

HISTÓRIA NATURAL DO SAPO FERREIRO (*HYLA FABER WIED*) NA REGIÃO DE
CAMPINAS, ESTADO DE SÃO PAULO.

Marcio Martins



Orientador: Dr. Adão José Cardoso

*Este exemplar corresponde
à redação final da tese defendida
por Marcio Roberto Costa Martins
e aprovada pela Comissão de Pós-graduação
em 23.III.1990*

*Anura
Semi*

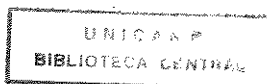
Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para a obtenção do Título
de Mestre em Biologia (Ecologia)

1990

Campinas, SP

M366h

12160/BC



A Silvia, com amor

"Deixem que cantem no brejo,
atraindo as namoradas das
suas noites de amor"

Werner Bokermann

(in Globo Rural 15, 1986)

"Our sense of wonder grows exponentially:

the greater the knowledge,
the deeper the mystery
and the more we seek knowledge
to create new mystery"

Edward O. Wilson

(in Biophilia, 1984)

"E porque as rãs são de diferentes feições e costumes, digamos logo de umas a que os índios chamam juiponga, que são grandes, e quando cantam parecem caldeireiros que malham nas caldeiras; e estas são pardas, e criam-se nos rios onde desovam cada lua; as quais se comem, e são muito alvas e gostosas"

Gabriel S. de Sousa

(in Notícia do Brasil, 1587)

"Fazia luar, e o tempo estava belíssimo; aproveitei-o para mandar meu pessoal caçar rãs da espécie "ferreiro", extremamente abundante nos charcos próximos. Armaram-se dum tição aceso e voltaram com vários destes animais. (...) Não é muito grande; por isso mesmo a força da sua voz ainda mais surpreende".

Príncipe De Wied-Neuwied

(in Viagem ao Brasil, 1821)

AGRADECIMENTOS

O presente estudo, nas suas diversas fases, foi realizado graças à participação de diversas pessoas. Especialmente agradeço:

Ao Dr. Adão J. Cardoso, pelo incentivo, apoio, orientação e amizade durante minha formação no estudo de anuros e pela orientação na realização do presente estudo.

A Silvia Egler, pelo carinho, incentivo, paciência, companheirismo e, em especial, pela valiosíssima ajuda em todas as fases deste estudo.

A Ivan Sazima, pelo incentivo, apoio e amizade durante minha formação, pela leitura do manuscrito e pelas valiosas sugestões durante diversas fases do presente estudo.

Aos Drs. Augusto Abe, Jorge Jim e João Vasconcelos Neto pela leitura paciente do manuscrito e valiosas sugestões.

Aos amigos Célio Haddad, J. P. Pombal Júnior, Ariovaldo Giaretta, Christine Strüssmann, Gilda Andrade, Marcelo Gordo e Frederico Rocha pelas sugestões e auxílio no trabalho de campo e pelas valiosas discussões durante minha formação.

Aos Srs. Schmidt, proprietário, e Aparecido, administrador, e outros funcionários da Fazenda Santa Mônica, pela amizade e oportunidade de ali trabalhar.

Ao amigo Guilherme Franck pelo valioso auxílio nas diversas fases que dependeram de programas para computadores.

A Sérgio Lopes da Faculdade de Engenharia Agrícola da UNICAMP pelo fornecimento dos dados meteorológicos.

Aos meus familiares e amigos, pelo carinho, apoio, compreensão, incentivo e, em especial, paciência durante este e outros estudos.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), pela bolsa concedida.

Aos funcionários do Departamento de Zoologia da UNICAMP, pelo apoio e amizade.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. AREA DE ESTUDOS.....	10
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	16
4. RESULTADOS.....	22
4.1. Características dos adultos.....	22
4.1.1. Coloração.....	22
4.1.2. Pré-pólex.....	22
4.1.3. Comprimento rostro-anal.....	24
4.2. Ninhos.....	24
4.2.1. Construção e características.....	24
4.2.2. Localização.....	32
4.2.3. Dinâmica de ocupação.....	34
4.3. Biologia de fases imaturas.....	37
4.3.1. Desova.....	37
4.3.2. Desenvolvimento pré-metamórfico.....	37
4.3.3. Sobrevivência e predação.....	45
4.4. Biologia de adultos.....	49
4.4.1. Densidade.....	49
4.4.2. Padrões de atividade.....	52
4.4.3. Vocalizações.....	54
4.4.4. Territorialidade.....	57
4.4.5. Comportamento de corte.....	61
4.4.6. Sucesso reprodutivo.....	64
4.4.7. Predadores.....	64
4.4.8. Defesa.....	69

5. DISCUSSÃO.....	72
5.1. Características dos adultos.....	72
5.1.1. Coloração.....	72
5.1.2. Pré-pólex.....	73
5.1.3. Comprimento rostro-anal.....	74
5.2. Ninhos.....	77
5.2.1. Construção e características.....	77
5.2.2. Localização.....	81
5.2.3. Dinâmica de ocupação.....	82
5.3. Biologia de fases imaturas.....	84
5.3.1. Desova.....	84
5.3.2. Desenvolvimento pré-metamórfico.....	85
5.3.3. Sobrevivência e predação.....	88
5.4. Biologia de adultos.....	90
5.4.1. Densidade.....	90
5.4.2. Padrões de atividade.....	92
5.4.3. Vocalizações.....	93
5.4.4. Territorialidade.....	96
5.4.5. Comportamento de corte.....	99
5.4.6. Sucesso reprodutivo.....	101
5.4.7. Predadores.....	102
5.4.8. Defesa.....	106
6. CONCLUSÕES.....	110
7. RESUMO.....	115
8. ABSTRACT.....	119
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	123
APÊNDICE.....	141

1. INTRODUÇÃO

"Novos conceitos são erigidos principalmente sobre conhecimento e entendimento anteriores" (Ricklefs, 1979). A história natural começou a ocupar as mentes dos biólogos já no final do século 18 e tem continuado até os dias atuais (ver, e. g., Berry, 1987; Thomas, 1988). O conhecimento adquirido pelo estudo de história natural levou a novas questões sobre as inter-relações entre os organismos e o ambiente, sendo um ótimo exemplo as valiosas contribuições de Charles Darwin, observacionais e teóricas, ao que hoje conhecemos por Ecologia. Como observado por Tinbergen (1972) sobre a Etologia, em qualquer área da Ecologia é saudável perguntar-se sobre a variedade de fenômenos observados e familiarizar-se com eles, antes de experimentar ou generalizar. Os naturalistas, com sua sede insaciável de observação, têm construído assim uma base sobre a qual os "experimentalistas" e "generalistas" podem se deliciar em seus experimentos e generalizações (ver também Colwell, 1984, e Greene, 1986).

Como não podia deixar de ser, a base do que é conhecido sobre ecologia de anuros atualmente, foi formada essencialmente por observações naturalísticas. Diversos aspectos da história natural de anuros foram estudados nas últimas três décadas, em especial aqueles relacionados ao comportamento social (revisões em Salthe e Mechan, 1974; Wells, 1977; Cardoso, 1984; Duellman e Trueb, 1986). A constatação da complexidade do comportamento social na maioria das espécies foi um dos motivos deste grande interesse por parte dos pesquisadores. Como exemplo, a territorial-

lidade em anuros era praticamente desconhecida até o início da década de 1950 (Martof, 1953); um dos primeiros trabalhos sobre territorialidade em anuros (Lutz, 1960a) relata o comportamento de briga no sapo ferreiro, Hyla faber, o objeto do presente estudo. Nas últimas décadas o comportamento territorial foi observado em centenas de espécies de anuros (ver, e. g., Wells, 1977, 1978; Haddad, 1987).

Entretanto, a maioria dos dados sobre história natural de anuros é incompleta e fragmentada, sendo raros os estudos detalhados sobre uma dada espécie, especialmente na região Neotropical. Os poucos trabalhos detalhados são referências amplamente citadas, que deram origem a vários estudos posteriores e formaram a base para diversas discussões teóricas. Exemplos recentes com espécies neotropicais são os estudos de Kluge (1981) com Hyla rosenbergi, M. Ryan, M. Tuttle e colaboradores com Physalaemus pustulosus (revisão em Ryan, 1985), K. Wells com espécies de dendrobatídeos (referências em Wells, 1980), K. Wells, J. Schwartz e colaboradores com Hyla ebraccata, H. microcephala e H. phlebodes (revisão em Wells, 1988) e Haddad (1987) com H. minuta.

Diversos aspectos podem ser abordados em estudos naturalísticos com anuros: comportamento social (e. g., comunicação, reprodução, territorialidade, cuidado parental), predação sobre estágios imaturos e adultos, defesa, desenvolvimento pré- e pós-metamórfico, etc.. O comportamento social em anuros tem se mostrado consideravelmente mais complexo do que se podia imaginar há algumas décadas atrás (revisões em Lescure, 1968; Wells, 1977; Cardoso, 1984; Duellman e Trueb, 1986).

A comunicação por sinais sonoros em anuros tem sido investigada em seus mais variados aspectos (revisões em Schiotz, 1973; Straughan, 1973; Wells, 1977; Littlejohn, 1977; Gerhardt, 1982; Rand, 1985; Ryan, 1985; Cardoso, 1986; Duellman e Trueb, 1986; Haddad, 1987). Estudos detalhados têm mostrado que a comunicação sonora neste grupo pode ser complexa, envolvendo diversos tipos de vocalização utilizados nos mais variados contextos, como atração de fêmeas, corte, encontros agonísticos e defesa (e. g., Garton e Brandon, 1975; Schneider, 1977; Kluge, 1981; Ryan, 1985; Haddad, 1987; Martins e Haddad, 1988; Wells, 1988). Outro aspecto explorado em diversos estudos é a influência de fatores externos (bióticos e abióticos) e internos (hormonais) nas vocalizações (ver, e. g., Obert, 1977; Schneider, 1977; Gerhardt, 1978; Kuramoto, 1980; Rand, 1985; Ryan, 1985; Cardoso, 1986; Duellman e Trueb, 1986; Wells, 1988).

O comportamento reprodutivo em anuros pode ser complexo, envolvendo rituais de corte relativamente estereotipados e territorialidade, principalmente em espécies com estação reprodutiva prolongada (Wells, 1977); na maioria destas os agregados reprodutivos representam "leks" (sensu Emlem e Oring, 1977) nos quais machos atraem e cortejam fêmeas. Já nas espécies que se reproduzem por curto período de tempo em cada estação reprodutiva (padrão explosivo sensu Wells, 1977) ocorre procura ativa de fêmeas e o comportamento reprodutivo é mais simples, geralmente não ocorrendo defesa de território (Wells, 1977).

A territorialidade foi observada em diversas espécies de anuros das mais variadas famílias (revisões em Wells, 1977,

1978; Duellman e Trueb, 1986; Haddad, 1987). Anuros defendem sítios de canto, locais para oviposição e sítios de alimentação através de encontros agonísticos envolvendo desde vocalizações agressivas até combates físicos que podem levar à morte de um dos oponentes (ver revisões detalhadas em Wells, 1977, 1978 e Haddad, 1987).

O cuidado parental é conhecido em pouco mais de 10% das espécies de anuros e envolve desde cuidado a ovos colocados na água até transporte de girinos em espécies que apresentam desova terrestre (revisões em Trivers, 1972; Salthe e Mecham, 1974; Maynard-Smith, 1977; Ridley, 1978; Gross e Shine, 1981; Wells, 1981), sendo mais comum em espécies tropicais com desovas terrestres (Wells, 1981). O cuidado parental em anuros geralmente requer pouco investimento e pode ser considerado como uma adaptação a condições ecológicas específicas e não como uma condição necessária para a sobrevivência dos imaturos, como em grande parte dos mamíferos e aves; o cuidado parental em anuros pode aumentar a proporção de jovens que sobrevivem, mas na maioria das espécies parece improvável que todos os jovens "abandonados" venham a perecer (Wells, 1981). Wells (1981) sugere que o cuidado parental deve variar à medida que as condições ecológicas variem, como ocorre com os sistemas de acasalamento, sendo possível prever que várias espécies apresentem cuidado parental facultativo.

A literatura sobre predação e defesa em anuros é extremamente fragmentada e, geralmente, de caráter anedótico (ver Duellman e Trueb, 1986). Apenas recentemente a predação sobre anuros tem sido motivo de estudos detalhados (revisão em Ryan,

1985). Anuros são usados como alimento por vários predadores (revisão em Duellman e Trueb, 1986). Serpentes são um dos principais predadores de anuros (ver Cunha e Nascimento, 1978, Vitt, 1983, Lema *et al.*, 1984, Mushinsky, 1987, Sazima e Haddad, 1990), existindo diversos casos de especialização envolvendo táticas de caça e "manipulação" elaboradas (Vitt, 1983). Em algumas populações de anuros, serpentes exercem forte pressão de predação sobre jovens e adultos (Schaub e Larsen, 1978; Kluge, 1981; Ryan, 1983; C. Haddad, com. pess.).

Recentemente, M. Ryan e M. Tuttle (referências em Ryan, 1985) mostraram que o morcego Trachops cirrhosus localiza anuros através das vocalizações emitidas pelos machos, existindo evidências de que outros animais, como marsupiais e alguns anuros, também, localizam suas presas deste modo (Jaeger, 1976; Kluge, 1981; Ryan, 1985). Assim, um anuro macho cantando pode atrair seus predadores, além das fêmeas de sua espécie, existindo provavelmente um balanço seletivo entre estas duas forças antagônicas na evolução das vocalizações nestes animais (Rand, 1985; Ryan, 1985).

Anuros defendem-se de seus predadores utilizando as mais variadas táticas defensivas, desde permanecer imóvel ou simplesmente fugir aos pulos, até tentar assustar ou ferir seus predadores (ver revisões em Edmunds, 1974 e Duellman e Trueb, 1986).

As fases imaturas dos anuros, embora menos estudadas que a fase adulta, têm sido amplamente abordadas, especialmente a fase de girino. Diversos aspectos foram abordados nestes estudos: tipos de desovas e suas relações com o local de oviposição, tipos de ambientes nos quais as larvas se desenvolvem e suas adaptações

a estes, tempo de desenvolvimento, partilha de recursos (tempo, espaço e alimento) em comunidades de girinos, competição, predação e defesa, etc. (revisão em Duellman e Trueb, 1986). Foi demonstrado, por exemplo, que em espécies que se reproduzem em corpos d'água temporários, o desenvolvimento pré-metamórfico tende a ser rápido e os estágios imaturos geralmente não sofrem grande pressão de predação e portanto tendem a não apresentar defesas químicas, enquanto naquelas que utilizam ambientes permanentes, o desenvolvimento tende a ser lento e, devido à maior pressão de predação, ovos e girinos tendem a ser impalatáveis (ver Wassersug, 1974, 1975 e Wilbur, 1980).

Crump (1974) e Duellman e Trueb (1986) classificaram os modos reprodutivos conhecidos em anuros com base em diversas características, como locais de oviposição e desenvolvimento dos girinos, presença de ninhos, modo pelo qual os girinos atingem os corpos d'água e cuidado parental. Duellman e Trueb (1986) compilaram e exemplificaram 29 modos reprodutivos em anuros, desde oviparidade, caracterizada pela deposição de ovos diretamente na água, onde os girinos se desenvolvem, até viviparidade. De um modo geral, estes modos reprodutivos representam os diversos graus de evolução do comportamento reprodutivo encontrados em anuros.

Hilídeos são ótimos objetos de estudos naturalísticos por serem geralmente abundantes na época de reprodução e facilmente observáveis. O gênero *Hyla* (excluindo-se as espécies colocadas no gênero *Ololygon* pela maioria dos autores) engloba mais de 250 espécies distribuídas por quase todo o planeta, com maior diversidade na região Neotropical (Frost, 1985). Somente no Bra-

sil ocorrem cerca de 100 espécies descritas e, certamente, diversas outras ainda desconhecidas.

Entre os diversos grupos de Hyla, tem-se reconhecido dois, circundata e boans, cujos membros apresentam características morfológicas semelhantes, mas cujos comportamentos reprodutivos diferem pelo hábito de machos construírem ou não ninhos de barro, onde os ovos são depositados e os girinos passam parte do desenvolvimento (esta última característica é observada no grupo boans). Devido à falta de revisões taxonômicas e observações sobre a história natural da maioria das espécies do grupo circundata, Martins e Haddad (1988) preferiram caracterizar o grupo boans comportamentalmente, incluindo neste grupo apenas as espécies que constroem ninhos, embora seja possível que diversas populações de uma mesma espécie possam diferir neste aspecto (Bokermann, 1968; Kluge, 1981; Martins e Haddad, 1988). Entretanto, no estágio atual de conhecimentos, é impraticável definir morfológicamente os limites entre estes dois grupos de espécies. É possível que todas as fases evolutivas, que culminaram no hábito de construir ninhos, sejam encontradas nos dois grupos. Aguardando uma revisão taxonômica e observações de campo detalhadas de diversas espécies, prefiro aqui considerar, para comparação com os dados aqui apresentados, apenas o grupo boans.

O grupo boans, como aqui considerado é composto por cinco espécies conhecidas: Hyla biobeba, H. boans, H. faber, H. pardalis e H. rosenbergi.

O sapo ferreiro ou juiponga, Hyla faber, ocorre desde a Argentina até o nordeste do Brasil e se reproduz em poças perma-

nentes, geralmente às margens de riachos, na Mata Atlântica (Martins e Haddad, 1988). É espécie aparentemente característica de matas, como a maioria das espécies do grupo boans, embora algumas populações de regiões muito alteradas pelo homem estejam se reproduzindo também em áreas abertas (obs. pess). O canto característico desta espécie, semelhante a marteladas em uma bigorna (daí o nome sapo ferreiro), chamou a atenção dos colonizadores europeus ainda no século 16. Gabriel de Sousa (1587) comparou seu canto com "caldeireiros que malham nas caldeiras". Entretanto, foi só em 1821 que a espécie foi descrita por De Wied-Neuwied, que a encontrou durante suas viagens pelo interior do Estado da Bahia, nas proximidades do rio Jiquiriçá.

Goeldi (1895) descreveu alguns aspectos do comportamento reprodutivo de H. faber, observados em Petrópolis, Rio de Janeiro. Lutz (1960a, 1973) descreveu também alguns aspectos da reprodução, além de uma luta entre dois machos, também numa população de Petrópolis. Sazima (1975) descreveu o grito de angústia ("distress call") de jovens desta espécie em Ubatuba, São Paulo, e comentou suas possíveis funções. Recentemente, Andrade (1987) e Feres (1989) estudaram alguns aspectos das fases imaturas na serra do Japí (Cabreúva, São Paulo) e na região de Botucatu, São Paulo, respectivamente, e Martins e Haddad (1988) descreveram, com maiores detalhes, as vocalizações e o comportamento reprodutivo de H. faber em uma mata em Sousas (Campinas, São Paulo).

Sobre as outras espécies do grupo boans, Lutz (1960b) e Bokermann (1968) descreveram alguns aspectos da reprodução de Hyla pardalis em Petrópolis, Rio de Janeiro, e Paranapiacaba, São

Paulo, respectivamente. Duellman (1970, 1974) e Caramaschi e Cardoso (1978) descreveram o comportamento reprodutivo de *H. boans* na América Central e na região de Manaus, Amazonas, respectivamente; Jim (1971, 1980) descreveu os ninhos de *H. biobeba* (referida como *H. pardalis*) em Botucatu, São Paulo, e Kluge (1981) estudou com grande riqueza de detalhes a história natural de *H. rosenbergi* no Panamá.

Escolhi *H. faber* para o presente estudo porque observações anteriores (Martins e Haddad, 1988) deram origem a diversas questões sobre a história natural desta interessante espécie, que só poderiam ser respondidas com um estudo mais detalhado, com acompanhamento quase diário, inspirado na interessante monografia de Kluge (1981) sobre *H. rosenbergi*. Para tanto, escolhi um açude em área aberta na região de Joaquim Egídio (Campinas, São Paulo) onde encontrei condições adequadas para este trabalho.

Meu objetivo fundamental foi obter o máximo de informações sobre a história natural de *H. faber*. Embora alguns trabalhos já tenham sido publicados sobre esta espécie, diversos aspectos de sua história natural permanecem desconhecidos, como detalhes do desenvolvimento pré-metamórfico, presença de riscos de predação, cuidado parental e sucesso reprodutivo. Os resultados do presente estudo, somados às informações sobre *H. faber* já existentes na literatura, formam uma base sobre a história natural da espécie, a partir da qual diversas hipóteses podem ser formuladas e testadas.

2. AREA DE ESTUDO

O presente estudo foi realizado em um açude da Fazenda Santa Mônica (22°54' S; 46°53' W; alt. c. 800 m), situada a 8,5 km a oeste do distrito de Joaquim Egídio (município de Campinas, São Paulo), na estrada Joaquim Egídio-Morungaba. O açude, construído em 1986 para servir de bebedouro para o gado, foi formado pelo represamento de um pequeno curso d'água temporário que nasce em uma mata secundária (distante cerca de 100 m do açude) e corta uma área de pastagem onde formou um pequeno vale (Fig. 1). As encostas deste vale são cobertas por gramíneas e pequenos arbustos. O açude (Fig. 2), de águas turvas, tem forma aproximadamente retangular e mede cerca de 9,5 m de largura por 20 m de comprimento e sua profundidade chega a 1,0 m na estação chuvosa. A parte mais baixa do açude possui margens de barro (inundáveis durante chuvas fortes) com ciperáceas e gramíneas de pequeno porte (Fig. 3); a parte posterior é quase totalmente coberta por taboa (*Typha* sp.), sem barro nas margens. Na estação das chuvas, com o transbordamento do açude, um fio d'água corre para uma área brejosa, formando lama e pequenas poças em alguns trechos. O gado e os cavalos, criados na pastagem ao redor, bebiam água nas margens do açude.

Segundo moradores da região, originalmente a região da fazenda Santa Mônica era coberta por mata de planalto, derrubada principalmente no começo deste século para a implantação de culturas de café. Desta vegetação original restaram apenas pequenas "ilhas" geralmente muito alteradas.

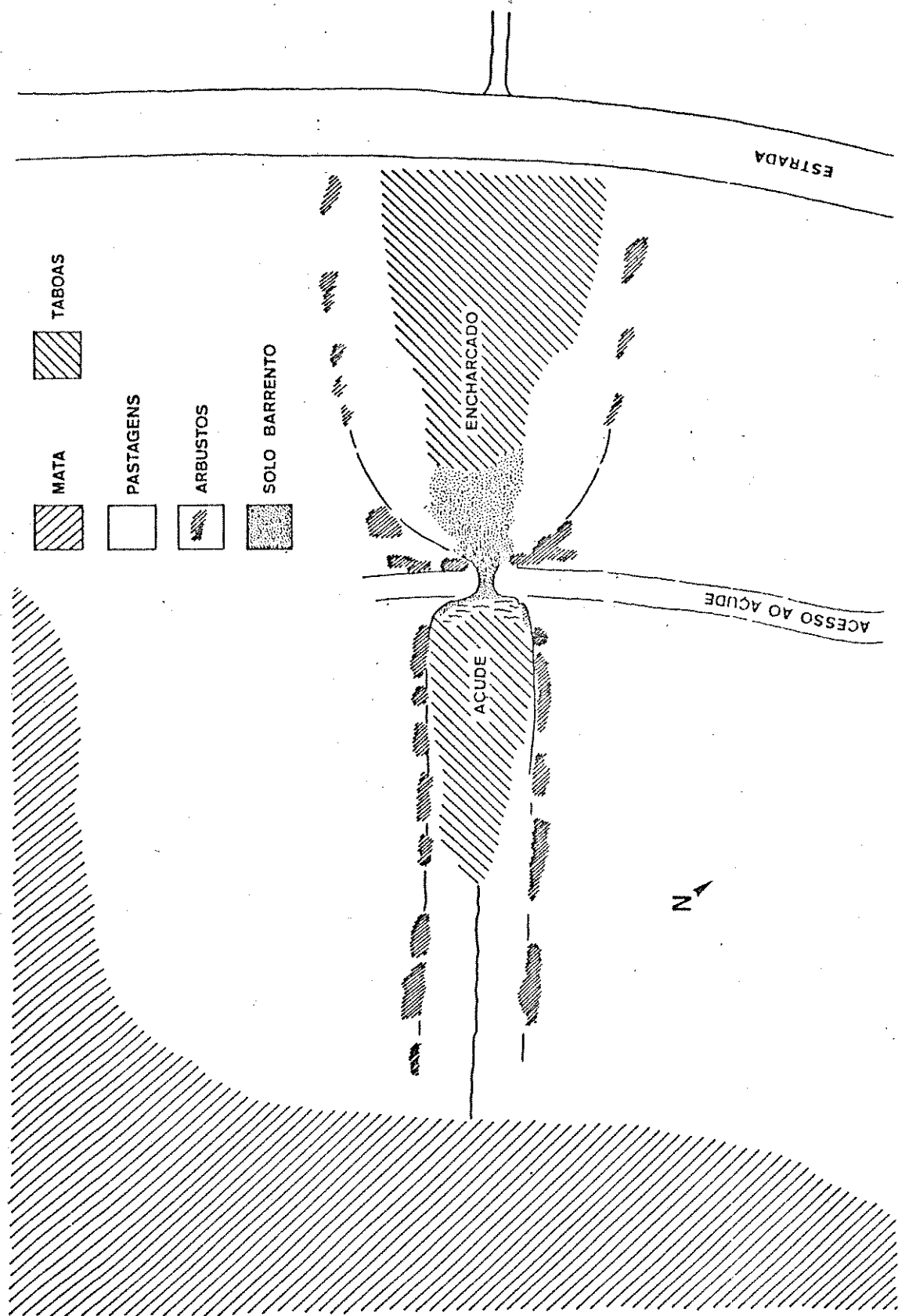


Figura 1 - Vista aérea esquematizada da região do açude da fazenda Santa Mônica, estrada Joaquim Egídio-Morungaba, Joaquim Egídio, Campinas (SP), onde Hyla faber foi estudada.



Figura 2 - Vista parcial do açude da Fazenda Santa Mônica. Note a mata secundária ao fundo, as taboas no centro do açude e a gaiola para girinos na margem.



Figura 3 - Vista parcial da margem do açude estudado, mostrando as margens barrentas, com ciperáceas baixas, onde machos de *Hyla faber* constroem seus ninhos.

Além de Hyla faber, durante o período de estudos, reproduziram-se no açude mais sete espécies de anuros: Bufo ictericus, Bufonidae, Hyla albopunctata, Hyla fuscovaria, Hyla minuta, Hyla prasina, Hyla sanborni, Hylidae, e Physalaemus cuvieri, Leptodactylidae. Alguns machos de Leptodactylus cf. ocellatus, Leptodactylidae, vocalizaram por algumas noites no açude, mas não se reproduziram. Leptodactylus fuscus, Leptodactylidae, e Elachistocleis ovale, Microhylidae, reproduziram-se na área brejosa abaixo do açude e alguns machos de Eleutherodactylus juipoca, Leptodactylidae, vocalizaram nos pastos ao redor do açude. Dois indivíduos sub-adultos de Bufo crucifer e de Bufo ictericus, Bufonidae, foram observados forrageando nas margens do açude por algumas noites. Outros dois agregados reprodutivos de H. faber foram observados em um brejo e um pequeno açude a 150 e 200 m do açude estudado, respectivamente. Em nenhum destes locais encontrei indivíduos marcados no açude estudado.

Vivem nas águas do açude o guaru (Phallocerus caudimaculatus, Poeciliidae) e uma espécie de lambarí (Astyanax sp., Characidae, observado em apenas uma ocasião). Quatro espécies de cobras foram observadas nas margens do açude: as cobras d'água Helicops modestus e Liophis miliaris, a jararaquinha-do-campo Liophis poecilogyrus e a cobra-cipó Chironius quadricarinatus, todas Colubridae.

Diversas aves foram observadas na área do açude: japacáim (Donacobius atricapillus), Mimidae, maria-faceira (Syrigma sibilatrix), socozinho (Butorides striatus), ambas Ardeidae, martin-pescador (Ceryle torquata), Alcedinidae, suindara (Tyto al-

ba), Tytonidae, e anu branco (Guira guira) e anu preto (Crotophaga ani), ambas Cuculidae. Ratos de duas espécies (uma grande, provavelmente Nectomys sp., e uma pequena), ambas Cricetidae, e um casal de cachorros-do-mato (Dusicyon thous), Canidae, também foram observados ao redor do açude.

A figura 4 apresenta a precipitação e a variação das temperaturas máximas e mínimas entre julho de 1988 e junho de 1989 a partir de dados da estação meteorológica da FEAGRI (Unicamp, Barão Geraldo, Campinas) distante 22 km a noroeste da fazenda Santa Mônica. Na estação chuvosa de 1988/1989, as chuvas na região sudeste do Brasil foram reduzidas pelo fenômeno Anti-El Niño (Molion, 1989). Na região de Campinas, as chuvas, que normalmente começam em setembro, só começaram a cair com maior intensidade a partir do fim de outubro. Na fazenda Santa Mônica, além deste atraso, ocorreu uma estiagem longa entre meados de novembro e início de dezembro (mais curta na região de Barão Geraldo, Fig. 4).

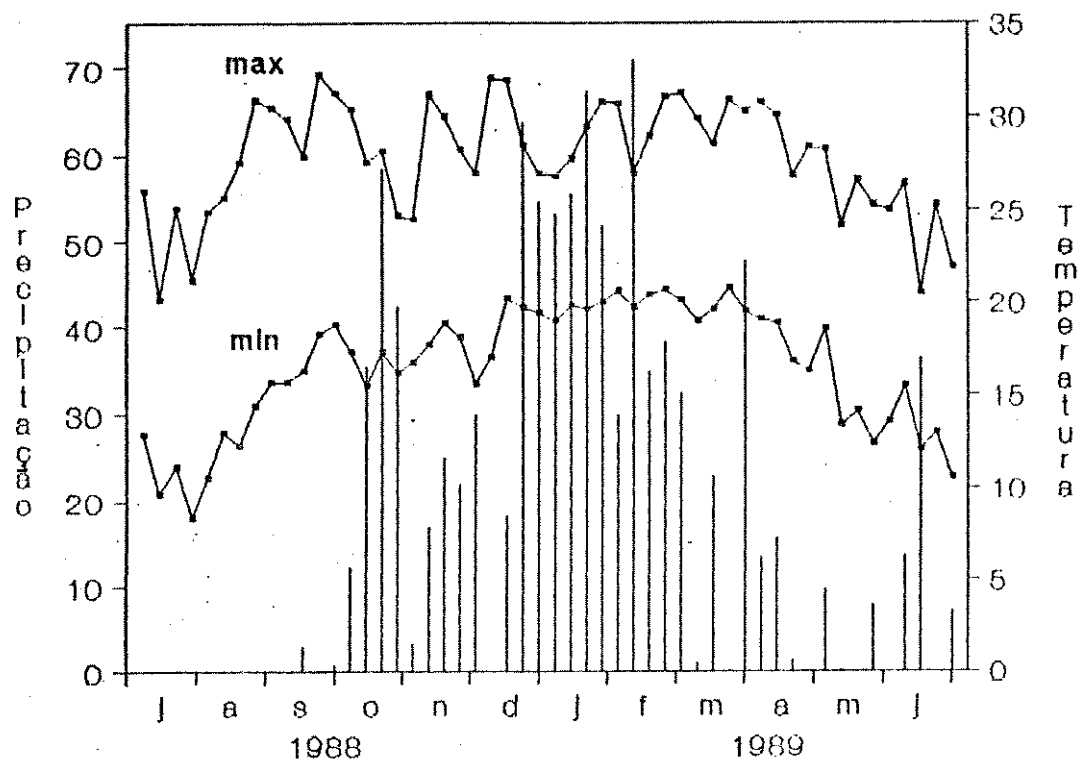


Figura 4 - Precipitação (em milímetros, barras verticais) e médias das temperaturas (em °C, linhas) máximas (max) e mínimas (min) semanais durante o período de julho de 1988 a junho de 1989 em Barão Geraldo, Campinas, 22 km a noroeste da fazenda Santa Mônica.

3. MATERIAL E MÉTODOS

As observações sobre a história natural de *H. faber* foram realizadas entre novembro de 1988 e novembro de 1989. No período de novembro de 1988 a março de 1989, as visitas à área foram realizadas a cada dois ou três dias, totalizando 57 turnos de observações. Estas observações eram iniciadas ao final da tarde (16:30-18:30h) e encerradas quando a atividade de *H. faber* diminuía ou cessava (21:00-01:00h). Observações adicionais sobre desenvolvimento dos girinos foram feitas em visitas quinzenais, entre abril e novembro de 1989.

Um mapa da área de estudo foi feito no início de novembro de 1988. A localização e os deslocamentos de cada adulto, bem como a localização de cada ninho novo de *H. faber*, foram anotados a cada noite em cópias deste mapa.

No dia em que foi observado pela primeira vez, cada ninho foi fotografado (em diapositivos) e marcado com uma estaca de alumínio contendo etiqueta de plástico com número de referência (Fig. 10). Nesta ocasião, para cada ninho foram anotados, em um formulário de campo, os seguintes dados: (1) data do aparecimento do ninho, (2) presença e estágio de imaturos, (3) comprimento dos eixos maior e menor da superfície d'água, (4) profundidade (no ponto mais profundo), (5) altura média da amurada, (6) material que compunha a amurada, (7) distância do ninho mais próximo, (8) distância da água do açude, e (9) macho proprietário (quando conhecido). Todas as medidas dos ninhos foram tomadas com fita mé-

trica com precisão de 0,5 cm. A superfície da lâmina d'água de cada ninho marcado foi calculada pela área da elipse, utilizando-se as larguras da lâmina d'água; o volume de água foi calculado pelo volume da secção basal de um elipsóide, utilizando-se as larguras da superfície da lâmina d'água e a profundidade. Uma análise posterior do material constituinte da amurada e a contagem de ovos foram feitas através das fotografias. Ovos e girinos em estágios iniciais de desenvolvimento foram examinados e medidos (comprimento total, CT) em microscópio estereoscópico com ocular micrométrica. Os estágios de desenvolvimento correspondem aos da tabela de Gosner (1960).

Três ninhos, dois com desovas intactas e um com a desova afundada, foram cercados com tela plástica branca (Fig. 5), que evitava invasões e fugas, para a comparação da sobrevivência em ninhos com desovas afundadas e aqueles com desovas intactas. A cada dia de observação foi coletada uma amostra de cerca de dez girinos de cada um destes ninhos, até que nenhum girino fosse encontrado dentro do ninho.

Em 19 de fevereiro foi colocada no açude uma gaiola de 80x80x50 cm (Fig. 6) para o acompanhamento de desenvolvimento de girinos. A gaiola possuía armação de arame de alumínio e era totalmente coberta com tela plástica. Uma porção móvel na parte superior permitia a introdução de uma pequena peneira para a coleta dos girinos. Quinze dias após a colocação da gaiola no açude (tempo em que acumulou lodo no fundo) foram colocados 200 girinos de *H. faber* (estágio 22) em seu interior. A cada 15 dias, 10-20 girinos foram coletados, medidos com paquímetro de plástico e



Figura 5 - Ninho de *Hyla faber* cercado com tela plástica, utilizado para estimar a sobrevivência de embriões e girinos nos ninhos. Note a desova na superfície da água e o substrato barrento.

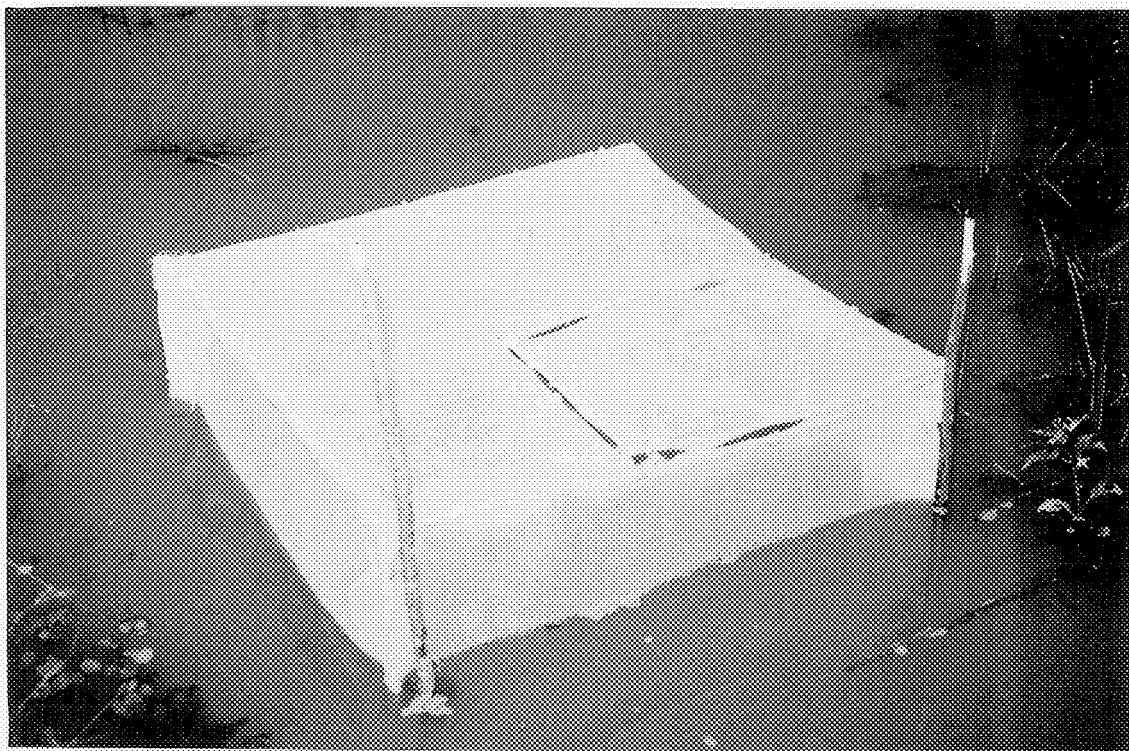


Figura 6 - Gaiola de 80x80x50 cm de tela plástica e armação de alumínio, colocada na margem do açude e utilizada para estimar o crescimento de girinos de *Hyla faber* em seu ambiente.



Figura 7 - Macho de *Hyla faber* (M01) em repouso na margem do açude. Note a coloração esmaecida do dorso, as cicatrizes causadas pelo pré-pólex do macho oponente em lutas e, na região inguinal, o cinto de plástico para a identificação sem manuseio.

novamente liberados na gaiola, após anotação de seus estágios de desenvolvimento. Cada indivíduo adulto de *H. faber* foi marcado na primeira vez em que foi encontrado, através de amputação de falange (Martof, 1953) e colocação de cinto inguinal (Kluge, 1981). A técnica de amputação de falanges mostrou-se eficiente como marcação permanente, pois os dedos e artelhos cortados não regeneravam. Apenas um dedo de cada mão ou pé era cortado. Embora tenham ocorrido hemorragias no local do corte em algumas ocasiões, não foi obtida nenhuma evidência de que tal método pode causar a morte de um indivíduo. A técnica do cinto inguinal, por sua vez, mostrou-se muito adequada para a identificação de indivíduos à distância, sem a necessidade de manuseio (Fig. 7).

Os cintos foram confeccionados previamente com tiras de plástico branco ("Vulcan") e soldados por pressão com ferro aquecido (um alicate de ponta). A largura dos cintos era de cerca de 8 mm e o diâmetro variava de 14 a 18 mm, conforme o tamanho do indivíduo. O número correspondente à amputação de artelhos de cada indivíduo foi escrito com caneta de retroprojektor em seu respectivo cinto. A colocação do cinto consistia em escorregá-lo, através das pernas esticadas do indivíduo, até a região inguinal. Para que um cinto não saísse acidentalmente depois de colocado, devia deslizar sem folga pelas coxas do indivíduo. Cintos de tamanho adequado, e os números neles escritos, persistiram por todo o período de estudo e não provocaram escoriações nos indivíduos. Nenhum indivíduo foi observado tentando retirar seu cinto e, aparentemente, os cintos não impediam o comportamento habitual dos indivíduos. Todo o processo de marcação (amputação de artelhos, medição do exemplar, colocação do cinto e liberação) durava menos de cinco minutos e indivíduos recém-marcados reiniciavam suas atividades alguns minutos após sua soltura.

Para cada indivíduo marcado foram anotados, em um formulário de campo, os seguintes dados: (1) dia e horário da marcação, (2) sexo (através da presença/ausência de pre-pólex), (3) comprimento rostro-anal (CRA, medido com paquímetro de plástico com precisão de 0,1 mm), (4) distância do indivíduo mais próximo e (5) observações adicionais (e. g., tipo de comportamento, marcas naturais, ectoparasitas, presença de óvulos em fêmeas).

Em cada noite de observação foram adotados os procedimentos seguintes. No final da tarde foi anotada a presença de ni-

nhos novos após um exame detalhado das margens do açude. Para cada ninho foi anotada a presença/ausência de fases imaturas e, de cada ninho ocupado, foi coletada uma amostra de 2 a 5 indivíduos que foi fixada em formol a 5% imediatamente após a coleta. Um total de 42 desovas depositadas em 30 ninhos foram amostradas. Para o cálculo do tempo após a fertilização, todas as desovas foram consideradas como depositadas às 03:00h; este horário corresponde ao horário médio de oviposição obtido por Kluge (1981) para H. rosenbergi, a única espécie do grupo boans para a qual este dado está disponível na literatura. Para os adultos foi anotado o máximo de atividades possíveis de se observar ("observação de todas as ocorrências", Martin e Bateson, 1986) de cada indivíduo (e.g., início das vocalizações, tipo de vocalização emitida, comportamento reprodutivo, interações agressivas). A maior parte das observações noturnas foram realizadas com lanterna de cabeça de luz branca, embora algumas observações de comportamento tenham sido realizadas com uso de filtro vermelho adaptado à lanterna. Os indivíduos eram localizados pelas vocalizações ou pelo brilho da luz refletida nos olhos. Também foram anotados dados sobre presença de predadores potenciais, predação, parasitismo, outros anuros em atividade, além de temperatura do ar (a cada 30 min., com termômetro de mercúrio) e condições meteorológicas. Todos os girinos em estágio 43 e 44 encontrados saindo da água foram medidos (CRA) e, posteriormente, liberados no mesmo local de sua coleta. Todas as observações foram gravadas em fitas cassete e posteriormente transcritas.

4. RESULTADOS

4.1. Características dos adultos

4.1.1. Coloração

Machos e fêmeas adultos de *H. faber* possuem dorso castanho com manchas mais escuras de contorno irregular e, em alguns exemplares, uma faixa vertebral escura correndo do focinho à região cloacal. A superfície superior dos membros possui faixas transversais de formato irregular. Entretanto, fêmeas de *H. faber* possuem sempre dorso castanho avermelhado, enquanto nos machos o dorso é castanho escuro ou castanho esverdeado (Fig. 8). A face ventral em ambos os sexos é creme, com manchas irregulares amareladas no ventre.

Exemplares machos encontrados durante o dia, em repouso ao redor do açude, apresentavam a coloração do dorso mais clara, mas mantendo o tom castanho ou esverdeado (ver Fig. 7).

4.1.2. Pré-pólex

Além da coloração do dorso e da presença do saco vocal, machos de *H. faber* podem ser distinguidos das fêmeas pela presença de pré-pólex desenvolvido. O pré-pólex em *H. faber* tem formato de espinho e é recoberto por uma capa carnosa que pode ser



Figura 8 - Casal de *Hyla faber* (macho M13 e fêmea não marcada) em amplexo no ninho nº 20. Note a cor castanho avermelhado da fêmea e as amuradas do ninho contendo vegetação.

voluntariamente encolhida para que o espinho fique exposto. O espinho é utilizado tanto em lutas, como em defesa. Em lutas, os machos combatentes raspam o pré-pólex no oponente, ferindo-o. Cicatrizes destes ferimentos (ver Fig. 7) são frequentemente observadas no dorso de machos. Quando manuseados, alguns machos de *H. faber* raspam os pré-pólex nas mãos do coletor, podendo causar pequenas lacerações.

4.1.3. Comprimento rostro-anal

Os machos de *H. faber*, da fazenda Santa Mônica, mediram $84,02 \pm 3,53$ mm ($N = 25$, 78,0-91,4 mm) e as fêmeas $83,83 \pm 4,20$ mm ($N = 20$, 77,5-91,4 mm) de comprimento rostro-anal (CRA). Não há diferença significativa entre as médias de CRA de machos e fêmeas ($t = 0.163$, $p > 0.1$). A distribuição dos CRAs de machos e fêmeas está representada na figura 9.

As médias de CRA de machos ($\bar{X} = 82,54 \pm 3,11$ mm; 78,0-88,3 mm) e fêmeas ($\bar{X} = 83,61 \pm 3,82$ mm; 77,8-88,9 mm) em amplexo não foram significativamente diferentes ($N = 10$ casais em amplexo, $t = 0,687$, $p > 0,1$). Em cinco pares em amplexo os machos eram maiores que as fêmeas e, em outros cinco, as fêmeas eram maiores.

4.2. Ninhos

4.2.1. Construção e características

Na Fazenda Santa Mônica os ninhos de *H. faber* foram construídos nas margens do açude estudado apenas pelos machos. Um ninho típico consistia de uma depressão, de forma aproximadamente circular, cercada por uma amurada de barro ou vegetação, contendo água em seu interior (Figs. 5 e 10).

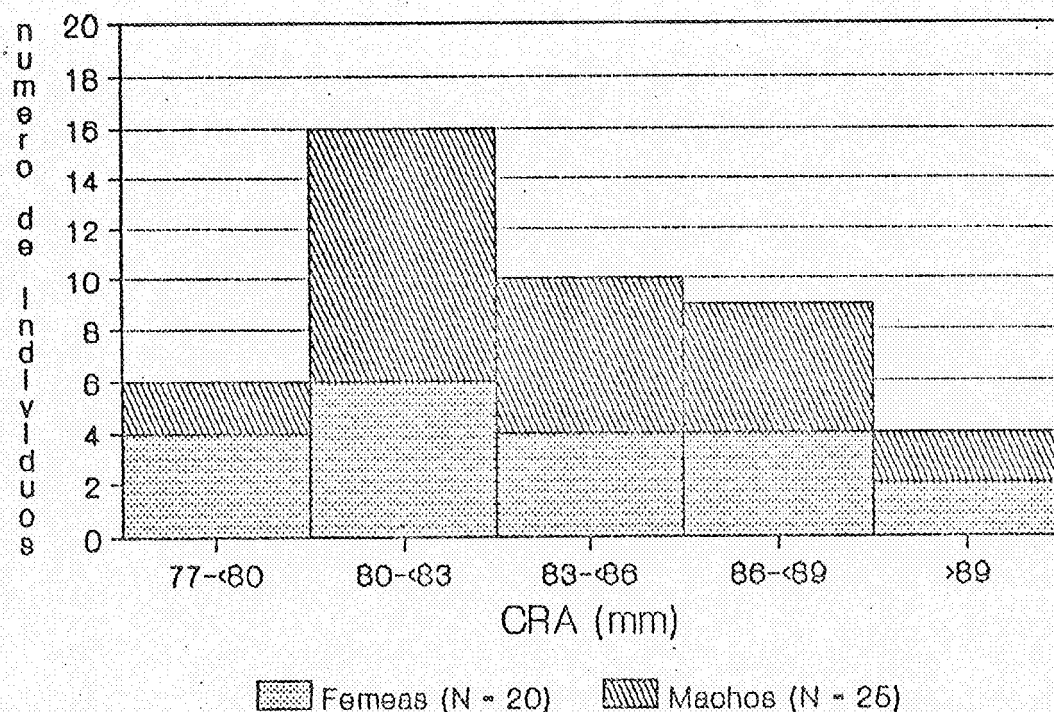


Figura 9 - Comprimento rostro-anal (CRA) de 25 machos e 20 fêmeas de *Hyla faber* marcados no açude.



Figura 10 - Ninho (nº 19) de *Hyla faber* contendo desova recém-depositada. Note a amurada constituída quase totalmente de barro e a estaca de alumínio com etiqueta de plástico usada para marcar os ninhos (no canto inferior esquerdo).

Para construir um ninho, um macho se alojava em um local encharcado e começava a empurrar a vegetação ou o barro à sua volta com as mãos, apoiando os pés em um local firme do lado oposto. Nestes movimentos, apenas as pernas eram flexionadas; o macho começava a descrever um círculo, formando uma depressão arredondada e cercada com o material por ele empurrado. Quando o círculo era fechado, o local de apoio dos pés tornava-se a própria amurada do ninho. O macho M1 levou cerca de 35 e 25 min. para construir os ninhos números 11 e 12 respectivamente (dia 9 de novembro). Vários ninhos foram construídos a partir de depressões naturais ou artificiais (pegadas de gado ou do observador). A renovação posterior de um ninho por um macho que o reocupava, ou por uma fêmea em amplexo (ver 4.4.5), se dava de maneira semelhante ao descrito acima: o indivíduo que estava renovando apoiava os pés do lado oposto e, flexionando as pernas, empurrava o barro do fundo para a amurada, com as mãos e o focinho. Enquanto construía ou renovava um ninho, um macho que estivesse vocalizando, interrompia essa atividade. Um ninho abandonado deteriorava-se em poucos dias, pois a chuva e as inundações destruíam a amurada e assoreavam o fundo.

Todos os ninhos observados variaram consideravelmente em forma, tamanho, e material utilizado na construção. As características de cada ninho marcado, anotadas na ocasião da marcação, são apresentadas na tabela 1 do Anexo. Dentre os 43 ninhos marcados, os eixos maior e menor da lâmina d'água mediram $21,2 \pm 3,6$ cm (11,0-30,0 cm) e $17,0 \pm 2,7$ cm (11,0-26,0 cm), respectivamente; a superfície da lâmina d'água (Fig. 11) foi de $286,9 \pm$

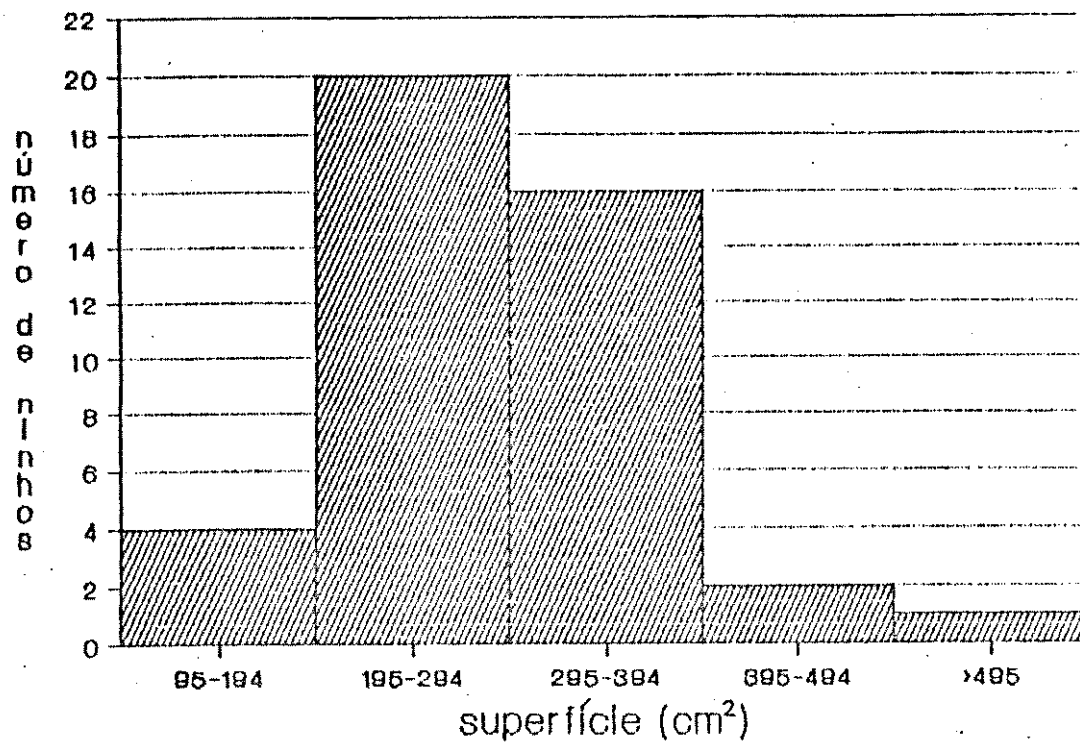


Figura 11 - Superfície da lâmina d'água dos 43 ninhos de *Hyla faber* marcados no açude.

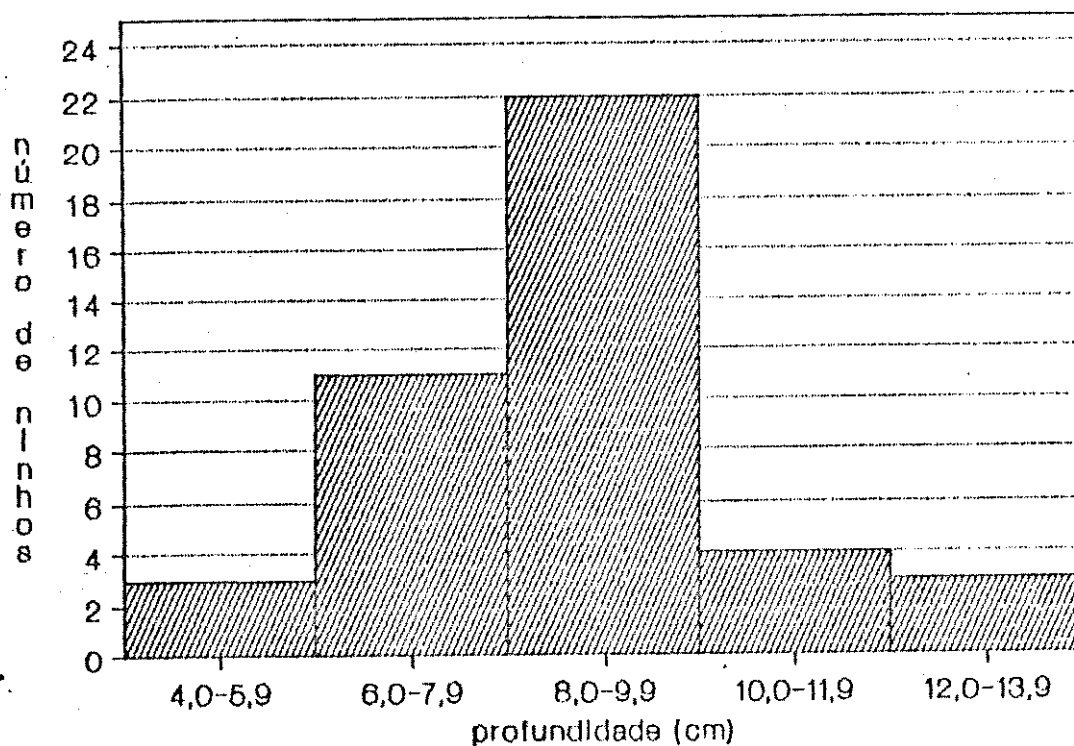


Figura 12 - Profundidade da água (no ponto mais profundo) dos 43 ninhos de *Hyla faber* marcados no açude.

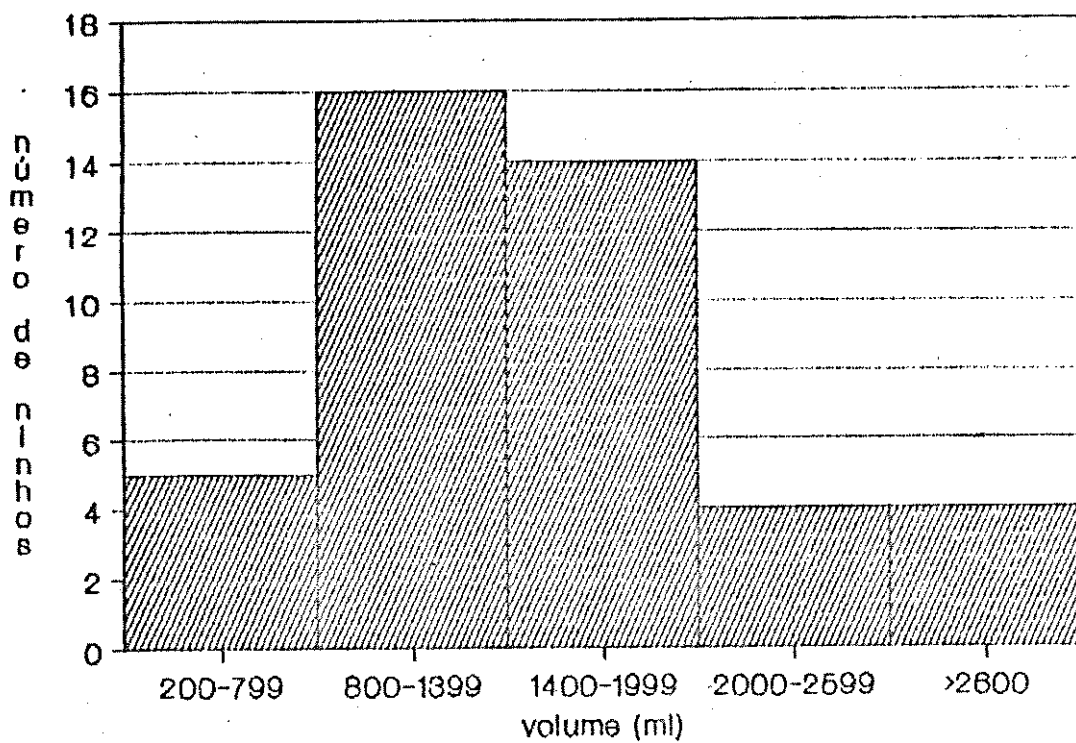


Figura 13 - Volume de água dos 43 ninos de *Hyla faber* marcados no açude.

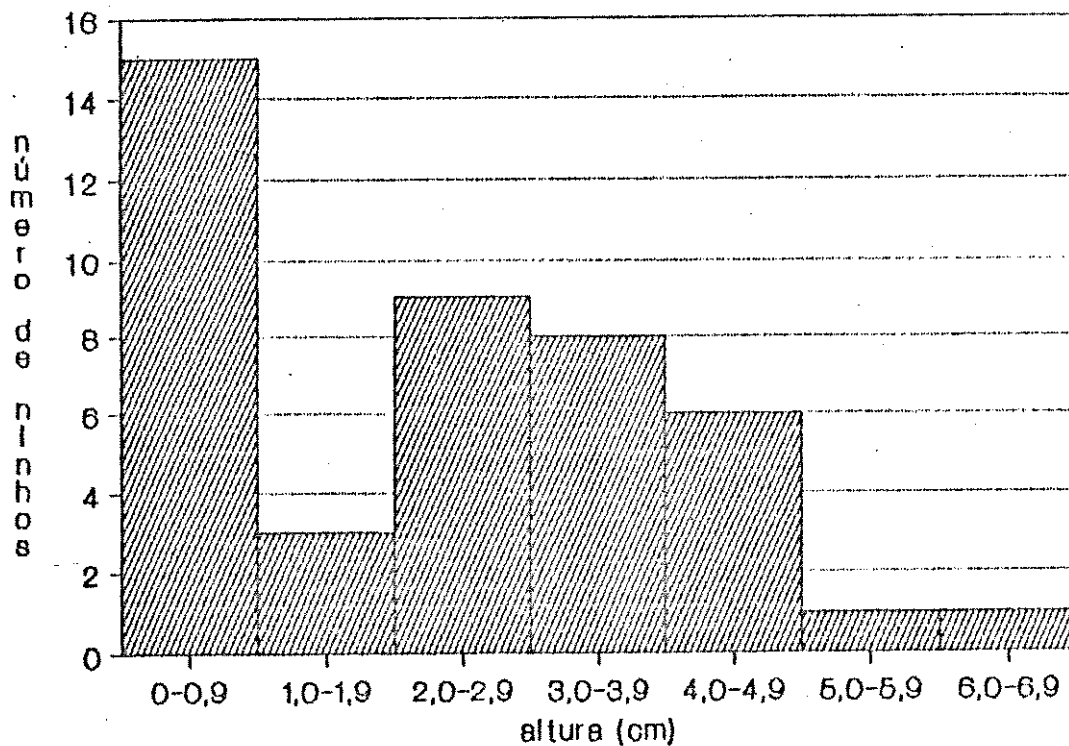


Figura 14 - Altura da amurada dos 43 ninos de *Hyla faber* marcados no açude.

87,9 cm² (95,0-612,6 cm²); a profundidade da água (Fig. 12) foi de $8,2 \pm 1,8$ cm (4,0-13,0 cm); o volume (Fig. 13) foi $1528,0 \pm 674,4$ cm³ (261,0-3587,0 cm³); e a altura da amurada (Fig. 14) foi $1,8 \pm 1,6$ cm (0-6,0 cm). As dimensões acima variavam consideravelmente com chuvas fortes e inundações, principalmente profundidade e altura da amurada (ambas diminuía).

Do total de ninhos marcados, em 14 (32,6%) a amurada era constituída de vegetação, enquanto nos 29 restantes (67,4%) pelo menos 1/4 da amurada era de barro. Destes últimos, em apenas quatro a amurada era totalmente de barro. Considerando-se 41 ninhos (descartados os ninhos números 6 e 7, localizados no encharcado), a distância entre os ninhos e a água do açude (Fig. 15) foi de $22,5 \pm 24,7$ cm (0-96,0 cm). A distância entre cada ninho e aquele mais próximo, na ocasião da marcação (Fig. 16; Tab. 1 do Anexo), foi de $77,4 \pm 82,9$ cm (N = 43 ninhos, 0-350,0 cm).

O número de machos diferentes observados utilizando cada ninho, durante o período de estudo (Fig. 17), foi de $1,3 \pm 0,7$ machos (N = 41 ninhos, 1,0-4,0 machos). O número de desovas por ninho (Fig. 18) foi de $1,7 \pm 1,3$ desovas (N = 41, 0-6 desovas). O número de desovas por ninho não esteve significativamente correlacionado com a superfície da lâmina d'água ($r = 0,072$, $r_{\text{crítico}} (p<0,05) = 0,254$), o volume de água do ninho ($r = 0,09$, $r_{\text{crítico}} (p<0,05) = 0,254$), a profundidade do ninho ($r = 0,159$, $r_{\text{crítico}} (p<0,05) = 0,254$) e nem com a distância entre o ninho e a água do açude ($r = -0,185$, $r_{\text{crítico}} (p<0,05) = 0,261$). O intervalo de tempo entre desovas sucessivas depositadas em um mesmo ninho (Fig. 19) foi de $20,28 \pm 15,6$ dias (N = 33 intervalos, 2-70 dias).

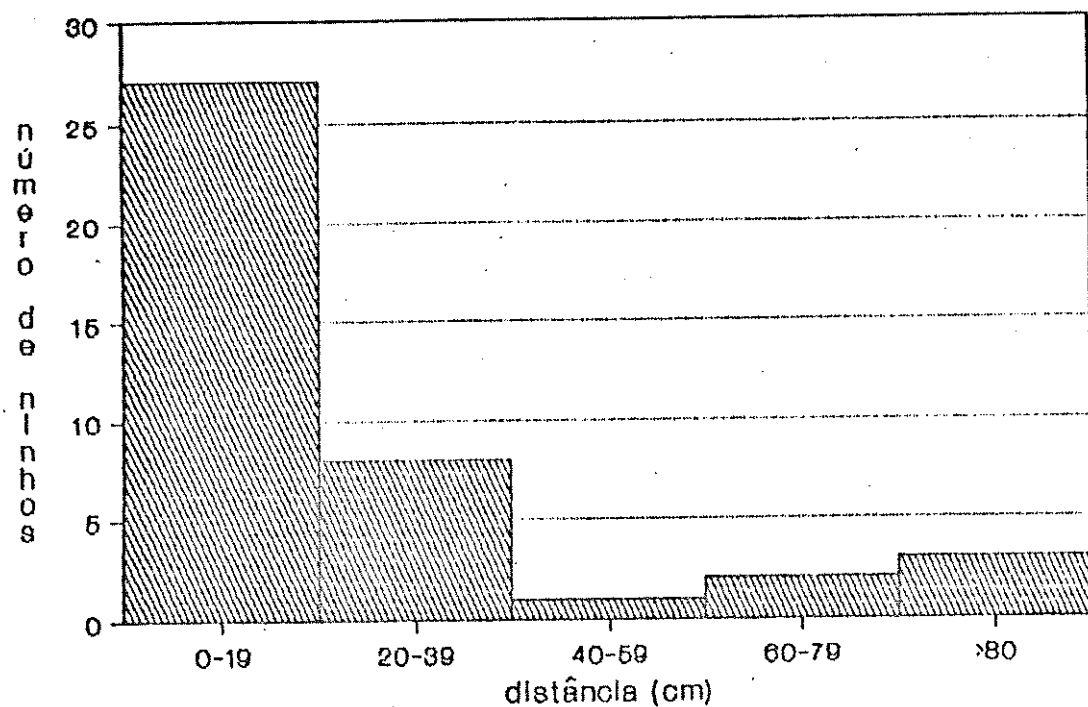


Figura 15 - Distância entre os ninhos de *Hyla faber* e a água do açude estudado.

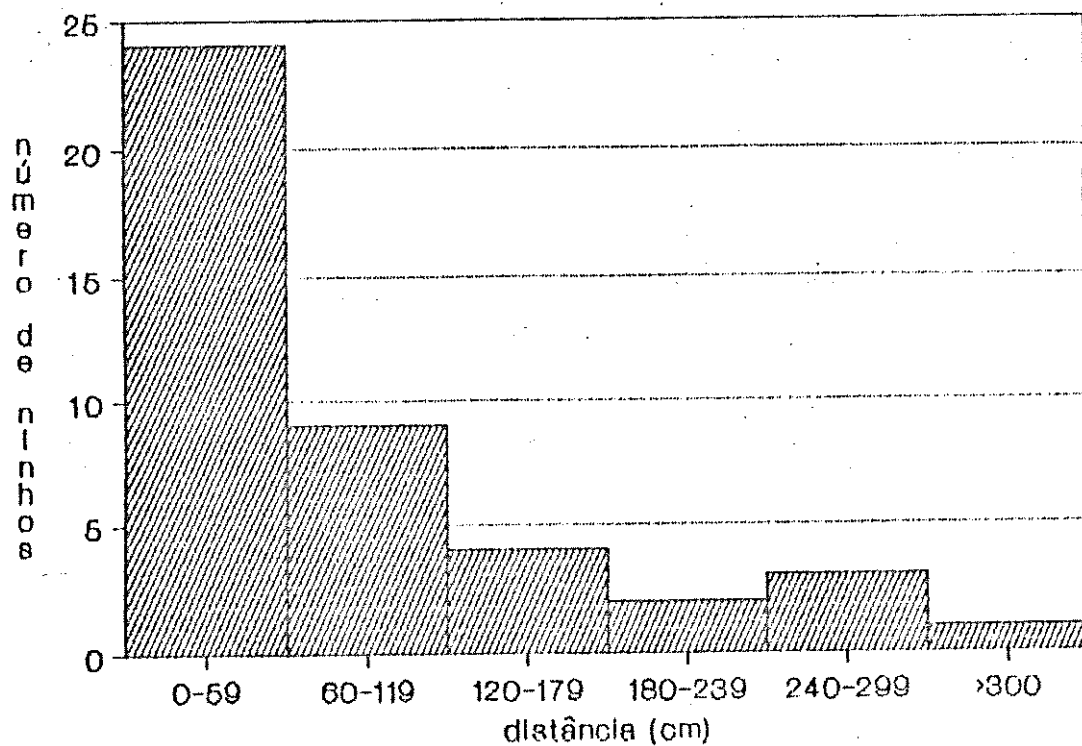


Figura 16 - Distância entre cada ninho de *Hyla faber* marcado e aquele mais próximo, na ocasião da marcação.

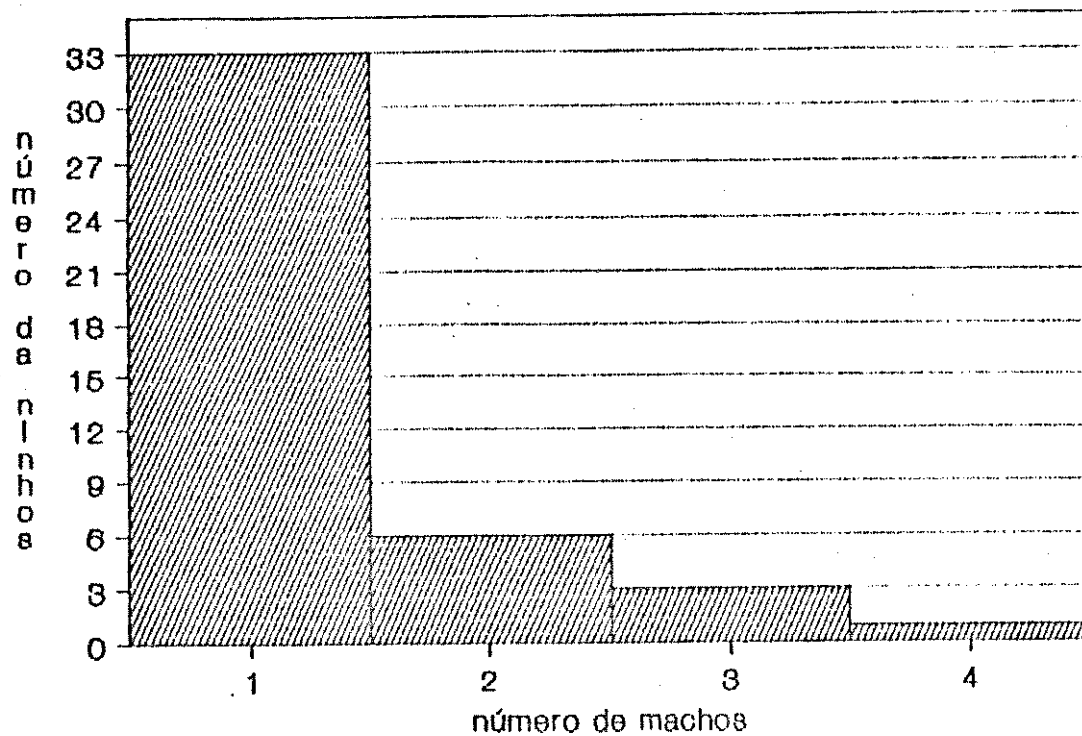


Figura 17 - Número de machos diferentes de *Hyla faber* observados ocupando cada ninho, durante o período de estudo.

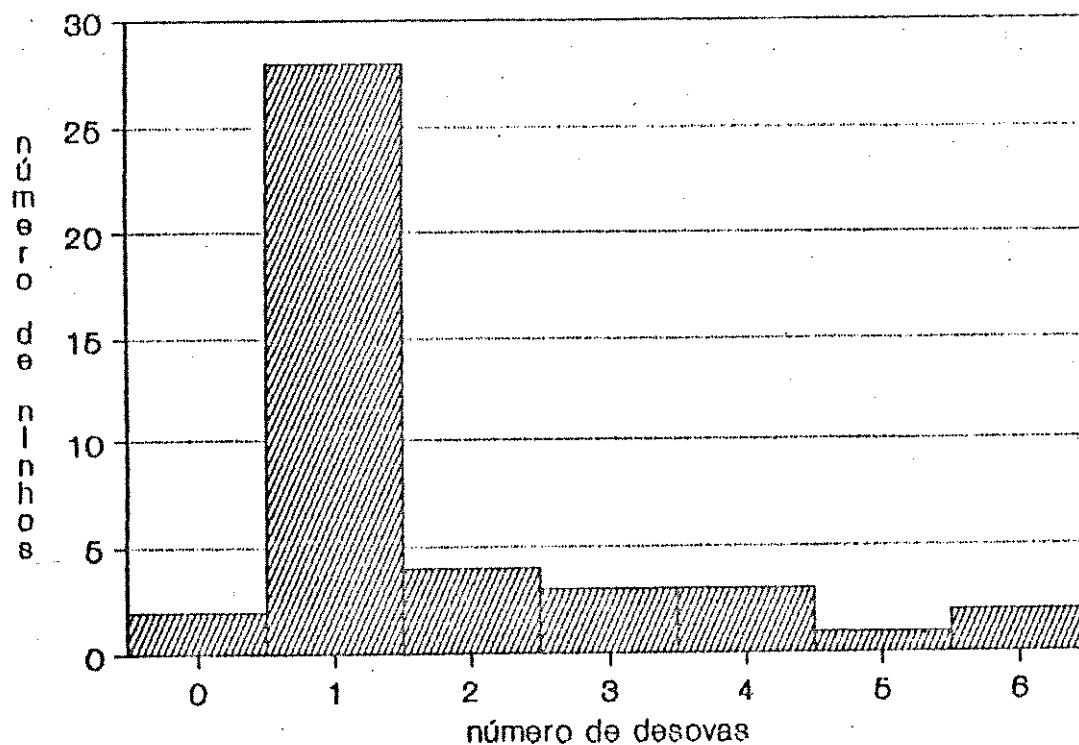


Figura 18 - Número de desovas por ninho de *Hyla faber* no açude estudado.

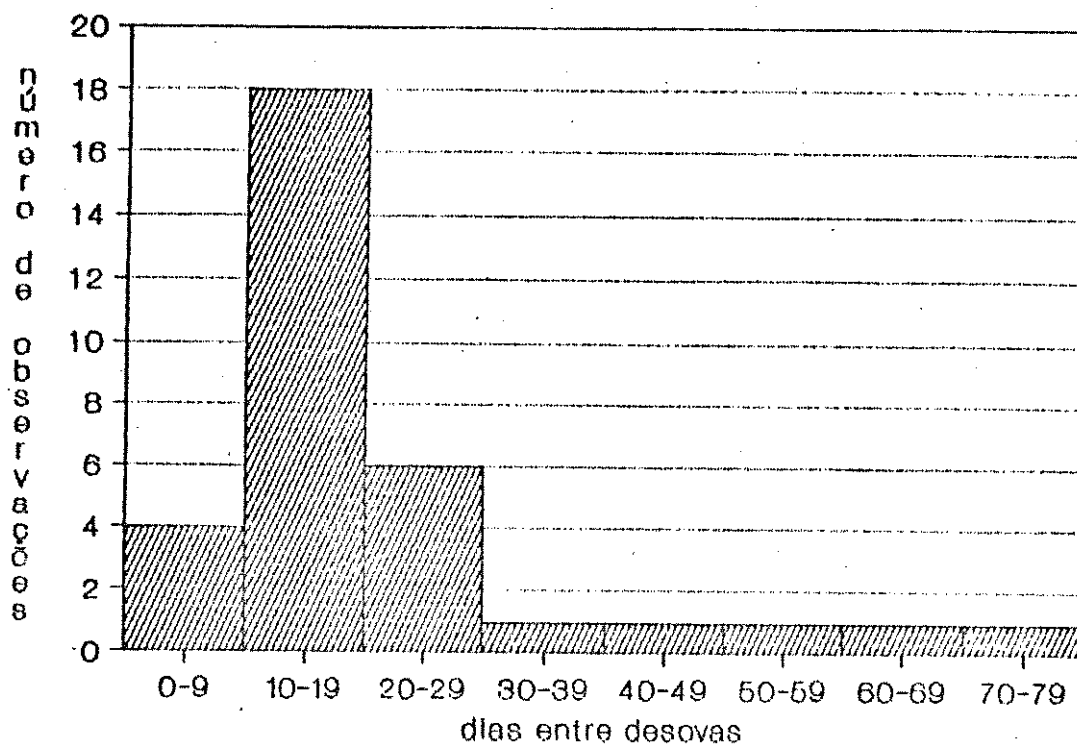


Figura 19 - Intervalos entre desovas sucessivas de *Hyla faber* depositadas em um mesmo ninho.

4.2.2. Localização

A localização de cada ninho na área de estudo está representada na figura 20. Exceto para os ninhos números 6 e 7, construídos na área encharcada, e os ninhos 18, 20 e 35, construídos entre as taboas, todos os demais ninhos foram construídos nas margens barrentas do açude (Fig. 20).

Os ninhos construídos por um mesmo macho em dias próximos tendiam a ser agrupados (ver 4.4.4): ninho número 10, construído em 7 de novembro, e ninhos 11 e 12, em 09 de novembro, pelo macho M1; ninhos 16, 17 e 19, M16 em 7, 14 e 16 de dezembro; ninhos 18 e 20, M13 em 16 e 17 de dezembro; e ninhos 22, 25, 26 e 27, M13 em 26 e 30 de dezembro e 1 e 2 de janeiro (ver Fig. 20).

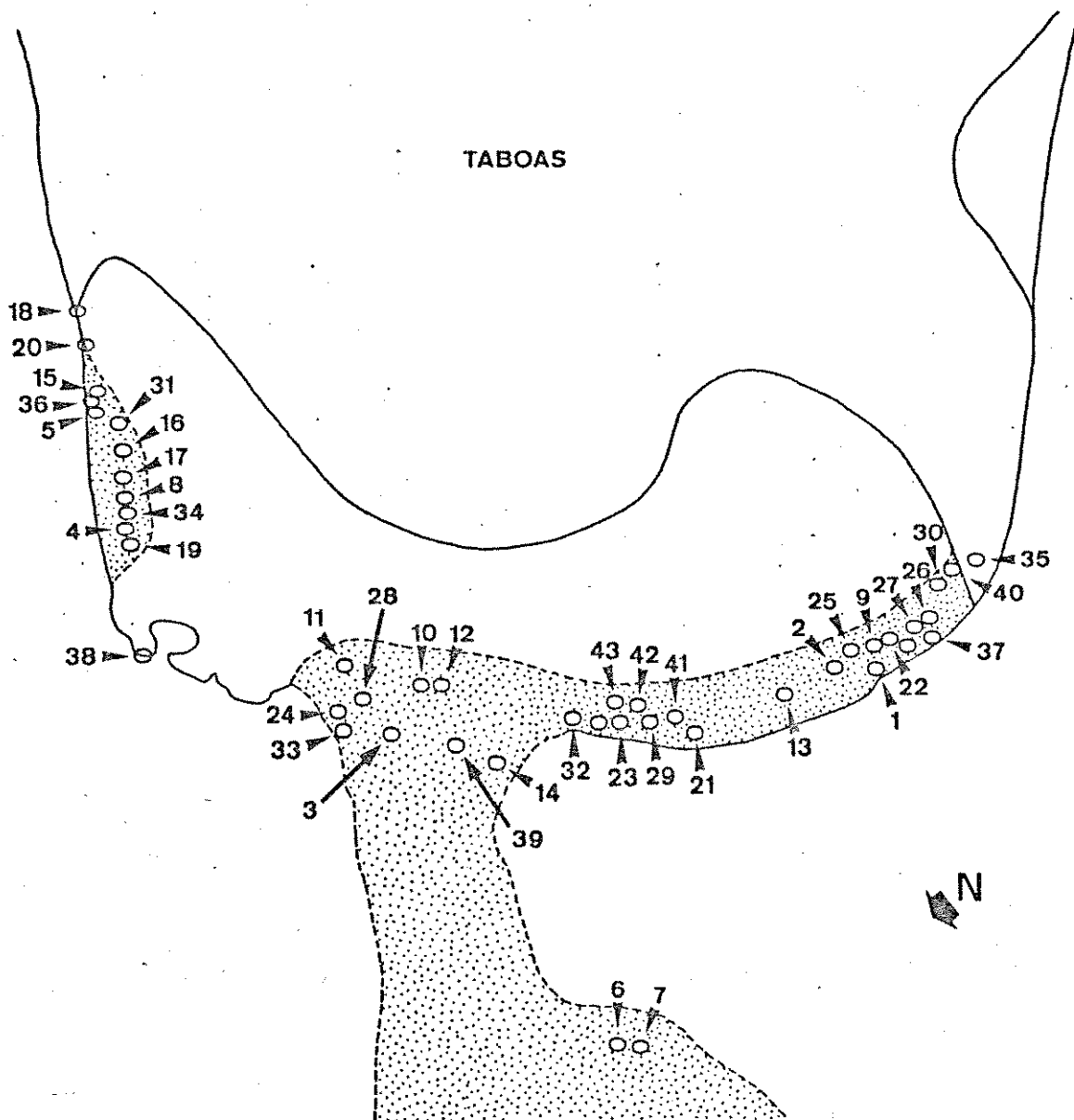


Figura 20 - Esquema da parte anterior do açude mostrando a localização dos ninhos de *Hyla faber* observados durante o estudo. Os dois ninhos sem número não foram marcados. Note que quase todos os ninhos foram construídos nas porções barrentas da margem (pontilhado).

4.2.3. Dinâmica de ocupação

No total, 45 ninhos foram construídos nas margens do açude entre novembro de 1988 e março de 1989. Entretanto, dois destes ninhos foram observados somente vários dias depois de construídos e portanto não foram marcados. O aparecimento de 43 ninhos novos de *H. faber* nas margens do açude está representado na figura 21. Considerando-se estes 43 ninhos, o aparecimento de ninhos novos foi alto no início de novembro, caiu muito entre fim de novembro e começo de dezembro, teve outro pico entre o fim de dezembro e o início de janeiro e estabilizou-se entre meados de janeiro e início de março. Nenhum ninho foi construído durante a estiagem entre meados de novembro e início de dezembro.

A história de ocupação por machos de cada um dos ninhos marcados está resumida na figura 22. Considerando-se as observações a partir de 4 de novembro, a maioria das vezes (80%) em que um macho foi observado vocalizando em um ninho resultou em acasalamento e desova.

A figura 23 apresenta a história de ocupação por embriões e girinos em estágio 25 de cada um dos ninhos marcados. Os ninhos abrigaram fases imaturas por $25,8 \pm 22,0$ dias ($N = 41$ ninhos, 0-97 dias; a duração das diferentes reocupações de um mesmo ninho foram somadas). Cerca de dois terços (65,1%) dos ninhos abrigaram fases imaturas por menos de 20 dias (fig. 24).

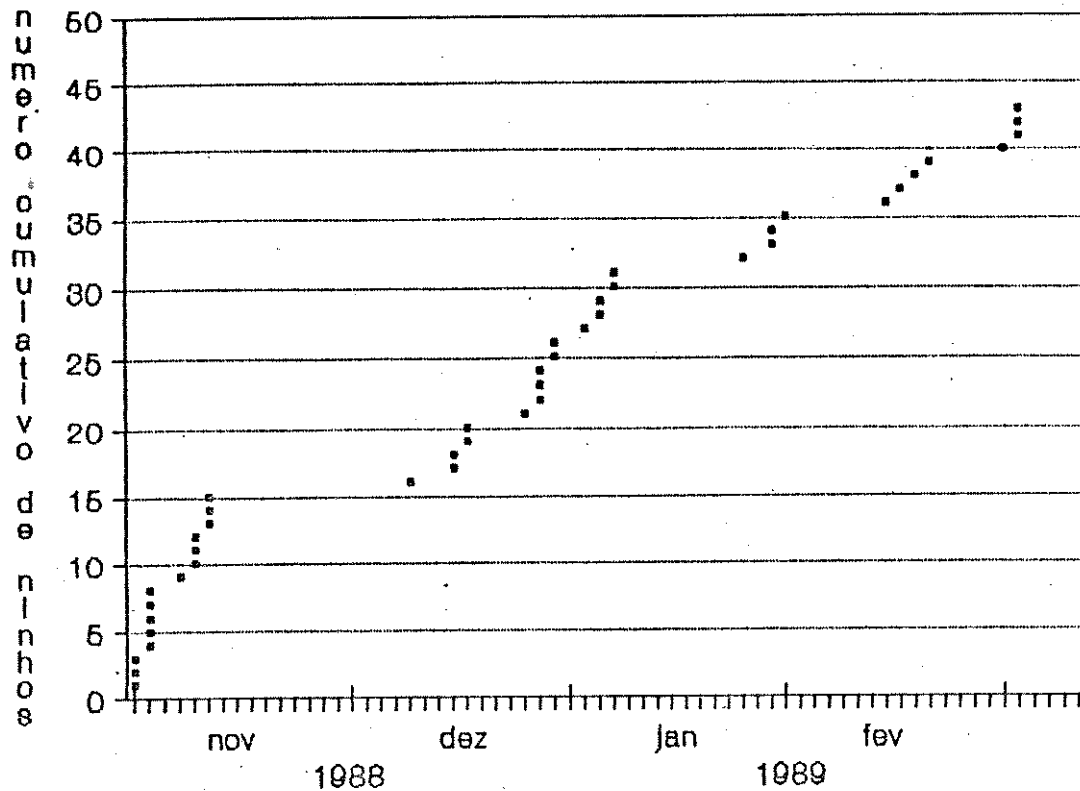


Figura 21 - Aparecimento de ninhos novos de *Hyla faber* durante o período de estudo. Note a interrupção entre meados de novembro e início de dezembro, correspondente a um período de estiagem.

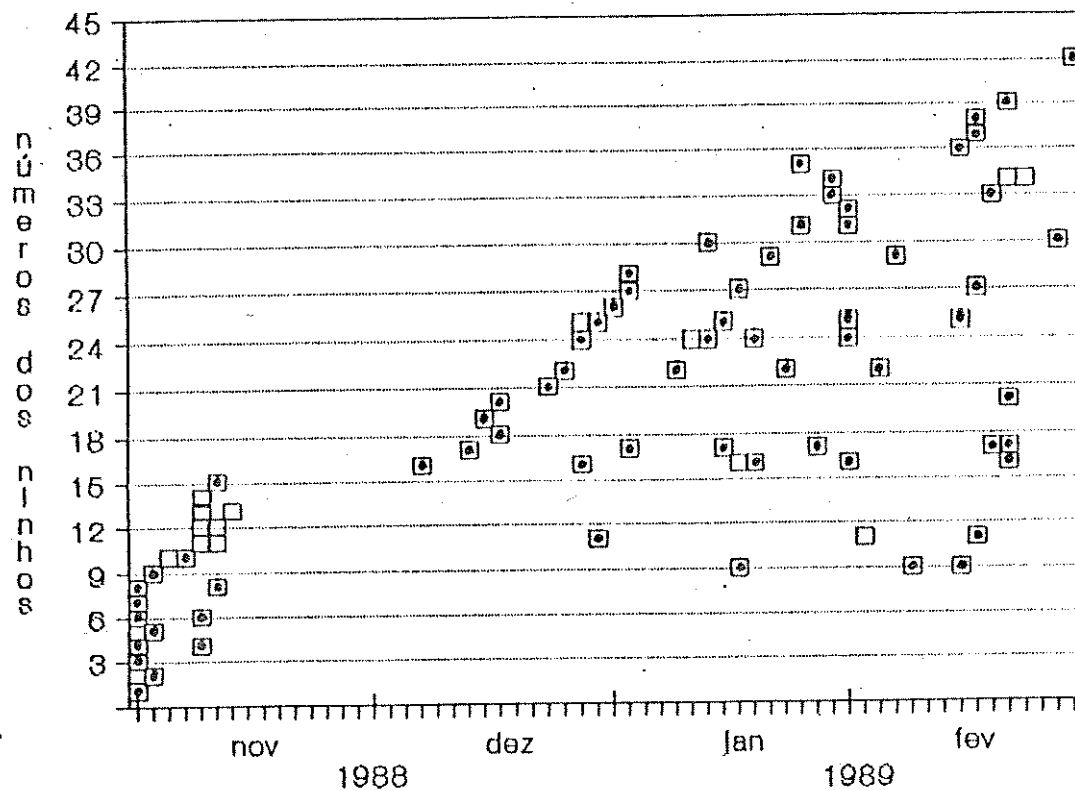


Figura 22 - Ocupação dos ninhos por machos de *Hyla faber* durante o período de estudo. Quadrados vazios representam machos vocalizando nos ninhos e quadrados com pontos representam amplexos.

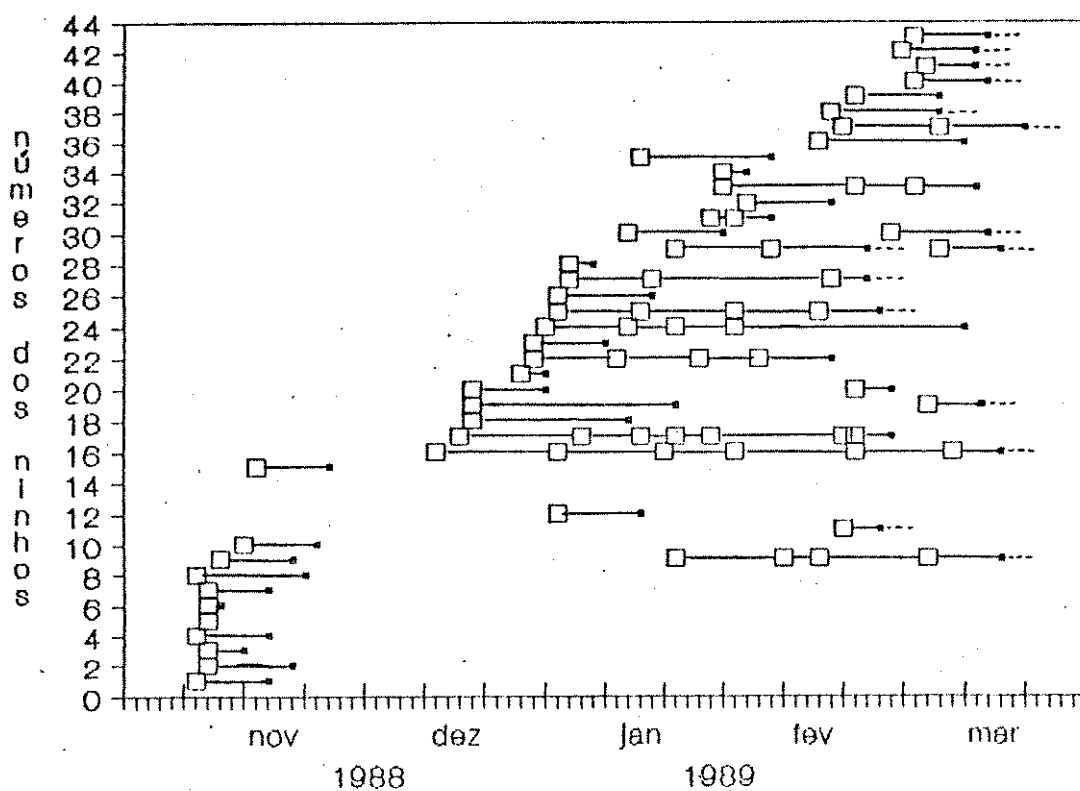


Figura 23 - Ocupação dos ninhos de *Hyla faber* por fases pré-metamórficas. Quadrados indicam desovas; pontos indicam o último dia de observação para uma dada desova; e traços interrompidos indicam que no último dia de observação ainda havia girinos nos ninhos, além daqueles amostrados.

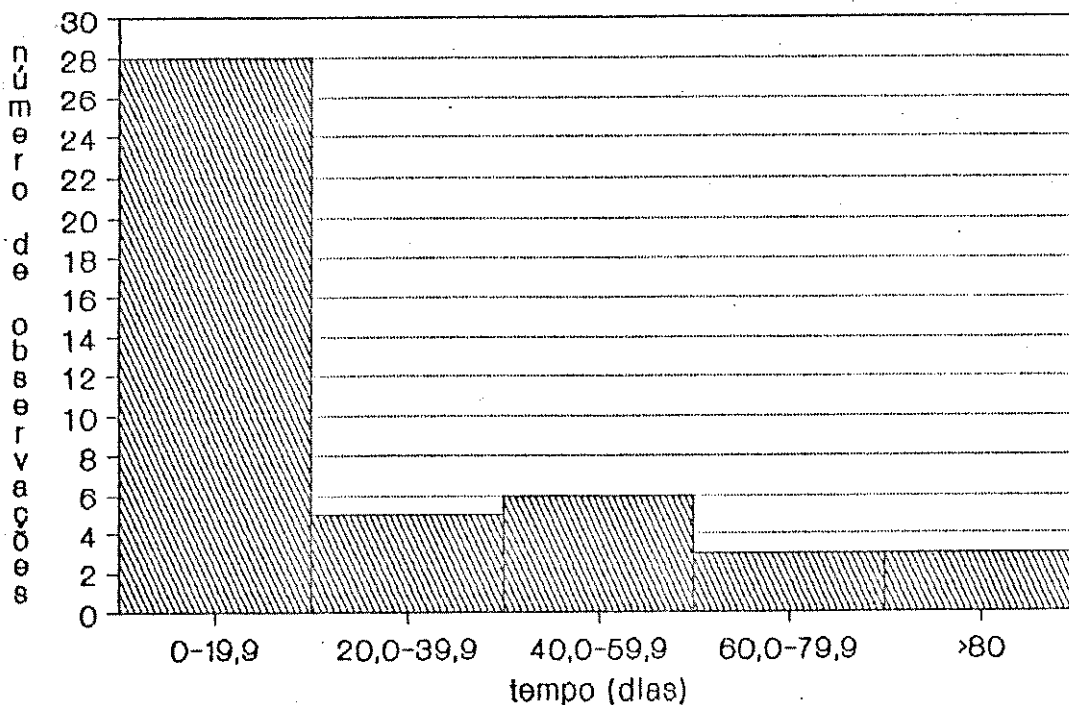


Figura 24 - Períodos de ocupação dos ninhos de *Hyla faber* por fases pré-metamórficas.

4.3. Biologia de fases imaturas

4.3.1. Desova

As desovas de *H. faber* observadas na fazenda Santa Mônica consistiam de uma camada flutuante de ovos (1,9-2,1 mm de diâmetro) envoltos por cápsula gelatinosa transparente (1,6-2,1 mm de espessura) ocupando toda a lâmina d'água do ninho (ver Fig. 10). Os ovos recém-depositados apresentavam o polo animal negro e o polo vegetativo branco, com a forma de uma pequena calota. Na maioria das desovas, uma pequena parte dos ovos se encontrava no limite interior da amurada, fora d'água. Nenhuma desova foi encontrada fora dos ninhos.

Nove desovas (analisadas através de fotografias) continham $2276,3 \pm 635,4$ ovos (1614-3576 ovos), sendo que a maioria delas apresentava menos de 2400 ovos (Fig. 25). Apenas uma destas desovas pode ser associada a uma fêmea: 3576 ovos depositados no ninho 33 em 19 de fevereiro pela fêmea F32 (CRA 85,6 mm) em parceria com o macho M36.

4.3.2. Desenvolvimento pré-metamórfico

A figura 26 apresenta o crescimento embrionário dentro dos ninhos em relação ao tempo decorrido após a fertilização. Considerando-se as primeiras 600 horas de desenvolvimento, o

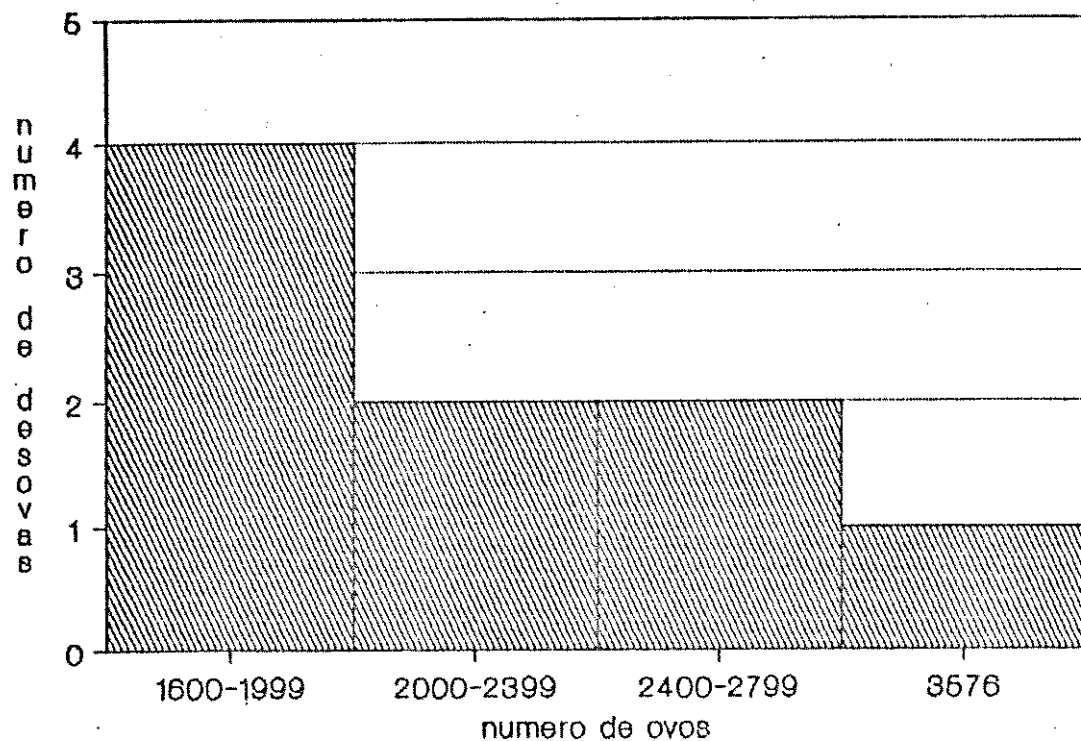


Figura 25 - Quantidades de ovos em nove desovas de *Hyla faber* depositadas na margem do açude.

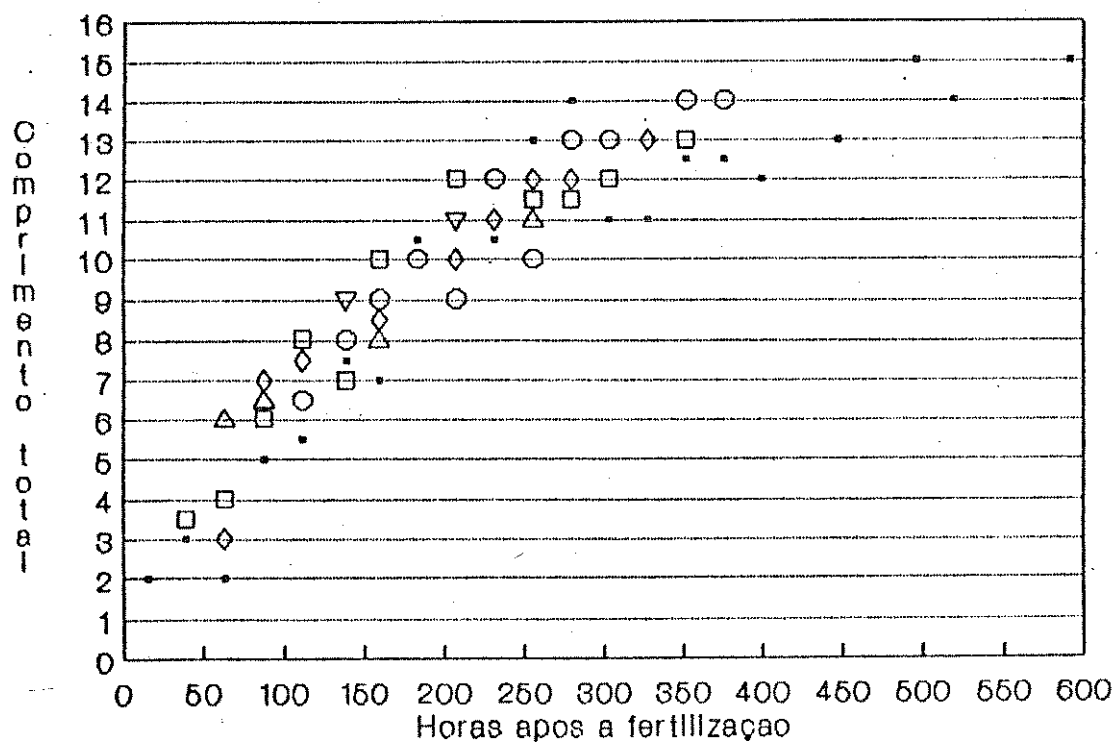


Figura 26 - Crescimento dos embriões e girinos (estágio 25) de *Hyla faber* dentro dos ninhos. Pontos indicam uma única observação; quadrados, duas; circunferências, três; losangos, quatro; triângulos, seis; e triângulos invertidos, sete. Note o crescimento mais acelerado nas primeiras 200 horas. O comprimento total é dado em milímetros.

crescimento foi mais rápido nas primeiras 200 horas (cerca de 1 mm a cada 24 horas) e diminuiu nas 400 horas seguintes (cerca de 1 mm a cada 72 horas).

A figura 27 mostra os estágios de desenvolvimento em que os embriões se encontravam em relação ao tempo após a fertilização. Os estágios iniciais, da fertilização (estágio 1) até pouco depois do aparecimento das pregas neurais (estágio 14), ocorreram nas primeiras 15 horas após a fertilização. O aparecimento do tubo neural (estágio 16) ocorreu entre 15 e 40 horas e do botão da cauda (estágio 17) entre 40 e 65 horas após a fertilização. Passadas 40 horas da fertilização, os embriões começavam a se movimentar dentro das cápsulas (estágios 18 e 19) e, a partir das 65 horas, já possuíam brânquias externas (estágios 20-24) e encontravam-se agregados na superfície da água. A cauda tornava-se transparente (estágio 22) a partir das 110 horas e o opérculo começava a se desenvolver (estágios 23-25) a partir das 135 horas. A partir de cerca de 210 horas, todos os girinos já se encontravam em estágio 25, isto é, nadavam livremente pelo ninho, respiravam por brânquias internas e ainda não apresentavam botões das patas posteriores.

A partir da fertilização, os girinos permaneciam nos ninhos por $13,6 \pm 3,3$ dias ($N = 24$ desovas, 8-21 dias), conforme representado na figura 28. Apesar de não ter observado o abandono dos ninhos pelos girinos, em três ocasiões encontrei agregações de girinos em estágio 25 (com mais de 15 mm) nas margens do açude, sempre próximos a ninhos recém-abandonados. Quando ocorriam inundações nas margens da lagoa, causadas por chuvas fortes e

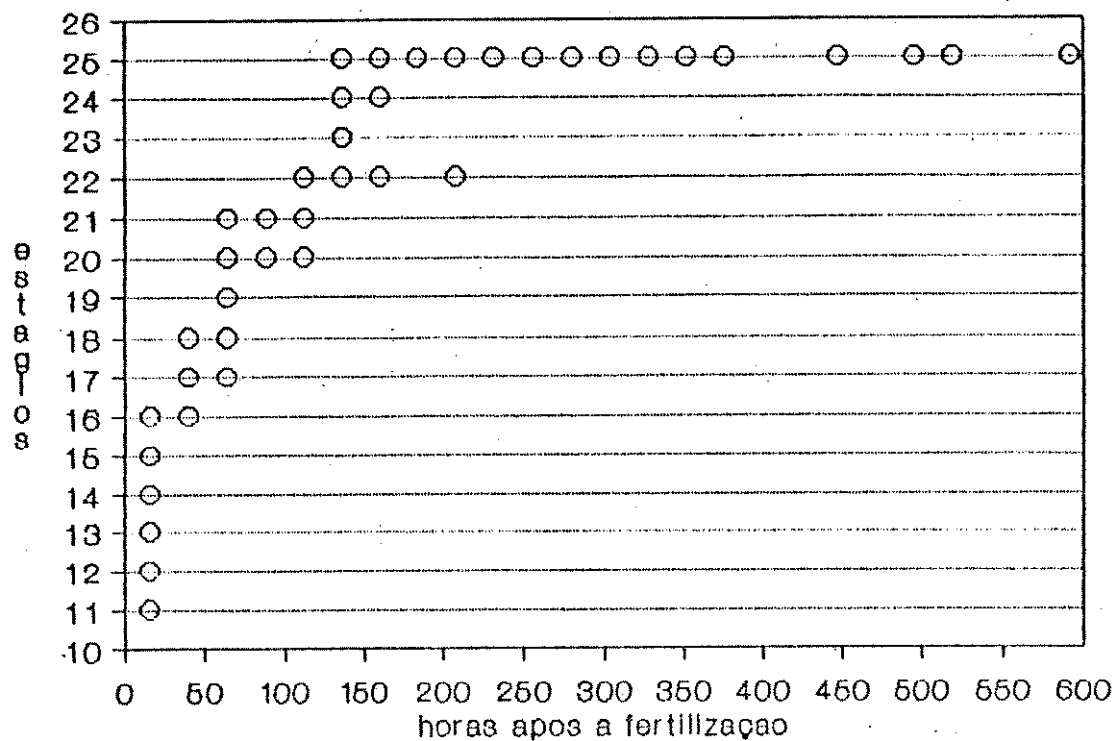


Figura 27 - Estágios de desenvolvimento de embriões e girinos de *Hyla faber* em relação ao tempo após a fertilização.

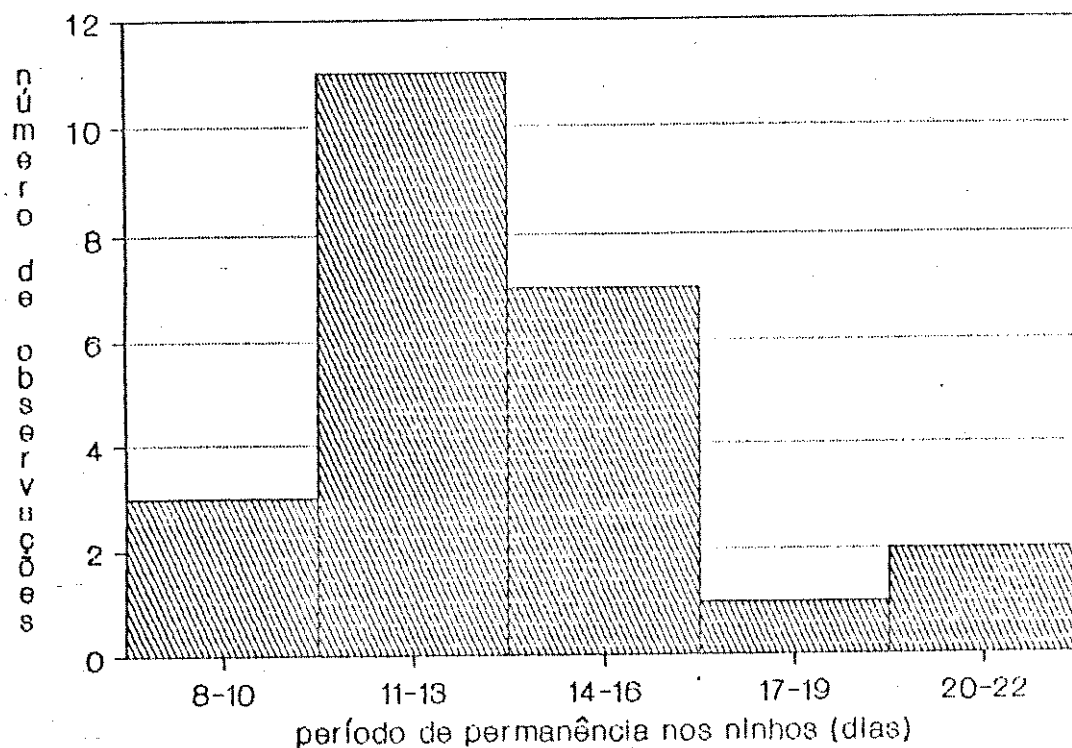


Figura 28 - Períodos de permanência de embriões e girinos de *Hyla faber* no interior de 24 ninhos marcados no açude.

contínuas, antes de cerca de 10 dias após a fertilização, os girinos geralmente não abandonavam seus ninhos. No dia 20 de dezembro, por exemplo, choveu forte no açude entre 18:30 e 20:00h, o que causou a inundação de diversos ninhos. As 20:10h os girinos em estágios 21 a 25 dos ninhos números 16-20, que estavam com as amuradas totalmente submersas, encontravam-se no fundo de seus ninhos. Dois dias depois, a maioria dos girinos dos ninhos números 16 a 18 continuava nos ninhos, cerca de metade dos girinos do ninho 19 encontravam-se no ninho e outra metade em uma depressão ao lado do mesmo e no ninho 20 encontrei apenas uma pequena parte dos girinos que aí se encontravam dois dias antes.

O desenvolvimento larvário (após o estágio 25) foi estimado pelas medições (geralmente quinzenais) dos girinos mantidos na gaiola instalada no açude. Cerca de 200 girinos em estágios entre 22 e 24, provenientes de uma desova de 19 de março, foram colocados na gaiola no dia 6 de março. Apesar de bem fechada, encontrei girinos de *H. albopunctata* dentro da gaiola. Entretanto, estes girinos podem ter sido provenientes de desovas de adultos desta espécie que tenham penetrado na gaiola pela abertura superior, que não era totalmente vedada. A figura 29 apresenta o crescimento dos girinos de *H. faber* criados na gaiola. O crescimento foi de cerca de 1 mm a cada dois dias (cerca de 1 mm a cada 50 horas) nos primeiros três meses (março, abril e maio), diminuiu para cerca de 1 mm a cada 20 dias (cerca de 1 mm a cada 500 horas) nos meses mais frios (junho, julho e agosto) e aumentou para cerca de 1 mm a cada 10 dias (cerca de 1 mm a cada 250 horas) em setembro e outubro.

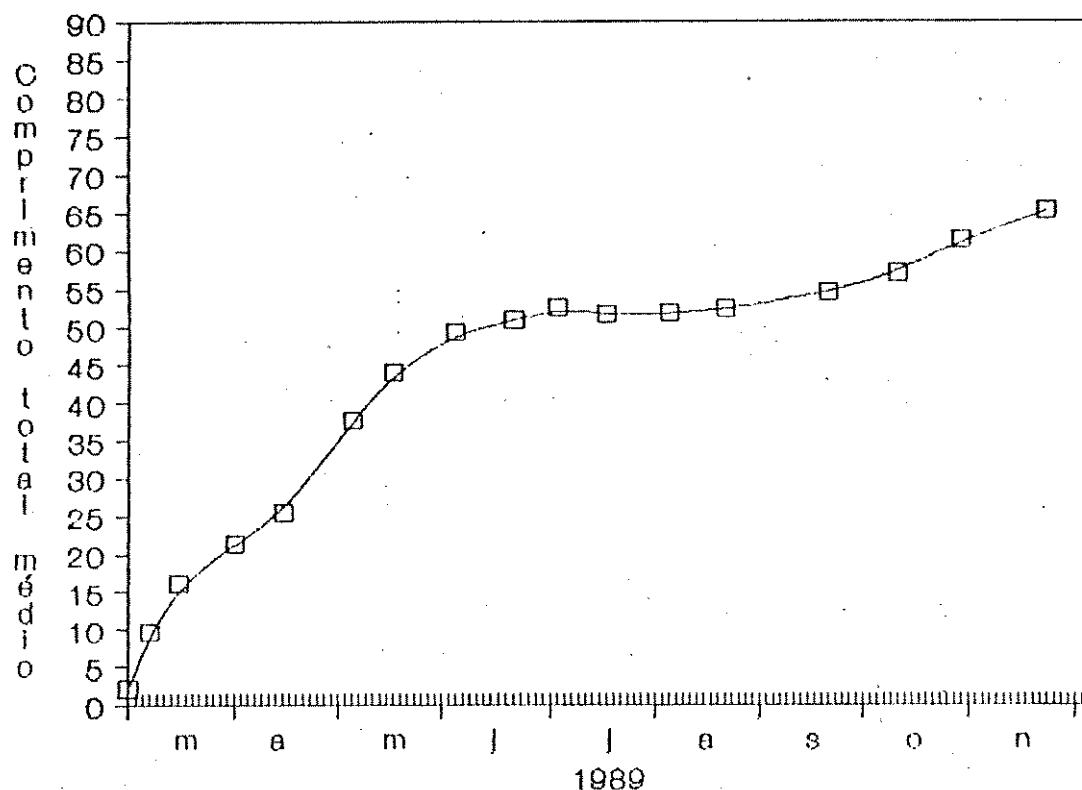


Figura 29 - Crescimento dos girinos de *Hyla faber* na gaiola. As amostragens foram realizadas a partir de 200 embriões em estágio 22, colocados na gaiola em 6 de março de 1989. Cada ponto representa a média dos comprimentos totais (em milímetros) de cada amostra (cerca de 10 a 20 girinos). Note a interrupção do crescimento durante os meses mais frios (junho a agosto).

O primeiro girino em estágio acima de 25 foi observado na gaiola no dia 6 de outubro. Neste dia, de 21 girinos examinados, um encontrava-se em estágio 28 (com botão da pata traseira), outro em estágio 37 (com os dedos das patas traseiras já separados) e o restante em estágio 25. Em 24 de outubro, de 16 girinos examinados, um estava em estágio 37, outro em estágio 40 (com calos subarticulares já presentes nas patas traseiras) e o restante em estágio 25. No dia 17 de novembro, de 17 girinos examinados, um estava em estágio 42 (já com as patas dianteiras) e o restante em estágio 25.

A figura 30 apresenta os comprimentos totais de indivíduos observados em cada estágio de desenvolvimento, considerando-se tanto as coletas em ninhos como as medições dos girinos da gaiola. Entre os estágios 16 e 24, o crescimento manteve-se praticamente constante (cerca de 1 mm por estágio). Durante o estágio 25 ocorre a principal fase de crescimento; neste estágio, os girinos, partindo de cerca de 10 mm, atingiram mais de 75 mm. Os demais estágios de desenvolvimento (estágios 26 a 46) somente foram atingidos quando os girinos mediam acima de 77 mm. Durante estes últimos estágios o crescimento diminuía ou mesmo cessava.

Após abandonarem os ninhos onde nasceram, os girinos inicialmente formavam agregações entre a vegetação situada nas porções rasas da margem do açude. Girinos acima de cerca de 20 mm já não eram mais encontrados agregados. Desta fase até os últimos estágios vividos dentro d'água (42 e 43), os girinos foram encontrados à noite, em repouso, em locais de profundidade de até 2 cm, principalmente nas partes alagadas da margem; durante o dia, permaneciam no fundo do açude, em profundidades maiores.

Os girinos abandonavam a água do açude quando atingiam os estágios 43 ou 44 (com transformações na boca e reabsorção da cauda já iniciadas), medindo $33,7 \pm 1,58$ mm de CRA (N = 30, 30,8-37,2 mm), conforme representado na figura 31. O aparecimento de girinos nestes estágios nas margens do açude foi mais frequente no mês de novembro; neste mês foram observados 27 dos 34 girinos (80%) nestes estágios encontrados durante o estudo (Fig. 32). Os dois últimos girinos nestes estágios foram encontrados em 12 de janeiro e em 10 de março.

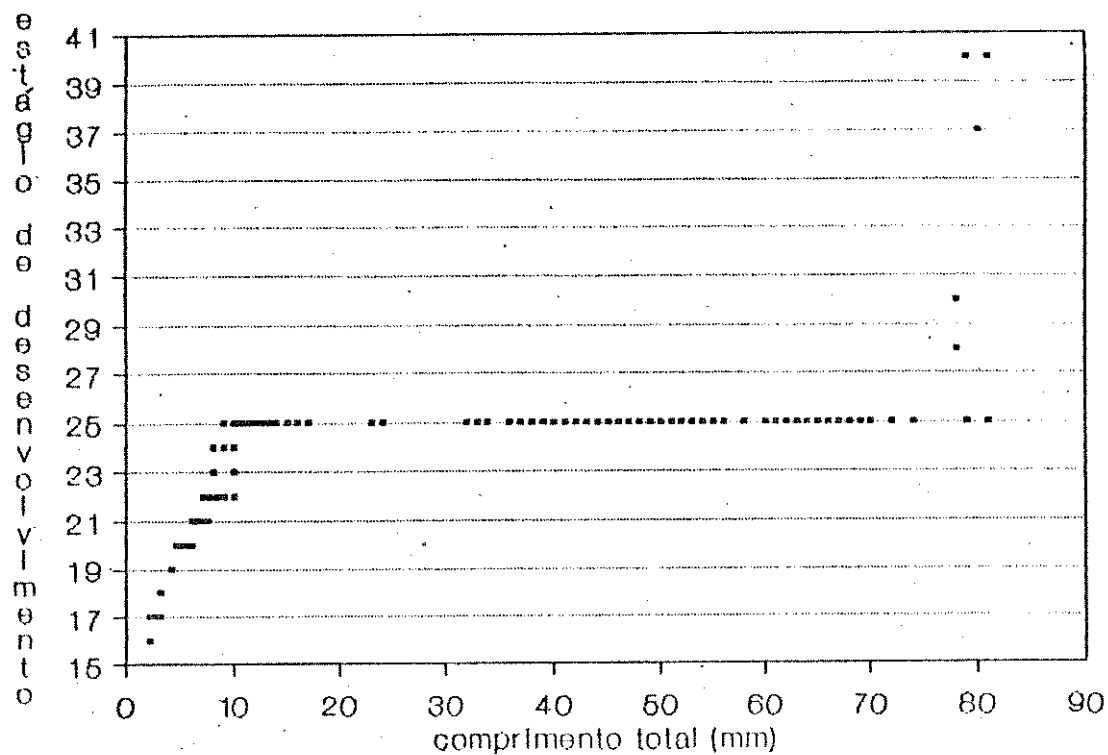


Figura 30 - Comprimento total em relação ao estágio de desenvolvimento de embriões e girinos de *Hyla faber*. Note que a maior parte do crescimento ocorre no estágio 25, aqui denominado "estágio de crescimento".

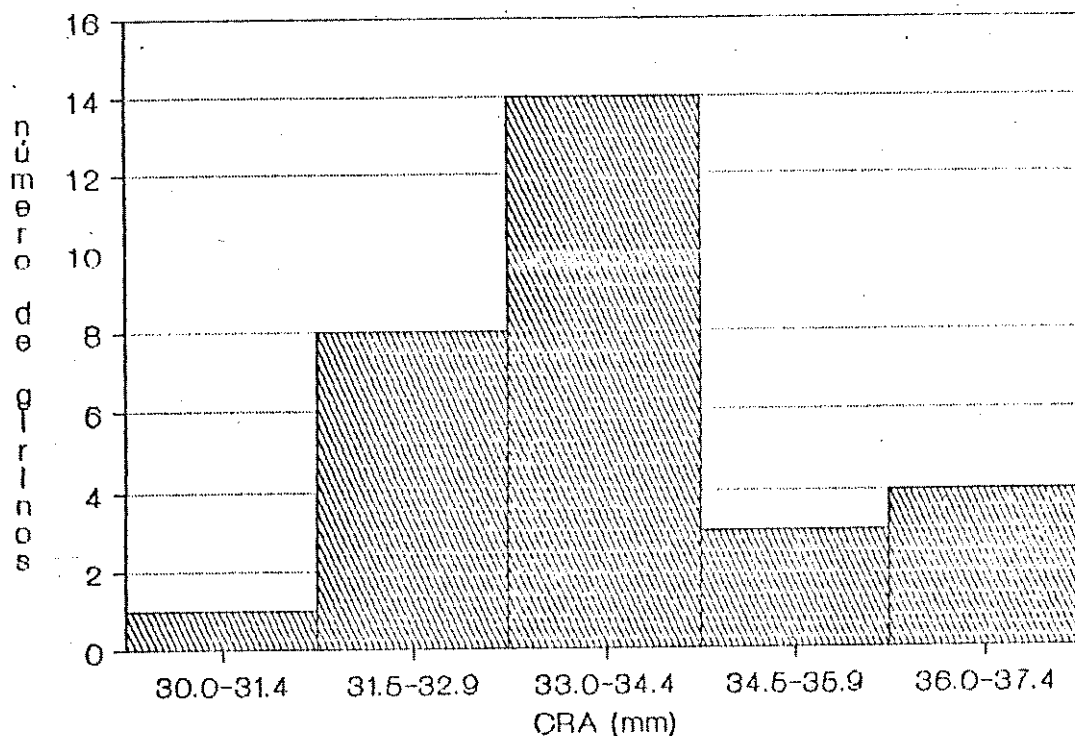


Figura 31 - Comprimento rostro-anal (CRA) de girinos de *Hyla faber* na fase em que abandonam a água (estágios 43 e 44).

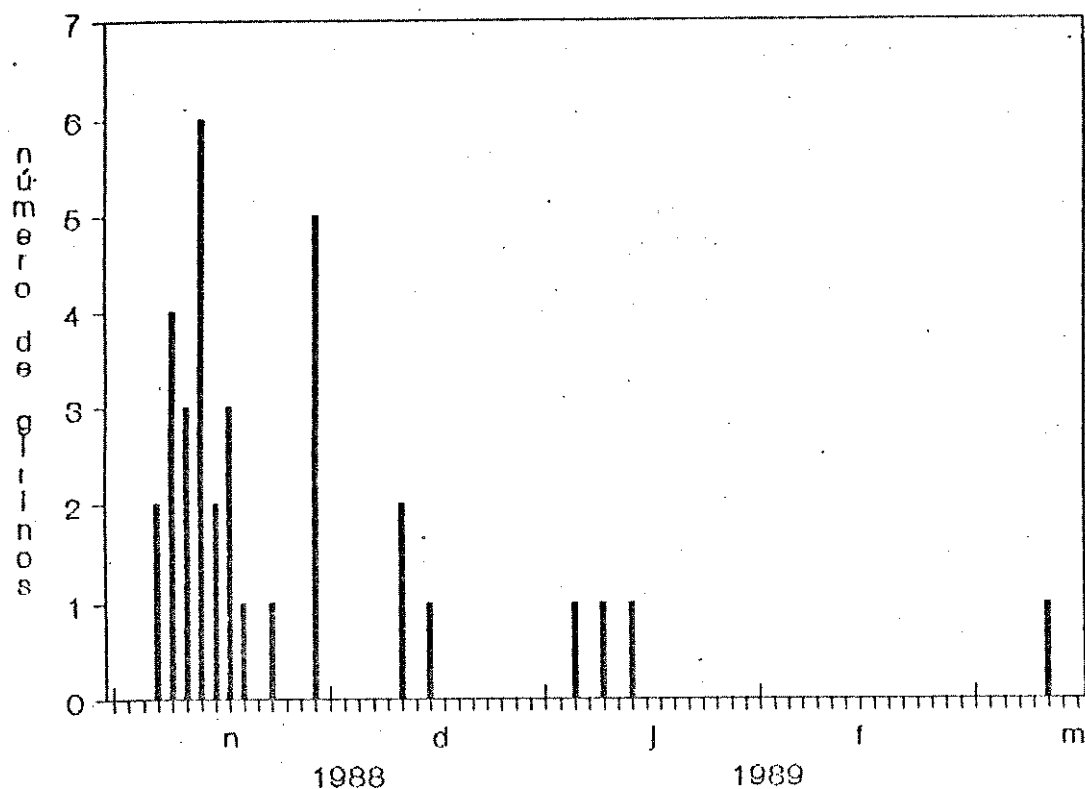


Figura 32 - Números de girinos de *Hyla faber* em estágios 43 ou 44 observados saindo da água no período de novembro de 1988 a março de 1989. Note que a maioria destes girinos foi observada em novembro.

4.3.3. Sobrevivência e predação

Três causas de mortalidade de estágios pré-metamórficos nos ninhos foram observadas durante o estudo: (1) evaporação e/ou infiltração da água do ninho, (2) submersão dos ovos nas primeiras horas após a fertilização e (3) predação por insetos aquáticos.

Dois ninhos secaram totalmente causando a morte dos indivíduos neles contidos. O ninho número 03, distante 96 cm da água do açude, secou completamente uma semana após a fertilização, quando os girinos encontravam-se em estágio 25; o ninho 05,

distante 60 cm da água do açude, secou no dia seguinte à fertilização, causando a morte de todos os ovos. Em outros ninhos, como os números 10 e 37, distantes 20 e 95 cm da água do açude, respectivamente, o volume de água diminuiu muito durante estiagens prolongadas, mas não secaram totalmente. Além do perigo de evaporação e/ou infiltração, estas diminuições de volume d'água causavam aumento na densidade dos girinos. Nestes ninhos superpopulosos, geralmente todos os indivíduos apresentavam a cauda truncada, isto é, sem a ponta aguda característica dos girinos da espécie, o que sugere possível canibalismo dentro do ninho.

Ovos submersos no período anterior a cerca de 20 horas após a fertilização tornam-se inviáveis. Chuvas fortes e pisoteio (pelo gado que toma água no açude) foram causas observadas de submersão de ovos. Para comparar a sobrevivência nos ninhos com desovas intactas e naqueles com desova afundada, os ninhos números 24 e 33 foram cercados com desovas intactas e o ninho 32 foi cercado com uma desova quase totalmente afundada, provavelmente por pisoteio. O ninho 24 possuía uma desova com mais de 1500 ovos (valor inferido no campo) e os ninhos 33 e 32 possuíam desovas com 3576 e 1681 ovos, respectivamente. Coletei 123, 42 e 41 embriões e girinos durante 36, 4 e 15 dias nos ninhos 24, 33 e 32, respectivamente. Os últimos girinos coletados nos ninhos 24, 33 e 32 encontravam-se em estágios 25, 22 e 25 e mediam cerca de 16,0, 8,5 e 14,0 mm, respectivamente. Portanto, apenas 8,1, 1,2 e 2,4% dos embriões e girinos dos ninhos 24, 33 e 32, respectivamente, sobreviveram até serem coletados. Nenhuma chuva forte caiu nos três primeiros dias de desenvolvimento das desovas dos ninhos

cercados.

Outro fator que causou mortalidade dentro dos ninhos foi a predação por insetos aquáticos que invadiam os ninhos. Em diversas ocasiões encontrei insetos aquáticos predadores (larvas e adultos de coleópteros, ninfas e adultos de hemípteros e ninfas de odonatas; ver famílias abaixo) em diversos ninhos. Estas invasões ocorriam principalmente quando os ninhos eram inundados durante chuvas fortes. Além de insetos, outros animais invadiam os ninhos nestas ocasiões, como guarus e girinos maiores de *H. faber* e de outros anuros, embora eu não tenha obtido evidências de que estes animais predem os imaturos contidos nos ninhos. Além destas invasões, duas espécies de socós (*Syrigma sibilatrix* e *Butorides striatus*) foram observadas alimentando-se em locais da margem onde existiam ninhos com imaturos e, portanto, poderiam representar predadores potenciais de ovos e girinos de *H. faber*. Outro predador potencial de girinos, o martim-pescador (*Ceryle torquata*), foi observado, no fim da tarde, forrageando próximo às taboas e nas margens do açude em algumas ocasiões.

Girinos que já haviam abandonado seus ninhos também eram predados por insetos aquáticos. Observei nas águas do açude os seguintes insetos predadores: larvas de ditiscídeos, adultos de hidrofílideos, larvas e adultos de girinídeos (Coleoptera), ninfas e adultos de belostomatídeos, nepídeos e naucorídeos (Hemiptera) e ninfas de Odonata. Embora tenha observado apenas ditiscídeos e belostomatídeos predando girinos de *H. faber*, todos os insetos acima são predadores potenciais de girinos (Borror e DeLong, 1969). Além dos insetos, as cobras d'água *Helicops modestus*

tus e Liophis miliaris, que podem apresar girinos (I. Sazima, com. pess.), também representam predadores potenciais de girinos de H. faber; cobras destas espécies foram observadas forrageando nas águas do açude em diversas ocasiões (ver 4.4.7).

Em uma ocasião observei um adulto da rã Leptodactylus cf. ocellatus apresando um girino de H. faber em estágio 43 ou 44 (abandonando a água). Adultos desta rã apresaram vorazmente girinos de H. faber (em estágios 43 e 44) e outros anuros (e. g., adultos de Physalaemus cuvieri e Hyla albopunctata) por mim oferecidos ("encontros provocados", Sazima, 1989).

4.4. Biologia de adultos

4.4.1. Densidade

Quarenta e cinco adultos de *H. faber*, 25 machos e 20 fêmeas, foram marcados no açude da fazenda Santa Mônica durante o período de estudo. Nem todos os adultos observados foram marcados, pois alguns indivíduos encontravam-se em locais de difícil acesso e, portanto, não puderam ser coletados para marcação. A razão sexual observada entre os adultos marcados durante toda a estação reprodutiva foi de 1,0:0,8; entretanto, machos eram mais facilmente observados que fêmeas, pelo fato de emitirem vocalizações e serem mais frequentes nas margens do açude. A figura 33 mostra as noites em que machos e fêmeas marcados foram encontrados no açude. Os primeiros indivíduos (três machos vocalizando) foram observados na primeira visita à área de estudos (4 de novembro), embora a análise dos ninhos já existentes neste dia tenha indicado atividade reprodutiva (amplexo e oviposição) provavelmente já nos dias 30 e 31 de outubro. O último macho foi observado em 10 de março, enquanto a última fêmea foi observada no dia 6 do mesmo mês. O recrutamento, tanto de machos como de fêmeas (Fig. 34), foi praticamente constante durante a estação reprodutiva, exceto pela interrupção causada pela estiagem ocorrida entre meados de novembro e início de dezembro (Fig. 4).

O número de machos e de fêmeas (marcados ou não) observados no açude em cada noite de observação é apresentado na figu-

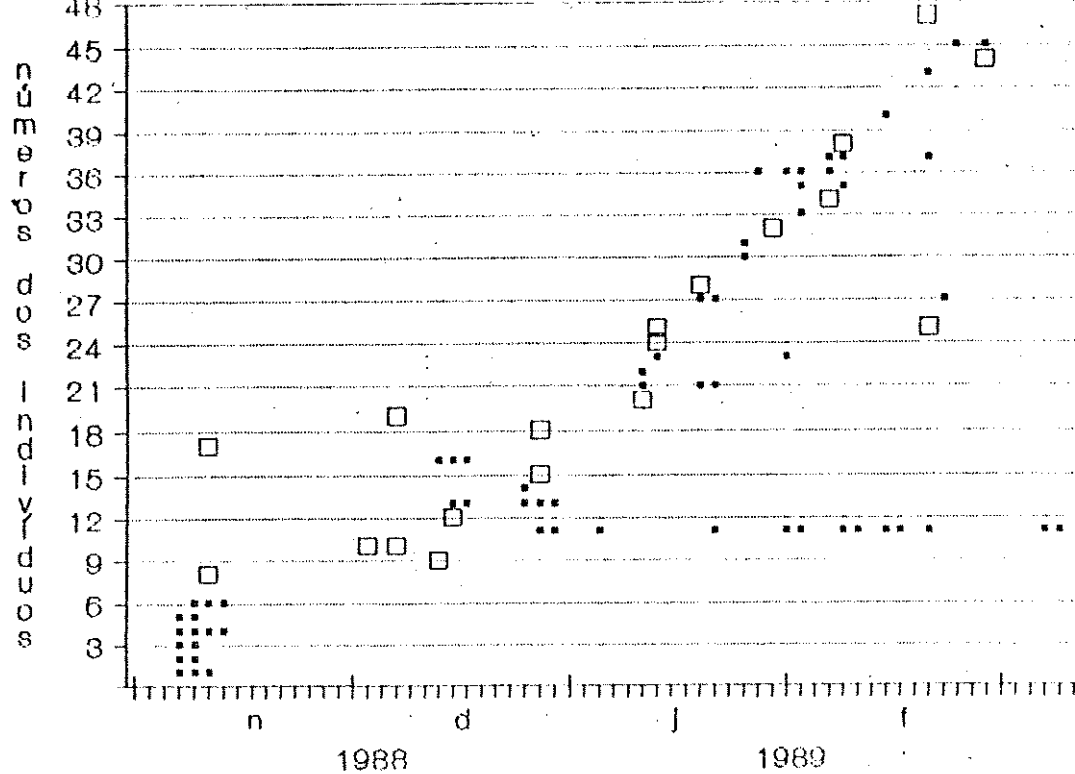


Figura 33 - Noites em que machos (pontos) e fêmeas (quadrados) marcados de *Hyla faber* foram observados no açude. Note que o tempo de residência, indicado pelo período entre a primeira e a última observações de um mesmo indivíduo (exceto para a fêmea número 25 que esteve ausente durante este período), é curto para as fêmeas e para a maioria dos machos.

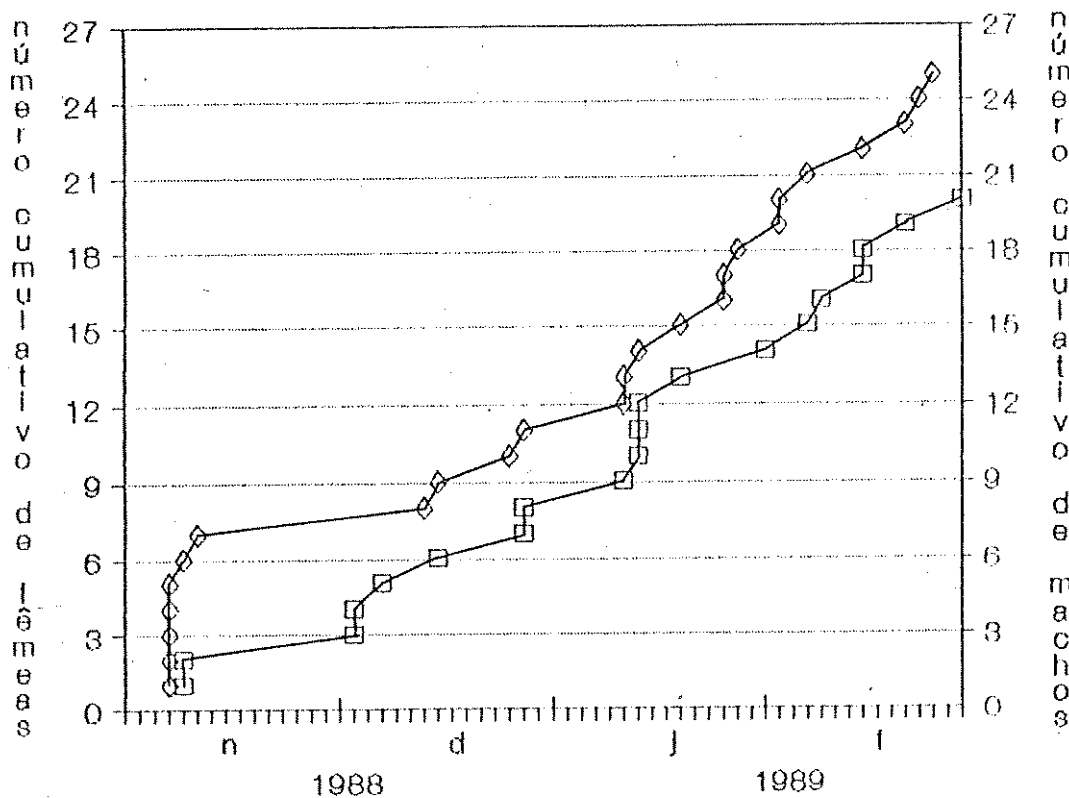


Figura 34 - Aparecimento de novos machos (losangos) e fêmeas (quadrados) de *Hyla faber* no açude durante o período de estudo.

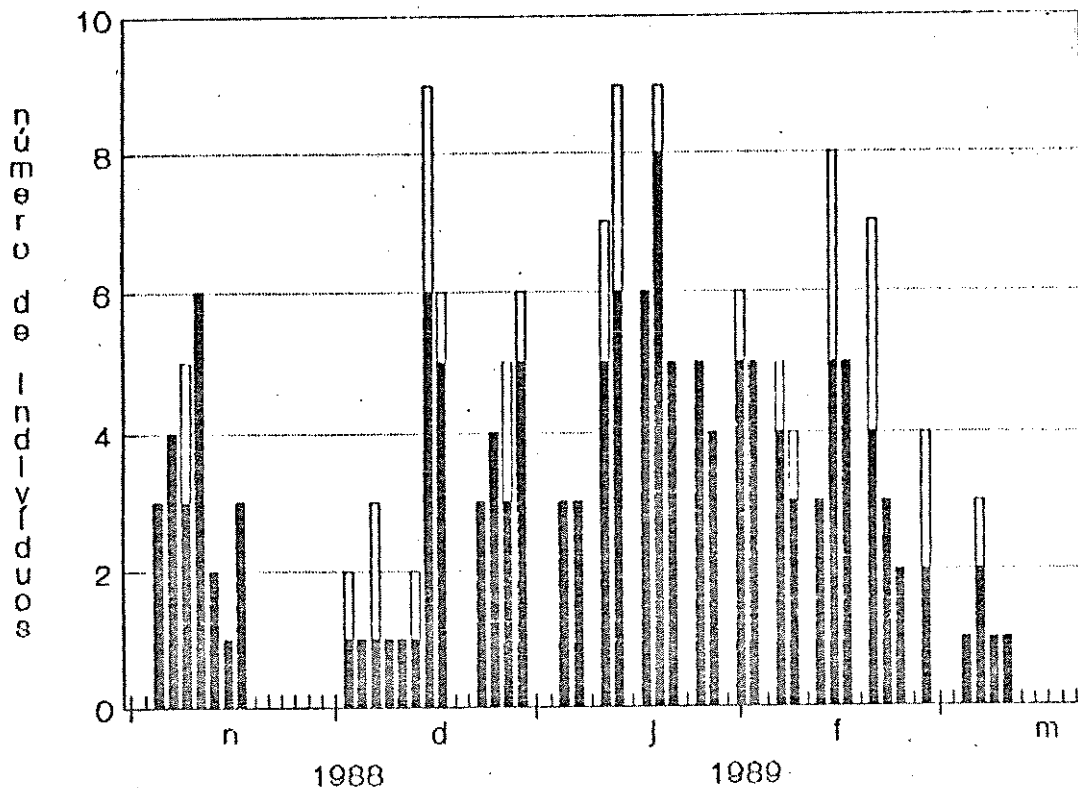


Figura 35 - Quantidades de machos (barras negras) e de fêmeas (barras brancas) de *Hyla faber* (marcados ou não) observados por noite no açude. Note que nenhum indivíduo foi observado durante a estiagem do fim de novembro ao início de dezembro (ver Fig. 4).

ra 35 (o número de fêmeas observadas por dia deve representar uma subestimativa do número real de fêmeas presentes no açude, pois estas foram localizadas apenas visualmente). Machos e fêmeas foram observados em 43 e em 18 noites, respectivamente. Em 25 noites em que observei machos vocalizando, nenhuma fêmea foi observada, ao passo que em todas as noites em que observei fêmeas, havia pelo menos um macho vocalizando no açude.

O tempo de residência (tempo decorrido entre a primeira e a última observações de um dado indivíduo, Kluge, 1981) para os 25 machos marcados foi de $15,44 \pm 15,4$ dias (1-74 dias). A maioria (58,3%) dos machos foi observada por menos de cinco dias no açude e somente dois deles foram observados por mais de 20 dias

(machos M11 e M27, por 74 e 29 dias, respectivamente; Fig. 33). Apenas duas fêmeas foram observadas por mais de uma vez no açude. A fêmea F10 foi observada por três ocasiões, com intervalos de dois dias, e a F25 em duas ocasiões, com intervalo de 37 dias.

4.4.2. Padrões de atividade

Encontrei apenas dois indivíduos de *H. faber* em repouso durante o dia, às margens do açude estudado. Quando cheguei ao açude no dia 11 de novembro, às 17:10h, o macho M1 dormia no chão de terra seca ao lado de um pequeno barranco, na margem esquerda do açude (Fig. 8). Ele abandonou este local apenas às 18:52h, quando outros machos já haviam começado a vocalizar. No dia 29 de janeiro encontrei o M27 dormindo trepado em um arbusto a cerca de 0,5 m do chão, do lado esquerdo do açude. Os dois indivíduos acima encontravam-se com os olhos semicerrados e apresentavam o dorso mais claro do que quando encontrados à noite (ver Fig. 8). As primeiras vocalizações eram emitidas sempre a partir das margens e do interior do açude, o que indica que, no açude estudado, *H. faber* pode passar o dia em repouso entre a vegetação ao redor do açude. As únicas observações de machos vocalizando longe do açude ocorreram após a estiagem de meados de novembro a início de dezembro. Nesta ocasião os primeiros machos que apareceram no açude começaram a vocalizar próximos à mata secundária localizada a cerca de 100 m atrás do açude. Nas noites seguintes os machos voltaram a iniciar suas vocalizações a partir do interior e das

margens do açude.

O horário da primeira vocalização em cada noite foi positivamente correlacionado com o horário do pôr do sol ($r = 0,597$, $p > 0,05$, $N = 40$ noites) e com a temperatura do ar às 19:00h ($r = 0,420$, $p > 0,05$, $N = 36$ noites).

Após começarem a vocalizar, os machos que se encontravam afastados geralmente se dirigiam para as margens do açude. A maioria começava a vocalizar entre as taboas e, aos poucos, através de deslocamentos curtos, chegava ao limite anterior das taboas, onde geralmente ficava vocalizando por algum tempo, para depois atingir as margens do açude. Quando nas margens, um macho podia procurar seu ninho da noite anterior, construir um novo ninho, ou, mais raramente, cantar por toda a noite fora de um ninho. Entre 21:00 e 24:00h a atividade de vocalização diminuía gradativamente, até cessar.

As fêmeas apareciam no limite da taboa ou na margem mais tarde que os machos, geralmente à partir das 20:00h. Deslocavam-se em direção a machos que estavam vocalizando, onde quer que estes estivessem. Observei várias vezes fêmeas pulando sobre machos que vocalizavam ainda nas taboas ou na margem, mas fora de ninho. Quando percebia a presença da fêmea, o macho sem ninho geralmente se dirigia para a margem e reocupava ou construía um ninho, a partir do qual voltava a vocalizar.

Durante a estiagem entre meados de novembro e início de dezembro, a atividade reprodutiva de *H. faber* foi totalmente interrompida; entre 19 de novembro e 5 de dezembro nenhum macho vocalizou no açude. Depois da estiagem, os primeiros machos obser-

vados começaram a vocalizar próximo à mata ao fundo do açude, indicando que estes machos aí se abrigaram durante este período.

Chuviscos pareciam não afetar a atividade reprodutiva, pois, nestas condições, machos vocalizavam e casais se reproduziam normalmente. Entretanto, chuvas fortes faziam com que as atividades não se iniciassem no começo da noite ou fossem interrompidas quando já iniciadas.

Em noites de céu limpo e luar forte, as atividades pareciam normais, embora os indivíduos se assustassem mais facilmente com a aproximação do observador. Variações de umidade relativa do ar pareciam não afetar a atividade reprodutiva.

4.4.3. Vocalizações

Oito tipos de vocalizações, emitidas em contextos específicos, foram observadas em *H. faber* na fazenda Santa Mônica.

O canto de anúncio ("advertisement call" de Wells, 1977) de *H. faber*, semelhante a uma martelada em uma bigorna (ver descrição e ilustração em Martins e Haddad, 1988), é estereotipado e ouvido mais frequentemente que todas as outras vocalizações. É emitido por machos com ou sem ninhinhos e sua função básica é anunciar a presença do emissor para os indivíduos da mesma espécie. O ritmo de emissão de notas variou de 88 a 196 notas por minuto e foi positivamente correlacionado com a temperatura do ar no momento da emissão ($r = 0,776$, $r_{\text{crítico}} (p(0,05)) = 0,312$) (Fig. 36).

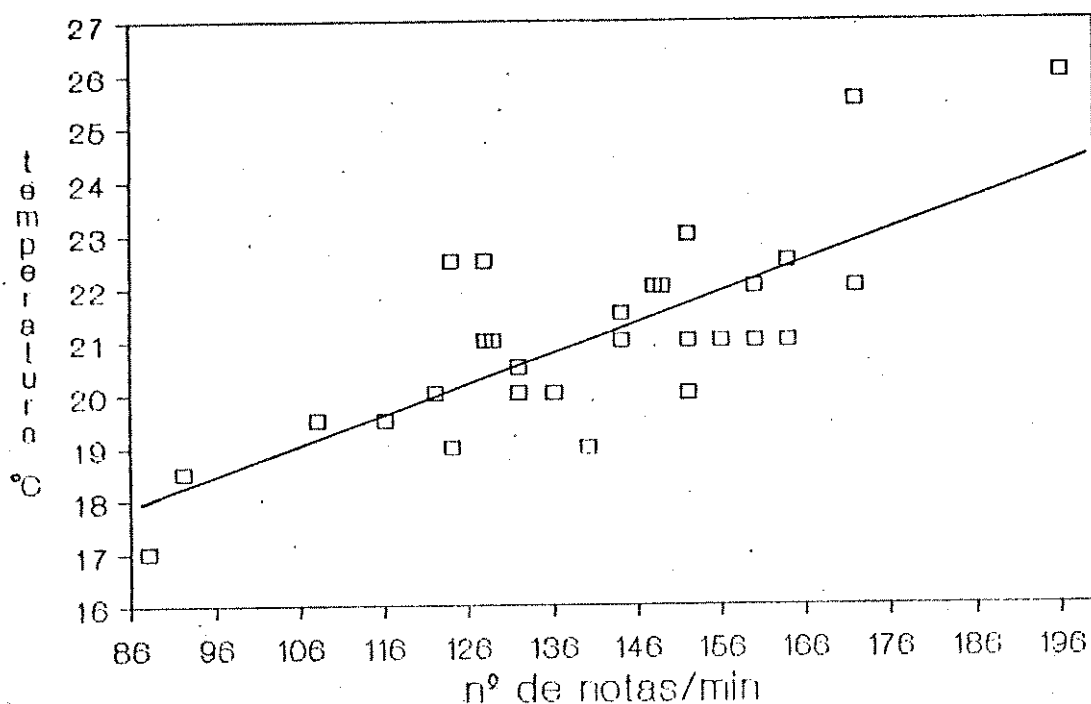


Figura 36 - Ritmo de emissão de notas (somente canto de anúncio) de *Hyla faber* em relação à temperatura do ar no momento da emissão. As medições foram realizadas em diversos dias durante o período de estudo.

Quando uma fêmea era atraída por um macho que vocalizava dentro ou próximo a seu ninho, este macho aumentava consideravelmente o ritmo de emissão de notas (cerca de 180-210 notas/min.). Esse "canto de corte" ("courtship call" de Wells, 1977) podia ser estimulado por perturbações na vegetação ao redor do ninho (ver 4.4.5).

Quando começava a vocalizar, no início da noite ou após pausas durante o turno de vocalização, um macho de *H. faber* geralmente emitia um canto semelhante ao canto de anúncio, porém com notas aparentemente mais longas e de maior frequência, que

chamarei de "canto inicial". Este canto também era emitido em séries curtas por machos em amplexo (ver 4.4.5).

Durante encontros agonísticos, machos de *H. faber* foram observados emitindo três vocalizações diferentes ("gritos de encontro", "encounter calls" de Wells, 1977). Cada uma destas vocalizações era emitida em um contexto específico (ver 4.4.4 e Fig. 37). A primeira delas era emitida por machos que vocalizavam muito próximos (menos de 1,5 m). Este "grito de encontro pré-briga" parecia funcionar como um aviso de que aquele espaço já estava ocupado por outro macho (geralmente um residente) disposto a lutar por sua posse. As notas desta vocalização apresentavam pulsos facilmente distinguíveis e eram mais longas que aquelas do canto de anúncio.

O segundo tipo de grito de encontro era emitido enquanto um macho pulava sobre outro e, por isso, denominei-o "grito de encontro de pulo" ("jumping territorial call" de Martins e Haddad, 1988). Esta vocalização está descrita e ilustrada em Martins e Haddad (1988).

O terceiro grito de encontro era emitido alternadamente quando dois machos encontravam-se engalfinhados durante uma briga (ver 4.4.4). Estes "gritos de encontro de briga" foram descritos e ilustrados por Martins e Haddad (1988).

Indivíduos de *H. faber*, quando manuseados ou quando capturados por cobras, podiam emitir "gritos de angústia" ("distress call" de Duellman & Trueb, 1986). Estes gritos eram emitidos com a boca fechada, durante predação ("gritos de angústia com a boca fechada"), ou com a boca aberta, durante manuseio ("gritos

de angústia com a boca aberta"). Estas duas vocalizações eram facilmente distinguidas no campo: o grito de angústia com a boca fechada era mais abafado e aparentemente de menor intensidade que o grito de angústia com a boca aberta. O grito de angústia com a boca aberta, de *H. faber*, foi descrito e ilustrado por Martins e Haddad (1988).

4.4.4. Territorialidade

Os encontros agonísticos observados em *H. faber* no presente estudo ocorriam de maneira escalonada. A figura 37 apresenta um resumo esquemático destes encontros. Um encontro agonístico iniciava-se quando um macho intruso começava a vocalizar próximo a outro que já estava vocalizando (residente). O residente, então, passava a emitir o grito de encontro pré-briga. Se o intruso também emitia esta vocalização, um deles podia tanto se calar e/ou afastar-se, como pular sobre o oponente emitindo o grito de encontro de pulo. Neste ponto um dos dois podia abandonar a área ou também pular sobre seu oponente emitindo gritos de encontro de pulo e começar a brigar com este. Durante a briga (Fig. 38), ambos oponentes emitiam gritos de encontro de briga, e, a certa altura, um deles abandonava a área (Fig. 37).

Observei machos emitindo gritos de encontro pré-briga em diversas ocasiões, geralmente quando estavam entre as taboas. Entretanto, estes encontros agonísticos foram além do grito de

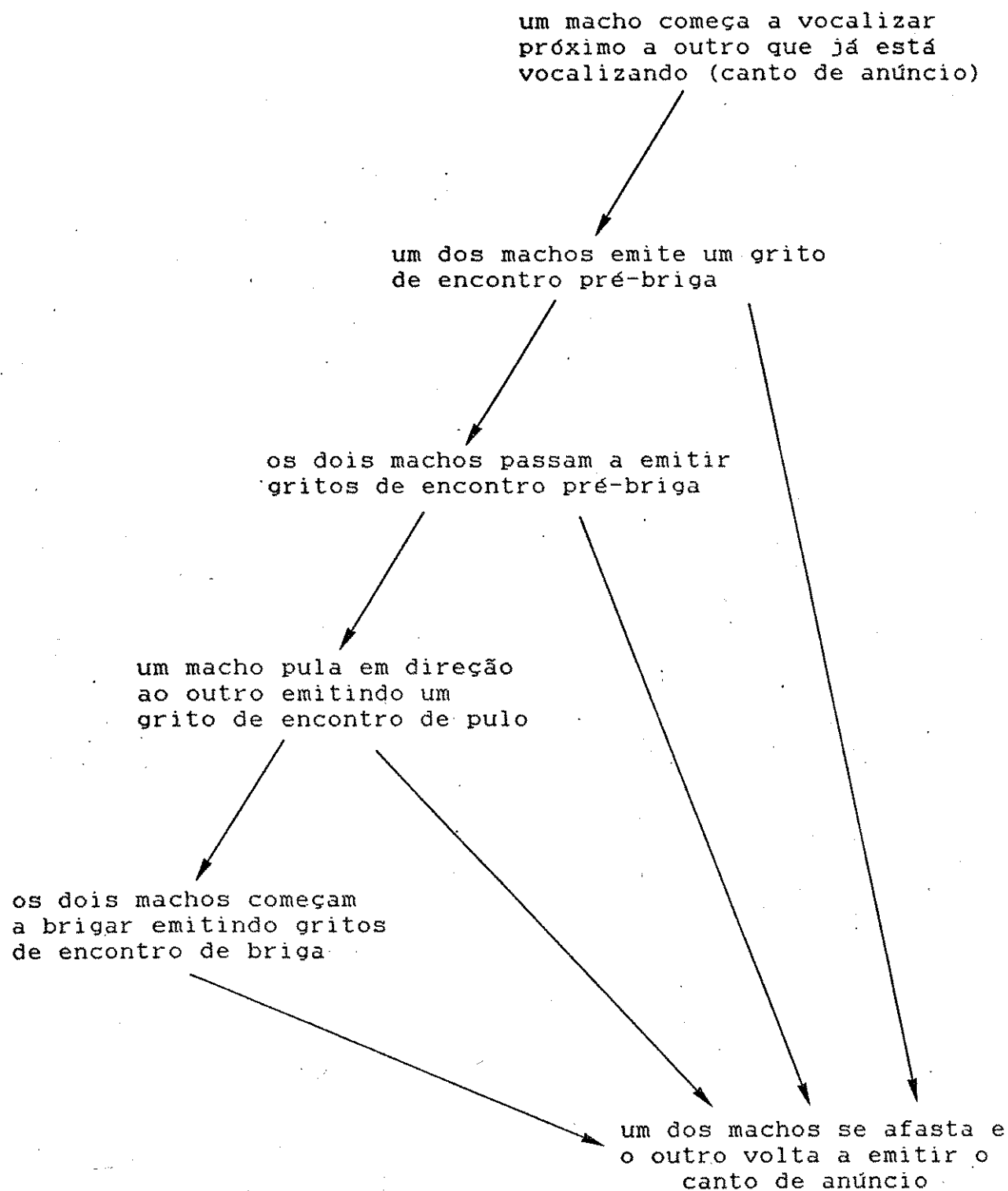


Figura 37 - Resumo esquemático dos encontros agonísticos observados entre machos de *Hyla faber* na fazenda Santa Mônica. Note que os encontros são escalonados e podem terminar em cada uma das diversas fases.

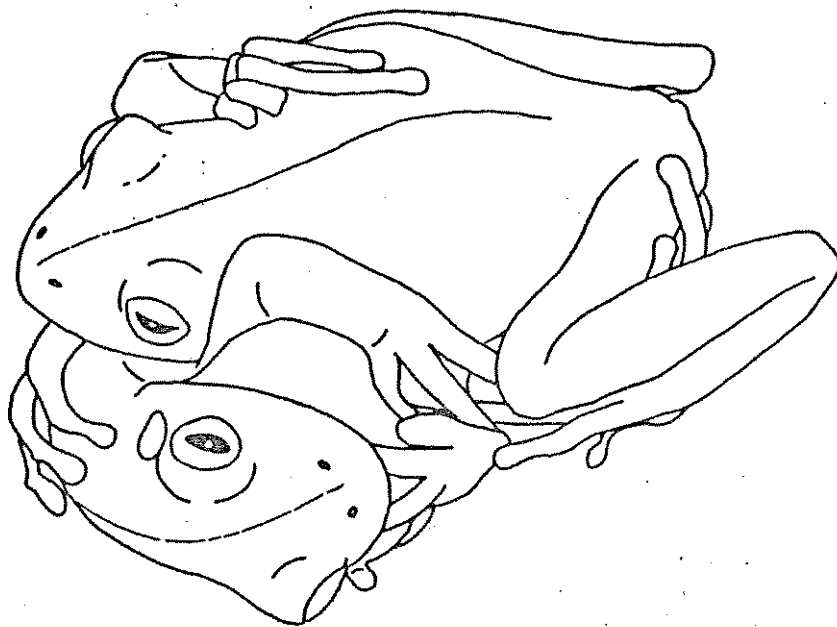


Figura 38 - Machos de *Hyla faber* (M13 e M16) em combate físico nas águas rasas do açude estudado. Note os pulmões e sacos vocais inflados nos oponentes. Desenhado a partir de diapositivo.

encontro pré-briga em apenas quatro ocasiões. As observações de campo obtidas nestas ocasiões são descritas a seguir.

Em 7 de novembro o macho M1 começou a vocalizar às 18:50h entre os ninhos números 3 e 10. O ninho 3, já existente no primeiro dia de estudo e, portanto, de proprietário desconhecido, continha girinos em estágio 22 (desova do dia 2 de novembro). Às 19:00h coletei e marquei o M1 e soltei-o novamente entre os ninhos 3 e 10. Às 19:08h um macho não marcado se aproximou do M1 e parou a 1 m deste. Seis minutos mais tarde, o macho não marcado começou a vocalizar; imediatamente o M1 voltou-se para ele e, depois de alguns segundos, pulou em sua direção emitindo um grito de encontro de pulo. Os dois começaram então a brigar até que, cerca de 30 s depois, o macho não marcado pulou em direção às taboas. Às 19:32h o macho não marcado voltou novamente para próximo do M1 e ambos iniciaram nova briga. Os dois se atracaram, ventre com ventre, cada um com as mãos na cabeça do outro e começaram a rolar dentro d'água como se tentassem fazer com que o oponente ficasse com a cabeça dentro d'água. Ambos mantiveram os pulmões inflados e o M1 emitiu o grito de encontro de briga. Várias vezes eles se soltaram, pularam um sobre o outro (emitindo o grito de encontro de pulo) e se atracaram novamente, até que, decorridos 2 min. e 20 s do início da briga, o macho não marcado se afastou em direção às taboas. O M1 ainda conti-

nuou dando pulos curtos (cerca de 20 cm) em diversas direções, como se procurasse o opo-
nente.

No dia 15 de dezembro o macho M16 começou a vocalizar próximo ao ninho número 11, às 19:14h. Passados 15 minutos, ele se dirigiu para a região dos ninhos 16 e 17 e começou a vocalizar a 15 cm do ninho 17. O ninho 16 continha embriões encapsulados do dia 13 (quando somente o M16 e a fêmea F9 foram observados no açude) e o ninho 17 continha uma desova do dia anterior (14, no qual não fiz observações). Às 19:35h o M16 começou a construir um ninho a 25 cm do ninho 17. Às 19:47h o M16 abandonou o local onde estava construindo um ninho e começou a vocalizar a 15 cm do ninho 17. Com meus movimentos perturbei o M16, que fugiu em direção às taboas, onde continuou vocalizando. Às 20:15h um outro macho (M13), partindo das taboas, se dirigiu à região onde se encontrava o ninho 17 e começou a vocalizar a cerca de 60 cm deste. Imediatamente o M16 parou de vocalizar e atravessou a água em direção ao local de onde o M13 vocalizava. Com a aproximação do M16, o M13 se afastou cerca de 2 m de onde estava o M16 e começou a vocalizar deste local, voltado para as taboas. Às 20:05h o M16 nadou até as taboas (parando a cerca de 2 m do M13) e, logo depois, uma fêmea (F12) se dirigiu para a região do ninho 17. Passados alguns minutos, o M13 começou a vocalizar (canto inicial) ao mesmo tempo que o M16. Imediatamente os dois começaram a alternar gritos de encontro pré-briga e o M16 pulou (emitindo o grito de encontro de pulo) em direção ao M13 que parou de vocalizar. À primeira vocalização (canto inicial) do M13, o M16 também vocalizou (grito de encontro pré-briga), eles alternaram as vocalizações algumas vezes e ambos começaram a pular um sobre o outro emitindo gritos de encontro de pulo, até se afastarem depois de alguns segundos. O M16 começou a vocalizar nas taboas. Eu então coletei o M13 para marcá-lo e soltei-o no mesmo local (a cerca de 1,5 m do M16). Às 21:39h os dois começaram novamente a alternar gritos de encontro pré-briga, o M16 pulou em direção ao M13 emitindo um grito de encontro de pulo e ambos se atracaram iniciando uma briga, durante a qual os dois emitiram gritos de encontro de briga. Alguns minutos depois, eles se separaram e novamente alternaram gritos de encontro pré-briga, até que o M13 se afastou em direção às taboas e o M16 continuou vocalizando perto do ninho 17. Nesta noite, ambos os machos se reproduziram (M13 no ninho 18 e M16 no ninho 19).

Em 19 de fevereiro o macho M36 vocalizava em uma depressão a 60 cm dos ninhos números 24 e 33, no início da noite (19:30h). O ninho 24 continha uma desova de 30 de janeiro (de pais desconhecidos) e o ninho 33 continha uma desova de 29 de janeiro depositada pela fêmea F32 em parceria com o M36. Às 20:00h uma suindara tentou preda o M35 que, assustado com a coruja, dirigiu-se para a região do ninho 11, de onde começou a vocalizar às 21:15h. Às 21:19h o M36, que vocalizava próximo aos ninhos 24 e 33 (a 70 cm do ninho 11), começou a emitir o grito de encontro pré-briga e pulou em direção ao M35 emitindo o grito de encontro de pulo. Com a aproximação do M36, o M35 fugiu em direção às taboas, onde permaneceu até o fim das observações daquela noite.

Em 13 de fevereiro dois machos (M40 e outro não marcado) vocalizavam na extremidade das taboas a cerca de 1,5 m um do outro, às 21:00h. Às 21:02h ambos começaram a emitir gritos de encontro pré-briga e logo um deles pulou, emitindo o grito de encontro de pulo, em direção ao outro, que se afastou e parou de vocalizar. Ambos estavam a mais de 2 m da margem quando ocorreu o encontro agonístico.

4.4.5. Comportamento de corte

Os comportamentos relacionados à corte em *H. faber* variaram muito pouco no açude estudado. A figura 39 apresenta um resumo do comportamento de corte baseado em oito observações, geralmente de partes da sequência, envolvendo diversos casais. A seguir apresento uma descrição do comportamento de corte baseado nestas observações.

Depois que reocupava ou construía um ninho um macho passava a vocalizar de dentro deste, geralmente com as patas dianteiras apoiadas na amurada e cerca de metade do corpo submersa (ver Fig. 5 em Martins e Haddad, 1988). Quando percebia a aproximação de uma fêmea, o macho passava do canto normal para o canto de corte, até que percebesse a fêmea já dentro do ninho. [Em 29 de dezembro o macho M11 passou a emitir canto de corte (192 notas/minuto) quando um *Leptodactylus* cf. *ocellatus* de cerca de 70 mm (CRA) pulou a 30 cm dele, causando ruído de água e perturbações na vegetação.] Em algumas ocasiões a fêmea falhava na tentativa de entrar em um ninho onde um macho vocalizava; em uma ocasião uma fêmea passou por cima de um ninho onde um macho vocalizava por duas vezes, antes de conseguir entrar no ninho na terceira tentativa. Quando percebia que a fêmea já havia entrado no ninho, o macho parava de vocalizar e, geralmente, recomeçava alguns segundos mais tarde.

Logo após entrar no ninho, a fêmea começava a inspecioná-lo, mergulhando e tateando com as mãos o fundo do ninho. De cinco inspeções observadas, duas duraram 2 min. e três duraram

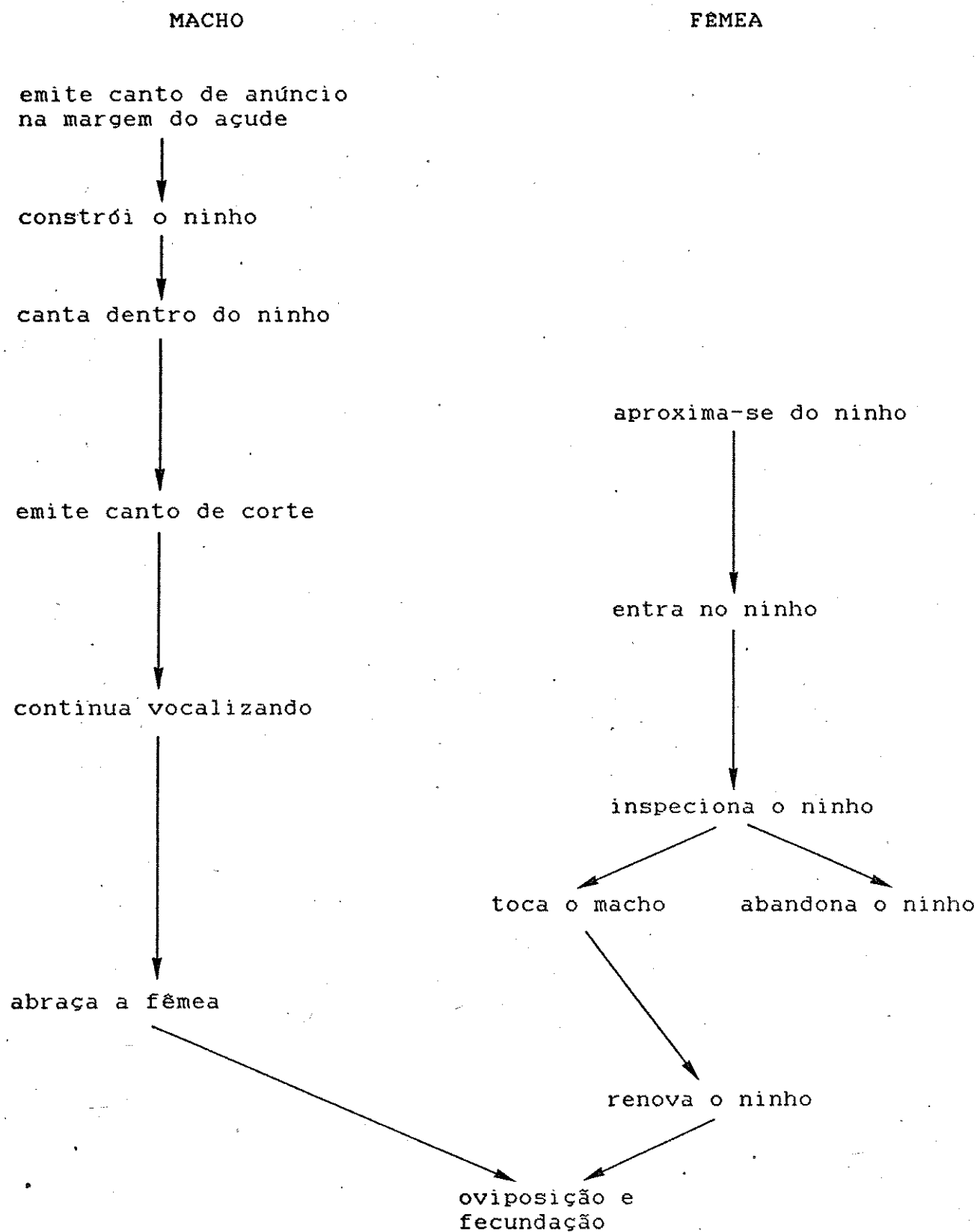


Figura 39 - Resumo esquemático do comportamento de corte de *Hyla faber* observado na fazenda Santa Mônica.

apenas 1 min. Esta fase de inspeção não ocorreu em um casal: em uma ocasião um macho dirigiu-se a uma fêmea e abraçou-a logo que esta entrou no ninho. Depois da inspeção a fêmea dirigia-se para o macho e o tocava no dorso com as mãos. Em apenas uma ocasião uma fêmea abandonou um ninho após inspecioná-lo. Em três ocasiões observei machos fazendo movimentos de cabeça para cima e para baixo enquanto as fêmeas com as quais estavam em amplexo inspecionavam seus ninhos.

Quando a fêmea tocava o macho após a inspeção, este voltava-se para ela e ambos, invariavelmente, entravam em amplexo. Dez amplexos observados ocorreram entre 19:30 e 22:00h. Em uma ocasião, durante cerca de 10 min. uma fêmea pulou três vezes sobre o macho, que fazia canto de corte, até que ambos entrassem em amplexo. Alguns segundos depois que o casal entrava em amplexo a fêmea começava a renovar o ninho da maneira descrita na parte 4.2.1. Em três ocasiões, machos emitiram uma ou duas séries de três a cinco notas do canto inicial enquanto as fêmeas renovavam os ninhos. Embora tenha observado casais em amplexo até 01:30h, não observei oviposição e fecundação neste estudo.

O amplexo em *H. faber* é uma modificação do amplexo axilar: o macho segura a cabeça da fêmea com as mãos pouco atrás dos tímpanos (Fig. 40).

4.4.6. Sucesso reprodutivo

Todos os amplexos observados no presente estudo resultaram em fertilização. O sucesso reprodutivo (número de amplexos, Kluge, 1981) de machos de *H. faber* da fazenda Santa Mônica variou de zero a sete ($\bar{X} = 1,9 \pm 2,3$, $N = 18$ machos). Os sucessos reprodutivos observados certamente representam subestimativas pois, como as visitas ao açude foram realizadas a cada dois ou três dias, nem todas as desovas observadas puderam ser associadas aos machos que as fertilizaram. Independentemente desse fato, excluindo-se os machos encontrados nos primeiros dias de observação (início de novembro), cujos dias de aparecimento no açude são desconhecidos, o sucesso reprodutivo foi positivamente correlacionado com o tempo de residência (tempo decorrido entre a primeira e a última observações de um dado macho) ($N = 17$ observações pareadas, $r = 0,804$, $r_{\text{crítico}} (p < 0,05) = 0,413$).

Apenas uma fêmea (F25) foi observada desovando duas vezes no açude, num intervalo de 37 dias; todas as outras foram observadas apenas uma vez.

4.4.7. Predadores

Três vertebrados foram observados apresando ou tentando apresar indivíduos adultos de *H. faber*: as cobras d'água *Liophis miliaris* e *Helicops modestus*, e a coruja *Tyto alba*.

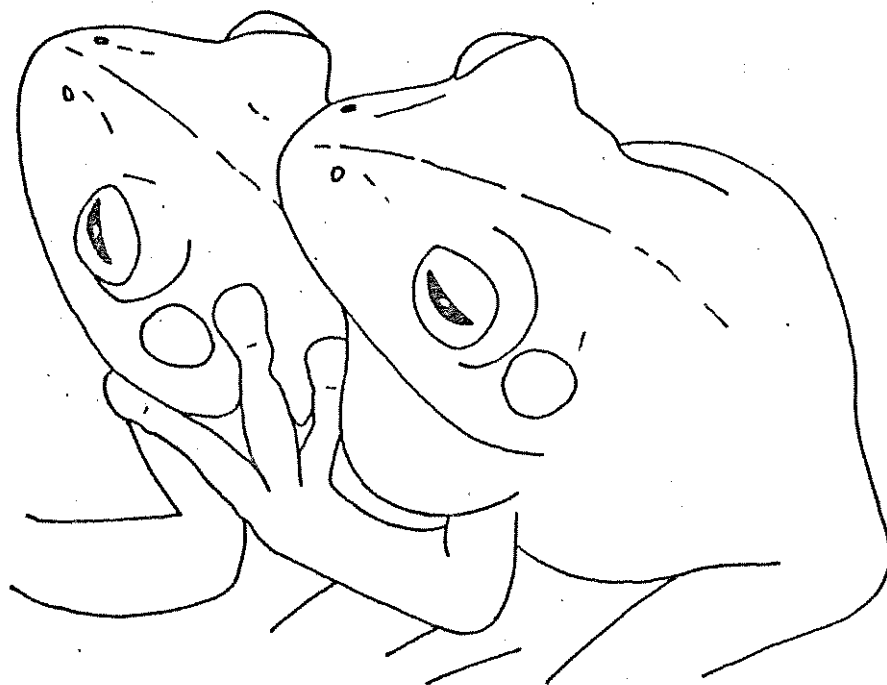


Figura 40 - Casal de *Hyla faber* em amplexo. Note a posição da mão do macho na cabeça da fêmea. Desenhado a partir de diapositivo.

Em sete noites observei indivíduos de *L. miliaris* nas águas do açude. Estes indivíduos mediam de 70 a 100 cm (comprimento total, CT). Observei *L. miliaris* apresando ou tentando apresar adultos de *H. faber* em quatro ocasiões durante o período de estudo. As observações de campo obtidas nestas ocasiões são apresentadas a seguir (as figuras 41 e 42 mostram cenas de predação de *H. faber* por *L. miliaris*).

Na noite de 11 de novembro observei um adulto de *L. miliaris* (CT = 93 cm) nadando próximo às taboas no meio do açude, no começo da noite (18:52h). A cobra se dirigiu para a região dos ninhos números 10, 11 e 12, onde o macho M6 vocalizava dentro do ninho 11. Às 19:35h o M6, provavelmente percebendo a presença da cobra (a cerca de 50 cm), parou de vocalizar e atravessou a água em direção às taboas. Às 19:40h uma outra *L. miliaris* (CT aproximado de 100 cm) apareceu na margem direita do açude, enquanto a anterior forrageava próxima aos ninhos 10 e 12 onde vocalizava o M1. A cobra deslocava-se entre a vegetação da margem encharcada expondo a língua continuamente e, por vezes, tocando-a na vegetação; em cada depressão com água, a cobra mergulhava a cabeça e focava no fundo. A cobra entrou então no ninho 10, que continha centenas de girinos em estágio 22 e estava



Figura 41 - Uma cobra d'água (*Liophis miliaris*), com cerca de 90 cm de comprimento total, apesando um macho de *Hyla faber* (M1) na margem do açude. Note os pulmões inflados da presa.

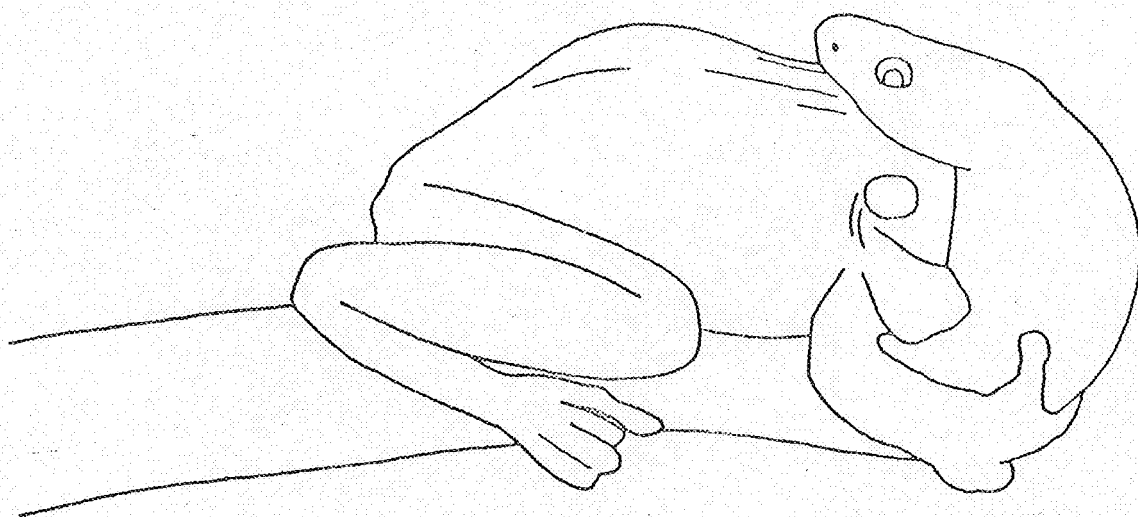


Figura 42 - *Liophis miliaris* apesando um macho de *Hyla faber* (M1). Note a presa com pulmões inflados e agarrada ao predador, dificultando, assim, a ingestão. Desenhado a partir de diapositivo.

localizado ao lado do ninho 12 onde vocalizava o M1), fôçou o fundo do ninho, tocou a língua na vegetação ao redor e começou a se dirigir ao ninho 12. Neste momento, o M1 parou de vocalizar e deu um salto para além de 20 cm, passando sobre a cobra. A cobra então parou por alguns segundos, tocando a língua repetidamente na vegetação, e logo começou a se deslocar novamente. Neste momento o M1 deu uma série de três saltos longos e parou a cerca de 3 m da cobra, com a cabeça voltada para esta. Eu então toquei o M1, que saltou duas vezes, de volta, em direção à cobra, e parou a cerca de 10 cm de sua cabeça. A cobra imediatamente abocou o lado esquerdo da cabeça do M1 que inflou os pulmões e começou a emitir o grito de angústia com a boca fechada e continuou emitindo-o por cerca de 5 minutos. Rapidamente, a cobra ajeitou a cabeça do M1 em sua boca, fazendo com que os eixos longitudinais da cobra e da perereca ficassem coincidentes, enquanto o M1 agarrava a cabeça da cobra com as mãos e empurrava-a com os pés. A cobra então passou a tragar o M1 com movimentos curtos de vai-e-vem dos maxilares e dos mandibulares. Os pulmões inflados dificultaram a ingestão do tronco do M1. Passados mais alguns minutos, o M1 parou de se movimentar. A cobra então carregou-o para o ninho 11, onde apoiou o corpo na amurada. Decorridos cerca de 35 min. do bote, quando os braços do M1 já haviam sido engolidos e a boca da cobra aproximava-se da região inguinal, o M1 fez movimentos rápidos com as pernas que, ficando esticadas, acabaram facilitando sua ingestão. A cobra acabou de tragar o M1 decorridos 41 min. do bote e, em seguida, começou a se deslocar lentamente, expondo a língua poucas vezes.

Em 17 de janeiro observei uma *L. miliaris* (CT aproximado de 100 cm) começando a apresar um macho não marcado. A cobra já havia abocado a presa pelo lado direito da cabeça (logo após o olho) e estava na água, emaranhada entre folhas de taboa. Fui atraído para o local pelo grito de angústia com a boca fechada emitido pela presa, que mantinha os pulmões inflados. Com minha interferência a cobra acabou por abandonar a presa, que apresentava pequenas lacerações no local da mordida.

Em 29 de janeiro ouvi novamente um grito de angústia com a boca fechada na direção em que se encontrava o macho M23. Quando consegui localizá-lo, sua perna esquerda já havia sido totalmente tragada por uma *L. miliaris* (CT aproximado de 100 cm). A cobra encontrava-se emaranhada entre folhas de taboa e puxava o M23 para dentro d'água, provavelmente assustada com a minha presença. O M23, por sua vez, agarrava-se firmemente com as mãos nas folhas de taboa. Novamente, com minha interferência, a cobra acabou soltando o M23, que apresentava pequenas lacerações nas coxas. Esta foi a última ocasião em que observei o M23.

Em 26 de fevereiro localizei mais uma tentativa de predação através do grito de angústia com a boca fechada emitido pela presa. Desta vez, era o macho M45 que havia sido abocado pelo pé direito por uma *L. miliaris* (CT = 100 cm). O M45 estava trepado em uma folha de taboa a cerca de 20 cm da superfície da água e a cobra tentava puxá-lo para dentro d'água. Novamente, assustada com minha presença, a cobra acabou por abandonar a presa.

Em sete noites observei indivíduos de *Helicops modestus* nas águas do açude. Cinco indivíduos mediam aproximadamente 35-50 cm (CT) e dois indivíduos maiores mediam 62 e cerca de 70 cm (CT). Observei *H. modestus* tentando predar um adulto de *H. faber* em apenas uma ocasião, cujas observações de campo são apresenta-

das a seguir.

Em 10 de fevereiro, ouvi o macho M11 emitir o grito de angústia com a boca fechada e quando me aproximei, ele estava fora d'água, agarrado na vegetação enquanto uma *H. modestus* (CT aproximado 70 cm) mordida seu pé direito. Quando tentei coletar a cobra para medi-la, o M11 acabou escapando e a cobra fugiu.

Além das cinco observações descritas acima, em 16 de novembro ouvi um grito de angústia com a boca fechada emitido por um indivíduo de *H. faber*, porém não pude localizá-lo pois ele encontrava-se em local de difícil acesso.

Outras duas espécies de cobras, predadoras potenciais de anuros, foram observadas no açude durante o estudo: uma cobra cipó (*Chironius quadricarinatus*) adulta foi observada em repouso em um arbusto ao lado do açude por diversas noites entre 7 de janeiro e 15 de março de 1989 e um outro exemplar jovem foi observado em um arbusto em apenas uma ocasião; um adulto da cobra d'água *Liophis poecilogyrus* foi observada nas águas do açude em apenas uma ocasião.

Em uma ocasião, cujas notas de campo são apresentadas a seguir, observei uma suindara (*Tyto alba*) tentando apresar um macho de *H. faber*.

Em 10 de fevereiro, por volta das 20:00h, o macho M35 estava trepado, a cerca de 0,5 m da superfície da água, em um arbusto na margem direita do açude; era o único macho que vocalizava naquele momento. A coruja inicialmente sobrevoou o açude passando sobre o M35. Alguns segundos depois voltou, adejou sobre o M35 e afastou-se novamente. Decorridos mais alguns segundos, a coruja pousou na margem do açude a cerca de 5,0 m do M35 e ficou olhando em sua direção por cerca de 1 min.. Finalmente, a coruja levantou vôo em direção ao M35, tentou apanhá-lo com as garras, não conseguiu e afastou-se voando. Com o ataque da coruja o M35 parou de vocalizar, pulou n'água e nadou para a margem anterior do açude; examinado, não apresentava nenhum sinal das garras da coruja.

Antes desta observação, em 4 de novembro, observei uma suindara caçando Physalaemus cuvieri na área encharcada abaixo do açude. A coruja localizava a presa pelas vocalizações, adejava sobre ela e mergulhava em sua direção atacando-a.

Observei adultos do cachorro-do-mato (Dusicyon thous) nas imediações do açude e na área encharcada em quatro ocasiões, durante o período de estudo. Em uma ocasião, quando acendi a lanterna depois de um período longo sem acendê-la, um D. thous encontrava-se embaixo de um arbusto olhando na direção de um macho de H. faber que vocalizava logo acima dele; com a luz, o cachorro assustou-se e fugiu.

4.4.8. Defesa

Machos e fêmeas de H. faber fogem usando pulos longos quando percebem a aproximação de um possível predador.

Alguns adultos exibiram tanatose quando manuseados. Em tanatose (Fig. 43), o indivíduo fica imóvel com o corpo ligeiramente arqueado, olhos semicerrados, membros colados ao corpo, com as mãos na região gular, e com movimentos gulares curtos. Girinos em estágios 43 e 44 também exibiram tanatose (Fig. 44) quando manuseados, de maneira semelhante à descrita acima, exceto pelos membros que geralmente não estavam junto ao corpo.

A maioria dos indivíduos manuseados durante a marcação emitia o grito de angústia com a boca aberta repetidamente. Esta vocalização só foi observada nestas condições. Entretanto, quando

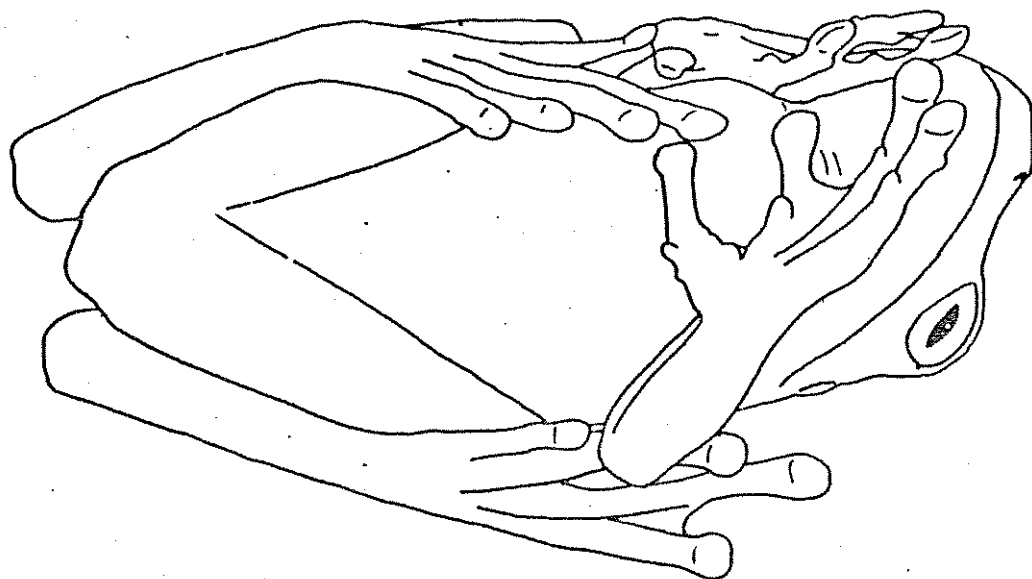


Figura 43 - Fêmea adulta de *Hyla faber* (F9) em postura de tanatose enquanto era manuseada para marcação. Note as patas junto ao corpo. Desenhado a partir de diapositivo.

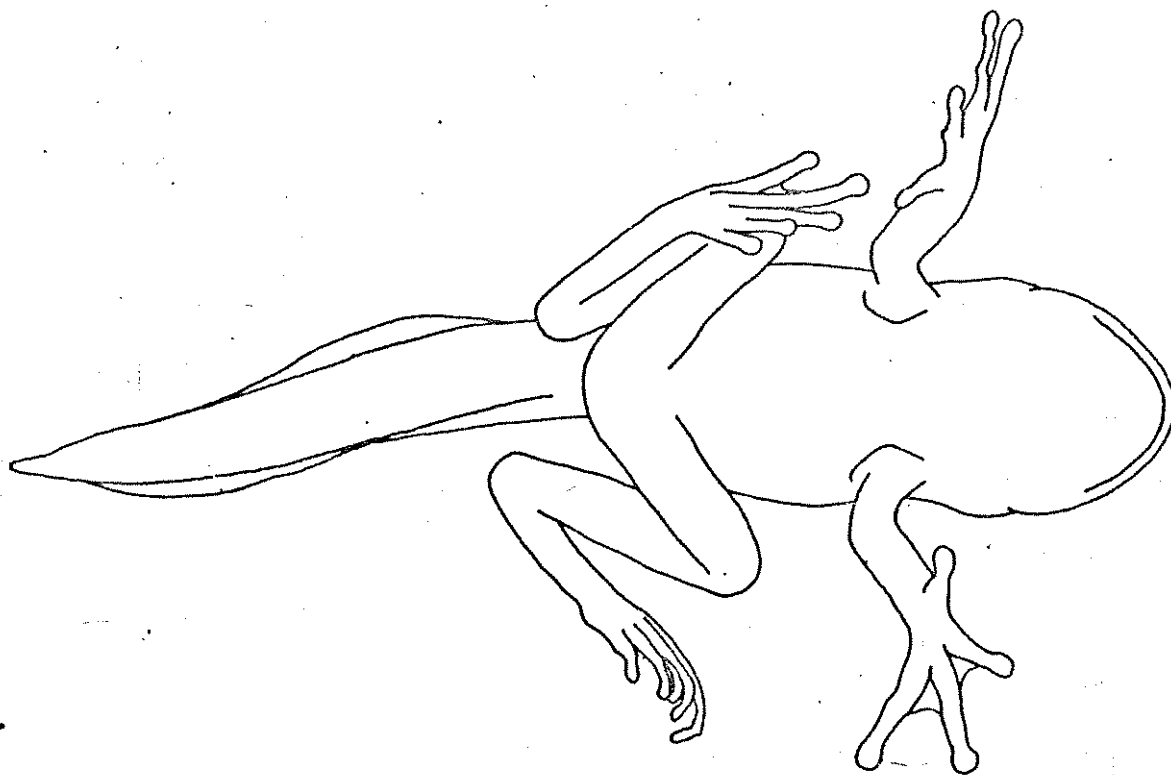


Figura 44 - Girino de *Hyla faber* (estágio 43) em tanatose enquanto manuseado para medição. Note as extremidades afastadas do corpo. Desenhado a partir de diapositivo.

capturados por uma cobra, os indivíduos emitiam o grito de angústia com a boca fechada, independentemente do local da mordida; além da vocalização, estes indivíduos inflavam seus pulmões e agarravam-se à cobra (ver Fig. 42), dificultando a predação. O grito de angústia com a boca fechada nunca foi emitido durante o manuseio para marcação. Alguns machos raspavam os pré-pólex na mão do observador enquanto eram manuseados.

5. DISCUSSÃO

5.1. Características dos adultos

5.1.1. Coloração

A população estudada de *H. faber* apresenta dimorfismo sexual em coloração do dorso, como também observei em outras populações do Estado de São Paulo (região de Campinas e litoral Norte). Dimorfismo sexual em coloração do dorso é conhecido para outros anuros, incluindo espécies de *Hyla* relacionadas ao grupo *boans* (*H. boans*, Duellman, 1970; *H. rosenbergi*, Kluge, 1981; *H. biobeba*, I. Sazima, com. pess.). Segundo Lutz (1973), Wied já havia chamado a atenção para diferenças de coloração entre indivíduos de *H. faber* e sugerido que tais diferenças fossem um caráter sexual. Entretanto Lutz (1973) discorda categoricamente de Wied e relata que indivíduos coletados escuros à noite tornam-se claros de dia, sem comentar as diferenças de tonalidade (marrom avermelhado ou oliváceo) que ela cita para a espécie. O empalidecimento de indivíduos durante o dia também foi observado em *H. faber* neste estudo e em *H. rosenbergi* no Panamá, por Kluge (1981).

5.1.2. Pré-pólex

Existem divergências na literatura quanto a suposições sobre a função original do espinho do pré-pólex. Os primeiros autores a especular sobre a origem do pré-pólex (Pope, 1931, citado em Kluge, 1981; Noble, 1931) sugeriram que seria uma adaptação ao amplexo. Shine (1979) discordou desta hipótese e sugeriu que o espinho do pré-pólex seria uma adaptação para a briga entre machos. Já Kluge (1981) discorda de Shine e especula que os estágios iniciais da evolução do pré-pólex deviam ser utilizados no amplexo e depois que estas estruturas atingiram um tamanho considerável elas passaram a ser usadas como espinhos em encontros agonísticos e na defesa. Kluge (1981) considera que os estágios iniciais da evolução do pré-pólex provavelmente não teriam nenhuma vantagem em encontros agonísticos. Entretanto, acredito que estes estágios iniciais poderiam ter funcionado para segurar o macho oponente durante uma briga, e não uma fêmea em amplexo. Durante uma briga, machos de *H. faber* se atracam ventre a ventre, cada um com as mãos na cabeça do outro, e rolam tentando manter o oponente por baixo (ver 4.4.4). Em amplexo, um macho de *H. faber* mantém suas mãos ao lado da cabeça da fêmea de modo que os espinhos não a toquem (Martins & Haddad, 1988). Do modo como acontece a corte nesta espécie atualmente, parece não haver necessidade de amplexo forçado (no qual a fêmea é presa pelo macho), pois a fêmea desempenha suas funções deliberadamente (Martins & Haddad, 1988; este estudo). Respostas para esta questão poderiam ser obtidas através da observação de amplexos e brigas em espécies de

Hyla relacionadas ao grupo boans com diversos estágios de desenvolvimento do pré-pólex.

5.1.3. Comprimento rostro-anal

As médias de CRA da população de H. faber aqui estudada foram menores que aquelas da população de mata estudada por Martins & Haddad (1988) em Sousas, distante cerca de 20 km da fazenda Santa Mônica. Lutz (1973) observa que os indivíduos por ela coletados no Estado do Rio de Janeiro mediam 90-96 mm, alguns exemplares atingindo mais de 100 mm. Embora diferenças em CRA possam ser em parte geográficas, isto provavelmente não explica a diferença entre as populações de Sousas e Joaquim Egidio. É possível que haja alguma relação entre tamanho e o ambiente em que as populações se reproduzem, o que poderia ser esclarecido através do estudo das dimensões de indivíduos em diversas populações que se reproduzem em ambientes abertos e em matas.

Martins & Haddad (1988) também não encontraram diferença significativa entre os CRA de machos e fêmeas de H. faber. Na maioria das espécies de anuros, as fêmeas atingem maior tamanho que os machos (Crump, 1974; Shine, 1979), embora em algumas espécies os machos possuam tamanho semelhante ou maior que as fêmeas (Wells, 1978). As causas do dimorfismo sexual em anuros têm sido amplamente debatidas na literatura (Wells, 1977, 1978; Shine, 1979, 1987, 1988; Woolbright, 1983, 1985; Sullivan, 1984; Halliday & Verrel, 1986; Halliday, 1987).

Shine (1979), em sua revisão sobre dimorfismo sexual em anfíbios, encontrou que, em 90% das 589 espécies de anuros consideradas, as fêmeas eram maiores que os machos. O maior tamanho da fêmea provavelmente confere uma vantagem reprodutiva em várias espécies devido à correlação positiva entre tamanho da fêmea e número de ovos (Salthe & Duellman, 1973; Crump, 1974; Martins, 1988). Vantagens relacionadas ao tamanho em machos geralmente são menos evidentes. Na maioria das espécies em que ocorrem brigas entre machos, estes possuem o mesmo tamanho das fêmeas ou são maiores que estas (Wells, 1977, 1978; Shine, 1979). Wells (1978) sugeriu que o maior tamanho dos machos nestas espécies seria uma adaptação a brigas, pois em várias espécies os machos maiores vencem maior número de brigas e, portanto, obtêm maior sucesso reprodutivo. Shine (1979) mostrou uma forte correlação entre a porcentagem de espécies em que ocorrem lutas entre machos e a porcentagem de espécies em que os machos são tão grandes ou maiores que as fêmeas em seis famílias de anuros. Entretanto o autor citado comparou espécies em que foram observadas lutas com aquelas em que as lutas ainda não foram observadas, o que não garante que elas não ocorram, conforme argumento de Halliday e Verrel (1986). Estes últimos autores sugerem cuidado em generalizações deste tipo, alegando que diversos fatores podem tornar os dados disponíveis tendenciosos (e. g., diferenças em crescimento, idade, período de reprodução, sistema de acasalamento, tipos de dados coletados pelos diversos autores, tamanho das amostras).

Em alguns grupos taxonômicos a relação entre machos de tamanho igual ou maior que fêmeas e a ocorrência de lutas parece

evidente (Wells, 1978), embora em outros esta relação não seja tão clara. Em diversas espécies de *Hyla* nas quais foram observadas lutas, os machos são menores que as fêmeas: *H. minuta* (Haddad, 1987), *H. sanborni* (Cardoso, 1981a) e *H. microps* (obs. pess) na América do Sul e cinco espécies da América do Norte (Shine, 1979). Já no grupo *boans*, nas quatro espécies mais conhecidas (*H. boans*, *H. faber*, *H. pardalis* e *H. rosenbergi*) não existe dimorfismo sexual em tamanho (Lutz 1960a; Duellman, 1970; Kluge, 1981; Martins e Haddad, 1988), e lutas foram observadas em todas, exceto *H. pardalis*. É possível que outros fatores, como relações filogenéticas (ver Crump, 1974), estejam envolvidos na ausência de dimorfismo sexual em tamanho nestas espécies, embora a escassez de observações de campo sobre a maioria das espécies de anuros, dificulte uma abordagem mais esclarecedora sobre a questão.

Como em outras espécies de *Hyla* (e. g., *H. crucifer* e *H. versicolor*, Gatz, 1981; *H. marmorata*, Lee & Crump, 1981), fêmeas de *H. faber* parecem não escolher machos de maior tamanho, pois de dez amplexos observados, em metade as fêmeas eram maiores e, na outra metade, os machos eram maiores. Em *H. faber* as características do ninho, especialmente sua localização, parecem ser o fator mais importante na escolha de machos.

5.2. Ninhos

5.2.1. Construção e características

Os ninhos de H. faber observados na fazenda Santa Mônica foram semelhantes em forma e composição àqueles observados por Lutz (1960a), Andrade (1987), Martins & Haddad (1988) e Feres (1989). Os ninhos de H. rosenbergi (Kluge, 1981) e de H. hoans (Duellman, 1970, 1973; Caramaschi e Cardoso, 1978; obs. pess.) são muito semelhantes aos de H. faber. Já algumas populações de H. biobeba e de H. pardalis parecem não construir ninhos, e, quando os constroem, estes são menores e menos elaborados (Bokermann, 1968; Jim, 1980; Lutz, 1960b).

Como observado em H. rosenbergi por Kluge (1981) e em H. hoans por Duellman (1970), apenas machos de H. faber constroem ninhos (Lutz, 1960a, 1973; Martins & Haddad, 1988, este estudo); as fêmeas apenas os renovam, quando em amplexo. Os modos pelos quais os machos de H. faber construíram seus ninhos e eles (ou as fêmeas) os renovaram, na fazenda Santa Mônica, são semelhantes àqueles descritos para a mesma espécie por Lutz (1960a) e Martins & Haddad (1988) e para H. rosenbergi por Kluge (1981).

Como observado por Kluge (1981) para H. rosenbergi, os ninhos de H. faber aqui estudados também variaram consideravelmente em forma e dimensões. A superfície média da lâmina d'água dos 43 ninhos marcados ($286,9 \text{ cm}^2$) foi semelhante aos $282,9 \text{ cm}^2$ encontrado por Kluge (1981) para 53 ninhos de H. rosenbergi, o

que, provavelmente, está relacionado ao tamanho dos adultos e ao número médio de ovos, que são semelhantes nas duas espécies. A profundidade dos ninhos foi, em média, maior em *H. faber* (8,2 cm) do que o encontrado em *H. rosenbergi* (4,5 cm) por Kluge (1981). Além de sua localização (ver abaixo), o volume de água dos ninhos deve ter papel importante durante a avaliação do ninho pela fêmea, pois em ninhos com maior volume d'água os riscos de morte por falta de alimento devido a superpopulação ou por evaporação e/ou infiltração da água do ninho provavelmente são menores. Entretanto, como sugerido por Kluge (1981) para *H. rosenbergi*, deve ser difícil para uma fêmea prever o volume de água futuro de um ninho, pois este varia consideravelmente durante chuvas ou estiagens.

A altura da amurada foi, em média, menor em *H. faber* (1,8 cm) do que os 3,2 cm encontrados em *H. rosenbergi* por Kluge (1981). A constituição das amuradas dos ninhos de *H. faber* está relacionada às características do substrato em que os ninhos são construídos. Em poças dentro de matas, onde não há vegetação nas margens, as amuradas dos ninhos são de barro (obs. pess.), ao passo que em poças em área aberta, com vegetação abundante nas margens (principalmente ciperáceas), as amuradas são constituídas tanto de barro como de vegetação. No açude da fazenda Santa Mônica, onde grande parte das margens são cobertas de ciperáceas, apenas quatro dos 43 ninhos marcados apresentavam amuradas constituídas apenas de barro. Andrade (1987) também observou ninhos de *H. faber* com amuradas constituídas de vegetação em uma poça de área aberta. Uma provável desvantagem de ninhos com amuradas con-

tendo somente vegetação é que estes provavelmente são mais facilmente invadidos por predadores, principalmente insetos aquáticos. Se esta hipótese for correta, a mortalidade de girinos dentro dos ninhos seria maior nas populações que se reproduzem em corpos d'água com vegetação densa nas margens, como aquelas que ocorrem em ambientes abertos. Uma resposta a esta questão poderia ser obtida através de estudos sobre mortalidade de girinos em ambientes abertos e de mata.

Dentre os ninhos estudados na margem do açude, a maioria encontrava-se a pouca distância da água do açude (ver fig. 20). É interessante notar que os dois ninhos que secaram completamente e um dos dois que quase secaram durante o estudo estavam a 96, 60 e 95 cm da água do açude, respectivamente; embora o outro ninho que quase secou totalmente estivesse a apenas 20 cm da água do açude, os dados acima sugerem que a distância entre os ninhos e a água do açude seja um fator importante na sobrevivência dos estágios imaturos, pois, supostamente, durante estiagens prolongadas, ninhos mais distantes do açude têm maior probabilidade de secar (pela menor quantidade de água no solo), causando a morte dos imaturos. Ao contrário de outras características imprevisíveis, como volume d'água, a localização do ninho pode ser um fator importante durante sua avaliação pela fêmea.

Como observado para a população de *H. faber* estudada por Martins e Haddad (1988) em Sousas e para *H. rosenbergi* no Panamá (Kluge, 1981), diversos ninhos são reutilizados por diferentes machos. O número de desovas por ninhos foi, em média, maior em *H. faber* (1,70) do que em *H. rosenbergi* (0,97, Kluge, 1981). A

taxa de reocupação de ninhos pode estar relacionada ao espaço disponível para a construção de ninhos novos, além da reocupação de um ninho representar economia de energia e tempo para um macho.

Embora as correlações entre número de desovas por ninho e certas características do ninho (tais como superfície da lâmina d'água, volume, profundidade e distância da água do açude) não tenham sido significativas, a correlação inversa com a distância da água do açude foi a maior encontrada. Isto sugere a possibilidade de que os machos preferem reutilizar ninhos mais próximos do açude, onde os riscos de mortalidade de embriões e girinos, por evaporação e/ou infiltração da água, poderiam ser menores.

O tempo entre desovas sucessivas em um mesmo ninho foi, em média, menor em *H. faber* (20,3 dias) que em *H. rosenbergi* (32,5 dias, Kluge, 1981); o tempo mínimo observado por Kluge foi de dez dias (num ninho onde todos os imaturos haviam sido predados), enquanto para *H. faber* este tempo foi de apenas dois dias. Kluge (1981) sugeriu que o canibalismo entre os girinos seria, provavelmente, um agente seletivo importante, responsável pela ausência de sobreposição entre desovas. Kluge (1981) também sugeriu que um macho se beneficiaria reocupando um ninho com uma desova recém-depositada, pois esta afundaria e, conseqüentemente, os ovos morreriam, servindo de alimento para seus próprios girinos, que cresceriam mais rápido e, portanto, teriam maiores chances de sobrevivência. Esta hipótese não parece válida para *H. faber*, uma vez que em aproximadamente 90% das reocupações o período entre desovas sucessivas em um mesmo ninho foi maior que dez

dias; além disso, nas duas ou três noites sucessivas a uma desova, o macho que a fecundou geralmente estava por perto, defendendo seu território (ver 5.4.4).

5.2.2. Localização

Os ninhos de *H. faber* construídos na fazenda Santa Mônica distribuíram-se de maneira aproximadamente uniforme ao longo das porções barrentas das margens do açude. Foram usados praticamente todos os locais apropriados para a construção de ninhos. Embora três ninhos tenham sido construídos entre as taboas, ficou evidente a preferência por locais barrentos. Como observado anteriormente para ninhos com parte da amurada constituída de vegetação, ninhos construídos entre as taboas são mais facilmente invadidos por predadores que aqueles com amuradas de barro, o que pode explicar a preferência por locais barrentos. Kluge (1981) observou que os ninhos de *H. rosenbergi* tendiam a ser agrupados em certos trechos da margem do riacho onde esta espécie se reproduzia e que nem todos os locais aparentemente apropriados foram utilizados. Esta diferença provavelmente é devida à maior disponibilidade de locais apropriados para a construção de ninhos no local estudado por Kluge, uma vez que lá a densidade de ninhos foi menor (106 ninhos de *H. rosenbergi* ao longo de 180 m de margens de um riacho, comparados a 45 ninhos de *H. faber* em pouco mais de 10 m das margens do açude).

5.2.3. Dinâmica de ocupação

Como observado por Kluge (1981) para os dois anos (1977 e 1978) em que estudou H. rosenbergi, a taxa de aparecimento de ninhos observada no presente estudo foi mais alta no início e caiu progressivamente no final da estação reprodutiva. A interrupção no aparecimento de ninhos entre meados de novembro e início de dezembro reflete a interrupção da atividade reprodutiva devida à estiagem ocorrida neste período.

A maioria das vezes em que um macho foi observado vocalizando dentro de um ninho resultou em acasalamento, da mesma maneira que o observado por Kluge (1981) para H. rosenbergi.

O hábito de construir ninhos nas espécies do grupo boans tem sido interpretado como um modo de evitar o contato dos primeiros estágios de desenvolvimento com predadores existentes no corpo d'água adjacente: peixes, insetos aquáticos e outros girinos (Breder, 1946, citado em Kluge, 1981; Cochran, 1955; Duellman, 1973; Crump, 1974). Wassersug (1971) sugere que girinos de H. rosenbergi contêm poucas substâncias tóxicas para desencorajar seus predadores potenciais. Kluge (1981) observou ovos e girinos desta espécie sendo predados por planárias, insetos aquáticos, peixes e girinos de Leptodactylus pentadactylus e da própria espécie, considerando estes últimos como principais predadores, por serem mais abundantes. Hero (1987) realizou experimentos de pre-

dação utilizando ovos e girinos pequenos de *H. boans* como presas e um peixe (*Pyrrhulina* sp.) e girinos grandes da mesma espécie como predadores. Hero observou que o peixe não predou ovos nem girinos, ao passo que os girinos maiores predaram os menores. Kluge (1981) e Hero (1987) concluíram que os ninhos nestas espécies funcionam como proteção para os estágios iniciais de desenvolvimento contra canibalismo por girinos maiores da própria espécie. Entretanto, a importância de outros predadores, como insetos aquáticos, não foi considerada por estes autores. No presente estudo não consegui evidências de impalatabilidade em girinos de *H. faber*. Por estes motivos, prefiro acreditar que os ninhos em *H. faber* são uma adaptação para proteger os estágios iniciais de desenvolvimento de diversos predadores aquáticos. Uma abordagem mais satisfatória sobre esta questão só seria possível através de experimentos sobre palatabilidade dos estágios imaturos a diversos predadores, associados a estimativas da importância de cada predador na mortalidade destes imaturos em populações naturais (e. g., risco de predação por e densidade de cada predador).

O hábito de desovar em ninhos nas espécies do grupo *boans* expõe os imaturos a diversos riscos: (1) predadores terrestres ou semiaquáticos, (2) dessecação devida à evaporação e/ou infiltração da água do ninho, (3) baixos níveis de oxigênio disponível e, possivelmente, (4) competição intra-específica devida a superpopulação. Evidências de uma situação semelhante foram obtidas por Martins (1988) para o leptodactilídeo *Leptodactylus fuscus*, que desova em pequenas tocas fora d'água. Nas espécies do grupo *boans*, além dos riscos aos quais os imaturos são expostos,

o hábito de desovar em ninhos envolve custos tanto para os machos que os constroem (energia e tempo sem vocalizar), quanto para as fêmeas que os renovam. Como sugerido por Kluge (1981), as pressões seletivas impostas por predadores aquáticos devem ter sido suficientemente fortes para que tal hábito surgisse e se estabelecesse neste grupo de espécies.

5.3. Biologia de fases imaturas

5.3.1. Desova

As desovas de *H. faber* observadas no presente estudo e em outras populações por Lutz (1960a), Andrade (1987) e Martins & Haddad (1988) são semelhantes (em disposição, forma e tamanho dos ovos) àquelas observadas para *H. boans* por Duellman (1970, 1973), para *H. biobeba* por Jim (1980), para *H. pardalis* por Bokermann (1968) e Lutz (1960b) e para *H. rosenbergi* por Kluge (1981).

O número médio de ovos por desova encontrado neste estudo (2276,3) foi maior que aquele encontrado na população de Sousas (1986) estudada por Martins & Haddad (1988). Considerando-se que em diversas espécies de anuros o número de ovos é correlacionado com o CRA das fêmeas (e. g., Crump, 1974; Shine, 1979; Halliday & Verrel, 1986), eu esperava, ao contrário do observado, que a média de ovos fosse maior na população de Sousas, onde as fêmeas eram maiores (90,5 mm) que aquelas da fazenda Santa Mônica (83,8 mm). *Hyla boans*, a maior espécie do grupo *boans*, deposita,

em média, 3155 ovos (Crump, 1974), ao passo que *H. rosenbergi*, de tamanho semelhante a *H. faber*, deposita, em média 2350 ovos (Klu-ge, 1981).

5.3.2. Desenvolvimento pré-metamórfico

O desenvolvimento pré-metamórfico observado no presente estudo para *Hyla faber* (mais de oito meses) é extremamente lento se comparado àquele observado por Kluge (1981) para *H. rosenbergi* (40 dias). Parte desta diferença pode ser devida à temperatura da água, provavelmente menor (especialmente nos meses mais frios) no açude da fazenda Santa Mônica do que no riacho estudado por Kluge (1981) no Panamá. Entretanto, esta grande diferença provavelmente está relacionada ao tipo de ambiente aquático nos quais os girinos destas espécies se desenvolvem. O açude da fazenda Santa Mônica é permanente, isto é, permanece com um grande volume d'água mesmo nos meses mais secos do ano, ao passo que o riacho estudado por Kluge (1981) só possui água na estação chuvosa. Girinos que se desenvolvem em corpos d'água permanentes tendem a apresentar desenvolvimento lento, ao passo que aqueles que se desenvolvem em riachos temporários tendem a apresentar desenvolvimento rápido (Wassersug, 1974, 1975; Wilbur, 1980). De fato, diversas espécies de *Hyla* que se reproduzem em corpos d'água permanentes apresentam desenvolvimento pré-metamórfico lento (e. g., Heyer, 1976; Cardoso, 1981a; Andrade, 1987; Feres, 1989).

Girinos de *H. boans*, *H. faber* e *H. rosenbergi* em estágios 20-24 apresentam brânquias externas filamentosas bem desenvolvidas (Duellman, 1973; Kluge, 1981; Martins & Haddad, 1988; este estudo). Noble (1927, citado em Kluge, 1981) foi o primeiro a sugerir que, em *H. rosenbergi*, estas brânquias grandes poderiam estar relacionadas com o baixo nível de oxigênio dissolvido no ninho, devido à estagnação e superpopulação. Kluge (1981) encontrou que o oxigênio dissolvido em 17 ninhos ($X = 1,3$ ppm) era menor que na água do riacho adjacente, embora esta também contivesse pouco oxigênio dissolvido ($X = 2,3$ ppm). Entretanto, como Kluge (1981) também observou para *H. rosenbergi*, girinos de *H. faber* nestes estágios encontram-se invariavelmente agregados na superfície com a cabeça voltada para cima (Andrade, 1987; Martins & Haddad, 1988; Cardoso *et al.*, 1989; este estudo), de tal modo que as brânquias ficam em contato com a camada de tensão superficial da água, onde a concentração de oxigênio é maior. Quando as brânquias externas desaparecem (estágio 24) este comportamento cessa e os girinos permanecem no fundo do ninho por até mais duas semanas. Portanto, o comportamento gregário na superfície, associado às brânquias grandes, parece ser uma adaptação para a absorção do oxigênio disponível na camada de tensão superficial, provavelmente importante no crescimento rápido observado nos primeiros dias de vida (c. 1 mm/dia em *Hyla faber*).

Como observado por Kluge (1981) para *H. rosenbergi*, os girinos de *H. faber* somente abandonam o ninho com aproximadamente oito dias, depois de alcançarem o estágio 25. O comportamento de permanecer no fundo do ninho durante inundações (exibido por gi-

rinos em estágios 21-25), e o comportamento gregário de girinos que acabaram de atingir o estágio 25 (até c. 20 mm), aumentam a possibilidade de que os primeiros estágios de crescimento ocorram dentro dos ninhos.

A relação entre temperatura da água e o crescimento de girinos (Crump, 1974) parece ser responsável pela interrupção do crescimento dos girinos de *H. faber* da gaiola nos meses mais frios do ano (junho a agosto).

As observações de crescimento dos girinos da gaiola sugerem que o estágio 25 corresponde ao "estágio de crescimento" em *H. faber*, como observado por Andrade (1987) para esta e outras espécies de *Hyla* com tempo de desenvolvimento longo.

O fato de que 80% dos jovens metamorfoseando (estágios 43 e 44) foram encontrados em novembro, mês em que os girinos da gaiola começaram a metamorfosear, sugere que o desenvolvimento dos girinos da gaiola foi semelhante àquele de girinos livres. Do mesmo modo, Andrade (1987) só encontrou girinos de *H. faber* em estágios 40 a 46 no mês de outubro e Feres (1989) só encontrou girinos desta espécie acima de estágio 37 em outubro e novembro.

Embora o desenvolvimento pós-metamórfico de *H. faber* não tenha sido observado no presente estudo, observações de outras localidades sugerem que o crescimento ocorre em matas, onde vivem os jovens e adultos fora da estação reprodutiva (I. Sazima, com. pess.; obs. pess.). Pelo menos uma evidência reforça a hipótese de que *H. faber* é uma espécie originariamente de mata e que, mesmo reproduzindo-se em áreas abertas, ainda depende de matas para se abrigar fora da estação reprodutiva: ao longo dos últimos

anos, nunca observei uma população de *H. faber* reproduzindo-se em um corpo d'água próximo ao qual não existisse pelo menos uma pequena porção de mata (mata de planalto no interior de São Paulo e mata de restinga no litoral Norte do Estado).

5.3.3. Sobrevivência e predação

Das três causas de mortalidade de girinos dentro do ninho observadas no presente estudo (secagem do ninho, submersão da desova e predação), aparentemente a secagem foi a mais drástica. A submersão da desova parece causar a mortalidade de grande parte dos ovos, mas alguns ovos que ficam próximos à superfície ou na amurada, se desenvolvem, ao passo que, quando o ninho seca totalmente, a mortalidade é total. A superpopulação devida à diminuição do volume de água de um ninho durante estiagens também parece ser fator importante na sobrevivência de girinos, podendo levar ao canibalismo (uma vez que em ninhos superpopulosos todos os girinos apresentaram a ponta da cauda truncada).

Embora aparentemente a predação por insetos aquáticos não tenha sido importante no presente estudo, somente experimentos controlados poderiam esclarecer a importância deste tipo de predação na sobrevivência dos girinos. Entretanto, alguns outros predadores poderiam destruir grande parte dos girinos de um ninho. Para um socó, por exemplo, que se alimenta de diversos pequenos vertebrados, incluindo anfíbios (Sick, 1984; Hilty & Brown, 1986), um ninho de *H. faber* seria algo como um prato de

comida, repleto de pequenas "pelotas de ração" (ovos ou girinos) sem possibilidade de fuga. Duellman (1973) relata uma observação de uma ave aquática predando girinos de *H. boans*, mas não esclarece que ave era e nem se os girinos estavam em um ninho. Em algumas populações de anuros, a predação de girinos por aves pode ser um fator importante de mortalidade (e. g., Beiswenger, 1981; Martins, 1988).

A observação de predação de girinos de *H. faber* por insetos aquáticos, observada no presente estudo, e a presença de diversas espécies de insetos aquáticos predadores no açude sugere que a predação pode ser um fator importante de mortalidade de girinos. Entretanto, a vulnerabilidade de girinos a insetos aquáticos diminui à medida que os girinos crescem (Cronin e Travis, 1986; Formanowicz, 1986), provavelmente devido a maior habilidade na natação, como sugerido por Wassersug e Sperry (1977), o que pode diminuir a importância desta causa de mortalidade em girinos de maior tamanho (girinos de *H. faber* com dois meses já atingem, em média, mais de 35 mm de comprimento total).

Helicops modestus e, em menor grau, *Liophis miliaris*, muito abundantes no açude estudado, apressam girinos (I. Sazima, com. pess.) e, portanto, podem ser um importante predador de girinos de *H. faber*, especialmente de indivíduos grandes.

5.4. Biologia de adultos

5.4.1. Densidade

O número de machos e fêmeas que se reproduziram no açude da fazenda Sta. Mônica, durante o período de estudo, foi certamente maior que aquele de indivíduos marcados, pelos seguintes motivos: (1) alguns indivíduos não chegaram até as margens do açude nas noites de observação e, portanto, não foram marcados e (2) os indivíduos que supostamente apareceram no açude apenas nos intervalos entre observações (realizadas com intervalos de dois a três dias) também não foram marcados. O grande número de desovas observadas (75), aliado à baixa taxa de recaptura de fêmeas, também reforça esta hipótese. Kluge (1981) encontrou 69 machos e 55 fêmeas de *H. rosenbergi* em 1977 e 26 machos e 23 fêmeas em 1978, ao longo de 180 m de margens de um riacho de mata, em períodos semelhantes ao do presente estudo; portanto, a densidade total de *H. faber* foi bem maior do que aquela observada para *H. rosenbergi*.

Embora o estudo tenha começado em 4 de novembro, quando já havia girinos de desovas supostamente depositadas em 31 de outubro (data inferida pelo estágio dos girinos), existe a possibilidade de ter havido atividade reprodutiva antes desta data. Na região de Campinas, em 1989 o regime de chuvas foi semelhante ao observado em 1988, isto é, as chuvas chegaram relativamente atrasadas e foram intermeadas por períodos de estiagem. Durante as

medições dos girinos na gaiola ao longo de 1989, encontrei o primeiro ninho de *H. faber* em setembro (com desova do dia 5) e outros dois em outubro (com desovas dos dias 22 e 23). Estes foram os únicos ninhos encontrados antes de novembro. Na noite de 11 de novembro já havia cerca de uma dezena de ninhos nas margens do açude e oito machos ali vocalizavam.

Como observado por Kluge (1981) nos dois anos em que estudou *H. rosenbergi*, o aparecimento de indivíduos novos (recrutamento) em *H. faber* também foi gradual durante toda a estação reprodutiva, o que pode estar relacionado à maturação sexual dos indivíduos.

O tempo médio de residência (período entre a primeira e a última observações de um dado indivíduo, Kluge, 1981) de machos de *H. faber* (15,4 dias) na fazenda Santa Mônica foi semelhante àquele encontrado por Kluge em 1977 (16,5 dias) e pouco menor que aquele de 1978 (23,3 dias) para machos de *H. rosenbergi* (Kluge, 1981). Dois terços dos machos marcados de *H. faber* residiram no açude por menos de 10 dias. Duas evidências sugerem que machos de *H. faber* não migram para áreas próximas durante a reprodução: (1) não encontrei indivíduos marcados na fazenda Santa Mônica em dois outros corpos d'água próximos, onde pequenas populações desta espécie se reproduziram, e (2) machos recém-chegados ao açude não apresentavam cicatrizes de ferimentos (causados pelo pré-pólex em brigas), ao contrário daqueles que já residiam no açude por alguns dias. Assumindo-se que machos de *H. faber* não migram durante a reprodução, o tempo de residência pode ser considerado como um indicador de sobrevivência. A principal causa de mortalidade de

machos adultos é, provavelmente, a predação.

5.4.2. Padrões de atividade

Aparentemente, enquanto estavam se reproduzindo, pelo menos os machos de *H. faber* passavam o dia entre a vegetação das margens do açude: dois machos foram encontrados em repouso de dia nas margens do açude e as primeiras vocalizações no fim da tarde eram emitidas sempre a partir das margens (em arbustos ou no chão) ou das taboas no interior do açude (exceto após a estiagem de meados de novembro a início de dezembro, durante a qual os indivíduos parecem ter se abrigado na mata ao fundo do açude). Na população estudada por Martins e Haddad (1988) em Sousas, no início da noite os machos começavam a vocalizar (canto inicial) ainda trepados (até aprox. 3 m) em ramos de árvores e aos poucos se dirigiam às margens das poças como também observado para *H. rosenbergi* por Kluge (1981).

É intrigante o fato de que alguns machos passavam toda a noite vocalizando longe de ninhos (geralmente trepados nas taboas), enquanto outros vocalizavam durante toda a noite dentro de seus ninhos. Entretanto, quando uma fêmea aproximava-se de machos que vocalizavam sem ninhos, eles invariavelmente dirigiam-se para as margens do açude e construíam ou reocupavam um ninho, de onde recomeçavam a vocalizar. É possível que estes machos fossem "recém-chegados", isto é, tivessem entrado na população reprodutiva nos dias das observações. Esta hipótese só poderia ser confirmada

se cada macho tivesse sido marcado em sua primeira noite no açude, o que não consegui porque exatamente estes machos que cantavam sem ninhos não alcançavam a margem nas noites de observação. Ao contrário do observado no presente estudo, Kluge (1981) observou que em *H. rosenbergi* todos machos que vocalizavam possuíam ninhos, enquanto os "recém-chegados" geralmente passavam a noite sem vocalizar, exceto quando construíam ou reocupavam um ninho. Acredito que seria melhor que estes "recém-chegados" vocalizassem, pois assim poderiam perceber a existência de fêmeas receptivas no açude e atraí-las para um ninho. Já Kluge (1981) especula que estes "recém-chegados" não vocalizavam porque, deste modo, enquanto procuravam um ninho desocupado ou um local para construir um ninho, suas chances de serem atacados por um predador seriam reduzidas. Uma maior pressão de predação sobre a população estudada por Kluge, principalmente por predadores acusticamente orientados (o que parece ser fato, ver Kluge, 1981:88-90), poderia explicar o uso destas diferentes táticas pelas duas espécies.

5.4.3. Vocalizações

Num estudo anterior com *H. faber*, Martins e Haddad (1988) descreveram quatro tipos de vocalização: o canto de anúncio, o "grito territorial de pulo", o "grito territorial de briga" e o "grito de distress" (com a boca aberta); uma quinta vocalização, o "canto inicial", embora observado, não foi distinguido do canto de anúncio no trabalho em questão. No presente estudo,

outros quatro tipos de vocalização foram reconhecidos no repertório da espécie. Isso, mais uma vez, demonstra a necessidade de estudos detalhados para uma abordagem conveniente do repertório vocal de anuros.

Hyla faber possui repertório vocal rico, como outras espécies de anuros com comportamento social elaborado estudadas em detalhes (e. g., Pengilley, 1971; Wells, 1978; Kluge, 1981; Given, 1987). Cardoso (1986) agrupou as vocalizações de 20 espécies de anuros de uma comunidade do sudeste do Brasil em quatro categorias distintas, em relação ao grau de complexidade. O canto de anúncio de *H. faber* enquadra-se na primeira categoria (notas isoladas emitidas a intervalos de tempo regulares) de Cardoso (1986), isto é, consiste de vocalizações simples com notas de estrutura pouco variável e intervalo de tempo regular entre estas. Embora *H. faber* não apresente cantos de anúncio compostos (quarta categoria de Cardoso, 1986), usados em sistemas graduais de comunicação por outras espécies de *Hyla* (e. g., Cardoso e Haddad, 1984; Cardoso, 1986; Haddad, 1987; Wells, 1988), suas vocalizações relacionadas à territorialidade e à defesa são muito variáveis, o que sugere a existência de uma gradação que reflita o estado de agressividade e angústia, respectivamente, em que o emissor se encontra no momento da emissão (ver Martins e Haddad, 1988).

O repertório vocal de *H. faber* é muito semelhante àquele de *H. rosenbergi* descrito por Kluge (1981), o que certamente reflete as relações filogenéticas, ecológicas e comportamentais entre as duas espécies. O repertório vocal de *H. rosenbergi* ob-

servado por Kluge (1981) contém, além do canto de anúncio, um canto inicial, cinco tipos de cantos de encontro e um canto de angústia. Kluge (1981) denominou canto territorial uma vocalização que funcionalmente seria uma mistura do canto inicial e do grito de encontro pré-briga aqui descritos para *H. faber*, pois é emitido tanto no início da noite ou após pausas durante o turno de vocalização, como antes de encontros agressivos; em *H. faber*, as vocalizações emitidas nestes dois contextos são facilmente distinguíveis no campo.

A função do que chamei de canto inicial me parece obscura. Esta vocalização poderia servir para estabelecer o espaçamento entre machos durante a formação do cõro, como sugerido por Kluge (1981) para uma vocalização semelhante em *H. rosenbergi*, mas esta função poderia ser desempenhada também pelo canto de anúncio.

Correlações positivas entre ritmo de emissão de notas e temperatura já foram observadas em diversos outros anuros (e. g., Schneider, 1977; Wells, 1988). Entretanto, o grau de excitação (devido a níveis hormonais na circulação, ver Obert, 1977) aparentemente tem influência no ritmo de emissão de notas em *H. faber*, o que explicaria as grandes variações observadas a uma mesma temperatura (a 22,5° C, por exemplo; observei machos emitindo 124-164 notas/min.).

Quando discuti os gritos de encontro em *H. rosenbergi*, Kluge (1981) levantou a seguinte questão: por que machos envolvidos em encontros agonísticos emitem gritos de encontro se deste modo eles se tornam mais vulneráveis a predação? A existência de

pressões seletivas contrárias já foi demonstrada para o canto de anúncio (atração de fêmeas versus vulnerabilidade a predadores acusticamente orientados, ver Ryan, 1985) e não existe razão óbvia para que isto não ocorra em outras vocalizações. Acredito que os diversos gritos de encontro em *H. faber* e espécies relacionadas façam parte de um sistema de comunicação relacionado ao escalonamento observado nos encontros agonísticos.

O fato de indivíduos de *H. faber* terem emitido grito de angústia com a boca fechada enquanto eram predados por cobras e gritos de angústia com a boca aberta enquanto manuseados, sugere que estas duas vocalizações possam ter funções diferentes: a primeira, emitida insistentemente, funcionaria como um "grito de socorro", enquanto a segunda, de maior intensidade, seria uma tentativa de assustar o predador (ver 5.4.8)

5.4.4. Territorialidade

Lutz (1960a) descreveu com detalhes uma briga entre dois machos de *H. faber* e Martins e Haddad (1988) observaram perseguições e brigas nesta espécie. Em ambos os trabalhos, foi sugerido que estes encontros agonísticos relacionam-se basicamente à defesa do ninho e a área adjacente a este. No presente estudo obtive evidências de que machos de *H. faber* defendem também áreas sem ninhos, como poleiros nas taboas que podem ser utilizados como sítios de vocalização.

A territorialidade em anuros está relacionada à competição por diversos recursos limitados (e. g., fêmeas, sítios de vocalização, locais para oviposição, locais para alimentação, Duellman e Savitzky, 1976; Wells, 1977; Duellman e Trueb, 1986), tendo sido descrita em várias espécies de diversas famílias (ver revisões em Wells, 1977, 1978 e Haddad, 1987). Os ninhos de *H. faber* e de outras espécies do grupo *boans* representam sítios de vocalização para onde fêmeas são atraídas e, ao mesmo tempo, locais para oviposição. Diversas vantagens podem ser atribuídas a defesa de território em *H. faber*. A territorialidade promoveria um espaçamento entre machos cantores, o que facilitaria a localização dos machos pelas fêmeas, evitaria que eventuais machos em ninhos próximos interceptassem as fêmeas atraídas pelo residente e diminuiria o risco de perturbação por outros machos durante o amplexo; além disso, machos territoriais protegeriam os ninhos em si (que além de representarem sítios de oviposição, envolveram gastos de energia e tempo em sua construção) e, eventualmente, desovas por eles previamente fertilizadas em ninhos adjacentes (ver abaixo).

Em diversas espécies de anuros os encontros agonísticos são escalonados, havendo comportamentos e vocalizações característicos em cada fase (Wells, 1977, 1978). Wells (1977) observou que, em diversas espécies, quando os intrusos não respondem a ameaças vocais, o residente geralmente defenderá seus sítios de vocalização com comportamento agressivo. Defesa de território, especialmente envolvendo combates físicos, além de expor os oponentes a ferimentos e maior risco de predação, envolve gastos de

energia e tempo que poderiam ser investidos em atração de fêmea e acasalamento (Kluge, 1981; Haddad, 1987). Portanto, um macho de *H. faber* somente deveria brigar em situações de extrema necessidade, o que deve explicar a existência de escalonamento nos encontros agonísticos observados nesta espécie.

Os gritos de encontro poderiam informar os machos envolvidos em encontros agonísticos do "estado de agressividade" do oponente, em cada fase do encontro, o que possibilitaria que pelo menos alguns destes terminassem antes do confronto físico (Wells, 1977; Ramer *et al.*, 1983), que pode causar ferimentos e tornar os oponentes mais vulneráveis a predação durante e após o confronto (Lutz, 1960a; Wells, 1978; Kluge, 1981), além dos custos envolvidos em termos de tempo e energia (Haddad, 1987). Escalonamento em encontros agonísticos é conhecido para várias espécies de hilídeos (Wells, 1977; Whitney, 1980; Haddad, 1987).

Em dois dos encontros agonísticos que acabaram em combate físico e expulsão do intruso (dias 15 de dezembro e 1º de fevereiro) os machos residentes encontravam-se próximos a ninhos com imaturos que certa ou provavelmente haviam sido por eles fertilizados. Isto sugere que, em machos de *H. faber*, o hábito de construir e defender ninhos próximos a outros contendo fases imaturas por eles fertilizadas, representa uma forma de cuidado parental: as fases imaturas presentes no território defendido (o ninho que está sendo ocupado no momento e a área adjacente a este) ficam protegidas de invasões por outros machos que podem afundar as desovas (causando a morte dos ovos) e/ou depositar uma nova desova causando superpopulação no ninho; entretanto, os ni-

nhos não ficam livres de possíveis pisoteios pelas novas fêmeas atraídas.

Várias formas de cuidado parental por machos em anuros provavelmente evoluíram a partir de um estágio inicial como este (Wells, 1977, 1981; Ridley, 1978). Em *H. rosenbergi* o cuidado parental é mais elaborado e evidente (Kluge, 1981). Nesta espécie os machos guardam ninhos com fases imaturas por um ou dois dias, sem vocalizar e atrair fêmeas neste período. É provável que esta forma de cuidado parental mais elaborada tenha se originado de uma forma mais simples como a apresentada por *H. faber*. Estudos de história natural sobre as outras espécies do grupo *boans* possivelmente elucidariam a evolução do cuidado parental neste grupo de espécies.

5.4.5. Comportamento de corte

O comportamento de corte observado em *H. faber*, no presente estudo, foi semelhante àquele descrito para esta espécie por Martins e Haddad (1988). Entretanto, algumas diferenças foram observadas: na fazenda Santa Mônica não observei machos abandonando seus ninhos quando uma fêmea era atraída à sua proximidade e guiando a fêmea para o ninho (como observado em *Sousas*). Na fazenda Santa Mônica, em uma ocasião o macho entrou em amplexo com a fêmea antes que esta inspecionasse o ninho e o tocasse, o que não foi observado em *Sousas* (Martins e Haddad, 1988). Além disso, as observações mais cuidadosas realizadas no presente estudo re-

velaram detalhes não observados por Martins e Haddad (1988). Por exemplo, antes de entrarem em amplexo, alguns machos fizeram movimentos com a cabeça e, em amplexo, alguns machos emitiram séries curtas de cantos iniciais.

O comportamento de corte em *H. faber* é muito semelhante àquele observado na espécie relacionada *H. rosenbergi* (Kluge, 1981). Nesta última espécie, à aproximação de uma fêmea, os machos também emitem um canto de corte (também derivado do canto de anúncio, porém de baixa intensidade), e as fêmeas inspecionam os ninhos, tocam os machos e, em amplexo, renovam os ninhos (Kluge, 1981). Além disso, entre dezenas de cortes observadas, Kluge (1981) relata duas fêmeas renovando ninhos durante a inspeção (antes do amplexo), o que não foi observado em *H. faber*. O comportamento de corte em *H. faber* e em *H. rosenbergi* é bastante elaborado, se comparado com outras espécies de *Hyla* (e. g., Brattstrom e Warren, 1955; Fellers, 1979; Miyamoto e Cane, 1980; Gerhardt *et al.*, 1987; Haddad, 1987), o que provavelmente é consequência do comportamento de construir ninhos, além do comportamento social mais elaborado nas espécies do grupo *boans*.

O amplexo aqui descrito para *H. faber* já havia sido observado nesta espécie por Martins e Haddad (1988), sendo idêntico ao observado por Kluge (1981) para *H. rosenbergi*. Como sugerido por Kluge (1981) e por Martins e Haddad (1988), este tipo de amplexo em espécies cujos machos possuem pré-pólex desenvolvido evitaria que estes ferissem as fêmeas durante o amplexo.

5.4.6. Sucesso reprodutivo

Como observado por Kluge (1981) em *H. rosenbergi*, um dado macho de *H. faber* pode se reproduzir até sete vezes em apenas uma estação reprodutiva. Por outro lado, é possível que alguns machos não cheguem a se reproduzir numa dada estação; entretanto, apenas um acompanhamento diário da população poderia confirmar esta sugestão. Se o reduzido tempo médio de residência observado em machos de *H. faber* refletir a sobrevivência real dos indivíduos, o hábito de se reproduzir o máximo de vezes no menor tempo possível garantiria uma maior colaboração para o "pool" gênico das gerações seguintes. O macho M13, por exemplo, fertilizou seis desovas em apenas 15 dias. Os dados disponíveis para fêmeas são escassos demais para uma discussão sobre seu sucesso reprodutivo.

O sucesso reprodutivo em *H. faber* mostrou-se positivamente correlacionado com o tempo de residência, como observado por Kluge (1981) em *H. rosenbergi*. Nas palavras de Kluge (1981) "quanto mais noites um macho vocalizar, mais ele aumentará suas chances de se reproduzir". A média de fertilizações por macho observada no presente estudo (1,9) foi superior, embora não significativamente, àquela encontrada por Kluge para *H. rosenbergi* (1,2), mesmo considerando-se que os sucessos reprodutivos observados para *H. faber* certamente representam subestimativas (no presente estudo, as observações foram realizadas a cada dois ou três dias, ao passo que Kluge realizou observações praticamente diárias); apesar deste fato, o tempo médio de residência em ma-

chos foi semelhante nas duas espécies. Uma das diferenças entre estas espécies, que poderia explicar, em parte, o maior sucesso reprodutivo em *H. faber*, está relacionada ao cuidado parental: em *H. faber* os machos continuam vocalizando nas noites seguintes a uma fertilização, enquanto em *H. rosenbergi* os machos passam um ou dois dias sem vocalizar, guardando as desovas recém-fertilizadas.

5.4.7. Predadores

Diversos estudos demonstraram que serpentes são um dos principais predadores de anuros jovens e adultos, existindo várias espécies com dieta especializada neste grupo (e. g., Wassersug e Sperry, 1977; Duellman, 1978; Schaub e Larsen, 1978; Kluge, 1981; Vitt, 1983; Ryan, 1985). As chamadas cobras d'água (e. g., *Helicops*, *Hydrops*, algumas espécies de *Liophis*) alimentam-se primariamente de anuros e/ou peixes (e. g., Lema et al., 1983; Vitt, 1983; Sazima e Haddad, no prelo). *Liophis miliaris*, como a maioria das espécies do gênero, alimenta-se principalmente de anuros (Lema et al., 1983; Sazima e Haddad, no prelo; obs. pess.). Já *Helicops modestus*, como a maioria das espécies de *Helicops*, alimenta-se principalmente de peixes e girinos e, eventualmente, de anuros adultos (Lema et al., 1983; obs. pess.). Haddad e Sazima (no prelo), também observaram *L. miliaris* predando *H. faber* na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. Outras observações sobre *L. miliaris* predando anuros são encontradas em Sazima (1974), Cardo-

so (1981b) e Sazima e Haddad (no prelo).

Indivíduos de *L. miliaris* e de *H. modestus* foram observados nas águas do açude durante todo o período no qual *H. faber* se reproduziu (novembro a fevereiro). Do mesmo modo, Schaub e Larsen (1978) observaram que o período de atividade de duas espécies de *Thamnophis* que predavam anuros coincidia com o período de maior atividade destes nos açudes por eles estudados. De modo semelhante ao sugerido por Schaub e Larsen (1978), para as populações por eles estudadas, qualquer flutuação nas populações de *L. miliaris* e de *H. modestus* provavelmente influenciaria diretamente no número de *H. faber* no açude da fazenda Santa Mônica.

A procura de presas pelas cobras d'água *L. miliaris* e *H. modestus* parece ser quase que exclusivamente química, pelo menos à noite (I. Sazima, com. pess., observou *L. miliaris* localizando um anuro visualmente, de dia). É possível que, em *L. miliaris*, no momento que antecede o bote, quando a cobra já se encontra bem próxima à presa, o estímulo seja visual. Kluge (1981) especula que *Leptodeira annulata* deve localizar machos de *H. rosenbergi* por suas vocalizações, pois a frequência destas encontra-se dentro da faixa de maior sensibilidade auditiva (80-700 Hz) observada em colubrídeos por Wever (1978). Neste estudo não obtive evidências de que isto possa acontecer entre *Liophis miliaris* e *H. faber*.

Kluge (1981) observou que *Leptodeira annulata*, colubrídeo opistóglifo com dieta especialista em anuros, envenenava e matava adultos de *H. rosenbergi* antes de ingerí-los. As duas cobras d'água mais abundantes no açude da fazenda Santa Mônica são

áglifas e tragam suas presas vivas, o que pode dificultar a ingestão. Durante predação por L. miliaris, um macho de H. faber pode agarrar a cabeça da cobra com os braços e as pernas, algumas vezes empurrando-a, dificultando, assim, a predação. É possível, ainda, que um macho de H. faber possa ferir a cobra com o espinho do pré-pólex.

Considerando-se que, na fazenda Santa Mônica, a atividade reprodutiva de H. faber estendeu-se por 115 dias durante a estação reprodutiva de 1988/1989 e que, destes, estive presente em 44, o número real de predações ou tentativas de predação durante o período de estudos pode ter sido 2,5 vezes maior que o registrado (6). É interessante notar que todas as predações ou tentativas foram sobre machos, o que pode estar relacionado à maior vulnerabilidade destes enquanto vocalizam nas margens, já que as fêmeas geralmente ficam trepadas nas taboas e só atingem a margem quando atraídas por um macho.

Nas palavras de Ryan (1985), "é óbvio para qualquer um que tenha ouvido um côro de anuros que eles são muito conspícuos quando estão vocalizando". A suindara, Tyto alba, alimenta-se principalmente de mamíferos, embora também cace aves, répteis, anfíbios e insetos (Jaksic et al., 1982; Sick, 1984), localizando suas presas basicamente pela audição (Knudsen, 1986). Observações realizadas durante o presente estudo evidenciaram que Tyto alba localiza anuros por suas vocalizações. A tática de caça utilizada por esta coruja para predar anuros é semelhante à tática de "caça adejando" descrita para a coruja buraqueira, Athene cunicularia, por M. Martins e S. Egler (em prep.).

Recentemente, Merlin Tuttle, Michael Ryan e colaboradores (ver revisão em Ryan, 1985) mostraram, através de diversos experimentos e observações com Physalaemus pustulosus, que o morcego Trachops cirrhosus localiza machos desta espécie por suas vocalizações. Existem evidências de que também certos anuros e o marsupial Philander opossum caçam anuros guiando-se auditivamente (Jaeger, 1976; Ryan, 1985). Em Physalaemus pustulosus, espécie que se reproduz em pequenas poças dentro de mata, o sucesso reprodutivo é maior para machos que vocalizam em côros (fêmeas são mais atraídas para côros) do que para aqueles que cantam isolados. Ao mesmo tempo, T. cirrhosus, quando está caçando, é atraído preferencialmente para côros (mais fáceis de localizar e contendo maior número de presas em potencial) do que para machos isolados. Entretanto, indivíduos em côros não sofreram maior risco de predação do que se estivessem isolados (Ryan, 1985). Portanto, para machos de P. pustulosus, cantar num côro traz a vantagem de ser mais atrativo para fêmeas (estando igualmente exposto à predação por morcegos). Em côros ou não, um anuro vocalizando torna-se mais vulnerável à predação, o que é válido para a população de H. faber aqui estudada. Além de Tyto alba, um macho de H. faber vocalizando na fazenda Santa Mônica pode atrair também o cachorro do mato Dusicyon thous, que se alimenta de pequenos vertebrados, incluindo anfíbios (Walker, 1978).

É possível que a população estudada de H. faber sofra maior predação por estar reproduzindo-se em ambiente aberto. No caso dessa sugestão ser verdadeira, entretanto, essa maior pressão de predação não impediu que H. faber colonizasse o açude. A

cobra d'água *Liophis miliaris*, aparentemente o principal predador de *H. faber* no açude estudado, é uma serpente que habita açudes, lagoas e brejos em áreas abertas (obs. pess.). Entretanto, na mata onde Martins & Haddad (1988) estudaram *H. faber* observei cachorros do mato, corujas e uma jararaca (jovens de *Bothrops jararaca* alimentam-se de anuros, Sazima & Haddad, 1990) próximos às poças utilizadas para reprodução. Somente estudos comparativos realizados em ambientes abertos e em matas, poderiam esclarecer a importância relativa da predação nestes dois ambientes. Neste ponto, vale lembrar que, com a atividade humana intensa na Mata Atlântica, cada vez mais as populações de *H. faber* tenderão a utilizar ambientes abertos para reprodução.

5.4.8. Defesa

Fugir aos pulos parece ser uma tática defensiva primitiva, pois está presente na maioria das espécies de anuros (Duellman & Trueb, 1986). Além do afastamento do predador em si, a fuga em pulos interrompe a trilha usada na procura de presas por predadores que utilizam procura química (Duellman & Trueb, 1986). A aproximação de uma cobra ou do observador, *H. faber* pula para o lado oposto ao estímulo, dificultando a predação ou observação.

Imobilidade, seja ela "fingir de morto" (tanatose) ou não, é amplamente distribuída nas mais diversas famílias de anuros e descrita para várias espécies (e. g., Noble, 1931; Bragg,

1945; Banta & Carl, 1967; Sazima, 1974, 1978; Lescure, 1977). As vantagens desse comportamento são óbvias: predadores visualmente orientados podem ser ludibriados pela imobilidade da presa (Sazima, 1978). A postura apresentada por adultos de *H. faber* em tana-tose é semelhante àquelas observadas em outras espécies de anuros (Banta e Carl, 1967; Sazima, 1974; obs. pess.).

O grito de angústia já havia sido registrado em *H. faber* (Sazima, 1975; Martins & Haddad, 1988) e outras espécies do grupo *boans* (Kluge, 1981; Hödl & Gollmann, 1986), além de diversos outros anuros de várias famílias (e.g., Lescure, 1977; Schneider, 1977; Weber, 1978; Hödl e Gollmann, 1986). Gritos de angústia (*sensu lato*) são conhecidos nos mais variados grupos de animais, de insetos a mamíferos, embora sua função em cada grupo ainda seja debatida (e.g., Staton, 1978; Högstedt, 1983; Klump e Shalter, 1984; Hödl e Gollmann, 1986). Três funções têm sido mais frequentemente associadas a gritos de angústia: (1) assustar o predador, (2) atrair outros animais (possíveis predadores do predador ou indivíduos da mesma espécie, como em aves e primatas) para o local de predação e (3) alertar ("grito de alarme") outros indivíduos de perigo iminente.

A função de alertar outros indivíduos (nº 3 acima) não foi evidenciada em anuros (Hödl e Gollman, 1986). Machos de *H. faber* próximos a um indivíduo emitindo gritos de angústia não alteraram suas atividades.

Os gritos de angústia de intensidade e frequência altas emitidos por anuros de porte grande como *H. faber* (principalmente o grito de angústia com a boca aberta), *H. boans* e *Leptodactylus*

spp. do grupo pentadactylus assustam um coletor desavisado quando são manuseados pela primeira vez, a ponto do coletor largar o anuro imediatamente (Hödl & Gollmann, 1986; obs. pess.); isto pode também ocorrer com alguns predadores. A repetição destes gritos apresentada pela presa sugerem que a definição de Högstedt (1983) como "gritos de socorro dirigidos a qualquer animal capaz de interferir" na tentativa de predação, pode ser válida, embora nenhuma observação em condições naturais que evidencie esta função esteja reportada na literatura (Hödl & Gollmann, 1986). Pelo menos para humanos, o grito de angústia de anuros causa curiosidade, provavelmente por ser raro, insistente e se destacar do som "normal" de um câro de anuros; no interior do Estado de São Paulo, estes gritos são conhecidos pelos habitantes locais como "barulho de cobra comendo sapo" ou "sapo pegado de cobra" (J. P. Pombal Jr. e I. Sazima, com. pess.). Se considerarmos que cobras são o principal predador de anuros pós-metamórficos e que estas, por possuírem audição limitada a baixas frequências, não se assustariam com os gritos de angústia, a definição de Högstedt (1983) ("grito de socorro") aparece como a mais plausível, embora o susto também possa funcionar para outros predadores (e. g., aves e mamíferos). É interessante notar que, em todas as observações de predação por cobras, H. faber emitiu apenas o grito de angústia com a boca fechada que, sendo de menor intensidade, teria menor chance de assustar esse predador. Entretanto apenas experimentos controlados e observações de campo adicionais poderiam esclarecer a(s) função(ões) do grito de angústia em H. faber e outros anuros.

Como observado para H. faber (Martins e Haddad, 1988; este estudo), H. rosenbergi e espécies relacionadas do grupo circundata também utilizam o espinho do pré-pólex como defesa (Lutz, 1973; Sazima e Bokermann, 1977). Martins e Haddad (1988) sugerem que, além do porte grande, o espinho do pré-pólex e, talvez, o grito de angústia também são importantes para reduzir o risco de predação sobre H. faber e outras espécies relacionadas.

Em conclusão, a história natural de H. faber é muito semelhante àquela de H. rosenbergi, espécie próxima estudada em detalhes no Panamá (Kluge, 1981), exceto pelo desenvolvimento pré-metamórfico mais longo em H. faber, certamente consequência da utilização de ambientes permanentes para reprodução. Os dados anedóticos e fragmentados sobre as outras espécies do grupo boans também são semelhantes aos observados para H. faber. Experimentos e observações adicionais com outras populações de H. faber e H. rosenbergi, além de estudos detalhados sobre as outras espécies do grupo boans e aquelas do aparentemente relacionado grupo circundata, ajudariam a compreender melhor a evolução de diversos aspectos da interessante história natural destas espécies.

6. CONCLUSÕES

Os dados sobre outras populações de *Hyla faber* presentes na literatura concordam com aqueles obtidos na fazenda Santa Mônica no presente estudo, exceto pelo menor comprimento rostro-anal (CRA) nesta última população. Esta diferença não é geográfica; fatores relacionados ao tipo de ambiente utilizado para reprodução (área aberta) poderiam estar envolvidos. *Hyla faber* não apresenta dimorfismo sexual em CRA.

Fêmeas de *H. faber* não escolhem machos de maior tamanho para se reproduzir, como ocorre em outras espécies de *Hyla*.

A constituição dos ninhos de *H. faber* está relacionada ao substrato utilizado para construção: em poças dentro de matas, sem vegetação nas margens, as amuradas dos ninhos são de barro, enquanto em corpos d'água de áreas abertas, com vegetação abundante nas margens, os ninhos geralmente apresentam amuradas de vegetação, embora exista preferência por locais barrentos. *Hyla faber* tende a construir seus ninhos próximos à água, pois ninhos mais distantes têm maior probabilidade de secar durante estiagens prolongadas.

Os ninhos em *H. faber* parecem ser uma adaptação para proteger os estágios iniciais de desenvolvimento de diversos predadores aquáticos.

O desenvolvimento pré-metamórfico em *H. faber* é lento (mais de oito meses). Nos meses mais frios do ano (junho a agosto), provavelmente devido às baixas temperaturas, o crescimento dos girinos é praticamente interrompido. O estágio 25 pode durar até sete meses e representa o "estágio de crescimento" nesta espécie.

O crescimento pós-metamórfico parece ocorrer em matas próximas aos locais de reprodução, reforçando assim a suposição de que *H. faber* é uma espécie originalmente de matas.

Três causas de mortalidade de estágios pré-metamórficos foram observadas no presente estudo: predação, secagem do ninho e submersão da desova. Destas, a secagem do ninho foi a mais drástica, tanto pela secagem total, matando todos os imaturos, quanto pela secagem parcial, causando aumento da densidade; entretanto, a predação, especialmente por insetos aquáticos, também pode ser uma importante causa de mortalidade de imaturos.

Considerando-se o tamanho grande da espécie, a densidade de *H. faber*, durante a reprodução, no açude estudado foi alta: mais de 75 desovas foram depositadas em 45 ninhos por diversos indivíduos, dos quais 25 machos e 20 fêmeas foram marcados.

Hyla faber reproduz-se por diversos meses durante a estação de chuvas (primavera e verão), sendo sua atividade reprodutiva grandemente influenciada pelo regime de chuvas dentro desta estação. O tempo de residência dos adultos no açude foi muito curto.

Aparentemente, durante a estação reprodutiva, adultos de *H. faber* passam o dia em repouso entre a vegetação da margem, exceto durante uma longa estiagem na qual os indivíduos parecem ter se abrigado na mata atrás do açude.

O sítio de canto de machos de *H. faber* era geralmente o ninho, embora alguns indivíduos (provavelmente recém-chegados) vocalizassem sem ninhos até que atraíssem uma fêmea.

O repertório vocal de *H. faber* é rico, com oito tipos de vocalizações, como em outras espécies de anuros com comportamento social elaborado. Algumas vocalizações (envolvidas em encontros agonísticos e na defesa) são muito variáveis, o que sugere a existência de uma gradação que reflita o estado em que o emissor se encontra (de agressividade ou angústia). As funções de algumas vocalizações de *H. faber* ainda são desconhecidas.

Os ninhos de *H. faber* representam sítios de canto para os quais as fêmeas são atraídas e, ao mesmo tempo, locais para desova; a defesa destes ninhos por machos traz diversas vantagens relacionadas à atração de fêmeas e, provavelmente, à sobrevivência dos imaturos: o espaçamento entre machos facilitaria a localização destes pelas fêmeas, e diminuiria os riscos de interceptação das fêmeas por outros machos e de perturbação durante o amplexo. Além disso, machos territoriais protegeriam os ninhos em si (que além de representarem sítios de oviposição, envolvem gastos de tempo e energia em sua construção) e, eventualmente, desovas previamente fertilizadas em ninhos adjacentes.

Os encontros agonísticos em H. faber são escalonados, iniciando com vocalizações agressivas e podendo terminar em combates físicos, envolvendo comportamentos e vocalizações característicos em cada fase. Este escalonamento possibilita que pelo menos alguns encontros terminem antes do combate físico, que pode causar ferimentos e tornar os oponentes mais vulneráveis à predação durante e após o confronto, além dos custos envolvidos em matéria de tempo e energia.

Alguns machos de H. faber constroem e defendem ninhos próximos a outros que contêm imaturos por eles fertilizados, o que parece representar uma forma simples de cuidado parental: os imaturos presentes no território defendido (o ninho que está sendo ocupado no momento e a área adjacente a este) ficam protegidos de possíveis invasões por outros machos que podem afundar as desovas e/ou depositar uma nova desova causando superpopulação no ninho.

O comportamento de corte em H. faber é complexo e pouco variável

Machos e, em menor grau, fêmeas de H. faber podem se reproduzir diversas vezes em apenas uma estação reprodutiva. Em machos, o sucesso reprodutivo é proporcional ao tempo de permanência no agregado reprodutivo.

Os adultos, principalmente machos, da população de H. faber estudada parecem sofrer intensa predação por outros verte-

brados, especialmente cobras d'água.

Adultos e jovens de *H. faber* apresentam diversos tipos de táticas defensivas (fuga, imobilidade, emissão de gritos de angústia e uso do pré-pólex), o que pode ser importante para reduzir os riscos de predação nesta espécie. Adultos de *H. faber* emitem dois tipos de grito de angústia, que podem ter funções distintas.

Exceto pelo tempo de desenvolvimento mais longo, certamente consequência da utilização de ambientes permanentes, a história natural de *H. faber* é muito semelhante àquela de *H. rosenbergi*, espécie próxima, que foi estudada em detalhes no Panamá. O pouco que se conhece sobre a história natural das outras espécies do grupo *boans* também é semelhante ao observado para *H. faber*. Experimentos e observações adicionais com outras populações de *H. faber* e de *H. rosenbergi*, além de estudos detalhados sobre as outras espécies aparentemente relacionadas, ajudariam a compreender melhor a evolução de diversos aspectos da interessante história natural destas espécies.

7. RESUMO

O objetivo do presente estudo foi investigar a história natural de uma população de *Hyla faber* em Joaquim Egídio (22°54' S, 46°53' W; alt. c. 800 m), Campinas, Estado de São Paulo. As observações foram realizadas a cada dois ou três dias, de novembro de 1988 a março de 1989, em um açude localizado em área aberta.

A população estudada apresentou comprimento rostro-anal (CRA) menor, em média, que outras populações da espécie, e dimorfismo sexual em coloração e na presença do espinho do pré-pólex (presente nos machos), mas não em CRA.

Machos de *H. faber* construíam, nas margens do açude, ninhos de forma, tamanho e material variado, onde as desovas eram depositadas.

Um a quatro machos foram observados ocupando, não simultaneamente, cada ninho e o número de desovas por ninho não se mostrou significativamente correlacionado com diversas características dos ninhos.

A taxa de aparecimento de ninhos novos foi mais alta no início da estação reprodutiva e a maioria das vezes (80%) em que um macho cantava em um ninho resultava em acasalamento, originando embriões e girinos que ali permaneciam por 26 dias, em média.

As desovas continham, em média, 2276 ovos. O crescimento dos girinos dentro dos ninhos foi mais rápido nas primeiras 200 horas (1 mm/dia) e diminuiu nas 400 horas seguintes (0,3

mm/dia). A partir da fertilização, os girinos permaneciam nos ninhos por 13,6 dias, em média. No estágio 25 ocorreu a maior parte do crescimento, que foi lento (cerca de 9 meses). O aparecimento de girinos terminando a metamorfose concentrou-se em novembro. Evaporação e/ou infiltração da água do ninho, submersão de ovos e predação por insetos aquáticos foram as causas de mortalidade de fases pré-metamórficas observadas.

Vinte e cinco machos e 20 fêmeas de *H. faber* foram marcados durante o estudo. O tempo de residência de machos foi, em média, de 15,4 dias. Apenas duas fêmeas foram observadas por mais de um dia.

O turno de vocalizações começava por volta do ocaso e diminuía gradativamente, até se extinguir, entre 21:00 e 24:00h. A atividade reprodutiva concentrou-se de outubro a março e foi interrompida somente durante uma estiagem prolongada logo após as primeiras chuvas de novembro. Além desta estiagem, chuvas fortes e o horário do pôr do sol afetaram a atividade em *H. faber*.

Oito tipos de vocalizações, emitidas em contextos específicos, foram observadas, sendo as mais variáveis aquelas emitidas durante encontros agonísticos e na defesa.

Machos defendiam ninhos e outros sítios de canto com encontros agonísticos escalonados, começando invariavelmente com uma vocalização agressiva e podendo terminar em combate físico.

O comportamento de corte em *H. faber* mostrou-se elaborado e pouco variável. Após construir ou reocupar um ninho, um macho começava a cantar de dentro deste; à aproximação de uma fêmea o macho emitia um canto de corte até que a fêmea entrasse no

ninho; já no ninho, a fêmea o inspecionava e, ou tocava o macho, ou abandonava o ninho; após o toque da fêmea o macho entrava em amplexo com a parceira; finalmente, em amplexo a fêmea renovava o ninho por várias horas até a oviposição.

O sucesso reprodutivo de machos no açude variou de uma a sete fertilizações e foi positivamente correlacionado ao tempo de residência. Apenas uma fêmea foi observada desovando mais de uma vez.

Duas espécies de cobra d'água e uma coruja foram observadas predando ou tentando preda adultos. As cobras aparentemente forrageavam por quimiorrecepção e a coruja foi atraída pelas vocalizações. Adultos defendiam-se fugindo, imobilizando-se, inflando os pulmões, emitindo gritos de angústia e causando ferimentos (no coletor) com o pré-pólex.

Os menores CRAs observados na fazenda Sta. Mônica parecem não se tratar de variação geográfica, pois uma população que se reproduz em uma mata próxima possui CRAs maiores; fatores relacionados ao tipo de ambiente utilizado para reprodução (matas e áreas abertas) poderiam estar envolvidos. A ocorrência de combates físicos entre machos pode ser responsável pela ausência de dimorfismo sexual em CRA.

Os ninhos de *H. faber* parecem ser uma adaptação para proteger os estágios iniciais de desenvolvimento de diversos predadores aquáticos. A pressão seletiva imposta por estes predadores deve ter sido suficientemente forte para que o hábito de construir ninhos surgisse e se estabelecesse nesta espécie, pois,

mesmo dentro dos ninhos, os imaturos estão expostos a outros riscos e a construção dos ninhos envolve custos adicionais.

O desenvolvimento lento dos girinos pode estar relacionado à utilização de ambientes permanentes para reprodução.

Se o tempo de residência no açude reflete a sobrevivência, como algumas observações indicam, a mortalidade de adultos (principalmente por predação) é relativamente alta.

O repertório vocal rico está relacionado ao comportamento social elaborado da espécie. As variações observadas nas vocalizações emitidas em encontros agonísticos e na defesa sugerem a existência de uma gradação que reflita o estado (de agressividade ou angústia) em que o indivíduo se encontra no momento da emissão.

A defesa de território em *H. faber* traz diversas vantagens relacionadas à atração de fêmeas e, provavelmente, à sobrevivência de estágios imaturos. O escalonamento observado nos encontros agonísticos possibilita que pelo menos alguns encontros terminem antes do combate físico, que, além de envolver custos, pode tornar os oponentes mais vulneráveis à predação.

Machos de *H. faber* vocalizando tornam-se vulneráveis a predadores acusticamente orientados, o que implica num balanço entre duas forças seletivas antagônicas: comunicação intraespecífica e predação.

Os resultados obtidos são semelhantes aos observados para outras populações de *H. faber*. A história natural de *H. faber* é muito semelhante àquela de *H. rosenbergi*, espécie muito próxima.

8. ABSTRACT

The purpose of this study was to investigate the natural history of a population of Hyla faber at Joaquim Egidio (22°54' S, 46°53' W, elev. ca. 800 m), Campinas, São Paulo State, Brazil. Observations were made every 2-3 days, from November, 1988 to March, 1989, in an artificial pond located in an open area.

Mean snout-vent length (SVL) in the population studied was smaller than those observed in other populations of this species. Hyla faber shows sexual dimorphism in color and presence of prepollical spine in males, but not in SVL.

Hyla faber males constructed, on the edges of the pond, nests of variable shape, size, and material, where eggs were laid.

One to four males were observed occupying individual nests, not simultaneously, and the number of clutches per nest was not correlated with several nest characteristics.

The rate of nest building was higher at the beginning of the reproductive period and on most occasions a male were observed calling inside a nest they resulted in matings. Nests contained imatures for 26 days, on the average.

Clutches had 2276 eggs, on the average. Tadpole growth inside the nests was faster in the first 200 hours (1 mm/day) and diminished in the 400 hours that followed (0,3 mm/day). After fertilization, tadpoles remained in the nests for 13,6 days, on

the average. At stage 25 occurred most of the growth that was slow (more than eight months). The appearance of metamorphosing tadpoles (stages 43 and 44) concentrated in November. Nest drought, egg sinking and predation by aquatic insects were observed as mortality causes in premetamorphic stages.

Twenty five adult males and 20 females were marked during this study. Male residency was 15,4 days on the average. Only two females were observed for more than one day.

Vocal activity began at dawn and gradually diminished between 21:00 and 24:00h. Reproductive activity concentrated from October to March and was interrupted only by a long drought after the first November rains. Besides this drought, heavy rains and sunset time affected activity in *H. faber*.

Eight different types of vocalizations, emitted in specific contexts, were observed, and those used during agonistic encounters and defense were more variable.

Males defended nests and other calling sites with escalated agonistic encounters, beginning with an aggressive vocalization and sometimes ending with physical combat.

Courtship behavior in *H. faber* is complex and varied little. After building or reoccupying a nest, a male began calling from inside; when a female approached the male emitted a courtship call till the female entered the nest; inside the nest the female inspected it and touched the male or left the nest; after being touched by the female, the male amplexed her; finally, in amplexus, the female renovated the nest for several hours till oviposition.

Male reproductive success at the pond varied from one to seven matings and was positively correlated with length of residency. Only one female was observed more than one time.

Two species of water snakes and an owl were observed preying or trying to prey on adult *H. faber*. Water snakes apparently foraged by chemoreception and the owl was attracted by vocalizations. Adults defended themselves fleeing, becoming immobile, emitting distress calls, and utilizing the prepollical spine.

The smaller SVLs observed at the study site apparently are not related to geographic variation, though another population reproducing at a forest nearby had larger SVLs; factors related to the habitat utilized for reproduction (forests and open areas) could be responsible for this variation. The occurrence of physical contests between males could be responsible to the absence of sexual dimorphism in SVL.

Hyla faber nests seems to be an adaptation to protect the initial stages of development from several aquatic predators. The selective forces imposed by these predators should have been sufficiently strong for the habit of nest building to appear and stabilize in this species, since imatures in nests are exposed to other risks and nest building and renovating involves additional costs.

The slow premetamorphic development could be related to the utilization of permanent ponds for reproduction.

If residency reflects survivorship, what some observations suggests, adult mortality (mainly by predation) is relatively high.

The rich vocal repertoire observed is certainly related to the complex social behavior in this species. The variations observed in those vocalizations used in agonistic encounters and in defense suggests the existence of a gradation that reflects the state (of aggression or distress) of the individual at the time of emission.

Territorial defense in *H. faber* results in several advantages related to female attraction and, probably, to imature survivorship. The scaling observed in agonistic encounters make possible that at least some encounters end before physical combat, what, besides the costs involved can expose opponents to predation.

Calling males become vulnerable to accoustically oriented predators, what implies a trade-off between two antagonistic selective forces: predation and intraspecific communication.

Results presented here are nearly identical to those observed in other populations of *H. faber*. The natural history of *H. faber* is quite similar to that of *H. rosenbergi*, a closely related species.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE, G. V. 1987. Reprodução e vida larvária de anuros (Amphibia) em poça de área aberta na serra do Japi, Estado de São Paulo. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, dissertação de mestrado.
- BANTA, B. H. e G. CARL. 1967. Death-feigning behavior in the western gray treefrog *Hyla versicolor versicolor*. *Herpetologica*, 23:317-318.
- BEISWENGER, R. E. 1981. Predation by gray jays on aggregating tadpoles of the Boreal Toad (*Bufo boreas*). *Copeia*, 1981:459-460.
- BERRY, R. J. 1987. Scientific natural history: a key base to ecology. *Biol. J. Linn. Soc.*, 32:17-29.
- BOKERMANN, W. C. A. 1968. Observações sobre *Hyla pardalis* Spix (Anura: Hylidae). *Rev. bras. Biol.*, 28:1-5.
- BORROR, D. J. e D. M. DELONG. 1969. Introdução ao estudo dos insetos. Edgard Blücher, São Paulo.
- BRAGG, A. N. 1945. Notes on the psychology of frogs and toads. *J. Gen. Psychol.*, 32:27-37.

BRATTSTROM, B. H. e J. W. WARREN. 1955. Observations on the ecology and behavior of the Pacific Treefrog, *Hyla regilla*. *Copeia*, 1955:181-191.

CARAMASCHI, U. e A. J. CARDOSO. 1978. Aspectos da biologia de *Hyla boans* (Linnaeus, 1758) (Amphibia, Anura). *Ci. Cult.*, 30(supl.):590.

CARDOSO, A. J. 1981a. Organização espacial e temporal na reprodução e vida larvária em uma comunidade de Hilídeos no sudeste do Brasil. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, dissertação de mestrado.

CARDOSO, A. J. 1981b. Biologia e sobrevivência de *Physalaemus cuvieri* Fitz., 1826 (Amphibia, Anura), na natureza. *Ci. Cult.*, 33:1224-1228.

CARDOSO, A. J. 1984. Interações sociais em anfíbios anuros. *Ci. Cult.*, 36:36-42.

CARDOSO, A. J. 1986. Utilização de recursos para reprodução em comunidade de anuros no Sudeste do Brasil. Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, dissertação de doutorado.

CARDOSO, A. J., G. V. ANDRADE e C. F. B. HADDAD. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no

sudeste do Brasil. Rev. bras. Biol., 49:241-249.

CARDOSO, A. J. e C. F. B. HADDAD. 1984. Variabilidade acústica em diferentes populações e interações agressivas de *Hyla minuta* (Amphibia, Anura). Ci. Cult., 36:1393-1399.

COCHRAN, D. M. 1955. Frogs of southeastern Brazil. Bull. U. S. Nat. Mus., 206:1-423.

COLWELL, R. K. 1984. What's new? Community ecology discovers biology. pp. 387-396 in P. W. Price, C. N. Slobodchikoff e W. S. Gaud (eds.), A new ecology: novel approaches to interactive systems, John Wiley, New York.

CRONIN, J. T. e J. TRAVIS. 1986. Size-limited predation on larval *Rana areolata* (Anura: Ranidae) by two species of backswimmer (Insecta: Hemiptera: Notonectidae). Herpetologica, 42:171-174.

CRUMP, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Misc. publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 61:1-68.

CUNHA, O. R. e F. P. NASCIMENTO. 1978. Ofídios da Amazônia. X - As cobras da região leste do Pará. Publ. Avul. Mus. Par. Emílio Goeldi, 31:1-218.

DUELLMAN, W. E. 1970. The hylid frogs of Middle America. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Monogr., 1:1-753 (2 vol.).

DUELLMAN, W. E. 1973. Nest-building hylid frogs. HISS News-J., 1:72-75.

DUELLMAN, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas, 65:1-352.

DUELLMAN, W. E. e A. H. SAVITZKY. 1976. Aggressive behavior in a centrolenid frog with comments on territoriality in anurans. Herpetologica, 32:401-404.

DUELLMAN, W. E. e L. TRUEB. 1986. Biology of Amphibians. McGraw-Hill, New York.

EDMUNDS, M. 1974. Defense in Animals. Longman, Harlow.

EMLEN, S. T. e L. W. ORING. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. Science, 197:215-223.

FELLERS, G. M. 1979. Aggression, territoriality, and mating behaviour in North American treefrogs. Anim. Behav., 27:107-119.

FERES, D. C. R. 1989. Distribuição sazonal e espacial de girinos em corpos d'água na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, dissertação de mestrado.

FORMANOWICZ, D. R., Jr. 1986. Anuran tadpole/aquatic insect predator-prey interactions: tadpole size and predator capture success. *Herpetologica*, 42:367-373.

FROST, D. R. (ed.). 1985. Amphibian species of the world: a taxonomic and geographic reference. Allen Press e The Association of Systematic Collections, Lawrence.

GARTON, J. S. e R. A. BRANDON. 1975. Reproductive ecology of the Green Treefrog *Hyla cinerea*, in southern Illinois (Anura: Hylidae). *Herpetologica*, 31:150-161.

GATZ, A. J., Jr. 1981. Non-random mating by size in American Toads, *Bufo americanus*. *Anim. Behav.*, 29:1004-1012.

GERHARDT, H. C. 1978. Temperature coupling in the vocal communication system of the Gray Tree Frog, *Hyla versicolor*. *Science*, 199:992-994.

GERHARDT, H. C. 1982. Sound pattern recognition in some North American treefrogs (Anura: Hylidae): implications for mate choice. *Am. Zool.*, 22:581-595.

GERHARDT, H. C., R. E. DANIEL, S. A. PERRILL e S. SCHRAMM. 1987. Mating behaviour and male mating success in the green treefrog. *Anim. Behav.*, 35:1490-1503.

GIVEN, M. F. 1987. Vocalizations and acoustic interactions of the Carpenter Frog, *Rana virgatipes*. *Herpetologica*, 43:467-481.

GOELDI, E. A. 1895. Contributions to the knowledge of the breeding habits of some tree frogs (Hylidae) of the Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brazil. *Proc. Zool. Soc. London*, 1895:89-97.

GOSNER, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16:183-190.

GREENE, H. W. 1986. Natural history and evolutionary biology. Pp. 99-108 in M. E. Feder e G. V. Lauder (eds.), *Predator-prey relationships: perspectives and approaches from the study of lower vertebrates*. The University of Chicago Press, Chicago.

GROSS, M. R. e R. SHINE. 1981. Parental care and mode of fertilization in ectothermic vertebrates. *Evolution*, 35:775-793.

HADDAD, C. F. B. 1987. Comportamento reprodutivo e comunicação sonora de *Hyla minuta* Peters, 1872 (Amphibia, Anura, Hylidae). Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, dissertação de mestrado.

HADDAD, C. F. B. e I. SAZIMA. Anfíbios anuros da Serra do Japi, Sudeste do Brasil. In L. P. C. Morellato (ed.) História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp, Campinas. No prelo.

HALLIDAY, T. H. 1987. Sexual selection in amphibians: a reply to Shine. Herpetol. J., 1:203-204.

HALLIDAY, T. R. e P. A. VERREL. 1986. Sexual selection and body size in amphibians. Herpetol. J., 1:86-92.

HERO, J.-M. 1987. Canibalismo: uma hipótese sobre a função da "bacia de ovos" em *Hyla boans* (Anura, Hylidae). P. 123 in Resumos, XIV Congresso Brasileiro de Zoologia, Juiz de Fora, Minas Gerais.

HEYER, W. R. 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. Smith. Contr. Zool., 242:1-27.

HILTY, S. L. e W. L. BROWN. 1986. A guide to the birds of Colombia. Princeton University Press, Princeton.

HÖDL, W. e G. GOLLMANN. 1986. Distress calls in Neotropical frogs. Amphibia-Reptilia, 7:11-21.

HÖGSTEDT, G. 1983. Adaptations unto death: function of fear screams. Am. Nat., 121:562-570.

JAEGER, R. G. 1976. A possible prey-call window in anuran auditory processing. Copeia, 1976:833-834.

JAKSIC, F. M., R. L. SEIB e C. M. HERRERA. 1982. Predation by the barn owl (*Tyto alba*) in Mediterranean habitats of Chile, Spain and California: a comparative approach. Am. Midl. Nat., 107:151-162.

JIM, J. 1971. Notas sobre *Hyla pardalis* Spix da região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). P. 243 in Prim. Jorn. Cient. Fac. Ci. Méd. Biol. Botucatu Vol. 2.

JIM, J. 1980. Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, dissertação de doutorado.

KLUGE, A. G. 1979. The gladiator frogs of Middle America and Colombia: a reevaluation of their systematics (Anura: Hylidae). Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Michigan, 688:1-24.

KLUGE, A. G. 1981. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ.

Michigan, 160:1-170.

KLUMP, G. M. e M. D. SHALTER. 1984. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. Z. Tierpsychol., 66:189-226.

KNUDSEN, E. I. 1986. El oído de la lechuza. Pp. 64-75 in J. Ros (org.) Comportamiento animal. Prensa Científica, Barcelona.

KURAMOTO, M. 1980. Mating calls of treefrogs (genus *Hyla*) in the Far East, with description of a new species from Korea. Copeia, 1980:100-108.

LEE, J. C. e M. L. CRUMP. 1981. Morphological correlates of male mating success in *Triprion petasatus* and *Hyla marmorata* (Anura: Hylidae). Oecologia, 50:153-157.

LEMA, T., M. L. ARAÚJO e A. C. P. AZEVEDO. 1983. Contribuição ao conhecimento da alimentação e do modo alimentar de serpentes do Brasil. Com. Mus. Ci. Pont. Univ. Cat. Rio Grande do Sul, 26:41-121.

LESCURE, J. 1968. Le comportement social des batraciens. Rev. Comp. Anim., 2:1-33.

LESCURE, J. 1977. Le comportement de defense chez les amphibiens. Bull. Soc. Zool. France, Suppl. 2:27-36.

LITTLEJOHN, M. J. 1977. Long-range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. Pp. 263-294 in D. H. Taylor e S. I. Guttman (eds.), The Reproductive Biology of Amphibians. Plenum Press, New York.

LUTZ, B. 1960a. Fighting and an incipient notion of territory in male tree frogs. *Copeia*, 1960:61-63.

LUTZ, B. 1960b. The clay nests of *Hyla pardalis* Spix. *Copeia*, 1960:364-366.

LUTZ, B. 1973. Brazilian species of *Hyla*. University of Texas Press, Austin.

MARTIN, P. e P. BATESON. 1986. Measuring behaviour: an introductory guide. Cambridge University Press, Cambridge.

MARTINS, M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). *Rev. bras. Biol.*, 48:969-977.

MARTINS, M. e S. G. EGLER. Comportamento de caça em um casal de corujas buraqueiras (*Athene cunicularia*) na região de Campinas, São Paulo, Brasil. Em prep..

MARTINS, M. e C. F. B. HADDAD. 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the Smith Frog, *Hyla faber* Wied

(Amphibia: Hylidae). Amphibia-Reptilia, 9:49-60.

MARTOF, B. S. 1953. Territoriality in the Green Frog, *Rana clamitans*. Ecology, 34:165-174.

MAYNARD-SMITH, J. 1977. Parental investment: a prospective analysis. Anim. Behav., 25:1-9.

MIYAMOTO, M. M. e J. H. CANE. 1980. Notes on the reproductive behavior of a Costa Rican population of *Hyla ebraccata*. Copeia, 1980:928-930.

MOLION, L. C. B. 1989. ENOS e o clima no Brasil. Ciência Hoje, 10(58):22-29.

MUSHINSKY, H. R. 1987. Foraging ecology. pp. 302-334 in R. A. Seigel, J. T. Collins e S. S. Novak (eds.) Snakes: ecology and evolutionary biology. MacMillan, New York.

NOBLE, G. K. 1931. The biology of the Amphibia. McGraw-Hill, New York.

OBERT, H.-J. 1977. Hormonal influences on calling and reproductive behavior in anurans. Pp. 357-366 in D. H. Taylor e S. I. Guttman (eds.) The Reproductive Biology of Amphibians. Plenum, New York.

PENGILLEY, R. K. 1971. Calling and associated behaviour of some species of *Pseudophryne* (Anura: Leptodactylidae). *J. Zool.*, 163:73-92.

RAMER, J. D., T. A. JENNSON e C. J. HURST. 1983. Size-related variation in the advertisement call of *Rana clamitans* (Anura: Ranidae), and its effect on conspecific males. *Copeia*, 1983:141-155.

RAND, A. S. 1985. Tradeoffs in the evolution of frog calls. *Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.)*, 94:623-637.

RICKLEFS, R. E. 1979. *Ecology*. 2nd ed., Chiron Press, New York.

RIDLEY, M. 1978. Paternal care. *Anim. Behav.*, 26:904-932.

RYAN, M. J. 1985. *The Túngara Frog: a study in sexual selection and communication*. Univ. Chicago Press, Chicago.

SALTHER, S. N. e W. E. DUELLMAN. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. Pp. 229-249. in J. L. Vial (ed.) *Evolutionary Biology of the Anurans: contemporary research on major problems*. Univ. Missouri Press, Columbia.

SALTHER, S. N. e J. S. MECHAM. 1974. Reproductive and courtship patterns. Pp. 309-321 in B. Lofts (ed.) *Physiology of the*

Amphibia, Vol. 2, Academic Press, New York.

SAZIMA, I. 1974. Experimental predation on the leaf-frog *Phyllomedusa rohdei* by the water snake *Liophis miliaris*. J. Herpetol., 8:376-377.

SAZIMA, I. 1975. Distress call in newly metamorphosed Smith Frog, *Hyla faber* Wied. Herpetologica, 31:471-472.

SAZIMA, I. 1978. Convergent defensive behavior of two leaf-litter frogs of southeastern Brazil. Biotropica, 10:158.

SAZIMA, I. 1989. Comportamento alimentar da jararaca, *Bothrops jararaca*: encontros provocados na natureza. Ci. Cult., 41:500-505.

SAZIMA, I. e W. C. A. BOKERMANN. 1977. Anfíbios da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. 3: Observações sobre a biologia de *Hyla alvarengai* Bok. (Anura, Hylidae). Rev. bras. Biol., 37:413-417.

SAZIMA, I. e C. F. B. HADDAD. Répteis da serra do Japi, sudeste do Brasil: notas sobre história natural. In L. P. C. Morellato (ed.) História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil. Editora da Unicamp, Campinas. No prelo.

- SCHNEIDER, H. 1977. Acoustic behavior and physiology of vocalization in the European tree frog, *Hyla arborea* (L.). Pp. 295-335 in D. H. Taylor e S. I. Guttman (eds.) The Reproductive Biology of Amphibians. Plenum, New York.
- SCHAUB, D. L. e J. H. LARSEN, Jr. 1978. The reproductive ecology of the Pacific Treefrog (*Hyla regilla*). *Herpetologica*, 34:409-416.
- SCHIÖTZ, A. 1973. Evolution of anuran mating calls: ecological aspects. Pp. 311-319 in J. L. Vial (ed.) Evolutionary Biology of the Anurans: contemporary research on major problems. Univ. Missouri Press, Columbia.
- SHINE, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia*, 1979:297-306.
- SHINE, R. 1987. Sexual selection in amphibians: a reply to Halliday and Verrel. *Herpetol. J.*, 1:202-204.
- SHINE, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *Am. Nat.*, 131:124-131.
- SICK, H. 1984. Ornitologia Brasileira, uma Introdução. Edit. Univ. Brasília, Brasília.

SOUSA, G. S. de. 1587. Tratado Descritivo do Brasil em 1587; edição castigada pelo estudo e exame de muitos códices manuscritos no Brasil, em Portugal, Espanha e França, e acrescentada de alguns comentários por Francisco Adolfo de Varnhagen. Coleção Brasileira, vol. 117. 42 edição, 1971, Companhia Editora Nacional e Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.

STATON, M. A. 1978. "Distress calls" of crocodilians - whom do they benefit? Am. Nat., 112:327-332.

STRAUGHAN, I. R. 1973. Evolution of anuran mating calls: bioacoustical aspects. Pp. 321-327 in J. L. Vial (ed.) Evolutionary Biology of the Anurans: contemporary research on major problems. Univ. Missouri Press, Columbia.

SULLIVAN, B. K. 1984. Size dimorphism in anurans: a comment. Am. Nat., 123:721-724.

THOMAS, K. 1988. O Homem e o Mundo Natural: mudanças de atitude em relação às plantas e aos animais (1500-1800). Edit. Companhia das Letras, São Paulo.

TJNBERGEN, N. 1972. Estudios de Etologia I. Experimentos de campo. Alianza Editorial, Madrid.

TRIVERS, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. Pp. 136-179 in B. C. Campbell (ed.) Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971. Aldine-Atherton, Chicago.

VITT, L. J. 1983. Ecology of an anuran-eating guild of terrestrial tropical snakes. *Herpetologica*, 39:52-66.

WALKER, E. P. 1975. Mammals of the World. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 2 vol..

WASSERSUG, R. J. 1971. On the comparative palatability of some dry-season tadpoles from Costa Rica. *Am. Midl. Nat.*, 86:101-109.

WASSERSUG, R. J. 1974. Evolution of anuran life cycles. *Science*, 185:377-378.

WASSERSUG, R. J. 1975. The adaptative significance of the tadpole stage with comments on the maintenance of complex life cycles in anurans. *Am. Zool.*, 15:405-417.

WASSERSUG, R. J. & D. G. SPERRY. 1977. The relationship of locomotion to differential predation on *Pseudacris triseriata* (Anura: Hylidae). *Ecology*, 58:830-839.

WEBER, E. 1978. Distress calls of *Bufo calamita* and *Bufo viridis* (Amphibia: Anura). *Copeia*, 1978:354-356.

- WELLS, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.*, 25:666-693.
- WELLS, K. D. 1978. Territoriality in the Green Frog (*Rana clamitans*): vocalizations and agonistic behaviour. *Anim. Behav.*, 26:1051-1063.
- WELLS, K. D. 1980. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (*Colostethus trinitatis*). *Herpetologica*, 36:189-199.
- WELLS, K. D. 1981. Parental behavior of male and female frogs. Pp. 184-197 in R. D. Alexander e D. W. Tinkle (eds.), *Natural Selection and Social Behavior: recent research and new theory*. Chiron Press, Newton.
- WELLS, K. D. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior. Pp. 433-454 in B. Frittsch, M. J. Ryan, W. Wilczynsky, T. E. Hetherington e W. Walkowiak (eds.) *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. John Wiley & Sons, New York.
- WEVER, E. G. 1978. *The Reptile Ear: its structure and function*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- WHITNEY, C. L. 1980. The role of the "encounter" call in spacing of Pacific Tree Frogs, *Hyla regilla*. *Can. J. Zool.*, 58:75-78.

WILBUR, H. M. 1980. Complex life cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*,
11:67-93.

WOOLBRIGHT, L. L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in
anuran Amphibia. *Am. Nat.*, 121:110-119.

WOOLBRIGHT, L. L. 1985. Anuran size dimorphism: reply to
Sullivan. *Am. Nat.*, 125:741-743.

APÊNDICE

Tabela 1 - Características dos ninhos de *Hyla faber* marcados na Fazenda Santa Mônica. As medidas lineares são apresentadas em centímetros, a superfície em centímetros quadrados e a volumétrica em centímetros cúbicos. EMAI = comprimento do eixo maior da lâmina d'água; EMEN = comprimento do eixo menor da lâmina d'água; SLAG = superfície da lâmina d'água; PROF = profundidade da água; VOAG = volume de água; ALMU = altura média da amurada; PB:V = proporção de barro/vegetação na composição da amurada; DAAC = distância entre o ninho e a água do acude; DNMP = distância do ninho mais próximo; MQCO = n.º do macho que construiu o ninho; NMQP = número de machos que ocuparam o ninho; NDPN = número de desovas por ninho.

Nº	EMAI	EMEN	SLAG	PROF	VOAG	ALMU	PB:V	DAAC	DNMP	MQCO	NMQO	NDPN
1	21	18	297	4,0	627	3	3:1	46	37	?	1	1
2	20	17	267	6,5	1012	3	3:1	15	37	?	1	1
3	19	17	254	6,5	968	4	3:1	96	64	?	1	1
4	25	19	373	8,5	1907	0	1:3	15	250	?	2	1
5	25	19	373	8,0	1760	5	4:0	60	250	?	1	1
6	25	16	314	7,0	1279	1	3:1	*	29	?	2	1
7	24	15	283	8,0	1399	3	1:1	*	29	?	1	1
8	16	14	176	5,5	571	0	0:4	25	60	?	1	1

Tabela 1 - Continuação.

Nº	EMAI	EMEN	SLAG	PROF	VOAG	ALMU	PB:V	DAAC	DNMP	MGO	NMGO	NDPN
9	29	21	478	10,0	2915	2	3:1	5	17	?	1	1
10	18	17	240	7,0	1021	6	3:1	20	63	01	1	1
11	21	15	247	6,5	948	4	1:3	10	150	01	4	1
12	16	14	176	7,0	795	4	3:1	10	9	01	1	1
13	17	15	200	6,5	795	3	4:0	10	50	06	2	0
14	11	11	95	4,5	261	4	3:1	70	150	05	1	0
15	22	15	259	8,0	1305	0	0:4	0	150	?	1	1
16	19	17	254	8,0	1283	2	1:3	15	35	16?	3	6
17	26	20	408	8,5	2057	3	1:3	10	35	16?	1	6
18	17	15	200	12,0	2106	0	0:4	5	60	13	1	1
19	22	19	328	8,0	1581	3	3:1	20	65	16?	1	1
20	21	20	330	13,0	3294	0	0:4	15	60	13	1	2
21	22	19	328	9,5	2008	1	1:3	8	200	?	1	1
22	19	15	224	10,0	1643	0	0:4	15	0	13	3	4
23	23	16	289	7,5	1305	2	3:1	15	200	11	2	1
24	25	16	314	9,0	1795	3	1:1	0	350	?	2	4
25	20	12	188	8,0	1022	2	1:3	10	20	13	1	4

Tabela 1 - Continuação.

Nº	EMAI	EMEN	SLAG	PROF	VOAG	ALMU	PB:V	DAAC	DNMP	MQCO	NMQO	NDPN
26	21	18	297	8,0	1456	0	0:4	10	5	13?	2	1
27	18	14	198	8,5	1163	0	0:4	10	5	13?	1	3
28	22	21	363	7,5	1582	2	1:3	10	15	11?	1	1
29	19	18	269	8,5	1463	2	1:3	5	35	?	1	3
30	18	18	254	9,5	1658	0	0:4	15	40	21	1	2
31	22	19	328	8,0	1581	0	0:4	25	30	11?	1	2
32	21	14	231	11,5	2124	2	1:3	5	55	?	1	1
33	22	20	346	6,5	1267	1	2:2	25	15	36	1	3
34	22	18	311	8,0	1512	0	0:4	35	22	11?	3	1
35	23	18	325	8,0	1564	0	0:4	25	150	?	1	1
36	19	16	239	8,0	1223	4	3:1	90	90	11	1	1
37	25	20	393	7,5	1693	2	4:0	95	20	?	1	2
38	30	26	613	10,0	3587	4	4:0	8	250	11	1	1
39	19	16	239	8,0	1223	3	3:1	25	110	37	1	1
40	18	16	226	8,0	1173	0	0:4	10	60	?	1	1
41	23	14	253	8,0	1280	2	1:3	10	35	45?	1	1
42	21	16	264	9,5	1702	0	0:4	5	10	45?	1	1

Tabela 1 - Continuação.

Nº	EMAI	EMEN	SLAG	PROF	VOAG	ALMU	PB:V	DAAC	MQCO	NMQO	NDPN
43	25	16	314	12,0	2790	0	0:4	15	10	45?	1
$\bar{X}$	21,2	17,0	286,9	8,2	1527,9	1,8	-	22,5	77,9	-	1,34

* = ninhos construídos no encharcado.