

Este exemplar corresponde  
à redação final de Célio  
Fernando Baptista Haddad e  
foi revisado por  
Comissão Julgadora, aprovado  
em 25.02.1987

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

Célio Fernando Baptista Haddad

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO E COMUNICAÇÃO SONO-  
RA DE HYLA MINUTA PETERS, 1872  
(AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE)

1 9 8 7

Orientador: Dr. Adão José Cardoso

Campinas/SP

## AGRADECIMENTOS

A execução desta dissertação foi possível graças à participação de diversos colegas e amigos, aos quais sou grato. Em especial, agradeço:

Ao Dr. Adão J. Cardoso, pelo incentivo, apoio, orientação e amizade, em todas as fases do meu aprendizado no estudo dos anfíbios anuros e pela orientação na realização deste trabalho.

Aos Drs. Ivan Sazima e Jacques M. E. Vielliard, pelo incentivo, amizade e apoio na minha formação e pelo auxílio na orientação deste trabalho.

Aos Drs. Jorge Jim e Woordruff W. Benson, pela leitura do manuscrito e sugestões apresentadas.

Ao Dr. Sebastião de Amorim do Departamento de Estatística do Instituto de Matemática, Estatística e Ciências da Computação da Unicamp, pela orientação nos testes estatísticos.

Ao Dr. Kentwood D. Wells, do Biological Sciences Group, The University of Connecticut, Storrs, por valiosas sugestões e informações.

Aos colegas e amigos Emygdio L. A. Monteiro-Filho, Gilda V. Andrade, José P. Pombal Júnior, Marcelo Gordo e Márcio Martins, pelo auxílio em diversas fases do trabalho e amizade.

À administração da Fazenda Argentina, pela permissão e facilitação de acesso à área de estudos pertencente à fazenda.

À seção de Climatologia Agrícola do Instituto A

gronômico de Campinas, pela cessão de dados meteorológicos.

À minha família (Anna, Claudia, José, Luiz, Rosana e Salma), pelo apoio doméstico e moral.

À Nany Antelo, pelo seu companheirismo e presença, mesmo distante.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior), à Fundação MB e à Unicamp (bolsa de Incentivo Acadêmico), pelas bolsas concedidas.

Aos funcionários do Departamento de Zoologia do Instituto de Biologia da Unicamp, pelo auxílio no trabalho e amizade.

Aos datilógrafos Cleonice e Aparecido pela dedicação e eficiência na apresentação final do trabalho.

## ÍNDICE

	página
1. INTRODUÇÃO .....	01
2. LOCAIS DE ESTUDO .....	09
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	12
3.1. Observações naturalísticas .....	12
3.2. Experimentos .....	14
3.2.1. Experimentos de "playback" interpopulaci onais com machos .....	14
3.2.2. Experimentos de "playback" com fêmeas <u>o</u> vuladas .....	15
3.2.2.1. Experimentos de "playback" <u>in</u> trapopulacionais com fêmeas ...	16
3.2.2.2. Experimentos de "playback" <u>in</u> terpopulacionais com fêmeas ...	18
3.2.3. Experimentos de soltura de fêmeas captu- radas em amplexo .....	19
3.2.4. Experimentos de soltura de fêmeas próxi- mas a duplas de "macho dominante-macho <u>sa</u> télite" .....	19
3.3. Métodos de análise acústica .....	20
3.4. Análise estatística .....	21
4. RESULTADOS .....	22
4.1. Ambientes utilizados por adultos e fatores abi <u>ó</u> ticos .....	22
4.2. Vocalizações .....	27
4.2.1. Características físicas .....	27
4.2.2. Tipos e funções das vocalizações .....	34
4.3. Territorialidade .....	42

4.3.1. Intraespecífica .....	42
4.3.2. Interespecífica .....	52
4.4. Tática satélite .....	53
4.5. Escolha de macho pela fêmea .....	56
4.6. Amplexo e desova .....	60
4.7. Dimorfismo sexual em tamanho .....	62
4.8. Proporções sexuais ("sex ratio") .....	62
4.9 Experimentos de "playback" interpopulacionais ..	65
5. DISCUSSÃO .....	67
5.1. Ambientes utilizados por adultos e fatores abió ticos .....	67
5.2. Vocalizações .....	69
5.2.1 Características físicas .....	69
5.2.2. Tipos e funções das vocalizações .....	72
5.3. Territorialidade .....	78
5.3.1. Intraespecífica .....	78
5.3.2. Interespecífica .....	85
5.4. Tática satélite .....	87
5.5. Escolha de macho pela fêmea .....	91
5.6. Amplexo e desova .....	98
5.7. Dimorfismo sexual em tamanho .....	101
5.8. Proporções sexuais ("sex ratio") .....	103
5.9. Experimentos de "playback" interpopulacionais .	104
6. CONCLUSÕES .....	106
7. RESUMO .....	109
8. SUMMARY .....	112
9. REFERÊNCIAS .....	115

## 1. INTRODUÇÃO

O estudo do comportamento social nos anuros tem passado por um grande desenvolvimento nas últimas décadas, principalmente a partir da constatação da territorialidade no grupo (Martof, 1953). Estudos recentes têm evidenciado comportamentos reprodutivos complexos e sistemas de organização social mais elaborados do que se pressupunha (e.g., Wells, 1977a).

Dentre os muitos aspectos do comportamento dos anfíbios anuros, destaca-se a comunicação por sinais sonoros, que é de fundamental importância na biologia reprodutiva, bem como no comportamento social, sendo provável que tenha surgido no início da história evolutiva do grupo, pois é de ocorrência quase universal nos anuros (Salthe & Mecham, 1974). O mutismo de algumas espécies atuais aparentemente apareceu por perda secundária, já que os ancestrais destas espécies não foram mudos (Straughan, 1973).

Nos anuros, podem ser analisados alguns fatores relacionados com a comunicação sonora em relação ao agregado reprodutivo, população, comunidade, predadores e ambiente de emissão dos sinais. Nos dois primeiros casos, o sistema de comunicação sonora pode ter funções na atração de fêmeas pelos machos, na identificação sexual dos machos pelas fêmeas, no reconhecimento do estado reprodutivo, na sincronização reprodutiva, na territorialidade e na hierarquia social, além de adaptações relacionadas a interferência acústica intraespecífica (Bogert, 1960; Duellman, 1967; Littlejohn, 1977; Hillyard, 1983). Em relação à comunidade de anuros sincronopátricos, pode ter função territorial, representar uma eficiente

barreira reprodutiva pré-zigótica, além de apresentar adaptações que evitem ou reduzam a interferência acústica interespecífica (Bogert, 1960; Littlejohn & Martin, 1969; Littlejohn, 1977; Wells, 1980a, 1980b; Drewry & Rand, 1983; Schwartz & Wells, 1983a, 1983b, 1984a). Em relação aos predadores, pode ter características que dificultem a localização do indivíduo que emite o sinal sonoro (Nelson, 1973; Ryan et al., 1982; Tuttle & Ryan, 1982). Em relação ao ambiente no qual a comunicação sonora é efetuada, as características acústicas de absorção, reverberação e propagação do som, bem como os níveis de ruído, influem na eficiência da comunicação e podem atuar sobre a evolução das características acústicas dos anuros (Dubois, 1977a, 1977b; Greer & Wells, 1980; Passmore, 1981; Wells & Schwartz, 1982; Gerhardt, 1983; Dubois & Martens, 1984).

As controvérsias com relação ao estudo da comunicação começam com as dificuldades de definição (Slater, 1983), estendendo-se aos problemas de interpretação das informações contidas no sinal emitido pelo animal, as quais são geralmente influenciadas pelo ambiente externo (abiótico e biótico) e dependem de fatores internos do animal que recebe o sinal (por exemplo, hormonais). Assim, as variações de contexto tornam o estudo e compreensão dos sistemas de comunicação das espécies muito complexos, visto que para diferentes animais, ou para um mesmo animal em dois momentos distintos, o mesmo sinal poderá desencadear respostas diferentes. Este quadro complexo implicará, para o pesquisador, em grande dificuldade, senão na impossibilidade, de interpretações completas dos significados dos sinais.

Nos padrões temporais de reprodução dos anuros, Wells (1977a) observou duas categorias extremas: padrão explsoivo (estação reprodutiva curta) e padrão prolongado (estação reprodutiva prolongada). Este autor indicou que o tipo de padrão influencia a organização social das espécies. Isto pode ser evidenciado pela presença mais comum do sistema de "lek" (definido por Emlen & Oring (1977) como uma área onde os machos congregam com o único propósito de atrair e cortejar fêmeas, as quais comparecem com o propósito de se reproduzir) nas espécies de reprodução prolongada e do sistema de procura ativa de fêmeas pelos machos, nas espécies de reprodução explosiva. Como consequência, o comportamento territorial é mais acentuado nas espécies de reprodução prolongada (Wells, 1977a).

Kaufmann (1983) apresentou uma boa revisão sobre as definições de território. No entanto, a colocação da definição de território de Noble (1939) entre aquelas que especificam a necessidade de área fixa, não pode ser aceita, visto que Noble (1939) definiu claramente o território como "qualquer área defendida", sem fazer restrições quanto aos territórios móveis.

A definição de Kaufmann (1983) não aceita que áreas móveis defendidas ("floating territories" de Wilson, 1975) sejam chamadas de territórios. Este autor usou uma definição restritiva para um fenômeno que ele próprio reconheceu ser constituído por variáveis contínuas e, portanto, tornando arbitrária a exclusão dos extremos destas variáveis.

Como a territorialidade é um fenômeno complexo

e seus componentes muito variáveis (Kaufmann, 1983), será aceita, no presente trabalho, a definição de Noble (1939) que é mais inclusiva. Como consequência, o espaço ou distância individual (Hediger, 1964), que é uma área defendida, é aqui considerado um equivalente de território flutuante (Wilson, 1975).

O sistema de acasalamento de várias espécies pode compreender pelo menos duas táticas alternativas, que são denominadas táticas dominante e satélite (Waltz, 1982). Estas duas táticas são interdependentes, pois o macho satélite, que permanece sem cantar, se associa a um macho cantor dominante. Um macho pode empregar a tática satélite para pelo menos duas estratégias sociais distintas: 1 - parasitismo sexual sobre o macho cantor, através da interceptação de fêmeas que se aproximam atraídas pelo canto deste; 2 - espera por vacância de território. A tática satélite possibilita aos machos mais jovem, mais fracos e de "status" social inferior, a chance de sucesso reprodutivo (Emlen, 1976; Howard, 1978a; Perril et al., 1982).

A tática satélite dos anuros representa outro foco de interesse crescente para estudos, pois é mais conhecida neste grupo que em outros grupos de vertebrados (Waltz, 1982).

A família Hylidae é constituída por espécies que representam bons modelos para estudos sobre comportamento reprodutivo, pois apresenta grande amplitude de distribuição geográfica, estando relativamente bem estudada na América do Norte (e.g., Martof & Thompson, 1958; Littlejohn & Fouquette, 1960; Allan, 1973; Garton & Brandon, 1975; Awbrey,

1978; Fellers, 1979a, 1979b; Whitney, 1980; Gerhardt, 1982; Roble, 1985). Na América Central o estudo sobre comportamento reprodutivo dos Hilídeos tem se intensificado nos últimos anos (e.g., Pyburn, 1970; Miyamoto & Cane, 1980; Wells, 1980a; Kluge, 1981; Wells & Greer, 1981; Schwartz & Wells, 1983a, 1983b; Wells & Schwartz, 1984a, 1984b), o que possibilita a obtenção de dados comparativos entre estas regiões.

Espécies de Hilídeos são, geralmente, de fácil estudo, já que permitem a aproximação do observador sem apresentarem perturbações aparentes no seu comportamento e são facilmente encontradas.

Hyla minuta foi escolhida para o presente estudo, por ser facilmente encontrada, mesmo dentro de grandes centros urbanos, sendo abundante em áreas abertas e perturbadas pela ação humana. Além disso, H. minuta é uma espécie de extensa distribuição geográfica, ocorrendo do norte da América do Sul até o Uruguai e Misiones na Argentina, da costa atlântica aos territórios do leste boliviano (Lutz, 1973; Cei, 1980), o que possibilita estudos comparativos em diferentes populações.

Hyla minuta apresenta, ainda, cantos mais complexos do que habitualmente se observa entre anuros, o que a torna de interesse especial para estudos de comunicação acústica. Vários autores têm reconhecido esta complexidade (Barrio, 1967; Bokermann, 1967; Wells & Greer, 1981; Cardoso & Haddad, 1984; Cardoso, 1986), sendo que Bokermann (1967), ao estudar H. minuta em Campos do Jordão (SP), afirmou ser difícil encontrar duas vocalizações com seqüências semelhantes, mesmo que de um indivíduo. Cardoso & Haddad (1984) encontraram três tipos de notas dentro de um mesmo canto de H. minu-

ta, o que é uma ocorrência rara em Hilídeos, que geralmente apresentam uma ou duas notas dentro de um determinado canto. Cardoso & Haddad (1984) encontraram, ainda grande variabilidade nas vocalizações emitidas durante interações territoriais entre machos.

Os objetivos centrais do presente trabalho são os seguintes: 1 - estudar a comunicação sonora de H. minuta, para que uma compreensão básica dos códigos sonoros envolvidos seja possível; 2 - estudar o comportamento territorial de H. minuta, para que algumas das possíveis funções deste comportamento sejam estabelecidas; 3 - estudar as táticas reprodutivas alternativas de H. minuta, para que as estratégias reprodutivas dos machos cantor e satélite sejam compreendidas; 4 - estudar o sistema de acasalamento de H. minuta, para que os papéis reprodutivos desempenhados por machos e fêmeas sejam compreendidos; 5 - ajudar a estabelecer a posição sistemática da população de H. minuta de Campinas, através de experimentos de "playback" interpopulacionais.

Os termos vocalização, notas, canto e grito, que são usados no presente trabalho, são definidos como se segue.

Vocalização - qualquer tipo de emissão sonora produzida pelo aparelho vocal do animal. Os cantos, notas e gritos são categorias de vocalizações.

Notas - são as emissões sonoras que compõem o canto e o grito e que são caracterizadas por representarem unidades temporais discretas.

Canto - emissão sonora formada por uma ou mais notas estereog

tipadas. Quando formado por uma nota é chamado canto simples, quando formado por duas ou mais notas é chamado canto composto. Os cantos compostos de H. minuta são, de uma maneira geral, fáceis de serem reconhecidos uma vez que os intervalos entre os cantos são maiores que os intervalos entre as notas que formam um canto composto.

Grito - Emissão sonora formada por uma ou mais notas pouco estereotipadas.

No presente estudo é aceito o procedimento de Cochran (1955) que sinonimizou Hyla bivittata Boulenger, 1888 a Hyla minuta Peters, 1872, reconhecendo a existência das formas minuta e bivittata. Os exemplares da população aqui estudada correspondem à forma bivittata (Fig. 1), embora também ocorram, mais raramente, indivíduos com padrão intermediário entre estas duas formas.

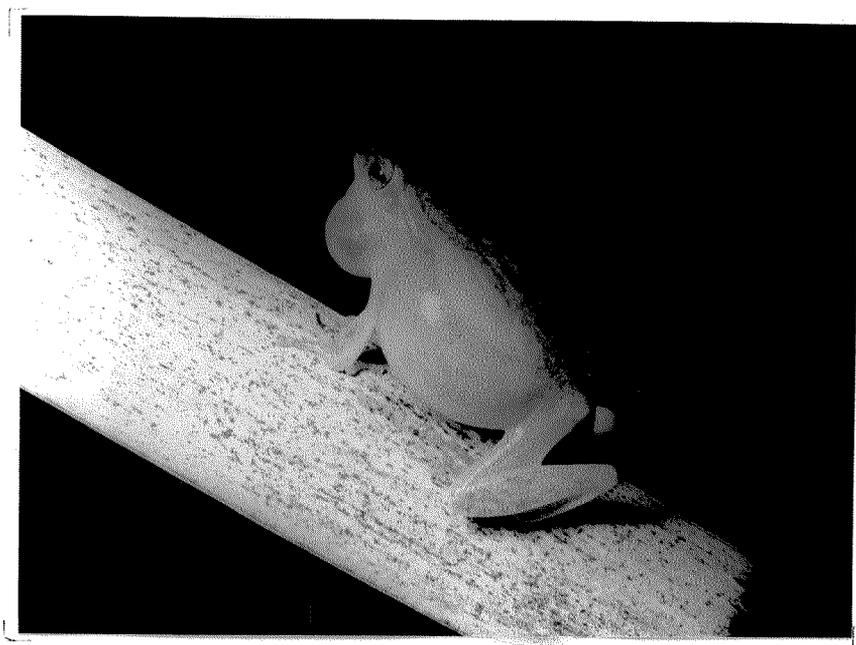


Figura 1 - Macho adulto de Hyla minuta no momento em que emi-  
tia cantos compostos, Fazenda Argentina, Campinas,  
SP (foto A. J. Cardoso).

## 2. LOCAIS DE ESTUDO

O presente estudo foi desenvolvido no distrito de Barão Geraldo, município de Campinas, Estado de São Paulo (aprox. 22º 48' S, 47º05' W, 650-700 m alt.).

Observações foram desenvolvidas em duas áreas, sendo uma delas localizada na Fazenda Argentina, a qual corresponde a uma lagoa de forma aproximadamente elíptica, medindo cerca de 32 m de comprimento, 16 m de largura (Figs. 2 e 17) e com profundidade máxima de 0,7 m durante a estação chuvosa. A lagoa, próxima à divisa da fazenda com o Parque Ecológico da Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), é alimentada por um regato e apresenta águas turvas. Nas partes rasas da lagoa ocorre grande acúmulo de algas e as margens estão recobertas, principalmente, por taboa (Typha domingensis Pers.). Em torno da lagoa predominam pastos para a criação de gado, sucedâneos da mata de planalto, outrora típica da região.

Durante o período de estudos, além de H. minuta, vocalizaram na lagoa da Fazenda Argentina Bufo paracnemis A. Lutz, Hyla albopunctata Spix, Hyla fuscomarginata A. Lutz, Hyla sanborni Schmidt, Leptodactylus fuscus (Schneider), Leptodactylus labyrinthicus (Spix), Leptodactylus cf. ocellatus (Linnaeus), Physalaemus cuvieri Fitzinger e Elachistocleis ovalis (Schneider).

A outra área de estudo está localizada dentro do Campus da Unicamp, próxima ao Instituto de Física e corresponde a uma cacimba com forma quase retangular, de aproximadamente 8 m de comprimento, 6 m de largura (Figs. 3 e 18), com 0,45 m de profundidade máxima durante a estação chuvosa. A ca

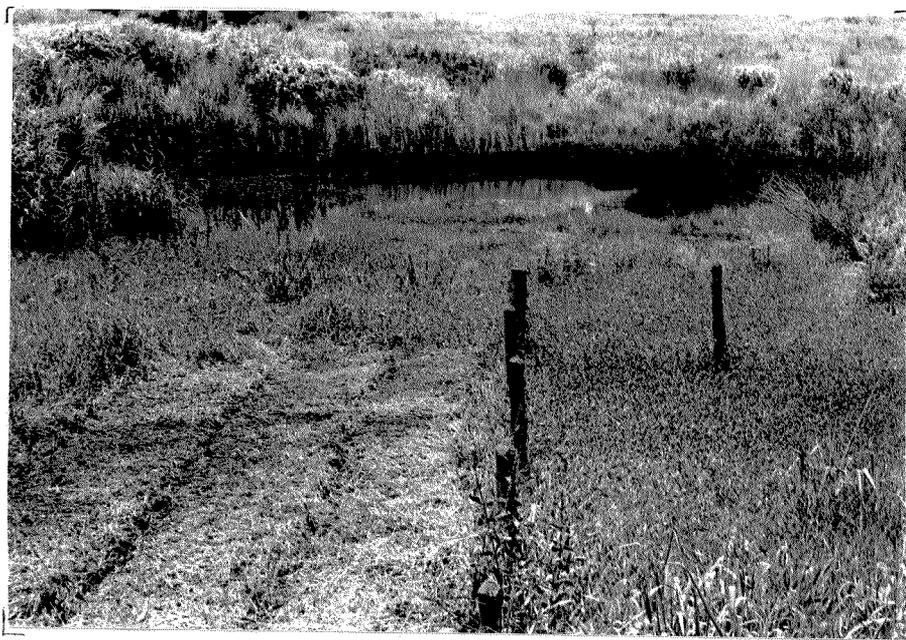


Figura 2 - Lagoa da Fazenda Argentina (Foto J. P. Pombal Jr.)



Figura 3 - Cacimba da Unicamp. Ao fundo os prédios dos Insti  
tutos de física e Matemática.

cimba está escavada sobre uma mina d'água que pode secar totalmente no fim da estação seca (agosto e setembro). A água da cacimba é transparente e as margens apresentam pouca cobertura vegetal, sendo a gramínea Melinis minutiflora Beauv. (capim-gordura) a cobertura mais abundante.

Durante o período de estudos, além de H. minuta, vocalizaram na cacimba da Unicamp Hyla albopunctata, Hyla fuscovaria A. Lutz, Leptodactylus furnarius Sazima & Bokermann, Leptodactylus fuscus e Physalaemus cuvieri.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Observações naturalísticas

As observações naturalísticas foram conduzidas entre maio de 1984 e maio de 1985, com um período de três meses (fevereiro a abril de 1984) de observações preliminares para a escolha de áreas e metodologia adequadas. Foram realizadas visitas semanais regulares a cada local e visitas adicionais para a observação da influência de fatores abióticos, como chuvas, frio e calor, sobre o comportamento dos animais.

As observações eram iniciadas pouco antes do pôr do sol, horário em que os machos de H. minuta iniciavam a atividade de vocalização mais intensa, e prosseguiam até o momento em que os machos paravam de vocalizar. Para a visualização dos animais, foram utilizadas lanternas manuais a pilha, de luz branca fraca ou cobertas com papel celofane vermelho, que aparentemente pouco perturbam o comportamento dos indivíduos assim iluminados.

A cada noite de observação, as temperaturas do ar e da água foram tomadas de hora em hora, com termômetro de mercúrio com precisão de 0,5°C. Dados sobre precipitação chuvosa foram obtidos na seção de Climatologia Agrícola (estação de Campinas) do Instituto Agrônomo de Campinas. Também foram anotadas as quantidades de machos cantando, machos satélites e fêmeas. Foram medidas as distâncias mínimas entre machos cantores e as distâncias entre machos cantores e machos satélites, nos horários de maior atividade do coro.

Para a análise das proporções sexuais, o período de amostragem considerado mais realístico foi o pico de a

tividade em cada noite e os machos considerados sexualmente ativos foram tanto os cantores quanto os satélites.

Machos e fêmeas em amplexo, machos cantores que não obtiveram fêmeas e machos satélites, foram medidos em comprimento total, com um paquímetro com precisão de 0,1 mm; para a tomada das medidas os indivíduos foram esticados.

Desovas foram obtidas através da manutenção de casais em aqua-terrários de 20 cm de comprimento, 15 cm de largura e 12 cm de altura. As fêmeas desovavam na noite da captura e os casais eram devolvidos ao campo na noite seguinte a da captura. Algumas desovas foram fixadas em formalina 5% e os ovos foram contados. As fêmeas que desovaram foram colocadas contra a luz e seus ventres observados para a confirmação de que toda a desova havia sido depositada (os óvulos podem ser vistos pela translucidez da parede abdominal).

Machos foram marcados no dorso pela técnica de marcação a frio, onde são utilizados marcadores de cobre que após ficarem em contato com gelo seco são comprimidos contra a pele do anuro (Daugherty, 1976). Este tipo de marcação é conveniente porque dispensa a necessidade de manipulação para o reconhecimento do indivíduo, durante as observações de comportamento. Fêmeas foram marcadas através da técnica de amputação de artelhos (Martof, 1953), possibilitando observar o intervalo de tempo entre as diferentes oviposturas feitas por uma mesma fêmea.

Uma hora após o pôr do sol, quando os machos já estavam estabelecidos nos seus sítios de canto, estes locais foram marcados com fita plástica, os machos foram observados de hora em hora e os deslocamentos no ambiente foram anotados.

Foram feitas observações sobre comportamento

nos diferentes contextos de interações sociais, tais como territorialidade (intra e interespecífica), comportamento sa télite, comportamento de machos cantores, comportamento de fêmeas e comportamento de casais.

A função e o respectivo grau atribuído aos diferentes tipos de vocalizações de H. minuta, foram baseados em experimentos, onde foram testados tipos comuns de cantos, e em observações na natureza. Para cantos mais raros, foram inferidos a função e o grau, com base no que já era conhecido sobre os tipos mais comuns de cantos.

### 3.2 Experimentos

Os experimentos foram realizados entre maio de 1984 e maio de 1985. Os experimentos interferiam com as observações naturalísticas e, por isso, foi necessária a escolha de noites exclusivas para cada tipo de atividade de pesquisa (naturalística vs. experimental).

#### 3.2.1. Experimentos de "playback" interpopulacionais com machos

Foram feitos experimentos no campo para se observar os tipos de respostas apresentadas por machos de H. minuta de Campinas (SP) aos cantos de H. minuta de Nova Friburgo, Estado do Rio de Janeiro (localidade tipo da espécie), de Chapada dos Guimarães, Estado de Mato Grosso (localidade tipo de Hyla velata Cope, atualmente sinonimizada a H. minuta e de Lages, Estado de Santa Catarina (localidade tipo de Hyla bivittata, também sinonimizada a H. minuta). Os cantos de machos destas populações foram gravados com aparelho Uher

4000 Report Monitor e microfone Uher M538.

Dois minutos de séries típicas de cantos de ca da população foram copiadas em "fita cassete" com um aparelho CCE Stereo Cassete Tape Deck CD-500. Da população de Chapada dos Guimarães, além dos cantos normais, foram copiadas seqüências de gritos emitidos durante a agressão física entre dois machos.

A apresentação das vocalizações para a população de Campinas foi feita em aparelho National Panasonic RX-5030 "4-Speaker System" com nível de  $95 \pm 2$  dB a 1 m de distância (medido com aparelho Negra E e microfone Sennheiser MKH 816) e as respostas dos machos foram observadas logo após a apresentação destes estímulos acústicos.

### 3.2.2 - Experimentos de "playback" com fêmeas ovuladas

As fêmeas a serem testadas foram coletadas em amplexo nas duas áreas de estudo, foram separadas dos machos e transportadas em sacos plásticos úmidos e com ramos de vegetais, até o laboratório. Dentre as fêmeas testadas, algumas não respondiam aos estímulos, fugindo constantemente, sendo consideradas estressadas e, portanto, inúteis ao experimento. Fêmeas ovuladas que não estivessem em amplexo não foram utilizadas, pois mostravam-se pouco responsivas aos experimentos.

As fêmeas foram testadas em uma câmara adaptada do modelo Schmidt (1971). A câmara apresentava formato retangular, com o chão de madeira e três paredes feitas com bandejas de ovos. Estas bandejas, por serem feitas de papelão e a apresentarem superfície irregular, absorvem bem o som e evitam excesso de reverberações que prejudicam a localização, pelas fêmeas, da fonte emissora do estímulo sonoro. A câmara a-

presentava 85 cm de comprimento, 30 cm de altura e 45 cm de largura. Faltava uma parede de 45 X 30 cm, onde era encaixado um aparelho National Panasonic RX-5030 "4-Speaker System", que emitia os estímulos (gravações de cantos de machos co-específicos). Os alto-falantes do aparelho eram separados por 30cm. Uma lanterna de luz vermelha iluminava a câmara e os alto-falantes, para que o comportamento das fêmeas pudesse ser observado, já que os experimentos sempre foram conduzidos à noite. A luz vermelha tem sido usada com freqüência nesses experimentos (e.g., Awbrey, 1968; Picker, 1980; Schwartz & Wells, 1983a, 1984a) e aparentemente, pouco altera o comportamento das fêmeas.

#### 3.2.2.1. Experimentos de "playback" intrapopulacionais com fêmeas

Foram realizados quatro diferentes experimentos de discriminação, que consistem em se apresentar simultaneamente dois estímulos acústicos diferentes às fêmeas e observar se existe preferência por um deles (Oldham & Gerhardt, 1975; Gerhardt, 1981a, 1981b, 1982; Schneider, 1982; Schwartz & Wells, 1983a). Para a montagem da fita de experimentos foram gravados os cantos de machos isolados, na região de Campinas (SP), com aparelho Uher 4000 Report Monitor, com microfone Uher M538 e fita a 19 cm/s.

No laboratório, foram selecionados três tipos de cantos com base na qualidade de gravação e composição de notas, para serem usados como estímulos. A identificação do tipo de canto foi feita com base na composição de notas, seguindo a nomenclatura usada por Cardoso & Haddad (1984). Os cantos selecionados foram dos tipos **A**, **ABCC** e **BBB** (notas B longas)

(Figs. 5a, 7 e 10, respectivamente). Cada canto selecionado foi copiado 15 vezes. Para as cópias foram utilizados um aparelho Uher 4000 Report IC e um aparelho Nagra III. A fita copiada foi seccionada nos intervalos entre os cantos, sendo inserida uma fita líder (não magnetizada) de comprimento correspondente a 7 s (133 cm) em cada intervalo (embora sejam variáveis, freqüentemente os espaçamentos dos cantos, na natureza, estão entre 5 e 8 s e assim foi escolhido o intervalo de 7 s).

Foi montada uma fita cassete contendo quatro estímulos. A escolha dos cantos para serem usados como estímulos foi baseada nas suas características funcionais e de abundância. Os quatro estímulos foram os seguintes. 1 - Três cantos **ABCC** contra um canto **ABCC**, alternados, ou seja, um dos canais do aparelho emitia três cantos seguidos **ABCC** e, em seguida, o outro canal emitia um canto **ABCC** (ambos os canais emitiam em níveis de  $102 \pm 1$  dB a 1 m de distância); este experimento simulava dois machos cantando sendo um deles três vezes mais ativo que o outro. 2 - Um canto **ABCC** contra um canto **A**, alternados (ambos os canais emitiam em níveis de  $101 \pm 2$  dB a 1 m de distância); este experimento simulava dois machos cantando, sendo que um deles emitia cantos compostos e o outro cantos simples. 3 - Um canto **BBB** (notas **B** longas) contra um canto **ABCC**, alternados (ambos os casais emitiam em níveis de  $100 \pm 3$  dB); este experimento simulava dois machos cantando, sendo que um deles apresentava cantos menos agressivos (**ABCC**). 4 - Um dos canais emitia um canto líder **ABCC** e outro canal emitia um canto seguidor **ABCC** (ambos os canais emitiam em níveis de  $93 \pm 2$  dB), sendo que a nota **A** do canto seguidor caía entre as duas notas **C** do líder, havendo sobreposição de cantos, mas não de notas (Fig. 15).

Para a montagem da fita cassete de estímulos foram usados um aparelho CCE Stereo Cassete Tape Deck CD-500 e um equalizador Micrologic de um terço de oitava, modelo MZ-1. Cada sessão experimental durava no máximo 10 minutos, se não houvesse escolha da fêmea por um dos cantos neste período, passava-se para o próximo experimento. A apresentação dos diferentes estímulos acústicos foi ao acaso e em cada sessão uma única fêmea foi testada.

A fêmea a ser testada era solta no meio da câmara a 80 cm dos alto-falantes. Uma escolha foi considerada realizada quando a fêmea orientava a cabeça na direção de um e depois de outro alto-falante, caminhava e/ou dava pequenos saltos em direção a um deles e finalmente tocava o alto-falante escolhido (as vezes subindo nele). Quando a fêmea saltava diretamente para o alto-falante a escolha era desconsiderada, pois este comportamento foi característico de fêmeas estressadas, que saltavam pela câmara, tentando fugir. Fêmeas indecisas, que ficavam entre os dois alto-falantes, também foram desconsideradas.

Cada fêmea passou uma única vez pelos quatro tipos de experimentos e, na mesma noite ou na noite seguinte, foi solta no local onde havia sido capturada. Todos os níveis dos estímulos foram obtidos com um aparelho Nagra E e microfone Sennheiser MKH 816.

#### 3.2.2.2. Experimentos de "playback" interpopulacionais com fêmeas

Foram testados os cantos de H. minuta de Nova Friburgo (RJ); Chapada dos Guimarães (MT) e Lages (SC), quanto à sua atividade para fêmeas de campinas (SP). Com o canto

de cada uma das três populações, foi realizado um experimento de atração simples, que consiste em apresentar um único tipo de estímulo acústico e observar se a fêmea é atraída até a fonte emissora (o alto-falante). A atratividade foi considerada positiva se durante os quatro minutos de duração do experimento a fêmea se aproximasse do alto-falante, andando e/ou dando pequenos saltos e fizesse contato físico com ele. Fêmeas estressadas foram desconsideradas. Os estímulos acústicos e níveis usados foram os mesmos dos experimentos interpopulacionais para machos, exceto os gritos de agressão física entre machos de Chapada dos Guimarães, que não foram usados para os experimentos com fêmeas.

### 3.2.3. Experimentos de soltura de fêmeas capturadas em amplexo

Casais capturados na cacimba da Unicamp foram separados, os machos foram soltos no local da captura e após alguns segundos voltaram a cantar. As fêmeas foram soltas em outro ponto qualquer da cacimba, próximas a outros machos cantores. Foi testado se a fêmea entrava em amplexo com outro macho ou se voltava para o macho do qual havia sido separada.

### 3.2.4. Experimentos de soltura de fêmeas próximas a duplas de "macho dominante-macho satélite"

Fêmeas capturadas em amplexo foram separadas dos machos, acomodadas em sacos plásticos umedecidos, contendo ramos de vegetais e foram mantidas em laboratório a 05°C (dentro de refrigerador), por um ou dois dias. Este procedimento tem sido utilizado em outras espécies do gênero Hyla (Ehret & Gerhardt, 1980; Gerhardt, 1981a, 1981b; Forester & Czarnowsky, 1985) e parece não alterar substancialmente o comportamento re

produtivo da fêmea, já que seu metabolismo é reduzido durante este período. Este procedimento se faz necessário porque se a fêmea for utilizada na mesma noite de sua captura, o experimento realizado será o da seção 3.2.3. e se for mantida à temperatura ambiente ela irá desovar, mesmo que esteja sozinha (observações pessoais).

Estas fêmeas foram soltas entre 30 a 50 cm da dupla "dominante-satélite", num ponto eqüidistante aos dois machos. Foram anotados os sucessos de acasalamento para as estratégias dominante e satélite.

### 3.3. Métodos de análise acústica

Seis machos foram gravados de hora em hora, por intervalos de 10 minutos, desde o momento em que começaram a cantar até o fim desta atividade. Para estas gravações foi usado um aparelho Aiko ATPR-420 (gravador cassete). As fitas cassete foram analisadas no laboratório, sendo verificado os tipos de cantos emitidos e sendo medidos os espaçamentos entre os cantos e o número de cantos emitidos por unidade de tempo.

Para a determinação dos níveis de emissão dos cantos, machos foram gravados com um aparelho Nagra E e microfone Sennheiser MKH 816. Foram feitas gravações de frente (microfone apontado para o focinho em ângulo de aproximadamente 20°, a 1 m de distância) e de lado (microfone apontado para um dos flancos em ângulo de aproximadamente 20°, a 1 m de distância).

Para as análises sonográficas os machos foram gravados com aparelho Uher 4000 Report Monitor, com microfone Uher M538, com fita a 19 cm/s. Os sonogramas foram analisados na faixa de 300 Hz em aparelho Voice Identification Inc. Serie 700.

### 3.4. Análise estatística

Para as análises de correlação foi utilizado o método não paramétrico de "bootstrap" (Diaconis & Efron, 1983; Chaves-Neto, 1985). Para comparações simples de médias, foi utilizado o teste t (Sokal & Rohlf, 1969; Vieira, 1981).

#### 4. RESULTADOS

##### 4.1. Ambientes utilizados por adultos e fatores abióticos

Durante os períodos claros do dia os machos se abrigavam em touceiras (geralmente gramíneas) que ocorriam ao lado ou até 50m dos corpos d'água. Embora os machos não tenham sido vistos durante o dia, a presença deles nestes locais foi percebida pelas vocalizações esporádicas de cantos do tipo A longo (veja a seção 4.2.1. e Fig. 5b), emitidas durante as horas claras do dia.

Os machos se estabeleciam nos sítios de canto a partir do pôr do sol, até uma ou uma hora e meia após este período. Os machos que durante o dia se abrigavam ao lado do corpo d'água se estabeleciam antes dos machos que estavam mais afastados. Os machos que estavam muito afastados (entre 30 a 50m) não conseguiam atingir os sítios de canto em uma única noite, ficando afastados da água até o final da atividade de vocalização. Os sítios de canto eram atingidos através de deslocamentos pelo solo, vegetação ou água.

Os tipos de sítios de canto variaram de acordo com o ambiente, em especial de acordo com a disponibilidade de poleiros, isto é, ramos ou talos onde o animal se apoiava. Assim, na Fazenda Argentina, onde havia vegetação abundante, os machos sempre cantavam empoleirados, tanto em ramos das margens, como ramos que emergiam na superfície da lagoa, entre 0,2 e aproximadamente 2,0m de altura em relação à superfície da água. Na cacimba da Unicamp a vegetação não era abundante e os machos podiam vocalizar tanto no chão, como empoleirados em ramos das margens ou ramos emergentes da água, desde a superfície até aproximadamente 1,0m de altura. No en-

tanto, não pode ser desprezada a influência da densidade de machos na ocupação do ambiente (veja a seção 4.3.1.).

Não foi obtido nenhum dado a respeito dos abrigos diurnos das fêmeas e nem dos ambientes por elas utilizados durante as noites em que não se reproduziram.

Nas noites em que as fêmeas se reproduziram, elas foram vistas surgindo da vegetação circundante aos corpos d'água, entre uma e quatro horas após o pôr do sol, parecendo haver uma concentração entre uma e duas horas após o pôr do sol (período este que coincide com a maior atividade de vocalização dos machos). As fêmeas ficavam empoleiradas em ramos próximos aos machos, ou ficavam mergulhadas na água, com a cabeça para fora, apoiando os membros em algum ramo submerso. Na cacimba da Unicamp foram vistas fêmeas sobre os solos da margem.

Alguns fatores abióticos aparentemente afetaram a reprodução de H. minuta, tais como a temperatura do ar, chuva, vento, luminosidade da lua, fogo e trovão.

Na lagoa da Fazenda Argentina, H. minuta esteve ativa durante todos os meses estudados, enquanto na cacimba da Unicamp esteve ativa em todos os meses menos outubro de 1984, quando a cacimba secou devido à estiagem prolongada (fig. 4). Esta figura mostra as relações entre número de indivíduos em atividade reprodutiva (machos cantores, satélites e fêmeas) e dois fatores abióticos importantes (temperatura e precipitação chuvosa).

Houve um período prolongado de pouca precipitação chuvosa a partir de 20 de maio de 1984 até o começo de agosto de 1984. Neste período foi havendo uma queda na ativida

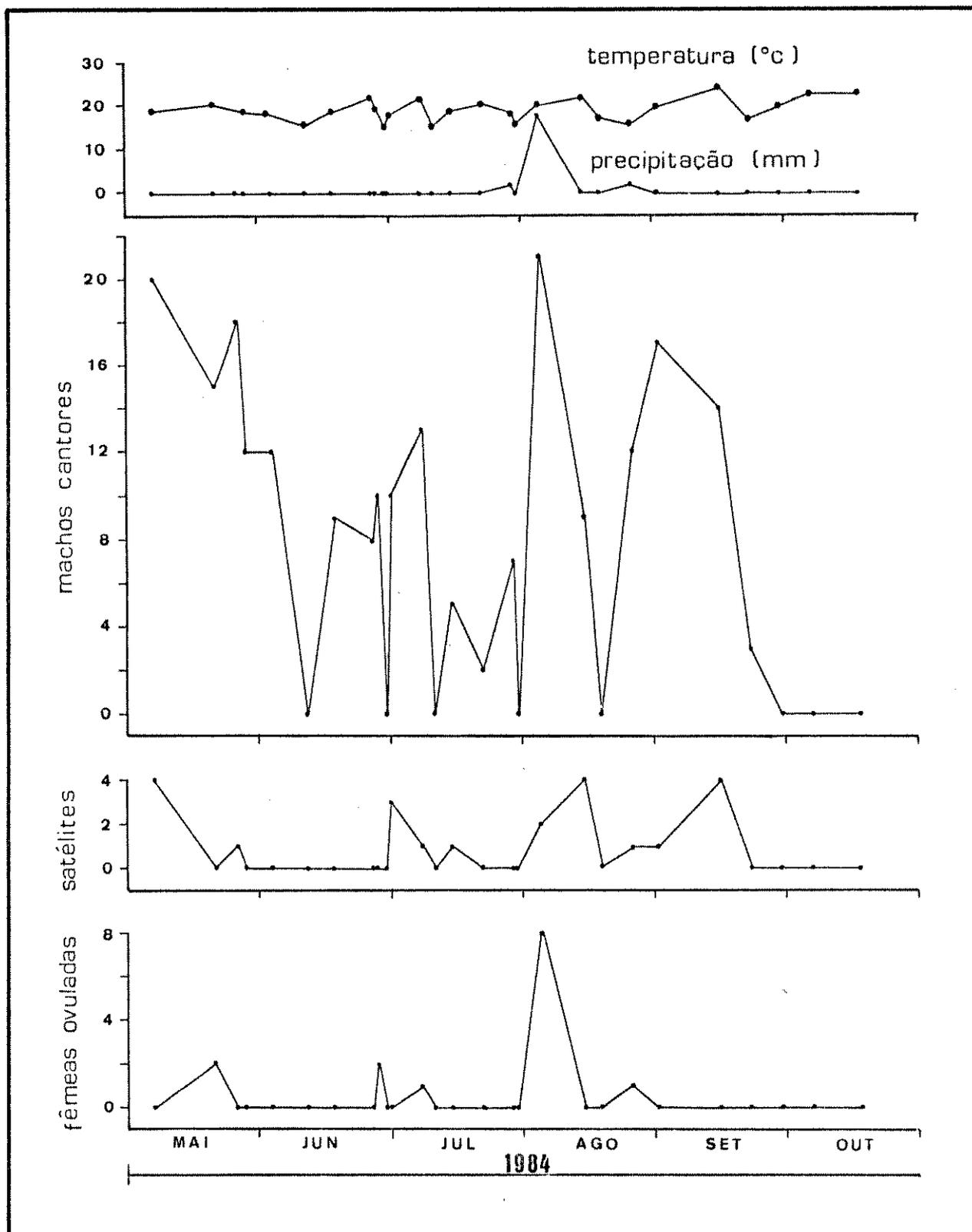


Figura 4 - Número das três categorias de indivíduos adultos de *Hyla minuta* (machos cantores, machos satélites e fêmeas) na cacimba da Unicamp e sua relação com a temperatura e a precipitação chuvosa. A precipitação corresponde ao total diário, a temperatura foi tomada no local de estudo durante o pôr do sol. Cada ponto nos gráficos indica o dia de amostragens.

CONTINUA (página 25)



de reprodutiva de H. minuta. Quando caíram as chuvas mais fortes, no começo de agosto de 1984, houve um pico no número de machos cantores e fêmeas ovuladas. Durante os meses mais chuvosos e quentes (dezembro, janeiro, fevereiro e março) houve menor oscilação no número de indivíduos em atividade reprodutiva. É importante ressaltar, no entanto, que os gráficos da figura 4 correspondem a observações geralmente semanais e não diárias e que podem haver variações entre os pontos de observação.

Durante as garoas ou logo após as grandes chuvas, os machos cantavam em ritmo mais acelerado e lutavam por território com maior frequência. Durante as grandes chuvas os machos geralmente paravam de cantar e pareciam incomodados com o impacto das gotas d'água. Nos dias nublados os machos iniciavam a atividade de vocalização mais cedo que o habitual.

É interessante notar que durante os meses mais frios (junho, julho e agosto) quando a temperatura esteve próxima a 15°C, durante o pôr do sol, H. minuta não apresentou a atividade reprodutiva (Fig. 4). Nestes dias os machos emitiam cantos (do tipo A longo) a partir dos abrigos diurnos, mas logo a seguir paravam de cantar, permanecendo nos abrigos. No entanto, se a temperatura do ar durante o pôr do sol fosse maior que 15°C e caísse para 15°C, ou menos, após este período, os machos iniciavam a atividade de vocalização e permaneciam cantando até umas 3 ou 4 horas após o pôr do sol.

No dia 25 de agosto de 1984, a temperatura esteve próxima a 15°C e mesmo assim os machos cantores, satélites e fêmeas, estavam em atividade reprodutiva, o que poderia estar relacionado à garoa que caía naquela noite (Fig. 4).

No dia 22 de dezembro de 1984 a temperatura esteve elevada e mesmo com a disponibilidade de água na cacimba

não houve atividade reprodutiva. Neste caso, os ventos fortes na ocasião podem ter causado a ausência desta atividade.

Em ocasiões de lua clara e de ventos fortes, os machos reduziam o ritmo de canto e cantavam em sítios mais baixos e escondidos, dentro de touceiras de vegetais, o que reduzia a probabilidade de lutas territoriais.

Na Fazenda Argentina, duas queimadas (26/10/1984 e 01/11/84) destruíram aproximadamente 70% da vegetação circundante à lagoa, que servia de abrigo para machos de H. minuta. Como conseqüência, o número de machos cantores, que era de 12 antes do fogo, baixou para dois. O número de 12 machos cantores foi atingido novamente após 50 dias (16/12/1984).

## 4.2. Vocalizações

### 4.2.1. Características físicas

Os cantos simples de H. minuta são comumente constituídos por uma nota do tipo **A** (Fig. 5a), ao passo que cantos compostos comumente contêm três tipos de notas (exemplo, Fig. 6), sendo que geralmente a nota **A** é introdutória e as notas **B** e **C** são secundárias na seqüência.

A nota do tipo **B** apresenta estrutura modulada sem pulsos, sendo mais variável em duração (30 a 160 ms) e forma (Figs. 6 a 10) que as notas **A** (130 a 200 ms) e **C** (30 a 50 ms). Notas **B** com duração entre 80 a 160 ms (Fig. 10) foram mais raras, sendo denominadas notas **B** longas. Da mesma forma, notas **A** com aproximadamente 200 ms (Fig. 5b), que apresentavam pulsos mais espaçados do que é comum para notas **A** de menor duração (Fig. 5a), foram denominadas notas **A** longas.

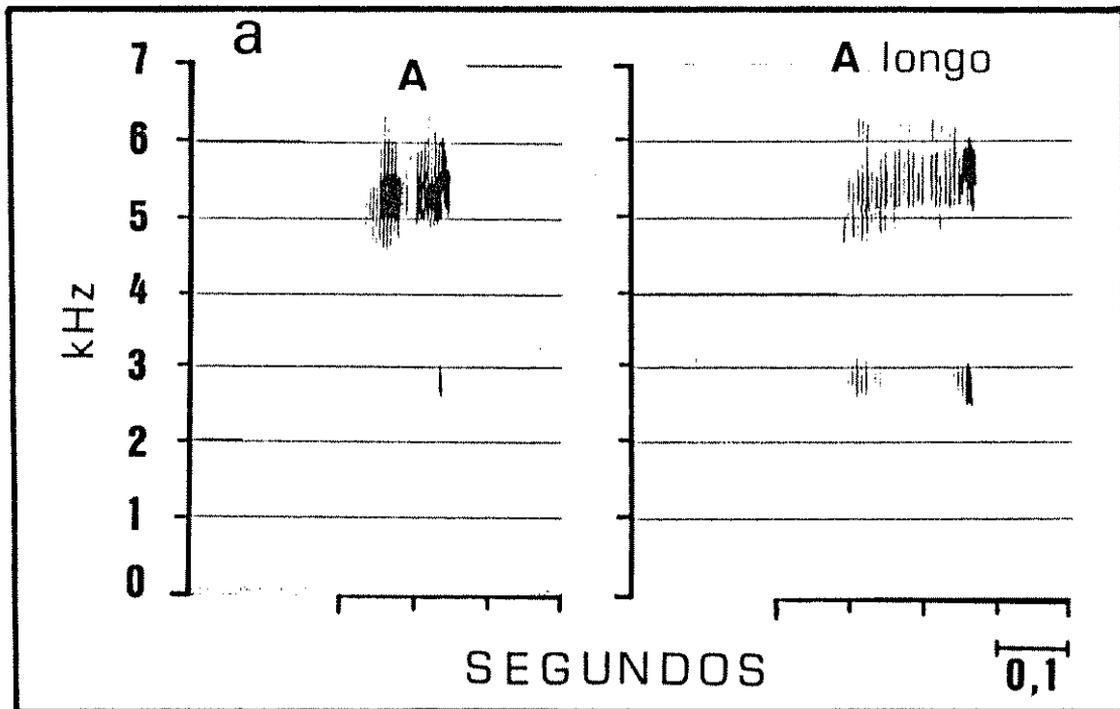


Figura 5 - Sonogramas de cantos simples de Hyla minuta:

a) canto do tipo **A** (temp. ar = 20°C, temp. água=23°C)

b) canto do tipo **A longo** (temp. ar=22°C, temp. água=24°C)

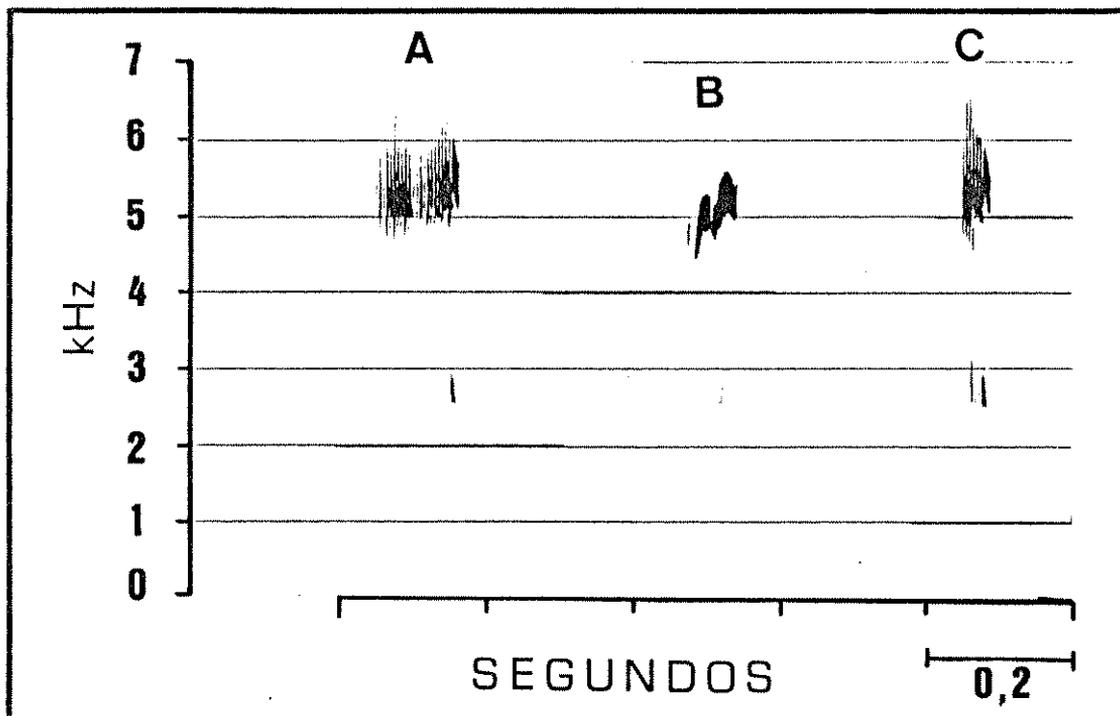


Figura 6 - Sonograma do canto composto de Hyla minuta, do tipo

ABC. Temp. ar = 20°C, temp. água = 23°C.

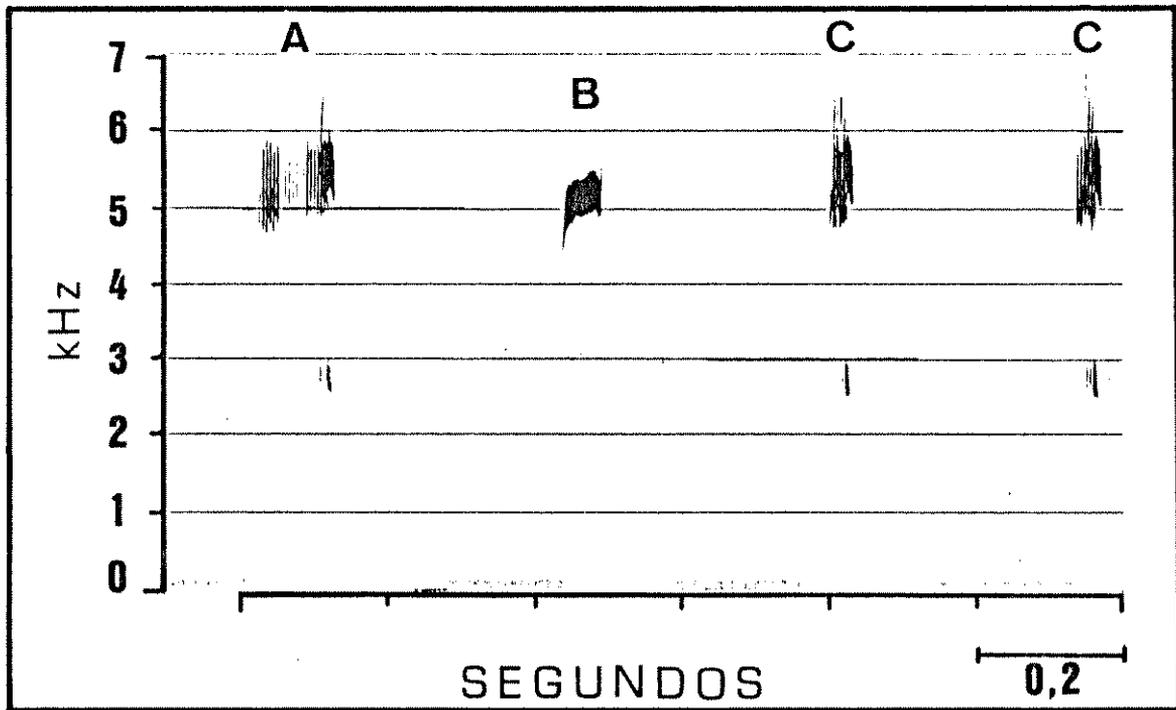


Figura 7 - Sonograma do canto composto de *Hyla minuta*, do tipo ABCC. Temp. ar = 20°C, temp. água = 23°C

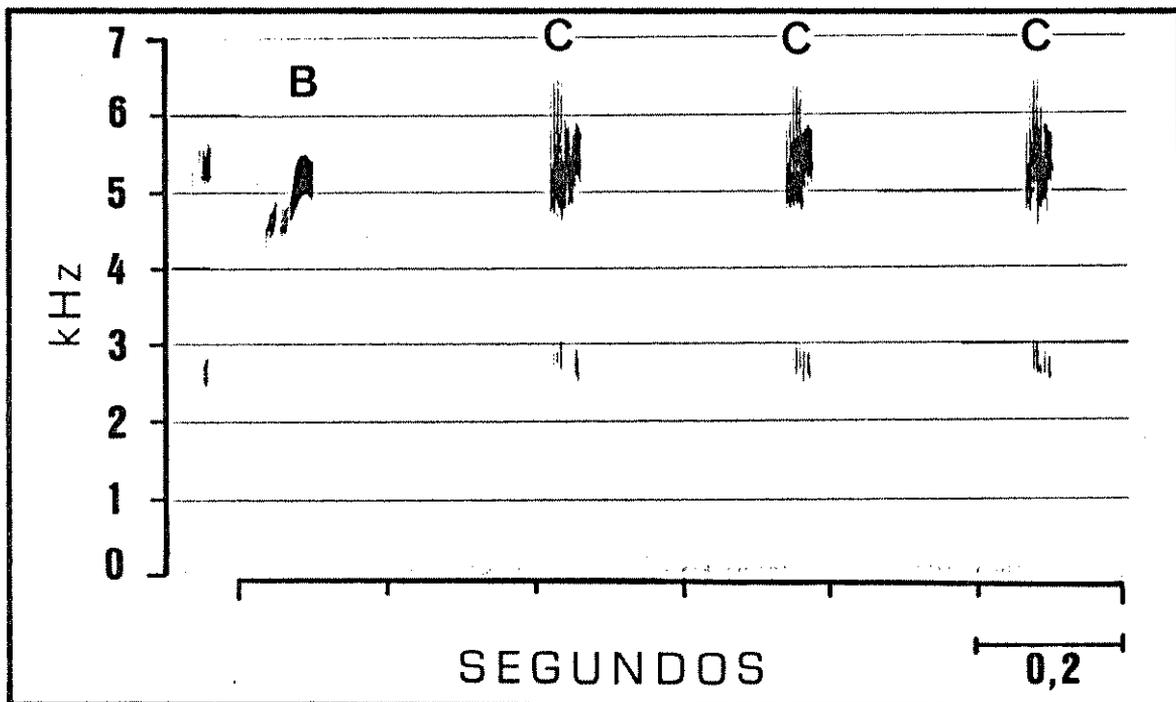
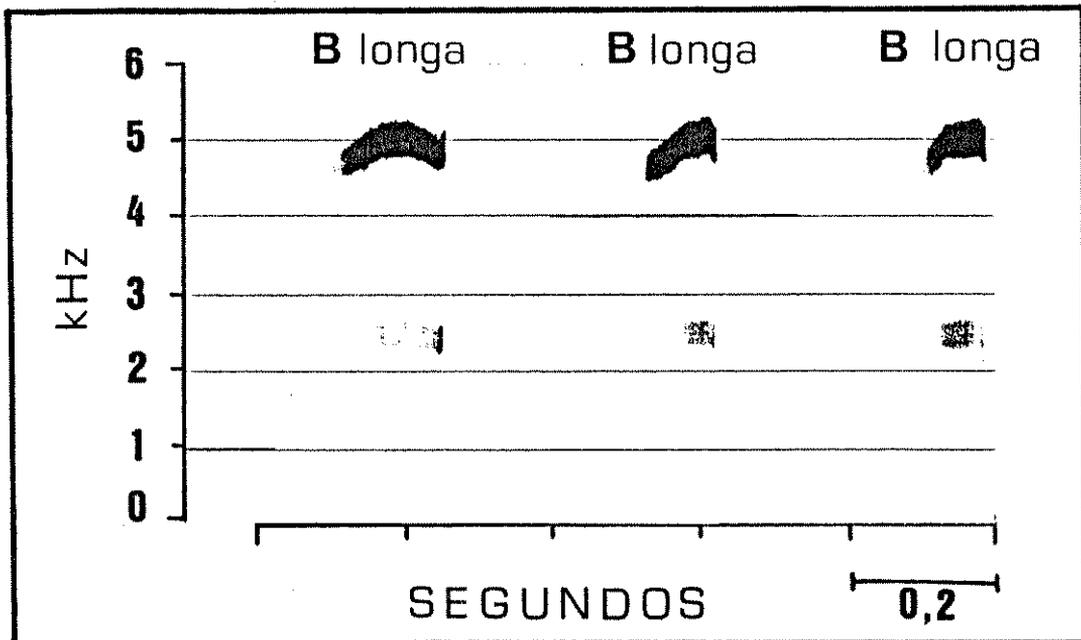
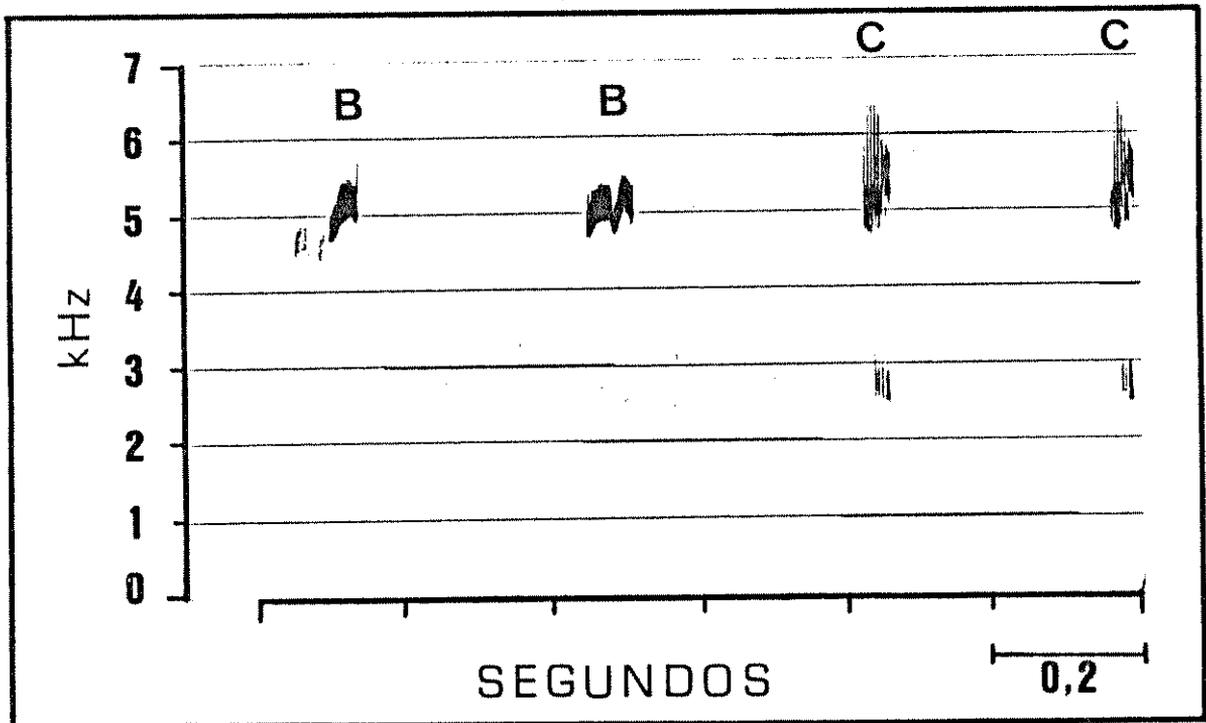


Figura 8 - Sonograma do canto composto de *Hyla minuta*, do tipo BCCC. Temp. ar = 20°C, temp. água = 23°C



As notas **A** e **C** apresentam estrutura formada por pulsos (talvez pseudo-pulsos), sendo que a nota **C** corresponde à parte final da nota **A** (compare as duas na Fig. 6). Na parte final das notas **A** e **C** existe uma estrutura formada aparentemente pela fusão de pulsos, que se apresenta ao ouvido humano como um som puro. As duas notas apresentam fundamental fraco, entre aproximadamente 2,3 e 3,4 kHz e um harmônico (H2) de maior intensidade (resultado da ressonância na cavidade bucal ou saco vocal dos machos) entre 4,6 e 6,8 kHz. A nota **B** apresenta um fundamental entre 2,2 e 2,7 kHz, um harmônico (H2) de maior intensidade entre 4,4 e 5,4 kHz, podendo ocorrer um harmônico de terceira ordem (H3), quase imperceptível, entre 6,6 e 8,1 kHz aproximadamente.

As intensidades destes três tipos de notas (**A**, **B** e **C**) são apresentadas na tabela 1, para machos gravados de frente e de lado.

Outros tipos de notas foram observados mais raramente tais como as notas que compõem os gritos emitidos durante a agressão física entre machos (Fig. 11). Estas notas apresentaram transições bruscas entre estruturas multipulsionadas e estruturas com modulações de frequência e sem pulsos; a duração varia entre 170 e 450 ms aproximadamente; o fundamental está entre 2,1 e 2,9 kHz. Além desta estrutura, existe um harmônico (H2) mais intenso, que está entre 4,2 e 5,8 kHz.

Das notas analisadas em sonógrafo, as de agressão física foram as mais variáveis, apresentando variações consideráveis na duração, frequência, forma e composição estrutural.

Machos de H. minuta emitiam gritos de agonia

Tabela 1 - Níveis de emissões das notas A, B e C em dB (decibéis), medidos de frente e de lado a um metro de distância dos machos de Hyla minuta.

Nota	De frente			De lado		
	$\bar{X}$	S	n	$\bar{X}$	S	n
A	100,38 (94-106)	3,58	83	95,29 (93-99)	2,02	51
B	101,07 (95-105)	3,27	14	92,00 (90-95)	2,37	6
C	99,08 (93-106)	4,15	37	95,92 (93-98)	1,98	12

$\bar{X}$  = média aritmética

S = desvio padrão

n = número de notas medidas

Os dados entre parênteses correspondem às amplitudes de variação

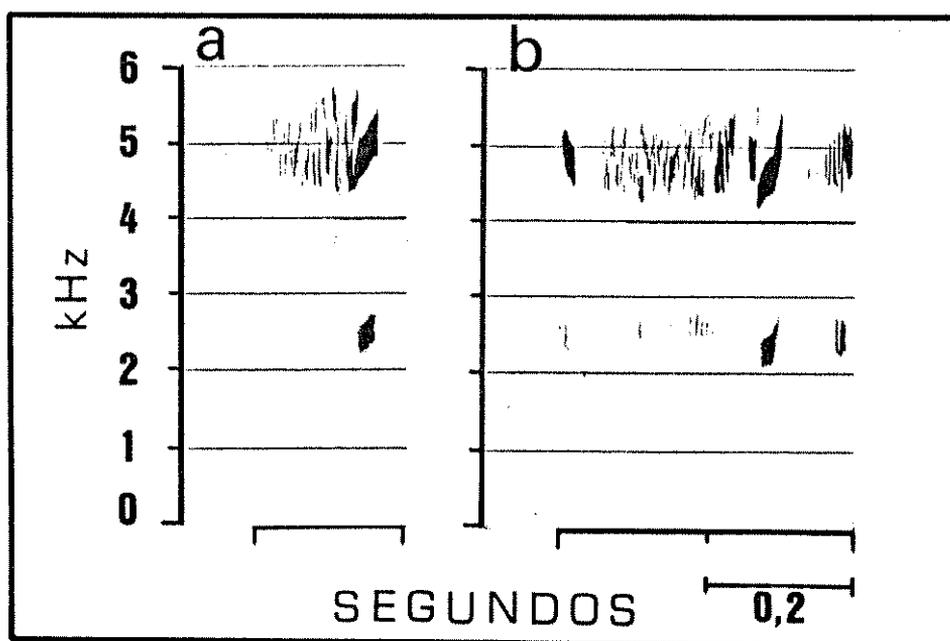


Figura 11 - Sonograma de dois gritos (a, b) de H. minuta, emitidos durante a agressão física entre machos. Temp. ar = 17°C, temp. água = 23°C.

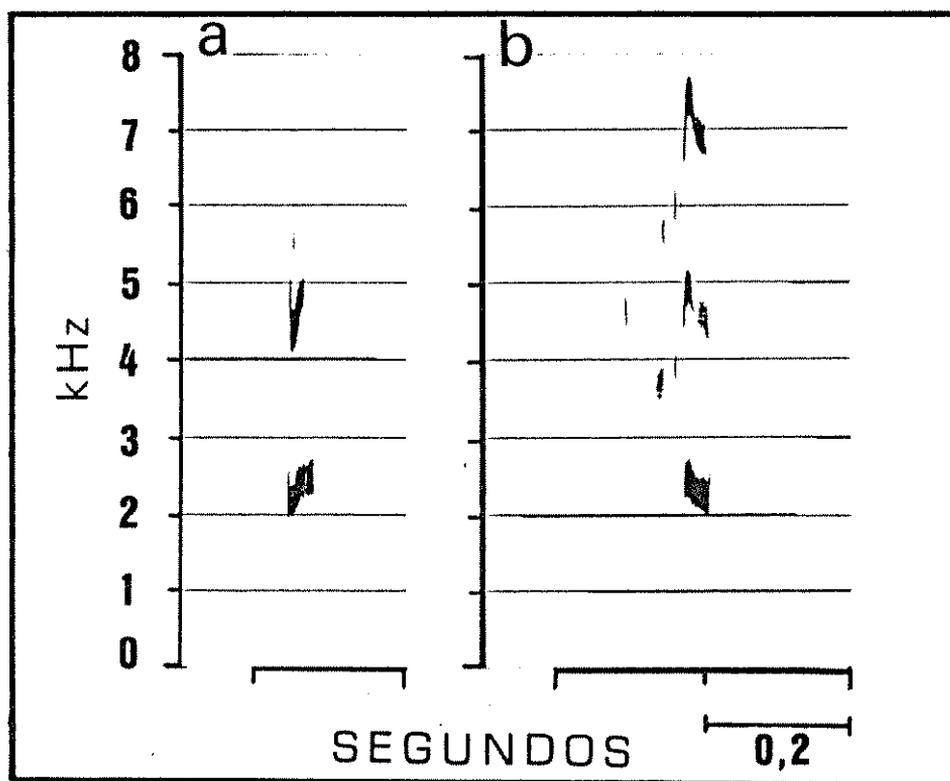


Figura 12 - Sonograma de dois gritos de agonia (a, b) de H. minuta, emitidos quando os machos foram capturados pelo observador. Note as variações no número de harmônicos e na modulação de freqüência. Temp.ar= 22°C, temp. água = 27°C.

("distress call") (cf. Bogert, 1960) quando atacados por serpentes, quando capturados rudemente pelo observador e durante interação agonística com espécies maiores. A figura 12 mostra duas destas vocalizações, a primeira (Fig. 12a) apresenta um fundamental entre aproximadamente 2,0 e 2,7 kHz e um harmônico (H2) entre 4,0 e 5,4 kHz; não apresenta pulsos, mas modulação de frequência ascendente. A segunda (Fig. 12b) apresenta o fundamental e o primeiro harmônico (H2) com frequências semelhantes às da primeira vocalização, além de um segundo harmônico (H3) entre aproximadamente 6,3 e 7,7 kHz; estas estruturas não apresentam pulsos, mas modulações de frequência descendente. Assim, os gritos de agonia também foram variáveis, embora menos que as vocalizações de agressão física.

Durante um encontro incidental de duas fêmeas, na câmara de experimentos de "playback", foram emitidas vocalizações (não gravadas) que ao ouvido pareceram variáveis em frequência e de baixa intensidade.

#### 4.2.2. Tipos e funções das vocalizações

A tabela 2 apresenta os tipos de vocalizações de H. minuta que foram observadas durante o período de estudos. As funções e graus atribuídos a essas vocalizações são discutidos na seção 5.2.2. É necessário ressaltar que os tipos de vocalizações, listados nesta tabela, devem representar uma subestimativa do número total, uma vez que o número de combinações matematicamente possíveis dos três tipos básicos de notas (A, B e C) não foi esgotado.

Os números de tipos de cantos amostrados em cinco períodos distintos da noite, para seis machos cantores, são

Tabela 2 - Tipos de vocalizações de Hyla minuta agrupados funcionalmente. Os sinais de "+" indicam o grau atribuído a cada função.

Vocalização	Função	Grau
A	atração de fêmeas corte a pequena distância territorial	++++ ++++ +
AB	atração de fêmeas territorial	+++ ++
ABB ABBB	atração de fêmeas territorial	+++ +++
ABB (notas B longas) ABBB (notas B longas) ABBBB (notas B longas)	territorial atração de fêmeas	++++ +++
AC ACC ACCC ACCCC CC CCC CCCC	atração de fêmeas em coro ruidoso territorial	+ até ++++ +
CB ABC ABCC ABCCC ABCCCC ACBCC ACCB ACCBC ACB CBCCC CBCC	atração de fêmeas em coro ruidoso territorial	+ até ++++ ++
BCC BCCC BCCCC BCCCCC ABCB ACBB ABBC ABCBC ABCCB ABCCBC ABCBCB ABCBB BBCC ABBCB ABBCCB BBC BBBC ABBCCC	atração de fêmeas em coro ruidoso territorial	+ até ++++ +++

Tabela 2 - Continuação (página 35)

Vocalização	Função	Grau
ABBCC		
BC		
ABCCCB	atração de fêmeas	
BBCCC	em coro ruidoso	+ até +++++
BBCCCC	territorial	+++
BCCCCB		
BCCCB		
BCCCCC		
BBC (notas B longas)		
BBCBB (notas B longas)		
BBBC (notas B longas)		
BBBBC (notas B longas)	territorial	++++
CBBB (notas B longas)	atração de fêmeas	+ até +++++
ACBBB (notas B longas)	em coro ruidoso	
ABBBC (notas B longas)		
BBCC (notas B longas)		
BBBCC (notas B longas)		
BBBCC (notas B longas)		
BBBCCC (notas B longas)		
BBCCC (notas B longas)		
BBCCCC (notas B longas)		
B (nota B longa)		
BB (notas B longas)	territorial	++++
BBB (notas B longas)	atração de fêmeas	+
BBBB (notas B longas)		
BBBBB (notas B longas)		
Grito de agressão física entre machos	territorial atração de fêmeas? liberação?	++++
Grito de agonia	defesa?	
A longo	?	
C	?	
Vocalização de encontro de fêmeas	?	

+ = fraco

++ = intermediário

+++ = forte

++++ = muito forte

? = função duvidosa ou desconhecida

apresentados na figura 13. Os cantos do tipo **A** foram os mais comuns em todas as amostragens. Nesta figura não há distinção se os cantos **A** são do tipo "normal" ou longo. No entanto, os cantos do tipo **A** longo só foram ouvidos nos períodos claros do dia até o pôr do sol, quando sua abundância foi máxima. Os cantos **ABCC** ocuparam o segundo lugar em abundância nos períodos de uma, duas e três horas após o pôr do sol e os cantos **ABC** ocuparam o segundo lugar durante o pôr do sol.

Houve maior riqueza de tipos de cantos (Fig. 13) entre uma e duas horas após o pôr do sol (10 tipos em ambos os períodos) e menor quatro horas após o pôr do sol (cinco tipos).

A porcentagem de cantos compostos, em relação aos cantos simples, foi baixa durante o pôr do sol (11,0%), aumentando após uma hora (17,7%), atingindo um valor máximo após duas horas (25,2%), declinando após três horas (10,3%) e chegando a seu valor mais baixo quatro horas depois do pôr do sol (2,0%).

Alguns cantos de ocorrência rara apareceram em determinados períodos, como os cantos formados por uma única nota **C**, que foram emitidos durante o pôr do sol e quatro horas após o pôr do sol. Os cantos com cinco notas (**ABCCC**, **ABCCB**, **BBBCC**) apareceram nos períodos de uma, duas e três horas após o pôr do sol, sendo mais freqüentes entre uma e duas horas após o pôr do sol (Fig. 13).

A figura 14 apresenta os números médios das notas **A**, **B** e **C**, nos diferentes horários na noite. O número médio de notas por macho, por minuto, foi de, aproximadamente, 2,9 durante o pôr do sol, 11,2 uma hora após, 12,8 duas horas após, 8,2 três horas após e 2,6 quatro horas após.

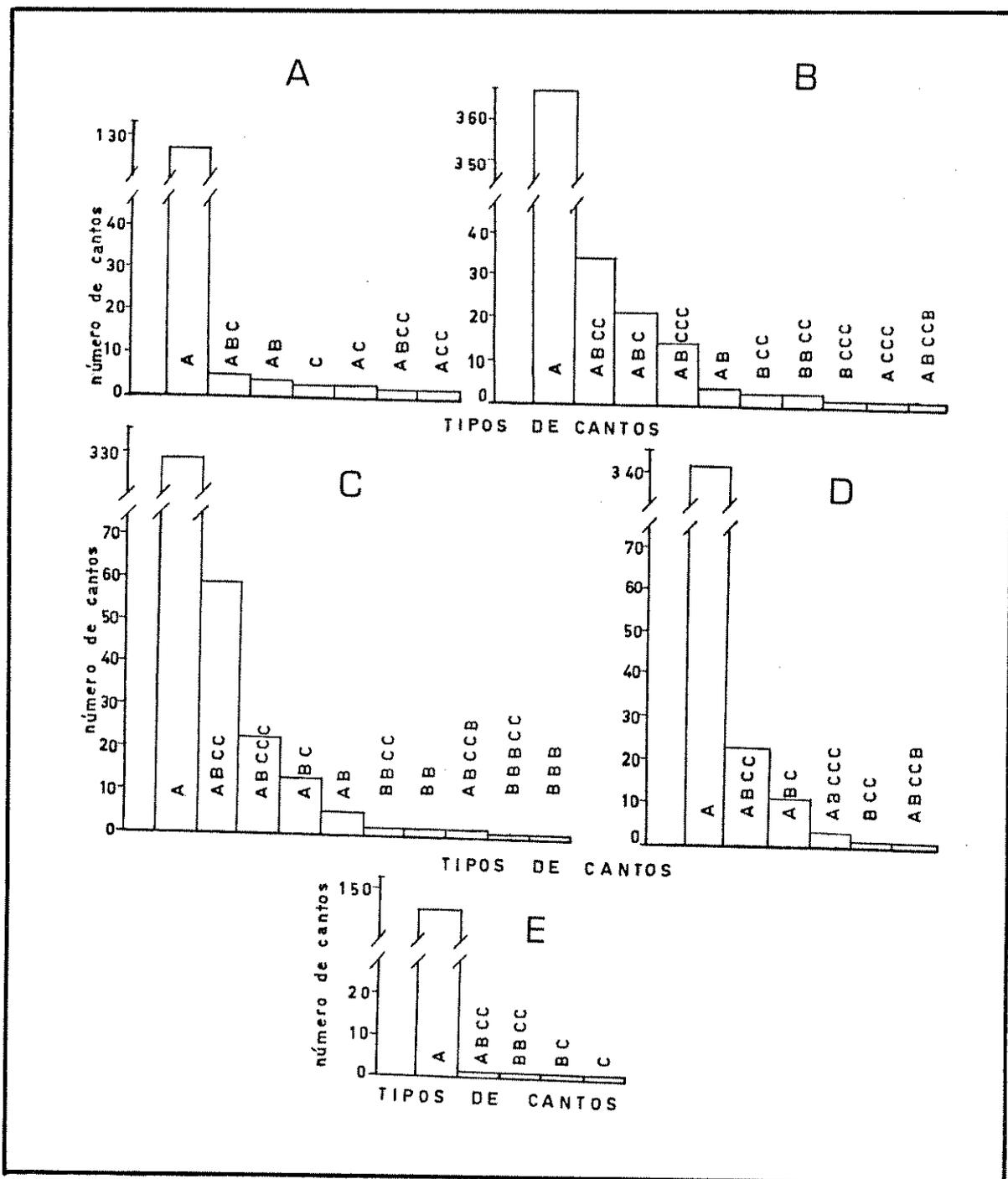


Figura 13 - Gráficos indicando o número dos tipos de cantos emitidos por seis machos de *Hyla minuta*, gravados entre maio de 1984 e janeiro de 1985, em diferentes momentos do turno de vocalizações, amostrados durante 10 minutos. A = durante o pôr do sol; B = uma hora após o pôr do sol; C = duas horas após o pôr do sol; D = três horas após o pôr do sol; E = quatro horas após o pôr do sol.

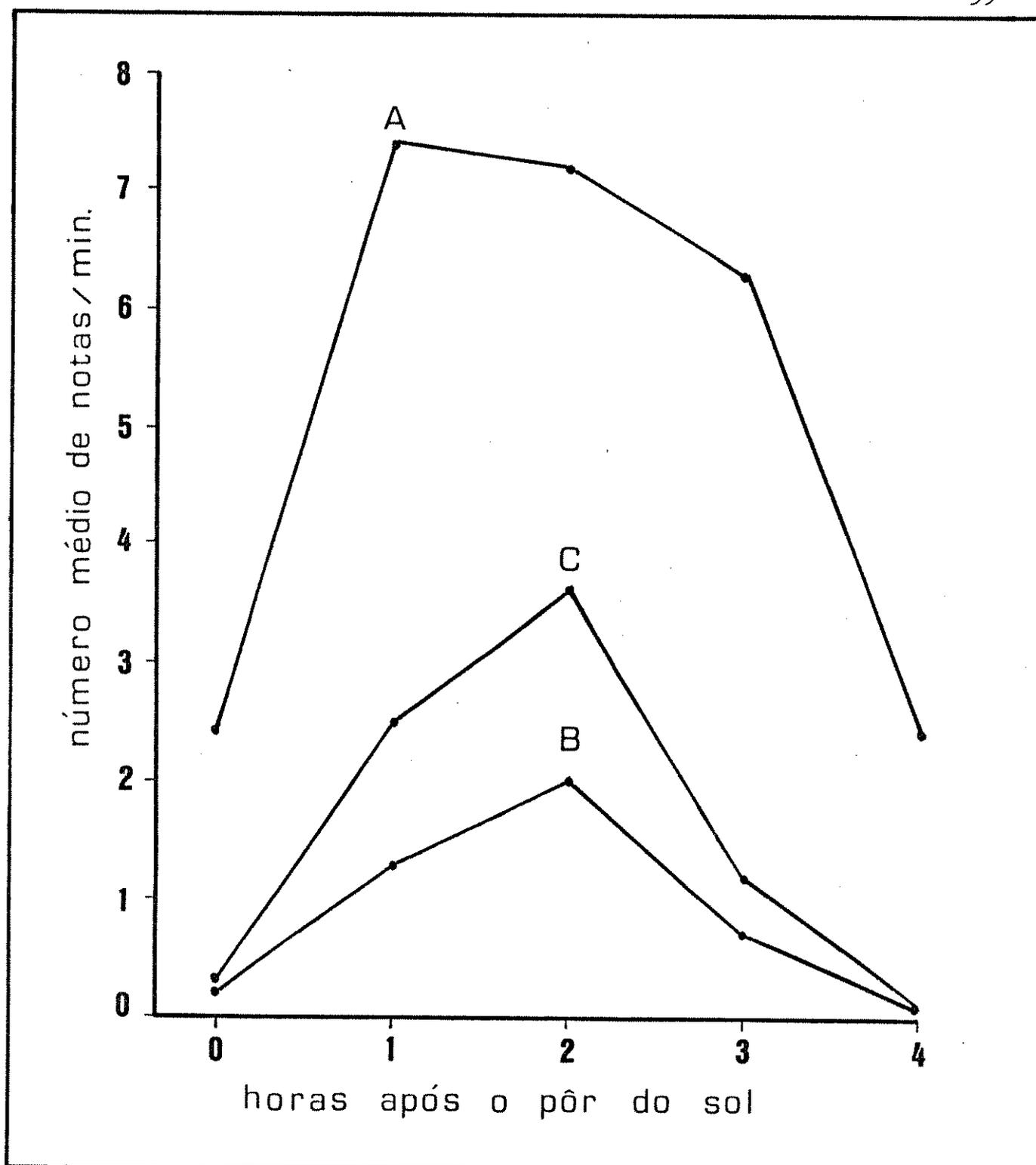


Figura 14 - Número médio das notas A, B (incluindo notas B longas) e C, emitidas por macho, por minuto. Amostragens nos diferentes horários da noite (valores retirados da figura 13).

O espaçamento entre os cantos foi maior e mais variável durante o pôr do sol ( $\bar{X} = 19,47$  s;  $S = 39,83$ ; amplitude de variação = 1-333 s;  $n = 100$ ); declinou uma hora depois do pôr do sol ( $\bar{X} = 9,11$  s;  $S = 8,88$ ; amplitude de variação = 2-82 s;  $n = 100$ ); atingiu valores mínimos duas horas após o pôr do sol ( $\bar{X} = 6,7$  s;  $S = 2,83$ ; amplitude de variação = 1-13 s;  $n = 100$ ); voltou a aumentar três ( $\bar{X} = 11,05$  s;  $S = 6,01$ ; amplitude de variação = 2-40 s;  $n = 100$ ) e quatro horas após o pôr do sol ( $\bar{X} = 15,21$  s;  $S = 12,07$ ; amplitude de variação = 4,86 s;  $n = 100$ ).

As interações vocais entre machos foram mais facilmente observadas quando existiam poucos machos cantando. A medida que aumentava o número de machos cantores aumentava o nível de ruído e, também, a dificuldade de interpretação das interações, o que dificultava as observações. Foi comum haver sobreposição entre os cantos compostos de machos vizinhos, sem que houvesse sobreposição entre as notas destes cantos (Fig. 15).

Machos de H. minuta emitiram gritos de agonia quando rudemente capturados pelo observador, quando em interação agonística com indivíduos de espécie maiores (como Hyla albopunctata) e quando atacados pela serpente Liophis miliaris. Os gritos de agonia emitidos pelos machos de H. minuta não dissuadiram os ataques de L. miliaris e não serviram de advertência aos outros machos do coro, os quais continuavam cantando de modo habitual, após a emissão de gritos de agonia de machos vizinhos.

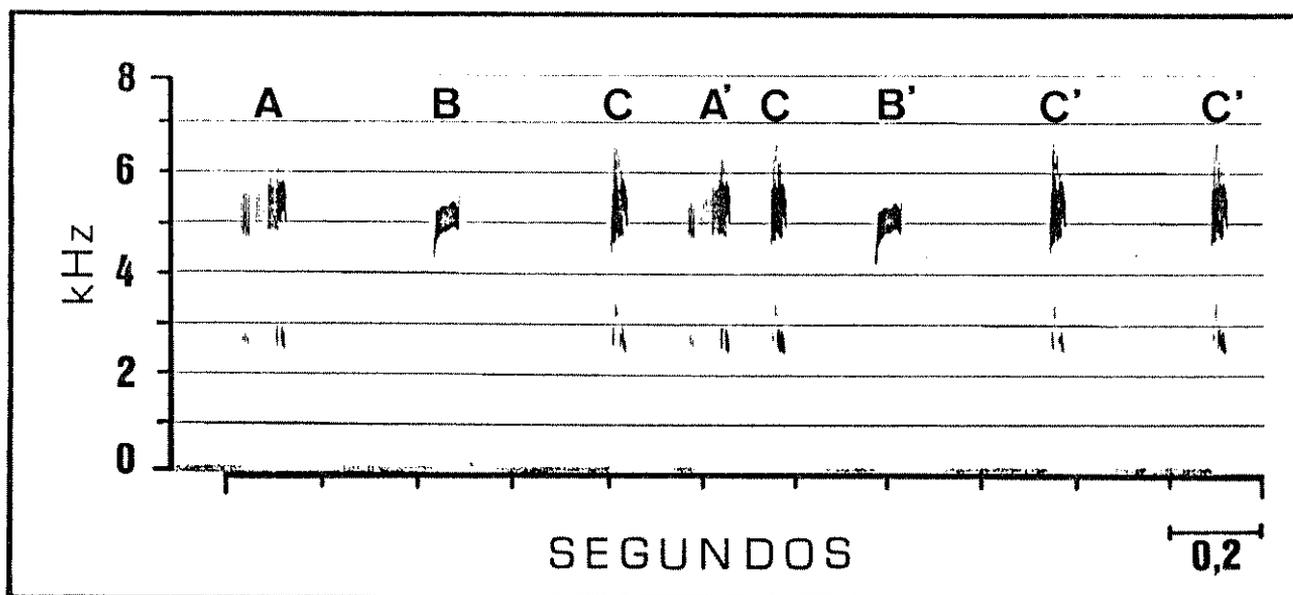


Figura 15 - Dois cantos do tipo **ABCC** sobrepostos, com notas alternadas. **ABCC** é o canto líder, **A'B'C'C'** é o canto seguidor. Note que a nota **A'**, do canto seguidor, está situada entre as duas notas **C** do líder.

### 4.3. Territorialidade

#### 4.3.1. Intraespecífica

Os machos de H. minuta defenderam, como territórios, ramos de vegetais e trechos da margem, que eram usados exclusivamente como sítios de canto.

O comportamento territorial de H. minuta esteve, aparentemente, associado à densidade de machos adultos presentes no agregado reprodutivo, num dado período. Por esse motivo é dada a descrição de densidades e deslocamentos de machos observados no decorrer do estudo.

Na lagoa da Fazenda Argentina, quanto maior o número de machos cantores presentes, menores os deslocamentos realizados pelos machos nos sítios de canto (Fig. 16), havendo uma correlação negativa significativa entre estas duas variáveis ( $r = -0,841$ ;  $P < 0,001$ ;  $n = 12$ ; desconsideradas as noites em que ocorreram agressões físicas).

A média das menores distâncias entre machos vizinhos na cacimba da Unicamp ( $\bar{X} = 130,16$  cm;  $S = 118,68$ ;  $n = 158$ ) foi significativamente menor ( $t = 5,55$ ;  $gl = 181$ ;  $P < 0,001$ , populações heterocedásticas) que a média das menores distâncias entre vizinhos da lagoa da Fazenda Argentina ( $\bar{X} = 369,94$  cm;  $S = 543,01$ ;  $n = 166$ ). Isto indica que o agregado de machos da cacimba da Unicamp é significativamente mais denso.

O número médio de interações territoriais por noite, entre machos, que chegavam à emissão de cantos com notas B longas ou até a agressão física, na cacimba da Unicamp ( $\bar{X} = 10$  brigas/noite;  $S = 9,98$ ;  $n = 11$ ) foi significativamente maior ( $t = 3,13$ ;  $gl = 10$ ;  $0,05 > P > 0,01$ , populações heterocedásticas) que o número médio de interações territoriais por

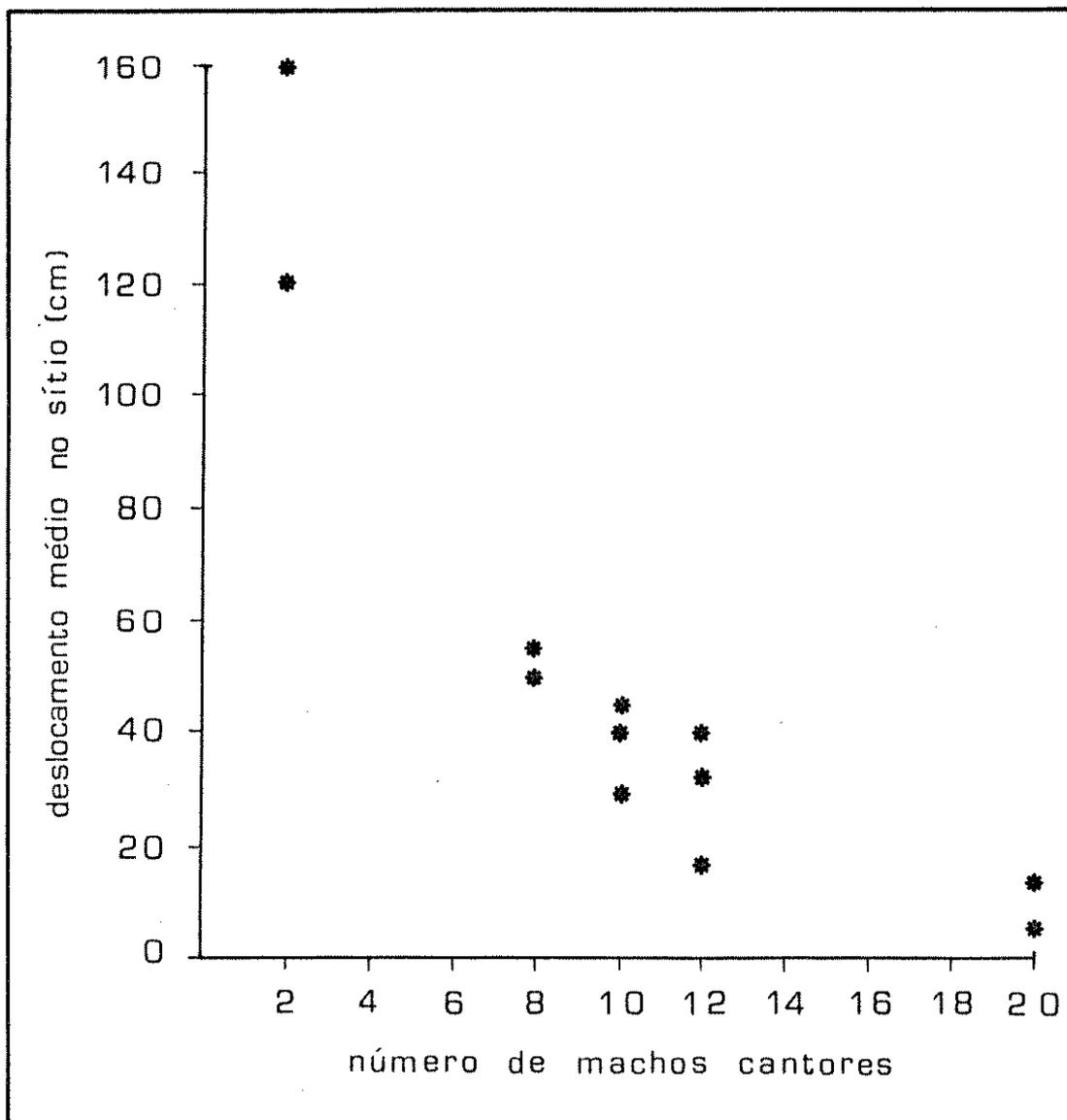


Figura 16 - Diagrama de dispersão, cada asterisco representando uma noite de observações na Fazenda Argentina (observações realizadas entre maio de 1984 e outubro de 1984). Note que, com o aumento no número de machos cantores, diminuiu o deslocamento dos machos nos sítios de canto.

noite na lagoa da Fazenda Argentina ( $\bar{X} = 0,56$  brigas/noite;  $S = 1,16$ ;  $n = 25$ ).

As figuras 17 e 18 apresentam os sítios de canto utilizados em diferentes noites por machos marcados da lagoa da Fazenda Argentina e da cacimba da Unicamp. O macho que permaneceu mais tempo numa mesma área geral foi o macho número 9 da Fazenda Argentina, que permaneceu 59 dias, contados os intervalos entre as visitas. Este indivíduo não foi visto a partir do dia 02/06/1984, reaparecendo no dia 08/07/1984. Outros machos (não representados nestas figuras) defenderam sítios em áreas distintas nas diferentes noites e portanto apresentaram territórios flutuantes ("sensu" Wilson, 1975). Os machos de H. minuta da Fazenda Argentina apresentaram territórios mais fixos que os da Unicamp e isto pode ser explicado pela maior densidade de machos na cacimba da Unicamp, o que gerava uma disputa mais acirrada e, conseqüentemente, um revolvimento maior da posse dos territórios entre os machos disputantes.

O indivíduo número 3, da Fazenda Argentina, foi o que mais se deslocou, em relação aos outros machos observados, chegando a 10,8m entre os dias 05/05 e 26/05/1984. O macho número 8, da Fazenda Argentina, e os machos 9 e 10, da Unicamp, voltaram exatamente a um mesmo sítio de onde haviam cantado em noites anteriores (Figs. 17 e 18). Alguns machos foram vistos cantando na maioria das noites de estudo e outros foram vistos cantando em poucas noites. Os machos de H. minuta não foram seguidos por mais tempo porque as marcações a frio, indicadas como permanentes por Daugherty (1976), desapareceram após dois meses.

A figura 19 sumariza a seqüência de eventos du-

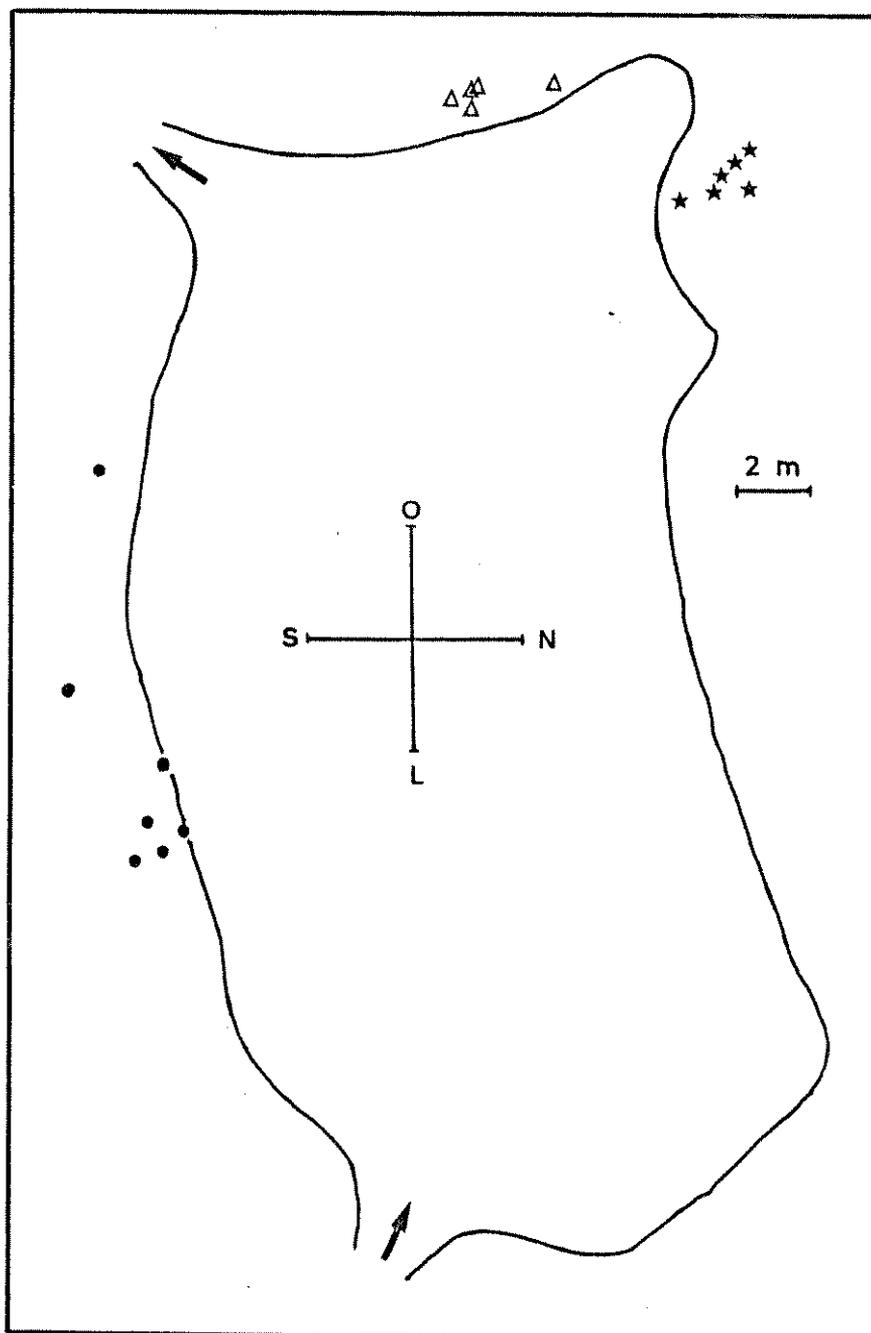


Figura 17 - Mapa da lagoa da Fazenda Argentina. Os círculos correspondem aos sítios de canto ocupados pelo macho número 3 entre 29/04/1984 e 26/05/1984; os triângulos correspondem aos sítios de canto ocupados pelo macho número 8 entre 02/06/1984 e 08/07/1984, a sobreposição indica ocupação do mesmo sítio em duas noites diferentes (16/06 e 08/07/1984); as estrelas correspondem aos sítios de canto ocupados pelo macho número 9 entre 11/05/1984 e 08/07/1984. As setas indicam o fluxo de água na lagoa.

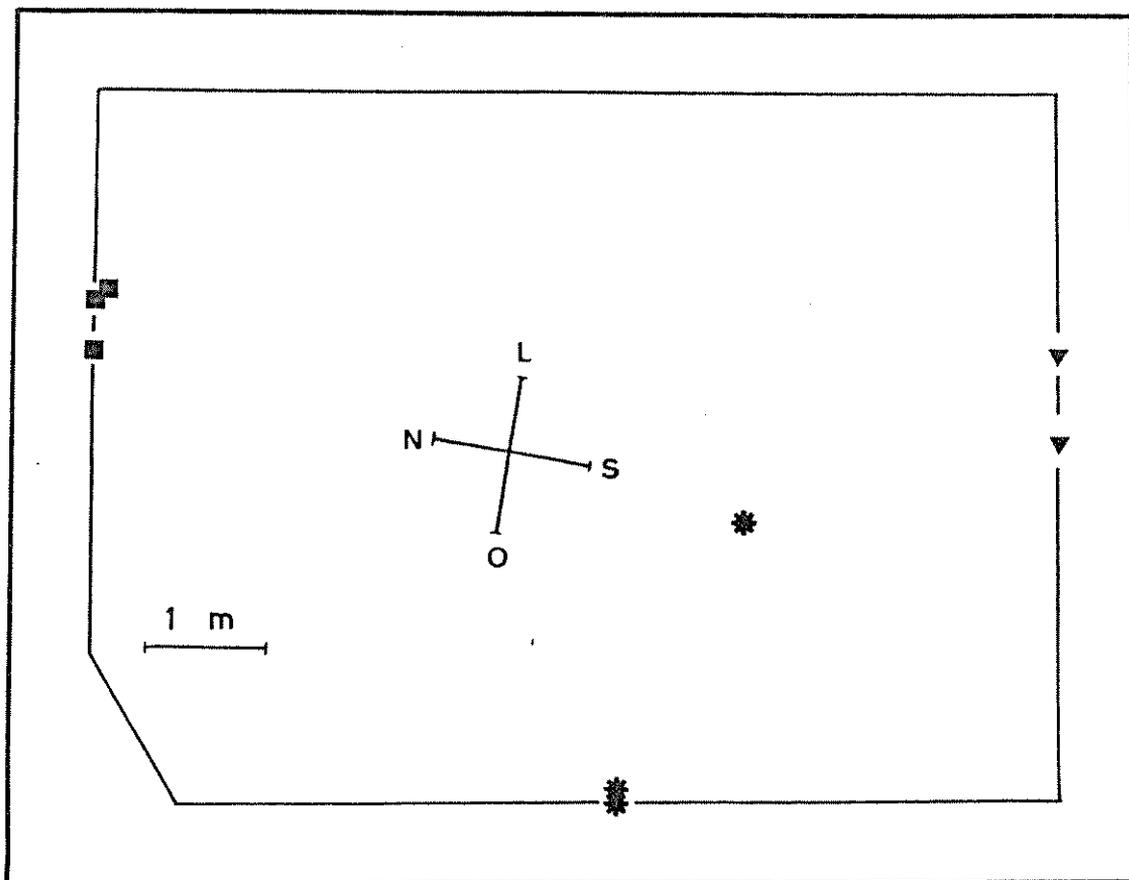


Figura 18 - Mapa da cacimba da Unicamp. Os quadrados correspondem aos sítios de canto ocupados pelo macho número 10 entre 20/05/1984 e 27/05/1984, a sobreposição indica ocupação do mesmo sítio em duas noites diferentes (20/05 e 27/05/1984); os asteriscos correspondem aos sítios de canto ocupados pelo macho número 9 entre 26/06/1984 e 07/07/1984, a sobreposição indica ocupação do mesmo sítio em duas noites diferentes (26/06 e 30/06/1984); os triângulos correspondem aos sítios de canto ocupados pelo macho número 8 nos dias 25/05/1984 e 27/05/1984.

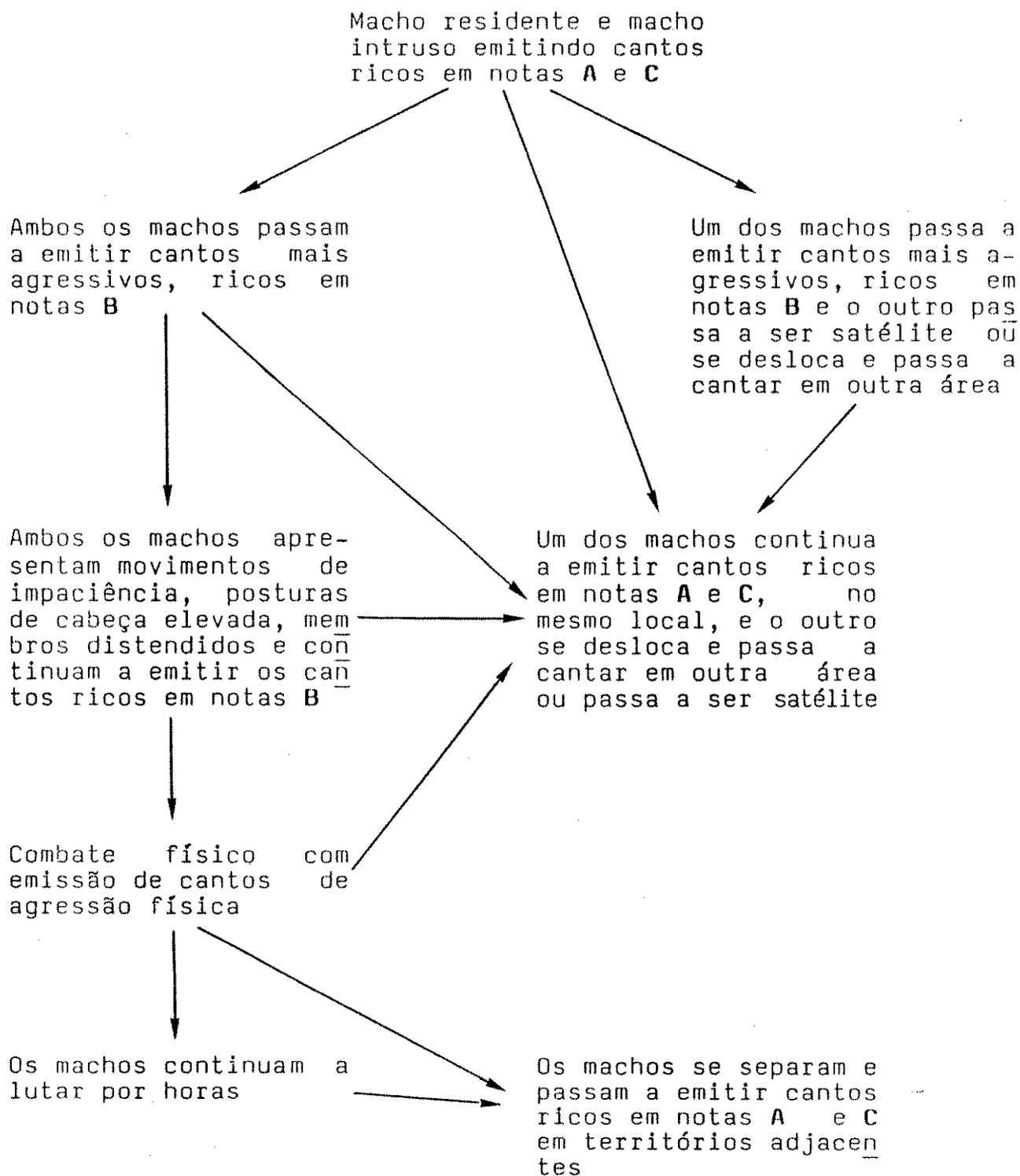


Fig. 19 - Seqüência de eventos observados durante as interações territoriais de machos de Hyla minuta. Note que o comportamento satélite pode ser resultante das interações territoriais.

rante a interação territorial entre machos de H. minuta na natureza. Quando um macho estava isolado ele vocalizava, basicamente, cantos do tipo **A**. Na medida em que outro macho cantoria se estabelecendo mais próximo, ambos começavam a emitir cantos iniciados com notas **A** (eventualmente com nota **C**), contendo notas do tipo **B** e/ou **C** (exemplos, **AB**, **ABC**, **ABCC**, **ABCC**, **ACC**). Com a redução do espaço entre os machos vizinhos (geralmente menos que 60 cm) eles passavam a emitir cantos iniciados pela nota **B**, contendo notas **C**, sendo suprimida a nota **A** introdutória (exemplos, **BC**, **BCC**, **BBCC**, **BCCC**). Se não houvesse supressão na nota **A** introdutória eles poderiam emitir duas notas **B** secundárias (exemplos, **ABBC**, **ABBCC**, **ABB**). Se os machos continuassem se aproximando passava a emitir cantos contendo notas **B** longas, que geralmente eram introdutórias e seguidas por notas **C** (exemplos, **BBC**, **BBBC**, **ABB**, **BBCBB**). Os últimos tipos de cantos emitidos antes da agressão física continham apenas notas **B** longas (exemplos, **B**, **BB**, **BBB**). Durante a agressão física foram emitidas vocalizações típicas deste contexto, que foram muito variáveis (veja a seção 4.2.1.).

Uma seqüência de cantos em escalada territorial crescente é apresentada pelas figuras 5a, 7, 8, 9, 10, e 11. Em alguns casos, um dado macho passou a emitir cantos formados por notas **B** longas, sem passar pela seqüência intermediária. Isto ocorreu quando um macho começou a cantar ao lado do macho com território estabelecido. Às vezes, o macho satélite começava a cantar ao lado do macho dominante, o que provocava uma resposta imediata deste último, o qual passava a emitir cantos com notas **B** longas, sem passar pela seqüência intermediária de cantos.

Após a agressão física, os machos (ou o macho vencedor) voltavam a emitir cantos menos territoriais (exem

plos, A, ABC, ABCC), mas para emitirem estes cantos geralmente passavam pela seqüência contrária à dos cantos territoriais, ou seja, pela escalada territorial decrescente (i.e., em ordem inversa à descrita no parágrafo anterior).

As notas emitidas durante a agressão física e as notas B longas foram consideradas as de significado territorial mais forte, vindo a seguir a nota B, depois a nota A e por último a nota C, que parece ter pouca função territorial.

Durante os períodos em que foram emitidos cantos com notas B introdutórias ou notas B longas, houve alterações nos cantos dos outros machos do coro, que não estavam envolvidos na disputa territorial, os quais passavam a emitir cantos com notas B introdutórias e cantos com notas B longas.

Na fase em que os machos emitiam os cantos com notas B longas, já exibiam posturas características, podendo apresentar os membros posteriores mais distendidos na horizontal. Nesta fase os machos ficavam irrequietos, investindo em direção ao oponente, aparentemente na tentativa de alcançá-lo.

Quando os machos rivais se encontravam era comum um deles subir no dorso do outro e tentar deslocá-lo, agarrando-o pela região axilar, sub-gular ou pelo focinho. O macho de baixo geralmente movia bruscamente os membros traseiros, golpeando o de cima ("coices"), tentando livrar-se. Devido aos puxões do macho de cima e às tentativas de desvençilhar-se, do macho de baixo, era comum a dupla, ou um dos machos, cair do ramo e a luta podia prosseguir nos barrancos das margens, às vezes terminando quando os machos caíam na água. Os machos chegavam a se deslocar até 50cm atracados, sempre emitindo os cantos de agressão física, entremeados por can

tos contendo notas **B** longas e, mais raramente, notas **A** e **C**. Ocorriam perseguições, fugas e enfrentamentos, que terminavam somente quando um dos machos se afastava, abandonando o sítio de canto para o outro. Às vezes, ambos os machos abandonavam o local em disputa, não havendo "vencedor" aparente. Muitas vezes o macho "perdedor" não se retirava do local, mas adotava a tática satélite, próximo ao "vencedor" (veja a seção 4.4.).

Foi comum não chegar a haver agressão física e a escalada territorial podia ser interrompida em qualquer fase se um ou ambos os machos se afastassem entre si ou, ainda, se um dos machos cessasse os cantos e adotasse a tática satélite.

Em várias ocasiões, uma mesma dupla de machos brigou e se separou várias vezes no decorrer da noite e, em alguns casos extremos, foram vistas duplas que apresentavam séries intermitentes de lutas ao longo da noite.

Na cacimba da Unicamp, no decorrer de 11 noites, foram anotados os números de interações territoriais que chegavam até a emissão de cantos formados apenas por notas **B** longas ou até a agressão física (Fig. 20). Entre zero e uma hora após o pôr do sol (18h00 a 19h00) ocorreu o maior número de interações, havendo uma queda acentuada até atingir o valor mínimo de interações entre quatro e cinco horas após o pôr do sol (22h00 a 23h00) e um ligeiro aumento entre cinco e seis horas após o pôr do sol (23h00 a 24h00).

Na cacimba da Unicamp, no dia 20/05/1984 o macho número 10 e o macho número 2 cantavam espaçados entre si por uma distância de 27 cm, sem apresentarem reações territoriais fortes (não emitiam notas **B** longas, nem lutavam). No dia 25/05/1984

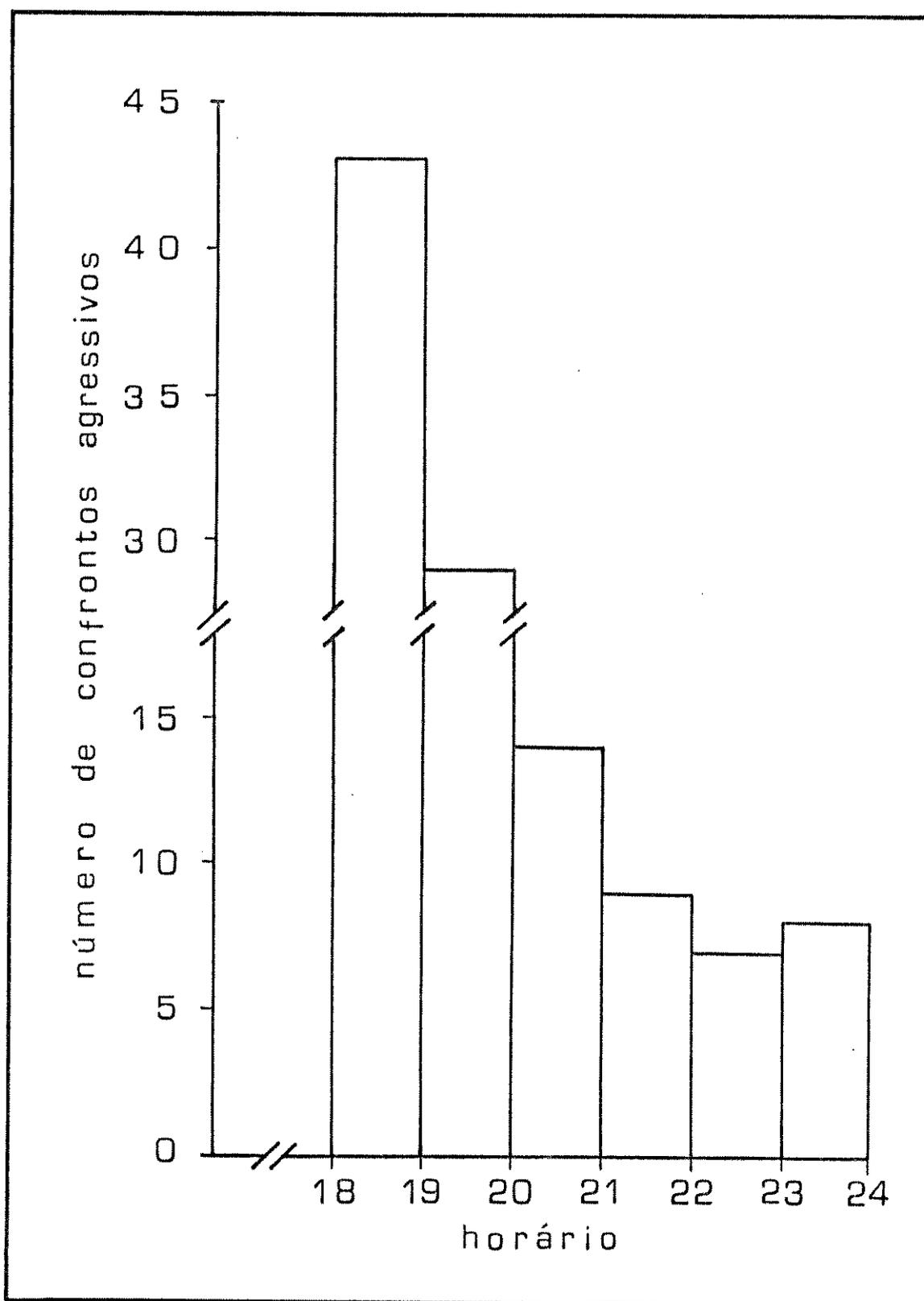


Figura 20 - Histograma da somatória das interações territoriais de machos de *Hyla minuta*, num período de 11 dias, na cacimba da Unicamp (observações realizadas entre maio de 1984 e setembro de 1984).

estes mesmos machos se estabeleceram exatamente nos mesmos sí  
tios onde cantavam há cinco dias. No entanto, nesta ocasião, o  
macho 10 agrediu o macho número 2 com cantos contendo notas **B**  
longas e fisicamente, até o macho número 2 passar à tática sa  
télite.

#### 4.3.2. Interespecífica

Na lagoa da Fazenda Argentina, no dia 05/05/  
1984, foi observado um macho de H. minuta empoleirado a 1,5m  
da superfície da água, emitindo cantos formados por notas **B**  
longas, voltado em direção a um macho de Hyla albopunctata  
(♂♂ 44-48mm), o qual não cantava e estava a 15cm de distância  
do macho de H. minuta. Em seguida, o macho de H. albopunctata  
saltou sobre o macho de H. minuta, que emitiu um grito de ago  
nia e caiu dentro d'água.

Na lagoa da Fazenda Argentina, no dia 16/12/  
1984, foram observadas quatro interações territoriais entre  
machos de H. minuta e machos de Hyla sanborni (♂♂ 17-19mm),  
três delas envolvendo emissões de cantos com notas **B** longas  
por H. minuta e de cantos territoriais de H. sanborni e uma  
envolvendo gritos de agressão física de H. minuta e cantos ter  
ritoriais de H. sanborni.

Na cacimba da Unicamp, no dia 19/09/1984, um ma  
cho de H. minuta, que cantava no chão, passou a emitir cantos  
com notas **B** longas quando um macho de Physalaemus cuvieri se  
deslocou ao seu lado, sem emitir qualquer vocalização. O ma  
cho de P. cuvieri afastou-se, sem se perturbar de maneira evi  
dente, e o macho de H. minuta voltou às suas vocalizações mais  
comuns (**A**, **ABC**, **ABCC**).

#### 4.4. Tática satélite

O comportamento satélite de H. minuta pode ser definido como o comportamento apresentado por machos, que permanecem sem cantar, com o saco vocal desinflado, em postura mais baixa que a de machos cantores e com movimentação mínima, ao lado de machos cantores hierarquicamente dominantes. Geralmente, o macho satélite fica à frente e orientado na mesma direção que o macho cantor dominante. Se o satélite se tornar conspícuo, por se erguer, andar na frente do dominante, ou cantar, ele poderá ser agredido pelo dominante.

Na maioria das observações, o macho satélite era macho "perdedor" numa interação territorial. Como as interações territoriais ocorreram ao longo da noite (seção 4.3.1., Fig. 20), a formação de associações "macho dominante-macho satélite" também ocorreu durante toda a noite, com maior frequência nos períodos de maior intensidade de interações territoriais.

Perder a interação territorial, na maioria das vezes, significava perder uma luta física. No entanto, em alguns casos os machos não chegavam a se tocar, emitindo apenas notas **B** longas, o que foi suficiente para estabelecer o macho satélite. Outras vezes, os machos não chegavam sequer a emitir cantos agressivos, mas mesmo assim um dos machos se aproximava e, andando silenciosamente até as proximidades do outro, tornava-se o seu satélite.

O tempo que um dado macho permaneceu satélite foi variável; em alguns casos o comportamento satélite durou alguns minutos e em outros a noite toda, de acordo com as circunstâncias (e.g., o satélite interceptava uma fêmea, o cantor cessava suas atividades, etc.).

Um macho que estivesse cantando em uma noite poderia tornar-se satélite na noite seguinte. Assim, em diferentes noites os machos podiam adotar diferentes estratégias (q. v. discussão).

Aproximadamente 80% das associações "macho dominante-macho satélite" foram de um macho dominante e um macho satélite, 15% foram de um macho dominante e dois machos satélites e 5% foram de dois machos dominante e um macho satélite.

A média do comprimento total dos machos dominantes (26,2mm;  $S = 1,00$ ;  $n = 26$ ) foi significativamente maior ( $t = 3,15$ ;  $gl = 53$ ;  $P < 0,01$ , populações homocedásticas) que a média de comprimento total de machos satélites (25,2mm;  $S = 1,23$ ;  $n = 29$ ).

Não houve correlação significativa entre comprimento total do macho dominante e comprimento total do macho satélite ( $r = -0,030$ ;  $P > 0,05$ ;  $n = 25$ ; foi feita uma média de tamanho quando havia dois machos satélites para um dominante ou vice-versa).

A média das distâncias entre macho dominante e macho satélite ( $\bar{X} = 20,90\text{cm}$ ;  $S = 18,77$ ;  $n = 47$ ) foi significativamente menor ( $t = 11,11$ ;  $gl = 180$ ;  $P < 0,001$ , populações heterocedásticas) que a média das distâncias entre machos cantores ( $\bar{X} = 130,16\text{cm}$ ;  $S = 118,68$ ;  $n = 158$ ). No entanto, machos que não cantassem e estivessem distantes de outros machos cantores poderiam não entrar nas amostragens, porque não foram vistos, e este fato pode ter viciado os valores acima.

Na cacimba da Unicamp, as porcentagens de machos satélites em relação aos outros indivíduos (machos cantores e fêmeas) variaram de zero a 33,33%; a proporção média de machos cantores em interação com machos satélites foi de apro

ximadamente 9% ( $S = 12,52$ ; amplitude de variação = 0-50%).

Houve correlação positiva significativa entre o número de machos cantores e o número de machos satélites ( $r = 0,549$ ;  $P < 0,001$ ;  $n = 47$ ), mas o número de machos satélites e o número de fêmeas ovuladas não apresentaram correlação significativa ( $r = 0,438$ ;  $P > 0,05$ ;  $n = 47$ ), durante as 47 noites amostradas (Fig. 4, excetuando-se as noites em que não houve atividade).

Foram feitas oito observações (quatro naturalísticas e quatro experimentais) sobre o comportamento de duplas de "macho dominante-macho satélite" em presença de fêmeas ovuladas. Os machos satélites tentaram interceptar as fêmeas em seis das oito observações (75%) e tiveram sucesso em três das oito observações (37,5%). Os machos dominantes tentaram acasalar com as fêmeas em cinco das oito observações (62,5%) e tiveram sucesso em quatro das oito observações (50%). Uma fêmea fugiu quando abordada por ambos os machos simultaneamente (12,5%).

Ao todo foram feitos 10 experimentos de soltura de fêmeas próximas a duplas de "macho dominante-macho satélite". Em quatro casos, as fêmeas foram atraídas pelos cantos do macho dominante da dupla e nos outros seis, a fêmea foi atraída até outros machos cantores do coro.

Quando o macho satélite percebia a aproximação da fêmea, ele saltava em sua direção e procurava subir sobre ela. Algumas vezes o macho satélite passava a emitir cantos do tipo A, ao perceber a aproximação da fêmea e isto provocava respostas agressivas (posturais e cantos com notas B longas) do macho dominante.

Quando o macho dominante e o macho satélite percebiam a fêmea ao mesmo tempo, ambos pulavam sobre ela e ocorriam formações de trios, onde um macho abraçava a fêmea e era abraçado pelo outro macho. No entanto, após alguns minutos, o macho que não conseguiu abraçar a fêmea desistia e o macho que primeiro a abraçou permanecia em amplexo.

Foram feitos 10 experimentos de retirada do macho dominante da dupla "macho dominante-macho satélite". Em oito dos 10 experimentos, o macho satélite passou a cantar após a retirada do dominante. Em dois, o macho satélite mudou para o território de um macho vizinho e passou a ser seu satélite, sem interação agressiva.

Quando um macho dominante associado a dois machos satélites parou de cantar, um dos satélites passou a cantar e o outro permaneceu quieto, formando-se, assim, uma nova dupla "dominante-satélite" (dois casos observados).

#### 4.5. Escolha de macho pela fêmea

Os testes de "playback" intrapopulacionais com fêmeas demonstraram que certos tipos de cantos são mais atraítivos, sendo escolhidos preferencialmente (Tabela 3).

A maioria das fêmeas apareceu no agregado e entrou em amplexo entre uma e duas horas após o pôr do sol, quando o número de machos cantores foi máximo (Fig. 21). As fêmeas, de uma maneira geral escolheram os machos mais ativos do coro. Elas faziam uma primeira aproximação dos machos a nado ou saltando pela vegetação. Algumas fêmeas foram vistas "visitando" vários machos antes de entrarem em amplexo com um deles. Durante a visita da fêmea o macho, aparentemente, não a

Tabela 3 - Experimentos de "playback" intrapopulacionais com fêmeas ovuladas de Hyla minuta. Os valores abaixo de cada estímulo indicam o número de fêmeas que o escolheram. Valores entre parênteses correspondem às porcentagens de escoha.

Experimentos*							
3 ABCC X 1 ABCC		1 ABCC X 1 A		1 ABCC X 1 BBB**		1 ABCC X 1 ABCC (sobrepostos)	
11	0	5	5	9	2	6	15
(100)	(0)	(50)	(50)	(81,8)	(18,2)	(28,6)	(71,4)

\* Detalhes sobre os experimentos são apresentados na seção 3.2.2.

\*\* Notas B longas

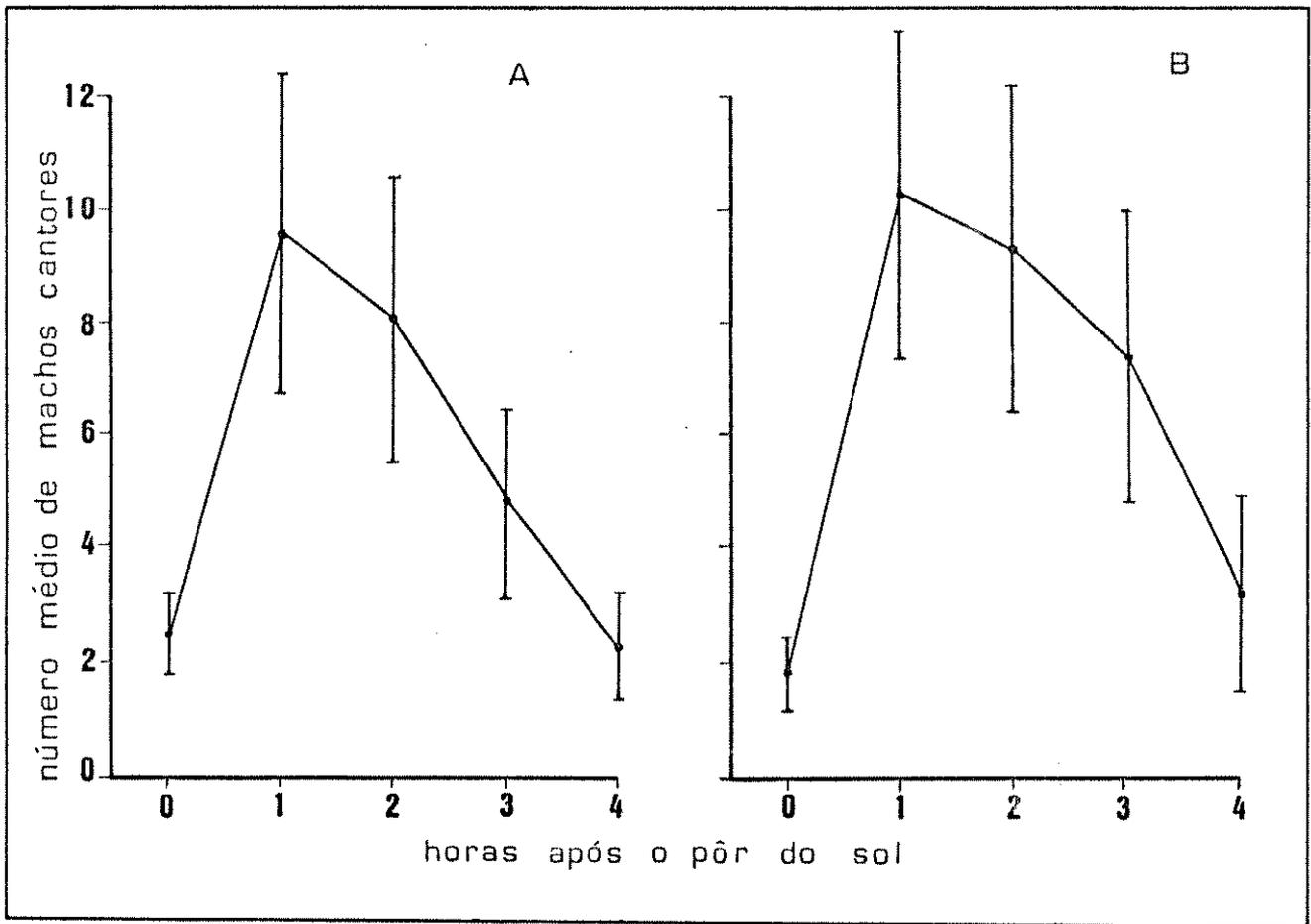


Figura 21 - Número médio de machos cantores de *Hyla minuta*, nos diferentes horários. As barras verticais indicam o desvio padrão (S). Amostragens realizadas entre julho e setembro de 1984. A - Lagoa da Fazenda Argentina (15 noites amostradas); B - cacimba da Unicamp (12 noites amostradas).

percebe (se a percebe, não muda perceptivelmente seu comportamento). A fêmea fica entre, aproximadamente, 20 a 100cm de distância do macho e com a cabeça voltada em sua direção. O tempo durante o qual as fêmeas ficavam nas proximidades de um dado macho foi variável, desde alguns minutos até mais de uma hora.

Quando a fêmea escolhia um determinado macho ela fazia a aproximação final, dando pequenos saltos ou andando. Neste momento, o macho reagia perceptivelmente à fêmea e, voltando-se em sua direção, passava a emitir cantos do tipo **A** (Fig. 5a), com alta taxa de repetição (aproximadamente um ou dois cantos **A** por segundo).

Em uma ocasião, foi observada uma fêmea que saltou entre dois machos cantores vizinhos, provocando interações agressivas entre eles. Na disputa pela fêmea, os machos emitiam cantos de agressão física. Para tentar impedir que o rival abraçasse a fêmea, um macho abraçava e puxava o outro pela região pélvica. A fêmea permaneceu estacionária, até ser abraçada por um dos machos, o qual foi abraçado por seu rival, formando um trio (semelhante ao descrito na seção 4.4.). Após alguns minutos, o macho que não conseguiu abraçar a fêmea desistiu da disputa e voltou a cantar (principalmente cantos **A**, **ABC** e **ABCC**).

Foi medido o comprimento total de vários machos e fêmeas capturados em amplexo, bem como de machos que não obtiveram fêmeas durante a noite, não havendo correlação significativa entre tamanho de machos e fêmeas em amplexo ( $r = 0,112$ ;  $P > 0,05$ ;  $n = 22$ ). A média do comprimento total de machos em amplexo ( $\bar{X} = 26,61\text{mm}$ ;  $S = 0,78$ ;  $n = 17$ ) não foi significativamente diferente ( $t = 1,52$ ;  $gl = 98$ ;  $P > 0,1$ , populações

homocedástica) da média do comprimento total de machos que não obtiveram fêmeas ( $\bar{X} = 26,23$  mm;  $S = 0,97$ ;  $n = 83$ ).

Dentre as fêmeas coletadas em amplexo, separadas dos machos e libertadas, 67% (8 em 12) voltaram para o mesmo macho e 33% (4 em 12) dirigiram-se para outros machos do coro.

#### 4.6. Amplexo e desova

Após a escolha e aproximação da fêmea, o macho a abraçava sem esperar que esta fizesse contato prévio e cessava imediatamente a emissão de cantos. O amplexo era axilar e o macho segurava firmemente a fêmea, ficando imóvel, encolhido e, às vezes, com os olhos fechados durante o amplexo.

O casal podia ficar até, aproximadamente, uma hora no sítio de canto do macho, mas era mais comum a fêmea saltar na água logo após o amplexo, carregando o macho que permanecia imóvel. O casal ficava semi-submerso, com as cabeças para fora d'água e, para isto, a fêmea apoiava seus membros em ramos de vegetais submersos.

A duração do amplexo até a desova foi de duas a seis horas. Após a desova, o casal se separava e o macho podia voltar a emitir alguns cantos do tipo **A**. Na noite seguinte, o macho podia estar cantando no agregado reprodutivo e podia obter outra fêmea. (dois casos observados).

Dentre as 41 fêmeas ovuladas marcadas, quatro foram recapturadas uma vez contendo óvulos e, portanto, apresentaram pelo menos duas ovulações. Uma fêmea (nº 30) foi recapturada duas vezes contendo óvulos e, portanto, apresentou pelo menos três ovulações (Tabela 4). O menor intervalo de tempo observado entre duas ovulações, para uma determinada fêmea (nº 30), foi de 22 dias (Tabela 4). As fêmeas recapturadas

Tabela 4 - Datas de marcações e recapturas de fêmeas ovuladas de Hyla minuta na cacimba da Unicamp.

Fêmea nº	Marcada em	1ª recaptura	2ª recaptura
13	4/08/1984	25/11/1984	_____
15	4/08/1984	22/01/1985	_____
26	22/01/1985	18/02/1985	_____
30	22/01/1985	13/02/1985	10/03/1985
31	22/01/1985	11/03/1985	_____

pturadas foram acompanhadas e todas depositaram a desova. A fêmea número 30 apresentou número de ovos semelhantes nas duas recapturas (Tabela 5).

Quanto maior o comprimento total das fêmeas, maior o número de ovos depositados, havendo uma correlação positiva significativa entre estas duas variáveis ( $r = 0,702$ ;  $P < 0,001$ ;  $n = 10$ ), sendo que a partir do comprimento de, aproximadamente, 28 mm o número de ovos parece aumentar de maneira substancial (Fig. 22). O número de ovos por desova ( $\bar{X} = 286,8$ ;  $S = 99,57$ ;  $n = 10$ ) foi variável (Tabela 5).

#### 4.7. Dimorfismo sexual em tamanho

A média do comprimento total de machos cantores ( $\bar{X} = 26,12$  mm;  $S = 1,01$ ;  $n = 87$ ) foi significativamente menor ( $t = 5,35$ ;  $g1 = 120$ ;  $P < 0,001$ , populações homocedásticas) que a média do comprimento total de fêmeas ovuladas ( $\bar{X} = 27,28$ mm;  $S = 1,28$ ;  $n = 35$ ).

#### 4.8. Proporções sexuais ("sex ratio")

A figura 4 fornece os valores de censos noturnos para o número de machos reprodutivamente ativos (número de machos cantores somado ao número de machos satélites) e o número de fêmeas receptivas (ovuladas), na cacimba da Unicamp. Houve uma correlação positiva significativa entre o número de machos cantores e o número de fêmeas receptivas ( $r = 0,544$ ;  $P < 0,001$ ;  $n = 47$ ), bem como entre o número de machos reprodutivamente ativos e o número de fêmeas receptivas ( $r = 0,563$ ;  $P < 0,001$ ;  $n = 47$ ).

A proporção sexual operacional ("operational sex

Tabela 5 - Comprimento total de fêmeas de Hyla minuta e os respectivos números de ovos depositados.

Fêmea nº	Comprimento total (mm)	número de ovos
36	26,4	178
31	27,1	191
38	26,0	193
30	28,1	209
30	28,1	217
41	28,3	330
39	28,8	340
35	28,4	365
37	28,6	402
34	28,5	443

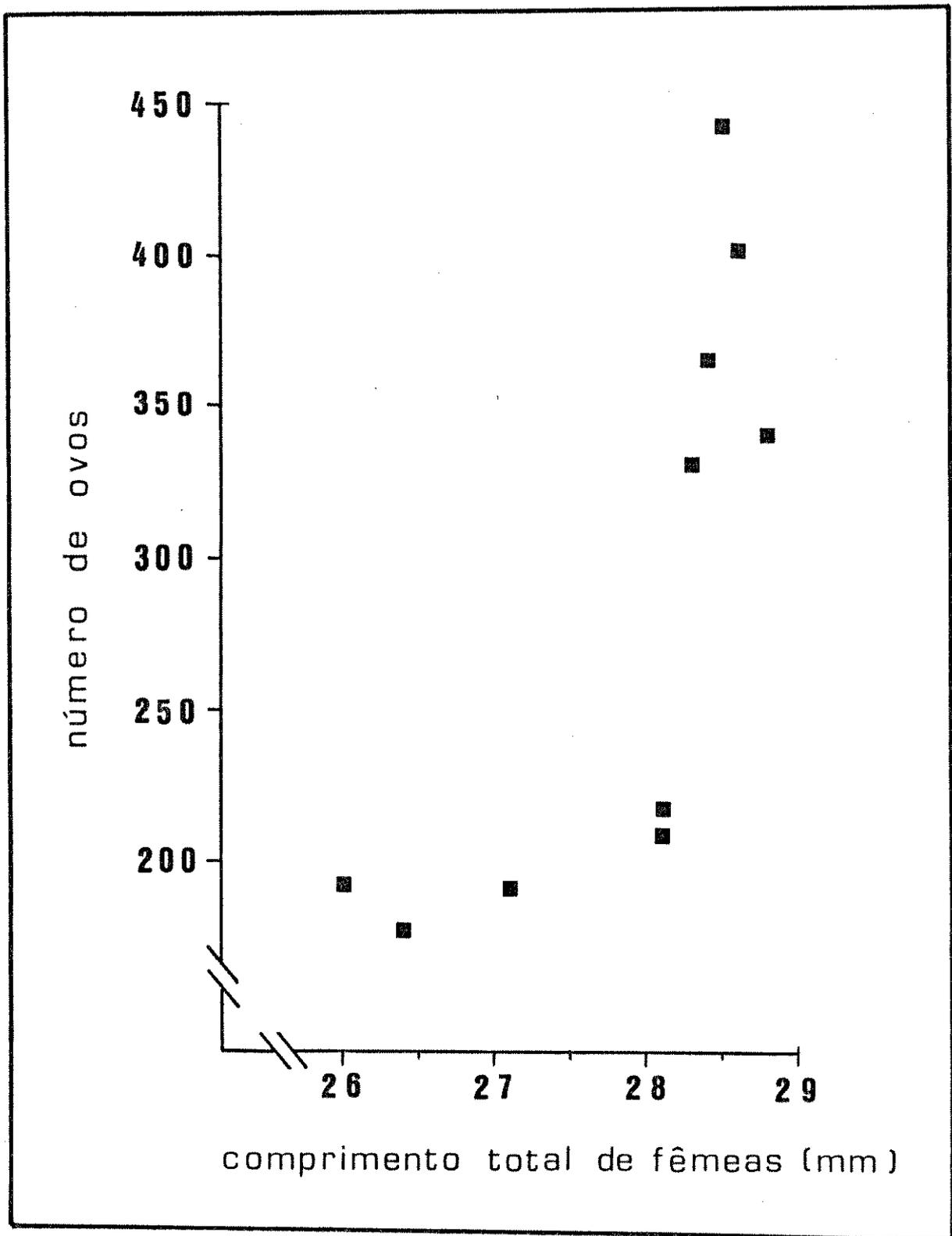


Figura 22 - Diagrama de dispersão mostrando a correlação positiva existente entre o comprimento total de fêmeas e o número de ovos depositados.

ratio" de Emlen, 1976 e Emlen & Oring, 1977), obtida a partir dos dados da figura 4, está entre os valores de 24 machos reprodutivamente ativos: zero fêmeas receptivas (06/05/1984) até sete machos reprodutivamente ativos: três fêmeas receptivas (09/01/1985). A média noturna foi de 10,15 machos reprodutivamente ativos ( $S = 6,17$ ) e 0,91 fêmeas receptivas ( $S = 1,92$ ), havendo em média 11,09 machos reprodutivamente ativos por fêmea receptiva (11,09:1) em uma noite. Assim, houve sempre um número bem maior de machos reprodutivamente ativos do que de fêmeas receptivas.

#### 4.9. Experimentos de "playback" interpopulacionais

Estes experimentos não foram quantificados para os machos, sendo apenas observadas a resposta dos indivíduos. O canto das populações de Lages (SC), Nova Friburgo (RJ) e Chapada dos Guimarães (MT), provocaram respostas nos machos de H. minuta de Campinas (SP), tais como aumento no ritmo de emissão e aparente sincronização com alteração de cantos e notas. Os gritos de agressão física de machos de H. minuta de Chapada dos Guimarães provocaram, como resposta, emissão de cantos contendo notas B longas nos exemplares machos de Campinas.

Os resultados dos experimentos com fêmeas são apresentados na tabela 6. Os cantos de indivíduos das três populações atraíram as fêmeas de H. minuta de Campinas, sendo que, das sete fêmeas testadas, três ou quatro não apresentaram respostas devido ao estresse.

Tabela 6 - Experimentos de "playback" interpopulacionais com fêmeas ovuladas de Hyla minuta\*. Os valores abaixo dos experimentos indicam o número de fêmeas responsivas (+) e não responsivas (-)\*\*.

Locais de gravação					
Nova Friburgo		Chapada dos Guimarães		Lages	
+	-	+	-	+	-
4	3	4	3	3	4

\* Detalhes sobre os experimentos são apresentados na seção 2.1.2.

\*\* As fêmeas não responsivas estavam estressadas

## 5. DISCUSSÃO

### 5.1. Ambientes utilizados por adultos e fatores abióticos

As observações sobre abrigos diurnos de machos de H. minuta estão de acordo com as observações de Cardoso (1981a) de que Hyla velata (= H. minuta) se abriga em locais diferentes dos sítios de canto. Cardoso (1981a) indica a vegetação baixa existente na região central do brejo, por ele estudado, como o local de abrigo de H. minuta. Nas duas áreas estudadas, no presente trabalho, os machos de H. minuta se abrigaram em touceiras ao lado dos sítios de canto. Os machos que se abrigavam distantes dos sítios de canto (entre 10 e 50 m) provavelmente foram indivíduos migrantes, que se aproximavam ou se afastavam das áreas de reprodução estudadas.

Com relação aos ambientes usados na reprodução, H. minuta apresentou-se como espécie de poucas exigências. Os machos usaram, como sítio de canto, tanto o solo como ramos de vegetais. É possível que na cacimba da Unicamp, a densidade maior de machos, em relação à lagoa da Fazenda Argentina, esteja causando uma utilização mais generalizada de diferentes partes do ambiente como sítios de canto. A reprodução foi feita preferencialmente em corpos de água cristalina, de constante troca e sem correnteza (cacimba da Unicamp). No entanto, água turva, de constante troca (lagoa da Fazenda Argentina), também foi usada.

Jim (1980) cita o grande oportunismo de H. minuta na região de Botucatu (SP), ocupando desde corpos d'água permanentes até temporários e podendo utilizar ambientes alterados por ação antrópica. Duellman (1978) observou H. minuta, no Equador, restrita a áreas de florestas perturbadas e

Cei (1980) comenta a tolerância e versatilidade desta espécie, dentro de sua ampla área de distribuição geográfica.

Os principais fatores abióticos, que influem na reprodução dos anuros, são temperatura e umidade (Blair, 1961), que aparentemente influenciam o início da atividade reprodutiva (Jameson, 1955; Oldham, 1975). As vocalizações dos anuros são influenciadas pela temperatura, principalmente com relação à taxa de repetição de pulsos e à frequência sonora (Blair, 1956; Gerhardt, 1978a; Fairchild, 1981). A temperatura age como um importante fator na reprodução de H. minuta, fazendo com que nos meses de inverno os turnos de vocalização sejam menores e as vocalizações, emitidas em ritmo mais lento (Cardoso, 1981a).

O limiar de atividade em torno de 15°C pode estar relacionado à atividade restrita de H. minuta em regiões mais frias, conforme constatado por Cardoso (1986) em Poços de Caldas (MG), uma região de altitude maior que a do presente estudo.

As precipitações pluviais, com o conseqüente aumento da umidade relativa do ar, podem funcionar como um sinal de disponibilidade de água e, assim, estimular a atividade reprodutiva dos indivíduos. Além disso, a propagação do som é mais eficiente em condições de alta umidade relativa do ar, o que favorece a comunicação sonora entre os anuros (veja referências em Littlejohn, 1977).

Alguns fatores como ventos, trovão, luminosidade da lua (Cardoso, 1981a) e chuvas fortes (Kluge, 1981), reduzem momentaneamente a atividade reprodutiva dos anuros, da mesma

forma que observado para H. minuta, no presente estudo.

O fogo influenciou mais drasticamente a atividade reprodutiva, que os outros fatores citados, devido à destruição dos abrigos diurnos, o que pode ter provocado a morte de indivíduos, ou o seu deslocamento para outras áreas.

A intensidade luminosa também parece influir nos horários de vocalização das espécies, bem como na sazonalidade da atividade reprodutiva (Cardoso, 1981a). No presente estudo, H. minuta apresentou horários de início de atividade reprodutiva, diferentes, de acordo com a época do ano, confirmando as observações de Cardoso (1981a) de que ocorre diferença de uma hora no horário de início de atividade de vocalização de H. minuta, entre os meses de setembro e janeiro, estando esta defasagem correlacionada ao horário de pôr do sol.

## 5.2. Vocalizações

### 5.2.1. Características físicas

No presente estudo, H. minuta apresentou cantos complexos, formado por três tipos de notas (Cardoso & Haddad, 1984) e não por dois tipos, como indicado por Barrio (1967), Bokermann, (1967) e Duellmann (1978). Estes autores, devem ter considerado as notas **B** e **C**, que tem durações semelhantes, como um único tipo de nota.

As notas **A** e **C** apresentaram estruturas multipulsionadas semelhantes, o que sugere funções semelhantes. No entanto, a menor duração das notas **C** possivelmente representa uma adaptação que reduz as probabilidade de sobreposição temporal entre as notas emitidas por machos vizinhos. A sobreposição temporal pode ser desvantajada, pois pode dificultar a

orientação das fêmeas com relação às fontes emissoras dos sons (os machos). Quando um macho canta em um coro do tipo "lek" ("sensu" Emlen & Oring, 1977), poderá ser vantajoso emitir várias vezes uma nota curta, ao invés de repetir algumas vezes uma nota longa. Notas longas terão grandes probabilidades de sobreposição com os cantos dos vizinhos, o que poderá dificultar a localização dos machos pelas fêmeas.

Esta adaptação acústica parece ocorrer em H. miuta e também tem sido observada em outras espécies neotropicais do gênero Hyla (Wells & Greer, 1981; Schwartz & Wells, 1984b; Wells & Schwartz, 1984b). No entanto, a sobreposição de vocalizações não deve ser considerada, a priori, como desvantajosa (veja a seção 5.2.2.), já que existem espécies em que a capacidade das fêmeas em localizar as fontes sonoras não parece ser prejudicada pela sobreposição (Passmore & Telford, 1981).

As diferenças de estrutura entre a nota **B** e as notas **A** e **C** (Cardoso & Haddad, 1984), sugere funções distintas para estas notas. A maior estereotipia das notas **A** e **C** sugere maior função na atração de parceiras reprodutivas, já que as vocalizações com esta função devem ser pouco variáveis, para serem inequivocamente reconhecidas pelas fêmeas (Halliday, 1983). As notas **B**, provavelmente, desempenham funções essencialmente territoriais e suas variações representam a expressão gradativa da agressividade e disposição de luta do macho.

Schwartz & Wells (1984b, 1985) e Wells & Schwartz (1984a) interpretam as variações nos cantos territoriais de algumas espécies de Hyla centro-americanas como sistemas de comunicação gradativos. Da mesma forma, Martins & Haddad (no prelo) sugerem uma comunicação territorial gradativa para Hyla

faber (Hylidae), com base nas variações das vocalizações ter ritoriais. As notas emitidas durante a agressão física en tre machos de H. minuta foram as mais variáveis observadas den tro do repertório da espécie, o que também foi observado por Cardoso & Haddad (1984), sendo provável que representem um sistema de comunicação gradativo.

Os gritos de agonia de H. minuta também foram variáveis, no presente estudo, sendo possível que também apresentem gradações. Schneider (1977) observou variações nos gritos de agonia de Hyla arborea e Martins & Haddad (no prelo) sugerem que as variações nos gritos de agonia de Hyla faber podem indicar a existência de gradações nestas vocalizações.

Entre os anuros, existem espécies com cantos di recionais e espécies com cantos não direcionais (Gerhardt, 1975). No presente estudos, machos de H. minuta, cuja vocalização foi gravada no campo, apresentaram notas direcionais, como evidenciado pelos níveis sonoros medidos de frente e de lado. No entanto, Wells & Schwartz (1982) demonstraram que o sítio de canto pode conferir direcionalidade ao canto de uma espécie cujos machos não sejam fontes direcionais. Assim, para a con firmação da direcionalidade de canto de H. minuta são nece sárias medições de níveis em condições controladas de laboratório.

Atualmente, apenas explicações de caráter especulativo podem ser feitas para a função da direcionalidade das vocalizações de anuros. As notas **B** foram mais direcionais que as notas **A** e **C**, o que pode estar relacionado às funções destas notas. Quando dois ou mais machos cantam próximo, eles geralmen te conhecem a posição dos rivais pelo canto, sendo comum um

macho cantar voltado em direção ao outro. Assim, as notas **B**, que são territoriais, são dirigidas ao local para o qual o macho está voltado. Já, as notas **A** e **C**, que devem ser dirigidas mais às fêmeas, são menos direcionais, pois a localização das fêmeas o macho aparentemente desconhece. No entanto, é possível que as diferenças na direcionalidade destas notas estejam relacionadas apenas a questões físicas de propagação de diferentes tipos de sons, sem representarem adaptações biológicas. Para uma melhor compreensão do problema serão necessárias maiores informações sobre direcionalidade em espécies com diferente comportamento social e, também, sobre espécies que vocalizam em diferentes ambientes acústicos.

Duellman (1978) encontrou frequência dominante (= frequência do harmônico H2) em torno de 3,2 kHz, para cantos de H. minuta de Belém (PA). Cardoso (1981a) encontrou frequência do harmônico H2 entre 3,5 e 5,0 kHz, para cantos de H. minuta de Campinas (SP). No presente estudo, a estrutura em torno de 2,5 kHz corresponde a um fundamental de baixa intensidade e o harmônico H2 esteve em torno de 5,0 kHz. Os sonogramas de outras três populações de H. minuta, analisados por Cardoso & Haddad (1984), também apresentaram harmônicos H2 em torno de 5,0 kHz. É possível que estas diferenças (veja também a descrição do canto de H. minuta de Missionies, Argentina, em Barrio, 1967) devam-se a diferenças de metodologia e equipamentos empregados nas gravações e análises sonográficas, nos estudos citados.

### 5.2.2. Tipos de Cantos e funções das vocalizações

Cantos que possuem uma única nota do tipo **A** ser

viram, principalmente, na atração de fêmeas e na corte que precedeu o amplexo e secundariamente na territorialidade.

Cantos que possuem notas **C** repetidas serviram, principalmente, na atração de fêmeas em coros ruidosos e secundariamente na territorialidade.

As notas **B** tiveram como principal função a territorialidade, sendo que quanto maior a duração e a repetição das notas **B**, maior a agressividade expressa pelo macho emissor; cantos com notas **B** iniciais também foram mais agressivos que cantos com notas **B** inseridas no meio da seqüência de notas. As notas **B** serviram secundariamnete na atração de fêmeas (veja a seção 5.5).

H. minuta apresentou separação de funções a nível de notas, sendo as notas **A** e **C** usadas principalmente para a atração de fêmeas em ambientes não ruidoso e ruidoso, respectivamente, e as notas **B** para defesa e agressão territorial. Separação de função a nível de notas do canto tem sido observada em outras espécies de anuros, como Eleutherodactylus coqui (narins & Capranica, 1976, 1978) e Hyla albopunctata (Cardoso, 1981a), sendo possível que estudos mais aprofundados revelam que tal comportamento seja mais comum do que se pensa atualmente.

No presente estudo, H. minuta apresentou uma extraordinária capacidade de construção de diferentes tipos de cantos, através da adição, repetição e variação seqüencial dos diferentes tipos de notas dentro do canto (veja a tabela 2). Esta capacidade de construção de uma grande variedade de cantos não é comum nos anuros, que apresentam geralmente um pequeno repertório de sinais acústicos (Bogert, 1960; Smith, 1969; Moynihan, 1970; Salthe & Mecham, 1974; Gerhardt, 1978b) o que

também é regra geral para outros animais, que apresentam re pertório limitado a um pequeno número de sinais discretos, sen do incomum o uso extensivo de sinais gradativos, os quais au mentam os riscos de erro de percepção do receptor (Marler, 1967; Moynihan, 1970).

A função mais provável para o grito emitido durante a agressão física entre machos é a função territorial. É possível que este grito também atraia fêmeas, pois apresenta, além de estruturas moduladas, estruturas pulsionadas semelhantes à das notas **A** e **C**; também pode ter alguma função de liberação ("release call") quando emitido pelo macho que está em desvantagem durante a luta territorial (e.g., agarrado pelo outro macho).

O significado biológico do grito de agonia é o bscuro e sua função necessita ser investigada experimentalmente (Sazama, 1975a). Machos de H. minuta emitiram gritos de agonia quando rudemente capturados pelo observador, quando em interação agonística com indivíduos de espécies maiores (como Hyla albopunctata) e quando atacados pela serpente Liophis miliaris. Sazima (1975a) apresenta observações semelhantes so bre a contexto de emissão do grito de agonia de H. minuta.

As vocalizações observadas durante o encontro en tre fêmeas foram emitidas ao mesmo tempo em que faziam contato físico através de toques mútuos com os membros. Sua função é desconhecida, não estando descrita na literatura.

Os cantos formados por uma única nota do tipo **C** foram emitidos após um período prolongado de interrupção das atividades vocais, o que ocorreu mais freqüentemente durante o pôr do sol e no final da atividade de canto, e marcaram

o reinício das séries de cantos. Sua função também é desconhecida.

De uma maneira geral, os cantos de H. minuta não se enquadram nas propostas de classificação dos cantos de anuros (Bogert, 1960 ; Lescure, 1968; Salthe & Mecham, 1974), porque correspondem a sinais acústicos pertencentes a seqüências funcionais gradativas. Gelder et al. (1978), estudando as vocalizações de Rana temporaria, encontraram vocalizações intermediárias que não puderam ser classificadas de acordo com os esquemas existentes. Estes autores, bem como Pengilley (1971), chamam a atenção para a necessidade da compreensão das funções das vocalizações antes de atribuir-lhes nomes que pressuponham alguma função.

De acordo com Bogert (1960) o canto mais comumente emitido por um anuro adulto é o "mating call" (canto de acasalamento). Wells (1977a, 1977b) propôs o termo "advertisement call" (canto de anúncio) como mais correto para estes cantos, porque não especifica se o receptor é um macho ou uma fêmea. Assim, de acordo com a proposta de Wells (1977a, 1977b) o canto **A** de H. minuta, que é o mais comum em qualquer horário da noite, seria um canto de anúncio, que atrairia fêmeas e advertiria machos vizinhos sobre a ocupação de um dado local.

Entre uma e duas horas após o pôr do sol ocorreram: 1 - a maior riqueza de tipos de cantos; 2 - as maiores proporções de cantos compostos em relação aos cantos simples; 3 - as maiores proporções de notas **B** e **C** com relação às notas **A**; 4 - os maiores números de notas por unidade de tempo e 5 - os menores espaçamentos entre os cantos. Estes resultados estão relacionada

dos ao número de machos ativos, que foi máximo entre uma e du as horas após o pôr do sol e ao horário de maior chegada de fêmeas, que também foi entre uma e duas horas após o pôr do sol (embora as fêmeas não tivessem sido observadas em todas as noites).

Com o aumento no número de machos cantores no coro ocorreu maior disputa territorial, o que provocou um aumento relativo na emissão de notas territoriais do tipo **B**. Da mesma forma, o aumento do número de machos cantores provocou um aumento no nível de ruído do coro, o que provocou um umento relativo na emissão de cantos compostos contendo notas **C**, as quais reduziram as chances de sobreposição temporal entre as notas emitidas por machos vizinhos (veja a seção 5.2.1.).

Wells & Greer (1981) e Schwartz e Wells (1984a, 1984b , 1985) observaram Hyla ebraccata, Hyla microcephala e Hyla phlebodes adicionando notas secundárias ("secondary click notes") ao canto, em resposta a cantos de machos vizinhos da mesma espécie, de maneira similar à adição de notas **C** observadas para H. minuta, no presente estudo.

Várias espécies de anuros elevam o ritmo de vocalizações em resposta às vocalizações de outros indivíduos da mesma espécie (Licht, 1976; Wells, 1977a; Lemon & Struger, 1980; Brzoska & Schneider, 1982; Walkowiak & Brzoska, 1982; Schwartz & Wells, 1984b). Entre uma e duas horas após o pôr do sol, machos de H. minuta aumentavam o número de notas por unidade de tempo, reduzindo o intervalo de tempo entre os cantos. Isto ocorreu, provavelmente, devido ao aumento do número de machos no coro, os quais se estimularam mutuamente (um macho que não responda a cada canto emitido pelo seu vizinho terá reduzidas as suas chances de atrair fêmeas, já que a ta

xa de repetição dos cantos é um importante fator na atração de fêmeas; veja seção 5.5.), bem como devido ao horário de chegada das fêmeas, que parecem ser atraídas até os machos mais ativos do coro.

Wells & Schwartz (1984b), estudando o comportamento de sobreposição de cantos de Hyla ebraccata, perceberam que o macho líder que teve suas notas secundárias ("secondary click notes") sobrepostas pela nota introdutória do macho seguidor, foi o mais prejudicado na atração de fêmeas. Neste caso, o macho seguidor teve sua nota introdutória obscurecida, no entanto permaneceu com as notas secundárias livres, as quais foram mais atrativas às fêmeas.

Em alguns casos, a sobreposição temporal entre os cantos dos machos vizinhos parece corresponder a uma adaptação para dificultar os predadores, auditivamente orientados, na localização dos indivíduos que emitem os cantos (Tuttle & Ryan, 1982). Nas espécies de anuros em que os machos procuram ativamente as fêmeas (nestas espécies os machos não esperam pela escolha das fêmeas com base em características do canto), a sobreposição temporal pode ter função de aumentar a potência do coro, para atrair fêmeas a longa distância (Wells, 1977a).

A alternância de cantos, propiciada pela sincronização vocal entre machos vizinhos, parece ser um comportamento mais difundido entre os anuros, do que a sobreposição de cantos. Nas espécies que alternam canto, a sobreposição pode ser desvantajosa para ambos os machos, pois pode dificultar a orientação auditiva das fêmeas na escolha e localização do macho. A alternância de cantos entre os indivíduos pode ser em

duplas, trios, quartetos e pentetos (Martof & Thompson, 1958; Boget, 1960; Snyder & Jameson, 1965; Lemon, 1971; Rosen & Lemon, 1974; Sazima, 1975b; Wells, 1977a, 1977b, 1978; Fellers, 1979a; Passmore, 1981; Narins, 1982; Zelick & Narins, 1982; Odendaal et al., 1983; Cardoso, 1986).

Entre os machos vizinhos de H. minuta, foi comum haver cantos compostos sobrepostos, com notas alternadas, o que pode ser devido à sincronização de notas. Apenas outros dois casos de comportamento de sincronização de notas, sem sobreposição, são conhecidos em espécies de Hyla (Schwartz & Wells, 1984b, 1985) e a função da alternância de notas provavelmente é semelhante à função de alternância de cantos, ou seja, evitar sobreposição acústica, que pode ser desvantajosa na atração de fêmeas. A alternância de vocalizações (cantos ou notas) deveria ser, de uma maneira geral, esperada em espécies como H. minuta, onde as fêmeas escolhem os machos com base nas características do canto.

As vocalizações de H. minuta, em geral, foram sinais, que desempenharam funções no reconhecimento específico.

### 5.3. Territorialidade

#### 5.3.1. Intraespecífica

O conceito de territorialidade foi efetivamente proposto por Howard (1920), que, entretanto, não o definiu claramente. A territorialidade foi reconhecida, posteriormente, dentro de todas as classes de vertebrados, com exceção dos anfíbios (Collias, 1941). O trabalho de Martof (1953) foi o primeiro a reconhecer, de forma explícita, a existência de

territorialidade nos anfíbios anuros e, apesar de contestável em algumas de suas conclusões (Wells, 1977c), este trabalho é o marco inicial de uma série de trabalhos enfocando os aspectos da territorialidade no comportamento social dos anuros.

Dentro da dominância social pode ser reconhecida uma seqüência gradativa no comportamento social, sendo que em um dos extremos desta seqüência encontra-se a hierarquia de dominância e no outro extremo encontra-se a territorialidade (Kaufmann, 1983).

Hyla minuta apresentou duas manifestações distintas com relação à dominância social, de acordo com Kaufmann (1983). Uma delas foi a territorialidade dos machos, que defenderam ativamente os sítios de canto e a outra foi a relação dominância-subordinância existente entre o macho dominante e o macho satélite, que pode ser entendida como hierarquia de dominância.

Podem ser levantadas várias razões possíveis para explicar porque certas espécies de animais apresentam comportamento territorial. No entanto, a explicação mais razoável, atualmente, está relacionada à aquisição de recursos finitos (Kaufmann, 1983).

Wynne-Edwards (1962) sugere que a territorialidade tem função adaptativa em manter a população dentro da capacidade suporte do habitat, através da limitação da reprodução, considerando-se o comportamento dos indivíduos sem território (não reprodutivos) como altruístico. Esta hipótese depende da seleção de grupo, um fenômeno que a maioria dos biólogos só aceita em raras circunstâncias (Kaufmann, 1983).

A estimulação social, como consequência da territorialidade, parece ser relativamente comum em anuros e aparentemente ocorre em H. minuta, onde os machos vizinhos se estimulam mutuamente, através das disputas vocais, conforme já discutido na seção 5.2.2. No entanto, a principal função da territorialidade em H. minuta foi a aquisição de recursos finitos, representados pelas fêmeas receptivas (ovuladas). Para um macho obter uma fêmeas, deveria primeiro assegurar um sítio adequado onde pudesse cantar, atrair fêmeas e, finalmente, ser escolhido para a reprodução. A manutenção de áreas exclusivas de canto tem por função facilitar a localização dos machos pelas fêmeas, evitar que machos competidores interceptem a fêmea que se aproxima e prevenir que o casal em amplexo seja perturbado (Wells, 1977a; Jaslow, 1979; Passmore, 1981).

A densidade de machos cantores parece ser um fator intimamente relacionado à territorialidade em H.minuta. A correlação negativa entre o número de machos cantores e as mudanças de sítios, parece indicar que o aumento no número de machos territoriais determinou uma maior redução do espaço territorial individual, podendo ser uma adaptação para evitar grande aumento no número de interações agressivas. Dessa forma, o maior número de interações territoriais observado na cacimba da Unicamp em relação à Fazenda Argentina, deve estar relacionado a maior densidade de machos na primeira área.

O retorno ao mesmo sítio de canto, em noites consecutivas, tem sido considerado como manifestação territorial em anuros (Crump, 1972; Bunnell, 1973; Rosen & Lemon,

1974; Garton & Brandon, 1975; Duellman & Savitzky, 1976, Schneider, 1977; Woodruff, 1977; Woodruff, 1977; Greer & Wells, 1980; Wells, 1980c, 1981). No entanto, as espécies que cantam em diferentes sítios, em diferentes noites, também podem apresentar comportamento territorial, o que caracteriza os territórios flutuantes (Fellers, 1979a; Wells & Schwartz, 1984a).

Cardoso (1981a) observou machos de H. minuta de Campinas (SP) retornando ao mesmo sítio de canto por períodos de até três meses consecutivos. No presente trabalho, alguns machos de H. minuta não apresentaram territórios além de uma noite e outros permaneceram num mesmo local por várias semanas, embora não cantassem todas as noites.

Embora o comportamento territorial varie entre as diferentes espécies de anuros, padrões gerais podem ser reconhecidos. Algumas espécies, principalmente dentro da família Dendrobatidae, defendem territórios a partir de pontos elevados, de onde podem vigiar melhor as extensões dos seus domínios (Sexton, 1960; Crump, 1972; Silverstone, 1973; Durant & Dole, 1975; Wells, 1980b). Em outras espécies, os sítios defendidos podem ser ninhos escavados, subterrâneos ou expostos (Lutz, 1960a, 1960b; Pengilley, 1971; Woodruff, 1977; Kluge, 1981), ou ainda sítios subaquáticos (Lescure, 1979).

Os locais defendidos por H. minuta foram sítios de canto localizados em trechos da margem ou ramos de vegetais, não sendo usados para alimentação e nem oviposição. A defesa de sítios de canto corresponde ao comportamento territorial mais difundido nos anuros (Pierce & Ralin, 1972; Rosen & Lemon, 1974; Wells, 1977b; Fellers, 1979a; Sullivan, 1982a; Ryan, 1983; Cardoso, 1986).

Quando dois anuros disputam um território, geralmente existirá uma seqüência crescente de eventos no comportamento agressivo, que culminarão com o confronto físico. Esta seqüência possibilita que muitas interações terminem antes do confronto físico (Sexton, 1960; Whitney & Krebs, 1975a; Wells, 1977a, 1980b; Fellers, 1979a; Whitney, 1980; Ramer et al., 1983). Isto é importante porque a agressão física pode causar ferimentos ou expor os machos a predadores (Lutz, 1960a, 1960b, 1973, Rivero & Esteves, 1969; Kluge, 1981; Halliday, 1983), além de ser dispendiosa em termos de tempo e energia.

Wells (1977a) indicou que a reprodução prolonga da gera competição entre os machos e que a competição é a base das interações sociais elaboradas. No presente estudo, H. minuta reproduziu-se ao longo de todo o ano e apresentou um sistema de defesa territorial gradativo, evidenciado principalmente pelo elaborado sistema de comunicação sonora. A graduação do sistema de defesa territorial permitiu que boa parte das interações terminasse sem agressão física, isto porque os oponentes, provavelmente, tiveram meios de avaliarem-se mutuamente.

A agressão física ocorre se ambos os indivíduos julgarem capazes de vencer a disputa territorial (Whitney, 1980; Kaufmann, 1983; Robertson, 1986a). É possível que as duplas de machos de H. minuta que lutaram por períodos prolongados correspondessem a indivíduos com capacidades de luta similares e daí a inexistência de submissão e, conseqüentemente, de vencedor.

Considerando o conceito de linhas de defesa territorial de Whitney (1980), H. minuta apresentou linhas de defesa similares às de outros anuros estudados. A primeira li

nha de defesa é efetuada pelo canto de anúncio que, além de ter função na atração de fêmeas, envia uma mensagem de ocupação territorial (Bogert, 1960; Crump, 1972; Bunnell, 1973; Salthé & Mecham, 1974; Wells, 1977a, 1977b). A segunda linha de defesa pode ser representada por exibições posturais, como postura alta (Test, 1954; Sexton, 1960; Duellman, 1966; Crump, 1972; Wells, 1978), exibição de região gular colorida ou brilhante (Test, 1954; Sexton, 1960; Durant & Dole 1975; Wells, 1977a, 1978; Ryan, 1980a) e por cantos territoriais (Allan, 1973; Gambs & Littlejohn, 1979; Whitney, 1980; Wells, 1977a, 1978, 1980a, 1980b, 1981). A última linha de defesa territorial é representada pelo confronto físico, que pode envolver várias etapas de comportamento como: tentativas de infligir ferimentos ao oponente através de espinhos do polex ou espinhos nupciais (Lutz, 1960a, 1973; Rivero & Esteves, 1969; Kluge, 1981), luta de peito contra peito (Duellman & Savitzky, 1976; Howard, 1978a; Wells, 1978), saltos sobre o dorso do oponente e abraços similares a amplexo (Crump, 1972; MacDiarmid & Adler, 1974; Durant & Dole, 1975; Jaslow, 1979; Lescure, 1979; Wells, 1980b, 1981; Cardoso, 1981a; Sullivan, 1982a), empurrões e tentativas de deslocar o oponente do local defendido (Test, 1954; Sexton, 1960; Pengilley, 1971; Durant & Dole, 1975; Fellers, 1979a; Jaslow, 1979; Wells, 1980b; Cardoso, 1981a; Cardoso & Haddad, 1984), coices (Brattstron & Yarnell, 1968; Heyer & Crombie, 1979; Wells, 1981; Ryan, 1983) e perseguições (Wells, 1977c, 1980b; Howard, 1978a).

O comportamento territorial termina quando um dos oponentes foge ou adota postura de submissão (Test, 1954; Fellers, 1975; Wells, 1978; Jaslow, 1979; Heyer & Crombie, 1979), quando um indivíduo consegue empurrar o outro para fo-

ra do local em disputa (Duellman, 1966; Cardoso, 1981a) ou quando ambos abandonam o local em disputa (Crump, 1972; Sullivan, 1982a).

Em várias espécies de anuros, as interações territoriais têm função de espaçar os machos no início da noite, quando eles estabelecem seus sítios de canto (Allan, 1973; Garton & Brandon, 1975; Schneider, 1977; Fleischack & Small, 1978). Esta mesma explicação pode ser dada para o maior número de interações territoriais entre as 18h00 e 19h00, observado para H. minuta. A ocorrência de interações territoriais entre os machos de H. minuta no final da noite, foi devida ao término da atividade de vocalização de alguns machos que, para sair do coro, atravessam o território de machos em atividade de vocalização, provocando reações agressivas.

O tamanho da área defendida pode variar de acordo com o "status" social do indivíduo, o qual é fortemente influenciado por fatores endógenos como níveis hormonais e fatores maturacionais (Whitney, 1980; Cardoso, 1981a; 1986; Kaufmann, 1983; Moore, 1984). É possível que os níveis hormonais de um indivíduo variem em noites consecutivas, o que explicaria as variações nas dimensões das fronteiras dos territórios de machos vizinhos de H. minuta, observada em diferentes noites (q. v. resultados).

Fellers (1979a) indicou a existência de um limiar de 93 dB acima do qual um macho de Hyla versicolor não tolerará o canto de outro macho de sua espécie. Neste caso, o espaçamento dos machos foi feito por audição e a pequena correlação com a distância linear foi atribuída à heterogeneida

de acústica do meio. Embora não tenham sido feitos testes para H. minuta, é quase certo que os machos utilizem a audição para se espaçarem, o que tornaria variável o tamanho da área defendida de acordo com as características acústicas do ambiente. Um exemplo disto seria a redução do espaçamento em casos de barreiras acústicas (moita densa, barrancos, etc.).

De acordo com a classificação ecológica dos sistemas de acasalamento (Emlen & Oring, 1977), H. minuta apresentou um sistema do tipo "lek". Neste sistema, os machos, que se agregam para a reprodução, defendem uma pequena área que corresponde apenas ao sítio de canto e o único recurso presente, de interesse às fêmeas, são os machos. Wells (1977a) indicou que o "lek" é particularmente típico em espécies que cantam sobre a vegetação, mas ovipõem em água, como é o caso de muitos Hilídeos.

### 5.3.2. Interespecífica

Murray (1981) indicou a existência de duas maneiras através das quais a territorialidade interespecífica pode evoluir: (1) adaptativamente, como resposta à presença de competidores; (2) como consequência fortuita, quando indivíduos de duas espécies possuem características em comum que estimulam a agressão interespecífica. Murray (1981) concluiu que, de uma maneira geral, a territorialidade interespecífica é consequência fortuita da seleção para a territorialidade intraespecífica.

Existem controvérsias quanto ao significado adaptativo da territorialidade interespecífica, sendo importante que cada caso seja avaliado individualmente, evitando-se gene-

ralizações (Murray, 1981).

Algumas evidências sobre territorialidade interespecífica estão disponíveis para algumas famílias de anuros (veja a revisão de Schwartz & Wells, 1984a). Pengilley (1971) encontrou grande similaridade no canto agressivo de três espécies de Pseudophryne (Leptodactylidae), o que, segundo este autor, apoia a idéia de que os cantos agressivos de diferentes espécies são geralmente similares e mutuamente entendidos. Schneider (1977) observou que os cantos territoriais de diferentes Hilídeos europeus são parecidos. Wells (1980b), ao observar interações territoriais interespecíficas entre várias espécies de Dendrobatídeos, indicou que existem algumas evidências para se acreditar que Colostethus inguinalis e C. pratti "entendam" mutuamente seus cantos territoriais, os quais são muitos parecidos.

Littlejohn (1977) formulou a hipótese de que nos anuros pode ocorrer convergência entre os sinais agressivos de duas espécies, o que poderia reduzir a especificidade dos conflitos territoriais e possibilitar que as espécies possam reconhecer mutuamente as suas vocalizações territoriais. Neste caso a territorialidade interespecífica poderia ser um fenômeno adaptativo.

A competição acústica gerada pelas sobreposições de freqüências dos cantos, similaridades estruturais e funcionais dos cantos, sobreposição de microhabitat e sobreposição da estação reprodutiva, podem ser os motivos da territorialidade interespecífica exibida por Hyla ebraccata com relação a H. phlebodes (Schwartz & Wells, 1984a).

Das três espécies com as quais H. minuta intera

giu territorialmente nos locais do presente estudo, apenas com Hyla sanborni pode ter havido um processo adaptativo, pois foi a única espécie que teve potencialidade de competir com H. minuta. Essa possibilidade foi evidenciada pela similaridade dos sítios de canto utilizados, pela sobreposição das estações reprodutivas durante a época chuvosa e pelas similaridades espectrais dos cantos de anúncio e territoriais da ambas as espécies (Cardoso, 1981a). Embora no presente estudo não tenham sido observadas lutas entre duas espécies, Cardoso (1981a) relata uma interação envolvendo agressão física entre elas.

O movimento de indivíduos, que não sejam fêmeas de H. minuta, ao lado de um macho cantor de H. minuta pode provocar respostas agressivas, o que, aparentemente, representa um comportamento para expulsar machos satélites do território. As interações de H. minuta com H. albopunctata e P. cuvieri parecem ter sido provocadas pelo deslocamento dos indivíduos dentro dos territórios dos machos de H. minuta. Assim, o movimento pareceu ser o fator desencadeante do comportamento territorial interespecífico, nestes dois casos, o que caracterizou uma consequência fortuita da territorialidade intraespecífica de H. minuta.

#### 5.4. Tática satélite

A tática satélite tem sido observada em diversas espécies de vertebrados e invertebrados estando melhor estudada nos anfíbios anuros e nas libélulas (Insecta, Odonata) (Wells, 1977a; Waltz, 1982). A existência de táticas alternativas deve ser esperada em espécies em que a variação no sucesso reprodutivo dos machos exceda a variação no sucesso reprodutivo das fêmeas, estando esta variação relacionada a a

triburos físicos e/ou experiência, fatores que podem ser dependentes da idade do animal (Howard, 1978a).

No presente estudo, os machos satélites de H. minuta foram significativamente menores que os machos dominantes, fato que foi demonstrado para várias outras espécies de anuros, sugerindo que podem ser indivíduos mais jovens, mais fracos e de "status" social inferior (Garton & Brandon, 1975; Emlen, 1976; Howard, 1978a; Gerhardt, 1982; Perrill et al., 1982).

O comportamento apresentado pelos machos satélites de H. minuta foram similares aos de outras espécies (Emlen, 1976; Howard, 1978a, Perrill et al., 1978; Miyamoto & Cane, 1980; Roble, 1985). A postura baixa e a movimentação mínima, características dos satélites, evitam, aparentemente, comportamento agressivo do macho dominante (Emlen, 1976; Howard, 1978a; Miyamoto & Cane, 1980).

Foi particularmente interessante a formação de duplas "dominante-satélite" sem que houvesse agressão física, o que sugere que os machos de H. minuta podem avaliar o "status" social ou a excitação sexual de seus rivais através das características do canto, de maneira similar a outras espécies de anuros (Davies & Halliday, 1978; Arak 1983; Robertson, 1986a), ou através dos sítios ocupados e de posturas características.

Alguns machos de H. minuta foram observados mudando de tática (dominante para satélite ou vice-versa) em noites consecutivas ou na mesma noite, o que também tem sido observado em outros anuros (Howard, 1978a; Perrill et al., 1978, 1982; Mac Nally, 1979; Perrill, 1984; Roble, 1985). Estas mu

danças de tática podem estar relacionadas a flutuações nos níveis hormonais dos machos, de maneira similar ao que foi discutido para as variações nos tamanhos dos territórios na seção 5.3.1. Também podem ser explicados pelo modelo do limiar satélite ("satellite Threshold model") de Waltz (1982) e, neste caso, o macho optaria por uma ou outra tática de acordo com os potenciais de ganho em aptidão, previstos pelo modelo. Robertson (1986a), estudando Uperoleia rugosa (Leptodactylidae), concluiu que as mudanças de tática estão relacionadas a um processo dinâmico de perda de peso pelos machos cantores, devida aos gastos energéticos com as atividades de canto, e ao ganho de peso pelos machos satélites, o que lhes possibilita desalojar os cantores.

O aumento na densidade de machos disputando territórios, ou fêmeas, faz com que haja aumento no número de machos satélites (Perrill et al., 1978; Sullivan, 1982b, 1983). A variação no número de machos satélites de H. minuta, em diferentes noites, pode ser devida à variação no número de machos cantores disputando territórios, como observado pela correlação entre os dois valores, ou pode ser devida a certas condições climáticas como temperatura e umidade do ar, que aparentemente fazem variar a densidade de machos no agregado. Além da densidade de machos, outras condições, tais como estrutura de idade dos machos na população, padrões temporais de receptividade das fêmeas, natureza física do sítio de reprodução e a duração da estação reprodutiva, podem influenciar a ocorrência de estratégias reprodutivas alternativas (Howard, 1978a; Perrill et al., 1978).

A proporção média de machos cantores associados a machos satélites de H. minuta, de aproximadamente 9%, foi mais baixa que para Hyla regilla ( $\bar{X} = 17,02$ , Perrill, 1984; aproximadamente 20%, Fellers, 1975), Hyla cinerea ( $\bar{X} = 16,74\%$ , Perrill et al., 1978), Hyla arborea savignyi (aproximadamente 30%, Brzoska & Schneider, 1982) e foi muito mais baixa que para Bufo cognatus (mais que 95%, Sullivan, 1982b); mas foi mais alta que para Hyla chrysoscelis ( $\bar{X} = 1,7\%$ , Roble, 1985) e Hyla picta ( $\bar{X} = 6,9\%$ , Roble, 1985). As diferenças interespecíficas e de densidade, das populações estudadas, podem explicar estas variações.

O sucesso de acasalamento dos machos satélites de H. minuta (37,5%), através da interceptação de fêmeas que se aproximavam dos machos dominantes, foi igual ao sucesso de machos satélites de Hyla ebraccata (Miyamoto & Cane, 1980) e muito próximo ao de machos satélites de Hyla cinerea (43%, Perrill et al., 1978). A interceptação de fêmeas que se aproximam do macho dominante tem sido freqüentemente observada para machos satélites de outras espécies de anuros (Howard, 1978a; Sullivan, 1982b; Perrill, 1984; Roble, 1985).

Os machos satélites de H. minuta parecem ser mais sensíveis à aproximação das fêmeas do que os machos dominantes, o que também foi observado em Bufo cognatus (Sullivan, 1982b). Esta maior sensibilidade pode ser explicada pelo fato do macho satélite não estar ocupado com defesa de território e canto, podendo estar mais atento às fêmeas que se aproximem.

A inexistência de correlação entre o tamanho de machos dominantes e de machos satélites de H. minuta afasta

a possibilidade de que machos menores pudessem parasitar os machos maiores do agregado (no caso de H. minuta, as fêmeas também não parecem escolher machos com base em tamanho, veja a seção 5.5.). No entanto, restam as possibilidades de que propriedades envolvidas na seleção de canto pelas fêmeas sejam usadas pelos machos na decisão de mudar de tática ou selecionar um macho cantor para parasitar (Perrill et al., 1982) e que machos satélites escolham machos que detenham sítios de canto de mais alta qualidade (Fellers, 1979b).

Os machos satélites de H. minuta, além de parasitarem sexualmente os machos dominantes, também podem estar a espera de sítios de canto disponíveis, o que foi evidenciado pelo experimento de retirada do macho dominante, que fez com que oito dos dez machos satélites passassem a cantar. A tática de espera por vacância de sítio de canto tem sido observada em outras espécies de anuros (Fallers, 1975, 1979a, 1979b; Emlen, 1976; Wells, 1977c; Mac Nally, 1979; Perrill et al., 1982; Roble, 1985).

#### 5.5. Escolha de macho pela fêmea

A utilização de experimentos de "playback" na compreensão dos sistemas de comunicação dos anuros é crescente. No entanto, tem-se indicado diversas limitações para esta técnica. Slater (1983) indica que talvez o principal problema da utilização de experimentos de "playback" seja a ausência dos componente interativos, fundamentais na comunicação entre dois animais. Gerhardt (1982) questiona a extrapolação de resultados de experimentos de "playback" simples às condições naturais e indicou que quando são usados quatro alto-falantes,

ao invés de dois, a seletividade da fêmea é menos precisa. Assim, Gerhardt (1982) indica que o potencial para escolha de parceiros pode não ser totalmente efetivo nas situações acusticamente complexas que ocorrem na natureza, o que também foi observado por Forester & Czarnowsky (1985). Passmore (1981) indica que muitos destes experimentos de "playback" têm produzido resultados confusos e pouco convincentes e vários fatores requerem consideração antes que os resultados possam ser aceitos com confiança. Mesmo com esta série de limitações, os experimentos de "playback" são muitos úteis, desde que consideradas estas limitações e que sejam levadas em conta outras evidências que apoiem as conclusões.

Os experimentos de "playback" com fêmeas de H. minuta demonstraram que certos tipos de cantos são mais atraídos às fêmeas. Quanto maior a frequência de repetição de certos cantos, mais atraídos eles serão às fêmeas de H. minuta, como demonstrado pelo experimento 3 cantos **ABCC** X 1 canto **ABCC**. Fêmeas de anuros, de uma maneira geral, escolhem machos que produzem um maior número de sinais acústicos por unidade de tempo (Martof & Thompson, 1958; Whitney & Krebs, 1975b; Sullivan, 1982a, 1983, 1986; Wells & Schwartz, 1984b; Forester & Czarnowsky, 1985).

Wells & Schwartz (1984b), estudando a resposta de fêmeas de Hyla ebraccata a cantos compostos por três notas e cantos simples, concluem que há preferência por cantos compostos, mesmo nas condições de pouco ruído do laboratório. A aparente inexistência de preferência das fêmeas de H. minuta pelos estímulos do experimento 1 canto **ABCC** X 1 canto **A** possivelmente deveu-se às condições acústicas durante os experimentos, que

foram bastante simples. É provável que, em condições de alta densidade de machos cantores, os cantos que apresentem notas do tipo **C** secundárias tenham maior eficiência na atração de fêmeas, pois possibilitam menor sobreposição temporal entre os cantos de machos vizinhos (veja a seção 5.2.1.). A presença da nota **B**, cuja função é territorial (veja a seção 5.2.1), não pareceu reduzir a atratividade do canto composto.

No experimento 1 canto **BBB** (notas **B** longas) X 1 canto **ABCC** houve nítida preferência pelos cantos **ABCC**. Esta preferência é facilmente explicável pelo fato dos cantos **BBB** (notas **B** longas) apresentarem forte função territorial, enquanto os cantos **ABCC**, além da função territorial (desempenhada pela nota **B**), apresentam notas atrativas às fêmeas (notas **A** e **C**). Os cantos territoriais também foram referidos como pouco atrativos para fêmeas de Hyla cinerea (Oldham & Gerhardt, 1975).

Quanto ao experimento 1 canto **ABCC** X 1 canto **ABCC** (sobrepostos), a preferência das fêmeas pelo canto seguidor é de difícil explicação. É possível que a interrupção do canto líder, pela nota **A** do canto seguidor, perturbe a orientação da fêmea e acabe aumentando as chances do macho seguidor em atrair parceiras, pois este fica com as notas **C** livres de sobreposição. A adição de notas secundárias pode ter função de romper o padrão de vocalizações dos machos vizinhos, um fenômeno similar ao que ocorre na comunicação luminosa de certos pirilampos (veja a discussão e referências em Gerhard, 1983).

Para a confirmação desta hipótese são necessários maior número de repetições do experimento, bem como experimentos adicionais. Se esta hipótese for confirmada, então a existência de alternância de notas nos cantos de machos vizinhos

nhos de H. minuta pode desempenhar um papel mais complexo e talvez de interferência do macho seguidor sobre o macho líder.

Seria interessante verificar o comportamento de fêmeas de Hyla phlebodes e Hyla microcephala a cantos líder a seguidor sobrepostos, mas com notas alternadas, que tem sido interpretados, nestas espécies, como meio de reduzir a interferência a nível de notas (Schwartz & Wells, 1984b, 1985).

A tendência apresentada por fêmeas de H. minuta em voltar para o mesmo macho do qual haviam sido separadas, sugere que o acasalamento não é randômico e que as fêmeas escolhem determinados machos do agregado. Robertson (1986b) observou comportamento similar para fêmeas de Uperoleia rugosa. Woodward (1982) apresenta uma revisão de trabalhos que têm concluído que o acasalamento não é randômico em várias espécies de animais, inclusive anuros.

Possivelmente, a escolha de machos em H. minuta é feita com base em características como número de cantos por unidade de tempo, tipos de cantos emitidos e talvez a habilidade do macho durante as interações acústicas com seus vizinhos. Fêmeas de várias espécies de anuros escolhem os machos pelo canto emitido (Martof & Thompson, 1958 ; Whitney & Krebs, 1975b ; Gerhardt, 1982; Sullivan, 1982a, 1986; Forester & Czarnowsky, 1985; Robertson, 1986b).

É possível que as características acústicas dos machos estejam correlacionadas às características genéticas, o que explicaria a base de escolha pelas fêmeas. Além disso, fêmeas que escolham machos com cantos atraentes, provavelmente terão aumentadas as chances de deixar descendentes machos com cantos atraentes. A possibilidade de escolha por característica

cas do canto é reforçada pelos resultados dos experimentos de "playback" discutidos acima. O comportamento da fêmea, de visitar e "inspecionar" os machos a uma certa distância, sugere que ela esteja avaliando auditivamente os seus parceiros potenciais. No entanto, não pode ser desprezada a possibilidade de que estímulos visuais e olfativos desempenhem funções importantes no acasalamento não randômico de H. minuta, além do canto.

Os machos de H. minuta aparentemente não podem prever um dia determinado de aparecimento das fêmeas no agregado reprodutivo. No entanto, como ocorreu um horário de concentração na chegada de fêmeas nos dias em que elas estiveram presente, serão favorecidos os machos que neste horário forem acusticamente mais atrativos e facilmente localizáveis no coro.

A escolha de machos por fêmeas com base em diferenças de tamanho tem sido observada em várias espécies de anuros (Howard, 1978a; Wilbur et al., 1978; Fairchild, 1981; Gatz, 1981a, 1981b; Lee & Crump, 1981; Woodward, 1982; Ryan, 1983) e a vantagem reprodutiva dos machos maiores parece ser a mais freqüente (Verrel, 1983). Tem sido sugerido que os machos maiores são escolhidos preferencialmente porque são mais velhos (o crescimento nos anuros é indeterminado) e devem ter boas qualidades genéticas, pois seus fenótipos foram bem-sucedidos em sobreviver a uma ampla gama de variações desfavoráveis nas condições ambientais (Howard, 1978a) ou eles tem alimentação mais eficiente e portanto crescem mais rapidamente (Wilbur et al., 1978; Ryan, 1983). É difícil determinar se a seleção sexual desempenhada pelas fêmeas atua sobre a freqüência

sonora dos cantos, caracteres fortemente correlacionados nos anuros (Licht, 1976; Wilbur et al., 1978; Ryan, 1980b, 1983 ; Fairchild, 1981; Rand & Ryan, 1981; Arak, 1983; Robertson, 1986b).

Em várias espécies de anuros o tamanho não parece ser a base da escolha efetuada pelas fêmeas (Fellers, 1979b; Wells, 1979; Greer & Wells, 1980; Kluge, 1981; Gerhardt, 1982; Sullivan, 1982a, 1983, Godwin & Roble, 1983; Perrill, 1984) . Talvez o risco de predação do casal seja uma forte pressão se letiva nestas espécies, já que em casais onde os machos são muito grandes e pesados, para serem transportados pelas fêmeas, os riscos de predação durante o amplexo poderão ser aumen tados.

Embora Forester & Czarnowsky (1985) não tenham observado diferenças significativas entre os tamanhos de machos de Hyla crucifer em amplexo e de machos que não obtiveram fêmeas, estes autores sugerem que o sucesso reprodutivo de ma chos satélites, que são menores que os dominantes, pode influenciar a relação de tamanho entre machos em amplexo e machos que não obtiveram fêmeas.

Em H. minuta o tamanho dos machos não parece desempenhar uma função primordial na escolha feita pela fêmea, como demonstrado pelas diferenças não significativas entre as médias dos comprimentos totais de machos em amplexo e de machos que não obtiveram fêmeas. No entanto, a existência de diferenças significativas entre os tamanhos dos machos domi nantes e dos machos satélites, aliada ao sucesso reprodutivo dos machos satélites, no presente estudo, sugere que a média de tamanho dos machos em amplexo pode ser rebaixada pela es tratégia satélite, o que poderia levar à falsa interpretação da função do tamanho dos machos como base de escolha pelas

fêmeas.

Godwin & Roble (1983) observaram que machos de Hyla chrysoscelis que cantaram em maior número de noites obtiveram maior número de acasalamentos e concluíram que esta correlação pode ocorrer, de uma maneira geral, em espécies com estação reprodutiva prolongada. Como H. minuta é uma espécie cuja reprodução foi prolongada, no presente estudo, é possível que a persistência no coro, através do ano, seja um importante fator no sucesso reprodutivo dos machos.

Os horários e dias de maior aparecimento de fêmeas ovuladas foram exatamente os mesmos em que haviam os maiores números de machos ativos, fato que possibilitava às fêmeas uma maior opção de escolha. Esta maior opção de escolha tem levado alguns autores a sugerirem que quanto maior o coro de machos, proporcionalmente maior será o número de fêmeas atraídas e os machos terão maior probabilidade de reprodução em coros grandes (Whitney & Krebs, 1975a; Ryan et al., 1981). No entanto, a influência dos fatores abióticos, no tamanho dos coros e no número de fêmeas ovuladas, é pouco conhecida e não pode ser desprezada.

Em H. minuta, quando o macho escolhido percebia a aproximação de fêmea, passava a emitir cantos do tipo A em alta taxa de repetição por unidade de tempo. Este comportamento tem sido observado em outras espécies de anuros (Garton & Brandon, 1975; Passmore, 1976; Fellers, 1979a; Wells & Schwartz, 1984b) e tem sido chamado de canto de corte ("courtship call"). O Canto de corte pode ter função em fornecer orientação acústica adicional, além de indicar a ausência de

agressividade do macho e prontidão para acasalar (Wells, 1977b).

Foram raras as interações físicas entre machos de H. minuta, na disputa direta por fêmeas. Quando um macho entrava em amplexo, praticamente assegurava sua reprodução, pois não foram vistos machos desalojados da fêmea por seus rivais, como ocorre em certas espécies de anuros (Davies & Halliday, 1977, 1978, 1979; Wells, 1979; Ryan, 1983).

Emlen & Oring (1977) apresentam uma classificação ecológica dos sistemas de acasalamento e, de acordo com as definições destes autores, H. minuta apresentou um sistema de "lek", já que os territórios dos machos, aparentemente, foram usados apenas como sítios de canto e locais de amplexo, não sendo detectados recursos de interesse às fêmeas, além dos machos. A distribuição assincrônica das fêmeas receptivas é geralmente considerada como um dos principais fatores responsáveis pelo sistema de acasalamento poligínico (Emlen, 1976; Wells, 1977a; Kluge, 1981), do qual faz parte o sistema de "lek". Embora as fêmeas de H. minuta tenham uma distribuição concentrada entre 1 e 2 horas após o pôr do sol, a distribuição entre as diferentes noites foi irregular (conforme verificado na figura 4).

#### 5.6. Amplexo e desova

Nas espécies de anuros em que a fêmea faz a escolha do parceiro, habitualmente o macho espera algum contato físico prévio antes de abraçá-la (Lutz, 1960a, 1960b; Garton & Brandon, 1975; Oldham & Gerhardt, 1975; Whitney & Krebs, 1975b; Emlen, 1976; Wells, 1977a; Fellers, 1979a; Ryan, 1980a; Kluge, 1981; Sullivan, 1982b; Arak 1983). Embora

em H. minuta sejam as fêmeas que realizam a escolha dos parceiros, os machos observados no momento em que entravam em amplexo não esperavam por qualquer contato físico prévio, ao contrário do que observou Cardoso (1981a) em um casal formado em laboratório. Machos cantores de H. minuta que fiquem a espera do contato físico da fêmea, podem perder mais que 37,5% das parceiras para os machos satélite associados (veja a seção 5.4).

Após entrar em amplexo o casal de H. minuta vai para dentro d'água, sendo o local de desova escolhido pela fêmea, que carrega o macho em seu dorso. Situação similar foi constatada em Physalaemus cuvieri (Cardoso, 1981b) e possivelmente ocorre em muitas outras espécies.

Em espécies de reprodução explosiva é comum os machos entrarem em amplexo com fêmeas que ainda não estão prontas a oviposição, como um meio de guarda das fêmeas até a hora da reprodução (Wells, 1977a). O pequeno tempo de amplexo indica que quando o casal de H. minuta é formado, os indivíduos já estão prestes a eliminar os gametas, não ocorrendo guarda da fêmea pelo macho.

Os ovos de H. minuta são depositados em pequenos grupos presos à vegetação, logo abaixo da superfície (Bokermann, 1963; Cardoso, 1981a). O número médio de ovos por desova, observado no presente trabalho ( $\bar{X} = 286,8$ ), foi mais alto do que tem sido observado por outros autores que estudam H. minuta (Bokermann, 1963; Crump, 1974; Duellman, 1978; Cardoso, 1981a).

Tanto os machos quanto as fêmeas de H. minuta reproduram-se várias vezes ao longo do ano. O menor intervalo

de tempo observado entre duas desovas de uma mesma fêmea de H. minuta foi de 22 dias. Esta observação não chega a ser surpreendente, visto que atualmente se conhecem intervalos ainda menores para outras espécies de anuros (Emlen, 1976; Wells, 1976; Perrill, 1983).

Os machos podiam se reproduzir todas as noites em que cantavam, sendo que machos observados em amplexo numa noite, podiam estar cantando e atraindo fêmeas na noite seguinte. Kluge (1981) observou machos de Hyla rosenbergi obtendo fêmeas em noites consecutivas, o mesmo observaram Godwin & Roble (1983) para Hyla chrysoscelis e Perrill (1984) para Hyla regilla. Cardoso (1981a), através de experimentos de laboratório, demonstrou que machos de Hyla sanborni podem fertilizar os óvulos de diversas fêmeas em noites consecutivas, em bora com uma queda na fertilização.

Esta estratégia de eliminação de gametas várias vezes durante a estação reprodutiva é típica de espécies de reprodução prolongada e é adaptativa na medida em que evita o risco de perda total dos gametas por predação ou variações nos fatores abióticos, que pode ocorrer nas espécies de anuros com reprodução explosiva, que depositam todos os ovos em uma ou poucas noites.

Salthe & Duellman (1973) formularam um modelo se gundo o qual quanto maior o tamanho corporal de fêmeas de anu ros, maior o número de óvulos produzidos. Várias espécies de anuros estudadas confirmaram esta correlação (Crump, 1974; Davies & Halliday, 1977; Howard, 1978b; Ryan, 1983). H. minuta, no presente trabalho, também apresentou esta correlação. No entanto, o gráfico de dispersão obtido (Fig. 22) sugere um fa

tor adicional relacionado ao comprimento e, talvez, idade das fêmeas. Aparentemente, quando as fêmeas de H. minuta atingem aproximadamente 28mm (talvez o comprimento de fêmeas plenamente adultas) ocorre um grande aumento na produção de óvulos. São necessárias maiores quantificações para a confirmação desta tendência de aumento, a partir de 28mm, que pode ser, na verdade, um problema amostral.

#### 5.7. Dimorfismo Sexual em tamanho

As medidas dos aultos de H. minuta foram maiores que as apresentadas por outros autores (Miranda-Ribeiro, 1926; Cochran, 1955; Lutz, 1973; Duellman, 1978; Cardoso & Haddad, 1984) provavelmente porque os indivíduos aqui estudados foram medidos vivos, uma vez que eram devolvidos à população. As medidas foram tomadas em indivíduos distendidos, como forma de padronizar a metodologia. Assim, os dados de comprimento total de H. minuta apresentados neste trabalho não são estritamente comparáveis a medições de indivíduos fixados, provavelmente encolhidos durante o processo.

Wells (1978), estudando espécies do gênero Rana, formulou a hipótese de que em espécies de anuros territoriais, os machos devem apresentar tamanho igual ou maior que as fêmeas. Tal desenvolvimento corporal dos machos corresponderia a uma adaptação às lutas territoriais (Wells, 1978). Esta hipótese tem sido confirmada para várias espécies territoriais (veja a revisão de Shine, 1979), mas não para outras (e.g., Cardoso, 1981; Sullivan, 1982a; Cardoso & Haddad, 1984; Perrill, 1984).

Embora territoriais, os machos de H. minuta apresentaram comprimento total significativamente menor que

o comprimento total das fêmeas. Outros trabalhos também têm referido fêmeas de H. minuta como maiores que os machos (Crump, 1974; Duellman 1978; Cardoso & Haddad, 1984).

Pelo menos duas explicações podem ser apresentadas para o fato de H. minuta não seguir a hipótese de Wells (1978). A primeira está relacionada ao modelo formulado por Salthe & Duellman (1973) de que quanto maior o tamanho corporal da fêmea maior o número de óvulos produzidos. Assim, no caso de H. minuta poderia estar havendo uma pressão seletiva forte para que as fêmeas atingissem comprimento total de aproximadamente 28mm (veja a seção 5.6.), pois apresentariam maior eficiência reprodutiva, podendo transportar maior número de óvulos. É possível que em H. minuta o tamanho ótimo de fêmeas seja maior que o de machos.

É possível que a hipótese de Wells (1978) seja aplicável somente a espécies territoriais de grande porte, onde o problema de transporte de grandes quantidades de gametas pelas fêmeas não representa uma pressão seletiva tão forte que possa mascarar o desenvolvimento corporal dos machos.

A segunda explicação, para o menor tamanho dos machos, estaria relacionada à sua maior taxa de mortalidade em relação às fêmeas, por ficarem mais expostos à predação durante a atividade reprodutiva. Dessa maneira, eles raramente viveriam o tempo suficiente para atingir grandes tamanhos (Shine, 1979; Howard, 1981).

Um modelo alternativo, proposto por Woolbright (1983), também para explicar o dimorfismo sexual em tamanho nos anuros leva em conta três variáveis (a seleção para aumento de volume corporal em fêmeas, seleção sexual para ma-

chos e restrições energéticas dos machos). Embora este modelo indique que espécies tropicais de reprodução prolongada deve riam apresentar machos menores que as fêmeas, em H. minuta as fêmeas apresentaram comprimento total aproximadamente 1,04 vezes maior que o dos machos, valor que está dentro do pre visto para a reprodução prolongada de climas temperados, mas distante da categoria de reprodução prolongada de climas tro picais, à qual H. minuta realmente pertence.

Sullivan (1984) apresenta dados para espécies pertencentes às três categorias propostas por Woolbright (1983) e os valores apresentados não confirmam o modelo deste autor. Segundo Sullivan (1984) um modelo para explicar dimorfismo em tamanho será irreal se baseado em apenas três variáveis, visto que um número muito maior de variáveis deve in fluenciá-lo.

#### 5.8. Proporções sexuais ("sex ratio")

As correlações positivas entre o número de ma chos cantores e de fêmeas receptivas e entre o número de ma chos reprodutivamente ativos (cantores e satélites) e de fême as receptivas, podem indicar que quanto maior o coro de ma chos cantores, maior o número de fêmeas atraídas ao coro. No entanto, também é possível que certos fatores abióticos influ enciem o número dos indivíduos no coro (veja a figura 4).

Da mesma forma que observado para H. minuta, nes te trabalho, vários autores têm constatado que nas espécies de anuros o número de machos reprodutivamente ativos é freqüente mente maior que o número de fêmeas receptivas (Garton & Brandon, 1975; Emlen, 1976; Davies & Halliday, 1977, 1978; Fairchild,

1981; Kluge, 1981; Ryan, 1983). A explicação para esta constatação vem do fato dos machos destas espécies poderem cantar e se reproduzir em muitas noites sucessivas, ao passo que as fêmeas estão receptivas apenas uma ou algumas vezes durante a estação reprodutiva (Emlen, 1976; Davies & Halliday, 1977, 1978; Ryan, 1983).

Emlen (1976) e Emlen & Oring (1977) indicam a importância da proporção sexual operacional ("operational sex ratio"). No entanto, estes autores não fizeram considerações sobre qual o período de amostragem mais realístico ou sobre as dificuldades associadas à determinação de indivíduos sexualmente ativos.

#### 5.9. Experimentos de "playback" interpopulacionais

Diferentes populações de H. minuta foram descritas como espécies distintas, por vários autores, em decorrência das consideráveis variações morfológicas observáveis entre os indivíduos destas populações (Cochran, 1955; Lutz, 1973).

A população de Campinas apresenta o padrão de duas faixas dorsais e portanto corresponde ao padrão bivittata. Os machos de H. minuta de Nova Friburgo (RJ) (localidade tipo da espécie), de Lages (SC) (localidade tipo de H. bivittata) e de Chapada dos Guimarães (MT) (localidade tipo de H. velata), chegando a emitir vocalizações fortemente territoriais aos cantos agressivos desta última população. As fêmeas de Campinas também apresentaram respostas positivas aos cantos gravados de indivíduos destas três populações.

Já que o canto, nos anfíbios anuros, representa um importante mecanismo de isolamento reprodutivo pré-zigóti

co (Littlejohn & Fouquette, 1960; Loftus-Hills & Littlejohn, 1971; Straughan, 1973, 1975; Littlejohn & Watson, 1974; Channing, 1976; Telford & Passmore, 1981; Gerhardt, 1982), os resultados dos experimentos de "playback" interpopulacionais vêm reforçar o pensamento corrente de que Hyla velata e Hyla bivittata representam sinônimos de H. minuta.

## 6. CONCLUSÕES

6.1. Nas duas áreas de estudo, Hyla minuta apresentou um grande número de características de espécies de reprodução prolongada ("sensu" Wells, 1977a), tais como: (1) os machos foram escolhidos pelas fêmeas para a reprodução; (2) existiu pouca competição direta entre machos pela posse de fêmeas; (3) a reprodução ocorreu durante todos os meses do ano; (4) o repertório vocal foi gradativo e complexo; (5) o comportamento territorial foi elaborado; (6) machos e fêmeas reproduziram-se várias vezes durante o ano; (7) a desova foi efetuada após um amplexo rápido; (8) há ausência de calosidade nupciais nos machos; (9) o número de machos nos sítios de reprodução foi sempre maior que o número de fêmeas. Apenas uma característica reprodutiva não foi de espécies de reprodução prolongada: o macho não esperou a fêmea fazer contato físico prévio para entrar em amplexo, o que pode ser devido à existência de machos satélites que interceptam fêmeas.

6.2. Certas condições abióticas foram favoráveis para a reprodução de Hyla minuta, destacando-se as chuvas, baixa luminosidade, temperaturas acima de 15°C e ausência de ventos fortes.

6.3. Hyla minuta apresentou um sistema de comunicação sonora com grande número de tipos de sinais acústicos, havendo graduação entre alguns dos tipos de sinais. A estrutura física das vocalizações com maior função territorial e dos gritos de agonia foram variáveis. Os cantos e notas com maior função na atração de fêmeas foram os mais estereotipados. As diferentes notas, de um determinado canto, apresentaram funções dis

tintas na comunicação.

6.4. De uma maneira geral, as vocalizações de Hyla minuta desempenham funções no reconhecimento específico (intra e intersexual), com exceção dos cantos territoriais que, além do reconhecimento específico, parecem desempenhar funções de comunicação interespecífica com Hyla sanbori e com a possível exceção do grito de agonia, cuja função é desconhecida.

6.5. Os machos de Hyla minuta foram territoriais e apresentaram um sistema de comunicação sonora gradativo, durante as disputas territoriais. A densidade de machos foi um importante fator associado à territorialidade intraespecífica.

6.6. A territorialidade interespecífica entre machos de Hyla minuta e de outras espécies sintópicas pode ser explicada, ora com base na adaptabilidade do processo, devida à competição, ora como consequência casual da territorialidade intraespecífica, sem significado adaptativo.

6.7. O comportamento satélite dos machos de Hyla minuta foi uma decorrência da territorialidade intraespecífica e esteve associado a estratégias de espera por vacância de território e de parasitismo sexual.

6.8. O sistema de acasalamento de Hyla minuta foi do tipo "lek", com as fêmeas realizando a escolha dos parceiros reprodutivos. O acasalamento não foi aleatório, sendo os cantos com alta frequência de repetição e com componentes territoriais fracos, os mais atrativos às fêmeas. O tamanho dos machos não pareceu desempenhar nenhum papel importante na escolha e-

fetuada pela fêmea.

6.9. Alguns modelos sobre dimorfismo sexual em anuros não foram válidos para Hyla minuta. Este fato deve-se ao pouco conhecimento da biologia reprodutiva da grande maioria das espécies de anuros, em particular das neotropicais. Somente após uma compreensão mais global da biologia reprodutiva dos anuros é que os modelos, referentes a este assunto, atingirão um maior grau de confiabilidade.

## 7. RESUMO

O presente trabalho teve por objetivo central o estudo do comportamento reprodutivo de Hyla minuta na região de Campinas, São Paulo (22°48'S, 47°05'W, 650-700 m alt.).

Foram constatadas as influências de certos fatores abióticos (temperatura, vento, trovão, luminosidade da lua, horário de pôr do sol, chuva e fogo) afetando a atividade reprodutiva de H. minuta nas áreas estudadas.

Foram observados mais de 70 tipos de vocalizações, utilizados nos diferentes contextos da interação social e que, de uma maneira geral, desempenharam funções no reconhecimento específico de H. minuta. Existiram três tipos de notas emitidas com maior frequência, que foram denominadas de **A**, **B** e **C**. A nota **A** teve maior função na atração de fêmeas e corte a pequena distância; a nota **B** teve maior função territorial; a nota **C** pareceu ter maior função na atração de fêmeas em coro ruidoso.

As vocalizações emitidas durante as interações territoriais foram as mais variáveis e geralmente estavam dispostas em seqüência agressiva crescente, evidenciando um sistema gradativo de comunicação. Nos horários em que havia um maior número de machos cantando (entre uma e duas horas após o pôr do sol) o repertório vocal dos machos era mais rico em tipos de cantos.

Os machos defenderam territórios de onde cantavam para atrair as fêmeas. Os territórios eram ocupados por períodos variáveis, de uma noite até mais que um mês. A territorialidade apresentou apenas funções reprodutivas (espaçamento de machos para evitar interferência reprodutiva e aquisição de sí

tio adequado para atração de fêmeas). A defesa territorial foi caracterizada por uma seqüência de linhas de defesa que culminavam com a agressão física. Estas linhas foram adaptativas pois possibilitavam que boa parte das interações terminasse antes da agressão física, que podia expor os oponentes a ferimentos e a predação, além de ser dispendiosa em termos energéticos.

As interações interespecíficas foram, aparentemente, de dois tipos: (1) adaptativa, devido à competição com Hyla sanborni; (2) casual, devido ao comportamento apresentado por indivíduos de Hyla albopunctata e Physalaemus curvieri, que podiam ser semelhantes a certos tipos de comportamento de indivíduos de H. minuta.

No laboratório, a escolha de machos efetuada pelas fêmeas não foi aleatória. Esta escolha foi baseada principalmente nos tipos de cantos emitidos, freqüência de repetição dos cantos e, talvez, na habilidade dos machos durante as interações acústicas, fatores que, aparentemente, não estiveram correlacionados ao tamanho dos machos. Os cantos territoriais foram pouco atrativos às fêmeas.

O sistema de acasalamento foi do tipo "lek", sendo os territórios dos machos usados apenas como sítios de canto e locais de amplexo, não sendo detectados recursos de interesse às fêmeas, além dos machos.

Tanto os machos como as fêmeas se reproduziram várias vezes durante o ano. Os machos podiam se acasalar em noites sucessivas, ao passo que o menor intervalo entre duas desovas de uma mesma fêmea foi de 22 dias.

Certos machos apresentaram comportamento satélite (ficavam sem cantar e praticamente imóveis, ao lado de ma

chos cantores), que foi empregado para duas funções distintas: (1) espera por disponibilidade de sítio de canto; (2) parasitismo sexual sobre o macho dominante (o macho satélite interceptava as fêmeas atraídas pelo macho dominante).

H. minuta apresentou nove características de espécies de reprodução prolongada e apenas uma característica de espécies de reprodução explosiva. Esta última característica corresponde à ausência de contato físico com o macho, efetuado pela fêmea, antes do amplexo. A explicação da discordância desta característica com as demais pode estar relacionada à existência de estratégia satélite. Machos que venham a esperar o contato prévio das fêmeas podem perder uma maior proporção de fêmeas aos satélites.

Os experimentos de "playback" interpopulacionais reforçam a sinonimização de Hyla bivittata e Hyla velata a H. minuta.

Alguns modelos sobre dimorfismo sexual em anuros não foram válidos para H. minuta. Este fato deve-se ao pouco conhecimento da grande maioria das espécies de anuros, em particular das neotropicais. Somente após uma compreensão mais global da biologia reprodutiva dos anuros é que os modelos referentes a este assunto atingirão um maior grau de confiabilidade.

## 8. SUMMARY

The present work was carried out with the central purpose of studying the reproductive behavior of Hyla minuta in the municipality of Campinas, state of São Paulo, Brazil (22°48' S, 47°05' W, 650-700 m alt.).

The influence of some abiotic factors (temperature, wind, thunder, moon luninosity, sunset, rain and fire) affecting the reproductive activity of H. minuta was noted.

More than 70 vocalization types were registered. These vocalizations are important in the specific recognition system of H. minuta. Calls were composed of three main note types which were named **A**, **B** and **C**. The **A** note was more important in attracting females and in close-range courtship; the **B** note had greater territorial function; the **C** note seemed related to attracting females during noisy choruses.

During territorial interactions the vocalizations were more variable and usually ordered in an increasingly aggressive sequence indicative of a graded communication system. When the number of males was maximum (between one and two hours after sunset) the males' vocal repertoire was the richest in call types.

The males called from territories to attract females. Occupation of territories by individual males spanned from one night to more than a month. The territoriality only served reproductive functions (spacing of males for female attraction and to reduce mating interference). The territoriality was characterized by a sequence of more intensely aggressive behavior culminating in fight. A good part of territorial interactions finished before fight. Fight is undesirable

because it exposes the opponents to predation, injury, and wast of time and energy.

Two types of interspecific territorial interactions were considered: (1) adaptive, as consequence of competitive interactions between H. minuta and H. sanborni; (2) non-adaptive, as consequence of behavior presented by individuals of Hyla albopunctata and Physalaemus cuvieri that resembles behavior of H. minuta.

The sexual selection performed by females was not at random. This selection was mainly based in calling behavior of males (call types, call repetition rate, and ability during vocal interactions) and, apparently, males' size had no correlation with reproductive success. Strongly territorial calls were little attractive to females.

H. minuta presented a lek mating system, and males used territories only as call sites. The only detectable resource on the territories for females were males.

Males and females appear to be able to reproduce several times during the year. The males might mate in consecutive nights, and smallest egg clutch interval observed for a female was 22 days.

Some males presented satellite behavior (remain silent and motionless near to a calling male). This behavior has two distinct functions related to reproductive success: (1) wait for availability of call territory; (2) sexual parasitism upon the calling male (the satellite male can intercept the approaching female attracted by the calling male).

H. minuta presented nine characteristics of prolonged breeders, but only one explosive breeder characteristic,

the absence of the physical contact performed by females before amplexus. The explanation for this discordance may be related to the satellite parasitism: males which await physical contact by the female will probably lose a greater proportion of females to satellites.

Some models treating sexual dimorphism in body size in anurans were not supported by H. minuta. Relatively little is known concerning the reproductive biology of the majority of anuran species, in particular the neotropical species. A better comprehension of the anuran reproductive biology will probably be necessary before models adequately describing reproductive traits can be elaborated.

## 9. REFERÊNCIAS

- ALLAN, D. M. 1973. Some relationships of vocalizations to behavior in the Pacific treefrog, Hyla regilla. Herpetologica, 29(4): 366-371.
- ARAK, A. 1983. Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses. Nature, 306: 261-262.
- AWBREY, F. T. 1968. Call discrimination in female Scaphiopus couchii and Scaphiopus hurterii. Copeia, 1968(2): 420-423.
- AWBREY, F. T. 1978. Social interactions among chorusing Pacific tree frogs, Hyla regilla. Copeia, 1978(2): 208-214.
- BARRIO, A. 1967. Sobre la validez de Hyla sanborni K. P. Schmidt y H. uruguayana K. P. Schmidt (Anura, Hylidae). Physis, 26(73): 521-524.
- BLAIR, W. F. 1956. Call difference as an isolation mechanism in southwestern toads (genus Bufo). Texas J. Sci., 8(1): 87-106.
- BLAIR, W. F. 1961. Calling and spawning seasons in a mixed population of anurans. Ecology, 42(1): 99-110.
- BOGERT, C. M. 1960. The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. In Lanyon, W. W. & W. N. Tavolga (eds.). Animal sounds and communication. Am. Inst. Biol. Sci. Publ., 7: 137-320.
- BOKERMANN, W. C. A. 1963. Girinos de anfíbios brasileiros-I (Amphibia - Salientia). An. Acad. Brasil. Ci., 35(3): 465-474.

- BOKERMAN, W. C. A. 1967. Notas sobre cantos nupciais de anfíbios brasileiros (Anura). III. An. Acad. Brasil. Ci., 39(3/4): 489-493.
- BRATTSTRON, B. H. & R. M. YARNELL. 1968. Aggressive behavior in two species of leptodactylid frogs. Herpetologica, 24(3): 222-228.
- BRZOSKA, J. & H. SCHNEIDER. 1982. Territorial behavior and vocal response in male Hyla arborea savignyi (Amphibia: Anura). Israel J. Zool., 31: 27-37.
- BUNNELL, P. 1973. Vocalizations in the territorial behavior of the frog Dendrobates pumilio. Copeia, 1973(2): 277-284.
- CARDOSO, A. J. 1981a. Organização espacial e temporal na reprodução e vida larvária em uma comunidade de Hilídeos no sudeste do Brasil (Amphibia, Anura). Dissertação de mestrado, Inst. Biol., Univ. Est. Campinas.
- CARDOSO, A. J. 1981b. Biologia e sobrevivência de Physalaemus cuvieri Fitz., 1826 (Amphibia, anura), na natureza. Ci e Cult., 33(9): 1224-1228.
- CARDOSO, A. J. 1986. Utilização de recursos para reprodução em comunidade de anuros no sudeste do Brasil. Tese de doutorado, Inst. Biol., Univ. Est. Campinas.
- CARDOSO, A. J. & C. F. B. HADDAD. 1984. Variabilidade acústica em diferentes populações e interações agressivas de Hyla minuta (Amphibia, Anura). Ci e Cult., 36(8): 1393-1399.

- CEI, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. Monitore Zool. Ital. (N.S.) Monogr., 2: XII + 609 pp.
- CHANNING, A. 1976. Pre-mating isolation in the genus Kassina (Amphibia, Anura, Rhacophoridae) in southern Africa. J. Herpetol., 10(1): 19-23.
- CHAVES-NETO, A. 1985. Bootstrap e regressão. Uma opção aos mínimos quadrados generalizados. Dissertação de mestrado, Inst. Mat., Est. e Ciênc. Comput., Univ. Est. Campinas.
- COCHRAN, D. M. 1955. Frogs of southeastern Brazil. U. S. Nat. Mus. Bull., 206: XVI + 1423.
- COLLIAS, N. E. 1941. Aggressive behavior among vertebrate animals. Physiol. Zool., 17: 83-123.
- CRUMP, M. L. 1972. Territoriality and mating behavior in Dendrobates granuliferus (Anura : Dendrobatidae). Herpetologica, 28(3): 195-198.
- CRUMP, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. Misc. publ. Univ. Kansas Mus. Nat.Hist., 61: 1-68.
- DAUGHERTY, C. H. 1976. Freeze-branding as a technique for marking anurans. Copeia, 1976 (4): 836-838.
- DAVIES, N. B. & T. R. HALLIDAY. 1977. Optimal mate selection in the toad Bufo bufo. Nature, 269: 56-58.
- DAVIES, N. B. & T. R. HALLIDAY. 1978. Deep croaks and fighting assessment in toads Bufo bufo. Nature, 274: 683-685.

- DAVIES, N. B. & T.R. HALLIDAY. 1979. Competitive maté searching in male common toads, Bufo bufo. Anim. Behav., 27: 1253-1267.
- DIACONIS, P. & B. EFRON. 1983. Computer-intensive methods in statistics. Scientific American, 248(5): 96-108.
- DREWRY, G. E. & A. S. RAND. 1983. Characteristics of an acoustic community: puerto rican frogs of the genus Eleutherodactylus. Copeia, 1983(4): 941-953.
- DUBOIS, A. 1977a. Observations sur le chant et les relations interindividuelles chez quelques grenouilles du sous-genre Paa du Nepal (Amphibiens, Anoures, genere Rana). In Le roy, Y. (ed.). Etho-écologie des communications chez les Amphibiens. Bull. Soc. Zool. Fr., 102, Suppl. 2: 163-181.
- DUBOIS, A. 1977b. Chants et ecologie chez les amphibiens du Nepal. In Écologie et géologie de l'Himalaya. Coll. Intern. CNRS, 268: 109-118.
- DUBOIS, A. & J. MARTENS. 1984. A case of possible vocal convergence between frogs and a bird in Himalayan torrents. J. Ornithologie, 125(4): 455-463.
- DUELLMAN, W. E. 1966. Aggressive behavior in dendrobatid frogs. Herpetologica, 22(3): 217-221.
- DUELLMAN, W. E. 1967. Social organization in the mating calls of some neotropical anurans. Am. Midl. Nat., 77: 156-163.
- DUELLMAN, W. E. 1978. The biology of an equatorial herpetofauna in amazonian Ecuador. Misc. Publ. Univ. Kansas Mus.

- Nat. Hist., 65: 1-352.
- DUELLMAN, W. E. & A. H. SAVITZKY. 1976. Aggressive behavior in a centrolenid frog, with comments on territoriality in anurans. Herpetologica, 32(4): 401-404.
- DURANT, P. & J. W. DOLE. 1975. Aggressive behavior in colostethus (= Prostherapis) collaris (Anura : Dendrobatidae). Herpetologica, 31(1): 23-26.
- EHRET, G. & H. C. GERHARDT. 1980. Auditory masking and effects of noise on responses of the green treefrog (Hyla cinerea) to synthetic mating calls. J. Comp. Physiol., 141: 13-18.
- EMLEN, S. T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. Behav. Ecol. Sociobiol., 1: 283-313.
- EMLEN, S. T. & L. W. ORING. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. Science, 197: 215-223.
- FAIRCHILD, L. 1981. Mate selection and behavioral Thermoregulation in fowler's toads. Science, 212: 950-951.
- FELLERS, G. M. 1975. Behavioral interactions in north american treefrogs (Hylidae). Chesapeake Sci., 16(3): 218-219.
- FELLERS, G. M. 1979a. Aggression, territoriality, and mating behaviour in north american treefrogs. Anim. Behav., 27: 107-119.
- FELLERS, G. M. 1979b. Mate selection in the gray treefrog,

- Hyla versicolor. Copeia, 1979(2): 286-290.
- FLEISCHACK, P. C. & C. P. SMALL. 1978. The vocalizations and breeding behaviour of Kassina senegalensis (Anura, Rhacophoridae) in summer breeding aggregations. Koedoe, 21: 91-99.
- FORESTER, D. C. & R. CZARNOWSKY. 1985. Sexual selection in the spring peeper Hyla crucifer (Amphibia, Anura): role of the advertisement call. Behaviour, 92(1-2): 112-128.
- GAMBS, R. D. & M. J. LITTLEJOHN. 1979. Acoustic behavior of males of the Rio Grande leopard frog (Rana berlandieri): an experimental analysis through field playback trial. Copeia, 1979(4): 643-650.
- GARTON, J. S. & BRANDON, R. A. 1975. Reproductive ecology of the green treefrog, Hyla cinerea, in southern Illinois (Anura : Hylidae). Herpetologica, 31(2): 150-161.
- GATZ, Jr., A. J. 1981a. Size selective mating in Hyla versicolor and Hyla crucifer. J. Herpetol., 15(1): 113-114.
- GATZ, Jr., A. J. 1981b. Non-random mating by size in american toads, Bufo americanus. Anim. Behav., 29(4): 1004-1012.
- GELDER, J. J. VAN ; EVERS, P. M. G. & G. J. M. MAAGNUS. 1978. calling and associated behaviour of the common frog, Rana temporaria, during breeding activity. J. Anim. Ecol., 47: 667-676.
- GERHARDT, H. C. 1975. Sound pressure levels and radiation patterns of the vocalization of some north american frogs

- and toads. J. Comp. Physiol., 102: 1-12.
- GERHARDT, H. C. 1978a. Temperature coupling in the vocal communication system of the gray tree frog, Hyla versicolor. Science, 199: 992-994.
- GERHARDT, H. C. 1978b. Discrimination of intermediate sounds in a synthetic call continuum by female green tree frogs. Science, 199: 1089-1091.
- GERHARDT, H. C. 1981a. Mating call recognition in the green treefrog (Hyla cinerea): Importance of two frequency bands as a function of sound pressure level. J. Comp. Physiol., 144: 9-16.
- GERHARDT, H. C. 1981b. Mating call recognition in the barking treefrog (Hyla gratiosa): responses to synthetic calls and comparisons with green treefrog (Hyla cinerea). J. Comp. Physiol., 144: 17-25.
- GERHARDT, H. C. 1982. Sound pattern recognition in some north american treefrogs (Anura : Hylidae): implications for mate choice. Amer. Zool., 22: 581-595.
- GERHARDT, H. C. 1983. Communication and the environment. In Halliday, T. R. & P. U. B. Slater (eds.). Communication, pp. 82-113. Blackwell Scientific Publications, oxford.
- GODWIN, G. J. & S. M. ROBLE. 1983. Mating success in male treefrogs, Hyla chrysoscelis (Anura : Hylidae). Herpetologica, 39(2): 141-146.
- GREER, B. J. & K. D. WELLS. 1980. Territorial and reproductive behavior of the tropical american frog Centrolenella

- fleischmanni Herpetologica, 36(4): 318-326.
- HALLIDAY, T. R. 1983. Information and communication. In Halliday, T. R. & P. J. B. Slater (eds.). Communication, pp 43-81. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HEDIGER, H. 1964. Wild Animals in captivity. Dover Publ., Inc., New York.
- HEYER, W. R. & R. I. CROMBIE. 1979. natural history notes on Craspedoglossa stejnegeri and Thoropa petropolitana (Amphibia: Salientia, Leptodactylidae). J. Wash. Acad. Sci., 69(1): 17-20.
- HOWARD, H. E. 1920. Territory in bird life. Murray, London.
- HOWARD, R. D. 1978a. The evolution of mating strategies in bullfrogs, Rana catesbeiana. Evolution, 32(4): 850-871.
- HOWARD, R. D. 1978b. The influence of male-defended oviposition sites on early embryo mortality in bullfrogs. Ecology, 59(4): 789-798.
- HOWARD, R. D. 1981. Sexual dimorphism in bullfrogs. Ecology, 62(2): 303-310.
- JAMESON, D. L. 1955. The population dynamics of the cliff frog, Syrnhophus marnocki. Am. Midl. Nat., 54(2): 342-381.
- JASLOW, A. P. 1979. Vocalizations and aggression in Atelopus chiriquiensis (Amphibia, Anura, Bufonidae). J. Herpetol., 13(2): 141-145.

- JIM, J. 1980. Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). Tese de doutorado, Inst. Biociências, Univ. de São Paulo.
- KAUFMANN, J. H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. Biol. Rev., 58: 1-20.
- KLUGE, A. G. 1981. The life history, social organization, and parental behavior of Hyla rosenbergi Boulenger, a nest-building gladiator frog. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich., 160: 1-170.
- LEE, J. C. & M. L. CRUMP. 1981. Morphological correlates of male mating success in Triprion petasatus and Hyla marmorata (Anura : Hylidae). Oecologia, 50: 153-157,
- LEMON, R. E. 1971. Vocal communication by the frog Eleutherodactylus martinicensis. Can. J. Zool., 49: 211-217.
- LEMON, R. E. & J. STRUGER. 1980. Acoustic entrainment to randomly generated calls by the frog, Hyla crucifer. J. Acoust. Soc. Am., 67(6): 2090-2095.
- LESCURE, J. 1968. Le comportement social des batraciens. Rev. Comp. Anim., 2: 1-33.
- LESCURE, J. 1979. Le comportement de defense chez les amphibiens. Bull. Soc. Zool. Fr., suppl., 2: 27-36.
- LICHT, L. E. 1976. Sexual selection in toads (bufo americanus). Can. J. Zool., 54: 1277-1284.
- LITTLEJOHN, M. J. 1977. Long-range acoustic communication in anurans : an integrated and evolutionary approach. In

- Taylor, D. H. & S. I. Guttman (eds.). The reproductive biology of amphibians, pp. 263-294. Plenum Press, New York.
- LITTLEJOHN, M. J. & M. J. FOUQUETTE, Jr. 1960. Call discrimination by female frogs of the Hyla versicolor complex. Copeia, 1960(1): 47-49.
- LITTLEJOHN, M. J. & A. A. MARTIN. 1969. Acoustic interaction between two species of leptodactylid frogs. Anim. Behav. 17: 785-791.
- LITTLEJOHN, M. J. & G. F. WATSON. 1974. Mating call discrimination and phonotaxis by females of the Crinia laevis complex (Anura : Leptodactylidae). Copeia, 1974(1): 171-175.
- LOFTUS-HILLS, J. J. & M. J. LITTLEJOHN. 1971. Pulse repetition rate as the basis for mating call discrimination by two sympatric species of Hyla. Copeia, 1971(1): 154-156.
- LUTZ, B. 1960a. Fighting and an incipient notion of territory in male tree frogs. Copeia, 1960(1): 61-63.
- LUTZ, B. 1960b. Noção de território em anfíbios anuros Hyla faber Wied. An. Acad. Brasil. Ci., 32(1): 143-145.
- LUTZ, B. 1973. Brazilian species of Hyla. Univ. Texas Press, Austin.
- MAC NALLY, R. C. 1979. Social organization and interspecific interactions in two sympatric species of Ranidella (Anura). Oecologia, 42: 293-306.

- MARLER, P. 1967. Animal communication signals. Science, 157: 769-774.
- MARTINS, M. & C. F. B. HADDAD. No prelo. observations on the reproductive behaviour and vocalizations of the Smith frog, Hyla faber Wied (Amphibia, Anura, Hylidae). Amphibia - Reptilia.
- MARTOF, B. S. 1953. Territoriality in the green frog, Rana clamitans. Ecology, 34(1): 165-174.
- MARTOF, B. S. & E. F. THOMPSON, Jr. 1958. Reproductive behavior of the chorus frog, Pseudacris nigrita. Behaviour, 13: 243 - 258.
- McDIARMID, R. W. & K. ADLER. 1974. Notes on territorial and vocal behavior of neotropical frogs of the genus Centrolenella. Herpetologica, 30(1): 75-78.
- MIRANDA-RIBEIRO, A. de. 1926. Notas para servirem ao estudo de Gymnobatrachios (Anura) brasileiros. Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro, 27: 1-227.
- MIYAMOTO, M. M. & J. H. CANE. 1980. Behavioral observations of noncalling males in costa rican Hyla ebraccata. Biotropica, 12(3): 225-227.
- MOORE, M. C. 1984. Changes in territorial defense produced by changes in circulating levels of testosterone: a possible hormonal basis for mate-guarding behavior in white-crowned sparrows. Behaviour, 88(3-4): 215-226.
- MOYNIHAN, M. 1970. Control, suppression, decay, disappearance and replacement of displays. J. Theor. Biol., 29: 85-112.

- MURRAY, B. G., Jr. 1981. The origins of adaptive interspecific territorialism. Biol. Rev., 56: 1-22.
- NARINS, P. M. 1982. Behavioral refractory period in neotropical treefrogs. J. Comp. Physiol., 148: 337-344.
- NARINS, P. M. & R. R. CAPRANICA. 1976. Sexual differences in the auditory system of the tree frog Eleutherodactylus coqui. Science, 192: 378-380.
- NARINS, P. M. & R. R. CAPRANICA. 1978. Communicative significance of the two-note call of the treefrog Eleutherodactylus coqui. J. Comp. Physiol., 127: 1-9.
- NELSON, C. E. 1973. Mating calls of the Microhylinae: descriptions and phylogenetic and ecological considerations. Herpetologica, 29(2): 163-176.
- NOBLE, G. K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. Auk, 56: 263-273.
- ODENDAAL, F. J. ; BULL, C. M. & S. R. TELFORD. 1983. The vocabulary of calls of Ranidella riparia (Anura : Leptodactylidae ). Copeia, 1983(2): 534-537.
- OLDHAM, R. S. 1975. Ovulation induced by vocalization in members of the Rana pipiens complex. J. Herpetol., 9(2): 248-249.
- OLDHAM, R. S. & H. C. GERHARDT. 1975. Behavioral isolating mechanisms of the treefrogs Hyla cinerea and H. gratiosa. Copeia, 1975(2): 223-231.
- PASSMORE, N. I. 1976. Vocalizations and breeding behaviour

- of Ptychadena taenioscelis (Anura : Ranidae). Zool. Afr. ,  
11 (2): 339-347.
- PASSMORE, N. I. 1981. The relevance of the specific mate  
 recognition concept to anuran reproductive biology .  
Monitore Zool. Ital., 6: 93-108.
- PASSMORE, N. I. & S. R. TELFORD. 1981. The effect of chorus  
 organization on mate localization in the painted reed frog  
 (Hyperolius marmoratus). Behav. Ecol. Sociobiol., 9:  
 291-293.
- PENGILLEY, R. K. 1971. Calling and associated behaviour of  
 some species of Pseudophryne (Anura : Leptodactylidae).  
J. Zool. London, 163: 73-92.
- PERRILL, S. A. 1983. Multiple egg clutches in Hyla regilla,  
H. cinerea and H. gratiosa. Copeia, 1983(2): 513-516.
- PERRILL, S. A. 1984. Male mating behavior in Hyla regilla .  
Copeia, 1984(3): 727-732.
- PERRILL, S. A.; GERHARDT, H. C. & R. DANIEL. 1978. Sexual  
 parasitism in the green tree frog (Hyla cinerea). Science,  
200: 1179-1180.
- PERRILL, S. A.; GERHARDT, H. C. & R. E. DANIEL 1982. Mating  
 strategy shifts in male green treefrogs (Hyla cinerea):  
 an experimental study. Anim. Behav., 30: 43-48.
- PICKER, M. 1980. Xenopus laevis (Anura : Pipidae) mating  
 systems - a preliminary synthesis with some data on the  
 female phonoresponse. S. Afr. J. Zool., 15(3): 150-158.

- PIERCE, J. R. & D. B. RALIN. 1972. Vocalizations and behavior of the males of three species in the Hyla versicolor complex. Herpetologica, 28(4): 329-337.
- PYBURN, W. F. 1970. Breeding behavior of the leaf-frogs Phyllomedusa callidryas and Phyllomedusa dacnicolor in Mexico. Copeia, 1970(2): 209-218.
- RAMER, J. D.; JENSSEN, T. A. & C. H. HURST. 1983. Size-related variation in the advertisement call of Rana clamitans (Anura : Ranidae), and its effect on conspecific males. Copeia, 1983 (1): 141-155.
- RAND, A. S. & M. J. RYAN. 1981. The adaptive significance of a complex vocal repertoire in a neotropical frog. Z. Tierpsychol., 57: 209-214.
- RIVERO, J. A. & A. E. ESTEVES. 1969. Observations on the agonistic breeding behavior of Leptodactylus pentadactylus and other amphibian species in Venezuela Breviora, 321 : 1-14.
- ROBERTSON, J. G. M. 1986a. Male territoriality, fighting and assessment of fighting ability in the Australian frog Uperoleia rugosa. Anim. Behav., 34(3): 763-772.
- ROBERTSON, J. G. M. 1986b. Female choice, male strategies and the role of vocalizations in the Australian frog Uperoleia rugosa. Anim. Behav., 34(3): 773-784.
- ROBLE, S. M. 1985 Observations on satellite males in Hyla Chrysoscelis, Hyla picta, and Pseudacris triseriata. J. Herpetol., 19(3): 432-436.

- ROSEN, M. & R. E. LEMON. 1974. The vocal behavior of spring peepers, Hyla crucifer. Copeia, 1974(4): 940-950.
- RYAN, M. J. 1980a. The reproductive behavior of the bullfrog (Rana catesbeiana). Copeia, 1980(1): 108-114.
- RYAN, M. J. 1980b. Female mate choice in a neotropical frog. Science, 209: 523-525.
- RYAN, M. J. 1983. Sexual selection and communication in a neotropical frog, Physalaemus pustulosus. Evolution, 37(2): 261-272.
- RYAN, M. J.; TUTTLE, M. D. & A. S. RAND. 1982. Bat predation and sexual advertisement in a neotropical anuran. Am. Nat., 119(1): 136-139.
- RYAN, M. J.; TUTTLE, M. D. & L. K. TAFT. 1981. The costs and benefits of frog chorusing behavior. Behav. Ecol. Sociobiol., 8: 273-278.
- SALTHER, S. N. & W. E. DUELLMAN. 1973. Quantitative constraints associated with reproductive mode in anurans. In Vial, J. L. (ed.). Evolutionary biology of anurans, pp. 233-249. Univ. Miss. Press, Columbia.
- SALTHER, S. N. & J. S. MECHAM. 1974. Reproductive and courtship patterns. In Lofts, B. (ed.). Physiology of the Amphibia, pp. 309-521. Academic Press, New York.
- SAZIMA, I. 1975a. Distress call in a newly metamorphosed smith frog, Hyla faber Wied. Herpetologica, 31(4): 471-472.
- SAZIMA, I. 1975b. Hábitos reprodutivos e fase larvária de Lep-

- Leptodactylus mystacinus e L. sibilatrix (Anura, Leptodactylidae).  
Dissertação de mestrado, Inst. Biociências, Univ. de São  
Paulo.
- SCHMIDT, R. S. 1971. Neural mechanisms of mating call  
orientation in female toads (Bufo americanus). Copeia, 1971  
(3): 545-548.
- SCHNEIDER, H. 1977. Acoustic behavior and physiology of  
vocalization in the european tree frog, Hyla arborea(L.).  
In Taylor D. H. & S. I. Guttman (eds.). The reproductive  
biology of amphibians, pp. 295-335. Plenum Press, New  
York.
- SCHNEIDER, H. 1982. Phonotaxis bei Weibchen des Kanarischen  
Laubfrosches, Hyla meridionalis. Zool. Anz., 208: 161-  
174.
- SCHWARTZ, J. J. & K. D. WELLS. 1983a. The influence of back-  
ground noise on the behavior of a neotropical treefrog,  
Hyla ebraccata. Herpetologica, 39(2): 121-129.
- SCHWARTZ, J. J. & K. D. WELLS. 1983b. An experimental study  
of acoustic interference between two species of neotropical  
treefrogs. Anim. Behav., 31: 181-190.
- SCHWARTZ, J. J. & K. D. WELLS. 1984a. Interspecific acoustic  
interactions of the neotropical treefrog Hyla ebraccata.  
Behav. Ecol. Sociobiol., 14: 211-224.
- SCHWARTZ, J. J. & K. D. WELLS. 1984b. Vocal behavior of the  
neotropical treefrog Hyla phlebodes. Herpetologica, 40(4):  
452-463.

- SCHWARTZ, J. J. & K. D. WELLS. 1985. Intra-and interspecific vocal behavior of the neotropical treefrog Hyla microcephala. Copeia, 1985(1): 27-38.
- SEXTON, O. J. 1960. Some aspects of the behavior and of the territory of a dendrobatid frog, Prostherapis trinitatis. Ecology, 41(1): 107-115.
- SHINE, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. Copeia, 1977(2): 297-306.
- SILVERSTONE, P. A. 1973. Observations on the behavior and ecology of a colombian poison-arrow frog, the Kōkoé-Pá (Dendrobates histrionicus Berthold). Herpetologica, 29(4): 295-301.
- SLATER, P. J. B. 1983. the study of communication. In Halliday, T. R. & P. J. B. Slater (eds.). Communication, pp 9-42. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SMITH, W. J. 1969. Messages of vertebrate communication. Science, 165: 145-150.
- SNYDER, W. F. & D. L. Jameson. 1965. Multivariate geographic variation of mating call in populations of the Pacific tree frog (Hyla regilla). Copeia, 1965(2): 129-142.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1969. Biometry. Freeman and Company, San Francisco.
- STRAUGHAN, I. R. 1973. Evolution of anuran mating calls: bioacustical aspects. In Vial, J. L. (ed.). Evolutionary biology of the anurans, pp. 321-327. Univ. Missouri Press, Columbia.

- STRAUGHAN, I. R. 1975. An analysis of the mechanisms of mating call discrimination in the frogs Hyla regilla and H. cadaverina. Copeia, 1975(3): 415-424.
- SULLIVAN, B. K. 1982a. Sexual selection in woodhouse's toad (Bufo woodhousei) I. Chorus organization. Anim. Behav., 30: 680-686.
- SULLIVAN, B. K. 1982b. male mating behaviour in the great plains toad (Bufo cognatus). Anim. Behav., 30: 939-940.
- SULLIVAN, B. K. 1983. Sexual selection in the great plains toad (Bufo cognatus). Behaviour, 84: 258-264.
- SULLIVAN, B. K. 1984. Size dimorphism in anurans: a comment. Am. Nat., 123: 721-724.
- SULLIVAN, B. K. 1986. Intra-populational variation in the intensity of sexual selection in breeding aggregations of Woodhouse's toad (Bufo woodhousei). J. Herpetol., 20(1): 88-90.
- TELEFORD, S. R. & N. I. PASSMORE. 1981. Selective phonotaxis of four sympatric species of african reed frogs (genus Hyperolius). Herpetologica, 37(1): 29-32.
- TEST, F. H. 1954. Social aggressiveness in amphibian. Science, 120: 140-141.
- TUTTLE, M. D. & M. j. RYAN. 1982. The role of synchronized calling, ambient light and ambient noise, in anti-bat-predator behavior of a treefrog. Behav. Ecol. Sociobiol., 11: 125-131.

- VERRELL, P. A. 1983. Some problems in the study of anuran pairing patterns. Oikos, 41(1): 148-149.
- VIEIRA, S. 1981. Introdução à Bioestatística. Editora Campus Ltda., Rio de Janeiro.
- WALKOWIAK, W. & J. BRZOSKA. 1982. Significance of spectral and temporal call parameters in the auditory communication of male grass frogs. Behav. Ecol. Sociobiol., 11: 247-252.
- WALTZ, E. C. 1982. Alternative mating tactics and the law of diminishing returns: the satellite threshold model. Behav. Ecol. Sociobiol., 10: 75-83.
- WELLS, K. D. 1976. Multiple egg clutches in the green frog (Rana clamitans). Herpetologica, 32(1): 85-87.
- WELLS, K. D. 1977a. The social behaviour of anuran amphibians. Anim. Behav., 25(3): 666-693.
- WELLS, K. D. 1977b. The courtship of frogs. In Taylor, D. H. & S. I. Guttman (eds.). The reproductive biology of amphibians, pp. 233-262. Plenum Press, New York.
- WELLS, K. D. 1977c. Territoriality and male mating success in the green frog (Rana clamitans). Ecology, 58(4): 750-762.
- WELLS, K. D. 1978. Territoriality in the green frog (Rana clamitans): vocalizations and agonistic behaviour. Anim. Behav., 26: 1051-1063.
- WELLS, K. D. 1979. Reproductive behavior and male mating success in a neotropical toad, Bufo typhonius. Biotropica, 11(4): 301-307.

- WELLS, K. D. 1980a. Intra- and interspecific communication in the neotropical frog Hyla ebraccata. Amer. Zool., 20 (4): 724.
- WELLS, K. D. 1980b. Behavioral ecology and social organization of a dendrobatid frog (Colostethus inguinalis). Behav. Ecol. Sociobiol., 6: 199-209.
- WELLS, K. D. 1980c. Social behavior and communication of a dendrobatid frog (Colostethus trinitatis). Herpetologica , 36(2): 189-199.
- WELLS, K. D. 1981. Territorial behavior of the frog Eleutherodactylus urichi in Trinidad. Copeia, 1981(3) : 726-728.
- WELLS, K. D. & B. J. GREER. 1981. Vocal responses to conspecific calls in a neotropical hylid frog, Hyla ebraccata. Copeia, 1981(3): 615-624.
- WELLS, K. D. & J. J. SCHWARTZ. 1982. The effect of vegetation on the propagation of calls in the neotropical frog Centrolenella fleischmanni. Herpetologica, 38(4): 449- 455 .
- WELLS, K. D. & J. J. SCHWARTZ. 1984a. Vocal communication in a neotropical treefrog, Hyla ebraccata: aggressive calls . Behaviour, 91: 128-145.
- WELLS, K. D. & J. J. SCHWARTZ. 1984b. Vocal communication in a neotropical treefrog, Hyla ebraccata: advertisement calls. Anim. Behav., 32 405-420.
- WHITNEY, C. L. 1980. The role of the "encounter" call in spacing of Pacific tree frogs, Hyla regilla. Can. J. Zool., 58:

75- 78.

- WHITNEY, C. L. & J. R. KREBS. 1975a. Spacing and calling in Pacific tree frogs, Hyla regilla. Can. J. Zool., 53: 1519-1527.
- WHITNEY, C. L. & J. R. KREBS. 1975b. Mate selection in Pacific tree frogs. Nature, 255: 325-326.
- WILBUR, H. M.; RUBENSTEIN, D. I. & L. FAIRCHILD. 1978. Sexual selection in toads: the roles of female choice and male body size. Evolution, 32(2): 264-270.
- WILSON, E. O. 1975. Sociobiology : The new syntesis. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- WOODRUFF, D. S. 1977. Male postmating brooding behavior in three australian Pseudophryne (Anura : Leptodactylidae). Herpetologica, 33(3): 296-303.
- WOODWARD, B. D. 1982. Sexual selection and nonrandom mating patterns in desert anurans (Bufo woodhousei, Scaphiopus couchi, S. multiplicatus and S. bombifrons). Copeia, 1982(2): 351-355.
- WOOLBRIGHT, L. L. 1983. Sexual selection and size dimorphism in anuran Amphibia. Am. Nat., 121(1): 110-119.
- WYNNE-EDWARDS, V. C. 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- ZELICK, R. D. & P. M. NARINS. 1982. Analysis of acoustically evoked call suppression behaviour in a neotropical treefrog. Anim. Behav., 30: 728-733.