representam sons de outro animal.

relação de dominância no "dueto". O espaçamento entre os indivíduos que vocalizavam em "dueto" foi variável de 0,4 a 2,5 m.

O sonograma do canto em "dueto" (Fig. 13) apresenta notas com duração de 0,25 s e constituídas por cerca de 12 pulsos, distribuídos entre 0,4 e 2,9 kHz, sendo que a "frequência dominante" está na faixa entre 0,4 e 1,1 kHz. Alguns pulsos da região mediana da nota continuam até 4,3 kHz. A distância entre a primeira nota do "dueto" e a segunda é de 0,15 s, enquanto que cada "dueto" é separado por cerca de 0,30 s.

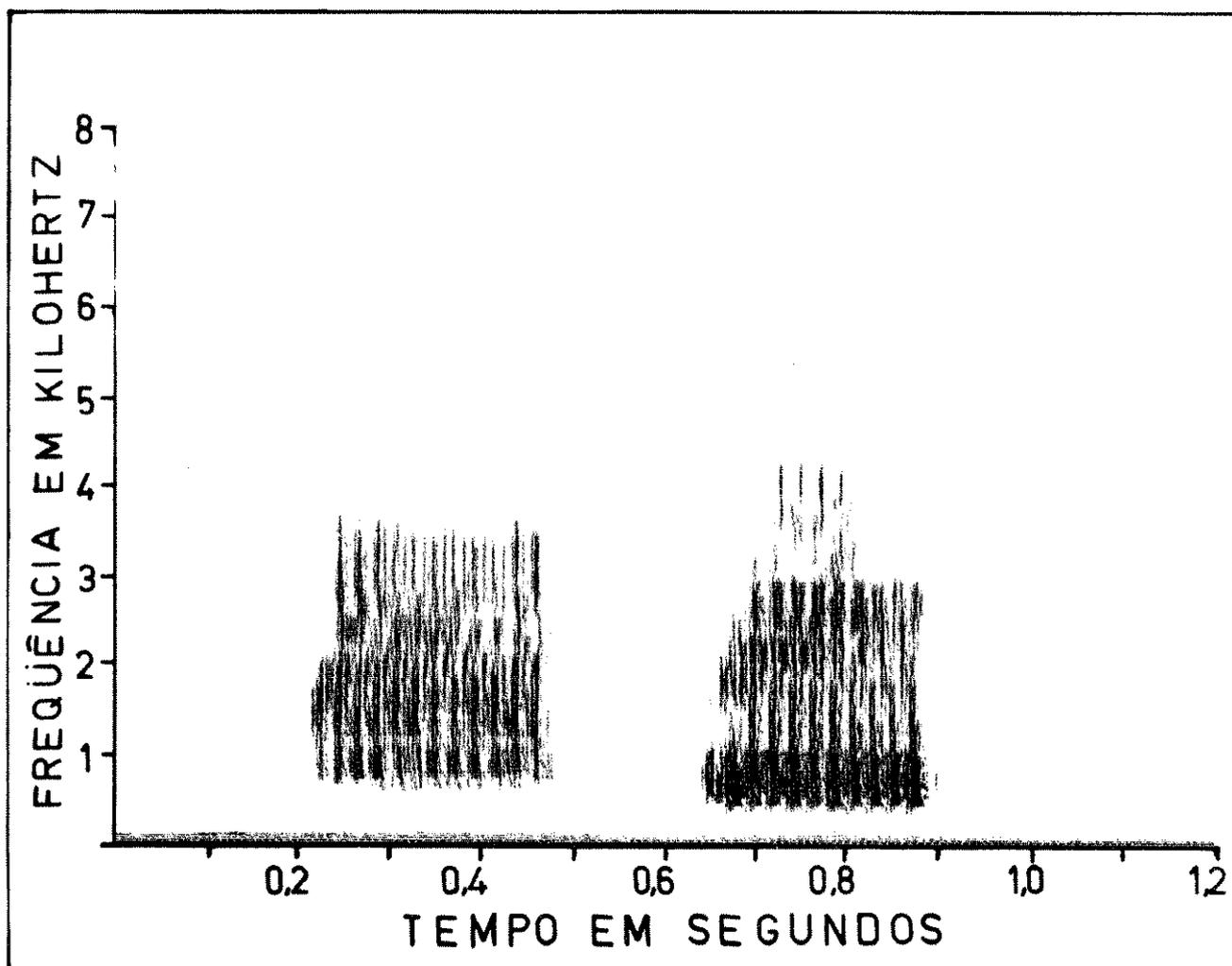


Figura 13 - Sonograma do canto nupcial de *Hyla fuscovaria* (ZUEC 4184)  
Brejo Pompéia, Mun. Campinas, SP.  
06-12-1976  
temp. ar: 25°C; da água 26°C

Os registros sonográficos da primeira nota e da segunda não devem ser comparados entre si, pois durante a gravação os animais estavam a diferentes distâncias do microfone.

*Hyla sanborni* — Não apresentou organização social no canto, sendo que os machos emitem vocalizações isoladas, a despeito da pequena distância que os separa. Além do canto nupcial, são emitidos também "cantos de encontro" ("encounter calls", McDiarmid & Adler, 1974).

O sonograma do canto nupcial apresenta notas semelhantes (Fig. 14-A) emitidas a intervalos regulares de aproximadamente 0,3 s. A "frequência dominante" está entre 4,6 e 5,8 kHz e cada nota é constituída por cerca de 8 pulsos principais, com duração aproximada de 0,06 s ocupando faixa de 3,2 a 6,5 kHz. Além destes pulsos principais, existem outros em número variável, com duração total de 1,2 s, na faixa de 4,6 a 5,6 kHz. Algumas notas apresentam energia também na faixa de 9,8 a 10,8 kHz e 14,8 a 15,8 kHz.

O sonograma do canto de encontro (Fig. 14-B) apresenta uma única nota longa, com duração aproximada de 0,36 s e constituída por cerca de 70 pulsos com espaçamento irregular. A maioria dos pulsos ocupa faixa de 3,0 a 6,0 kHz, com intensidade um pouco acentuada entre 4,8 a 6,0 kHz. Os pulsos emitidos no terço final da nota ocupam faixa de 3,0 a 7,5 kHz.

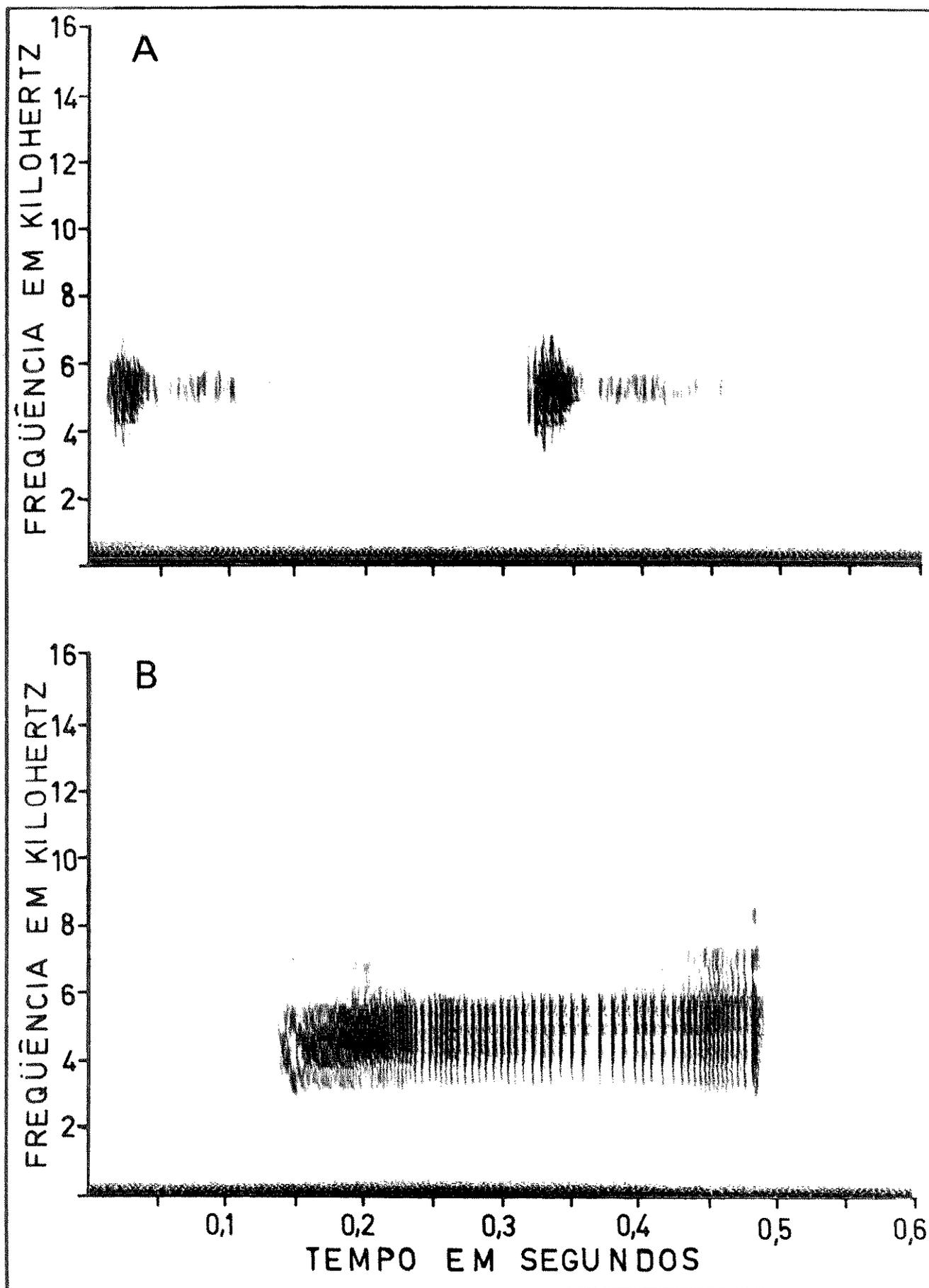


Figura 14 - Sonogramas de vocalizações de *Hyla sanborni* (ZUEC 4183).  
 Em cima : canto nupcial. 02-12-1976, 19:30 h  
 temp. ar: 22°C; da água: 20°C  
 Em baixo : canto "de encontro". 01-10-1977, 21:30 h  
 temp. ar: 20°C; da água: 20°C

O mesmo indivíduo, cujo canto foi analisado na figura 14-A, foi gravado também a uma distância entre 15 e 20 cm. O som, quando gravado a esta pequena distância, apresentou características diferentes daquelas apresentadas quando a gravação da vocalização é feita a uma distância em que a modulação da gravação é regular (abaixo de 0 dB). Um sonograma da vocalização de *Hyla sanborni*, a partir de gravação com modulação acima de 0 dB (Fig. 15), apresenta notas com frequência entre 0,08 e 8,0 kHz e com duração de 0,2 s. A intensidade é mais acentuada em duas faixas de frequência: entre 0,08 e 1,0 kHz e entre 3,5 e 6,0 kHz.

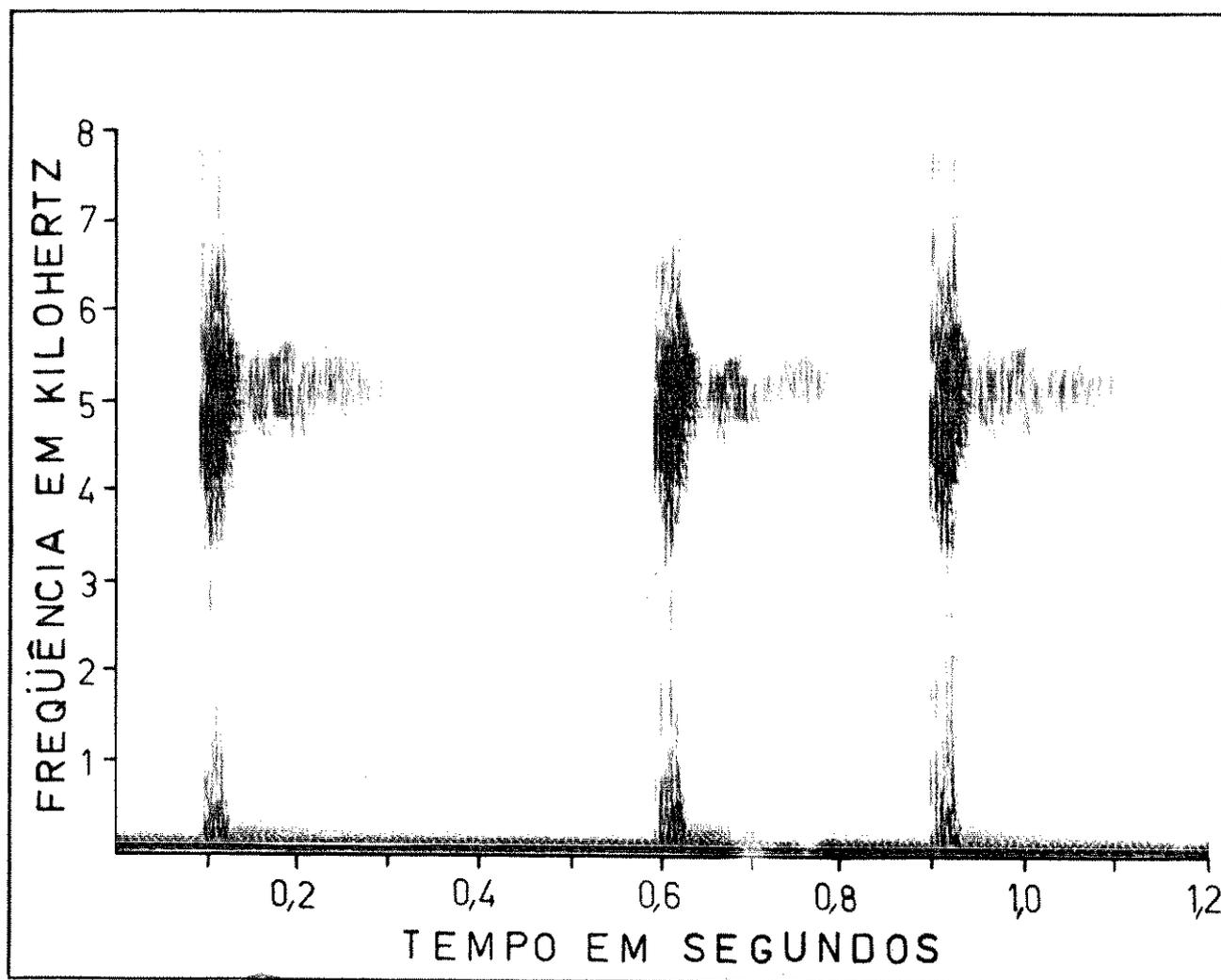


Fig. 15 - Sonograma do canto nupcial de *Hyla sanborni* (ZUEC 4183).  
 "Campus" UNICAMP, Mun. de Campinas, SP.  
 02-12-1976, 19:00 h  
 temp ar: 23 °C; da água: 20 °C.

*Hyla velata* — Não apresentou organização nas vocalizações. Embora os indivíduos se localizassem próximos entre si, cantavam isoladamente, às vezes com sobreposição nas vocalizações. Ao ouvido, o som pode ser representado por "hiiiiic, hiiiiic, hiiiiic, hiiiiic" .

Em diversas noites consecutivas, durante o período de menor atividade reprodutiva, o turno de vocalizações foi iniciado pelo mesmo macho, mas este indivíduo não exercia liderança alguma.

O sonograma do canto nupcial (Fig. 16-A) apresenta notas de estrutura variável, com três faixas principais de freqüência : de 1,5 a 2,4 kHz; de 3,5 a 5,0 kHz e de 6,2 a 7,5 kHz. As notas são constituídas por pulsos não uniformes, com pequena modulação ascendente de freqüência em todas as faixas. A freqüência dominante está entre 3,5 e 5,0 kHz. As notas duram cerca de 0,1 s nas três faixas de freqüência, sendo acrescentadas ainda de diversos pulsos entre 4,3 e 4,8 kHz, os quais duram cerca de 0,15 s em cada nota. O espaçamento entre as notas é irregular.

O sonograma de um canto nupcial de *Hyla minuta*, gravado na localidade tipo (Município de Nova Friburgo-RJ), apresenta seqüência de notas semelhantes entre si (Fig. 16-B), com duração aproximada de 0,2 s e separadas entre si por cerca de 0,8 s. Cada nota é constituída por cerca de 31 pulsos, que se distribuem em três faixas de freqüência; de 0,1 a 0,6 kHz; de 2,2 a 3,1 kHz e 4,4 a 6,2 kHz. Na faixa de freqüência mais alta aparecem alguns pulsos adicionais, entre 5,4 e 6,0 kHz. A " freqüência dominante " está entre 4,8 e 6,2 kHz.

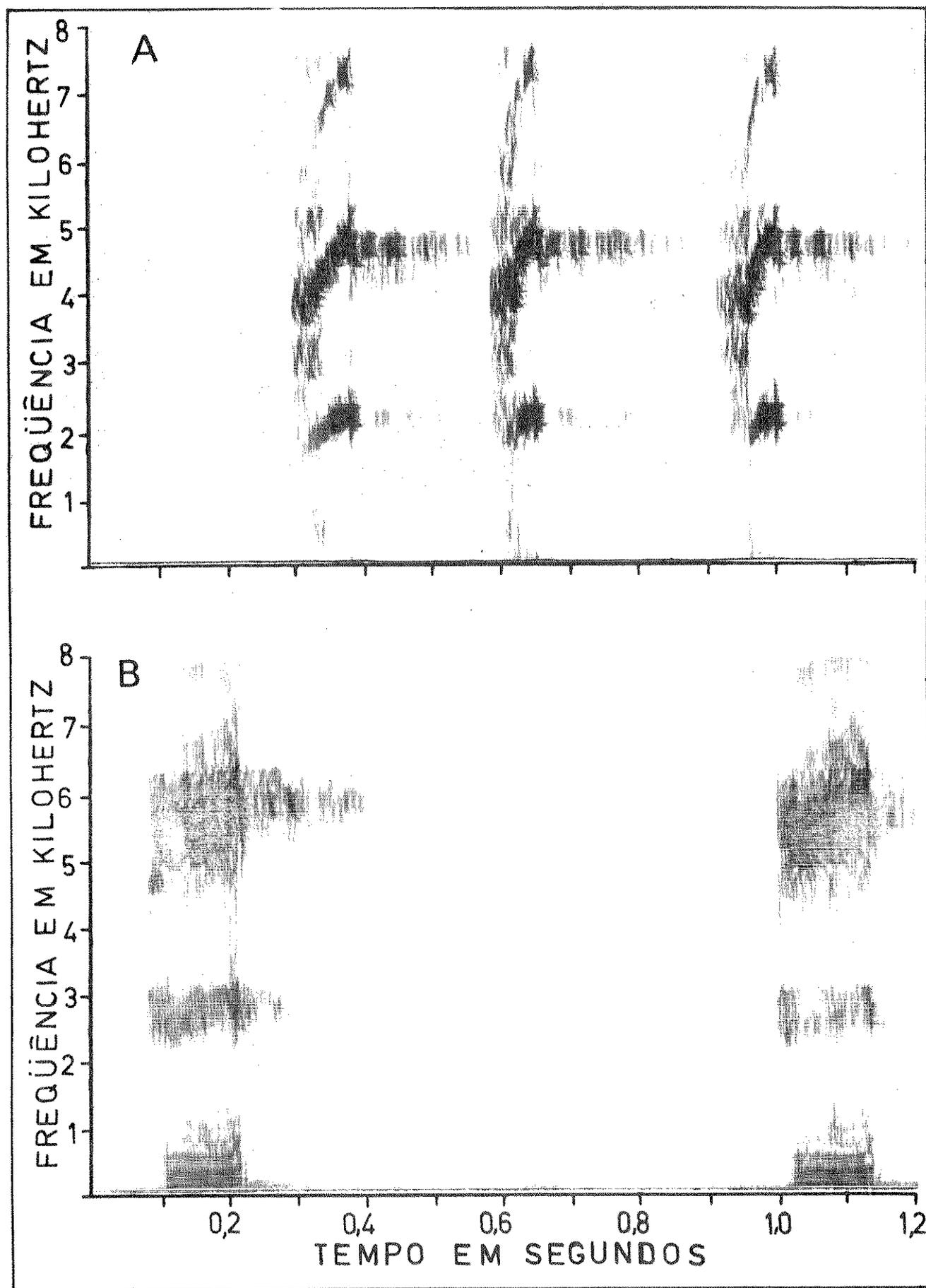


Figura 16 - Sonogramas do canto nupcial de duas espécies de *Hyla*.  
 Em cima : *Hyla velata*. Fazenda Taubatê. 25-11-1976  
 20:30 h temp. ar: 25°C; da água: 24°C  
 Em baixo : *Hyla minuta*. Mun. Nova Friburgo, RJ. 26-01-1978.  
 20:30 h temp. ar: 18°C; da água 17°C

As vocalizações das espécies estudadas apresentam características diferentes com relação à frequência dominante (Fig.17), ritmo de emissão das notas ou, então, diferenças na estrutura física dos sons.

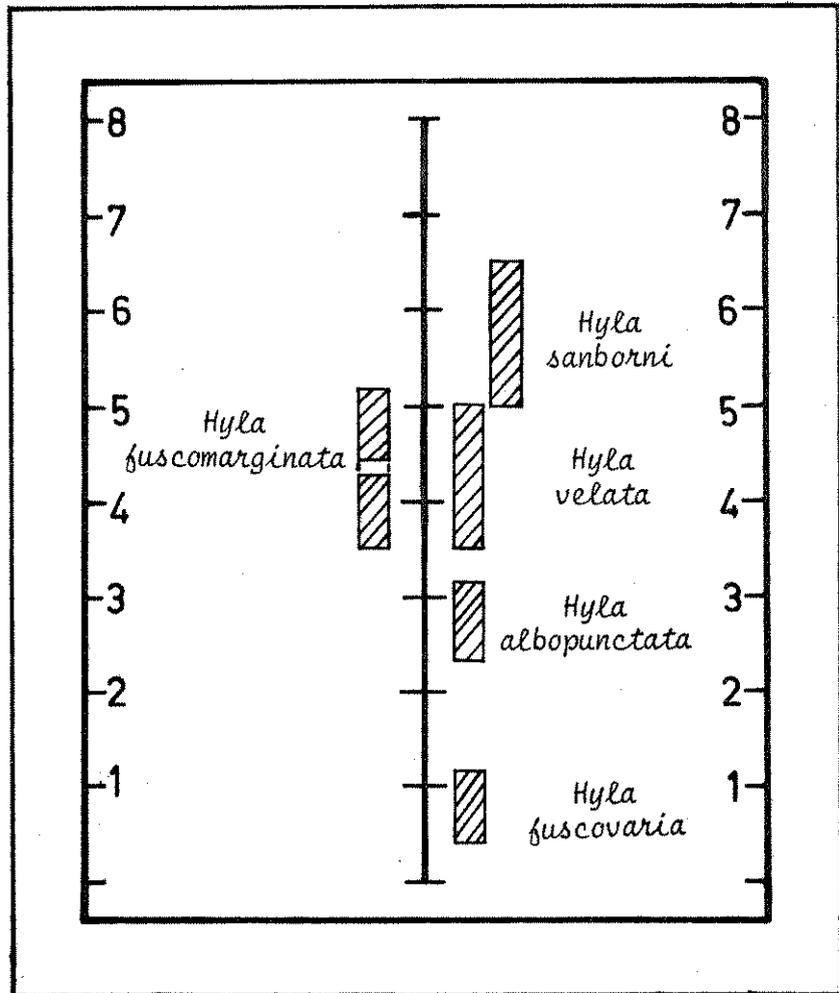


Figura 17 - Frequência dominante no canto nupcial emitido pelas diversas espécies de híldeos da Fazenda Taubaté. A barra vertical indica frequência em kilohertz.

### 5.1.2.3. Funções das vocalizações

Foram realizados experimentos e observações, com objetivo de verificar a reação dos indivíduos às vocalizações de sua própria espécie, com relação ao canto nupcial e, no caso de *Hyla sanborni*, também com relação ao "canto de encontro".

Em uma ocasião foi verificada a reação dos indivíduos no ambiente após emissão do canto de encontro de *Hyla sanborni*. Observações minuciosas em área de aproximadamente 14 m<sup>2</sup> (2,5 m X 5,5 m) permitiram a constatação de 6 indivíduos emitindo o canto nupcial desta espécie, entre 20 e 21 horas. Após este período de observação, a gravação de dois machos emitindo "canto de encontro" foi tocada, em alto nível, durante três minutos. Cinco minutos após o término da emissão das gravações, três machos emitiam "canto de encontro", sendo que um deles estava a 0,4 m e os outros dois a aproximadamente 1,5 m do gravador. Minha interpretação inicial de que este canto teria função territorial foi testada três vezes em áreas com aproximadamente 10 m<sup>2</sup>, nas quais havia uma concentração relativamente alta de *Hyla sanborni*. Nestes locais, às 21 horas, foi derrubada cerca de metade da vegetação que servia como sítio de corte; a derrubada sempre foi precedida por observações durante cerca de 30 minutos, a fim de se assegurar da inexistência de indivíduos emitindo "cantos de encontro" previamente no local. O número de indivíduos emitindo "canto de encontro" foi verificado 15 minutos após o término da derrubada, representando aproximadamente 28% (3 em 11) em 15-09-1978, 16% (3 em 19) em 22-09-1978 e 14% (2 em 14) em 29-09-1978. Um destes indivíduos, que emitia canto de encontro, continuou a emitir o mesmo tipo de canto ao ser deslocado para

outra área natural, onde já havia machos emitindo canto nupcial.

Um casal de *Hyla sanborni* foi coletado em amplexo e transportado no interior de saco plástico contendo água e vegetação do local de coleta. Em laboratório, o casal foi separado duas vezes e voltou a se unir, sempre após a emissão do canto nupcial, com características semelhantes às observadas na natureza. A desova depositada pela fêmea deste casal foi iniciada por volta de meia-noite, quando, então, foram liberados 17 ovos.

Também em laboratório, um macho e uma fêmea madura de *Hyla sanborni* foram mantidos separados no interior de diferentes sacos plásticos contendo um pouco de água. Ao ouvir a vocalização do macho, a fêmea inicialmente levanta a cabeça, estica os membros anteriores e, logo em seguida, volta-se em direção à fonte do som, permanecendo quieta ou saltando diversas vezes naquela direção. A reação do macho às vocalizações de sua própria espécie também foi testada. Indivíduos recém-coletados foram mantidos isolados, em sacos plásticos contendo água, e o comportamento foi observado após emissão de gravações de sua própria vocalização à distância de 50 cm. Dentre cinco indivíduos testados, três deles não apresentaram reação perceptível, um deles passou a emitir canto nupcial e o outro passou a emitir canto nupcial somente após emitir três "cantos de encontro".

Um casal de *Hyla velata* foi mantido separado em saco plástico contendo água e a reação da fêmea à vocalização do macho foi semelhante à descrita para *Hyla sanborni* nas mesmas condições. Os machos ativos de *Hyla velata*, quando recém-coletados, permaneceram aparentemente indiferentes às suas próprias vocalizações e às vocalizações de *Hyla minuta*, gravadas em Nova Frisburgo. Também as fêmeas testadas não apresentaram reação às

gravações de *Hyla minuta* de Nova Friburgo.

A reação de *Hyla albopunctata* à emissão da gravação de seu próprio canto à distância aproximada de 50 cm consistiu inicialmente de silêncio; porém, após cerca de três minutos ouvindo sua própria vocalização, o macho passou a emitir sequências de 3 a 4 notas semelhantes à terceira nota do seu canto nupcial.

Não foram testados *Hyla fuscomarginata* nem *Hyla fuscovaria*.

### 5.1.3. Acasalamento

Foram observados casais já formados em amplexos do tipo axilar, em todos os hilídeos encontrados no local de estudo. Porém em apenas uma oportunidade foi encontrada desova, de *Hyla velata*, na área em que o casal havia sido observado previamente.

O único acasalamento observado na natureza ocorreu entre um casal de *Hyla sanborni*, às 22 horas do dia 10 de setembro de 1977. Através de saltos curtos e compassados, a fêmea aproximou-se de um macho que emitia vocalização à altura aproximada de 25 cm, sobre folha de *Cyperus* sp. Quando a fêmea estava à distância aproximada de 5 cm, sobre outro ramo da mesma espécie vegetal, o macho voltou-se para ela, emitindo vocalizações mais frequentes e, aparentemente, mais altas. A fêmea, então, permaneceu quieta, voltada para o macho, durante cerca de 10 minutos, até que este saltou para o mesmo ramo, pouco acima do local em que a fêmea se encontrava, voltado em direção da fêmea. Poucos minutos após, a fêmea subiu alguns passos, até cerca de 5 cm do macho e parou. Neste instante, o macho deslocou-se rapidamente e se acomodou sobre a fêmea, na posição característica do amplexo axilar.

Amplexo entre casal de *Hyla velata* foi observado, em laboratório, uma única vez. Nesta ocasião, a seqüência de eventos foi semelhante à descrita para *Hyla sanborni* na natureza, porém o macho só se deslocou em direção à fêmea após ser tocado levemente por ela.

Casais de diversas espécies foram observados, em amplexo, em locais diferentes do sítio de canto mais freqüente, sugerindo que, desde o momento do amplexo até o momento da desova, há deslocamentos freqüentes.

#### 5.1.4. Interações sociais

Todas as espécies de hílídeos estudadas apresentaram congregação para a reprodução, que foi caracterizada pela afluência de machos ativos aos sítios da corte e oviposição, localizados em determinados tipos de ambientes que permitem o desenvolvimento de suas larvas. Durante a congregação, foram observadas interações intra-específicas e inter-específicas.

A principal característica das interações intra-específicas foi o espaçamento entre os indivíduos, que pode assumir um caráter de território quando ocorre defesa ativa da área, através de combates físicos ou vocalizações. Territorialidade foi constatada entre os machos de *Hyla sanborni* e de *Hyla velata*, enquanto que nas outras espécies foi constatado espaçamento entre os indivíduos, mas não foi possível demonstrar o caráter de territorialidade neste comportamento.

Os micro-ambientes ocupados como principal sítio de corte e oviposição foram diferentes entre as diversas espécies.

*Hyla albopunctata* — Na época em que machos desta espécie iniciaram vocalizações (agosto de 1977), havia apenas três indivíduos ativos e a distância entre eles foi superior a 50 m. Duas semanas após, estes mesmos indivíduos estavam vocalizando na área próxima à nascente principal do riacho, mantendo entre eles distância não superior a 10 m. Oito semanas após o início do período de vocalizações, foram localizados 18 indivíduos ativos em uma noite, sendo oito deles na vegetação em torno de uma poça existente na região mediana do riacho; dentre os três indivíduos encontrados em locais diferentes durante a primeira semana do período de vocalizações, dois deles estavam entre os oito agrupados na poça referida, enquanto que o terceiro indivíduo ainda permanecia vocalizando próximo à nascente principal do riacho.

*Hyla fuscomarginata* — O número de machos desta espécie que emitiam vocalizações foi bastante variável. Logo após as grandes chuvas de novembro de 1977, cerca de 25 indivíduos foram encontrados coaxando na vegetação marginal ou do interior da poça temporária principal. O espaçamento entre eles foi bastante variável, em torno de 20 cm entre indivíduos que coaxavam em "dueto". Entre indivíduos que vocalizavam isoladamente e entre aqueles que participavam de "duetos" diferentes, foi verificada distância em torno de 60 cm.

*Hyla fuscovaria* — Nas poucas vezes em que indivíduos desta espécie coaxaram na área de estudo, apresentaram cantos isolados e em duetos, mas não foram obtidos dados sobre o espaçamento entre os indivíduos ativos.

*Hyla sanborni* —Apresentou espaçamento relativamente pequeno, tanto na lagoa permanente, como na poça temporária, e em algumas ocasiões foram observados combates físicos entre indivíduos desta espécie. Estes combates eram mais frequentes no início da noite em poças temporárias e logo após chuva suficiente para acumular água nestas poças por algum tempo. Comumente, a água acumulada nestas poças temporárias não permanecia durante o tempo necessário para esta espécie terminar seu desenvolvimento larvário.

A defesa de território observada entre machos de *Hyla sanborni* consiste inicialmente na emissão do "canto de encontro", um tipo de vocalização diferente das vocalizações mais frequentes (canto nupcial) e que é caracterizado por notas pulsadas emitidas em frequência alta. A distância entre os machos, quando iniciavam o "canto de encontro", foi bastante variada, desde 20 até 60 cm, em condições naturais. Por outro lado, diversas vezes eram emitidas vocalizações admitidas como canto nupcial, quando a distância entre os indivíduos era inferior a 10 cm. Caso um indivíduo invasor de território se afaste da área defendida, o defensor do território volta a emitir seu canto mais frequente. Se um invasor continua a emitir seu canto nupcial ou, então, passa a emitir "canto de encontro", o defensor da área volta-se para o invasor e o agride. Todas as 62 agressões observadas foram precedidas pela emissão do "canto de encontro". Apenas um dos indivíduos envolvidos na agressão, ou ambos, além do "canto de encontro", apresentaram movimentos de impaciência ("jerky motions"), feitos principalmente com os membros anteriores, acompanhados de deslocamentos, até que os animais se defron

tem. Após este encontro inicial, os machos se atracam (Fig. 18), até que um deles se desprenda do ramo em que se encontra. A luta pode demorar até 20 minutos e, eventualmente, ser recomeçada di versas vezes pelo retorno do macho já expulso. Nos casos em que o defensor se dirige a um invasor que não esteja emitindo voca lizações, este último sempre é expulso sem luta.



Figura 18 - Aspecto de um dos momentos da luta entre machos de *Hyla sanborni*, mostrando dois indivíduos atracados.

A sequência de eventos era relativamente constante (Fig. 19), embora certos passos pudessem ser omitidos em alguns combates.

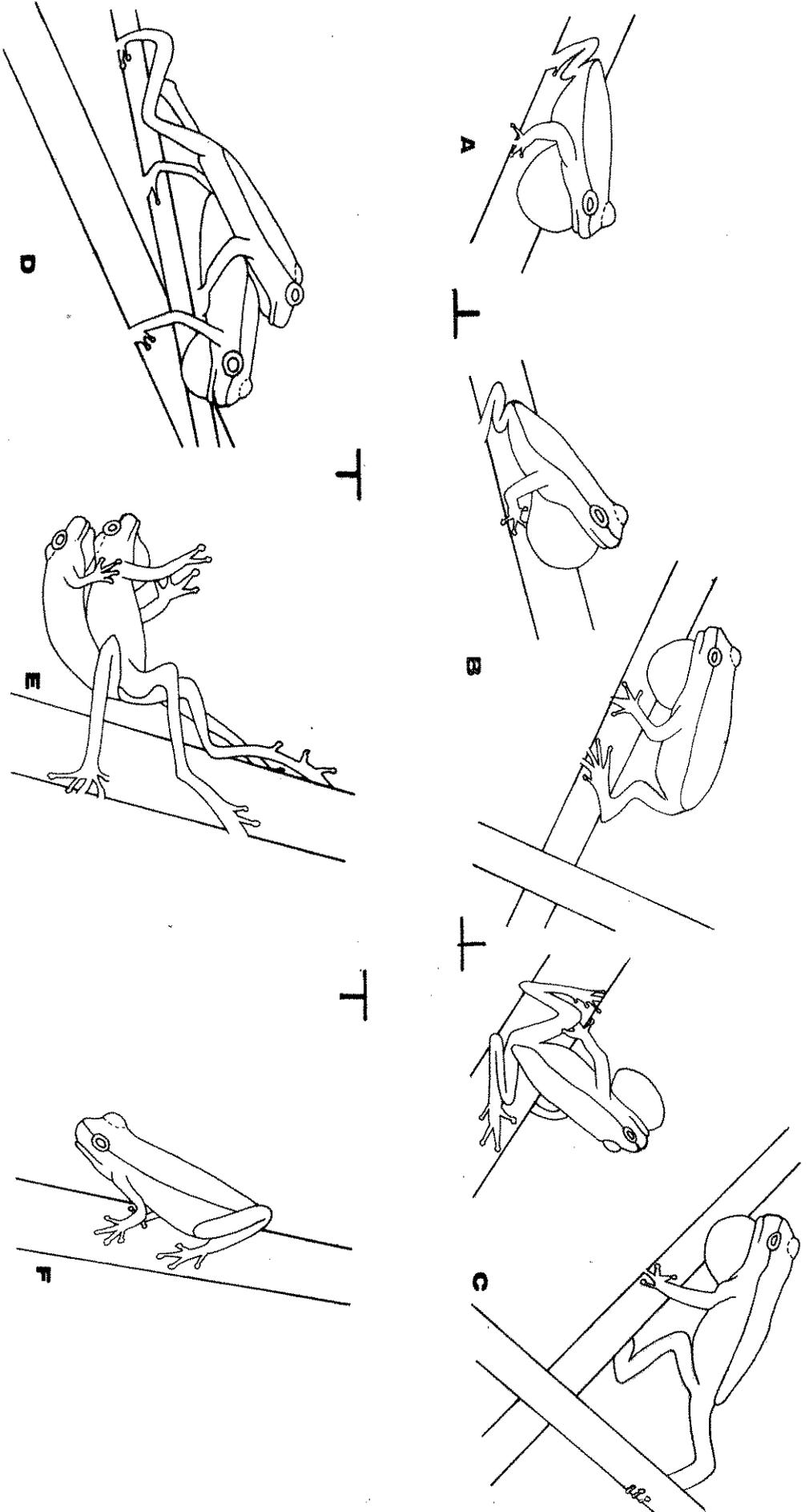


Figura 19 - Seqüência comportamental no decorrer de um combate territorial entre dois machos de *Hyla sabbornii*.  
 A- Macho ao emitir canto nupcial; B- Macho invasor (à direita) chega ao território; C- Confronto inicial, com vocalizações; D- O defensor agarra e empurrando o invasor; E- Defensor e invasor atarracados; F- Apenas um indivíduo permanece no local disputado.

*Hyla velata*—A localização dos indivíduos desta espécie no sítio de corte foi acompanhada no período de maio a agosto de 1977, que correspondeu à época mais fria e seca do ano. Neste período, durante a emissão do canto nupcial, os machos mantiveram entre si espaçamento variado, de 8 a 60 cm. Alguns deles, que podiam ser individualizados através de suas marcas naturais, ocuparam o mesmo sítio de corte por diversas noites consecutivas (Fig. 20).

Não foi observado nenhum combate físico entre indivíduos desta espécie, mas, em uma ocasião, observei um breve combate inter-específico. Um macho de *Hyla sanborni*, emitindo "canto de encontro" e exibindo movimentos de impaciência, aproximou-se de um macho de *Hyla velata* e tocou sua narina com um dos membros anteriores. Imediatamente este indivíduo agredido tocou a região interocular do agressor com sua pata anterior dianteira. O macho de *Hyla sanborni* permaneceu próximo ao outro macho, quieto, sem emitir vocalização alguma durante cerca de 10 minutos e depois afastou-se, ainda emitindo "canto de encontro".

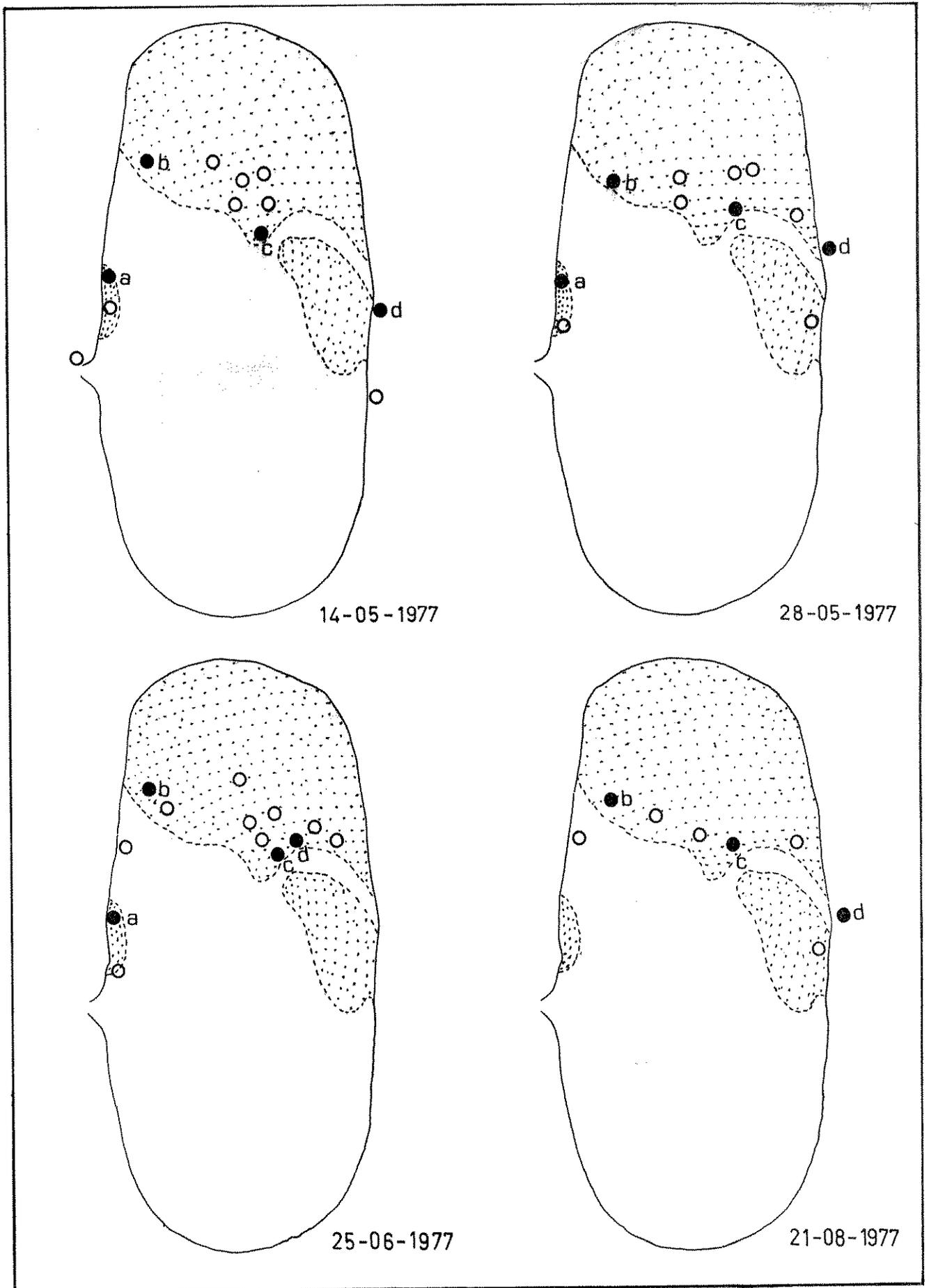


Figura 20 - Localização dos machos de *Hyla velata* na lagoa permanente, em épocas diversas. símbolos cheios: animais individualizados, por marcas naturais; símbolos ocios : animais não individualizados. A área pontilhada representa a cobertura vegetal.

## 5.2. Desovas e Girinos

*Hyla albopunctata* — A desova desta espécie é depositada em uma única camada flutuante, em geral circular, com diâmetro em torno de 15 cm e constituída por cerca de 860 ovos. Em média, o ovo tem 1,8 mm de diâmetro e a sua cápsula externa tem 3,2 mm; apresenta dois polos distintos, sendo que o polo animal é escuro e fica voltado para cima.

O complemento total, verificado em duas fêmeas maduras recém-fixadas, foi de 890 e de 852 óvulos. Uma única fêmea, obtida em agosto de 1977, portanto fora de temporada de reprodução desta espécie, não apresentava óvulos desenvolvidos.

Na natureza, apenas duas desovas foram localizadas, estando uma delas exposta diretamente ao sol, em lagoa permanente e a outra sob troncos no riacho (Fig. 9). Três casais recém coletados durante o pico da época reprodutiva (final de março de 1978) foram mantidos juntos em terraquário, mas não houve desova.

As larvas desta espécie não foram ainda descritas (Ceil, 1980), razão pela qual a descrição é feita aqui.

Um girino de *Hyla albopunctata* típico (Fig. 21), no estágio 37, apresenta aspecto característico de "girino de poça" (Duellman, 1970); mede cerca de 50 mm, com o corpo ocupando cerca de 3/10 deste total. A cauda tem sua maior altura (9,3 mm) no terço anterior e se estreita regularmente, terminando em ponta fina, sem flagelo.

O corpo, visto de cima, é ovóide, com a metade posterior pouco mais larga que a anterior; visto de lado é alongado, com a par

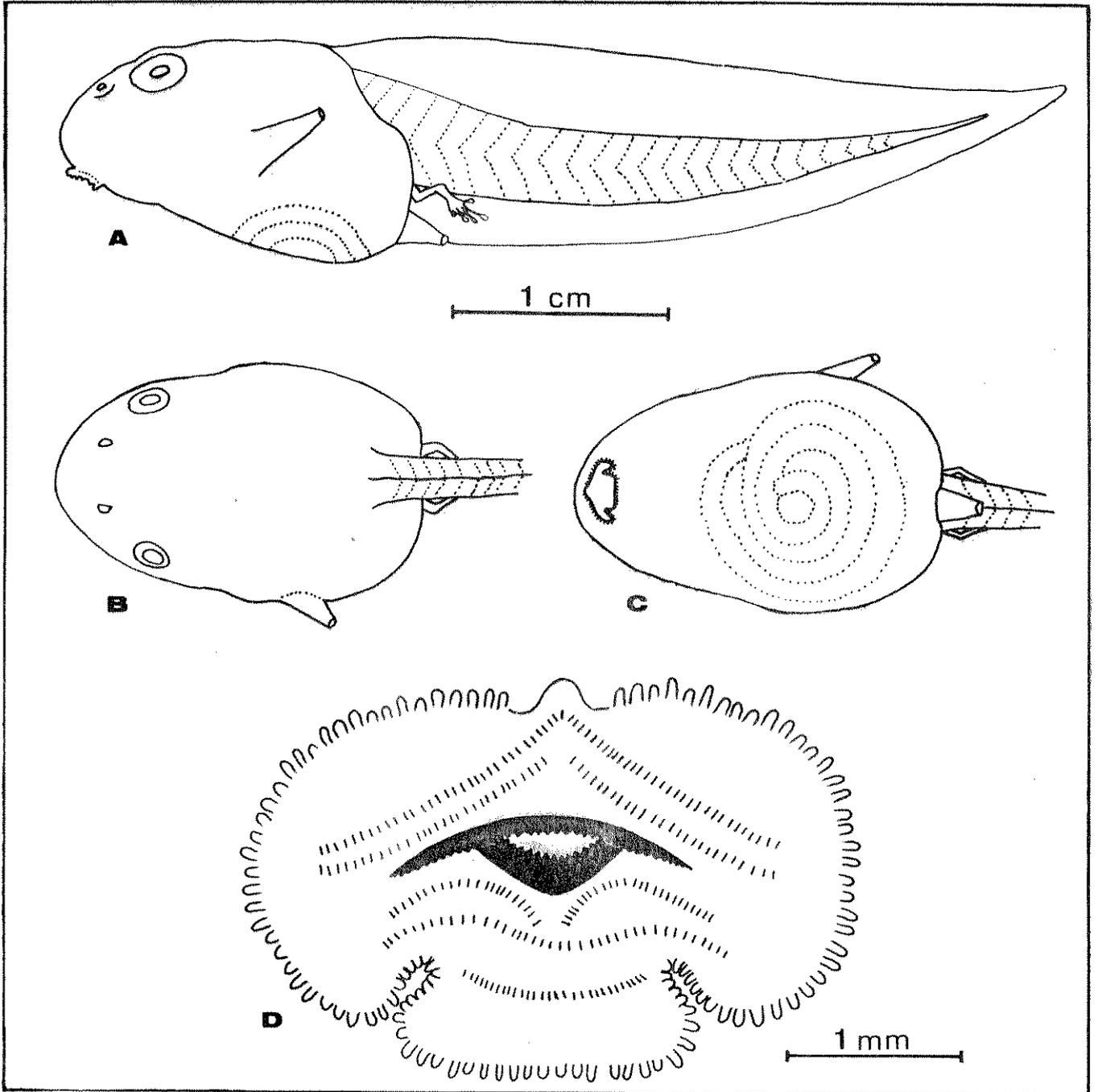


Figura 21 - Girino de *Hyla albopunctata*. A- vista lateral; B- vista dorsal; C- vista ventral; D- detalhe da boca.

te anterior arredondada e a posterior pouco truncada. Tem altura máxima de 8 mm, localizada no plano do espiráculo.

Os olhos são grandes (1,9 mm), porém menores que a distância interocular (2,7 mm) e com localização súpero-lateral. Espiráculo longo, lateral, pouco abaixo da linha mediana do corpo. Tubo anal em posição mediana. Narinas em posição dorsal, localizadas na região mediana, entre a extremidade anterior e os olhos, distando destes cerca de 1 mm. Apresenta saliência escura, que avança no sentido do centro do corpo para o centro da narina.

Boca de tamanho regular, alongada transversalmente, com lábios margeados por uma única fileira de papilas, exceto na porção mediana superior. O bico é formado por duas peças pequenas, finamente serrilhadas nos bordos; a superior é relativamente fina e levemente arqueada; a inferior é mais larga e recurva da em ângulo obtuso. As séries de denticulos supra-labiais são em número de duas, sendo a externa contínua e a interna interrompida na região mediana. As séries infra-labiais são em número de três, sendo apenas a interna interrompida; a externa ocupa posição central e tem apenas metade do comprimento das demais.

Em vida, a coloração do dorso é amarelada com tons escuros, enquanto que na região anterior marginal e ao redor do espiráculo não há tons escuros. Os lados são escuros, com tons amarelados na parte superior e pontuações brancas irregulares próximas ao ventre. No ventre, junto à boca, destacam-se pontuações brancas sobre fundo escuro; a coloração que predomina na região mediana é branca irisada, determinada pela concentração das pontuações brancas em forma de manchas irregulares; pele trans

parente na parte que recobre o intestino. A porção muscular da cauda apresenta manchas escuras de formas variadas, principalmente na porção posterior; no terço anterior ocorre uma estria escura em posição mediana longitudinal; na área acima da estria longitudinal, sobressaem tons levemente avermelhados. A íris é predominantemente escura, porém com tons amarelos acentuados no bordo interno, que delimita o cristalino.

Larvas fixadas em formalina a 10% perdem o colorido contrastante, permanecendo um fundo amarelo escuro, quase uniforme, tanto no corpo como na cauda. No ventre, a transparência é acentuada e as pontuações brancas da região mediana tornam-se quase imperceptíveis.

Estes girinos desenvolvem-se principalmente nas poças de pouca profundidade, formadas em riachos permanentes (Fig. 9), embora possam ser encontrados também em lagoas relativamente grandes e em alagados. Demoram cerca de dez meses para completar o período de vida aquática (Fig. 22), apresentando desenvolvimento lento no final da fase embrionária e início da fase larvária, época que coincide com os meses mais frios do ano.

No conteúdo intestinal das larvas de *Hyla albopunctata*, foram encontradas muitas algas filamentosas, diatomáceas e grãos de areia.

*Hyla fuscomarginata* — Foi encontrada uma única desova desta espécie, constituída por 226 ovos já embrionados, dispersos no fundo ou aderidos a ramos de vegetação aquática de poça temporária. Em média, o ovo tem 0,7 mm de diâmetro e é envolto por duas cápsulas gelatinosas, sendo a interna de 1,1 mm de diâmetro e a externa de 1,8 mm. Apresenta dois pólos simétricos, sen

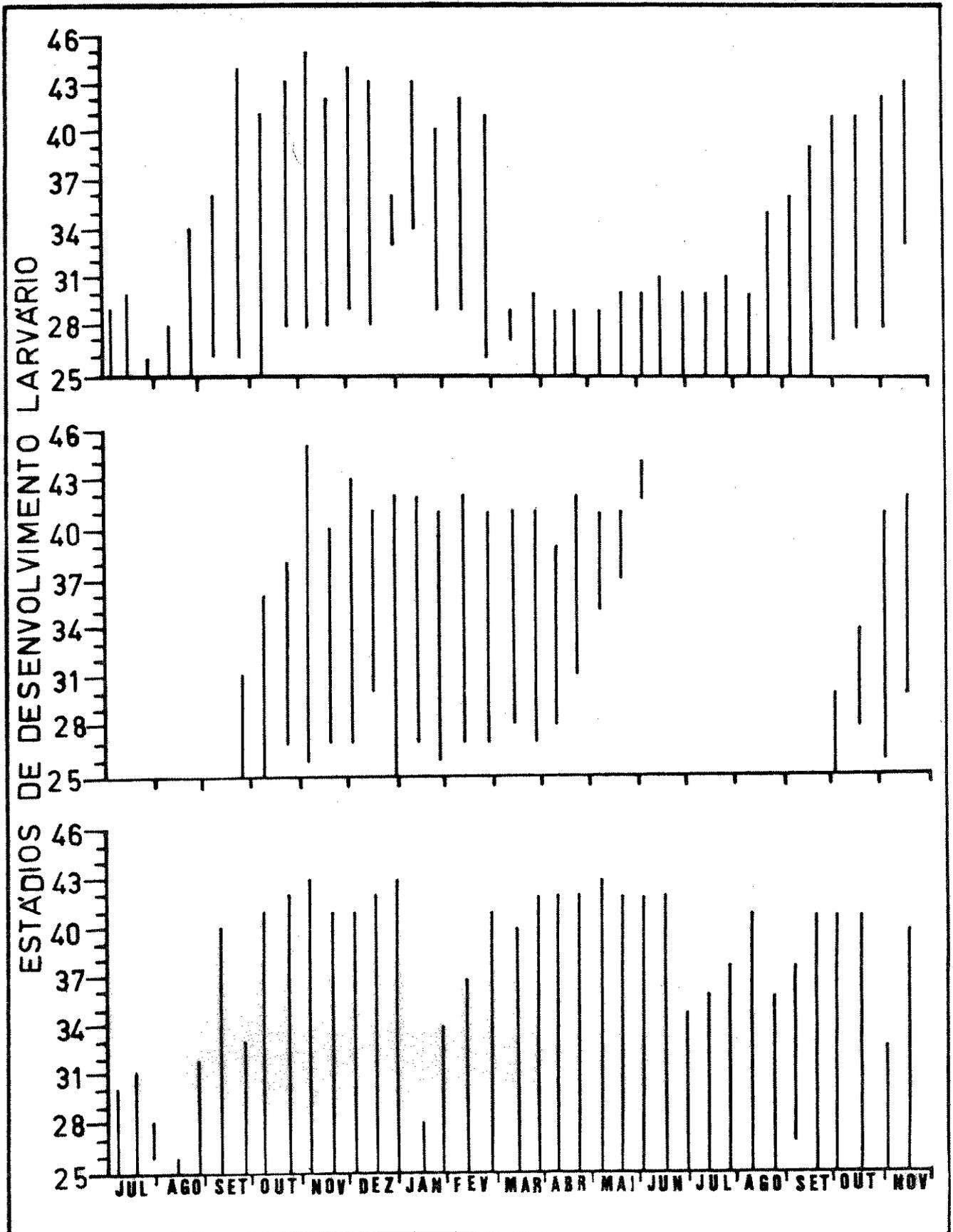


Figura 22 - Estádios larvários, mínimo e máximo, amostrados quinzenalmente em todos os ambientes, entre julho de 1977 a novembro de 1978.  
 Em cima : *Hyla albopunctata*  
 No meio : *Hyla sanborni*  
 Em baixo : *Hyla velata*

do que o vegetativo é branco e o animal verde claro.

As características dos girinos desta espécie são semelhantes às de *Hyla parkeri* Gaige, 1929, descritas por Vizotto (1967), porém com cauda um pouco mais alta e com a terceira fileira de dentículos córneos inferiores (3<sup>a</sup> I) semelhante às demais fileiras inferiores.

Girinos de *Hyla fuscomarginata* foram encontrados somente em poças temporárias, localizados próximo à superfície da água, nos locais mais profundos e com vegetação aquática rala ou sem vegetação. A ocorrência das larvas desta espécie nas amostragens foi muito irregular, de maneira que não foi possível estimar o tempo de duração de sua fase aquática na natureza.

No conteúdo intestinal dos girinos de *Hyla fuscomarginata* foram encontradas muitas algas verdes (Chlorophyceae) unicelulares, muitos grânulos de areia, poucos detritos vegetais e poucas diatomáceas.

*Hyla sanborni* — A desova desta espécie é flutuante, solta ou ancorada a ramos da vegetação aquática, constituída por grupos de 11, 17, 20 ou 25 ovos, perfazendo o total de aproximadamente 110 ovos (104 a 115); algumas desovas apresentaram cerca de 150 ovos (142 a 153). Em média, o ovo tem 1,1 mm de diâmetro e é envolto por uma única cápsula gelatinosa, com diâmetro em torno de 1,9 mm; apresenta dois pólos distintos, sendo que o vegetativo, voltado para baixo, é branco e o animal, para cima, é preto com uma pontuação branca na região central.

O complemento total verificado em quatro fêmeas maduras recém-fixadas foi de aproximadamente 150 óvulos (140-164). Durante o período de reprodução, algumas fêmeas recém-coletadas tinham óvulos maduros em apenas um dos ovários, ao mesmo tempo em

que os óvulos do outro ovário tinham sido eliminados. Em um único caso, ainda, havia apenas parte de um dos ovários, que apresentava 25 óvulos bem desenvolvidos.

Na natureza, as desovas foram localizadas em ambientes permanentes e em ambientes temporários, sendo mais frequentes naqueles permanentes com água parada. Casais coletados durante a época de reprodução, comumente, desovam em sacos plásticos contendo água, com índice médio de fecundação de 97%.

Após a fecundação, o pólo animal torna-se totalmente escuro, enquanto o vegetativo continua branco até cerca de 20 horas após a oviposição, quando, então, os ovos tornam-se totalmente escuros. Os girinos desta espécie também são totalmente escuros nos primeiros estádios e, à medida em que se desenvolvem, tornam-se amarelados com faixas longitudinais creme. Cerca de 80 horas após a oviposição, os embriões eclodem e nadam em direção ao fundo do recipiente.

Um macho mantido no interior de saco plástico de 25 cm X 35 cm foi capaz de fertilizar desovas de uma fêmea por noite em três noites consecutivas. Porém, a porcentagem de fertilização foi menor a cada noite (97%, 85% e 63%, respectivamente).

Os girinos de *Hyla sanborni* por mim estudados apresentam exatamente as mesmas características e proporções citadas por Bokermann (1963) para larvas referidas como *Hyla nana* Boul., 1889.

Os girinos foram encontrados tanto no fundo de ambientes permanentes, como no fundo de pequenas poças temporárias, sempre localizados entre as raízes ou ramos da vegetação aquática. A duração da fase aquática é de aproximadamente 40 dias em

ambiente permanente (Fig. 22) e 35 dias em ambiente temporário (Fig. 23). Foram encontrados nas pequenas poças temporárias sempre que houve chuva suficiente para acumular água; porém, em duas ocasiões ocorreu evaporação total da água disponível nessas poças, fazendo com que morressem todas as larvas que aí se desenvolviam.

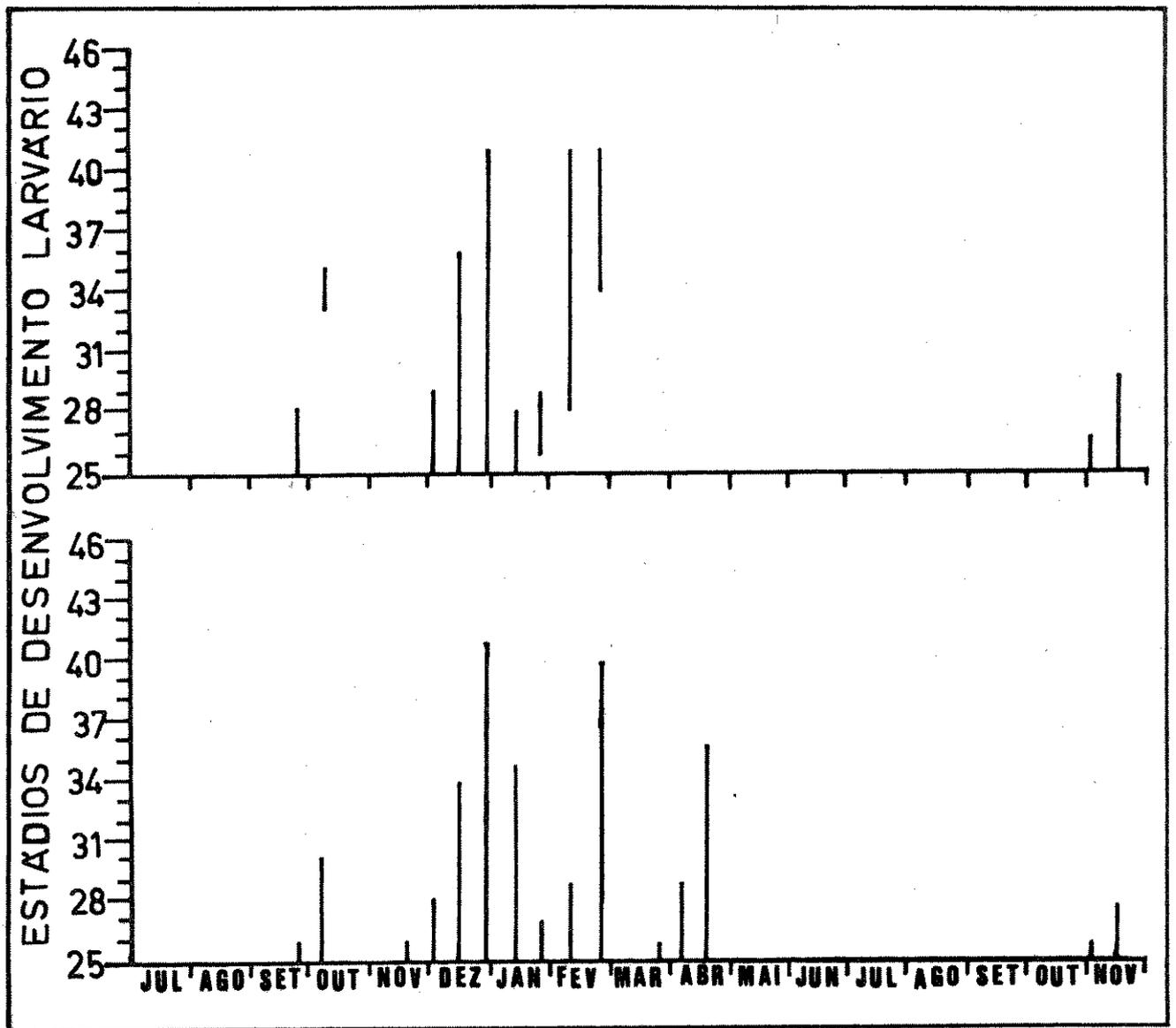


Figura 23 - Estádios larvários, mínimo e máximo, amostrados quinzenalmente, somente em poças temporárias, entre julho de 1977 e novembro de 1978.

Em cima: *Hyla sanborni*

Em baixo: *Hyla velata*

No conteúdo intestinal das larvas de *Hyla sanborni* foram encontrados muitos micro-crustáceos, poucas diatomáceas e grãos de areia.

*Hyla velata* — Apresenta desova submersa logo abaixo da superfície (Fig. 9), sempre ancorada em raízes ou ramos de vegetação aquática; constituída por grupos de 30, 32 ou 38 ovos, fazendo total médio de 212 ovos por desova. Estes ovos têm diâmetro em torno de 1,2 mm e são envolvidos por cápsulas com diâmetro médio em torno de 1,8 mm; apresentam dois pólos distintos, sendo que o escuro (animal) ocupa 1/3 do óvulo e o branco (vegetativo) representa 2/3.

O complemento total, verificado em 4 fêmeas maduras, foi de aproximadamente 246 óvulos (233, 245, 250 e 259).

Na natureza, as desovas foram encontradas em todos os tipos de ambiente onde houvesse água suficiente para abrigar os girinos; mas foram mais comuns em ambientes permanentes de água parada ou com correnteza muito fraca.

Casais coletados durante a época de reprodução comumente desovam em sacos plásticos contendo água, com índice de fecundação em torno de 98%. Machos mantidos no interior de sacos plásticos de 25 cm X 35 cm fecundaram desovas uma única vez, mesmo quando fêmeas maduras eram ajuntadas a eles nas noites seguintes ao acasalamento.

As larvas aqui referidas como *Hyla velata* correspondem à descrição de Bokermann (1963) para *Hyla minuta* procedentes de Campo Grande, Estado de São Paulo. Girinos de *Hyla velata* se desenvolvem tanto em ambiente permanente (Fig. 22) como em tem

porário (Fig. 23), nos quais permanecem cerca de 40 dias até que a metamorfose seja completada. Em meados de outubro de 1977 e fins de abril de 1978, as poças temporárias secaram totalmente, fazendo com que morressem todas as larvas desta espécie que aí se desenvolviam.

Larvas de *Hyla velata* são encontradas em maior número nos ambientes permanentes, em locais relativamente profundos e com pouca vegetação aquática, onde elas se deslocam próximo à superfície da água. Na poça temporária maior, foi verificado que os girinos menores ficam próximos à margem da poça, enquanto que girinos maiores são mais freqüentes nos locais mais profundos.

No conteúdo intestinal dos girinos de *Hyla velata* foram encontradas muitas algas filamentosas, poucas diatomáceas, detritos de vegetais e, eventualmente, traquéia de insetos.

### 5.3. Fatores Climáticos

Dentre os diversos fatores climáticos que podem influenciar o comportamento dos anfíbios anuros, foram analisados aqueles referidos na literatura como os mais importantes para as vocalizações e para a reprodução.

Chuva — Apresentou características semelhantes durante as duas temporadas reprodutivas (Fig. 24). Em 1977 as chuvas com maior precipitação começaram mais cedo (final de agosto) após inverno seco, enquanto que, em 1978, as chuvas com maior precipitação, começaram mais tarde (meados de outubro), após inverno relativamente úmido. A principal diferença verificada entre as duas temporadas ocorreu no mês de setembro, que foi chuvoso em 1977 e seco em 1978. Além disso, as chuvas foram mais frequentes e mais intensas em 1977 do que em 1978.

Pressão barométrica — Foi relativamente estável (Fig. 24), em torno de 707 mm Hg e com amplitude variável entre 701,2 e 712,9 mm Hg. Em geral, houve clara relação entre a diminuição da pressão atmosférica e a subsequente precipitação pluviométrica, que chegou ao máximo de 63 mm de chuva após queda de 5 mm Hg na pressão durante cinco dias. Em seguida houve uma rápida ascensão, quando, então, a pressão atingiu o máximo observado (712,9 mm Hg) durante o período analisado. Estas rápidas oscilações levaram à queda de aproximadamente 65 mm de chuva durante o mês de julho, o que é incomum para esta região nesta época do ano.

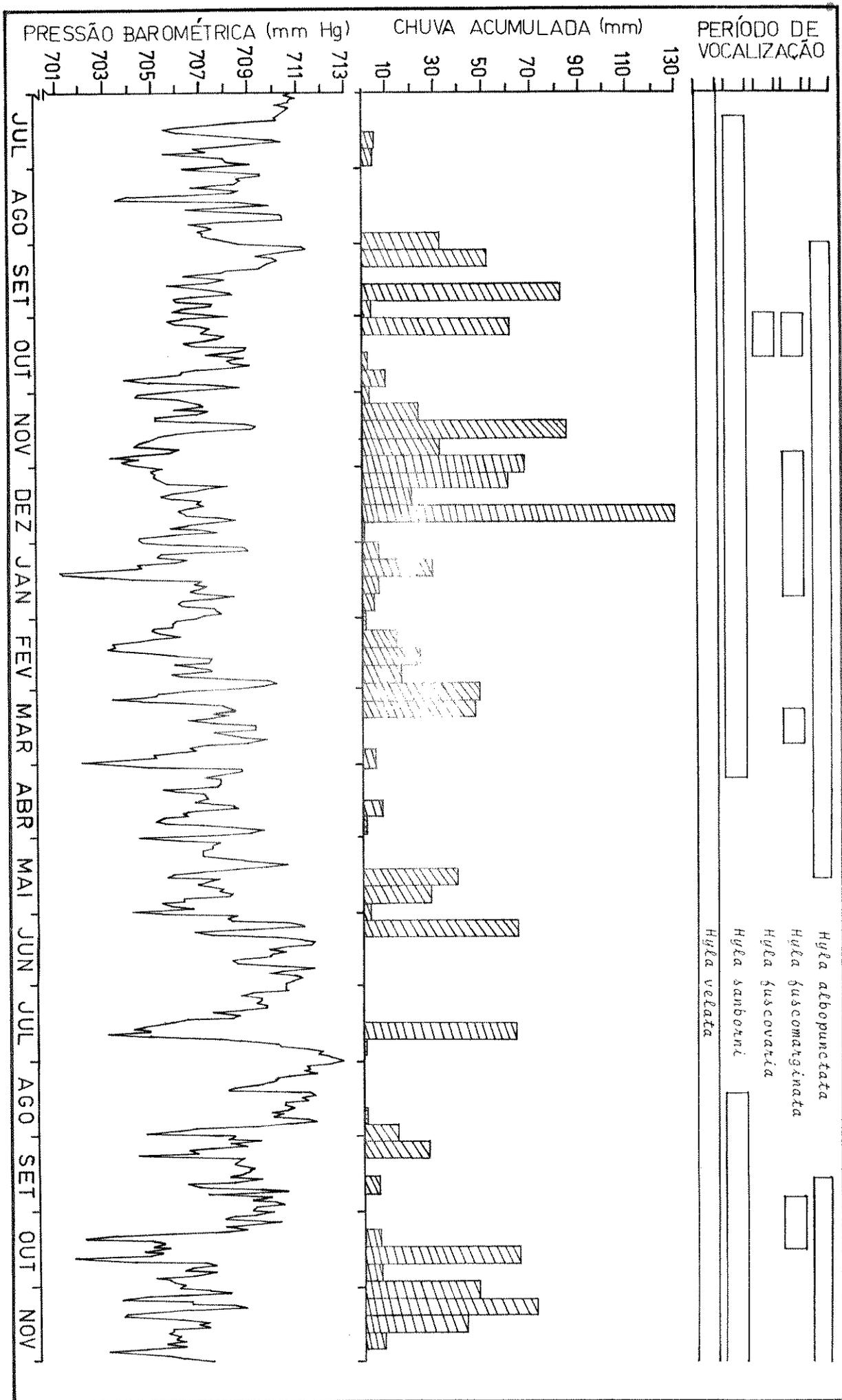


Figura 24 - Relação entre período de vocalizações dos hiliídeos, chuva e pressão atmosférica, de julho de 1977 a novembro de 1978.

Em cima : período em que as diversas espécies emitiram vocalizações;

No meio : chuva acumulada no período anterior a cada observação semanal;

Em baixo : média diária de pressão barométrica (reduzida a 0 °C).

Temperatura — Apresentou-se conforme o padrão básico da região, ou seja, médias diárias maiores no início do ano (janeiro e fevereiro) e médias diárias menores no meio do ano (maio e junho), coincidindo com a menor duração dos dias (Fig. 25); algumas ondas de frio, não freqüentes nesta época do ano, ocorreram durante agosto de 1978. A variação horária de temperatura foi anotada entre as 18 e 24 horas (Tabela III), nas noites em que foram anotados os números de indivíduos ativos e as suas vocalizações.

Dia	Hora						
	18	19	20	21	22	23	24
05.06.1977	16,0	15,5	15,0	14,0	13,0	----	----
03.10.1977	27,5	26,5	24,0	23,0	23,0	23,5	22,0
30.12.1977	22,5	22,0	20,5	19,5	19,0	19,0	19,5
29.01.1978	23,5	22,5	22,0	22,0	22,0	21,0	20,0

Tabela III - Variação horária da temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) nos dias em que foram anotados o número de machos que emitiam vocalizações e o ritmo de emissão das notas.

Umidade Relativa do Ar — Variou entre 43% e 97% de forma bastante irregular durante o ano, às vezes com amplitude de 45% em período não superior a 5 dias (Fig. 25). A única tendência perceptível é que a umidade relativa do ar tende a apresentar flutuações menores durante os meses mais frios.

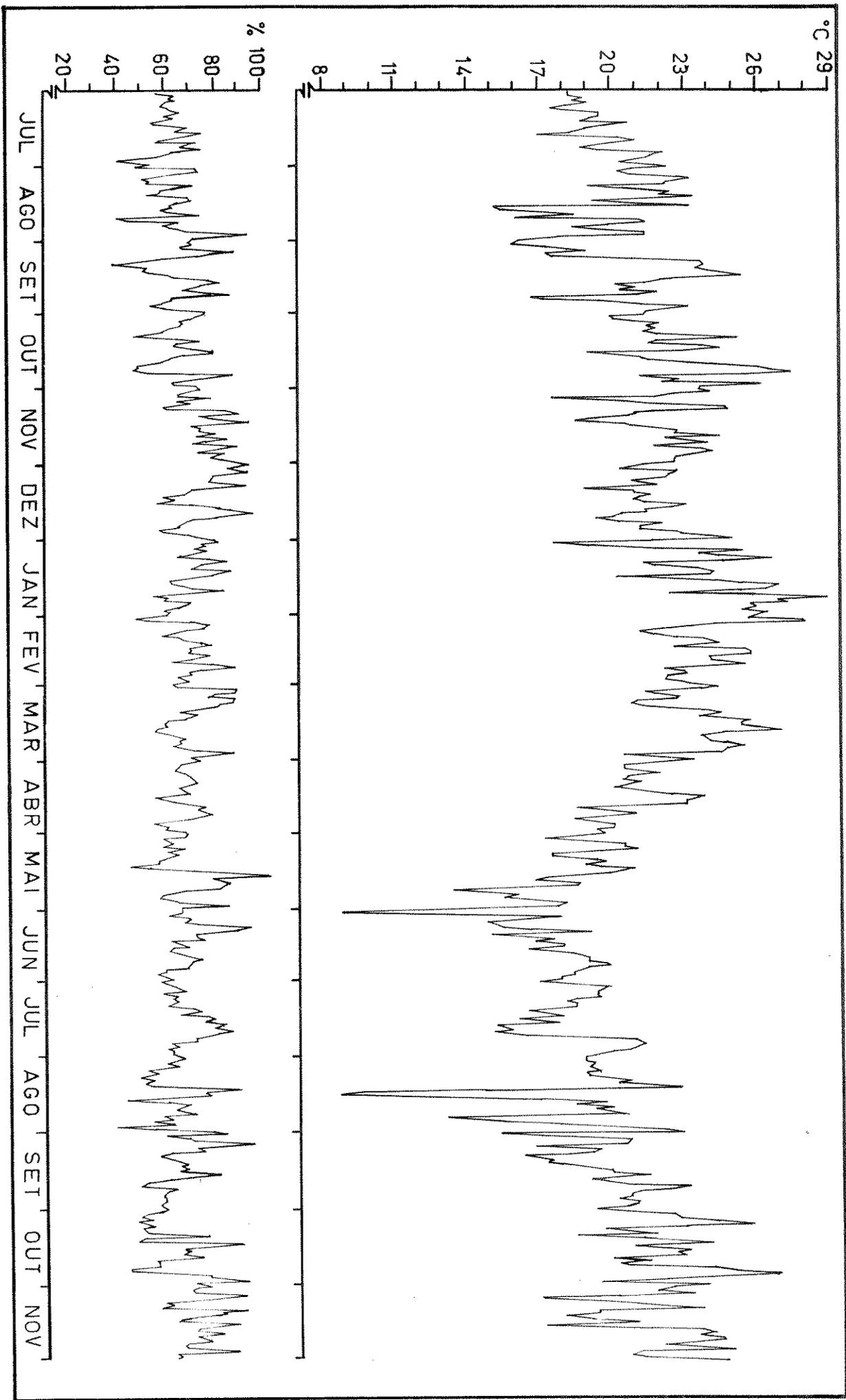


Figura 25 - Médias diárias de temperatura (em cima) e umidade relativa (%) do ar (em baixo).

## 6. DISCUSSÃO

### 6.1. Adultos

#### 6.1.1. Ambientes utilizados

A dificuldade de se localizarem os abrigos diurnos dos hiliídeos se deve ao pequeno porte dos indivíduos ( como *Hyla sanborni* ), a adaptação fisiológica que permite certa camuflagem (como em *Hyla albopunctata*) e à dificuldade de acesso a certos trechos do ambiente estudado. No início de um determinado turno de vocalizações, os machos de *Hyla fuscomarginata* e de *Hyla velata* emitiam vocalizações e realizavam deslocamentos, que permitiam supor qual a área onde, provavelmente, estas espécies se abrigam durante o dia. *Hyla fuscomarginata* se deslocava a partir dos locais com taboa, e *Hyla velata* a partir da vegetação baixa existente na região central do brejo. Em geral, parece que os indivíduos ficam abrigados em locais diferentes dos sítios de corte, com exceção de *Hyla albopunctata*, que foi encontrada durante o dia no mesmo tipo de vegetação utilizada como sítio de corte.

A preferência por diferentes sítios de corte, verificada entre os hiliídeos da Fazenda Taubaté, não foi considerada como mecanismo de isolamento reprodutivo eficiente, uma vez que pode diminuir a chance de se formarem casais inter-específicos. Porém, os machos ativos de uma mesma espécie ocuparam locais muito variados durante o pico de estação reprodutiva. Isto diminui a importância da preferência mantida durante o restante da

estação. Estas alterações de preferência por determinados sí  
tios de corte foram verificadas em *Hyla sanborni* e em *Hyla vela  
*ta*, durante a época de chuvas intensas (dezembro a janeiro).*

Para que o sítio de corte fosse considerado mecanismo de  
isolamento entre espécies com preferências variáveis, seria ne  
cessária a ação conjunta de mecanismos pós-zigóticos de isola  
mento, que não são comuns na natureza, provavelmente, por exigi  
rem investimento de material e energia em gametas inviáveis.

## 6.1.2. Vocalizações

### 6.1.2.1. Turno e Temporada

A sobreposição verificada nos turnos de vocalizações das espécies estudadas indica que este fator temporal não é mecanismo importante para o isolamento reprodutivo entre estas espécies, embora possa ter alguma influência nos casos em que foram verificadas diferenças nos horários de início do turno e de maior atividade dos machos. A relação entre o horário do pôr-do-sol (representando a luminosidade) e o início do turno de vocalizações em horários diferentes, provavelmente contribui para o isolamento entre as espécies que vocalizam no mesmo tipo de ambiente. Na Fazenda Taubatê, estas diferenças, quanto ao horário de início do turno e de atividade máxima dos machos, foram verificadas entre *Hyla fuscomarginata* e *Hyla velata*, podendo ter importância para diminuir a possibilidade de cruzamento inter-específico, uma vez que estas espécies se reproduziram em uma mesma poça temporária. Entre as demais espécies de hílideos, não foram verificadas diferenças, no turno de vocalizações, que pudessem ser consideradas como influentes.

Com relação à temporada de vocalizações, não foi verificado isolamento sazonal importante entre os hílideos. Embora as temporadas de vocalizações fossem diferentes entre as espécies, em certas épocas do ano, diversas espécies emitiam vocalizações no mesmo momento. Além disso, a época de vocalização nem sempre

é a mesma época da reprodução, nem a duração da fase larvária é a mesma para as diferentes espécies. No local de estudo, a espécie que se reproduz mais cedo (fevereiro a abril), *Hyla albopunctata*, tem sua fase larvária bastante prolongada, fazendo com que haja sobreposição no seu período de desenvolvimento larvário, em relação às demais espécies. Em locais com maior diversidade de ambientes e maior riqueza de espécies que a Fazenda Taubatê, é possível que o isolamento sazonal seja importante para a comunidade de anuros, o que foi constatado por Duellman (1967a) entre hilídeos da Costa Rica e por Heyer (1974), que demonstrou este tipo de isolamento entre *Microhyla ornata* e *M. butleri* (Microhylidae) na Tailândia.

Com relação aos padrões temporais de reprodução, entre os anuros foram reconhecidas duas categorias extremas: prolongada e explosiva. Estas categorias representam, de fato, os padrões extremos entre espécies que só se reproduzem durante uma noite e espécies que se reproduzem o ano todo (Wells, 1977b). Machos de espécies com padrão de reprodução explosiva apresentam densas agregações, têm tendência de amplexar qualquer indivíduo e lutam entre si pela posse da fêmea. Machos de espécies com padrão de reprodução prolongada cantam em posição estacionária para atrair a fêmea e, frequentemente mantêm espaço entre si.

Estas categorias, com as respectivas características, não são aplicáveis às populações de hilídeos estudadas, uma vez que foram encontradas espécies (como *Hyla albopunctata*) que vocalizam por longo período, porém só se reproduzem numa época restrita, bem como há espécies (como *Hyla sanborni*) que se reproduzem de forma aparentemente explosiva, mas o fazem diversas vezes em

uma única temporada reprodutiva. No caso de *Hyla sanborni*, é possível que isto ocorra porque esta espécie se reproduz tanto em ambientes permanentes como em ambientes temporários. Nos ambientes temporários, esta espécie manifesta as características do tipo explosivo, mas nos ambientes permanentes estas características não se manifestam. Estas categorias de padrões comportamentais para reprodução parecem estar relacionadas ao tipo de ambiente ocupado pela espécie para reprodução e desenvolvimento larvário.

Do ponto de vista da comunidade, o tipo de reprodução explosivo é vantajoso para aumentar a eficiência na utilização de recursos, se não houver isolamento espacial efetivo e se for evitada a coincidência da época de reprodução e de desenvolvimento das larvas.

#### 6.1.2.2. Características físicas das vocalizações

Dentre as espécies que ocorrem na Fazenda Taubaté, nada foi publicado sobre as características físicas das vocalizações de *Hyla albopunctata* nem de *Hyla fuscovaria*. Um sonograma atribuído a *Hyla fuscomarginata*, com reservas de ordem nomenclatural, por Bokermann (1967b) deve, atualmente, ser considerado como de *Hyla rubra altera*, conforme alteração nomenclatural proposta após o trabalho deste autor, por Lutz (1973). O sonograma do canto nupcial da espécie aqui referida como *Hyla sanborni* é semelhante ao apresentado por Barrio (1967) para *Hyla nana sanborni*. As diferenças que estes sonogramas apresentam são devidas ao padrão diferente em que são apresentados e, provavelmente,

a um artefato de análise no sonograma atribuído a *Hyla nana sanborni*, que seria a causa da representação gráfica na faixa entre 85 e 1000 Hz. Este mesmo tipo de artefato teria ocorrido também no sonograma de gravação de *Hyla sanborni*, por mim elaborada com modulação superior a 0 dB (Fig. 15).

A dificuldade do reconhecimento de uma única espécie no complexo *minuta* foi indicada por Bokermann (1967b), que apontou a existência de diversas formas, ou mesmo espécies, separando-as com base no padrão dorsal, em pelo menos duas entidades: *minuta* e *bivittata*. Pertence a esta última, o sonograma figurado por Bokermann (1967b), a partir de gravação efetuada em Campos do Jordão, Estado de São Paulo, e que apresenta características físicas e seqüência de notas bastante irregulares, sendo difícil encontrar dois cantos semelhantes. Sonograma atribuído a *Hyla minuta* forma *bivittata* e gravado em Misiones (República Argentina) foi apresentado por Barrio (1967). É constituído por 4 notas que ocupam três faixas de freqüência, ao redor de 2000, 4000 e 6000 Hz. Embora ocupando as mesmas faixas de freqüência, as estruturas destas notas são bastante diferentes: as duas anteriores têm duração em torno de 0,2 s, enquanto que as duas posteriores duram cerca de 0,05 s. O sonograma do canto de *Hyla minuta* por mim obtido em Nova Friburgo apresenta notas semelhantes às duas primeiras notas figuradas no sonograma atribuído a *Hyla minuta* por Barrio (1967), porém não encontrei outros tipos de notas. As diferenças principais entre estes sonogramas se referem à existência de uma faixa nítida de freqüência dominante (entre 4,8 e 6,2 kHz) e na presença de funda-

mentais entre 0,1 e 0,6 kHz encontradas no sonograma de Nova Friburgo.

O sonograma por mim atribuído a *Hyla velata* é diferente daqueles já conhecidos, mesmo para a forma *bivittata* de *Hyla minuta*. Como as temperaturas em que as gravações foram realizadas eram próximas, as diferenças verificadas não são atribuíveis a possíveis influências da temperatura no canto, mas, sim, a diferenças interespecíficas ou, ainda, a variações intrapopulacionais.

As vocalizações dos hilídeos estudados, em geral, são constituídas por notas longas e multi-pulsionadas, que podem se propagar bem em ambientes abertos. As diferenças constatadas nestas vocalizações se referem à frequência, intensidade e estrutura temporal, podendo representar o mecanismo pelo qual ocorre o reconhecimento entre os indivíduos.

A frequência em que as vocalizações são emitidas, no geral, ocupa faixa ampla e é relativamente baixa nas espécies de maior porte. Esta relação entre tamanho do indivíduo e faixa de frequência em que suas vocalizações são emitidas foi constatada também por Duellman (1970) entre os hilídeos da América Central. Também a frequência fundamental foi diferente entre as diversas espécies. Nos cantos organizados em "duetos", pode haver alterações na frequência fundamental e também na amplitude da modulação da frequência, como foi verificado em *Hyla fusco marginata*; em *Hyla fuscovaria*, a frequência fundamental é mais baixa nas notas emitidas pelo indivíduo dominante. Os cantos admitidos como territoriais podem ocupar faixa de frequência

fundamental mais baixa (como em *Hyla albopunctata*) ou ocupar a mesma faixa de freqüência, mas com estrutura temporal diferente do canto nupcial (como no caso de *Hyla sanborni*).

A utilização de faixas de freqüência estreitas pode aumentar a eficiência de comunicação, em termos de minimizar a interferência do ambiente (Straughan, 1973), mas, por outro lado, diminui a competitividade entre as espécies. É possível que em áreas abertas e alteradas, a comunicação sonora tenha favorecido as espécies que apresentam vocalizações em faixas amplas de freqüência, uma vez que esta maior amplitude da faixa de freqüência permite maior oportunidade de adaptação, se houver competição por canais de comunicação nos ambientes alterados.

A faixa em que os cantos apresentam maior intensidade (faixa de "freqüência dominante") foi diferente na maioria das espécies e, provavelmente, representa diferentes canais onde se estabelece a comunicação sonora daquelas espécies. As duas espécies que ocupam a mesma faixa sonora para emitirem vocalizações com maior intensidade são *Hyla fuscomarginata* e *Hyla velata*, que apresentam também tamanho semelhante. Pequena sobreposição na "freqüência dominante" das vocalizações foi observada também por Hödl (1977), entre os anfíbios da Amazônia que vocalizam no mesmo ambiente. Entre estas espécies que vocalizam na mesma faixa de freqüência, o reconhecimento pode ocorrer tanto pela duração, como pelo ritmo de emissão das notas.

A organização temporal apresenta diferenças com relação ao ritmo de emissão e à duração das notas. O ritmo de emissão das notas (que pode ser medida pelo número de notas emitidas

num dado período) foi bastante variado durante um único turno de vocalizações, mas a duração de cada nota é semelhante quando se considera o mesmo tipo de canto emitido por determinada espécie. O tempo de duração das notas foi diferente para cada espécie estudada e pode representar um dos elementos para reconhecimento de determinado sinal sonoro específico.

### 6.1.2.3. Funções das vocalizações

Através de demonstração das funções ou evidências indiretas foi constatado que as vocalizações emitidas pelos hílídeos estudados na Fazenda Taubatê podem desempenhar as seguintes funções:

1. atração de parceiro para a formação de casal e reprodução;
- ii. manutenção de espaçamento entre indivíduos do mesmo sexo;
- iii. defesa de determinada área.

O papel de vocalizações (canto nupcial) na atração de fêmeas para reprodução foi evidenciado, na natureza, de forma indireta, pela constatação de pares somente entre indivíduos da mesma espécie. Em laboratório, a atração das fêmeas de *Hyla sabinorni* e de *Hyla velata* foi evidenciada por observação da corte, que sempre apresenta a emissão do canto nupcial antes do acasalamento.

A atração de parceiro para reprodução, entre os animais, requer um sistema eficiente de comunicação, que inclui sinais sonoros, visuais ou químicos e envolve diferentes tipos de receptores (Konishi, 1970). O hábito noturno da maioria dos anuros favorece a utilização de sistemas sonoros como principal meio de reconhecimento específico durante as congregações para reprodução (Blair, 1974). A capacidade das fêmeas maduras reconhecerem a vocalização dos machos de sua própria espécie foi demons

trada no campo (Blair, 1958, 1963, 1974; Awbrey, 1968; Heyer & Bellin, 1973; Oldham & Gerhardt, 1975; Sazima, 1975; Channing, 1976) e em laboratório, com sons naturais (Littlejohn, 1965 ; forester, 1973; Littlejohn & Watson, 1974) ou com sons artificiais (Martof & Tompson, 1964; Loftus-Hills & Littlejohn, 1971; Gerhardt, 1974; 1978a e 1978b). Recentemente, foi demonstrado que diversos anuros apresentam dois feixes de fibras nervosas, que captam estímulos sonoros em duas faixas de frequência diferentes (Loftus-Hills & Littlejohn, 1971; Lombard & Straughan , 1974) e que fêmeas amadurecidas podem responder a estímulos sintéticos produzidos em apenas uma das duas faixas de frequência, para as quais a espécie normalmente capta sons (Gerhardt, 1974).

A manutenção de espaçamento entre indivíduos da mesma espécie, constatada entre machos de *Hyla albopunctata* e de *Hyla sanborni* , se faz através de vocalizações; isto foi evidenciado pelas respostas dos machos ativos, quando ouviam gravações de suas próprias vocalizações emitidas a distâncias menores que as distâncias observadas naquele momento, entre o macho testado e o macho ativo mais próximo. Espaçamento relativamente constante foi demonstrado também entre machos ativos de *Hyla velata*, à margem da lagoa permanente; neste local, foi constatado que alguns indivíduos ocupam o mesmo sítio de corte em diversas noites consecutivas, pelo menos durante a época seca e fria do ano.

A organização do canto em "duetos", verificada em *Hyla fuscomarginata* e em *Hyla fuscovaria*, favorece a ocupação do ambiente por maior número de indivíduos. Isto foi demonstrado através da menor distância verificada entre indivíduos que

coaxam em "dueto", com relação a indivíduos da mesma espécie que coaxam isoladamente.

A congregação para reprodução, verificada entre os hilídeos, determina a existência de certa estrutura social, incluindo o espaçamento entre indivíduos durante o turno vocalizações. Duellman (1967b) reconheceu tipos de organização social entre os anuros, sendo que aquela organização do tipo agregado é a única que se aplica aos hilídeos aqui estudados.

A defesa da área com o auxílio de vocalizações foi evidenciada em *Hyla sanborni*, através da emissão de sons diferentes do canto nupcial. Estas vocalizações têm estrutura multi-pulsionada, são acompanhadas por movimentos de impaciência e comumente seguidas de combates físicos, nos quais um indivíduo procura eliminar o outro da área disputada.

O repertório de vocalizações, disponível para cada espécie, é limitado (Duellman, 1970), sendo possível, portanto, que um determinado tipo de canto possa ser utilizado, ao mesmo tempo, para atração de fêmea e para manutenção de espaçamento entre os machos ativos. Além disso, a vantagem na seleção natural para utilização de um mesmo sinal de comunicação com mais de uma finalidade pode ser evidenciada pelo fato de muitas espécies noturnas utilizarem diversos "displays" em mais de um contexto (Smith, 1969).

### 6.1.3. Acasalamento

Todos os pares acasalados de hilídeos, por mim observados na natureza, eram formados por indivíduos da mesma espécie e a formação dos pares, tanto na natureza como em laboratório, sem pre foi precedida pela emissão de vocalizações pelo macho, indi cando assim, a importância deste comportamento para o encontro dos pares de um casal. Embora tenham sido observados diversos machos nos locais de reprodução sem estarem emitindo vocalizações, nunca verifiquei estes indivíduos interceptando fêmeas, nem a sua localização com relação a machos ativos permitia infe rir sua ação como parasita de vocalizações ("sensu" Perril, Gerhardt & Daniel, 1978), ou seja, indivíduos que permanecem quietos, à espera de oportunidade para interceptar e se acasalar com fêmea atraída por macho ativo.

A utilização de vocalizações, como mecanismo básico para promover o encontro entre os pares de um casal, determina o deslocamento de fêmeas receptivas até o sítio de corte dos machos, onde, comumente, ocorre o encontro dos pares de um casal. Como os sítios de corte e os locais de oviposição não foram os mesmos, é possível que os deslocamentos efetuados pelo par, após o amplexo, sejam importantes por permitir que a fêmea escolha o local de oviposição.

#### 6.1.4. Interações Sociais

A existência de organização social durante as congregações para reprodução entre os anuros é conhecida desde há muito, mas foi somente em meados deste século que começaram os estudos sobre a organização e as formas de comunicação durante as congregações para reprodução.

A organização social entre os hílídeos da Fazenda Taubaté foi evidenciada nos diversos padrões de distribuição espacial reconhecidos, com relação aos sítios de corte, locais para oviposição e desenvolvimento larvário. Estes padrões no entanto, foram variáveis nas diversas épocas do ano. Devido à sua importância na manutenção das populações como unidades distintas, estes padrões de organização espacial são mencionados entre os mecanismos de isolamento reprodutivo, mas as variações que ocorrem em diferentes épocas evidenciam que, isoladamente, a organição espacial seria insuficiente para a manutenção das diferentes espécies isoladas entre si. De fato, tem-se demonstrado que a maioria das espécies de anfíbios anuros são mantidas como unidades distintas por um conjunto de mecanismos pré-zigóticos (entre os quais estão as vocalizações e a organização espacial das comunidades), mas que nem sempre funcionam (Fouquette Jr., 1960; Littlejohn, 1965; Nelson, 1971; Brown, 1977).

O espaçamento variável verificado entre os machos ativos de *Hyla albopunctata*, cuja época de reprodução é longa e que ocupam ambientes permanentes para reprodução, provavelmente é mantido basicamente por meio de vocalizações, o que foi demonstrado através das reações dos indivíduos ao ouvir gravações de

suas próprias vocalizações, a distâncias menores que o espaçamento verificado entre estes indivíduos na natureza. Espécies que se reproduzem em período relativamente limitado e que ocupam tanto ambientes temporários como permanentes, como *Hyla fuscomarginata* e *Hyla sanborni*, apresentam maior tendência para agressividade, que pode se manifestar através de combates físicos ou através de organização nas vocalizações, tais como os "duetos". Estes dois padrões comportamentais distintos para manutenção de espaçamento foram verificados no presente estudo apenas em *Hyla velata*, que apresenta época de reprodução longa e que ocupa tanto ambientes permanentes como temporários.

A territorialidade tem sido interpretada como mecanismo regulador de densidade populacional através de relações sociais definidas, que favorecem a dispersão de genes (Test, 1954; Withford, 1967) ou que tende a maximizar a contribuição de genes para as gerações seguintes (Bunnell, 1973), através de maior eficiência na reprodução e sobrevivência dos descendentes. Indivíduos agressivos, que defendem áreas maiores do que as estritamente necessárias para sua reprodução e sobrevivência, são favorecidos pela seleção natural (Verner, 1977).

Segundo Duellman (1966), as poucas observações sobre o comportamento agressivo dos anuros sugerem que este é um comportamento altamente territorial, desenvolvido em espécies com hábitos reprodutivos especializados. McDiarmid & Adler (1974) não concordaram com esta hipótese e sugeriram que o comportamento territorial tenha evoluído nas diversas espécies de anfíbios em linhagens diferentes, devido à permanência temporal e espacial nos sítios de alimentação ou reprodução, ou ambos, e também devido

ã densidade local dos animais. Duellman & Savitzky (1976) admitiram que o comportamento territorial e agressivo depende da densidade de anfíbios num local, o que pode ocorrer devido ao aumento no número de indivíduos, mas também devido à redução no número de sítios disponíveis para reprodução. Estas discordâncias são melhor entendidas se considerarmos separadamente territorialidade e comportamento agressivo, que são conceitos dififerentes. Manutenção de espaçamento entre indivíduos é um fenômeno provavelmente inato (Pengilley, 1971), enquanto que a agressividade representa uma manifestação extrema de territorialidade, desencadeada pela densidade de indivíduos.

Embora territorialidade e comportamento agressivo sejam fenômenos relacionados (Stirling, 1968; Brown, 1975; Herzog & Boag, 1977), entre os anuros a agressividade através de combates físicos pode ser considerada como manifestação mais intensa de territorialidade, uma vez que o espaçamento entre indivíduos pode ser mantido através de vocalizações que tenham também a capacidade de atrair fêmeas. A maior frequência de agressividade, referida entre anuros com hábitos reprodutivos especializados, provavelmente é decorrente da própria restrição imposta pela especialização, ou seja, a disputa por locais restritos apresenta uma força seletiva intensa, que tende a favorecer indivíduos mais agressivos, uma vez que isto representa maior chance de sucesso reprodutivo em termos de produção e sobrevivência dos descendentes.

Com relação a *Hyla sanborni*, que foi a espécie com comportamento mais agressivo na Fazenda Taubatê, não encontrei relação

clara entre locais de combate e ambientes supostamente favoráveis para desova e desenvolvimento das larvas. Estes combates ocorreram em maior número nos ambientes temporários e que não mantinham água durante o tempo necessário para o desenvolvimento larvário desta espécie. A ocorrência de combates nestes locais aparentemente impróprios e no início do turno de vocalizações deve ser consequência da agregação de machos agressivos, mas sem território ainda estabelecido. A agressividade constatada nesta espécie com machos de pequeno porte, parece contrariar a hipótese de Wells (1978), segundo a qual, em *Rana clamitans* e outros anuros territoriais, o grande tamanho dos machos pode ser uma adaptação à luta. Luta entre machos de pequeno porte foi observada também entre *Hyla minuta*, por Wells (1977c), entre *Centrolenella fleischmanni*, por McDiarmid & Adler (1974) e entre diversos dendrobatídeos.

Existe muita controvérsia na aplicação do conceito de territorialidade e isto é acentuado devido às alterações semânticas deste conceito e às diferentes interpretações que têm surgido. Foi Howard (1920) quem mais contribuiu para a divulgação do conceito de territorialidade, sem, no entanto, defini-lo claramente. Após Howard, diversas definições surgiram, nem sempre com o mesmo significado.

As primeiras tentativas para definir claramente o conceito de território aparecem em Nice (1933, apud Martof, 1953), que considerou como territorialidade o fato de um animal demonstrar advertência, isolamento, intolerância e fixação. Posteriormente, Noble (1939) considerou o território como "qualquer área defendida", portanto, sem considerar a necessidade de fixação. Este conceito de Noble foi largamente aceito. Porém, diversos outros conceitos sobre territorialidade surgiram, com a finalidade de definir mais precisamente este fenômeno. Dentre eles, destacam-se os de Emlen, (1968): "território é a tendência de um animal res

tringir suas atividades a uma área específica e defender esta área contra outros membros de sua espécie"; de Goin & Goin (1971): "territorialidade é a defesa, contra intrusos da mesma espécie, de um determinado local dentro da área vital ("home range") do animal"; e de Brown (1975): "território é uma área fixa, na qual os rivais se excluem ativamente ou defendem-se". Paralelamente, surgiu o conceito de distância individual ("individual distance"), entendida como "defesa da área em torno do indivíduo" (Klopfer & Hailman, 1967) ou como "distância a partir da qual um indivíduo provoca comportamento agressivo" (Brown, 1975).

As referências iniciais sobre interações agressivas entre anfíbios anuros aparecem descritas desde há algum tempo, por Banta (1914). Porém, este comportamento não foi reconhecido como territorialidade por Noble (1931), Collias (1941) e Davis (1949, apud Martof, 1953). Martof (1953) foi o primeiro autor a admitir territorialidade entre os anfíbios indicando a existência de um tipo primitivo de território entre machos de *Rana clamitans*. Desde então, tem-se considerado a territorialidade através de combates físicos ou de vocalizações específicas que mantêm espaçamento entre indivíduos da mesma espécie, embora se admita que vocalizações com capacidade de atrair fêmeas possam também ter função territorial (Bogert, 1960; Bunnell, 1973; Schiøtz, 1973; Dubois, 1977). Nas duas últimas décadas, houve grande acúmulo de informações a este respeito, com ênfase às vocalizações e organização social das populações e comunidades (Martof, 1953; Jameson, 1957; Sexton, 1962; Capranica, 1968; Pierce & Ralin, 1972), como também a interações agressivas envolvendo combates físicos (Hardy, 1959; Lutz, 1960; Sexton, 1960; Duellman, 1966; Brattstrom & Yarnell,

1968; Wiewandt, 1969; Rivero & Esteves, 1969; Goodman, 1971 ; Crump, 1972; Rosen & Lemon, 1974; Wells, 1977a, 1980).

Admitindo que as vocalizações e combates físicos sejam controlados por hormônios (Pengilley, 1971; Rabb, 1973; Obert , 1976; Kelley, 1980), as suas manifestações dependem das condições fisiológicas dos indivíduos, dificultando uma correlação definitiva entre fatores endógenos e um fator ambiental fixo, como, por exemplo, a área defendida. Por esta razão, foi aqui utilizado o conceito de territorialidade proposto por Noble (1939), que é o mais abrangente deles.

## 6.2. Desovas e girinos

Na Fazenda Taubatê, foi observado isolamento espacial total entre os locais de desova de *Hyla albopunctata* (que desovou somente em locais com água corrente) e *Hyla fuscomarginata* (que desovou somente em ambientes temporários). *Hyla sanborni* e *Hyla velata* desovaram tanto em ambientes permanentes como em ambientes temporários. Portanto, nos ambientes temporários foram encontrados desovas de 3 espécies de hílídeos, localizadas em diferentes micro-ambientes. Estas diferenças nas localizações das desovas podem ser mais uma característica que diminui a possibilidade de encontro entre óvulo e espermatozóide de espécies diferentes, uma vez que os espermatozóides se deslocam no meio aquático antes de fecundar o óvulo, e a distância entre desovas poderia dificultar o encontro de um óvulo por espermatozóide de espécie diferente.

Houve relação entre o complemento total das desovas e o tamanho dos indivíduos adultos das diferentes espécies, de maneira que as espécies de porte menor apresentam desovas com número menor de ovos; isto também foi verificado por Crump (1974) entre os anfíbios de Santa Cecília (Equador).

A diminuição da porcentagem de fertilização em noites consecutivas, verificada experimentalmente em um macho de *Hyla sanborni*, provavelmente não ocorre na natureza, pois as desovas aí encontradas, apresentaram fertilização em torno de 98%, correspondendo, assim, ao que foi verificado no primeiro experimento, com o macho testado. A diminuição na porcentagem de fertilização

zação, provavelmente se deve à condição de cativo a que foi submetido o indivíduo testado; além disso, na natureza, a competição entre os machos deve diminuir a chance de um único indivíduo fecundar diversas fêmeas em noites seguidas.

Dentre os girinos abordados no presente estudo, nada se conhecia sobre *Hyla albopunctata*. Larvas de *Hyla fuscomarginata* foram estudadas por Vizotto (1967), referidas como *Hyla parkeri* Gaige, 1929. Larvas de *Hyla sanborni* foram descritas como *Hyla nana* Boul., 1889 por Bokermann (1963) e suas figuras foram reproduzidas por Ceil (1980) como *Hyla nana nana* Boulenger, 1889. Larvas identificadas como *Hyla minuta* Peters, 1872, procedentes de Cachoeira do Marimbondo (Estado de S. Paulo), foram estudadas por Vizotto (1967), que apresentou descrição bastante minuciosa e comparou a série de dentículos córneos labiais do seu material com a descrição de exemplares referidos como *Hyla minuta*, forma "*bivittata*", por Bokermann (1963), sugerindo que as diferenças encontradas com relação a este caráter fossem devido à perda gradativa das séries de dentículos córneos labiais durante o desenvolvimento ontogenético. No entanto, o achado de girinos, na Fazenda Taubatê, correspondentes à descrição de Bokermann (1963) e em diversos estádios (26 e 37), indicam que a hipótese da perda ontogenética de dentículos córneos não é aplicável.

A disponibilidade de locais diferentes, em que os girinos de cada espécie eram encontrados comumente, favorece a utilização de recursos diferentes em um mesmo ambiente. Os girinos de

*Hyla albopunctata* e de *Hyla fuscomarginata*, da mesma forma que as desovas, estavam isoladas entre si, pois os girinos da primeira espécie se desenvolveram em ambientes permanentes e os girinos da segunda, em ambientes temporários. Os girinos de *Hyla sanborni* e *Hyla velata* ocuparam tanto ambientes permanentes como temporários. Nestes ambientes, os girinos das diferentes espécies podem utilizar diferentes recursos, uma vez que ocupam micro-ambientes diferentes. A ocupação de locais diversos em diferentes estádios, que foi verificada em *Hyla velata*, pode favorecer a utilização de diferentes tipos de alimentos por um mesmo indivíduo, durante o seu desenvolvimento larvário.

O tempo necessário para o desenvolvimento larvário de uma determinada espécie pode ser semelhante nos ambientes permanentes e nos temporários, conforme foi verificado em *Hyla velata*, ou pode ser um pouco menor, quando as larvas se desenvolvem em ambientes temporários, conforme foi verificado para *Hyla sanborni*. Isto provavelmente é possível porque os indivíduos adultos de *Hyla sanborni* têm comportamento oportunístico, ou seja, começam a coaxar pouco antes da época chuvosa e ocupam preferencialmente os ambientes temporários. Além disso, nos ambientes temporários ocorre surto de produtividade primária logo após as primeiras chuvas, aumentando a quantidade de alimentos disponíveis (Heyer, et al., 1975; Heyer, 1976). A ocupação de diversos tipos de ambientes para desenvolvimento larvário foi constatada também em *Physalaemus cuvieri* Fitz., 1826, por Cardoso (no prelo) e pode ser importante para aumentar a capacidade de utilização dos recursos alimentares disponíveis, mas, implica também no inves

timento de material e energia em uma estratégia que nem sempre é favorecida na seleção natural.

Em uma ocasião (outubro de 1977), devido à evaporação total da água na poça, morreram todas as larvas que ocupavam poças temporárias, sem que nenhuma tivesse completado a metamorfose. Em outra ocasião (abril de 1978), diversas larvas morreram também pela evaporação da água, no início do período da seca.

Apesar dos poucos dados que foram tomados com relação à alimentação, comportamento e ambientes ocupados pelos girinos, foi possível verificar que existem vários mecanismos de segregação entre as larvas das diferentes espécies de hílídeos que ocorreram na Fazenda Taubaté. Pelo fato de as larvas de *Hyla albopunctata* só se desenvolverem em ambientes permanentes e as de *Hyla fuscomarginata* só se desenvolverem em ambientes temporários, elas estavam totalmente isoladas entre si. Com relação à alimentação, o hábito de *Hyla sanborni* consumir preferencialmente microcrustáceos diminui a possibilidade de competição entre larvas desta espécie e as outras larvas que ocorrem no mesmo ambiente. No ambiente permanente, *Hyla velata* vive próximo à superfície, em locais profundos, enquanto que *Hyla albopunctata* vive no fundo, em locais rasos e bem ensolarados. Nos ambientes temporários, *Hyla fuscomarginata* e *Hyla velata* vivem em locais semelhantes, mas a alimentação é bem diferente entre elas: enquanto *Hyla fuscomarginata* ingere principalmente algas verdes unicelulares (*Penium* sp.) e grãos de areia, *Hyla velata* ingere principalmente algas filamentosas e não ingere grãos de areia.

Os itens alimentares de girinos são muito pouco conhecidos; os estudos mais extensivos, como os de Farlowe (1928) e de Jensen (1967), foram desenvolvidos em outras regiões. Com

exceção dos trabalhos de Heyer et al. (1975) e de Cardoso & Sazima (1977), estes dados escassos, aqui apresentados, sobre conteúdo intestinal de larvas, praticamente representam tudo o que se conhece sobre alimentação de girinos neotropicais na natureza. No entanto, são interessantes para demonstrar a importância destes estudos para o conhecimento da partilha de recursos durante a fase larvária de anfíbios anuros.

### 6.3. Fatores Climáticos

Diversos fatores ambientais influem de forma interrelacionada na reprodução de anuros, o que foi inicialmente constatado por Jameson (1955) e Blair (1956). Este último autor sugeriu ainda que não havia relação entre os diversos fatores climáticos e a maioria das variáveis verificadas nas vocalizações, com exceção da frequência e da média de pulsos. Atualmente se reconhece que a frequência das vocalizações comumente é inversamente proporcional ao tamanho dos indivíduos, bem como foi demonstrado que a média de pulso é influenciada por alguns fatores climáticos (Brown & Brown, 1977; Gerhardt, 1978a) e também pelo ambiente acústico (Littlejohn & Loftus-Hills, 1968). Dentre os diversos estímulos já estudados, estão relacionados fatores climáticos e fatores fisiológicos (Blair, 1961; Rabb, 1973), que podem limitar, estimular ou inibir a atividade reprodutiva.

Influência de temperatura foi verificada na ocorrência (Jameson, 1955; Oldham, 1975) e na estrutura das vocalizações (Blair, 1974; Forester, 1973). Alta umidade relativa do ar favorece a propagação das vocalizações (Konishi, 1970), enquanto que baixa umidade relativa do ar provavelmente estimula atividade de *Hyla chrysoscelis* ao mesmo tempo que inibe atividade de *Hyla versicolor* e outros anuros (Ralin, 1968). A diminuição momentânea da atividade pode ser decorrente de ventos (Jameson, 1955) ou chuva intensa (Valdivieso & Tamsitt, 1974); embora a chuva possa inibir momentaneamente as vocalizações, ela foi considerada como o principal estímulo para a atividade reprodutiva de espécies oportunistas (Dixon & Heyer, 1968; Lutz, 1972; Turnipseed

& Altig, 1975; Mac Nally, 1979). Intensidade luminosa influi no desencadeamento da atividade reprodutiva através de ritmos sazonais (Ceil, 1948; Tanner, 1950; Fitch, 1956; Bush, 1963) ou nos turnos de vocalizações (Duellman, 1967a; Valdivieso & Tamsitt, 1974; Lescure, 1975). Gallardo (1972) associou o início da atividade reprodutiva de diversos anuros argentinos com a época do ano e não com fatores climáticos, o que parece indicar, de certa forma, a influência de fotoperíodos. Fatores hormonais, provavelmente dependentes de fotoperíodos, foram referidos por diversos autores (Pengilley, 1971; Rabb, 1973; Kelley, 1980).

No presente estudo foi constatada a influência de diversos fatores climáticos nas atividades dos anuros da Fazenda Taubaté. Alguns destes fatores, como a temperatura e a luminosidade, limitam a atividade reprodutiva e outros, como o vento, inibem esta atividade. A chuva estimula a atividade de espécies oportunísticas, como *Hyla sanborni*. De maneira geral, a ação de fatores estimulantes só é eficiente se os fatores limitantes estiverem favoráveis.

A chuva provavelmente é o fator mais importante para estimular a atividade reprodutiva de espécies oportunísticas, como *Hyla fuscomarginata* e *Hyla sanborni*, mas não é tão importante para a reprodução de espécies que utilizam principalmente ambientes permanentes durante o desenvolvimento de suas larvas, como *Hyla albopunctata*.

A temperatura provavelmente age como fator limitante do processo reprodutivo, uma vez que nos meses mais frios do ano (maio e junho) apenas *Hyla velata* apresenta vocalizações e,

mesmo assim, em turnos de duração menor e em ritmo mais lento. É possível que as quedas incomuns de temperatura, durante agosto de 1978, sejam responsáveis pelo retardamento da temporada de vocalização de *Hyla sanborni* e *Hyla albopunctata* naquele ano.

A influência da luminosidade foi constatada na atividade sazonal, pela similaridade entre o início da época reprodutiva e o início de vocalizações em duas temporadas, bem como na atividade diária, pela relação entre o por do sol e o início do turno de vocalizações.

Não foi constatada influência alguma da pressão atmosférica, nem da umidade relativa do ar. Pressão atmosférica pode estar relacionada indiretamente, pois chuvas intensas são precedidas por sensíveis quedas neste fator. A umidade relativa provavelmente não é importante, devido à atividade noturna e às características fisiológicas dos anuros, que permitem eficiente absorção de água através da pele; a influência deste fator na propagação das vocalizações não foi verificada.

Dentre os fatores que inibem momentaneamente a atividade de vocalizações, foram constatados o trovão, o vento e a chuva branda. A reação a trovão é generalizada e implica na paralisação momentânea das vocalizações, enquanto que a chuva e o vento inibem a atividade, mas não a paralisam. As espécies de porte menor são mais sensíveis à ação destes dois últimos fatores, pois geralmente ocupam ramos mais susceptíveis à ação do vento e o impacto das gotas de chuva é proporcionalmente maior.

## 7. CONCLUSÕES

7.1. Na comunidade de hílídeos estudada, foi constatada uma organização temporal, que permite maior eficiência na utilização dos recursos disponíveis nas diversas épocas do ano e uma organização espacial, que permite maior eficiência na exploração dos recursos existentes em dado momento, tais como sítio de corte, ambiente acústico e ambientes aquáticos.

7.2. O turno de vocalizações de *Hyla albopunctata*, *Hyla sanborni* e *Hyla velata* começa, em geral, logo após o ocaso, enquanto que o turno de *Hyla fuscomarginata* começa pouco antes do ocaso. A temporada de vocalizações também foi diferente entre as espécies.

7.3. A manutenção de espaçamento inter-específico se faz principalmente através da preferência por sítios de corte diversos, enquanto que o espaçamento intra-específico é feito através de vocalizações e combates físicos.

7.4. A distribuição espacial dos machos de diversas espécies de hílídeos envolve a formação de territórios, que podem ser fixos durante algum tempo (como em *Hyla velata*) ou móveis (como em *Hyla sanborni*). Defesa de território, incluindo agressividade e combates físicos, parece relacionada à ocupação de ambientes temporários para vocalizações, nas espécies que apresentam padrão de reprodução do tipo oportunístico ou explosivo.

7.5. O principal mecanismo de reconhecimento específico verificado entre os hilídeos foi o canto nupcial, cuja faixa sonora de maior intensidade é semelhante em apenas duas, dentre as cinco espécies estudadas. Nestas duas espécies, os cantos apresentam organização temporal bem diferentes.

7.6. As vocalizações dos hilídeos estudados incluem notas pulsionadas ou multipulsionadas, com longa duração, as quais são características de comunicação em ambientes abertos.

7.7. Os dados referentes à bioacústica confirmam as dificuldades de ordem nomenclatural no "complexo" *Hyla minuta*.

7.8. Entre as espécies estudadas, houve correlação positiva entre o comprimento total dos indivíduos e o complemento total das desovas de cada espécie.

7.9. Durante o desenvolvimento larvário, os hilídeos apresentam diferenças na ocupação de espaço e no comportamento alimentar, que permitem a coexistência das diversas espécies em sintopia.

7.10. Dentre os fatores climáticos que interferem na atividade reprodutiva dos anuros, a temperatura e a luminosidade são os principais limitantes. A chuva é o principal estimulante, enquanto que o vento e o trovão são inibidores momentâneos da atividade.

## 8. RESUMO

Foi estudada uma comunidade de hilídeos constituída pelas seguintes espécies: *Hyla albopunctata* Spix, 1824; *Hyla fuscomarginata* A. Lutz, 1925; *Hyla fuscovaria* A. Lutz, 1925; *Hyla sanborni* Schmidt, 1944 e *Hyla velata* Cope, 1887. Esta comunidade ocorre em área de formação aberta e alterada por atividade humana, no município de Campinas, Estado de São Paulo (22°53'S ; 47°05'W), onde havia ambientes com água permanente e ambientes que mantinham água somente na época chuvosa.

O objetivo deste trabalho foi estudar a biologia das espécies que constituem uma comunidade de hilídeos, com ênfase aos aspectos que permitem a ocorrência destas espécies em simpatria e a sua manutenção como unidades distintas.

Na organização funcional da comunidade, foram constatados aspectos de ordem espacial e de ordem temporal.

Com relação à organização espacial, foram constatadas características comportamentais e físicas que permitem a utilização de diferentes recursos do ambiente e, conseqüentemente, a co-existência das espécies em simpatria. Na fase adulta, as principais diferenças se referem à ocupação de sítios de corte diversos, à emissão de vocalização com diferentes características físicas e à seleção de locais diversos para oviposição. Na fase larvária, foram constatadas diferenças na ocupação de micro-ambientes diversos para cada espécie e no tipo de alimentação encontrada no conteúdo intestinal. Durante a congregação para reprodução foram observadas interações sociais envolvendo a formação de territórios, que podem ser mantidos através de com

bates físicos ou somente através de vocalizações.

Com relação à organização temporal, foram encontradas diferenças no turno e na época de vocalizações. O turno de vocalizações foi relativamente constante e influenciado pela luminosidade, enquanto que a época de vocalização foi bastante variada, entre as diferentes espécies. Assim, foram constatadas desde espécie com padrão de reprodução do tipo oportunístico até espécies que se reproduzem durante o ano todo.

Os principais fatores climáticos que influenciaram a atividade reprodutiva dos hilídeos foram a chuva, a temperatura e a luminosidade. Ventos fortes e trovões inibem temporariamente a atividade de vocalização.

## 9. SUMMARY

The present work was carried out with the purpose of studying the biology of the species in a single community of Hylidae. It concentrates on those aspects which favor the occurrence of these species in sympatry as well as their maintenance as discrete units.

The community studied was composed of *Hyla albopunctata* Spix, 1824; *Hyla fuscomarginata* A. Lutz, 1925; *Hyla fuscovaria* A. Lutz, 1925; *Hyla sanborni* Schmidt, 1944 and *Hyla velata* Cope, 1887. This community occurs in an open area, altered by human activity, in the municipality of Campinas, State of São Paulo ( $22^{\circ}53'S$ ;  $47^{\circ}05'W$ ), where there were permanent and temporary environments.

Temporal and spatial patterns of functional organization were detected in the community.

In relation to the spatial organization, there were ethological and physical characteristics which promote the use of different environmental resources and, consequently, favor the co-existence of the species in sympatry. In adults, the main differences referred to vocalizations with different physical attributes, use of distinct calling sites, and the preference for different oviposition sites. During larval development, there were differences in the micro-habitat occupied by each species as well as in the larval food, as verified in the gut contents. During the congregation for reproduction, social interactions were observed, such as the formation of territories maintained by vocalizations and combats or by vocalizations alone.

In relation to temporal organization, there were differences in the daily activity and in seasonality of vocalizations. The daily activity was relatively constant within a species and was correlated with luminosity, while the period of vocalizations was very different for each species. Thus, there were species with an opportunistic pattern of reproduction and others that are in reproductive activity throughout the year.

The main climatic factors affecting the reproductive activity of the hylids were rain, temperature and luminosity; strong wind and thunder suppress vocalization activity.

## REFERÊNCIAS\*

- AWBREY, F. T. 1968. Call discrimination in female *Scaphiopus couchii* and *Scaphiopus hurterii*. Copeia, 1968 (2): 420-423.
- BANTA, A. M. 1914. Sex recognition and the mating behavior of the wood frog, *Rana sylvatica*. Biol. Bull., 26: 171-183.
- BARRIO, A. 1967. Sobre la validez de *Hyla sanborni* K. P. Schmidt e *H. uruguayana* K. P. Schmidt (Anura, Hylidae). Physis, 26(73): 521-524.
- BLAIR, W. F. 1956. Call difference as an isolation mechanism in southwestern toads (genus *Bufo*). Texas J. Sci., 8(1): 87-106.
- BLAIR, W. F. 1958. Call difference as an isolation mechanism in Florida species of hylid frogs. Q. J. Flor. Acad. Sci., 21(1): 32-48.
- BLAIR, W. F. 1961. Calling and spawning in a mixed population of anurans. Ecology, 42(1): 99-110.
- BLAIR, W. F. 1963. Isolating mechanism and interspecies interactions in anurans. Proc. XVI Int. Congr. Zool. (Washington), 3: 315-319.
- BLAIR, W. F. 1974. Character displacement in frogs. Am. Zool., 14: 1119-1125.

---

\*As abreviações dos títulos de periódicos e publicações seriadas foram feitas de acordo com a norma P-NB-60, da Associação Brasileira de Normas Técnicas.

- BOGERT, C. M. 1960. The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles, In Lanyon, W. W. & W. N. Tavalga (eds.). Animal sounds and communication. Am. Inst. Biol. Sci. Publ., 7: 137-320.
- BOKERMANN, W. C. 1963. Girinos de anfíbios brasileiros - I. (Amphibia, Salientia). An. Acad. bras. Ci., 35(3): 465-474.
- BOKERMANN, W. C. A. 1967a. Lista anotada das localidades tipo de anfíbios brasileiros. Serv. Doc. RUSP, São Paulo, 182 pp.
- BOKERMANN, W. C. A. 1967b. Notas sobre cantos nupciais de anfíbios brasileiros (Anura). III. An. Acad. bras. Ci., 39(3/4): 489-493.
- BRATTSTROM, B. H. & R. M. YARNELL. 1968. Aggressive behavior in two species of leptodactylid frog. Herpetologica, 24(3): 222-228.
- BRAUN, P. C. & C. A. S. BRAUN. 1976. Contribuição ao estudo da fauna anfibiológica da região metropolitana (Grande Porto Alegre), Rio Grande do Sul, Brasil. Comun. Mus. Ci. PUCRGS, 10-11: 1-16.
- BROWN, H. A. 1977. A case of interbreeding between *Rana aurora* and *Bufo boreas* (Amphibia, Anura). J. Herpetol., 11(1): 92-94.
- BROWN, J. L. 1975. The evolution of behavior. W. W. Norton & Cia. Inc., New York, XIX + 761 pp.
- BROWN, L. E. & J. R. BROWN. 1977. Comparison of environmental and body temperature as predictors of mating call parameters of spring peepers. Am. Midl. Nat., 97(1): 209-211.

- BUNNEL, P. 1973. Vocalizations in the territorial behavior of the frog *Dendrobates pumilio*. Copeia, 1973(2): 277-284.
- BUSH, F. M. 1963. Effects of light and temperature on the gross composition of the toad, *Bufo fowleri*. J. Exp. Zool., 153: 1-13.
- CAPRANICA, R. R. 1968. The vocal repertoire of the bullfrog (*Rana catesbiana*). Behaviour, 31: 302-325.
- CARDOSO, A. J. 1979. Biologia e sobrevivência de *Physalaemus cuvieri* Fitz, 1826 (Amphibia, Anura) na natureza. Ci. e Cult., 33(9): prelo.
- CARDOSO, A. J. & I. SAZIMA. 1977. Batracofagia na fase adulta e larvária da rã pimenta, *Leptodactylus labyrinthicus* (Spix, 1824) - Anura, Leptodactylidae. Ci. e Cult., 29(10): 1130-1132.
- CEI, J. M. 1948. Los fenomenos ciclicos endocrino-sexuales de la rana criolla (*Leptodactylus ocellatus* (L.)) del norte Argentino. Acta Zool. Lil., 6: 281-331.
- CEI, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. Monit. Zool. Ital. (N. S.) Monogr., 2, XII+609 pp.
- CHANNING, A. 1976. Pre-mating isolation mechanism in the genus *Kassina* (Amphibia, Anura, Rhacophoridae) in southern Africa. J. Herpetol., 10(1): 19-23.
- COCHRAN, D. M. 1955. Frogs of southeastern Brazil. U. S. Nat. Mus. Bull., 206: XVI + 1423.

- COLE, L. C. 1954. The population consequences of life history phenomena. Q. Rev. Biol., 29: 103-137.
- COLLIAS, N. E. 1941. Aggressive behavior among vertebrate animals. Physiol. Zool., 17: 83-123.
- CRUMP, M. L. 1972. Territoriality and mating behavior in *Dendrobates granuliferus* (Anura: Dendrobatidae). Herpetologica, 28(3): 195-198.
- CRUMP, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Misc. Publ. Univ. Kansas Mus. Nat. Hist., 61: 1-68.
- DIXON, J. R. & W. R. HEYER. 1968. Anuran succession in a temporary pond in Colima, Mexico. Bull. South. Cal. Acad. Sci., 67(3): 129-137.
- DOBZHANSKY, T. 1951. Genetics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York, 3<sup>th</sup> ed., XII + 364 pp.
- DUBOIS, A. 1977. Chants et ecologie chez les amphibiens du Nepal. In Himalaia, Ecologie-ethnologie. Coll. Intern. CNRS: 109-118.
- DUELLMAN, W. E. 1966. Aggressive behavior in dendrobatid frogs. Herpetologica, 22(3): 217-221.
- DUELLMAN, W. E. 1967a. Courtship isolating mechanisms in Costa Rica hylid frogs. Herpetologica, 23(3): 169-183.
- DUELLMAN, W. E. 1967b. Social organization in the mating call of some neotropical anurans. Am. Midl. Nat., 77(1): 156-163.
- DUELLMAN, W. E. 1970. The hylid frogs of Middle America. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 1: 753 pp.

- DUELLMAN, W. E. 1979. The South America herpetofauna: a panoramic view, pp. 1-28, In W. E. Duellman (ed.) The South America herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. Monogr. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 7: 485 pp.
- DUELLMAN, W. E. & A. H. SAVITZKY. 1976. Aggressive behavior in a centrolenid frog, with comments on the territoriality in anurans. Herpetologica, 32(4): 401-404.
- EMLEN, S. T. 1968. Territoriality in the bullfrog, *Rana castebiana*. Copeia, 1968(2): 240-243.
- FARLOWE, V. 1928. Algae of ponds as determined by an examination of the intestinal contents of tadpoles. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., 55(6): 443-448.
- FITCH, H. S. 1956. A field study of the Kansas ant-eating frog, *Gastrophryne olivacea*. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., 8(4): 275-306.
- FORESTER, D. C. 1973. Mating call as a reproductive isolating mechanism between *Scaphiopus bombifrons* and *S. hammondi*. Copeia, 1973(1): 60-67.
- FOUQUETTE JR., M. J. 1960. Isolating mechanisms in three sympatric treefrogs in the canal zone. Evolution, 14: 484-497.
- GALLARDO, J. M. 1972. Anfíbios de la provincia de Buenos Ayres: observaciones sobre ecología y zoogeografía. Ci. y Invest., 28(1-2): 3-14.

- GERHARDT, H. C. 1974. The significance of some spectral features in mating call recognition in the green treefrog (*Hyla cinerea*). J. Exp. Biol., 61(1): 229-241.
- GERHARDT, H. C. 1978a. Temperature coupling in the vocal communication system of the gray tree frog, *Hyla versicolor*. Science, 199: 992-994.
- GERHARDT, H. C. 1978b. Discrimination of intermediate sounds in a synthetic continuum by female green frog. Science, 199: 1089-1091.
- GOIN, C. J. & O. B. GOIN. 1971. Introduction to herpetology. W. H. Freeman & Corp., San Francisco, 2<sup>nd</sup> ed., XI + 353 pp.
- GOODMAN, D. E. 1971. Territorial behavior in a neotropical frog *Dendrobates granuliferus*. Copeia, 1971(2): 365-370.
- GOSNER, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae, with notes on identification. Herpetologica, 16(2): 183-190.
- GRIFFITHS, I. 1961. The form and function of the fore-gut in anuran larvae (Amphibia, Salientia) with particular reference to the manicotto glandulare. Proc. Zool. Soc. Lond., 137: 249-283.
- HARDY, D. F. 1959. Chorus structure in the striped chorus frog, *Pseudacris nigrata*. Herpetologica, 15(1): 14-16.
- HERZOG, P. W. & D. A. BOAG. 1977. Seasonal changes in aggressive behavior of female spruce grouse. Can. J. Zool., 55(10): 1734-1739.

- 4188/BC
- HEYER, W. R. 1974. Niche measurement of frog larvae from a seasonal tropical location in Thailand. Ecology, 55(3): 651-656.
- HEYER, W. R. 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. Smithsonian Contrib. Zool., 242: 27 pp.
- HEYER, W. R. & M. S. BELIN. 1973. Ecological notes on five sympatric *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae) from Ecuador. Herpetologica, 29(1): 66-72.
- HEYER, W. R. ; R. W. McDIARMID & D. L. WEIGMAN. 1975. Tadpoles, predation and pond habitats in the tropics. Biotropica 7(2): 100-111.
- HÖDL, W. 1977. Call differences and calling site segregation in anuran species from central Amazonian floating meadows. Oecologia, 28: 351-363.
- HOWARD, H. E. 1920. Territory in bird life. Murray, London, XIII + 308 pp.
- JAMESON, D. L. 1955. The population dynamics of the Cliff frog, *Syrnhophus marnocki*. Am. Midl. Nat., 54(2): 342-381.
- JAMESON, D. L. 1957. Population structure and homing responses in the pacific tree frog. Copeia, 1957(3): 221-228.
- JENSEN, T. A. 1967. Food habits of the green frog, *Rana clamitans*, before and during metamorphosis. Copeia, 1967(1): 214-218.

- JIM, J. 1970. Contribuição ao estudo de uma *Hyla* da região de Botucatu (Amphibia, Anura). São Paulo. Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências, USP, 49 pp.
- JOHNSON, T. R. 1977. The amphibians of Missouri. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist., Publ. Educ. Series, 6: 1-142.
- KELLEY, D. B. 1980. Auditory and vocal nuclei in the frog brain concentrate sex hormones. Science, 207: 553-555.
- KLOPFER, P. H. & J. P. HAILMAN. 1967. An Introduction to Animal behavior. Prentice-Hall, New Jersey, XII + 297 pp.
- KONISHI, M. 1970. Evolution of design features in the coding of species-specificity. Am. Zool., 10: 67-72.
- LESCURE, J. 1975. The effect of a total sun eclipse on the vocal behavior of some amphibians. Copeia, 1975(4): 764-765.
- LITTLEJOHN, M. J. 1965. Premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). Evolution, 19: 234-243.
- LITTLEJOHN, M. J. & G. F. WATSON. 1974. Mating call discrimination and phonotaxis by female of the *Crinia laevis* complex (Anura, Leptodactylidae). Copeia, 1974(2): 171-175.
- LITTLEJOHN, M. J. & J. J. LOFTUS-HILLS. 1968. An experimental evaluation of premating isolation in the *Hyla ewingi* complex (Anura; Hylidae). Evolution, 22: 659-663.
- LOFTUS-HILLS, J. J. & M. J. LITTLEJOHN. 1971. Pulse repetition rate as the basis for mating call discrimination by two sympatric species of *Hyla*. Copeia, 1971(1): 154-156.
- LOMBARD, R. E. & I. R. STRAUGHAN. 1974. Functional aspects of anuran middle ear structure. J. Exp. Biol., 61(1): 71-93.

- LUGO, A. 1974. Tropical ecosystem structure and function, pp. 67-111, In E. G. Farnworth & F. B. Golley (eds.) Fragile Ecosystems. Spring-Verlag, New York.
- LUTZ, A. 1925a. Batraciens du Brésil. Compt. Rendus Soc. Biol. Paris, 93(21): 137-139.
- LUTZ, A. 1925b. Batraciens du Brésil. Compt. Rendus Soc. Biol. Paris, 93(22): 211-214.
- LUTZ, B. 1960. Fighting and an incipient notion of territory in male tree frog. Copeia, 1960(1): 61-63.
- LUTZ, B. 1968. New Brazilian forms of *Hyla*. Texas Mem. Mus. Pierce-Sellards Ser., 10: 1-18.
- LUTZ, B. 1972. Geographical and ecological notes on Cisandine to Platine frogs. J. Herpetol., 6(2): 83-100.
- LUTZ, B. 1973. Brasilian species of Hyla. Univ. Texas Press, Austin & London, XVIII + 260 pp.
- MAC ARTHUR, R. H. 1971. Patterns in terrestrial bird communities, pp. 187-221, In: D. S. Farner et al. (eds.) Avian Biology, vol. 1. Academic Press, New York.
- MAC NALLY, R. C. 1979. Social organization and interspecific interactions in two sympatric species of *Ranidella* (Anura). Oecologia, 42: 293-306.
- MCDIARMID, R. W. & K. ADLER. 1974. Notes on territorial and vocal behavior of neotropical frogs of the genus *Centrolenella*. Herpetologica, 30(1): 75-78.
- MARTOF, B. S. 1953. Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. Ecology, 34: 165-174.

- MARTOF, B. S. & E. F. THOMPSON. 1964. A behavioral analysis of the mating call of the chorus frog, *Pseudacris triseriata*. Am. Midl. Nat., 71: 198-209.
- NELSON, G. E. 1971. Breakdown of ethological isolation between *Rana pipens* and *Rana sylvatica*. Copeia, 1971(2): 344.
- NOBLE, G. K. 1931. The biology of the amphibia. Mc Graw-Hill, New York, XII + 577 pp.
- NOBLE, G. K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. Auk, 56: 263-273.
- OBERT, H. 1976. Hormonal influences on calling and reproductive behavior in anura. Herpetol. Rev., 7(2): 94.
- OLDHAM, R. S. 1975. Ovulation induced by vocalization in members of the *Rana pipiens* complex. J. Herpetol., 9(2): 248-249.
- OLDHAM, R. S. & H. C. GERHARDT. 1975. Behavioral isolating mechanism of the tree frog *Hyla cinerea* and *Hyla gratiosa*. Copeia, 1975(2): 223-231.
- ORIAN, G. 1974. Tropical population ecology, pp. 45-65, In E. G. Farnworth & F. B. Golley (eds.) Fragile ecosystems. Spring-Verlag, New York.
- PENGILLEY, R. K. 1971. Calling and associated behavior of some species of *Pseudophryne* (Anura: Leptodactylidae). J. Zool., 163: 73-92.
- PERRIL, S. A.; H. C. GERHARDT & R. DANIEL. 1978. Sexual parasitism in the green tree frog (*Hyla cinerea*). Science, 200: 1179-1180.

- PIERCE, J. R. & D. B. RALIN. 1972. Vocalizations and behavior of the males of three species in the *Hyla versicolor* complex. Herpetologica, 28(4): 329-337.
- RABB, G. B. 1973. Evolutionary aspects of the reproductive behavior of frog, pp. 213-227, In J. L. Vial (ed.) Evolutionary biology of the anurans. Univ. Missouri Press, Columbia.
- RALIN, D. B. 1968. Ecological and reproductive differentiation in the cryptic species of the *Hyla versicolor* complex (Hylidae). Southwest. Nat., 13(3): 283-300.
- RIVERO, J. A. & A. E. ESTEVES. 1969. Observations on the agonistic and breeding behavior of *Leptodactylus pentadactylus* and other amphibian species in Venezuela. Breviora, 321:1-14.
- ROSEN, M. & R. E. LEMON. 1974. The vocal behavior of spring peepers, *Hyla crucifer*. Copeia, 1974(4): 940-950.
- SAZIMA, I. 1975. Hábitos reprodutivos e fase larvária de *Leptodactylus mistacinus* e *L. sibilatrix* (Anura, Leptodactylidae). São Paulo. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, USP, 71 pp.
- SCHIØTZ, A. 1973. Evolution of anuran mating calls: ecological aspects, pp. 313 -319, In J. L. Vial. (ed.) Evolutionary biology of the anurans. Univ. Missouri Press, Columbia.
- SEXTON, O. 1960. Some aspects of behavior and of the territoriality of a dendrobatid frog, *Prosterapis trinitatis*. Ecology, 41(1): 107-115.
- SEXTON, O. 1962. Apparent territorialism in *Leptodactylus insularum* Barbour. Herpetologica, 18(3): 212-214.

- SMITH, W. J. 1969. Messages of vertebrates communications. Science, 165: 145-150.
- SPIX, J. B. de. 1824. Animalia nova sive species novae ranarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX. Mona chii, 29 pp + 22 pl.
- STIRLING, I. 1968. Aggressive behavior and the dispersion of female blue grouse. Can. J. Zool., 46: 405-408.
- STRAUGHAN, I. R. 1973. Evolution of anuran mating calls: bioacustical aspects, pp. 321-327, In J. L. Vial (ed.) Evolutionary biology of the anurans. Univ. Missouri Press, Columbia.
- TANNER, W. W. 1950. Notes on the habits of *Microhyla carolinensis olivacea* (Hallowell). Herpetologica, 6(1): 47-48.
- TEST, F. H. 1954. Social aggressiveness in an amphibian. Science, 120: 140-141.
- TURNIPSEED, G. & R. ALTIG. 1975. Population density and age structure of three species of hylid tadpoles. J. Herpetol., 9(3): 287-291.
- VALDIVIESO, D. & J. R. TAMSITT. 1974. Thermal relations of the neotropical frog *Hyla labialis* (Anura: Hylidae). Life Sci. Occ. Pap. R. Ont. Mus., 26: 1-12.
- VERNER, J. 1977. On the adaptative significance of territoriality. Am. Nat., 111(980): 769-775.
- VIZOTTO, L. D. 1967. Desenvolvimento de anuros da região nor-te-ocidental do Estado de São Paulo. R. Fac. Fil. Ci. Letr. S. J. Rio Preto Zool., Nº Especial: 1-161.

- WELLS, K. D. 1977a. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). Ecology, 58: 750-762.
- WELLS, K. D. 1977b. The social behavior of anuran amphibians. Anim. Behav., 25: 666-693.
- WELLS, K. D. 1977c. The courtship of frogs, pp. 233-262, In D. H. Taylor & S. I. Guttman (eds.) The reproductive biology of amphibians. Plenum Publishing Corp., New York.
- WELLS, K. D. 1978. Territoriality in the green frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behavior. Anim. Behav., 26: 1051-1063.
- WELLS, K. D. 1980. Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (*Colostethus inguinalis*). Behav. Ecol. Sociobiol. , 6: 199-209.
- WHITFORD, W. G. 1967. Observations on territoriality and aggressive behavior in the western spadefoot toad, *Scaphiopus hammondi*. Herpetologica, 23(3): 318.
- WIEWANDT, T. A. 1969. Vocalization, aggressive behavior and territoriality in the bullfrog, *Rana catesbiana*. Copeia, 1969(2): 276-285.