



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

ECOLOGIA REPRODUTIVA DE *Phyllomedusa azurea* (COPE, 1862)
(AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE) NO MUNICÍPIO DE COCALZINHO DE
GOIÁS, CENTRO-OESTE DO BRASIL

TAÍS BORGES COSTA



Goiânia - GO

2008



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

**ECOLOGIA REPRODUTIVA DE *Phyllomedusa azurea* (COPE, 1862)
(AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE) NO MUNICÍPIO DE COCALZINHO DE
GOIÁS, CENTRO-OESTE DO BRASIL**

TAÍS BORGES COSTA

Orientador: Prof. Dr. Rogério Pereira Bastos

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Goiás, como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução (Ecologia e Evolução).

Goiânia - GO

2008

“O homem se torna muitas vezes o que ele próprio acredita que é. Se eu insisto em repetir para mim mesmo que não posso fazer determinada coisa, é possível que eu acabe me tornando realmente incapaz de fazê-la. Ao contrário, se tenho a convicção de que posso fazê-la, certamente adquirirei a capacidade de realizá-la mesmo que não a tenha no começo.”

(Ashram Mahatma Gandhi)

Agradecimentos

Antes de qualquer coisa gostaria de agradecer a todos de uma só vez, pois sei que cada contribuição dada para o desenvolvimento desta pesquisa foi de suma importância, assim, MUITO OBRIGADA A TODOS!

Ao meu orientador Dr. Rogério Pereira Bastos, pela orientação durante esta pesquisa, pelos ensinamentos durante todos esses anos de convívio, pelas dicas, pela paciência, pela oportunidade de me fazer crescer como pessoa e profissional e pela amizade.

À minha família (mamãe Waldina, irmã Maísa, pai José, cachorros Pantera e Thunder) pelo apoio, pela educação, pelo amor e pelo incentivo na minha formação. Por entender meu jeito de ser e meu amor pelo mundo dos anfíbios.

À Lorena Dall'Ara pela amizade incondicional, pelas conversas legais e proveitosas, pelos toques, ensinamentos, pelo apoio, nossa...tanta coisa que nem consigo enumerar...Muito obrigada a você Lorena e ao Eduardo também por todos esses anos de convívio. Por ceder de forma tão carinhosa e sincera o sítio como minha área de estudo nesses anos, nem todo mundo é capaz de atos generosos como os seus. Valeu mesmo!!

A todos do Laboratório de Comportamento Animal e Herpetologia pelos anos de convívio e amizade!

Agradeço de coração a todos aqueles que me auxiliaram em campo: Luciana, Tatiana, Jade, Marcel, Mariana, Lorena, Kátia, Juliana, Marcela. Pessoas de boa vontade e ânimo para o trabalho!

À minha turma de pós-graduação pelos papos, festas (que muitas das vezes não aconteciam), e pelos anos de convívio. Valeu galera!

Aos meus grandes amigos Bruno e Guilherme por tudo...tudo mesmo!!! Pelos dias felizes e tristes, pela paciência de ouvir uma amiga tão falante, pelos anos maravilhosos de convívio, pela amizade incondicional, pelas noites no brejo em meio à cercas elétricas e chuva, pelas caronas!! Vocês sabem que estão dentro do meu coração!!

À minha amiga Juliana Vaz que está sempre no meu coração e sabe que mesmo de longe verdadeiras amizades permanecem!!

Aos Profs. Bini, José Alexandre e Paulo de Marco pelos toques e ajuda na estatística.

Aos meus amigos Bruno, Marcel e Thiago Santos também pela ajuda na estatística. Valeu demais!

Ao Bruno pela confecção do mapa da área de estudo.

Ao professor Heleno pela ajuda na identificação das espécies vegetais da minha área de estudo. Muito obrigada!

À Kátia Kopp e Luciana pela amizade, pelos toques, pelos papos, pelos artigos, ajuda e pelo convívio no laboratório.

À Marcela pela amizade e pelo convívio. Passamos por várias dificuldades em campo, mas chegamos lá né... Aja peso a carregar e trabalho a fazer...mas valeu. Obrigada!

A todos aqueles que me deram carona, para chegar a minha área de campo. Pelas caronas com o leiteiro, com o senhor das compras e todos os outros, pessoas simples e de bom coração. Muito obrigada.

Aos cachorros Yuri, Bolinha e Leão, pela companhia e lealdade em campo, vocês também fizeram parte disso!

Ao meu bem, Daniel, pelo carinho, pela convivência, pela paciência nos dias de desespero e nervosismo. Por ser um grande companheiro. Você sabe que é muito especial pra mim!!

À secretária administrativa da pós, Gleisilene, pela ajuda e paciência nos assuntos mais burocráticos. Nem todos que trabalham nesta área são tão humanos, bem-humorados e prestativos quanto você Gleis. Muito obrigada.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás pelo apoio.

A todos aqueles que esqueci de citar o nome, não por falta de gratidão mas, sim de memória, muito obrigada!!

Ao IBAMA pela licença concedida.

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa de estudo e ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo apoio financeiro e bolsa concedida ao meu orientador.

Sumário

	Página
Introdução geral.....	01
Área de estudo.....	04
Espécie escolhida.....	08
Referências.....	11
Capítulo 1 - Ecologia reprodutiva de <i>Phyllomedusa azurea</i> Cope, 1862 (Amphibia, Anura, Hylidae) no município de Cocalzinho de Goiás, Centro-Oeste do Brasil	
Introdução.....	18
Materiais e métodos.....	20
Resultados.....	25
Discussão.....	49
Conclusões.....	63
Resumo.....	66
Abstract.....	66
Referências.....	66
Capítulo 2 - Comunicação acústica em <i>Phyllomedusa azurea</i> Cope, 1862 (Amphibia, Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva	
Introdução.....	73
Materiais e métodos.....	77
Resultados.....	81
Discussão.....	110
Conclusões.....	122
Resumo.....	124
Abstract.....	125
Referências.....	126

1. Introdução Geral

No Brasil, até o presente momento, foram reconhecidas 825 espécies de anfíbios. Destas, 797 são de Anura, 27 de Gymnophiona e 1 de Caudata (SBH, 2007). Para o bioma Cerrado são estimadas 141 espécies de anfíbios, das quais 33,3% do total, ou seja, 47 espécies são endêmicas (Bastos, 2007).

Desde a década de 70 observa-se uma tendência a uma abordagem naturalística dos estudos sobre anuros na região Neotropical (Jim, 1980; Heyer *et al.*, 1990; Giaretta 1998; Castanho, 2000). Estes estudos têm gerado informações novas e bastante relevantes sobre as estratégias reprodutivas, os modos reprodutivos, aspectos do cortejamento entre outras características da biologia reprodutiva destas espécies (Bastos & Haddad, 1996; Haddad & Sawaya, 2000; Prado *et al.*, 2000; Giasson, 2003; Wogel, 2001, 2005).

É fato que ainda existe pouca informação relativa a dados como distribuição geográfica, história natural e ecologia da grande maioria das espécies de anfíbios já conhecidas (Bastos *et al.*, 2003; Silvano & Segalla, 2005). Na região do Cerrado alguns estudos enfocam história natural e biologia reprodutiva (Haddad, 1987; Bastos, 1996; Rossa-Feres & Jim, 1996; Eterovick & Sazima, 2004; Prado *et al.*, 2000; Guimarães, 2001; Wogel, 2001; Lima, 2002; Eterovick, 2002; Bastos *et al.*, 2003; Giasson, 2003; Guimarães & Bastos, 2003; Martins & Jim, 2003) e novas espécies estão sendo descobertas a cada ano.

Os trabalhos sobre a anurofauna do Cerrado (por exemplo, Bastos *et al.*, 2003; Eterovick & Sazima, 2004) demonstram que são necessários cada vez mais estudos deste tipo neste *hotspot* de biodiversidade mundial (Colli *et al.*,

2002; Diniz-Filho *et al.*, 2004). Devido à extensão do bioma o número de trabalhos ainda é insuficiente, além disso, a acelerada degradação do Cerrado faz com que a necessidade de investigações aumente visando também esforços para a conservação das espécies. Os atuais estudos de declínio e extinção (que são globais e rápidos) de espécies de anfíbios também demonstram essa necessidade de implementação de mais pesquisas (Mendelson III, 2006).

Em estudos de biologia reprodutiva, os anuros oferecem uma maior facilidade, quando comparados com outros animais, no que se refere, sobretudo, à facilidade de captura, abundância na época de reprodução e facilidade de observação, além do fato da fecundação externa que permite uma quantificação bastante precisa do sucesso reprodutivo dos indivíduos (Howard, 1998). Devido à permeabilidade de sua pele, a maioria das espécies de anuros se reproduz nos meses chuvosos do ano (Aichinger, 1987; Bertoluci & Rodrigues, 2002) desta forma, tanto o período da atividade reprodutiva quanto a densidade populacional estão associados à disponibilidade de água (Prado, *et al.*, 2000), e/ou a ocorrências de altas precipitações pluviométricas (veja Rodrigues *et al.*, 2003).

Outro fator importante que está intrinsecamente relacionado à reprodução em anuros é a vocalização. Os trabalhos pioneiros relativos à vocalização reconheceram a importância desta ferramenta no reconhecimento específico e no isolamento reprodutivo dos indivíduos (Wells, 1977), principalmente no que se refere à vocalização de anúncio.

Os trabalhos mais recentes continuam corroborando com esta afirmação e descobrindo outros papéis relativos à função da vocalização tais como

territorialidade dos indivíduos e defesa de recursos (Bee *et al.*, 1999; Bastos & Haddad, 2002), exibições posturais (Haddad & Giaretta, 1999; Giasson & Haddad, 2006) e confronto físico (Bastos & Haddad, 1996; Lima, 2002; Guimarães & Bastos, 2003). Alguns tipos de vocalizações territoriais, embora não desempenhem papel fundamental no reconhecimento específico também podem ser utilizadas como informação filogenética (Pombal & Bastos, 2003).

No presente trabalho são apresentados vários aspectos relacionados à ecologia reprodutiva de *Phyllomedusa azurea* (Cope, 1862). Esta espécie foi revalidada há pouco tempo para o grupo de *P. hypochondrialis* (Caramaschi, 2006). Apesar de ser comum em várias localidades, poucas são as informações sobre sua ecologia reprodutiva.

No capítulo 1 foram abordados aspectos da organização do coro, distribuição espacial da população, período reprodutivo da espécie, padrão reprodutivo, relação entre variáveis ambientais e o coro, territorialidade, acasalamento, oviposição, escolhas e estratégias na obtenção de parceiros.

No capítulo 2 o aspecto da comunicação acústica entre os indivíduos foi o foco principal. Foi descrito o repertório acústico da espécie e caracterizados os contextos sociais nos quais as vocalizações foram emitidas. Além disso, foram observadas relações dos parâmetros acústicos com o tamanho (massa x CRC) dos indivíduos e com fatores abióticos. A análise da variação intra e inter individual dos cantos também foi verificada. Experimentos de *playback* também foram feitos para observação de qual tipo de resposta era dada pelos indivíduos.

2. Área de estudo

A área de estudo encontra-se no domínio do bioma Cerrado que é uma formação savânica tropical com aproximadamente 2 milhões de Km². Localizado principalmente na região central do Brasil (entre a zona equatorial e 23° de latitude sul), o Cerrado corresponde a cerca de 23,1% do território nacional (Buschbacher, 2000) e faz contato com a Amazônia, Floresta Atlântica, Caatinga e Pantanal.

O Cerrado caracteriza-se por um clima tropical (clima de Koppen Aw e, ao longo da borda sul mais fresca Cwa) e pela sazonalidade, na qual o período chuvoso de outubro a março é seguido pelo período seco de abril a setembro. A precipitação média anual é de 1.500mm e as temperaturas variam entre 22°C e 27°C em média (Klink & Machado, 2005).

O presente estudo foi realizado no Sítio Santa Terezinha, município de Cocalzinho de Goiás (S15°, 47', 40" e W48°,46', 33", altitude de 1152 m), estado de Goiás, a cerca de 132 quilômetros de Goiânia (Figura 1). O sítio possui diferentes ambientes (naturais e antropizados) de fácil acesso, nos quais podem ser encontrados *P. azurea*.

A população de *P. azurea* foi estudada em uma poça temporária (Figuras 2 e 3) com área de 6079,04 m², cujo dossel é predominantemente aberto. A profundidade máxima da poça foi de 1,60m. Uma de suas margens é coberta principalmente por gramíneas do gênero *Brachiaria* com algumas árvores e arbustos intercalados entre as moitas de gramíneas. Tanto gramíneas, arbustos e árvores eram utilizados pelos indivíduos de *P. azurea* para corte e desova. A outra margem, porém, não possuía muitos microhabitats

disponíveis para desova, sendo estes caracterizados por gramíneas de pequeno porte, alguns arbustos e também uma “grotá” na qual árvores de grande porte e algumas gramíneas também são presentes. A partir da segunda quinzena de outubro de 2006 a poça que se encontrava vazia e seca começou a encher devido às primeiras chuvas, estando completamente cheia em novembro.

Além de *Phyllomedusa azurea*, outras espécies foram registradas na área durante o período de estudo: *Chaunus schneideri*, *Dendropsophus cruzi*, *D. minutus*, *D. rubicundulus*, *D. soaresi*, *Elachistocleis ovalis*, *Eupemphix nattereri*, *Hypsiboas albopunctatus*, *Leptodactylus fuscus*, *L. labyrinthicus*, *L. ocellatus*, *Physalaemus cuvieri*, *Pseudopaludicola* aff. *saltica* e *Scinax* gr. *ruber*.

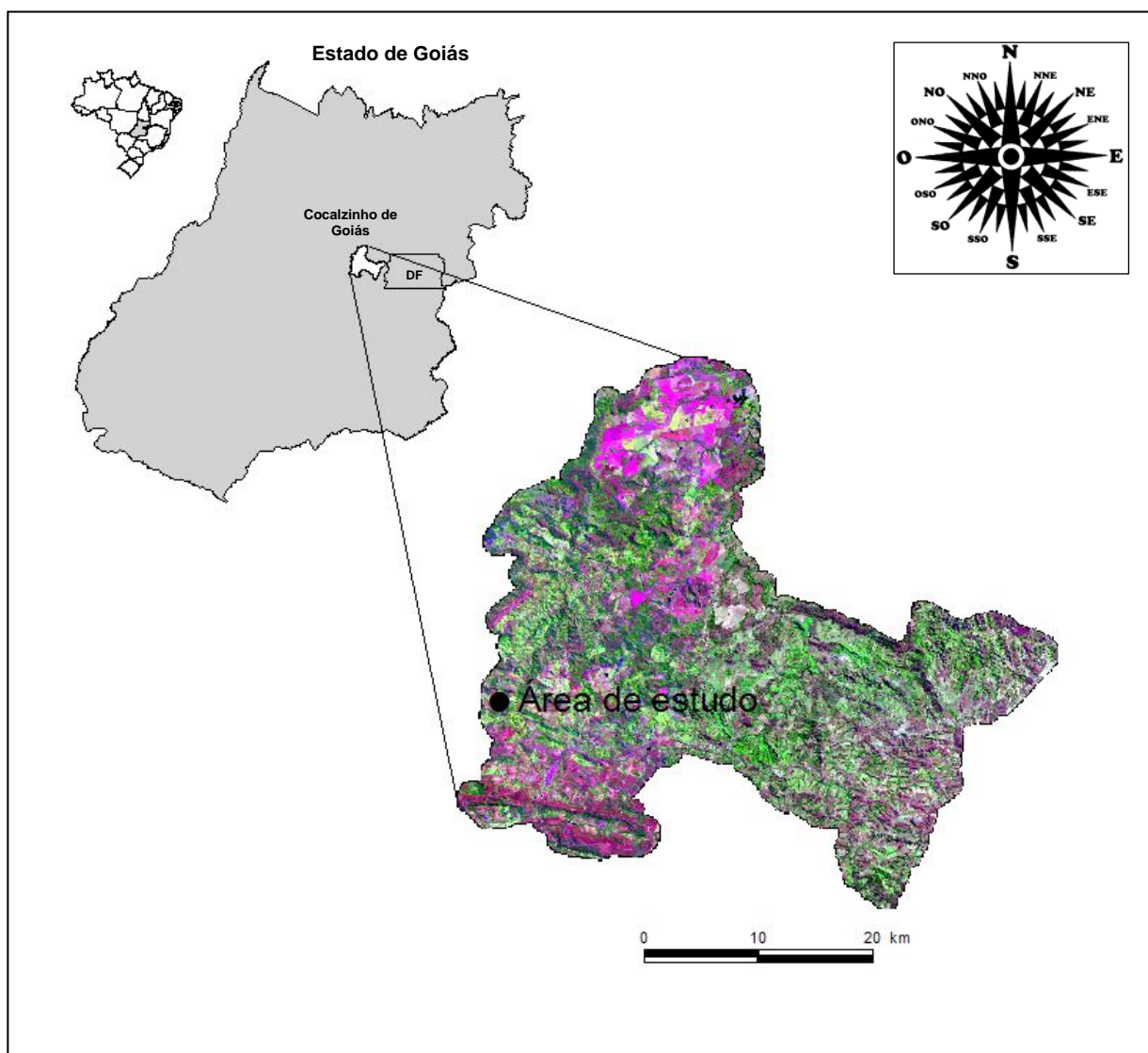


Figura 1. Mapa de localização da área de estudo no município de Cocalzinho de Goiás, estado de Goiás.



Figura 2. Poça da área de estudo no mês de setembro/06, período de seca. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás-GO.



Figura 3. Poça da área de estudo com seu nível máximo, janeiro/07. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás-GO.

3. Espécie escolhida

A espécie escolhida para este trabalho foi *Phyllomedusa azurea* (Cope, 1862). Todas as espécies do gênero são arborícolas e, embora tenham capacidade de saltar, geralmente caminham lentamente sobre galhos e folhas em busca de alimento ou de locais de repouso (Caramaschi & Cruz, 2002).

Os indivíduos pertencentes à subfamília Phyllomedusinae possuem caracteres como a pupila vertical e os dedos oponíveis. Os hilídeos do gênero *Phyllomedusa* têm interessado aos zoólogos em vários aspectos tanto pelo fato de seus dedos oponíveis quanto pelos seus hábitos não muito comuns de reprodução (Funkhouser, 1957).

Phyllomedusa azurea (Figura 4) é uma espécie revalidada pertencente ao grupo de *P. hypochondrialis*. Segundo Caramaschi (2006) este grupo é composto por nove pequenas espécies de Phyllomedusinae: *P. ayeaye* (B. Lutz, 1966); *P. azurea* Cope, 1862; *P. centralis* Bokermann, 1965; *P. hypochondrialis* (Daudin, 1801), *P. megacephala* (Miranda-Ribeiro, 1926); *P. nordestina* e *P. oreades* Brandão, 2002; *P. palliata* Peters, 1873 e *P. rohdei* Mertens, 1926.

Esta espécie distribui-se pelas regiões de Chacos da Bolívia oriental (províncias Beni e Santa Cruz), Paraguai, norte da Argentina (províncias de Salta, Jujuy oriental, Formosa, Chaco, norte de Santiago del Estero, Santa Fé e Corrientes), Pantanal e regiões de Cerrado no Brasil central (Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Tocantins, Goiás, Distrito Federal e Minas Gerais) (Frost, 2007).

Sua vocalização de anúncio é constituída por uma ou mais notas multipulsionadas. Seu repertório vocal, já foi descrito por alguns autores (Barrio, 1976; De La Riva *et al.*, 1995; Guimarães *et al.*, 2001), mas merece atenção, pois tem gerado contradições entre os diferentes tipos de canto.

No que se refere à coloração dos indivíduos de *P. azurea* em vida, esta se caracteriza por ser, em geral, verde no dorso e branca com granulações na região ventral. As partes laterais do corpo e as regiões escondidas dos membros têm coloração alaranjada com manchas azul-escuras. O primeiro dedo da mão e os dois primeiros dos pés são oponíveis (Bastos *et al.*, 2003). Anuros arborícolas neotropicais do gênero *Phyllomedusa* põem seus ovos em massas gelatinosas sobre folhas e ramos sobre a água. Depois de aproximadamente seis dias, larvas com brânquias externas desenvolvem-se e caem dentro da água onde continuam o desenvolvimento como girinos aquáticos (Pyburn, 1970).

Apesar de já existirem vários trabalhos envolvendo o gênero *Phyllomedusa* (Pyburn & Glidewell, 1971; Pyburn, 1970; Pyburn, 1980; De Sá & Gerhau, 1985; Langone *et al.*, 1985; Castanho, 1994; Jungfer & Weygoldt, 1994; Matos *et al.*, 2000; Wogel, 2001; Vaira, 2001; Caramaschi & Cruz, 2002; Abrunhosa, & Wogel, 2004; Wogel *et al.*, 2006), para *P. azurea* os dados existentes são escassos, principalmente se tratando de comportamento reprodutivo e padrões de vocalização, o que demonstra a necessidade de implementação de estudos mais detalhados para essa espécie.



Figura 4. Casal de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás-GO.

Referências

- ABRUNHOSA, P.A. & WOGEL, H. 2004. Breeding behavior of the leaf-frog *Phyllomedusa burmeisteri* (Anura: Hylidae). *Amphibia-Reptilia*. 25: 125-135.
- AICHINGER, M. 1987. Annual activity patterns in a seasonal neotropical environment. *Oecologia*. 71: 583-592.
- BARRIO, A. 1976. Estudio caritípico y analisis audioespectografico de los cantos de las especies de *Phyllomedusa* (Anura: Hylidae) que habitam en la Argentina. *Physis*. Secc. C. Buenos Aires. 35 (90): 65-74.
- BASTOS, R. B.; MOTTA, J. A. O.; LIMA, L. P.; GUIMARÃES, L. D. 2003. *Anfíbios da Floresta Nacional de Silvânia, estado de Goiás*. Goiânia: Stylo, 82p.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. 1996. Breeding activity of the Neotropical Treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). *J. Herpetol.* 30(3): 355-360.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. 2002. Acoustic and aggressive interactions in *Scinax rizibilis* (Anura, Hylidae) during the reproductive activity in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 23: 97-104.
- BASTOS, R. P. 1996. Vocalização, territorialidade e comportamento reprodutivo de *Scinax rizibilis* (Anura, Hylidae) na região de Ribeirão Branco, sul do estado de São Paulo. Tese (Doutorado em Zoologia). Instituto de Biociências. Universidade Estadual Paulista. 89pp.
- BASTOS, R. P. 2007. Anfíbios do Cerrado. In: *Herpetologia no Brasil II*. Sociedade Brasileira de Herpetologia. 354pp.
- BEE, M. A.; PERRIL, S. A. & OWEN, P. C. 1999. Size assesment in simulated territorial encounters between male green frogs (*Rana clamitans*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 177-184.
- BERTOLUCI, J. RODRIGUES, M. T. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of atlantic Rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. *Amphibia-reptilia*. 23: 161-167.
- BUSCHBACHER, R. 2000. Expansão agrícola e perda da diversidade no Cerrado: origens históricas e o papel do comércio internacional. *Brasília: WWF Brasil*. 104pp.

- CARAMASCHI, U. & CRUZ, C. A. G. 2002. *Phyllomedusa*: posição taxonômica, hábitos, e biologia (Amphibia, Anura, Hylidae). *Phyllomedusa Journal of Neotropical Herpetology*. 1(1):5-10, Belo Horizonte, MG, Brasil.
- CARAMASCHI, U. 2006. Redefinição do grupo de *Phyllomedusa hypochondrialis*, com redescritção de *P. megacephala* (Miranda-Ribeiro, 1926), revalidação de *P. azurea* Cope, 1862 e descrição de uma nova espécie (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 64 (2): 159-179.
- CASTANHO, L. M. 1994. História natural de *Phyllomedusa distincta*, na Mata Atlântica do município de Sete Barras, Estado de São Paulo (Amphibia, Anura, Hylidae). Campinas. Instituto de Biologia, UNICAMP, 99f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- CASTANHO, L. M. 2000. História natural de uma comunidade de anuros da região de Guaraqueçaba, litoral norte do estado do Paraná. Rio Claro UNESP, 2000. 132f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista.
- COLLI, G. R.; BASTOS, R. P. & ARAUJO, A. F. B. 2002. The character and dynamics of the Cerrado herpetofauna. In: P. S. Oliveira & R. J. Marquis (eds). *The Cerrados of Brasil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, Nova York.
- DE LA RIVA, I.; MÁRQUEZ, R. & BOSCH, J. 1995. Advertisement calls of Eight Bolivian Hylids (Amphibia, Anura). *J. Herpetol.*, 29(1): 113-118.
- DE SÁ, R. & GERHAU, A. 1985. Observaciones sobre la biologia de *Phyllomedusa iheringi* Boulenger, 1885, (Anura, Hylidae). *Bol.Soc.Zool. del Uruguay*. 1:44-49.
- DINIZ-FILHO, J. A. F.; BINI, L. M. VIEIRA, M. C.; SOUZA, M. C.; BASTOS, R. P.; BRANDÃO, D. & OLIVEIRA, L. G. 2004. Spatial patterns in species richness and priority áreas for conservation of anurans in the Cerrado region, Central Brasil. *Amphibia-Reptilia*. 25: 63-75.
- ETEROVICK, P. C. 2002. Estrutura de comunidades de anuros em ambientes de campos rupestres. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, MG. Brasil. 155 pp.
- ETEROVICK, P. C.; SAZIMA, I. 2004. Anfíbios da Serra do Cipó. Belo Horizonte. Editora Puc Minas. 152p.

- FROST, D. R. 2007. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.1 (10 October, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- FUNKHOUSER, A. 1957. A review of the Neotropical tree-frogs of the Genus *Phyllomedusa*. *Occas. Pap. Nat. Hist. Mus. Stanford University*. 5: 1-90.
- GIARETTA, A. A. 1998. Diversidade e abundância de anuros de serrapilheira num gradiente altitudinal na mata Atlântica costeira. Campinas: UNICAMP, 1998. 124f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- GIASSON, L. O. M. 2003. Comportamento social e reprodutivo de *Hyla albomarginata* spix, 1824 (Anura: Hylidae) na Mata Atlântica. Dissertação apresentada Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita filho”, Campus de Rio Claro. 2003.
- GIASSON, L. O. M.; HADDAD, C. F. B. 2006. Social Interactions in *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) and the Significance of Acoustic and Visual Signals. *Journal of Herpetology*, 40 (2): 171–180.
- GUIMARÃES, L. D. & BASTOS, R. P. 2003. Vocalizações e interações acústicas em *Hyla raniceps* (Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva. *Iheringia, Sér. Zool.*, Porto Alegre 93(2):149-158.
- GUIMARÃES, L. D. 2001. Ecologia reprodutiva de *Hyla raniceps* (Anura: Hylidae) na região de Pontalina, Sul do estado de Goiás. Dissertação (Mestrado em biologia, Ecologia). Instituto de Ciências Biológicas. Universidade Federal de Goiás. 78pp.
- HADDAD, C. F. B. & GIARETTA, A. A. 1999. Visual and acoustic communication in the Brazilian torrent frog, *Hylodes asper* (Anura: Leptodactylidae). *Herpetologica* 55 (3): 324 – 333.
- HADDAD, C. F. B. & SAWAYA, R. J. 2000. Reproductive modes of Atlantic Forest hylid frogs: a general overview and the description of a new mode. *Biotropica*, 32 (4b): 862-871.
- HADDAD, C. F. B. *Comportamento reprodutivo e comunicação sonora de hyla minuta, Peters, 1872 (Amphibia, Anura, Hylidae)*. Campinas. Instituto de Biologia, UNICAMP, 1987, 135f. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas; 1987.

- HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L. & NELSON, C. E. 1990. Frogs of Boracéia. *Arg. Zool.*, São Paulo, 31: 231-410.
- HOWARD, R. D. & YOUNG, J. R. 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. *Anim. Behav.* 55: 1165-1179.
- JIM, J. 1980. Aspectos ecológicos dos anfíbios registrados na região de Botucatu, São Paulo (Amphibia, Anura). São Paulo: IB-USP, 1980. 332f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- JUNGER, K. H. & WEYGOLDT, P. 1994. The reproductive biology of the leaf frog *Phyllomedusa lemur* Boulenger, 1882, and a comparison with other members of the Phyllomedusinae (Anura: Hylidae). *Revue fr. Aquariol.* 21: (1-2): 57-64.
- KLINK, C. A. & MACHADO, R. B. 2005. A conservação do Cerrado brasileiro. *Megadiversidade*. 1: 150-155.
- KLUMP, G. M. & GERHARDT, H. C. 1987. Use of non-arbitrary acoustic criteria in mate choice by female gray tree frogs. *Nature* 326: 286-288.
- LANGONE, J. A.; PRIGIONI, C. M. & VENTURINO, L. 1985. Informe preliminar sobre el comportamiento reproductor y otros aspectos de la biología de *Phyllomedusa iheringi*, Boulenger, 1885 (Anura, Hylidae). *Com. Zool. Mus. Montevideo*. 11 (152): 1-12.
- LIMA, L. P. 2002. Biologia reprodutiva, vocalizações e comportamento agressivo em *Scinax* aff. *Nebulosus* (Amphibia, Anura, Hylidae). Mestrado em Biologia. Universidade Federal de Goiás. 103pp.
- MARTINS, I. A. & JIM, J. 2003. Bioacoustic analysis of advertisement call in *Hyla nana* and *Hyla sanborni* (Anura, Hylidae) in Botucatu, São Paulo, Brazil. *Bras. J. Biol.*, 63 (3): 507-516.
- MATOS, R. H. R.; ANDRADE, G. V. & HASS, A., 2000. Reproductive biology and territoriality of *Phyllomedusa hypochondrialis* in Northeastern Brazil. *Herpetological Review*. 31(2): 84-86.
- MENDELSON III, J. R.; LIPS, K. R.; GAGLIARDO, R. W.; RABB, G. B.; COLLINS, J. P.; DIFFENDORFER, J. E.; PETER, D.; ROBERTO, I. D.; KEVIN, C. Z.; DWIGHT, P. L.; KEVIN, M. W.; ET., AL. 2006. Confronting Amphibian declines and extinctions. *Science. Policy Forum*. 313: 48.

- POMBAL, Jr. J. P. & BASTOS, R. P. 2003. Vocalizações de *Scinax perpusillus* (A. Lutz & b. Lutz) e *S. arduous* Peixoto (Anura, Hylidae), com comentários taxonômicos. *Rev. Bras. Zool.* 20 (4): 607-610.
- PRADO, C. P. A., UETANABARO, M. & LOPES, F. S. 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *J. Herpetol* 34 (1): 135-139.
- PYBURN, W.F & GLIDEWELL, J. R. 1971. Nests and breeding behavior of *Phyllomedusa hypochondrialis* in Colombia. *J. Herpetol.* 5 (1-2): 49-52.
- PYBURN, W.F. 1970. Breeding behavior of the Leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa danicolor* in Mexico. *Copeia*, 2: 209-218.
- PYBURN, W.F. 1980. The function of eggless capsules and leaf in nests of the frog *Phyllomedusa hypochondrialis* (Anura: Hylidae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 93 (1): 153-167.
- RODRIGUES, D. J.; LOPES, F. S. UETANABARO, M. 2003. Padrão reprodutivo de *Elachistocleis bicolor* (Anura, Microhylidae) na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia, Ser. Zool.* 93 (4): 365-371.
- ROSSA-FERES, D. C. & JIM, J. 1996. Distribuição espacial em comunidades de girinos na região de Botucatu, São Paulo, (Amphibia, Anura). *Rev. Brasil. Biol.* 56(2):309-316.
- SBH. 2007. *Brazilian amphibians – List of species*. Accessible at <http://www.sbherpetologia.org.br>. Sociedade Brasileira de Herpetologia. Captured on date of your online consult.
- SILVANO, D. L. & SEGALLA, M. V. 2005. Conservation of Brazilian amphibians. *Conservation Biology* 19 (3): 653-658
- VAIRA, M. 2001. Breeding biology of the leaf frog, *Phyllomedusa boliviana* (Anura, Hylidae). *Amphibia-Reptilia*. 22: 421-429.
- WELLS, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25: 666-693.
- WOGEL, H. 2001. Comportamento reprodutivo de *Phyllomedusa rohdei* Mertens, 1926 (Amphibia, Anura, Hylidae), na Região de Saquarema, Estado do Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil. Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional. 65f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional.

- WOGEL, H. 2005. Comportamento social de *Dendropsophus bipunctatus* (Amphibia, Anura, Hylidae): organização do coro, seleção sexual e vocalização. Tese UFRJ/ MN/ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia).
- WOGEL, H.; ABRUNHOSA, P. A.; POMBAL JR., J. P. 2006. Chorus organization of the leaf-frog *Phyllomedusa rohdei* (Anura: Hylidae). *Herpetological Journal*. 16: 21-27.

Capítulo 1

**Estrutura do coro e comportamento reprodutivo em
Phyllomedusa azurea (Cope, 1862) (Amphibia, Anura, Hylidae)**

1. Introdução

A organização dos agregados reprodutivos de anuros, nos quais diversos comportamentos sociais associados à reprodução são observados, pode ser influenciada por fatores: (a) abióticos, tais como chuva, temperatura e umidade do ar (Bellis, 1962; Oseen & Wassersug, 2002; Henzi *et al.* 1995) e/ou (b) bióticos, tais como predação, parasitismo sexual e interferência acústica por vizinhos (Ryan *et al.*, 1981; Haddad, 1991).

Considerando o aspecto temporal, dois padrões reprodutivos podem ser encontrados em anuros: o explosivo e o prolongado (Wells, 1977a). Basicamente, as espécies explosivas reproduzem-se por algumas horas a alguns dias e as prolongadas por alguns dias a semanas. Tanto para maioria das espécies de reprodução prolongada quanto para as de reprodução explosiva, os agregados reprodutivos são chamados de *lek*, que é definido como uma área de exibição sexual (Wilson, 1975) na qual os machos não realizam cuidado parental ou controlam recursos para as fêmeas, exceto o esperma (Bradbury, 1981 *apud* Friedl & Klump, 2005). Nesses agregados, os machos devem vocalizar para atrair as fêmeas coespecíficas, e manter distância de machos rivais, para que seu sinal acústico seja mais audível.

Geralmente, nos coros, o número de machos supera o de fêmeas, tanto que eles exibem comportamento territorial o qual envolve interações acústicas, posturas e combates (Martins *et al.*, 1998; Bastos & Haddad, 2002). Apesar de espécies explosivas ou prolongadas poderem ser territoriais, a territorialidade é mais acentuada naquelas de padrão prolongado, uma vez que fêmeas e machos chegam assincronicamente no agregado reprodutivo (Wells, 1977a;

Murphy, 1994). Assim é vantajoso que os machos mantenham um espaço (território) livre de competidores, para vocalizarem e atraírem fêmeas prontas para oviposição.

No presente trabalho foram examinados aspectos da ecologia reprodutiva de *Phyllomedusa azurea* (Cope, 1862), procurando responder as seguintes questões: (a) há relação entre variáveis ambientais (temperatura, umidade relativa do ar e precipitação) e o coro? (b) qual o tamanho populacional? (c) é o comportamento de machos e de fêmeas, no coro, similar? (d) como machos distribuem-se nos coros? (e) a razão sexual operacional é inclinada para machos? (f) no acasalamento, há vantagem para machos maiores ou há escolha por classes de tamanho? (g) desovas são relacionadas com características físicas das fêmeas?

2. Materiais e métodos

As observações naturalísticas foram realizadas em uma poça temporária, localizada no Sítio Santa Terezinha, município de Cocalzinho de Goiás (S15°, 47', 40" e W48°,46', 33", altitude de 1152 m), estado de Goiás, entre os meses de fevereiro de 2006 e abril de 2007 (total de 172 horas e 52 dias de observação). No período que compreendeu os meses de maio a agosto de 2006 não foram realizadas visitas ao local de estudo devido ao fato de a poça se apresentar vazia e/ou não estar chovendo.

As observações de campo foram iniciadas após o ocaso e finalizadas entre 24:00 e 03:00h. Lanternas de luz branca ou vermelha (neste caso para diminuir o estresse dos animais) foram utilizadas. Para a realização das observações comportamentais foram utilizados os métodos “animal focal” e de “todas as ocorrências” (Altmann, 1974; Martin & Bateson, 1986).

Cada indivíduo novo encontrado era coletado e colocado em saco plástico contendo um pouco de água da poça. Posteriormente, esses indivíduos foram marcados através da técnica de amputação das extremidades de artelhos na qual os artelhos oponíveis não foram amputados (Martof, 1953, com modificações) e tiveram massa e CRC (comprimento-rostro-cloacal) mensurados com balança (precisão de 0,1g) e paquímetro (precisão de 0,01mm), respectivamente.

Além de massa e CRC também foram anotadas outras informações relativas aos indivíduos: distância para o indivíduo mais próximo, sexo, tipo de vegetação, altura do sítio de vocalização, distância da água ou da margem, se o indivíduo estava vocalizando, se o indivíduo estava exposto ou encoberto,

horário, data, condições meteorológicas, temperatura do ar (com termômetro digital de precisão 0,1°C) umidade relativa do ar (com higrômetro digital de precisão 1%), fases da lua e observações sobre seu comportamento (interações agressivas, predação e corte, por exemplo). Foi considerado indivíduo exposto aquele que podia ser facilmente visualizado durante a atividade de procura e, indivíduo encoberto aquele de difícil visualização, mesmo após alguns minutos de procura, e que se encontrava geralmente no meio de densos aglomerados (moitas) de vegetação. As observações foram registradas em fitas cassete e/ou escritas.

Os dados de temperatura e umidade relativa do ar foram mensurados no próprio local de estudo. Os dados de precipitação (mm) foram obtidos no 10º Distrito de Meteorologia de Goiânia provenientes da estação meteorológica (Nº 83367) mais próxima da área de estudo, localizada no município de Pirenópolis/GO (S15° 51', W48° 58').

Em 20 turnos de observação a área de estudo foi percorrida, a cada hora, para contagem do número de machos, fêmeas e número de casais presentes. A razão sexual operacional (RSO) segundo Emlen & Oring (1977), foi obtida pela divisão do número de fêmeas pelo número de machos, presentes na poça, no horário de pico de atividades.

A maioria dos casais encontrados foram coletados e acondicionados em sacos plásticos. Posteriormente o casal foi transferido para um recipiente de plástico onde também eram fixadas, com fita adesiva, folhas da vegetação da poça utilizadas para oviposição. No fundo do recipiente de plástico também era depositado um pouco de água para a formação de uma “poça artificial” numa tentativa de deixar o ambiente mais parecido com o ambiente natural para que

posteriormente pudessem desovar. Três casais encontrados foram observados em seu ambiente natural até que todo o comportamento de oviposição fosse finalizado.

Após coletados, CRC e massa do macho e fêmea eram registrados e ambos marcados e liberados à noite. A desova era fixada numa solução de formalina a 5% para a posterior contagem do número de ovos e medição do diâmetro e volume da desova.

Durante o período diurno a poça era percorrida para a amostragem de desovas. Para cada desova localizada foram registradas as seguintes informações: altura em relação ao solo e/ou água, tipo de substrato (espécie vegetal) em que a desova foi depositada, distância da água, distância da margem, distância para a desova mais próxima, número de desovas por planta, superfície da folha em que a desova se encontrava, presença ou ausência de cápsulas gelatinosas nas aberturas superior e inferior da folha dobrada. Para facilitar a metodologia de amostragem, a classificação para tipo de substrato (folha) em que a desova se encontrava foi dividida em árvore, arbusto e gramínea.

O diâmetro de 10 ovos por desova foi medido com auxílio de ocular micrométrica. A partir da medida do ovo foi possível calcular seu volume através da fórmula que determina o volume da esfera ($((4/3)\pi r^3)$), em que r representaria o raio do ovo. Por meio do produto entre o número total de ovos por desova e o volume médio dos ovos foi possível estimar o volume da desova (Pombal & Haddad, 2005).

Para estimar o tamanho populacional, a partir dos dados de marcação e recaptura, utilizou-se o programa Jolly, versão 5.1 (Krebs, 1999). Os testes de

comparação de média (ANOVA ou teste t de Student) foram utilizados para analisar se existiam diferenças entre o CRC e massa de machos e fêmeas, como de machos em amplexo e machos solitários. A ANOVA também foi utilizada para verificar a influência da luminosidade no número de machos, fêmeas e casais presentes no agregado. Como fator de luminosidade foram consideradas as fases da lua em cada dia de amostragem (crescente, minguante, cheia e nova).

O índice de correlação de Pearson foi utilizado para verificar a existência de associações entre: número de machos e fêmeas no agregado reprodutivo; entre RSO e número de machos vocalizantes, entre CRC e massa de machos e fêmeas em amplexo, massa ou CRC das fêmeas com o número de ovos por desovas; o tamanho ou volume dos ovos com a massa ou CRC das fêmeas; número de ovos com o tamanho do ovo.

Para verificar a existência de associações entre as variáveis bióticas dos indivíduos (massa e CRC) e as variáveis ambientais fez-se uma análise de regressão múltipla. A análise de covariância foi utilizada para testar a influência dos períodos ao longo da estação reprodutiva no que se refere às variáveis massa e CRC.

Os padrões de distribuição espacial (Clark & Evans, 1954) da população e das desovas foram analisados para uma área total de 931000cm². Esta análise foi realizada no programa computacional Jolly, versão 5.1 (Krebs, 1999). Neste modelo a medida de espaçamento proposta é uma medida do modo e grau nos quais a distribuição dos indivíduos numa população afasta-se da distribuição aleatória. A partir de informações como a densidade específica (ρ), o número de medidas de distâncias tomadas na população amostrada (N),

calcula-se a distância média observada que será então comparada com a distância média esperada. A razão entre estas duas distâncias é denominada de R . Quando $R=1$ a distribuição é aleatória, para $R=0$ a distribuição está próxima da agregação máxima, enquanto que para valores de R próximos a 2,14 os indivíduos estarão distribuídos eqüidistantemente caracterizando assim uma distribuição uniforme (Clark & Evans, 1954).

3. Resultados

Os indivíduos de *Phyllomedusa azurea* apresentaram atividade de reprodução entre os meses de outubro/06 e março/07. No período em que a poça permaneceu seca (entre abril e setembro) não foi encontrado nenhum indivíduo. A análise de regressão múltipla indicou que o número de machos não se mostrou associado com as variáveis abióticas ($r^2 = 0,15$; $p = 0,21$; $n = 47$) temperatura do ar, umidade relativa do ar, precipitação do dia, precipitação média dos três dias anteriores e precipitação média dos cinco dias anteriores. O número de fêmeas ($r^2 = 0,12$; $p = 0,32$; $n = 47$) e de casais ($r^2 = 0,10$; $p = 0,46$; $n = 47$) também não se mostrou associado com nenhuma variável abiótica mensurada (Figura 1). As variáveis utilizadas na análise de regressão mostraram-se independentes não sendo correlacionadas entre si.

Os indivíduos de *P. azurea* começaram a vocalizar por volta de 1,5 horas após o caso. O pico da atividade de vocalização encontra-se entre 5 e 6 horas após o caso ($n = 20$ noites, Figura 2). O número de machos encontrados nos agregados reprodutivos durante a estação reprodutiva foi sempre maior que o número de fêmeas, o que determinou baixos valores para a RSO ($\bar{x} = 0,23 \pm 0,18$; amplitude = 0 a 0,8; Tabela 1). A RSO não foi significativamente correlacionada com o número de machos ($r = -0,27$; $p = 0,24$; $n = 20$ turnos). O número de fêmeas não foi correlacionado com o número de machos presentes na poça ($r = 0,31$; $p = 0,18$; $n = 20$ turnos).

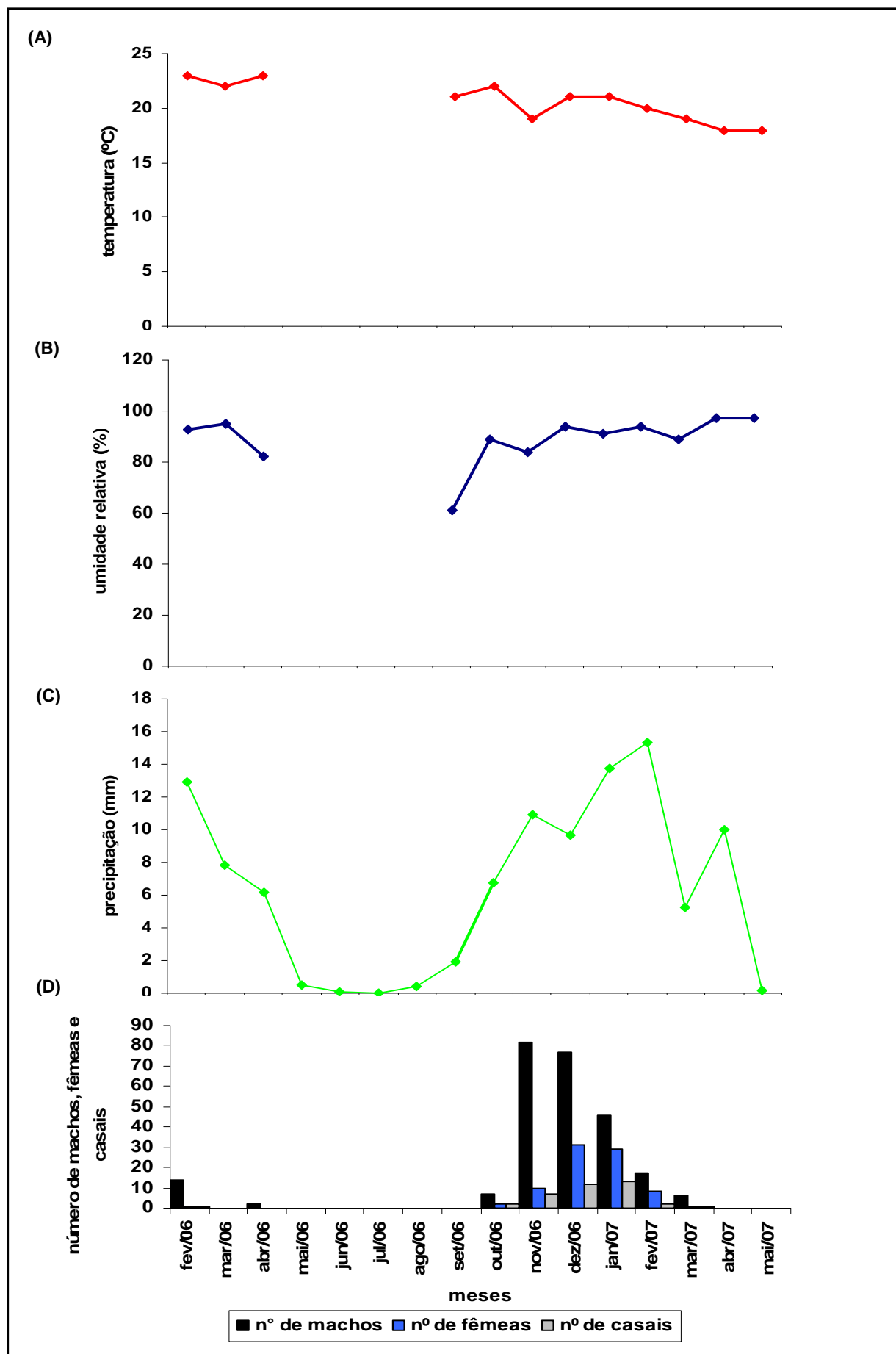


Figura 1. Eixo y: (A) temperatura (°C), (B) umidade relativa do ar (%), (C) precipitação (mm), (D) número de machos, fêmeas e casais de *Phyllomedusa azurea*; Eixo x: período de estudo (meses). Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO.

Tabela 1. Valores da razão sexual operacional (RSO) para uma população de *Phyllomedusa azurea* em 20 noites de observação. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO.

Data	Nº de machos	Nº de fêmeas	RSO
2/11/2006	11	4	0,36
8/12/2006	20	4	0,20
9/12/2006	15	2	0,13
10/12/2006	20	2	0,10
12/12/2006	7	1	0,14
13/12/2006	15	1	0,07
4/1/2007	12	1	0,08
5/1/2007	12	3	0,25
6/1/2007	5	2	0,40
7/1/2007	11	3	0,27
8/1/2007	11	2	0,18
9/1/2007	5	2	0,40
23/1/2007	10	2	0,20
25/1/2007	5	4	0,80
26/1/2007	4	1	0,25
12/2/2007	10	5	0,50
15/2/2007	5	0	0,00
5/3/2007	10	0	0,00
7/3/2007	5	1	0,20
8/3/2007	5	0	0,00

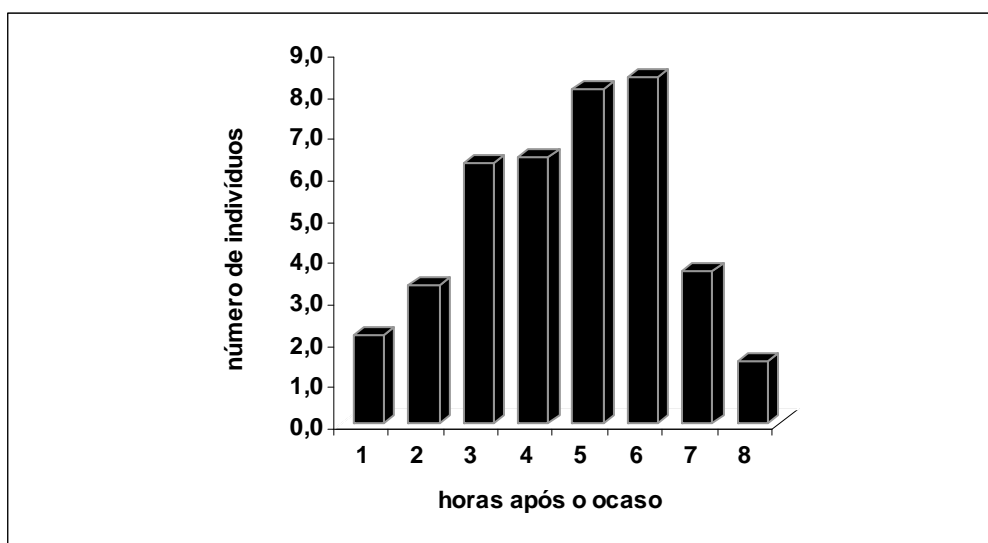


Figura 2. Número médio de indivíduos vocalizantes de *Phyllomedusa azurea* no agregado reprodutivo, por hora, registrado em 20 noites. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO.

O número de machos não foi diferente ao longo das quatro fases da lua ($F= 0,80$; $p= 0,49$) assim como o número de fêmeas ($F= 0,57$; $p= 0,63$). Já o número de casais foi diferenciado ao longo das quatro fases da lua ($F= 3,23$; $p= 0,02$) (Figura 3), porém as fases não se diferenciaram entre si quando feito o teste *a posteriori*.

As distâncias observadas entre os indivíduos mais próximos variaram de 6 a 540cm com média de $167,13 \pm 127,95\text{cm}$ ($n= 137$). A análise da distribuição populacional através do método Clark & Evans (1954) mostrou que os machos de *P. azurea* ocuparam os sítios de vocalização, na maioria dos dias examinados, de forma aleatória (Tabela 2). Os padrões uniforme e agregado também foram observados em alguns dias.

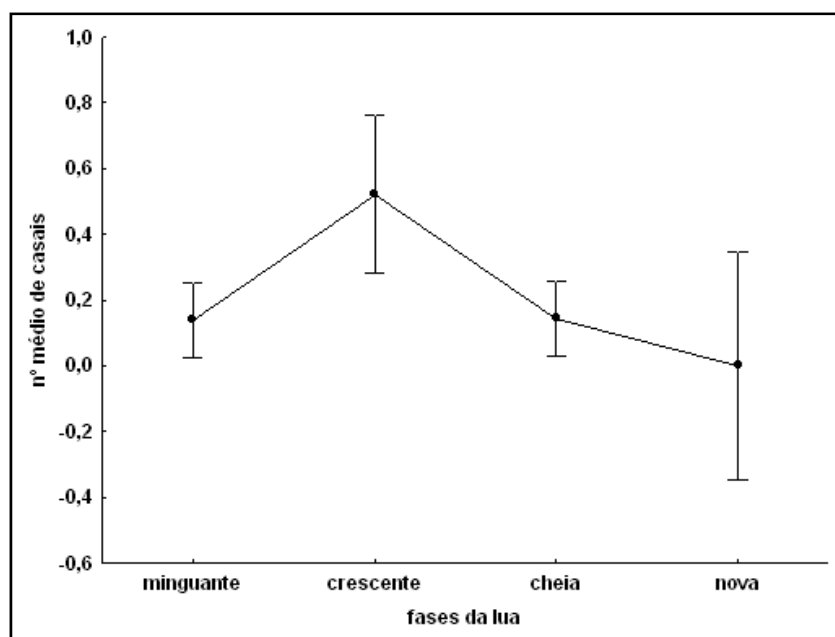


Figura 3. Número de casais presentes no agregado reprodutivo durante cada fase da lua. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás (GO).

Tabela 2. Resultado das análises da distribuição espacial dos indivíduos de *Phyllomedusa azurea* presentes no coro. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás (GO).

Data	Nº de machos	Distância média observada (cm)	Distância média esperada (cm)	Erro padrão	Z	Índice de agregação $ R(A)/R(E) $	Distribuição
25/02/06	8	51,57	182,34	36,02	-3,63	0,28	agregada
31/10/06	6	217,20	215,75	50,43	0,03	1,01	aleatória
01/11/06	7	52,50	196,95	42,03	-3,44	0,27	agregada
02/11/06	6	181,40	215,75	50,43	-0,68	0,84	aleatória
14/11/06	8	132,71	182,34	36,02	-1,38	0,73	aleatória
16/11/06	14	158,53	133,80	19,39	1,27	1,18	aleatória
08/12/06	6	64,80	215,75	50,43	-2,99	0,30	agregada
09/12/06	4	190	278,53	84,06	-1,05	0,68	aleatória
10/12/06	6	103,80	215,75	50,43	-2,22	0,48	agregada
11/12/06	5	51,25	241,22	63,04	-3,01	0,21	agregada
12/12/06	6	151,80	215,75	50,43	-1,27	0,70	aleatória
13/12/06	6	151,60	215,75	50,43	-1,27	0,70	aleatória
14/12/06	4	267,66	278,53	84,06	-0,13	0,96	aleatória
15/12/06	9	170	170,56	31,52	-0,02	1	aleatória
04/01/07	7	267,16	196,95	42,03	1,67	1,36	aleatória
05/01/07	6	182	215,75	50,43	-0,67	0,84	aleatória
06/01/07	6	143,80	215,75	50,43	-1,43	0,67	aleatória
07/01/07	9	339,62	170,56	31,52	5,36	1,99	uniforme
09/01/07	5	416	241,22	63,04	2,77	1,72	uniforme
23/01/07	9	120	170,56	31,52	-1,60	0,70	aleatória
26/01/07	6	111,20	215,75	50,43	-2,07	0,52	aleatória
15/02/07	6	161	215,75	50,43	-1,09	0,75	aleatória
16/02/07	4	146	278,53	84,06	-1,58	0,52	aleatória
18/02/07	4	162	278,53	84,06	-1,39	0,58	aleatória

Os machos utilizaram como sítios de vocalização, galhos, folhas e ramos da vegetação arbórea, folhas da vegetação arbustiva e folhas verdes e secas de gramíneas. Muitos indivíduos (n= 19) encontravam-se vocalizando bastante encobertos no interior das moitas de *Brachiaria* sp, enquanto que alguns estavam expostos (n= 20), sendo encontrados em atividade de vocalização até mesmo no chão (n= 6). A altura média em que se encontravam foi de $34,93 \pm 27,15\text{cm}$ (amplitude= 0 a 150 cm; n= 76) e a distância média em relação à água variou entre 0 e 180cm ($\bar{x} = 49,51 \pm 38,5\text{cm}$; n= 55).

Os machos chegaram primeiro ao agregado reprodutivo do que as fêmeas (veja Figura 1). O maior número de machos foi verificado em novembro/2006 e declinando acentuadamente a partir de janeiro/2007. Já o número de fêmeas foi maior em dezembro/2006, seguido por janeiro/2007 e declinando a partir de fevereiro /2007.

Um total de 210 indivíduos foi marcado ao longo do período de estudo, sendo 141 machos e 69 fêmeas. Machos foram significativamente menores que as fêmeas em relação ao CRC e a massa (Tabela 3) apresentando 86,2% do CRC e 68,8% da massa das fêmeas. A massa e o CRC dos machos foram correlacionados positivamente ($r= 0,56$; $p< 0,001$; $n= 139$), enquanto que para as fêmeas não ($r= -0,04$; $p= 0,73$; $n= 68$).

Durante todo o período de estudo 67,5% dos machos marcados foram recapturados mais de uma vez. Destacam-se os machos de número 4, 15, 40 e 120 que foram recapturados 9, 8, 10 e 10 vezes, respectivamente. O macho de número 4 (marcado em fevereiro de 2006) foi reencontrado em março/2006, novembro/2006 e janeiro/2007. No que se refere às fêmeas, apenas 19,7%

foram recapturadas mais de uma vez, e apenas uma (número 32) foi recapturada três vezes.

Tabela 3. Comparação, através do teste t *Student*, entre massa de machos e fêmeas e CRC de machos e fêmeas de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás (GO).

	Machos			Fêmeas			t	p
	N	\bar{X}	DP	N	\bar{X}	DP		
CRC (mm)	140	35,40	2,68	68	41,05	7,68	-7,78	< 0,001
Massa (g)	140	2,56	1,61	68	3,72	0,60	-5,71	< 0,001

Utilizando os dados de captura-recaptura através do método estocástico Jolly-Seber verificou-se que o tamanho estimado da população de *P. azurea* na área de estudo variou entre 6 indivíduos em março/2006 e 157 em dezembro/2006. O tamanho populacional máximo estimado foi de 157 indivíduos no fim de dezembro/2006, a partir daí o tamanho populacional estimado declinou até não ser encontrado mais nenhum indivíduo na poça (Tabela 4; Figura 4).

A proporção de indivíduos marcados ao longo da estação variou entre 0,1 e 1. O número de indivíduos capturados por coleta variou de 2 a 92 e o de indivíduos recapturados de 0 a 37. A probabilidade de sobrevivência variou de 0 nas duas últimas coletas a 1 na primeira coleta. A taxa de recrutamento obteve nível máximo em novembro/2006, 92 indivíduos, e mínimo em março/2006, fevereiro/2007 e março/2007 onde nenhum indivíduo foi recrutado (Tabela 4; Figuras 5, 6 e 7).

Quando se calculou o tamanho da população e a probabilidade de sobrevivência com a correção proposta por Manly (1984) observou-se que o

tamanho máximo da população foi estimado na 6ª coleta (outubro/2006) com um intervalo de confiança entre 15 e 583 indivíduos. A probabilidade de sobrevivência, com um intervalo de confiança acima de 95%, variou entre 0, (nas coletas 12 e 13) e 1 para a maioria das outras (Tabela 5).

Tabela 4. Valores das estimativas populacionais para *Phyllomedusa azurea*. Valores apresentados de: proporção de indivíduos marcados (ALPHA), estimativa do tamanho populacional(N), probabilidade de sobrevivência (PHI) e recrutamento (B). Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás (GO).

Coletas	Proporção de indivíduos marcados (ALPHA)	Estimativa do tamanho populacional (N)	Probabilidade de sobrevivência (PHI)	Recrutamento (B)	Erro padrão		
					N	PHI	B
1	---	---	1,154	---	---	0,49	---
2	1	15	0,433	0	6,3	0,342	0
4	1	6,5	0,879	51,4	4,2	0,628	158,5
6	0,1	57,1	0,917	50,2	158,6	0,238	150,1
7	0,132	102,6	0,83	11,3	43	0,135	36,2
8	0,4	96,5	0,674	92,6	18,2	0,117	22,6
9	0,29	157	0,528	14,8	26,7	0,086	13,1
10	0,603	97,7	0,732	13,3	15,2	0,245	10,6
11	0,724	84,8	0,615	26,6	28,7	0,43	22
12	0,542	78,8	0	0	51,9	0	0
13	1	0	0	0	0	0	0

Tabela 5. Valores máximos e mínimos estimados para tamanho da população e probabilidade de sobrevivência obtidos para *Phyllomedusa azurea*. Utilizou-se o intervalo de confiança limite através do método de Manly.

Coletas	Tamanho da população		Probabilidade de sobrevivência	
	Abaixo de 95%	Acima de 95%	Abaixo de 95%	Acima de 95%
1	---	---	0,559	1
2	9,5	37,2	0,149	1
4	3,9	15,5	0,326	1
6	15,6	583,9	0,555	1
7	59,7	277,5	0,606	1
8	74,3	153,8	0,483	0,945
9	124,2	243,2	0,388	0,728
10	80,5	140,5	0,407	1
11	54,2	183,9	0,206	1
12	37,4	311,4	0	0
13	0	0	0	0

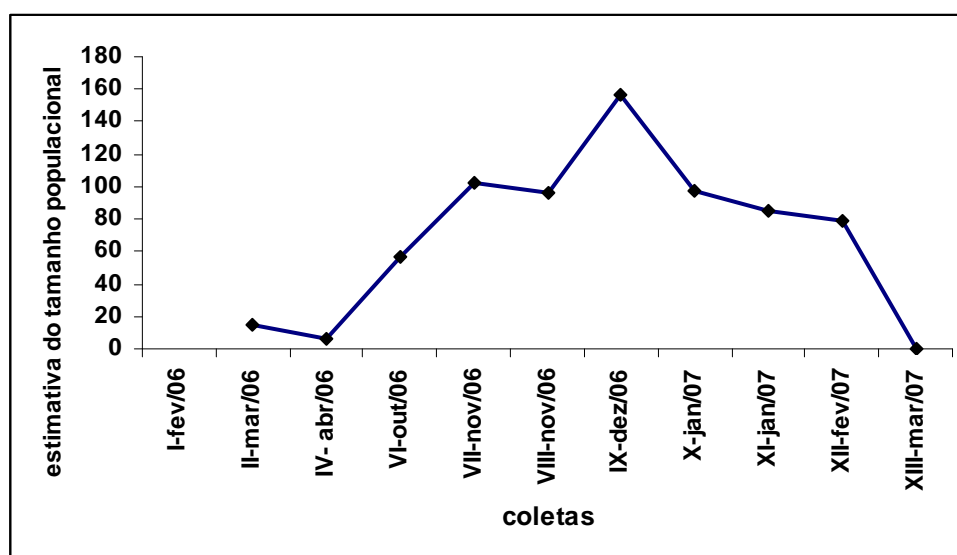


Figura 4. Estimativa do tamanho populacional, baseada em dados de marcação-recaptura, para a população de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás (GO).

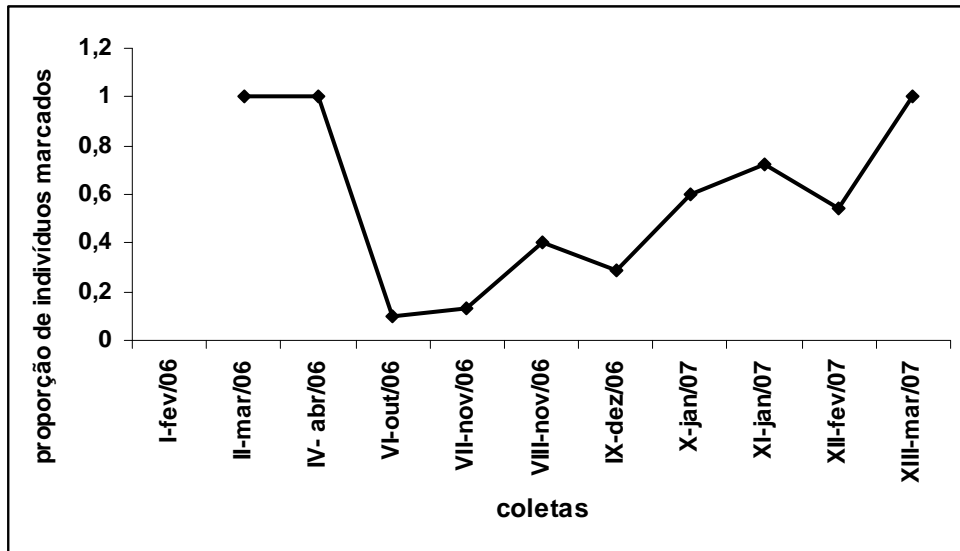


Figura 5. Proporção de indivíduos de *Phyllomedusa azurea* marcados ao longo do período de estudo. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás (GO).

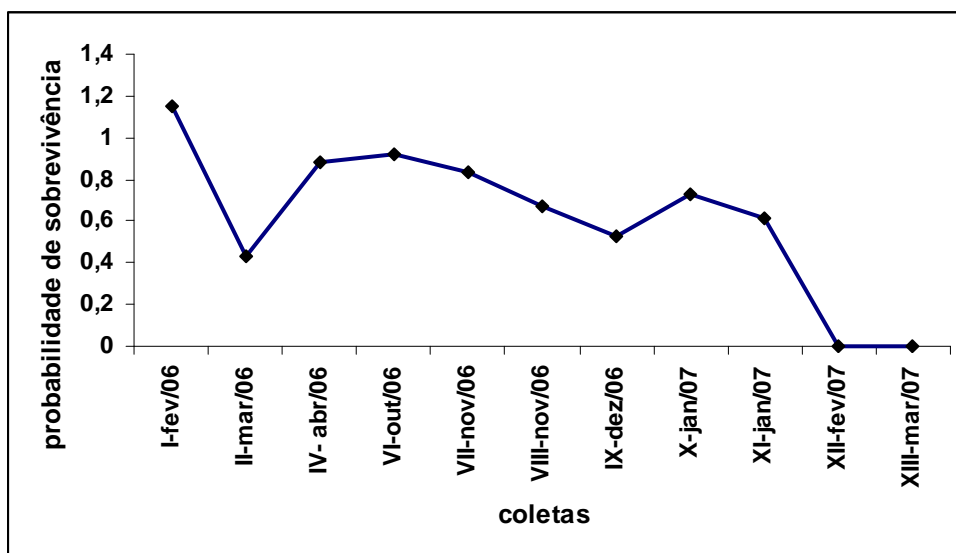


Figura 6. Probabilidade de sobrevivência, baseada em dados de marcação-recaptura, para a população de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás (GO).

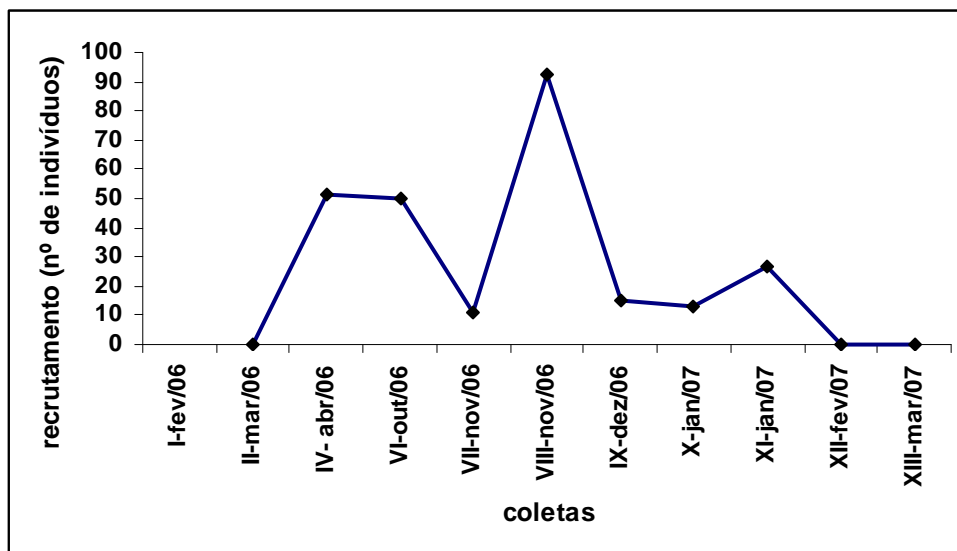


Figura 7. Recrutamento de indivíduos ao longo do período de estudo para a população de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás (GO).

Ao longo da estação reprodutiva foram encontrados 38 casais de *P. azurea*. O horário com maior número de casais foi por volta das 23:00h. A maioria deles ($n = 25$) foi encontrada nos meses de dezembro/2006 e janeiro/2007 (veja figura 1). Machos em amplexo não foram maiores nem mais pesados que os machos solitários (Tabela 6). Machos que conseguiram o amplexo permaneceram um maior número de noites presentes no agregado reprodutivo do que os machos solitários (Tabela 6). No que se refere aos casais encontrados em amplexo não foi encontrada correlação significativa entre a massa dos machos e fêmeas ($r = 0,08$; $p = 0,61$; $n = 38$), no entanto em relação ao CRC dos machos e fêmeas encontrados em amplexo a correlação foi significativa ($r = 0,32$; $p = 0,04$; $n = 38$) (Figura 8).

Somente 22,7% dos machos e 47,8% das fêmeas marcados acasalaram-se. Dos 38 machos capturados em amplexo, sete acasalaram-se

mais de uma vez com intervalo de 3 e 43 dias ($\bar{x} = 27,86 \pm 13,35$; $n=7$). Quatro fêmeas foram recapturadas mais de uma vez, com intervalo médio de 27,6 ($\pm 2,51$) dias.

Tabela 6. Comparação entre machos em amplexo e machos solitários de *Phyllomedusa azurea* em relação ao CRC, massa, e número de noites presentes no agregado reprodutivo.

	machos em amplexo	machos solitários	t	p
Massa (g)	$2,35 \pm 0,28$ (n= 38)	$2,60 \pm 1,80$ (n= 110)	-0,82	0,40
CRC (mm)	$35,88 \pm 1,30$ (n= 38)	$35,35 \pm 2,26$ (n= 110)	1,34	0,18
nº de noites	$12,18 \pm 26,44$ (n= 38)	$2,35 \pm 1,63$ (n= 95)	-3,62	0,02

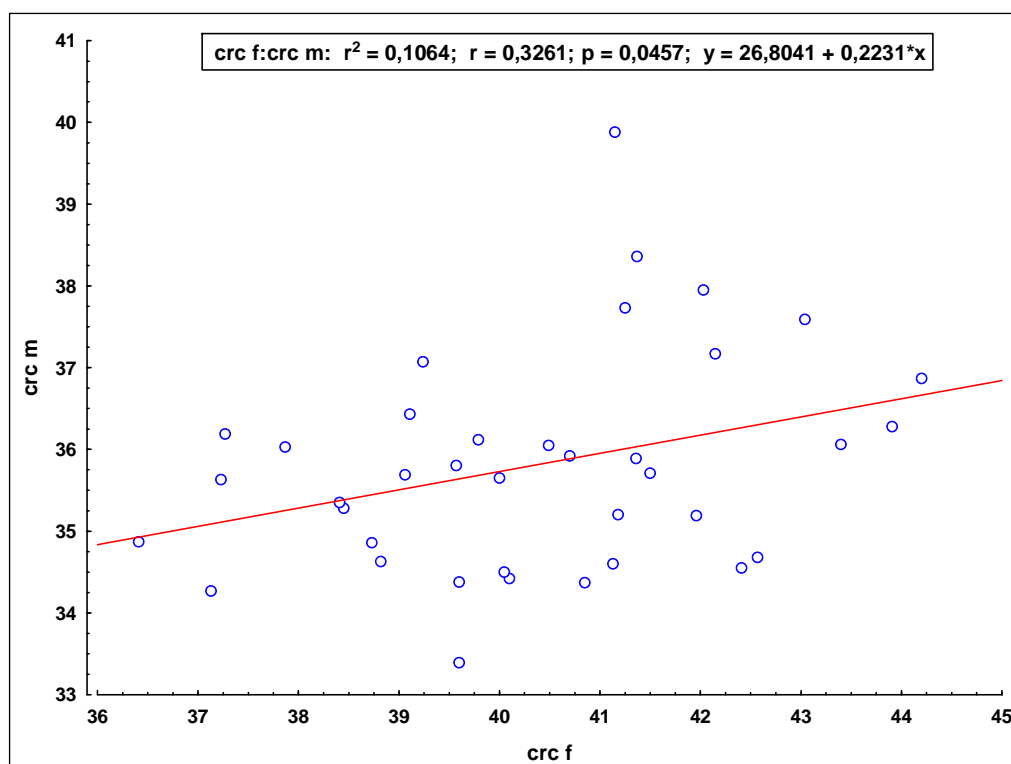


Figura 8. Regressão linear entre CRC dos machos (CRC m) e fêmeas (CRC f) encontrados em amplexo ao longo do período de estudo. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás (GO).

Considerando-se o início (outubro e novembro), o meio (dezembro e janeiro) e o final (fevereiro e março) da estação reprodutiva foram realizadas algumas análises para verificar variações entre caracteres individuais ao longo das mesmas.

A partir de uma análise de covariância (sem a inclusão dos dados de recaptura) ao longo da estação reprodutiva observou-se que: (a) para os machos o CRC é correlacionado com a massa ($p=0$; $F=83,38$) e esta relação muda ao longo da estação reprodutiva ($p=0$; $F=9,20$); (b) para as fêmeas o CRC é correlacionado com a massa ($p=0$; $F=14,83$) mas esta relação massa/crc não muda ao longo dos três períodos da estação reprodutiva ($p=0,90$; $F=0,09$).

A massa dos machos variou ao longo das três fases ($F=8,85$; $p<0,001$) sendo os machos do início mais pesados que os machos do final da estação. O CRC dos machos não variou entre as três fases ($F=1,15$; $p=0,32$). No que se refere às fêmeas não houve variação de massa ($F=0,05$; $p=0,94$) nem de CRC ($F=0,01$; $p=0,98$) (Tabela 6).

No que se refere à diferença entre machos solitários e machos amplexados em cada uma das três fases verifica-se que a massa dos machos sozinhos e dos amplexados não diferiu em nenhuma das fases: início ($t=1,8$; $p=0,07$); meio ($t=-0,63$; $p=0,52$); fim ($t=1,26$; $p=0,26$). Para o CRC no início da estação houve uma diferença significativa entre macho solitário e macho amplexado ($t=3,04$; $p=0,003$) sendo os machos amplexados menores que os machos solitários. Nas outras fases não houve diferença significativa entre o tamanho dos machos solitários e amplexados, ($t=-0,86$; $p=0,39$) para a segunda fase (dezembro e janeiro) e ($t=-0,79$; $p=0,46$) para o fim da estação.

Tabela 6. Valores médios do CRC e massa de machos e fêmeas ao longo da estação reprodutiva (início, meio e fim). Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás (GO).

Estação reprodutiva	Machos		Fêmeas	
	Massa (g)	CRC (mm)	Massa (g)	CRC (mm)
Início (outubro e novembro)	2,58 ± 0,30	36,24 ± 1,29	3,80 ± 0,41	40,06 ± 1,62
Meio (dezembro e janeiro)	2,30 ± 0,37	35,47 ± 3,91	3,72 ± 0,63	40,17 ± 2,18
Fim (fevereiro e março)	2,47±0,25	35,33 ± 1,92	3,73 ± 0,90	40,10 ± 2,16

Os machos de *P. azurea* apresentaram comportamento territorial ao longo da estação reprodutiva. Durante as observações naturalísticas cinco indivíduos foram recapturados sempre nos mesmos locais e três interagindo agressivamente (combate físico).

Na primeira ocasião (08/12/2006), dois indivíduos foram encontrados, já em combate físico, abraçados ventralmente. Eles permaneceram na mesma posição durante algum tempo e emitiam esporadicamente alguns cantos de anúncio e de briga. Quando se separaram o macho vencedor (massa= 2,5g; CRC= 36,70mm) permaneceu no arbusto onde a luta ocorreu e passou a emitir cantos de anúncio enquanto o macho perdedor (massa= 2,2g; CRC= 34,86) se retirou sem emitir qualquer vocalização.

Em outra ocasião (05/01/2007) dois indivíduos foram encontrados abraçados ventralmente em interação agressiva, ambos vocalizando durante a interação. Enquanto permaneceram abraçados um indivíduo comprimia o outro através de movimentos de contração, cinquenta minutos depois ambos se separaram sendo que um permaneceu no local e o outro desapareceu (Figura 9). Na terceira ocasião (23/01/2007) um indivíduo residente perseguiu, agrediu fisicamente e expulsou de seu território um macho que havia sido coletado

anteriormente e que vocalizava próximo ao território do mesmo (Figuras 10 e 11).

Basicamente, dois tipos de comportamento foram comumente observados quando um macho invadia o território de outro: (1) o macho residente percebia a presença do invasor, começava a emitir cantos territoriais e iniciava-se então uma interação acústica entre os dois indivíduos que terminava quando um dos indivíduos se afastava do local, sem nenhum tipo de combate físico (N= 3); (2) o macho residente na presença do macho invasor começava a emitir cantos de anúncio e posteriormente iniciava o combate físico com o invasor até expulsá-lo de seu território (N= 1). Não foi observado nenhum tipo de interação agressiva entre as fêmeas de *P. azurea*.



Figura 9. Indivíduos de *Phyllomedusa azurea* durante combate físico. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. (GO).



Figura 10. Combate físico entre indivíduo 123 acima, seta vermelha, (residente) e indivíduo 126 abaixo, seta azul, (invasor). Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. (GO).



Figura 11. Indivíduo 126, seta azul, deixando o local da interação agressiva após combate físico. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. (GO).

Três estratégias para conseguir acasalamento por machos foram observadas: macho-cantor, procura ativa e macho-deslocador (observada apenas uma vez). Não foi observado se antes do amplexo o macho realiza algum tipo sinalização visual para fêmea ou vice-versa. As figuras 12 e 13 (baseadas no artigo Vaira, 2001) mostram de forma esquemática e detalhada a seqüência do comportamento de oviposição de três casais que foram observados em campo. A figura 14 mostra a seqüência de eventos durante a oviposição.

O início do amplexo foi observado somente uma única vez, em 25/02/2006. Um macho que estava emitindo vocalizações de anúncio foi visualizado no interior de uma moita de *Brachiaria* sp. Em seguida avistou-se uma fêmea, distante cerca de 40 cm do macho. Ainda vocalizando, o macho foi em direção à fêmea subindo sobre seu dorso. O casal amplexado continuou se deslocando pela vegetação durante 20 minutos até ambos pararem em uma folha sobre a água para desovar. O macho continua a vocalizar mesmo estando amplexado com a fêmea (N= 4 casais). Durante a oviposição macho e fêmea dobram a folha com ajuda dos membros posteriores. O macho massageia a região ventral da fêmea e ambos os corpos se contraem enquanto a oviposição ocorre. Apenas uma folha é utilizada para depositar e encobrir a massa de ovos. Ao término da oviposição o macho sai e deixa a fêmea depositando a gelatina na porção superior da folha e terminando de fechar a folha onde os ovos foram depositados, posteriormente a fêmea também deixa a desova. Não foi observado cuidado parental para esta espécie.

Uma tentativa de deslocamento do macho em amplexo foi observada em 3/10/2006. Apesar do macho solitário (massa= 3,1g; CRC= 38,63mm) ser

maior e mais pesado que o macho amplexado (massa= 2,2g; CRC= 34,37mm), a tentativa não foi bem sucedida.

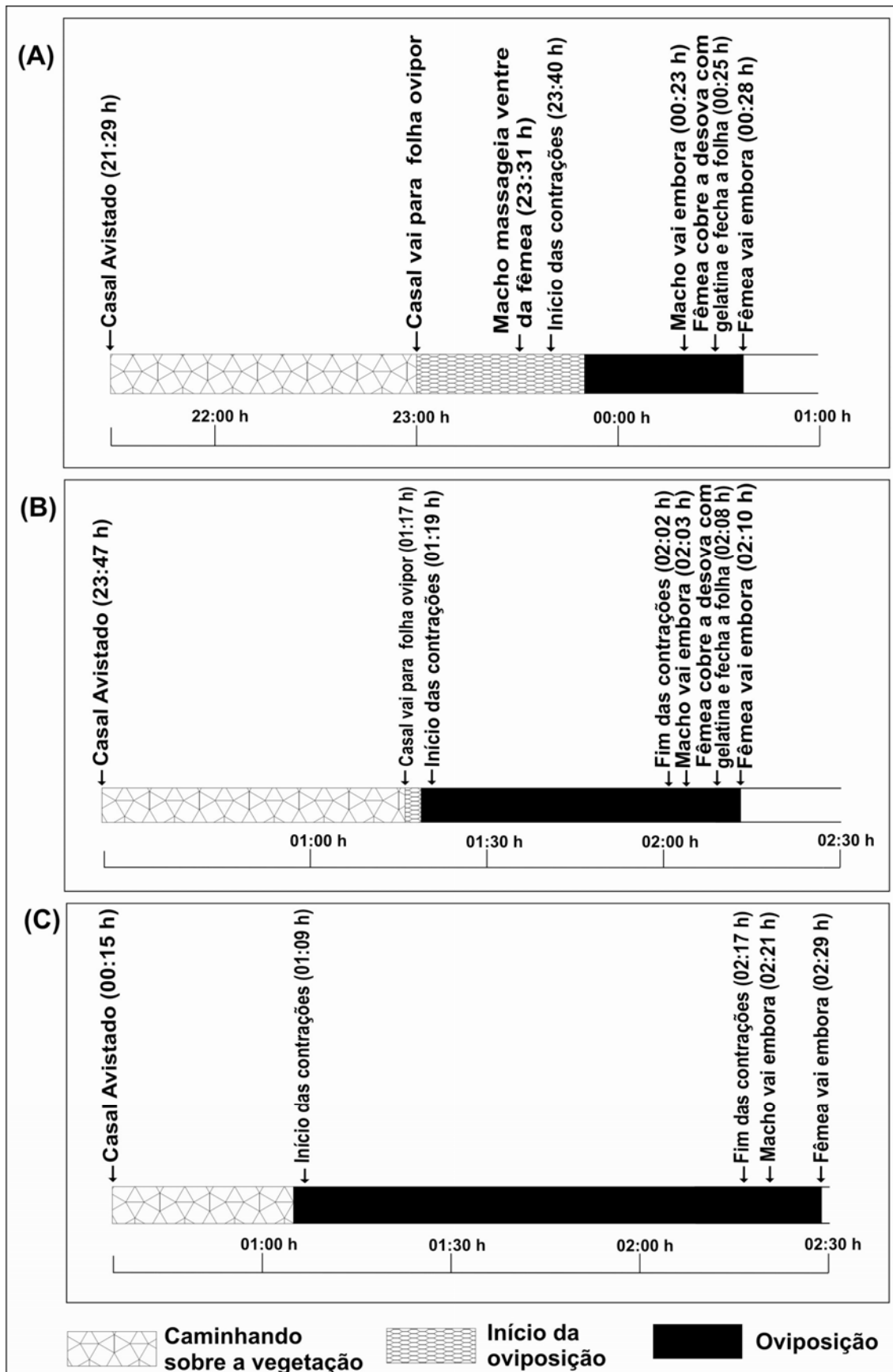


Figura 12. Desenho esquemático do comportamento de oviposição dos casais de *Phyllomedusa azurea* observados durante o estudo. Seqüência resumida da oviposição dos casais observados. (A): 09/12/2006; (B): 05/01/2007; (C): 08/01/2007.

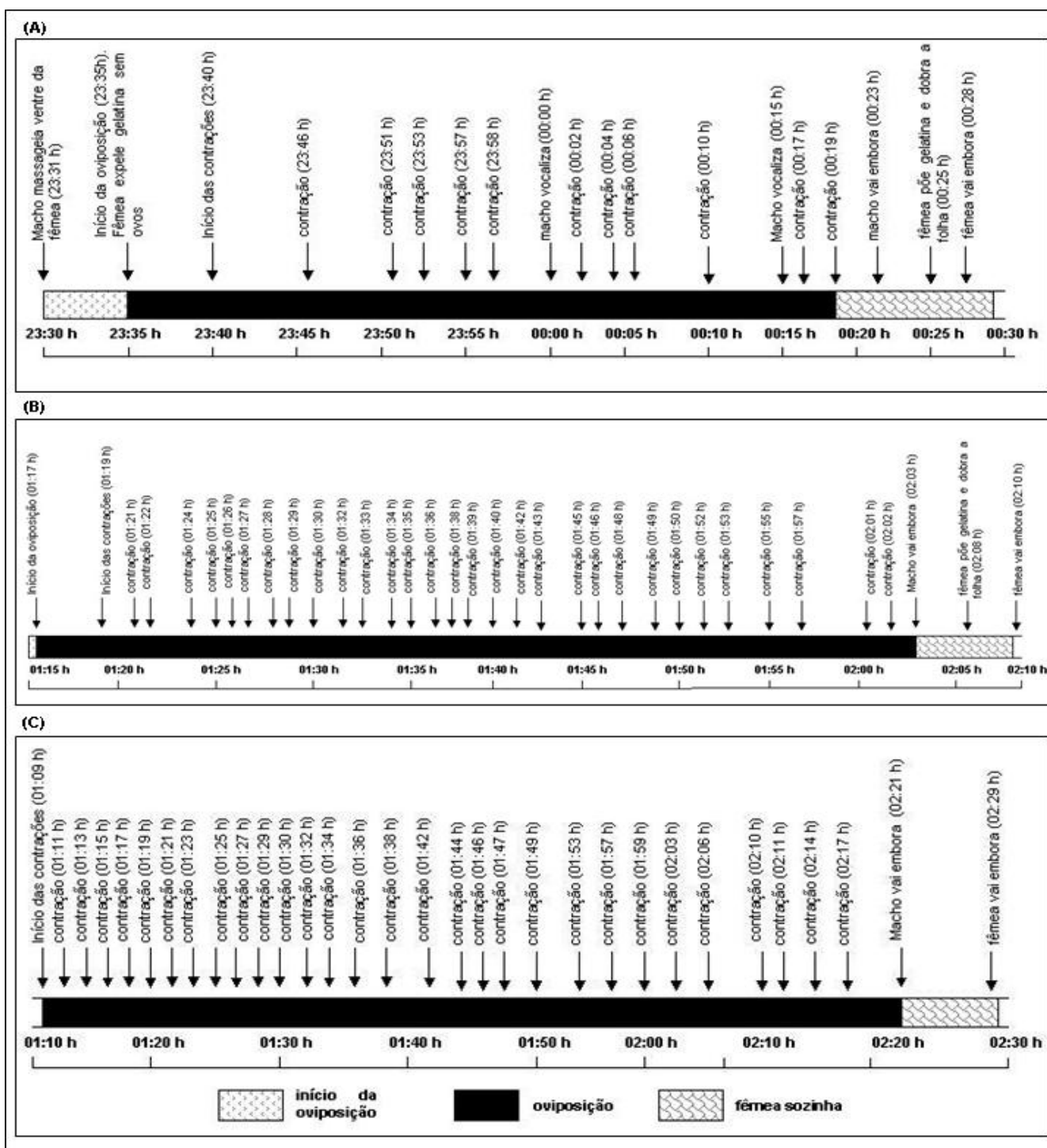


Figura 13. Desenho esquemático do comportamento de oviposição dos casais de *Phyllomedusa azurea* observados durante o estudo. Seqüência detalhada mostrando os eventos de contração (quando macho e fêmea contraem juntamente o abdômen para liberar os gametas) e vocalização durante a oviposição. (A): 09/12/2006; (B): 05/01/2007; (C) 08/01/2007.

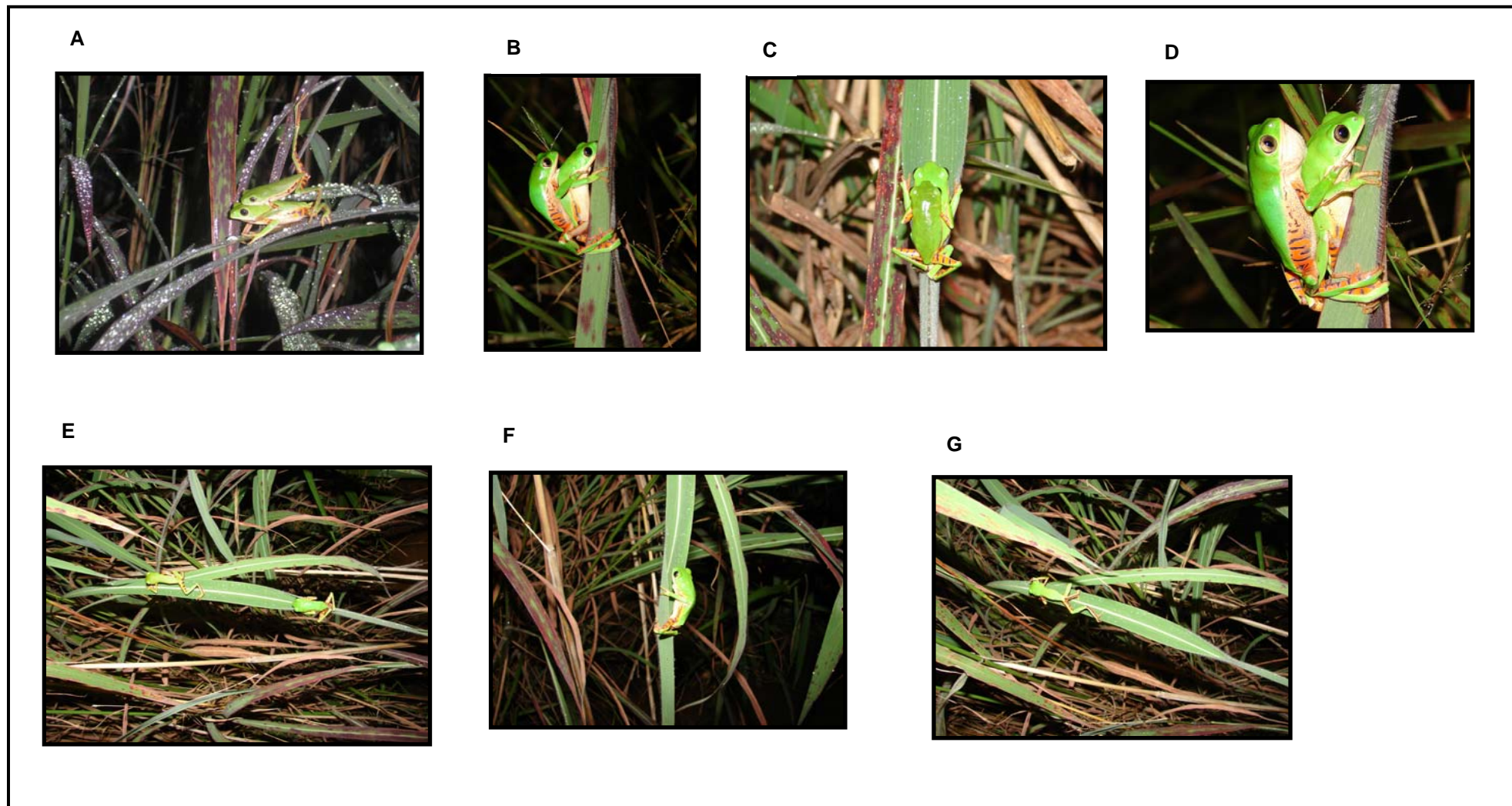


Figura 14. Seqüência do comportamento de oviposição em *Phyllomedusa azurea*. **A:** casal deslocando-se pela vegetação; **B:** contração durante a oviposição; **C:** macho e fêmea depositando os ovos enquanto dobram a folha; **D:** macho vocalizando mesmo enquanto amplexado com a fêmea; **E:** macho deixando a desova após a oviposição; **F:** fêmea depositando a última camada de gelatina e fechando a folha; **G:** fêmea indo embora.

A análise da distribuição espacial das desovas apontou que a distribuição das desovas foi agregada ($Z = -10,89$; índice de agregação = 0,50; distância média observada = $21,18\text{cm} \pm 20,97$; distância média esperada = $42,64\text{cm}$; $n = 128$).

As desovas foram depositadas em folhas da vegetação (Apocynaceae, Melastomataceae, Malpighiaceae, Leguminosae, Malvaceae, Onagraceae, *Mimosa*, *Sida*, *Elephantopus*, *Tibouchina* e *Brachiaria*) presente na poça, sobre ou próximas da água. Para as desovas que se localizavam próximas à água a altura média em relação ao solo foi de $51,93 \pm 30,93$ (amplitude = 3 a 173cm ; $n = 109$) e a distância média em relação à água foi de $37,34 \pm 36,18\text{cm}$ (amplitude = 2 a 124cm ; $n = 46$). As desovas localizadas sobre a água se encontravam a uma altura média de $64,97 \pm 29,58\text{cm}$ (amplitude = 9 a 112cm ; $n = 68$) e a uma distância média da margem de $44,22 \pm 23,87$ (amplitude = 0 a 94cm ; $n = 48$).

A maioria das desovas (69,4%; $n_{\text{total}} = 173$) foi depositada em folhas de gramíneas, 10,4% ($n_{\text{total}} = 173$) foi depositada em folhas de árvores e 20,2% ($n_{\text{total}} = 173$) em arbustos (Figura 15). Cerca 27,8% ($n = 158$) das desovas localizavam-se no lado abaxial da folha em que foi depositada enquanto que a maioria delas, 72,2% ($n = 158$), foi depositada no lado adaxial da folha. Comumente (94% dos casos), as cápsulas gelatinosas estavam presentes tanto na abertura superior quanto na abertura inferior da folha dobrada na qual a desova foi depositada.

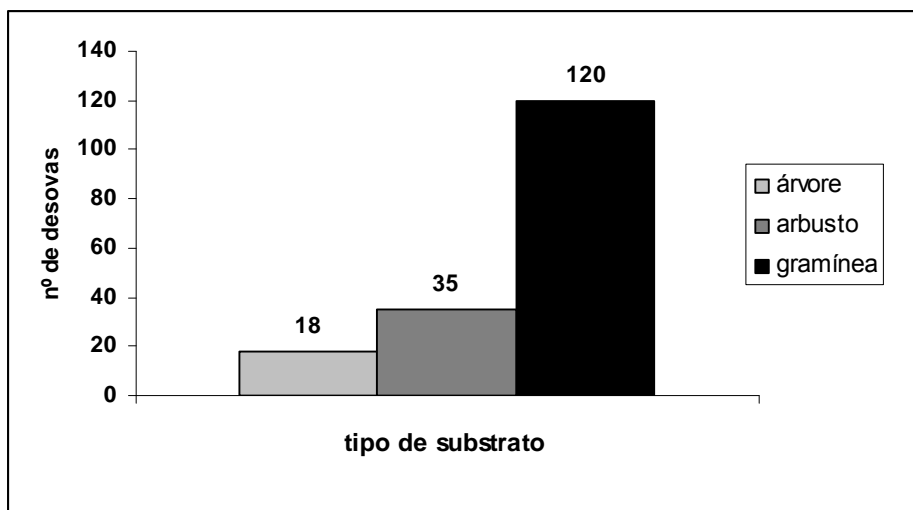


Figura 15. Distribuição do número de desovas *Phyllomedusa azurea* de acordo com o tipo de substrato em que foi depositada. (número total de desovas= 173).

As desovas de *P. azurea* (Figura 16) apresentaram um número médio de ovos de $65,41 \pm 16,27$ (amplitude= 43 a 140 ovos; n= 60 desovas). Os ovos caracterizavam-se por uma coloração creme não apresentando diferença entre o pólo vegetativo e o pólo animal. O diâmetro médio dos ovos variou de 23,4 a 37,5mm ($\bar{x} = 28,72 \pm 2,77$; N= 600 ovos). O volume médio das desovas foi igual a $9,86 \pm 3,72 \text{ cm}^3$. O número de ovos por desova não foi correlacionado com o tamanho do ovo ($r = -0,002$; $p = 0,98$; $n = 60$). Não foram observadas correlações entre o CRC e massa da fêmea e as seguintes variáveis: número de ovos por desova, volume da desova e tamanho do ovo (Tabela 7).

Tabela 7. Valores de \bar{x} e DP para a análise de correlação entre o CRC e massa da fêmea de *Phyllomedusa azurea* e o número de ovos por desova, o volume da desova e o tamanho do ovo. \bar{x} e DP correspondem a média e desvio padrão de cada variável. n= 40 desovas.

	\bar{x}	DP	crc		massa	
			r	p	r	p
Nº ovos por desova	62,25	12,94	0,01	0,92	0,013	0,93
volume da desova (cm3)	9,44	3,35	-0,09	0,55	0,06	0,69
tamanho do ovo (mm)	28,67	2,68	0,08	0,60	-0,09	0,57



Figura 16. Desova de *Phyllomedusa azurea* em folha de arbusto. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás- GO.

4. Discussão

A atividade reprodutiva de *Phyllomedusa azurea* foi sazonal, com o pico reprodutivo ocorrendo no período chuvoso (de meados de outubro ao fim de março). Dessa forma, o sistema reprodutivo pôde ser considerado como reprodução prolongada (*sensu* Wells, 1977a).

Wilson (1975) definiu leque (“lek”) como uma área utilizada para a corte e exibição sexual na qual os machos reúnem-se para atrair e cortejar as fêmeas que vão para acasalar-se, mas que não é utilizada para construção de ninhos ou alimentação. De um modo mais restrito, quatro critérios foram utilizados para a definição do sistema de acasalamento em leque (Bradbury, 1981 *apud* Friedl & Klump, 2005): (1) machos não provêem cuidado parental e não contribuem com nada além do esperma para a próxima geração; (2) machos se agregam em uma arena de acasalamento (ou leque) para qual as fêmeas se dirigem para o acasalamento; (3) os sítios de vocalização dos machos não contém nenhum recurso requisitado pelas fêmeas além dos próprios machos, e a oviposição sempre ocorre em local diferente dos sítios de vocalização e (4) as fêmeas escolhem livremente entre os machos presentes e os machos da arena. *Phyllomedusa azurea* foi considerada uma espécie com sistema de acasalamento em leque, em que machos e fêmeas não realizam nenhum tipo de cuidado parental com a prole, e os sítios de vocalização não dispõem dos sítios de oviposição.

Fatores como trovões, luminosidade e o vento podem reduzir, de certa forma, a atividade reprodutiva dos indivíduos ou até mesmo impedir a formação do coro (Cardoso 1981). Tuttle & Ryan (1982) observaram para os indivíduos de

Smilisca sila que a visibilidade dos indivíduos mudou mais comumente em noites escuras, nas quais os indivíduos se encontravam mais escondidos que em noites claras. Segundo estes autores pelo fato dos indivíduos utilizarem pistas visuais para detectar morcegos, sua vulnerabilidade à predação deve estar inversamente relacionada ao nível de luz ambiente, e assim, os indivíduos se tornam mais cautelosos em baixos níveis de luz. A não relação entre o número de machos e fêmeas de *P. azurea* e as fases da lua pode ter se dado devido à influência de outros fatores não abordados neste estudo. Já a variação do número de casais ao longo das fases da lua pode ser explicada por essa maior pressão de predação em determinadas fases da lua ou por outros fatores diferentes dos aqui analisados.

Os machos no agregado reprodutivo ocorreram sempre em maior número que as fêmeas, o que originou valores baixos de RSO indicando que a competição dos machos pelas fêmeas é intensa, o que foi corroborado pelas interações agressivas (acústicas e físicas) observadas durante o período de estudo.

Esta razão fornece uma medida empírica do grau de monopolização dos parceiros e quando é inclinada para os machos a poliginia é esperada (Emlen & Oring, 1977). Baixas RSO também foram observadas em outras espécies de anuros (Bastos & Haddad, 1996; Guimarães, 2001; Wogel, 2001; Lima, 2002; Abrunhosa & Wogel, 2004; Wogel, 2005). A RSO é comumente inclinada em direção aos machos em anuros e pequenos grupos de machos acabam acasalando com êxito. Além disso, a duração do período reprodutivo pode influenciar a razão sexual operacional em um dado agregado reprodutivo num dado período de tempo (Woodward, 1982).

Neste estudo o número de machos e fêmeas presentes no coro, assim como a RSO e o número de machos não foram correlacionados. Isto indica que o sucesso reprodutivo dos machos não seria aumentado em coros maiores, diferentemente do observado em outras espécies (por exemplo, Bastos & Haddad, 1996).

Muitos estudos têm demonstrado (Green, 1990; Krupa, 1994; Lima, 2002; Rodrigues *et al.*, 2003; Wogel, 2001; Wogel, 2005) que a precipitação pluviométrica (chuva) e a temperatura são fatores extrínsecos atuantes no processo reprodutivo dos anfíbios tropicais (veja também Duellman & Trueb 1986; Marsh, 2000; Oseen & Wassersung, 2002). A estação chuvosa provê maior disponibilidade de recursos, tanto energéticos quanto sítios reprodutivos, para os indivíduos (Lang & Jaeger, 2000).

Na área de estudo mesmo durante fortes chuvas eram observados casais além de machos vocalizando. Em dezembro, mês em que ocorreram muitos dias de chuvas fortes, verificou-se o maior número de casais encontrados em uma única noite (N= 5). Nos meses de maior precipitação (novembro, dezembro e janeiro) pôde ser observado um maior número de machos, fêmeas e casais, enquanto que nos meses em que a precipitação foi menor com a poça ainda enchendo ou se esvaziando (setembro, outubro, março e abril) o número de indivíduos foi bastante reduzido. Porém, estas observações não foram corroboradas pelos testes estatísticos de modo que os números de machos, fêmeas e casais não foram correlacionados com a temperatura do ar, com a umidade relativa do ar nem com a precipitação.

Wogel (2001) sugeriu que machos e fêmeas de *Phyllomedusa rohdei* podem estar utilizando o padrão das chuvas como um fator extrínseco auxiliar

para a escolha do momento adequado de comparecer à poça e se reproduzir. Neckel-Oliveira *et al.*, (2006) encontraram uma forte relação entre os indivíduos de *P. tarsi* e a precipitação nos habitats perturbados mas não em floresta contínua indicando que, provavelmente, os indivíduos respondem mais diretamente aos padrões de chuva em ambientes de habitats mais abertos. Conforme Wells (1977a) a relação entre chuva e a atividade reprodutiva em espécies de reprodução explosiva é mais pronunciada. Para algumas espécies de reprodução prolongada que habitam ambientes mais úmidos uma associação positiva entre precipitação e a atividade de reprodução diária não é necessariamente esperada (Bervier, 1997). Muitos trabalhos observaram que o comparecimento dos anfíbios ao local de reprodução é, em geral, influenciado por fatores como umidade e/ou temperatura (Krupa, 1994; Guimarães, 2001). No presente estudo, porém, estas variáveis ambientais não atuaram como fatores determinantes no comparecimento dos indivíduos ao agregado reprodutivo. Outro fator que pode estar relacionado a esta não relação entre as variáveis ambientais e o número de indivíduos no coro é o fato do modo reprodutivo se caracterizar por desovas arborícolas, que são menos dependentes da água quando comparadas com outros modos reprodutivos.

Em anuros que formam coros reprodutivos, geralmente os machos mantêm certo grau de separação espacial conservando uma distância mínima entre si (Arak, 1983), o que pode incrementar o sucesso reprodutivo dos indivíduos. Alguns fatores podem influenciar o espaçamento entre os indivíduos: densidade (Dyson & Passmore, 1992); existência de disponibilidade de microhabitats utilizados como sítios de vocalização (Wogel, 2005) ou alterações na estrutura da

vegetação (Lima, 2002). Em ocasiões de alta densidade comumente observa-se uma redução na distância entre os indivíduos ativos (Dyson & Passmore, 1992).

Neste estudo, na maioria dos coros observados os machos apresentaram-se distribuídos de forma aleatória (randômica). Em coros distribuídos aleatoriamente as interações agressivas entre os indivíduos podem ser mais comuns devido ao fato de que machos podem estar muito próximos interagindo freqüentemente e intensamente (Arak, 1983). A distribuição agregada em algumas ocasiões pode ser explicada pela disposição agrupada de alguns dos sítios de vocalização na área onde a população de *P. azurea* se encontrava.

O tamanho populacional estimado para a população de *P. azurea* correspondeu a 157 indivíduos (com um intervalo de confiança de 15 a 583 indivíduos). Partindo-se do pressuposto que a população é aberta, na qual indivíduos entram e saem da mesma, o tamanho populacional calculado se torna condizente com a amostra (210 indivíduos marcados no total). Assim, provavelmente nem todos os indivíduos da população foram capturados.

Segundo Manly (1984) o método Jolly-Seber é um dos melhores métodos conhecidos para a análise de dados de captura-recaptura, podendo ser usado para estimar tamanho de populações, probabilidades de sobrevivência e número de nascimentos para amostras feitas em uma série de ocasiões a partir de uma população animal móvel sujeita à emigração e imigração. Alguns estudos de simulação, no entanto, têm mostrado que a fórmula proposta por Jolly-Seber não é segura para o cálculo direto dos intervalos de confiança para um parâmetro, de forma que o “parâmetro estimado $\pm 2(\text{variância estimada})^{1/2}$ ” será freqüentemente mais reduzido do que deveria ser, com o limite máximo declinando muito abruptamente do verdadeiro valor do parâmetro. A transformação proposta por

Manly (1984) propõe melhores resultados e é corroborada por estudos, através de simulações, que indicam que a expectativa é altamente confirmada na prática.

Os indivíduos de *P. azurea* começaram a vocalizar por volta de 1,5 horas após o ocaso e o horário de pico entre 5 e 6 horas após o ocaso. Alguns trabalhos demonstraram correlações positivas entre as primeiras vocalizações e o ocaso (Alcantara, 1999; Guimarães, 2001; Lima, 2002). Para *P. burmeisteri* o início da vocalização ocorreu por volta de 45 minutos após o ocaso e a atividade de pico por volta das 21h:45min. Neste trabalho a área onde a população de *P. azurea* se encontrava era ocupada também por outras espécies (veja item área de estudo) que por sua vez, além de serem em maior número no total, vocalizam a uma altura maior que os indivíduos de *P. azurea*. Assim estes indivíduos podem estar iniciando sua vocalização mais tardiamente para evitar a sobreposição de sons (interferências acústicas).

Machos de *P. azurea* utilizaram variados sítios de vocalização. A altura média dos mesmos foi de 34,93 cm (amplitude de 0 a 150 cm) e a distância média em relação à água de 49,51cm. Para *Phyllomedusa boliviana* os sítios de vocalização também foram variados e a altura média dos sítios de vocalização foi de 93,3 cm variando de 35 a 200 cm (Vaira, 2001). Em *P. burmeisteri* a altura média observada foi 83 cm (amplitude de 20 a 300 cm) e a distância média em relação à água de 58 cm (Abrunhosa & Wogel, 2004). Em *Phyllomedusa callidryas* os poleiros de vocalização são mais altos ainda (média= 137,9 cm e amplitude de 46 a 274 cm) e os machos tendem a vocalizar em poleiros altos antes que as chuvas comecem e de poleiros baixos depois que a poça enche (Pyburn, 1970). Matos *et. al.* (2000) verificaram em *P. hypochondrialis* que a altura média do sítio de vocalização foi de 140cm (variando de 40 a 350 cm). O

fato de em *P. azurea* a média de altura dos sítios de vocalização ser menor que para outras espécies congêneras pode estar relacionado não exclusivamente à diferença interespecífica, mas também devido ao fato da própria caracterização geral da poça cujo dossel não é formado por árvores de grande porte. Os sítios de oviposição também foram variados (gramíneas, árvores e arbustos; vide Figura 15) para a espécie.

As médias de CRC encontradas para machos (35,40mm) e fêmeas (41,05mm) estão dentro do tamanho médio descrito para a espécie (Caramaschi, 2006). Machos de *P. azurea* foram significativamente menores e mais leves que as fêmeas apresentando 86,2% do CRC e 68,8% de sua massa.

Shine (1979) verificou que as fêmeas em 89,6% dos anfíbios anuros são maiores que os machos coespecíficos. Como possíveis explicações para esta observação propõe-se que (1) a fecundidade da fêmea aumenta com o aumento do tamanho do corpo mais rapidamente do que atua no sucesso reprodutivo do macho e (2) os machos têm uma taxa de mortalidade maior do que as fêmeas, logo eles não vivem tempo suficiente para atingir tamanhos grandes. Alguns trabalhos apóiam a primeira hipótese (Crump, 1974; Robertson, 1990; Bastos & Haddad, 1996; Guimarães, 2001; Melchior *et al.*, 2004). Os dados deste trabalho não mostraram correlação positiva entre o tamanho e massa da fêmea e sua fecundidade (atribuindo-se fecundidade como número de ovos), desta forma a primeira explicação causal não pode ser corroborada. Do mesmo modo não se pode corroborar a segunda explicação porque a taxa de mortalidade de machos e fêmeas neste estudo não foi avaliada.

Outra hipótese que pode ser sugerida é a de que o tamanho e/ou a massa dos machos são importantes na escolha realizada pelas fêmeas. Berven (1981)

(*apud* Duellman & Trueb 1986) postulou quatro possíveis explicações para elucidar os padrões do comportamento de acasalamento dos anuros: (1) competição macho-macho, onde os machos estão competindo pelas fêmeas, e machos maiores são competitivamente superiores aos menores; (2) escolha da fêmea, onde fêmeas escolhem machos maiores (ou melhores); (3) escolha do macho e (4) “assortative-mating” onde as fêmeas escolhem os machos com base em caracteres como tamanho e/ou massa.

Em *P. azurea* não foi constatada diferença significativa entre massa e CRC de machos amplexados e não amplexados. Apesar disso, observou-se uma correlação significativa entre o CRC de fêmeas e machos amplexados o que nos leva a inferir que as fêmeas escolhiam seus machos por correspondência de tamanho (“size-assortative mating”). Nesse caso o macho amplexado corresponde a 88,77% do tamanho da fêmea. Isto indica que as fêmeas podem ter sido seletivas em relação à escolha do macho o que, possivelmente, influencia no sucesso reprodutivo dos machos (Arak, 1983).

Em *Uperoleia laevigata* verificou-se que as fêmeas escolhiam os machos com aproximadamente 70% de sua massa evitando os machos que dispunham de esperma insuficiente ou machos que poderiam aumentar o risco delas se afogarem (Robertson, 1990). Em *Hyla labialis*, quando a disponibilidade de machos era moderadamente alta, acasalamentos por correspondência de tamanho ocorriam significativamente (Lüddecke, 2001). Para *Dendropsophus elegans* também foi observada correspondência de tamanho entre macho e fêmea em que o CRC do macho correspondia a 81% do CRC da fêmea (Bastos & Haddad, 1996). Em *Phyllomedusa boliviana* não foi observada relação de correspondência por tamanho (Vaira, 2001) entre os indivíduos amplexados, o

mesmo ocorrendo para *Phyllomedusa rohdei* (Wogel, 2001). As fêmeas poderiam escolher os machos com tamanho similar ao seu, de forma que este não interferira nos seus movimentos durante a oviposição e seja eficiente no aumento do sucesso de fertilização dos ovos (Duellman & Trueb, 1986), já que a associação entre o tamanho corporal do casal em amplexo proporciona uma maior precisão na justaposição entre cloacas (Licht, 1976). Além disso, machos muito grandes podem não ser capazes de se manter justapostos durante toda a oviposição e machos muito pequenos podem não ter esperma suficiente (Robertson, 1990).

Em *P. azurea* as fêmeas poderiam ter escolhido machos com até 88,77% de seu tamanho para evitar um maior desgaste energético ao se deslocar com machos muito grandes, evitar machos que disponham de esperma insuficiente (Robertson, 1990), o que poderia favorecer um maior sucesso reprodutivo. Assim haveria uma pressão seletiva desfavorável para tamanhos maiores de machos pois isto ocasionaria uma diminuição do sucesso de fertilização dos gametas femininos. Dessa forma, a escolha realizada pela fêmea seria, relativamente, mais importante que a competição entre machos na modelagem do padrão de acasalamento (Lüddecke, 2001).

Machos de *P. azurea* que conseguiram amplexo permaneceram na poça por um maior número de noites que machos que não acasalaram. Como o tamanho e a massa entre macho amplexado e não amplexado não foi um fator diferente entre ambos os grupos, o número de noites no coro pode ter sido um fator relevante no sucesso reprodutivo dos mesmos como observado em outras espécies (Dyson *et al.*, 1992; Murph, 1994; Hobel, 2000; Wogel, 2005).

Um maior número de noites no coro possibilita ao macho oportunidade de encontrar fêmeas aumentando assim a probabilidade de acasalamento por uma simples adição de probabilidades de acasalamento a cada noite (Woodward, 1982; Friedl & Klump, 2005). A variação do comparecimento no coro pelos machos pode ser explicada pela variação na habilidade dos machos em encontrar demandas fisiológicas (por exemplo, alimento) para a atividade reprodutiva (Halliday & Tejedo, 1995) o que acaba refletindo sua condição de resistência e seu grau de qualidade (Friedl & Klump, 2005).

Em geral, observa-se a existência de correlação entre a atividade de vocalização e o gasto energético (Wells, 2001). Assim mudança da relação CRC/massa nos machos ao longo da estação reprodutiva pode ser explicada pelo fato de que a atividade de vocalização despende uma grande quantidade de energia ao longo de todo o período reprodutivo. Dessa forma a relação CRC/massa pode mudar de um indivíduo grande e pesado para um indivíduo grande e leve no fim da estação reprodutiva.

Durante a atividade reprodutiva os machos de *P. azurea* foram territoriais defendendo os sítios de vocalização através de interações acústicas e agressivas. Shine (1979) sugeriu que em espécies onde há combates entre machos há uma tendência de não haver dimorfismo sexual ou caso o dimorfismo ocorra os machos seriam maiores que as fêmeas. Em *P. azurea* esta hipótese não é corroborada já que há dimorfismo sexual, com fêmeas maiores e mais pesadas e os machos entram em confrontos físicos. Halliday & Tejedo (1995) indicam que a existência do dimorfismo sexual pode ser originada pela combinação entre a taxa de maturação sexual e a idade de maturação sexual.

Os machos de *P. azurea* encontravam-se nas mesmas áreas em noites consecutivas. A presença dos indivíduos nos mesmos locais na poça pode ser considerada como um comportamento territorial (Wells, 1977b) havendo a competição por recursos limitados como sítios de vocalização, oviposição e alimentação (Wells, 1977a). Quando recursos importantes são distribuídos uniformemente no espaço, há pouca oportunidade para monopolização dos mesmos, assim se os recursos são suficientemente estáveis através do tempo a territorialidade tipicamente ocorre (Emlen & Oring, 1977). A territorialidade ocorre, mais freqüentemente, em anuros cuja estação reprodutiva é prolongada, com as fêmeas chegando aos locais de reprodução em intervalos irregulares durante a estação (Wells, 1977a). Wells (1977a) sugeriu que o comportamento territorial se desenvolveu porque era ineficiente para os machos procurar ativamente pelas parceiras já que as mesmas chegavam assincronicamente ou de um modo não programado no agregado reprodutivo.

Segundo Wells (1977b) três estratégias podem ser utilizados pelos machos de anuros na obtenção de um território: (1) no início da atividade de vocalização o macho ocupa um sítio e o defende de outros indivíduos (intrusos); (2) expulsão do dono do território e ocupa o sítio por força; (3) ocupação de um sítio que já tenha sido abandonado (em geral, machos satélites). Em *P. azurea* foram observadas a primeira e segunda estratégias, enquanto que o terceiro não foi constatado já que para a espécie não foi observada a presença de estratégia satélite no coro.

Bagnara *et al.*, (1986) observaram um alto grau de territorialidade em *Pachymedusa danicolor*, com machos vocalizando, noite após noite, a partir do mesmo sítio. Matos *et al.*, (2000) também observaram que os machos de *P. hypochondrialis* retornavam para os mesmos territórios em noites consecutivas,

além de constatarem que interações vocais e lutas entre machos de territórios adjacentes eram comuns. Comportamento territorial agressivo seguido de combate físico também foi relatado para algumas espécies de Phyllomedusíneos: *P. hypochondrialis* (Matos *et. al*, 2000), *P. burmeisteri* (Abrunhosa & Wogel, 2004), *P. boliviana* (Vaira, 2001), *P. lemur* (Jungfer & Weygoldt, 1994), *P. rohdei* (Wogel, 2001). O comportamento territorial agressivo típico de *P. azurea* consistiu basicamente em mudança do canto de anúncio para territorial seguido de perseguição ao macho invasor, combate acústico e físico, e expulsão do macho invasor do território seguida da manutenção da vocalização de cantos de anúncio no fim do combate.

A oviposição seguiu o padrão das outras espécies do gênero nos quais ovos são depositados juntamente com cápsulas gelatinosas em uma única folha que vai sendo fechada durante a oviposição com a participação do macho e da fêmea (Pyburn & Glidewell, 1971; Vaira, 2001; Abrunhosa & Wogel, 2004; Wogel *et al.*, 2006). Este tipo de oviposição é mais complexo que o apresentado por outras espécies, como em *Pachymedusa callidryas* e *P. danicolor* (veja Pyburn, 1970), nas quais a desova é depositada em folhas abertas. Fechando-se a massa de ovos reduz-se sua superfície exposta proporcionando uma maior resistência ao ressecamento, as cápsulas gelatinosas depositadas nas superfícies inferior e superior das folhas são também uma proteção adicional e uma fonte extra de umidade (Agar, 1910 *apud* Pyburn, 1970).

O processo de oviposição, em si não é demorado (para três observações n= 48 min, 51 min e 80 min) quando comparado a outras espécies congêneras. Em *Pachymedusa danicolor*, por exemplo, a oviposição pode durar até seis horas

(Bagnara *et al.*, 1986) havendo pausas de um minuto entre uma contração e outra (este fato foi comum em *P. azurea* também).

Muitos estudos demonstram correlação positiva entre o tamanho da desova e o CRC da fêmea (Bastos & Haddad, 1996; Prado *et al.*, 2000; Rodrigues *et al.*, 2003; Pombal & Haddad, 2005). Crump (1974) encontrou correlação entre o volume do corpo das fêmeas e o volume das desovas por elas depositadas. O volume dos ovos da desova é considerado um parâmetro mais realista, já que são utilizados o número e o diâmetro dos ovos devendo, portanto, corresponder melhor ao investimento feito pela fêmea (Pombal & Haddad, 2005). Rodrigues *et al.*, (2007) verificaram para uma população de *P. azurea* que não houve correlação significativa entre o CRC da fêmea e o esforço reprodutivo (onde o esforço reprodutivo foi estimado como uma porcentagem da massa das gônadas em relação ao tamanho corporal). Neste estudo o número de ovos por desova não foi correlacionado com o tamanho do ovo, também não foram observadas correlações significativas entre o CRC e massa da fêmea e as seguintes variáveis: números de ovos por desova, volume da desova, e tamanho do ovo.

Gibbons e McCarthy (1986) verificaram que fêmeas maiores em *Rana temporaria* tenderam a produzir mais ovos ou com maior diâmetro que fêmeas menores o que pode ser vantajoso em termos de resistência ao ressecamento, redução da taxa de predação e aumento da sobrevivência em períodos de inverno. Para *P. azurea*, assim como para *P. rohdei* (Wogel, 2001) e *Hypsiboas albomarginatus* (Giason 2003) não foi observado este padrão. A fecundidade nem sempre é diretamente proporcional ao comprimento do corpo podendo, em alguns casos, estar mais relacionada a variáveis como o volume corporal e ao tipo de investimento reprodutivo utilizado pela espécie (Halliday & Tejedo, 1995). Outros

fatores, aqui não abordados, que não o tamanho e massa das fêmeas podem estar atuando na fecundidade de *P. azurea*.

Em síntese, a biologia reprodutiva da população estudada de *Phyllomedusa azurea* acompanha, em geral, o padrão reprodutivo característico de um hilídeo de reprodução prolongada do tipo “lek”. Fatores como a escolha realizada pela fêmea e a competição entre machos podem ser bastante atuantes desempenhando importante função tanto no processo reprodutivo da espécie quanto no processo global da seleção sexual.

5. Conclusões

- 1- A população estudada de *Phyllomedusa azurea* apresentou padrão reprodutivo prolongado. O período reprodutivo estendeu-se ao longo da estação chuvosa, abrangendo os meses de outubro a março.
- 2- O sistema reprodutivo característico para a espécie foi o do tipo *lek*, no qual os machos formaram agregados para atrair as fêmeas e defendiam territórios que não foram utilizados para a reprodução, além disso, nem machos nem fêmeas apresentavam cuidado parental.
- 3- As variáveis ambientais não influenciaram diretamente na estrutura do coro da população estudada.
- 4- O número de machos não foi diferente ao longo das quatro fases da lua assim como o número de fêmeas. Já o número de casais foi diferenciado ao longo das quatro fases da lua. Fatores como uma maior exposição a predadores podem ter influenciado neste padrão.
- 5- O tamanho e a massa dos indivíduos da população foram semelhantes aos descritos para a espécie. Foi observado dimorfismo sexual em que machos foram menores e mais leves que as fêmeas.
- 6- Machos em amplexo não foram maiores nem mais pesados que os machos solitários, mas permaneceram um maior número de noites no agregado reprodutivo.
- 7- Os machos chegaram primeiro ao agregado reprodutivo do que as fêmeas.

- 8- Os acasalamentos não foram aleatórios sendo que as fêmeas escolheram os machos por classe de tamanho. O que torna o papel da seleção intersexual importante nesta espécie.
- 9- O número de machos encontrados nos agregados reprodutivos durante a estação reprodutiva foi sempre maior que o número de fêmeas, o que determinou uma razão sexual operacional inclinada para machos. A RSO não foi significativamente correlacionada com o número de machos e o número de fêmeas não foi correlacionado com o número de machos presentes na poça.
- 10- A massa dos machos variou ao longo da estação reprodutiva sendo os machos do início mais pesados que os machos do final da estação.
- 11- As três principais estratégias para conseguir acasalamento por machos foram macho-cantor, macho-deslocador e procura ativa por fêmeas, além disso, os machos apresentaram comportamento territorial ao longo da estação reprodutiva.
- 12- A análise da distribuição espacial da população estudada mostrou que os indivíduos se distribuíram de forma aleatória ao longo da poça estudada. Já as desovas apresentaram distribuição agregada.
- 13- O tamanho e a massa da fêmea não foram correlacionados com número de ovos por desova, volume da desova ou tamanho do ovo.

Resumo

No presente estudo foram estudados os aspectos da ecologia reprodutiva de *Phyllomedusa azurea* (Cope, 1862) no Sítio Santa Terezinha, município de Cocalzinho de Goiás (S15°, 47', 40" e W48°, 46', 33", altitude de 1152 m), estado de Goiás. A atividade reprodutiva compreendeu o período chuvoso entre os meses de outubro/06 e março/07, em que a espécie foi caracterizada como de reprodução prolongada do tipo leque. O número de machos e de fêmeas não se mostrou associado com variáveis ambientais. A distribuição dos machos ao longo dos sítios de vocalização, na maioria dos dias examinados, foi aleatória. O total de machos encontrados nos agregados reprodutivos durante a estação reprodutiva foi sempre maior que o número de fêmeas, o que determinou baixos valores para a RSO. Ao longo das quatro fases da lua número de machos e fêmeas não se apresentaram diferentes, já o número de casais foi diferenciado. Machos foram significativamente menores e mais leves que as fêmeas. Machos em amplexo não foram maiores nem mais pesados que os machos solitários. O número de noites presentes no agregado reprodutivo foi maior para os machos que conseguiram o amplexo do que para machos solitários. A relação entre CRC dos machos e fêmeas encontrados em amplexo foi significativa, evidenciando o padrão de escolha por "size-assortative mating". Os machos apresentaram comportamento territorial ao longo da estação reprodutiva. As duas principais estratégias para conseguir acasalamento foram macho-cantor e procura ativa. Não foram observadas correlações entre o CRC e massa da fêmea e as variáveis número de ovos por desova, volume da desova e tamanho do ovo.

Abstract

In the present study they were studied the aspects of the reproductive ecology of *Phyllomedusa azurea* (Cope, 1862) in the Sítio Santa Terezinha, municipal district of Cocalzinho de Goiás (S15°, 47', 40" and W48°,46', 33", altitude of 1152 m), state of Goiás. The reproductive activity understood the rainy period between the months of october/06 and march/07, in that the specie was characterized as of prolonged reproduction of the kind "lek". The number of males and of females it was not shown associated with environmental variables. The distribution of the males along the vocalization sites, in most examined days, it was random. The total of males found in the reproductive attachés during the reproductive station was always larger than the number of females, what determined low values for operational sex ratio. Along the four phases of the moon number of males and females didn't come different, already the number of couples was differentiated. Males were significantly smaller and lighter than the females. Males in amplexus were not larger nor heavier than the lonely males. The number of nights presents in the reproductive attaché went larger for the males than they got the amplexus than for lonely males. The relationship between snout-vent length of the males and females found in amplexus was significant, evidencing the choice pattern for size-assortative mating. The males presented territorial behavior along the reproductive station. The two main strategies to get mating were male-singer and search active. Correlations were not observed between SVL and mass of the female and the variables number of eggs by spawning, volume of the spawning and size of the egg.

5. Referências

- ABRUNHOSA, P.A. & WOGEL, H. 2004. Breeding behavior of the leaf-frog *Phyllomedusa burmeisteri* (Anura: Hylidae). *Amphibia-Reptilia*. 25: 125-135.
- ALCANTARA, M. B. 1999. Ecologia reprodutiva de *Scinax centralis* (Anura: Hylidae) em uma região do Brasil Central. Dissertação (Mestrado em Biologia, Ecologia). UFG.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior*. 15: 227-267.
- ARAK, A. 1983. Vocal interactions, call matching and territoriality in a Sri Lankan treefrog, *Philauts leucorhinus* (Rhacophoridae). *Anim. Behav.* 13: 292-302.
- BAGNARA, J. T.; IELA, L.; MORRISETT, F.; RASTOGI, R. K. 1986. Reproduction in the mexican leaf frog (*Pachymedusa dacnicolor*). *Occas. l pap. of Mus. Of Nat. Hist. Univ. of Kansas*. 121:1-31.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. 1996. Breeding activity of the Neotropical Treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). *J. Herpetol.* 30(3): 355-360.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C.F.B. 2002. Acoustic and aggressive interactions in *Scinax rizibilis* (Anura, Hylidae) during the reproductive activity in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 23: 97-104.
- BELLIS, E. D. 1962. The influence of humidity on woodfrog activity. *Am. Midl. Nat.* 68: 139-148.
- BERVIER, C. R. 1997. Breeding activity and chorus tenure of two Neotropical hylid frogs. *Herpetologica*. 53: 297-311.
- CARAMASCHI, U. 2006. Redefinição do grupo de *Phyllomedusa hypochondrialis*, com redescritção de *P. megacephala* (Miranda-ribeiro, 1926), revalidação de *p. azurea* cope, 1862 e descrição de uma nova espécie (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*. 64(9): 159-179.
- CARDOSO, A. J. 1981. Organização espacial e temporal na reprodução e vida larvária em uma comunidade de hílídeos no sudeste do Brasil (Amphibia, Anura). Campinas: UNICAMP. 106f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.
- CLARK, P. J. & EVANS, F. C. 1954. Distance to the nearest neighbor as a measure of spacial relationships in populations. *Ecology* 35 (4): 445 – 453.

- CRUMP, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Misc. Pub. Mus. of Nat. Hist., Univ. of Kansas*, 61:1-68.
- DUELLMAN, W.E.; TRUEB, L. 1986. *Biology of Amphibians*. New York: McGraw-Hill. p. 1-670.
- DYSON, M. L. & PASSMORE, N. I. 1992. Effect of intermale spacing on female frequency preferences in the painted reed frog. *Copeia*. (4): 1111-1114.
- DYSON, M. L.; PASSMORE, N. I.; BISHOP, P. J.; HENZI, S. P. 1992. Male behavior and correlates of mating success in a natural population of African painted reed frogs (*Hyperolius marmoratus*). *Herpetologica*. 48 (2): 236-246.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*. 197: 215-223.
- FRIELD, T. W. P. & KLUMP, G. M. 2005. Sexual selection in the lek-breeding European treefrog: body size, chorus attendance, random mating and good genes. *Animal Behaviour*. 1-14.
- GIASSON, L.O.M. 2003. Comportamento social e reprodutivo de *Hyla albomarginata* spix, 1824 (Anura: Hylidae) na Mata Atlântica. Dissertação apresentada Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita filho", Campus de Rio Claro. 2003.
- GIBBONS, M. M. & MCCARTHY, T. K. 1986. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age. *J. Zool. Lond.* 209, 579–593.
- GREEN, A. J. 1990. Determinants of chorus participation and the effects of size, weight and competition on advertisement calling in the tungara frog, *Physalaemus pustulosus* (Leptodactylidae). *Animal Behaviour* **39**, 620-638
- GUIMARÃES, L.D. 2001. Ecologia reprodutiva de *Hyla raniceps* (Anura: Hylidae) na região de Pontalina, Sul do estado de Goiás. Dissertação (Mestrado em biologia, Ecologia). Instituto de Ciências Biológicas. Universidade Federal de Goiás. 78pp.
- HADDAD, C.F.B. 1991. Satellite behavior in the Neotropical treefrog *Hyla minuta*. *Journal of Herpetology*, 25(2):226-229.
- HALLIDAY, T. & TEJEDO, M. 1995. Intrasexual selection and alternative ,atong behaviour. Pp 419-468. *In: Amphibian biology*. Heatwole, H. & Sullivan, B. K. (eds.). v. 2. Social Behaviour. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton.

- HENZI, S. P.; DYSON, M. L., PIPER, S. E.; PASSMORE, N. E. & BISHOP, P. 1995. Chorus attendance by male and female painted reed frogs (*Hyperolius marmoratus*): environmental factors and selection pressures. *Functional Ecology* **9**, 485-491.
- HÖBEL, G. 2000. Reproductive ecology of *Hyla rosenbergi* in Costa Rica. *Herpetologica*. 56 (4): 446-454.
- JUNGFER, K. H. & WEYGOLDT, P. 1994. The reproductive biology of the leaf frog *Phyllomedusa lemur* Boulenger, 1882, and a comparison with other members of the Phyllomedusinae (Anura: Hylidae). *Revue fr. Aquariol.* 21: (1-2): 57-64.
- KREBS, C. J. 1999. Ecological methodology. 2nd Edition. Addison-Welsey Educational Publishers, Inc., Menlo Park, CA. 620pp.
- KRUPA, J. J. 1994. Breeding biology of the great plains toad in Oklahoma. *Journal of Herpetology*. 28(2): 217-224.
- LANG, C. & JAEGER, R. G. 2000. Defense of territories by male-female pairs in *Plethodon cinereus*. *Copeia*. (1): 169-177.
- LICHT, L. E. 1976. Sexual selection in toads (*Bufo americanus*). *Can. J. Zool.* 54: 1277-1284.
- LIMA, L. P. 2002. Biologia reprodutiva, vocalizações e comportamento agressivo em *Scinax* aff. *Nebulosus* (Amphibia, Anura, Hylidae). Mestrado em Biologia. Universidade Federal de Goiás. 103pp.
- LÜDDECKE, H. 2001. Variation in mating pattern in a population of the Andean frog *Hyla labialis*. *Amphibia-Reptilia*. 22: 199-207.
- MANLY, B. F. J. 1984. Obtaining confidence limits on parameters of the Jolly-Seber model for capture-recapture data. *Biometrics*. 40: 749-758.
- MARSH, D. M. 2000. Variable responses to rainfall by breeding tungara frogs. *Copeia* (4): 1104-1108.
- MARTIN, P. & BATESON, P. 1986. *Measuring behaviour. An introductory guide*. Cambridge, Cambridge Univ. Press., 199 p.
- MARTINS, M.; POMBAL Jr, J. P.; HADDAD, C. F. B. 1998. Escalated aggressive behavior and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. *Amphibia-Reptilia*. 19: 65-73.

- MARTOF, B. S. 1953. Territoriality in the green frog, *Rana clamitans*. *Ecology* **34**, 165-174.
- MATOS, R. H. R.; ANDRADE, G. V. & HASS, A., 2000. Reproductive biology and territoriality of *Phyllomedusa hypochondrialis* in Northeastern Brazil. *Herpetological Review*. 31(2): 84-86.
- MELCHIORS, J.; DI-BERNARDO, M.; PONTES, G. M. F.; OLIVEIRA, R. B.; SOLÉ, M.; KWET, A. 2004. Reprodução de *Pseudis minuta* (Anura, Hylidae) no sul do Brasil. *Phyllomedusa*. 3 (1): 61-68.
- MURPHY, C. G. 1994. Chorus tenure of male barking treefrogs, *Hyla gratiosa*. *Animal Behaviour* **48**, 763-777.
- NECKEL-OLIVEIRA, S.; GASCON, C. 2006. Abundance, body size and movement patterns of a tropical treefrog in continuous and fragmented forests in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation*. 128: 308-315.
- OSEEN, K. L. & WASSERSUG, R. J. 2002. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia*. 133: 616-625.
- POMBAL, Jr. J. P. & HADDAD, C. F. B. 2005. Estratégias e modos reprodutivos de anuros em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. *Papéis avulsos de Zoologia*. 45 (15): 201-203.
- PRADO, C. P. A., UETANABARO, M. & LOPES, F. S. 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *J. Herpetol* **34** (1): 135-139.
- PYBURN, W.F. & GLIDEWELL, J. R. 1971. Nests and breeding behavior of *Phyllomedusa hypochondrialis* in Colombia. *J. Herpetol.* 5 (1-2): 49-52.
- PYBURN, W.F. 1970. Breeding behavior of the Leaf-frogs *Phyllomedusa callidryas* and *Phyllomedusa danicolor* in Mexico. *Copeia*, 2: 209-218.
- ROBERTSON, J. G. M. 1990. Female choice increases fertilization success in the Australian frog, *Uperoleia laevis*. *Anim. Behav.* 39: 639-645.
- RODRIGUES, D. J.; LOPES, F. S. UETANABARO, M. 2003. Padrão reprodutivo de *Elachistocleis bicolor* (Anura, Microhylidae) na Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Iheringia, Ser. Zool.* 93 (4): 365-371.
- RODRIGUES, D. J.; UETANABARO, M.; LOPES, F. S. 2007. Breeding biology of *Phyllomedusa azurea* Cope, 1862 and *P. sauvagii* Boulenger, 1882 (Anura) from the Cerrado, Central Brazil. *Journal of Natural History*. 41(29-32): 1841-1851.

- RYAN, M. J.; TUTTLE, M. D.; TAFT, L. K. 1981. The costs and benefits of frog chorusing behaviour. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 8: 273-278.
- SHINE, R. 1979. Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 1979: 297-306.
- TUTTLE, M. D.; RYAN, M. J. 1982. The role of synchronized calling, ambient light and ambient noise, in ant-bat-predator behaviour of a treefrog. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11: 125-131.
- VAIRA, M. 2001. Breeding biology of the leaf frog, *Phyllomedusa boliviana* (Anura, Hylidae). *Amphibia-Reptilia*. 22: 421-429.
- WELLS, K. D. 1977b. Territoriality and male mating success in the green frog (*Rana clamitans*). *Ecology* **58**, 750-762.
- WELLS, K. D. 2001. The energetic of calling in frogs. In: Ryan, M. J. (ed.). *Anuran Communication*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- WELLS, K.D. 1977a. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25: 666-693.
- WILSON, E. O. 1975. *Sociobiology*. The Abridged Edition, Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.
- WOGEL, H. 2001. Comportamento reprodutivo de *Phyllomedusa rohdei* Mertens, 1926 (Amphibia, Anura, Hylidae), na Região de Saquarema, Estado do Rio de Janeiro, Sudeste do Brasil. Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional. 65f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas), Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional.
- WOGEL, H. 2005. Comportamento social de *Dendropsophus bipunctatus* (Amphibia, Anura, Hylidae): organização do coro, seleção sexual e vocalização. Tese UFRJ/ MN/ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia).
- WOGEL, H.; ABRUNHOSA, P. A.; POMBAL JR., J. P. 2006. Chorus organization of the leaf-frog *Phyllomedusa rohdei* (Anura: Hylidae). *Herpetological Journal*. 16: 21-27.
- WOODWARD, B. 1982. Male persistence and mating success in Woodhouse's toad (*Bufo woodhousei*). *Ecology*. 63 (2): 583-585.

Capítulo 2

**Comunicação acústica em *Phyllomedusa azurea* (Cope, 1862)
(Amphibia, Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva**

1. Introdução

Os animais possuem uma extraordinária habilidade de reconhecer e discernir seus coespecíficos (Colgan, 1983), onde indivíduos receptores podem utilizar os sinais emitidos por outros indivíduos neste reconhecimento (Beer, 1970; Beecher, 1982, 1989, 1991). A produção de som pelos animais é primariamente um dos métodos de comunicação utilizados para anunciar a presença de um indivíduo aos outros da mesma espécie (Duellman & Trueb, 1986).

A presença ou ausência de certas características, as propriedades do sinal emitido ou a maior ou menor variabilidade resultam na distinção entre esses sinais (Beecher, 1982, 1989; Falls, 1982). A análise desses sinais provê uma base para acessar os repertórios dos indivíduos e espécies e para descrever a variação na estrutura do sinal referente à variação na estrutura do sinalizador (Ryan, 2001).

Em anfíbios anuros podem ser reconhecidas diferentes formas de comunicação ou transmissão de sinais, sendo a acústica a mais notável, o que caracteriza este grupo como de animais eminentemente acústicos (Haddad, 1995). Provavelmente, a emissão de sinais sonoros nos anuros pode ter surgido no início da história evolutiva do grupo, sendo de ocorrência quase geral (Salthe & Mecham, 1973). Como os anfíbios anuros, em geral, efetuam o acasalamento no período noturno, a comunicação através de sinais acústicos (vocalizações) acaba tornando-se necessária no processo reprodutivo desses animais (Wells, 1977b).

A vocalização mais comum entre os anfíbios é o canto de anúncio (“advertisement call” *sensu* Wells, 1977a), que é emitido por machos e tem como função primordial atrair fêmeas coespecíficas que estejam prontas para acasalamento (Rand, 1985; Wells, 1988; Passmore, 1991; Gerhardt, 1994; Given,

1999). Secundariamente, o canto de anúncio serve para informar a ocupação territorial, ou mediar interações agressivas entre os machos (Haddad, 1995).

A variedade de pressões seletivas que influencia a vocalização dos anuros e a regra crucial de que os cantos são mecanismos para reconhecimento das espécies não são apenas uma consequência filogenética, mas também resultado da seleção relacionada à transmissão de ondas sonoras no ambiente físico (De La Riva *et al.*, 1995).

Segundo Wells (1977a), a vocalização de anuros em grandes coros tem, no mínimo, três problemas: 1) interferência coespecífica, em que o indivíduo vocalizante deve reduzir a interferência acústica de outro macho para maximizar a distinção de sua própria vocalização; 2) atratividade para as fêmeas, em que ele deve tentar produzir sua vocalização de modo que seja mais atrativa para fêmea do que a de seu macho rival, ou competidor, e 3) produção de um sinal que, simultaneamente, atraia fêmeas e envie uma mensagem agonística para os outros machos. Desse modo, o fato de que um indivíduo possa reconhecer (ou perceber) a aptidão do outro indivíduo coespecífico serve como uma maneira de diminuir ou evitar interferências nos seus sinais de comunicação (revisões em Temeles, 1994; Ydenberb *et al.*, 1988).

A seleção de parceiros pelas fêmeas pode ser baseada tanto nos recursos oferecidos pelos machos (alimentos ou sítios de oviposição) quanto nas qualidades fenotípicas ou genéticas dos machos (Emlen & Oring, 1977) sendo que elas podem ser avaliadas através dos sinais acústicos. Se há um componente genético herdável, então as fêmeas poderão estar acasalando-se com machos melhor adaptados ao ambiente (Ryan, 1983).

Funções preferenciais são usadas para descrever como as fêmeas respondem as variações nos “sinais de acasalamento”, isto pode ser feito através da construção de modelos de evolução da preferência do sinal, para saber quais gradientes são utilizados e desta forma projetar experimentos de escolha das fêmeas (Kirkpatrick *et al.*, 2006). Em anuros, estudos de preferências das fêmeas baseadas nas propriedades acústicas têm sido conduzidos através do uso de duas metodologias: (a) experimentos de *playbacks* que podem revelar se há preferência das fêmeas para valores específicos de diferentes propriedades do canto ou (b) estudos baseados na escolha da fêmea levando em consideração a existência de correlações entre o sucesso reprodutivo dos machos e as propriedades dos cantos emitidos em ambiente natural (Fiedl, 2006).

Muitos estudos demonstraram a influência dos fatores ambientais e sociais sobre as variáveis acústicas (Wells, 1988; Wagner, 1992; Wilczynski & Ryan, 1999; Guimarães, 2001) e também que os machos em algumas espécies alteram as propriedades espectrais de seus cantos durante interações sociais já que, muitas destas propriedades não são estereotipadas (Rose & Brenowitz, 1997; Bastos & Haddad, 2002).

Os fatores ambientais podem afetar a atividade de vocalização ou os parâmetros do canto de duas maneiras: diretamente, através de efeitos na fisiologia dos indivíduos, ou indiretamente, atuando como pistas da conformidade de um turno ou noite particular na atividade reprodutiva (Ritke *et al.*, 1992). Muitos animais podem usar pistas ambientais ou sócio-acústicas para determinar o melhor período para alcançar o sucesso reprodutivo. Em algumas espécies, os machos requerem respostas a partir dos vizinhos coespecíficos para manter o

comportamento de vocalização, e a presença da estimulação sócio-acústica pode ser essencial para a reprodução (Roithmair, 1992).

Verifica-se que em muitas espécies de anuros há uma correlação significativa entre a intensidade de canto, frequência dominante, duração do canto e o tamanho dos machos vocalizantes (Bastos *et al.*, 2003). Dessa forma, o estudo das vocalizações em anuros é de grande importância nos trabalhos relativos à biologia reprodutiva e comunidades (Cardoso, 1986).

No presente capítulo foram examinados aspectos da comunicação acústica em *Phyllomedusa azurea* (Cope, 1862). O objetivo geral foi caracterizar as vocalizações dos machos de *P. azurea* de uma população no município de Cocalzinho de Goiás, estado de Goiás, em uma poça temporária.

Os objetivos específicos visaram responder as seguintes questões: (a) quais os tipos de vocalizações emitidas pelos machos de *P. azurea*? (b) quais os padrões dos parâmetros acústicos dessas vocalizações? (c) quais parâmetros acústicos variam significativamente inter e intraindividualmente? (d) existe associação entre os parâmetros acústicos analisados e as características bióticas (como a massa e o comprimento-rostro-cloacal, CRC) dos machos cantores? (e) existe associação entre os parâmetros acústicos analisados e a temperatura do ar ou o número de horas após o ocaso? (f) qual a variação apresentada no comportamento de vocalização dos indivíduos mediante a apresentação de *playbacks*?

2. Materiais e métodos

As observações naturalísticas foram realizadas em uma poça temporária, localizada no Sítio Santa Terezinha, no município de Cocalzinho de Goiás, estado de Goiás (S15°,47', 40" e W48°,46', 33" a uma altitude de 1152 metros) entre os meses de fevereiro de 2006 e abril de 2007 (total de 172 horas e 52 dias de observação).

As atividades de observação foram iniciadas após o ocaso e finalizadas entre 24:00 e 03:00h conforme a diminuição da atividade dos indivíduos ou da atenção da observadora (as alterações estabelecidas pelo horário de verão não foram consideradas). As observações foram realizadas utilizando-se lanterna de luz branca ou vermelha (neste caso para diminuir o estresse dos animais). Para a realização das observações comportamentais foram utilizados os métodos de "animal focal", de "todas as ocorrências" (Altmann, 1974; Martin & Bateson, 1986). Alguns indivíduos foram manipulados experimentalmente e colocados em territórios de outros machos para se observar o comportamento do macho residente e do macho intruso.

Os machos vocalizantes gravados, a 50cm de distância, foram coletados para medir seu comprimento-rostro-cloacal (CRC) (com um paquímetro digital de precisão 0,05mm) e a massa com balança digital (precisão de 0,1g). Registrou-se a temperatura do e o horário da gravação. O material testemunho está depositado na Coleção Zoológica da UFG (ZUFG) e todas as gravações estão na coleção de arquivos sonoros do Laboratório de Comportamento Animal da UFG. Os dados de temperatura do ar foram mensurados no próprio local de estudo com um auxílio de termômetro digital de precisão 0,1°C.

As vocalizações foram registradas com microfone Sennheiser ME66 acoplado a gravador DAT TASCAM DAP1 ou gravador MARANTZ com microfone direcional Sennheiser ME66. Posteriormente, elas foram editadas com frequência de entrada de 22 kHz e resolução de 16 bits em um computador PC Pentium. A análise bioacústica das vocalizações foi realizada através dos programas Avisoft-SASlab Light e Cool Edit 2000. Os sonogramas, espectros de potência e oscilogramas foram confeccionados em computador PC Pentium, utilizando-se o programa Sound Ruler. A intensidade sonora emitida pelos indivíduos foi mensurada através de um decibímetro Minipa.

As variáveis acústicas mensuradas foram: duração do canto, duração da nota, intervalo entre cantos, intervalos entre notas, número de notas por canto, número de pulsos por canto, número de pulsos por nota, duração do pulso, intervalo entre pulsos e período do pulso. A frequência dominante foi a variável espectral mensurada. A taxa de repetição (número de cantos/ minuto) também foi calculada para cada indivíduo. Para maioria dos indivíduos gravados foram analisados cinco cantos anúncio e três territoriais (já que são menos comuns). Os termos utilizados referentes ao estudo de bioacústica estão de acordo com Wells, (1977a), Duellman & Trueb (1986), Haddad (1995) e Gerhardt (1998).

Foram calculados a média e desvio padrão gerais de todos os parâmetros acústicos dos indivíduos da amostra a partir de cada média obtida para cada macho. A variabilidade entre as características dos cantos de anúncio foi determinada pelos coeficientes de variação intra e inter-individual. O cálculo dos coeficientes de variação intra-individuais (C_w) foi realizado a partir das médias e desvios padrões calculados dos cantos produzidos em uma única sessão de gravação de cada macho. Os coeficientes inter-individuais (C_b) foram calculados

a partir da média e desvio padrão gerais. A razão entre os coeficientes intra e inter-individuais (C_b/C_w) foi calculada como uma medida de variabilidade relativa entre os machos (Robisson *et al.*, 1993). Para o coeficiente de variação intraindividual (C_w) foram consideradas como estáticas as propriedades com valores percentuais menores que 4%, como dinâmicas com valores percentuais maiores que 12% e como intermediárias com valores entre 4 e 12%. Já para o coeficiente de variação interindividual (C_b) foram consideradas como estáticas as propriedades com valores percentuais menores que 5%, como dinâmicas com valores percentuais maiores que 15% e como intermediárias com valores entre 5 e 15%. O coeficiente de variação é uma medida apropriada para comparar a variabilidade dos atributos comportamentais que diferem dos valores da média, proporcionando assim, uma distribuição regular dos dados analisados (revisões em Schleidt, 1974).

Um experimento foi realizado com cinco indivíduos para verificar as respostas dos mesmos ao longo da emissão do *playback*. A gravação utilizada para a confecção da sequência de cantos do *playback* foi de um macho gravado na área de estudo na estação anterior com massa de 2,6g e CRC de 34,16mm.

As sequências de cantos foram confeccionadas no programa Avisoft-SASlab Light. Cinco taxas de repetição de cantos de anúncio foram oferecidas aos machos testados: a primeira de 6 cantos, a segunda de 8 cantos, a terceira de 10 cantos, a quarta de 16 cantos e a quinta de 30 cantos/min. O intervalo entre cada sequência foi de 30s. Antes do início do experimento cada indivíduo foi gravado por, no mínimo, 2 minutos. Os *playbacks* foram emitidos a 50cm de distância do indivíduo testado e com intensidade de 65dB (valor médio de intensidade calculado a partir de machos gravados na estação anterior, $n= 15$).

A análise de variância (ANOVA) foi feita para determinar se as características acústicas variaram significativamente entre os machos. Para a análise da associação entre os parâmetros acústicos e os fatores bióticos e abióticos foram utilizados os testes estatísticos de correlação de Pearson. Foi criada uma nova variável denominada de tamanho (tamanho= CRC x massa) para retirar o efeito da multicolineariedade das variáveis CRC e massa que acabam influenciando de maneira semelhante na análise dos dados. O teste t de Student foi utilizado para verificar as diferenças entre médias dos parâmetros acústicos dos diferentes tipos de cantos analisados, para confirmar a real diferença entre os mesmos.

Quatro indivíduos foram gravados mais de uma vez ao longo da noite. Primeiramente foi feita uma análise (ANOVA) das médias gerais dos parâmetros acústicos desses indivíduos para verificar se esses parâmetros variaram ao longo da noite. Posteriormente foi feita outra ANOVA para cada macho separadamente para verificar a variação individual dos parâmetros acústicos do canto de anúncio ao longo da noite. Ambas as análises de variância foram seguidas de um teste *a posteriori*, o teste de Tukey.

Para a análise estatística dos *playbacks* realizou-se uma ANOVA, na qual foi testado se os parâmetros acústicos variaram ao longo do experimento.

Todos os testes estatísticos foram realizados segundo Zar (1996) e o nível de significância considerado foi de $p < 0,05$.

3. Resultados

A atividade de vocalização dos indivíduos de *P. azurea* ocorreu entre os meses de outubro/06 e março/07. No período em que a poça permaneceu seca (entre abril e setembro) não foi encontrado nenhum indivíduo (em atividade de vocalização ou não). Os indivíduos de *P. azurea* começaram a vocalizar por volta de 1,5 horas após o anoitecer. O pico da atividade de vocalização encontra-se entre 5 e 6 horas após o anoitecer (n= 20 noites). Alguns indivíduos (n= 4) foram acompanhados até que a atividade de vocalização terminasse o que ocorreu até doze horas após o anoitecer.

Os sítios de vocalização utilizados pelos machos foram galhos, folhas e ramos da vegetação arbórea, folhas da vegetação arbustiva e folhas verdes e secas de gramíneas. Alguns indivíduos (n= 19) foram observados vocalizando bastante encobertos no interior das moitas de *Brachiaria* sp., enquanto que outros estavam expostos (n= 20), sendo encontrados em atividade de vocalização até mesmo no chão (n= 6). A altura média do sítio de vocalização foi de $34,93 \pm 27,15\text{cm}$ (amplitude= 0 a 150 cm; n= 76) e a distância média em relação à água variou entre 0 e 180cm ($\bar{x} = 49,51 \pm 38,5\text{cm}$; n=55).

Os machos de *P. azurea* defenderam seus territórios através de interações acústicas e físicas. Em casos em que indivíduos intrusos eram colocados em territórios de machos residentes era possível observar as interações acústicas e/ou físicas entre os machos. Os territórios foram defendidos ao longo da noite e, em alguns casos (n= 5), foram também mantidos em diferentes noites.

O repertório vocal consistiu de cinco tipos de vocalizações emitidas pelos machos de *P. azurea*: o canto de anúncio (“advertisement call”, por Wells, 1977a),

o canto territorial (“territorial call”, por Duellman & Trueb, 1986), o canto de libertação (“release call” por Wells, 1977a), o canto de briga (“enconter call”, por Wells, 1977a) e o canto misto.

O canto de anúncio foi o mais freqüente durante as observações naturalísticas, sendo emitido independentemente da presença de fêmeas. Este canto também foi emitido pelos machos enquanto se encontravam amplexados com a fêmea. O canto territorial foi emitido durante interações acústicas e/ou agonísticas com outros machos, quando os intrusos invadiam o território de um macho residente ou mesmo em manipulações experimentais.

O canto de libertação foi observado somente durante manipulação para captura e marcação dos indivíduos, não sendo observado em situações naturais. O canto de briga foi ouvido durante as observações de interações físicas entre os indivíduos, sendo este diferente do canto territorial. O canto misto foi ouvido poucas vezes ($n=4$) mas destaca-se o fato de ter sido emitido durante a presença de um grande número de indivíduos na poça e principalmente durante interações acústicas entre indivíduos nas quais tanto cantos de anúncio quanto cantos territoriais já haviam sido emitidos.

O canto de anúncio (Figura 1) é formado por única nota multipulsionada (canto simples, nota A) ou por duas ou mais notas multipulsionadas (canto composto, notas A e B, com repetições da nota B) (Figura 2). A vocalização contendo somente a nota A é a mais comum, e a nota B é ouvida geralmente em coros com grande aglomeração de indivíduos. O canto de anúncio simples era também o canto emitido pelos machos enquanto se encontravam em amplexo.

O canto de anúncio apresenta duração média de $0,06 \pm 0,01s$, número médio $1,19 \pm 0,01$ notas (amplitude de 1 a 4) e freqüência dominante média de

2226,90 \pm 48,67Hz. A duração média de cada nota foi de 0,045 \pm 0,012s. O intervalo médio entre cantos foi 56,01 \pm 11,13s, o intervalo médio entre notas de 14,20 \pm 10,85s e o intervalo médio entre pulsos de 0,004 \pm 0,001s. O período médio do pulso foi de 0,015 \pm 0,015s. A taxa de repetição média foi de 4,72 \pm 5,60 cantos por minuto (Tabela 1). A média de intensidade sonora do canto de anúncio foi de 66,83 \pm 3,50dB.

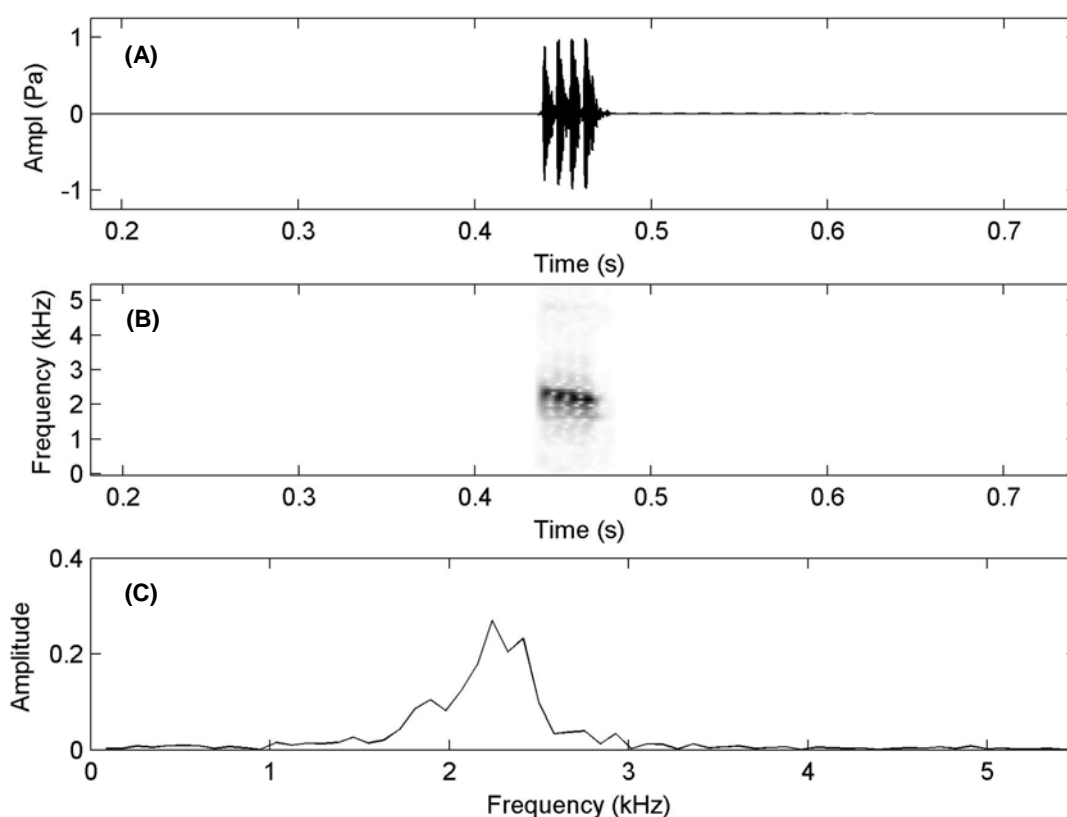


Figura 1. (A) Oscilograma, (B) sonograma e (C) espectro de potência do canto de anúncio simples, com uma nota (nota A) formada por quatro pulsos, de *Phyllomedusa azurea*. Temperatura do ar= 19,1°C. Umidade relativa= 93%.

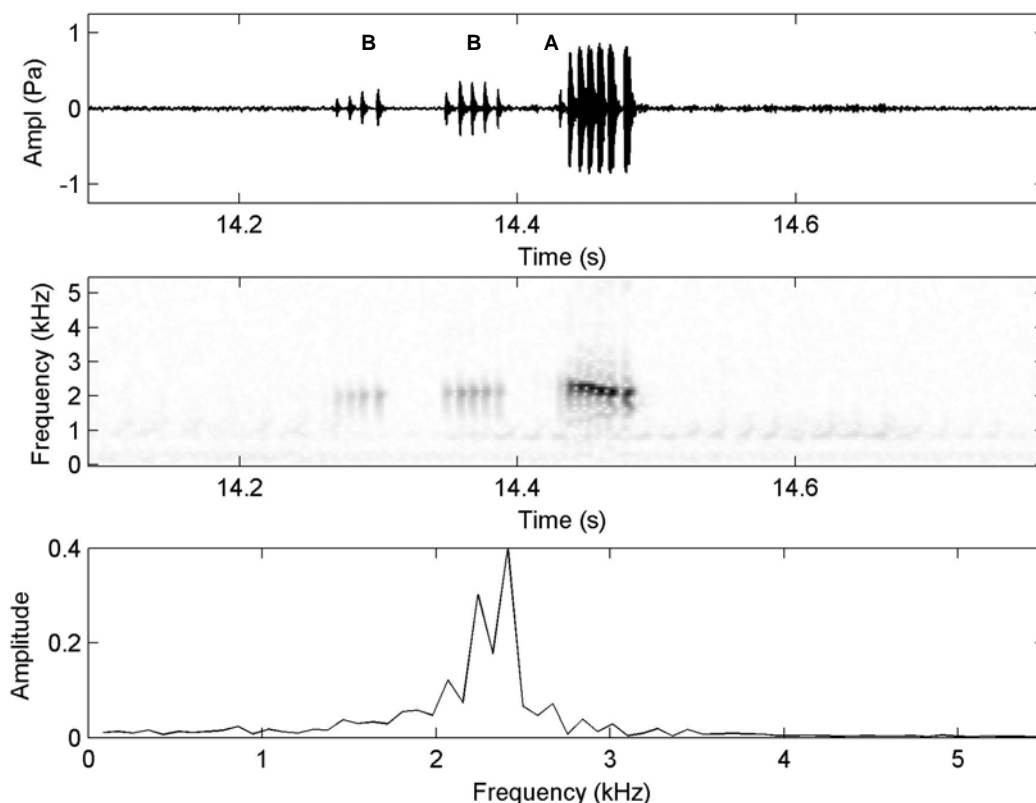


Figura 2. (A) Oscilograma, (B) sonograma e (C) espectro de potência do canto de anúncio composto, com três notas (duas notas B seguidas de uma nota A), de *Phyllomedusa azurea*. Temperatura do ar= 23 °C. Umidade relativa= 79%.

Tabela 1. Valores médios, desvio padrão e amplitude (mín-máx) dos parâmetros acústicos do canto de anúncio composto de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. N=305 cantos, 64 machos.

Variáveis acústicas	Média ± desvio padrão	Mín - Máx
duração do canto (s)	0,060 ± 0,013	0,026 - 0,165
duração da nota (s)	0,045 ± 0,012	0,026 - 0,12
intervalo entre cantos (s)	56,015 ± 11,13	1,19 - 57,47
nº de pulsos por canto	5,135 ± 0,611	3 - 19
nº de pulsos por nota	5,938 ± 0,615	3 - 12
nº de notas por canto	1,199 ± 0,008	2 - 4
duração do pulso (s)	0,006 ± 0,001	0,001 - 0,008
intervalo entre pulsos (s)	0,004 ± 0,001	0,001 - 0,024
intervalo entre notas (s)	14,20 ± 10,85	0,004 - 49,29
período do pulso (s)	0,015 ± 0,015	0,002 - 0,038
frequência dominante (Hz)	2226,907 ± 48,679	1908 - 2479,7
intensidade (dB)	66,83 ± 3,50	60,2 - 79,2

Analizadas separadamente as notas A e B (Tabelas 2 e 3; Figuras 2 e 3) do canto de anúncio diferiram entre si pelos seguintes parâmetros: número de pulsos por nota ($t= 2,51$; $p= 0,01$; $gl= 65$); duração média do pulso ($t= 2,48$; $p= 0,01$; $gl= 65$); intervalo médio entre pulsos ($t= -4,53$; $p< 0,0001$; $gl= 65$); e frequência dominante ($t= 4,51$; $p< 0,0001$; $gl= 65$).

Apenas a frequência dominante do canto de anúncio foi correlacionada significativamente com a variável tamanho (massa x CRC) dos machos cantores ($r= -0,54$; $p= 0,002$; $n=29$) (Tabela 4).

Tabela 2. Valores médios, desvio padrão e amplitude (mín-máx) dos parâmetros acústicos da nota A do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. N=260 notas, 54 machos.

Variáveis acústicas	Média \pm desvio padrão	Mín - Máx
duração da nota (s)	0,042 \pm 0,010	0,026 - 0,121
nº de pulsos por nota	4,752 \pm 0,453	3 - 9
duração do pulso (s)	0,005 \pm 0,001	0,002 - 0,008
intervalo entre pulsos (s)	0,004 \pm 0,001	0,001 - 0,009
período do pulso (s)	0,016 \pm 0,018	0,006 - 0,028
frequência dominante (Hz)	2244,451 \pm 51,029	2014,6 - 2435,5

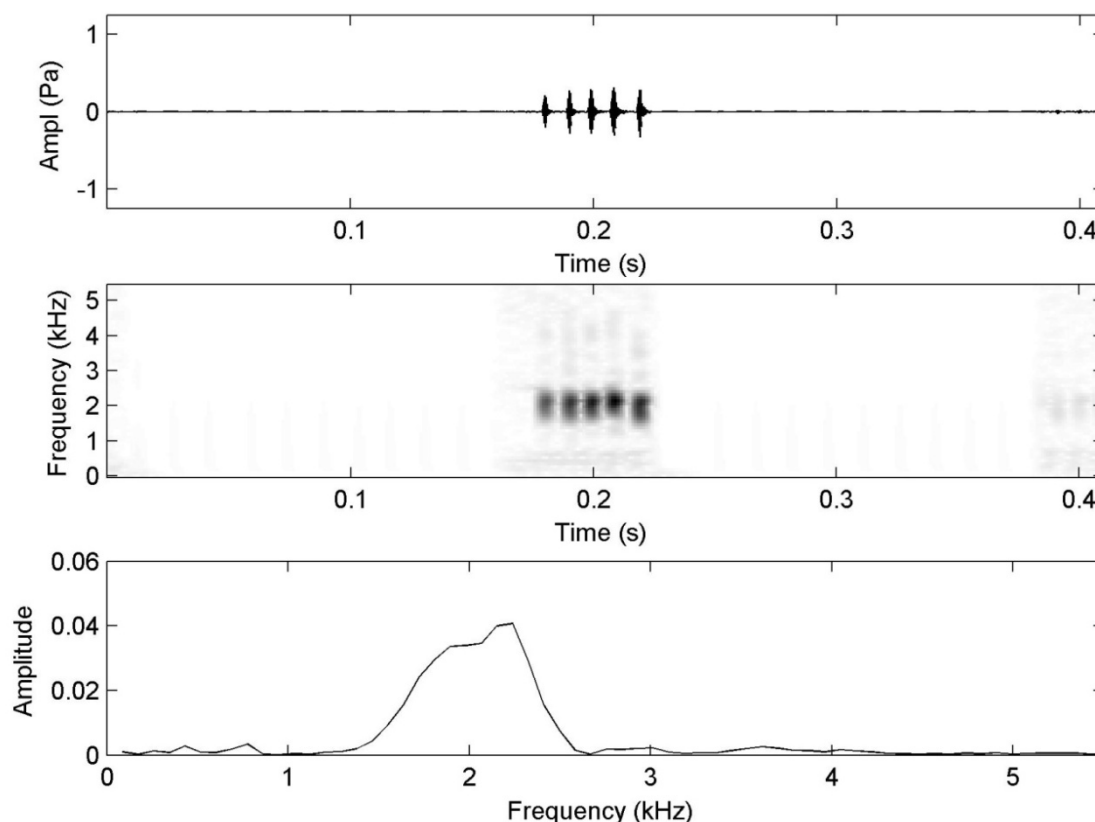


Figura 3. Nota B, com cinco pulsos, do canto de anúncio composto de *Phyllomedusa azurea*. (A) Oscilograma, (B) sonograma e (C) espectro de potência. Temperatura do ar= 23 °C. Umidade relativa= 79%.

Tabela 3. Valores médios, desvio padrão e amplitude (mín-máx) dos parâmetros acústicos da nota B do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. N=130 notas, 19 machos.

Variáveis acústicas	Média \pm desvio padrão	Mín - Máx
duração da nota (s)	0,035 \pm 0,007	0,024 - 0,056
nº de pulsos por nota	3,979 \pm 0,459	3 - 6
duração do pulso (s)	0,005 \pm 0	0,003 - 0,007
intervalo entre pulsos (s)	0,005 \pm 0,001	1,19 - 2565,40
período do pulso (s)	0,009 \pm 0,001	0,006 - 0,012
frequência dominante (Hz)	2025,416 \pm 74,576	1613,35 - 2418,46

Tabela 4. Valores de r e p da análise de correlação entre os parâmetros acústicos do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* e a variável tamanho dos indivíduos. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. O valor significativo está em negrito. N= 29 indivíduos.

Variáveis acústicas	r	p
duração do canto	0,13	0,48
duração da nota	0,15	0,41
intervalo entre cantos	-0,05	0,77
nº de pulsos por nota	0,25	0,18
nº de pulsos por canto	0,18	0,33
nº de notas por canto	0,04	0,80
duração do pulso	-0,13	0,49
intervalo entre pulsos	-0,01	0,92
intervalo entre notas	-0,05	0,77
período do pulso	-0,01	0,93
freqüência dominante	-0,54	0,002
taxa de repetição	0,15	0,41

O canto territorial foi bem menos comum e apresentou estrutura diferente do canto de anúncio, sendo facilmente identificado quando escutado. Os cantos de anúncio e territorial diferem entre si nos seguintes parâmetros acústicos: duração do canto ($t = -21,91$; $p = 0$; $gl = 86$), duração da nota ($t = -7,78$; $p = 0$; $gl = 86$), número de pulsos por nota ($t = -12,06$; $p = 0$; $gl = 86$), número de pulsos por canto ($t = -25,49$; $p = 0$; $gl = 86$), intervalo entre pulsos ($t = -6,19$; $p = 0$; $gl = 86$) e freqüência dominante ($t = 5,96$; $p = 0$; $gl = 86$). Esse canto assemelha-se ao canto de anúncio apenas pelo fato de: (a) na maioria das vezes ser formado por apenas uma nota (nota C), (b) em situações de maior agregação de indivíduos ou interações acústicas, ser formado por duas ou mais notas (notas B e C, com

repetições da nota B) e, além disso, também apresenta estrutura multipulsionada (Figuras 4 e 5).

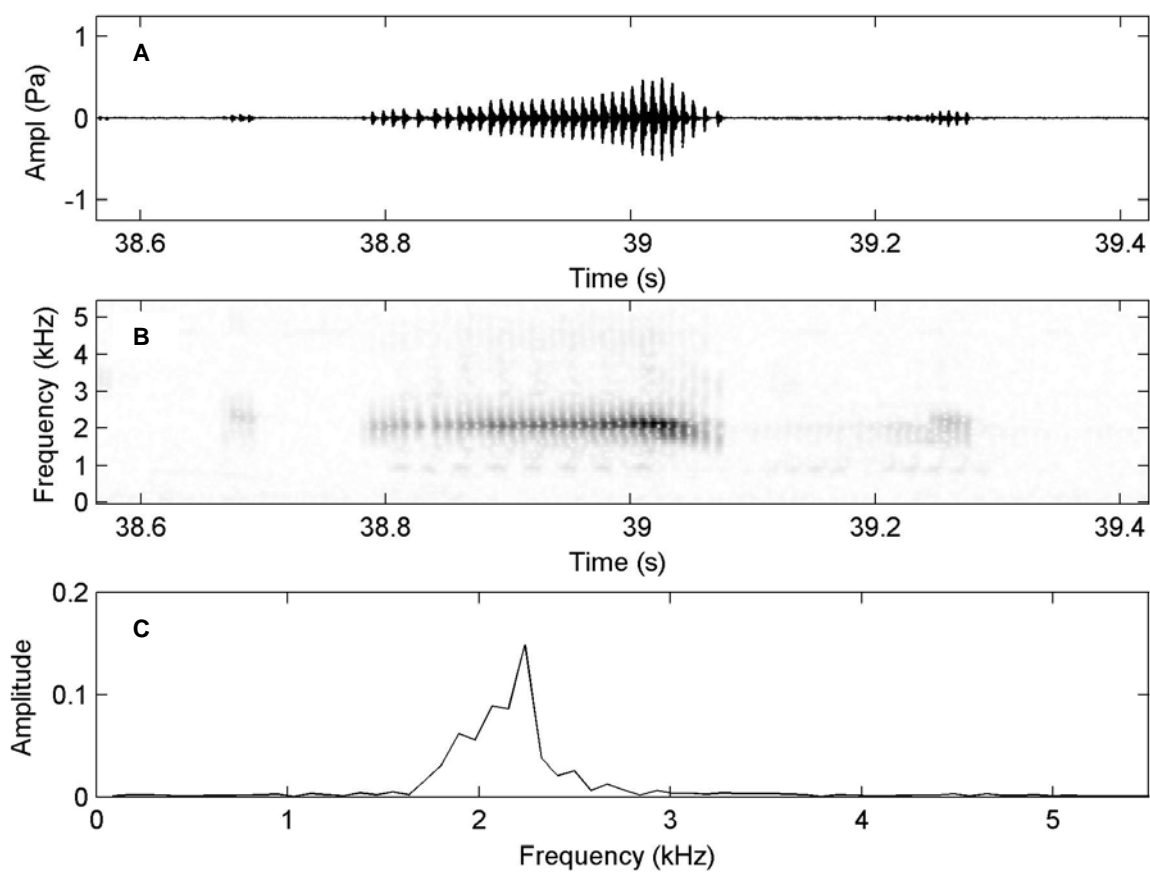


Figura 4. Canto territorial simples (apenas nota C) de *Phyllomedusa azurea*. (A) Oscilograma, (B) sonograma, (C) espectro de potência. Temperatura do ar= 18,6 °C. Umidade relativa= 92%.

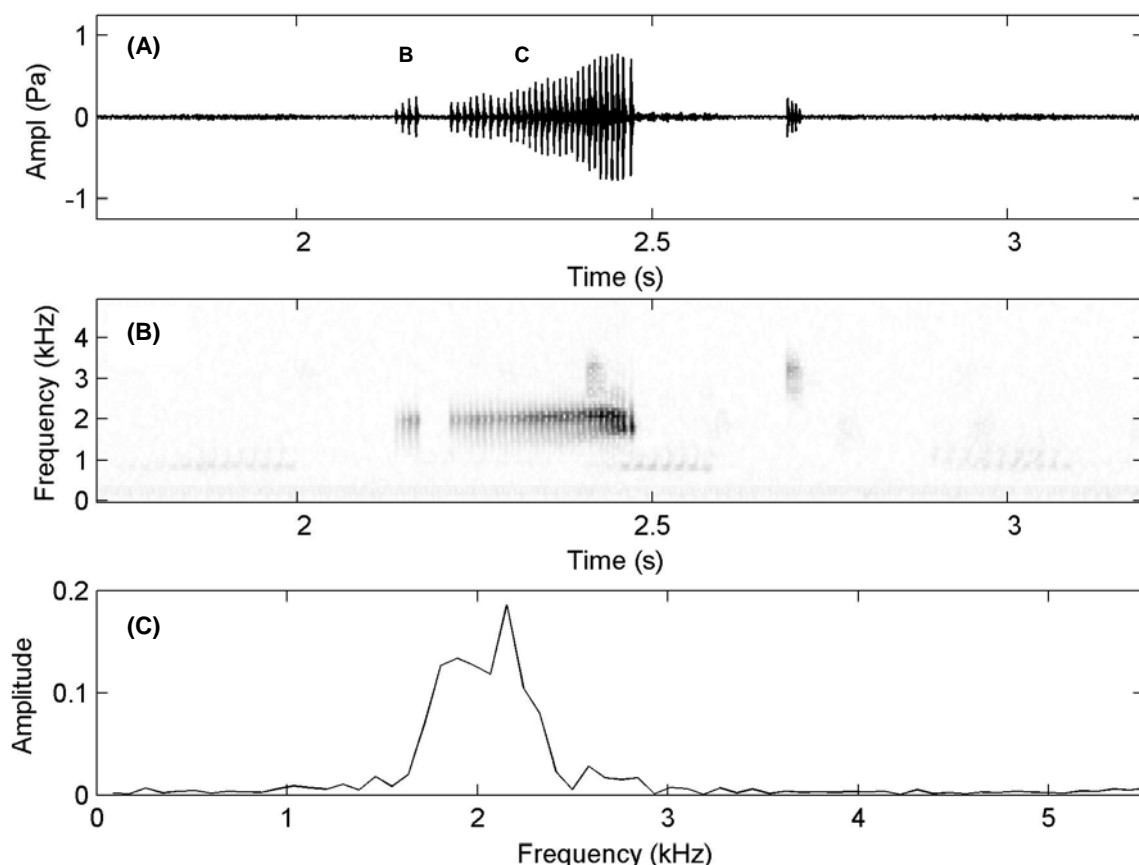


Figura 5. Canto territorial composto (nota B seguida da nota C) de *Phyllomedusa azurea*. (A) Oscilograma, (B) sonograma, (C) espectro de potência. Temperatura do ar= 18 °C. Umidade relativa= 86%.

A duração média do canto territorial foi de $0,34 \pm 0,04$ s e o número de notas variou de 1 a 4 ($\bar{x} = 1,3$; DP= 0,04). A duração média da nota foi de $0,30 \pm 0,1$ s e o intervalo médio entre notas de $16,58 \pm 9,64$ s, enquanto que o intervalo médio entre cantos foi igual a $18,78 \pm 11,24$ s. O número médio de pulsos por canto apresentou-se igual a $36,73 \pm 5,23$ e o número médio de pulsos por nota $28,53 \pm 4,06$. A duração média de cada pulso foi de $0,003 \pm 0,0004$ s e o intervalo médio entre pulsos $0,005 \pm 0,0009$ s. O período médio do pulso foi de $0,008 \pm 0,0007$ s. A frequência dominante média foi igual a $2055,10 \pm 55,60$ Hz. A taxa de repetição média foi de $1,54 \pm 1,81$ cantos por minuto. (Tabela 5). A intensidade sonora média do canto foi de $64,8 \pm 5,96$ dB.

Quando avaliadas separadamente as notas B (sendo esta nota B a mesma emitida no canto de anúncio composto, veja tabela 6) e C do canto territorial mostraram-se diferentes em relação à duração da nota ($t= 3,29$; $p<0,001$; $gl= 24$) e ao número de pulsos por nota ($t= 14,61$; $p= 0$; $gl= 24$). Os valores da frequência dominante não foram diferentes entre as notas (Tabela 7). A nota C do canto territorial (veja figura 4) apresenta estrutura multipulsionada com duração média de $0,35 \pm 0,04s$, número de pulsos por nota igual a $39,47 \pm 5,75$ e frequência dominante média de $2043, 71 \pm 38,26Hz$ (Tabela 8). A taxa de repetição média foi de $1,54 \pm 1,81$ cantos por minuto. Nenhum parâmetro acústico do canto territorial apresentou-se correlacionado com o tamanho (massa x CRC) dos indivíduos (Tabela 9).

Tabela 5. Valores médios, desvio padrão e amplitude (mín-máx) dos parâmetros acústicos do canto territorial composto de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. N= 78 cantos, 26 machos.

Variáveis acústicas	Média \pm desvio padrão	Mín - Máx
duração do canto (s)	$0,346 \pm 0,041$	0,24 - 1,48
duração da nota (s)	$0,308 \pm 0,1$	0,34 - 0,48
intervalo entre cantos (s)	$18,782 \pm 11,242$	1,02 - 150,63
nº de pulsos por canto	$36,736 \pm 5,230$	4 - 53
nº de pulsos por nota	$28,538 \pm 4,062$	4 - 53
nº de notas por canto	$1,305 \pm 0,048$	2 - 4
duração do pulso (s)	$0,0039 \pm 0,0004$	0,003 - 0,007
intervalo entre pulsos (s)	$0,005 \pm 0,0009$	0,003 - 0,008
intervalo entre notas (s)	$16,580 \pm 9,647$	0,04 - 44,63
período do pulso (s)	$0,008 \pm 0,0007$	0,006 - 0,012
frequência dominante (Hz)	$2055,103 \pm 55,602$	1608,03 - 2255

Tabela 6. Teste t entre as variáveis acústicas das notas B do canto de anúncio e do canto territorial de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. gl= 19.

Variáveis acústicas	t	p
duração da nota	0,79	0,43
nº de pulsos por nota	-0,30	0,76
Duração do pulso	-0,54	0,59
Intervalo entre pulsos	-0,28	0,78
período do pulso	-1,43	0,16
frequência dominante	-1,33	0,19

Tabela 7. Teste t entre a nota B e a nota C do canto territorial de *Phyllomedusa azurea*. Valores de t e p são apresentados. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. Os valores significativos são apresentados em negrito. gl= 24.

Variáveis acústicas	t	p
duração da nota	3,29	0,0006
nº de pulsos por nota	14,61	0
Duração do pulso	-1,83	0,07
Intervalo entre pulsos	0,47	0,63
período do pulso	0,77	0,44
frequência dominante	1,76	0,09

Tabela 8. Valores médios, desvio padrão e amplitude (mín-máx) dos parâmetros acústicos da nota C do canto territorial de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. N=57 notas, 26 machos.

Variáveis acústicas	Média ± desvio padrão	Mín - Máx
duração da nota (s)	0,425 ± 0,134	0,27 - 0,48
nº de pulsos por nota	39,47 ± 5,75	0,31 - 48,36
duração do pulso (s)	0,0037 ± 0,0004	14 – 54
intervalo entre pulsos (s)	0,005 ± 0,001	0,002 - 0,009
período do pulso (s)	0,008 ± 0,0005	0,001 - 0,018
frequência dominante (Hz)	2043,71 ± 38,26	1624 -2722

Tabela 9. Valores de r e p da análise de correlação entre os parâmetros acústicos do canto territorial de *Phyllomedusa azurea* e o tamanho (massa x CRC) dos indivíduos. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. N=5 indivíduos.

Variáveis acústicas	r	p
duração do canto	0,64	0,24
duração da nota	-0,59	0,28
intervalo entre cantos	-0,31	0,60
nº de pulsos por nota	-0,06	0,91
nº de pulsos por canto	0,30	0,61
nº de notas por canto	0,47	0,41
duração do pulso	0,63	0,24
intervalo entre pulsos	-0,10	0,86
intervalo entre notas	-0,48	0,40
período do pulso	-0,81	0,09
freqüência dominante	0,28	0,63
taxa de repetição	0,03	0,96

Além do canto de anúncio e canto do territorial outros cantos foram observados com menos freqüência no repertório acústico de *P. azurea*. O canto de libertação (ou soltura) foi gravado durante manipulação de três indivíduos. Nas observações em campo, apesar de ouvido, não se pôde verificar em qual contexto social ele ocorreu. Esta vocalização é acompanhada da contração da região abdominal dos indivíduos e o saco vocal se infla muito pouco durante a mesma. Uma única fêmea também emitiu esta vocalização quando manipulada, esta não foi gravada e ao ouvido parece bem mais baixa que a emitida pelo macho. A duração média do canto de libertação foi de $0,04 \pm 0,01s$, o número de notas por

canto variou entre 4 e 12 pulsos e a frequência dominante média foi igual a $1765,18 \pm 294,38\text{Hz}$ (Figura 6; Tabela 10).

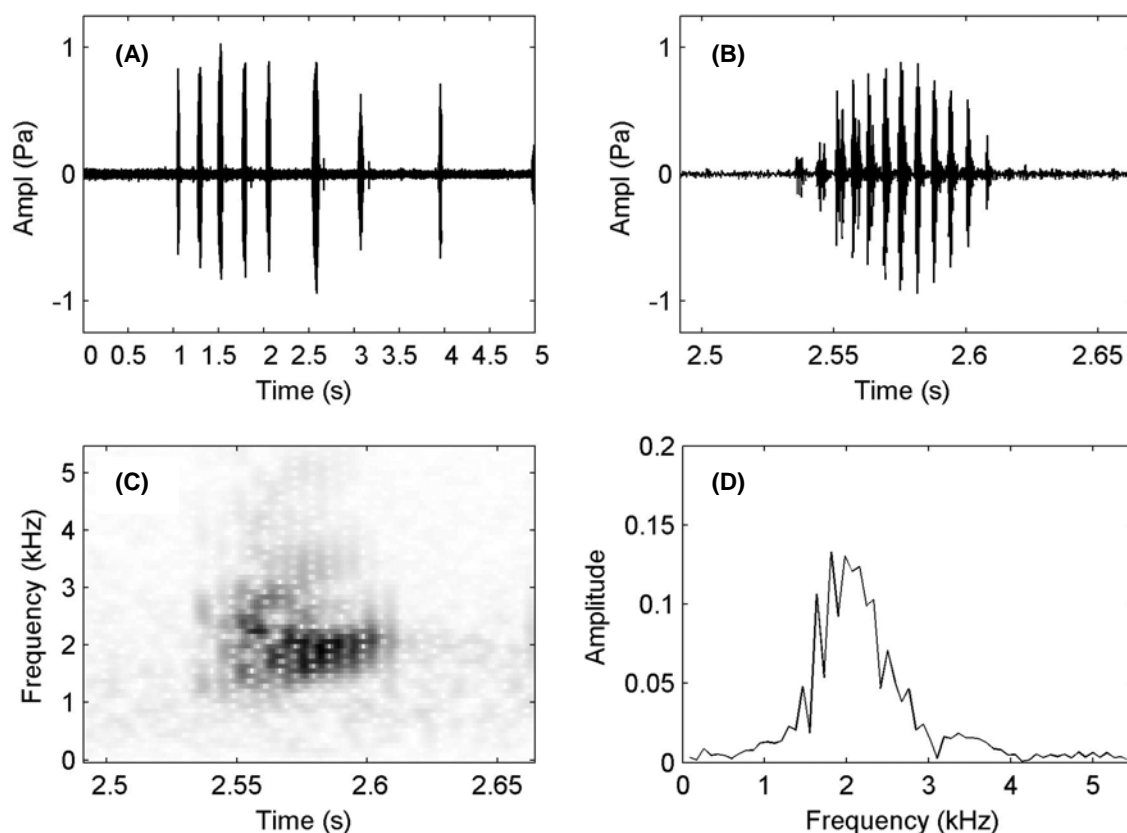


Figura 6. Canto de libertação de *Phyllomedusa azurea*. A: oscilograma com vários cantos de libertação; B: oscilograma com apenas um canto multipulsionado; C: sonograma de um único canto; D: espectro de potência do mesmo canto. Canto gravado em ambiente não natural.

Tabela 10. Valores médios, desvio padrão e amplitude (mín-máx) dos parâmetros acústicos do canto de libertação de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. N=15 cantos.

Variáveis acústicas	Média	Desvio padrão	Mín- Máx
duração do canto (s)	0,04	0,01	0,026 - 0,075
intervalo entre cantos (s)	0,20	0,09	0,149 - 0,465
nº de pulsos por canto	6,8	2,07	4 - 12
duração do pulso (s)	0,003	0,0003	0,002 - 0,007
intervalo entre pulsos (s)	0,002	0,0007	0,001 - 0,004
período do pulso (s)	0,006	0,0002	0,004 - 0,008
frequência dominante (Hz)	1765,18	294,38	1435,5 - 2264,8

Durante os combates físicos além da emissão dos cantos de anúncio e territorial também foi ouvido outro canto que foi denominado de canto de briga (Figura 7). Este canto era bem mais raro e difícil de ser ouvido por ser bastante baixo. Ele foi gravado apenas uma vez durante a observação de uma briga entre dois indivíduos. Caracterizou-se por uma estrutura multipulsionada com duração média de $0,83 \pm 0,11s$, número médio de pulsos igual a $87,4 \pm 8,47$ e frequência dominante de $2197,96 \pm 69,88Hz$ (Tabela 11).

Outro tipo de canto ouvido mais de uma vez, porém bem mais raro e gravado apenas uma vez foi o canto misto (Figura 8). Este canto é formado por sete notas ($n= 1$ canto) e sua duração total foi de 1,58s. A primeira nota deste canto ao ouvido assemelha-se a nota B do canto de anúncio e/ou territorial e a segunda nota à nota C do canto territorial. As outras cinco notas são semelhantes entre si e não apresentam estrutura multipulsionada. Estas notas foram ouvidas sendo emitidas em durante alguns dias ($n= 6$) em campo, porém em raras ocasiões. A nota B possui duração de 0,036s, número de pulsos igual a 3 e frequência dominante de 2042, 4Hz. A nota C possui duração de 0,189s, número de pulsos igual a 19 e frequência dominante de 2124,8Hz. As cinco notas subseqüentes possuem duração média de $0,09 \pm 0,13s$, um único pulso e frequência dominante média igual a $2064,82 \pm 275,58Hz$.

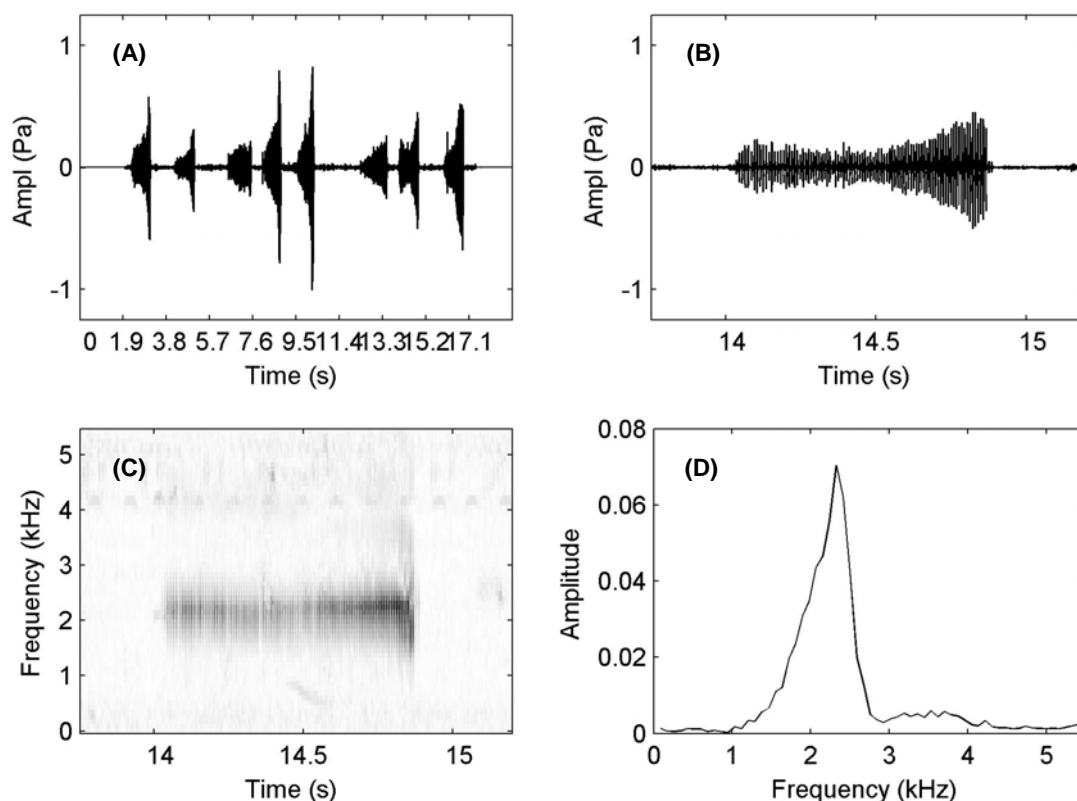


Figura 7. Canto de briga de *Phyllomedusa azurea*. (A) oscilograma com vários cantos de briga, (B) oscilograma com apenas um canto (C) sonograma de um canto e (D) espectro de potência do mesmo canto. Temperatura do ar= 18,8 °C. Umidade relativa= 92%.

Tabela 11. Valores médios, desvio padrão e amplitude (mín-máx) dos parâmetros acústicos do canto de briga de *Phyllomedusa azurea*. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás. GO. N= 5 cantos.

Variáveis acústicas	Média	Desvio padrão	Mín- Máx
duração do canto (s)	0,83	0,11	0,673 - 1,008
intervalo entre cantos (s)	1,16	0,48	0,645 - 1,97
nº de pulsos por canto	87,4	8,47	74 - 93
duração do pulso (s)	0,002	0,0002	0,002 - 0,004
intervalo entre pulsos (s)	0,006	0,0006	0,005 - 0,009
período do pulso (s)	0,009	0,0003	0,008 - 0,011
frequência dominante (Hz)	2197,96	69,88	2101,1 - 2274,2

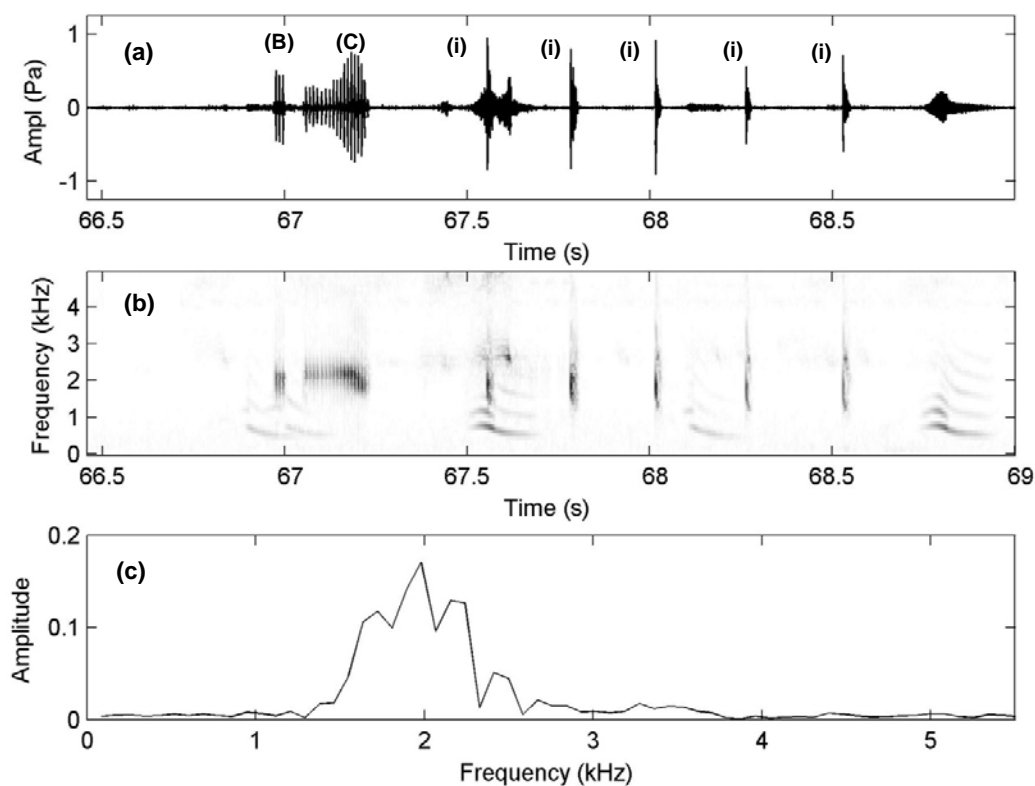


Figura 8. Canto misto emitido por *Phyllomedusa azurea*. (a) Oscilograma, (b) sonograma, (c) espectro de potência. As duas primeiras notas assemelham-se às notas B do canto de anúncio e/ou territorial e à nota C do canto de anúncio respectivamente. As cinco notas que se seguem (i) são semelhantes entre si. Temperatura do ar= 22,7 °C. Umidade relativa= 73%.

Apesar de o número de indivíduos no coro não ter sido influenciado pelas variáveis abióticas (veja capítulo 1) alguns parâmetros acústicos mostraram-se relacionados à elas. A duração do canto ($r = -0,28$; $p = 0,02$; $n = 60$) e o período do pulso ($r = -0,26$; $p = 0,03$; $n = 60$) foram negativamente correlacionados com a temperatura do ar. Nenhum parâmetro acústico mostrou-se associado significativamente com o número de horas após o ocaso ($n = 57$) (Tabela 12).

Tabela 12. Valores de r e p para a análise de correlação entre os parâmetros acústicos do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* e as variáveis temperatura do ar e horas após o ocaso. Sítio Santa Terezinha, Cocalzinho de Goiás, GO. Os valores significativos estão em negrito.

Variáveis acústicas	Temperatura		Horas após o ocaso	
	r	p	r	p
duração do canto	-0,28	0,02	0,10	0,44
duração da nota	-0,24	0,05	0,13	0,33
intervalo entre cantos	-0,22	0,08	0,08	0,54
nº de pulsos por nota	-0,17	0,18	-0,02	0,87
nº de pulsos por canto	-0,25	0,05	0,02	0,86
nº de notas por canto	-0,16	0,19	0,03	0,79
duração do pulso	0,01	0,93	0,17	0,20
intervalo entre pulsos	-0,12	0,35	0,07	0,55
intervalo entre notas	-0,04	0,72	-0,24	0,07
período do pulso	-0,26	0,03	0,13	0,33
frequência dominante	-0,003	0,97	-0,25	0,06
taxa de repetição	0,05	0,69	-0,20	0,12

Segundo a categorização proposta por Gehardt (1991) a frequência dominante e o número de notas por canto foram os únicos parâmetros acústicos considerados como propriedades estáticas do canto de anúncio. Os parâmetros duração do pulso, número de pulsos por nota e número de pulsos por canto foram classificados como propriedades intermediárias. A duração do canto, duração da nota, intervalo entre cantos, intervalo entre pulsos, intervalo entre notas e período do pulso foram classificados como propriedades dinâmicas (veja Tabela 13). Para todos os parâmetros acústicos analisados a razão Cb/Cw é maior que 1, o que demonstra que a variação dos parâmetros acústicos do canto de anúncio é sempre maior entre machos.

Tabela 13. Coeficientes de variação intra (Cw) e interindividual (Cb) e razão Cb/Cw dos parâmetros acústicos do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea*.

Variáveis acústicas	Cw (%)	Cb (%)	Cb/Cw *	Propriedade
duração do canto	18,00	20,82	1,15	dinâmica
duração da nota	19,70	26,21	1,33	dinâmica
intervalo entre cantos	58,69	162,70	2,77	dinâmica
nº de pulsos por nota	9,42	11,90	1,26	intermediária
nº de pulsos por canto	8,40	10,36	1,23	intermediária
nº de notas por canto	0,45	0,65	1,45	estática
duração do pulso	10,13	12,38	1,22	intermediária
intervalo entre pulsos	20,57	22,63	1,10	dinâmica
intervalo entre notas	60,63	203,96	3,36	dinâmica
período do pulso	15,67	100,35	6,40	dinâmica
frequência dominante	2,12	2,18	1,03	estática

* para valores > 1 a variação interindividual é maior que a variação intraindividual.

Quatro indivíduos foram gravados mais de uma vez durante uma noite para verificar a variação intraindividual dos parâmetros acústicos ao longo da mesma. Somente cantos de anúncio simples foram analisados por serem os mais comuns.

Quando analisadas em conjunto as médias das variáveis dos cantos dos quatro indivíduos o número de cantos de anúncio por minuto ($F= 0,65$; $p= 0,62$), número de cantos territoriais por minuto ($F= 0,11$; $p= 0,97$), número de notas por minuto ($F= 0,57$; $p= 0,68$), duração do canto ($F= 1,29$; $p= 0,29$), intervalo entre cantos ($F= 1,15$; $p= 0,35$), número de pulsos por canto ($F= 0,40$; $p= 0,80$), duração do pulso ($F= 1,08$; $p= 0,38$), intervalo entre pulsos ($F= 1,989$; $p= 0,12$) e frequência dominante ($F= 0,65$; $p= 0,63$) não se mostraram variáveis ao longo da noite. Apenas o período do pulso se mostrou variável ao longo da noite ($F= 2,81$; $p= 0,44$).

Ao se analisar separadamente a variação entre cantos para cada indivíduo ao longo da noite foram observadas maiores diferenças. Para o primeiro macho analisado observou-se que os parâmetros acústicos duração do canto ($F= 1,64$; $p= 0,25$; $n= 9$ turnos de gravação), duração do pulso ($F= 1,87$; $p= 0,10$; $n= 9$ turnos de gravação), intervalo entre pulsos ($F= 0,71$; $p= 0,67$; $n= 9$ turnos de gravação) e período do pulso ($F= 0,84$; $p= 0,56$; $n= 9$ turnos de gravação) não variaram ao longo da noite. Os parâmetros intervalo entre cantos ($F= 19,08$; $p= 0$; $n= 9$ turnos de gravação), número de pulsos por canto ($F= 2,32$; $p= 0,04$; $n= 9$ turnos de gravação) e a frequência dominante ($F= 7,7$; $p= 0$; $n= 9$ turnos de gravação) variaram ao longo da noite.

O teste *a posteriori* para os parâmetros variáveis revelou que: a) o intervalo entre cantos do 6º turno de gravação é maior que o intervalo dos outros cinco primeiros turnos, no 7º turno o intervalo entre cantos é menor que no 6º turno, o

intervalo entre cantos do 8º turno é maior que os intervalos dos 1º, 3º, 5º e 7º turnos e o último turno não se diferencia de nenhum (Figura 9); b) o número de pulsos por canto no 6º turno é menor que no 3º turno e os demais não se diferenciam entre si (Figura 10) e c) a frequência dominante do 7º turno de gravação é menor que as frequências dos 1º, 2º, 3º, 4º 6º e 8º turnos (Figura 11).

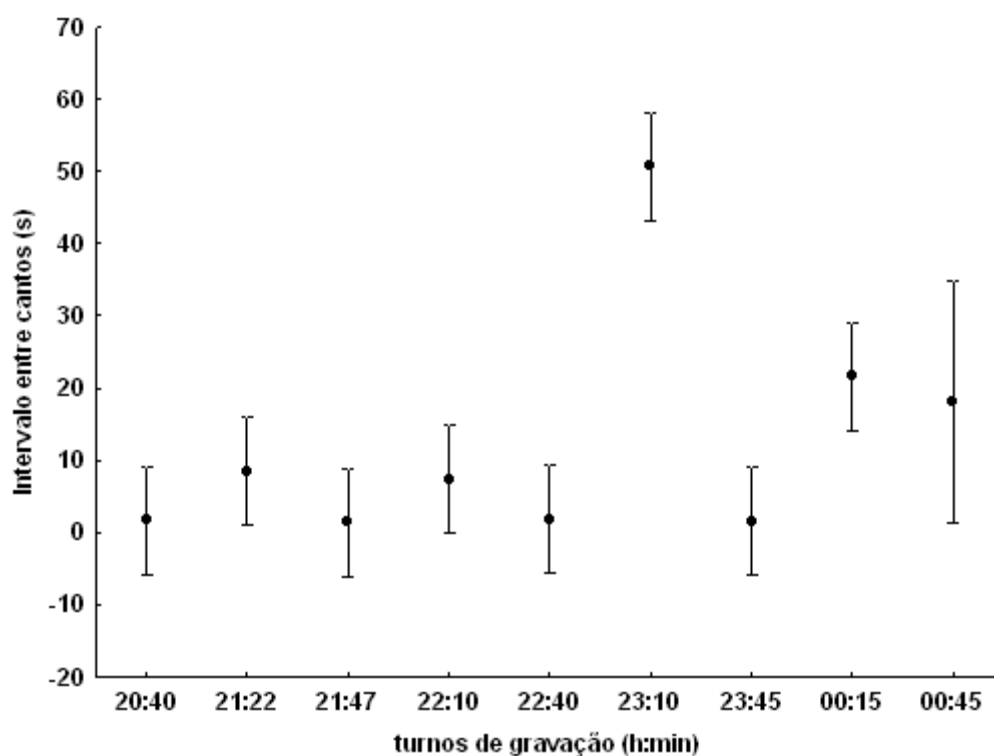


Figura 9. Variação do parâmetro acústico intervalo entre cantos do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo de nove turnos de gravação.

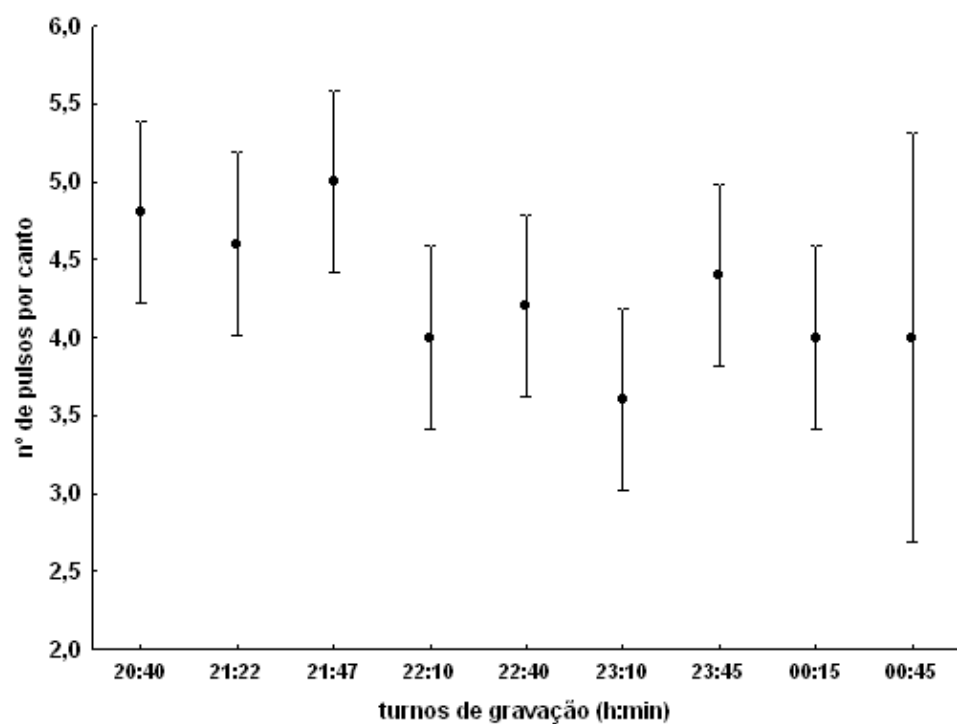


Figura 10. Variação do parâmetro acústico número de pulsos por canto do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo de nove turnos de gravação.

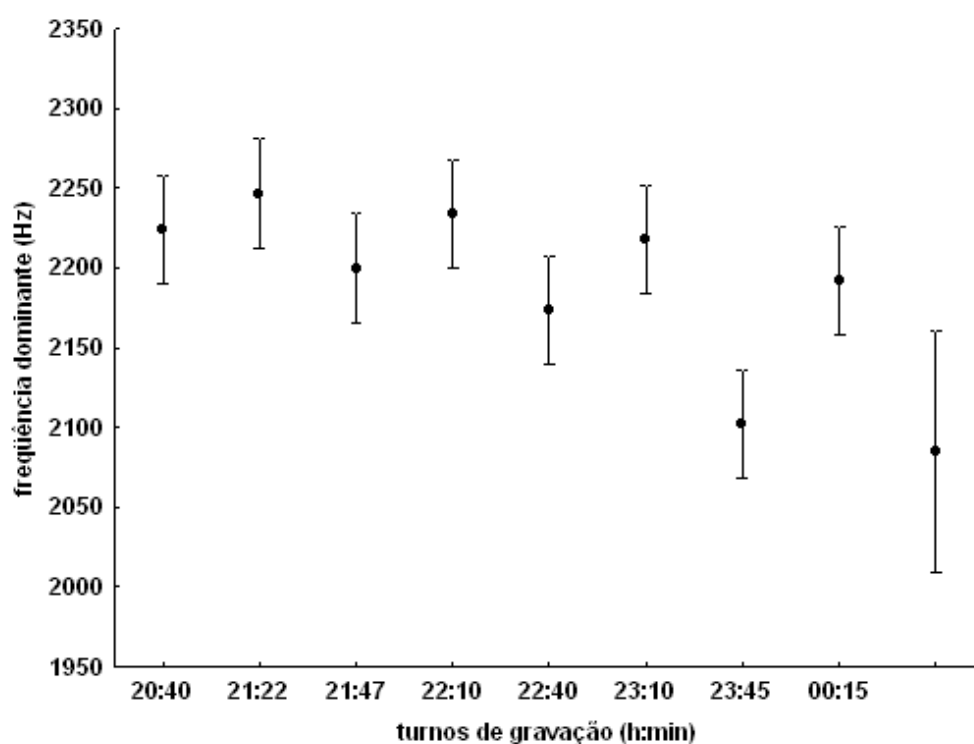


Figura 11. Variação do parâmetro acústico frequência dominante do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo de nove turnos de gravação.

A análise da mudança dos parâmetros acústicos do canto de anúncio simples para o segundo macho mostrou que apenas a frequência dominante não variou ao longo dos turnos de gravação ($F= 1,54$; $p= 0,18$; $n= 10$ turnos de gravação). Os parâmetros duração do canto ($F= 7,08$; $p= 0$; $n= 10$ turnos de gravação), intervalo entre cantos ($F= 6,78$; $p= 0$; $n= 10$ turnos de gravação), número de pulsos por canto ($F= 2,78$; $p= 0,02$; $n= 10$ turnos de gravação), duração do pulso ($F= 6,04$; $p= 0$; $n= 10$ turnos de gravação), intervalo entre pulsos ($F= 20,81$; $p= 0$; $n= 10$ turnos de gravação) e período do pulso ($F= 22,07$; $p= 0$; $n= 10$ turnos de gravação) variaram ao longo da noite.

O teste *a posteriori* para cada parâmetro revelou que: a) a duração do canto no 10º turno de gravação é maior que nos 1º, 2º, 3º, 4º e 5º turnos (Figura 12); b) o intervalo entre cantos do 3º turno é menor que o intervalo do 2º turno, o intervalo do 2º turno é menor que o intervalo do 10º turno e o 9º turno é maior que os intervalos dos 1º, 3º, 4º, 5º e 7º turnos (Figura 13); c) o número de pulsos por canto do 2º turno é menor que o número de pulsos do 10º turno (Figura 14); d) a duração do pulso dos 4º e 5º turnos é maior que a duração do 1º turno, e a duração do pulso do 7º turno é menor que a duração dos 4º, 5º, 6º turnos (Figura 15); e) o intervalo entre pulsos dos 7º, 8º e 10º turnos é maior que os intervalos dos 1º, 2º, 3º, 4º, 5º e 6º turnos, e o intervalo do 9º turno é maior que o do 4º turno (Figura 16) e f) o período do pulso do 8º e 10º turnos é maior que os períodos dos 1º, 2º, 3º, 4º, 5º e 6º turnos, o período do pulso do 7º turno é maior que os períodos dos 1º, 2º, 3º, 4º e 5º turnos e o período do pulso do 9º turno é maior que os períodos dos 1º, 2º turnos (Figura 17). É interessante mostrar que durante a análise de gravações de alguns indivíduos era visível a modificação dos parâmetros do canto ao longo da gravação (Figuras 18).

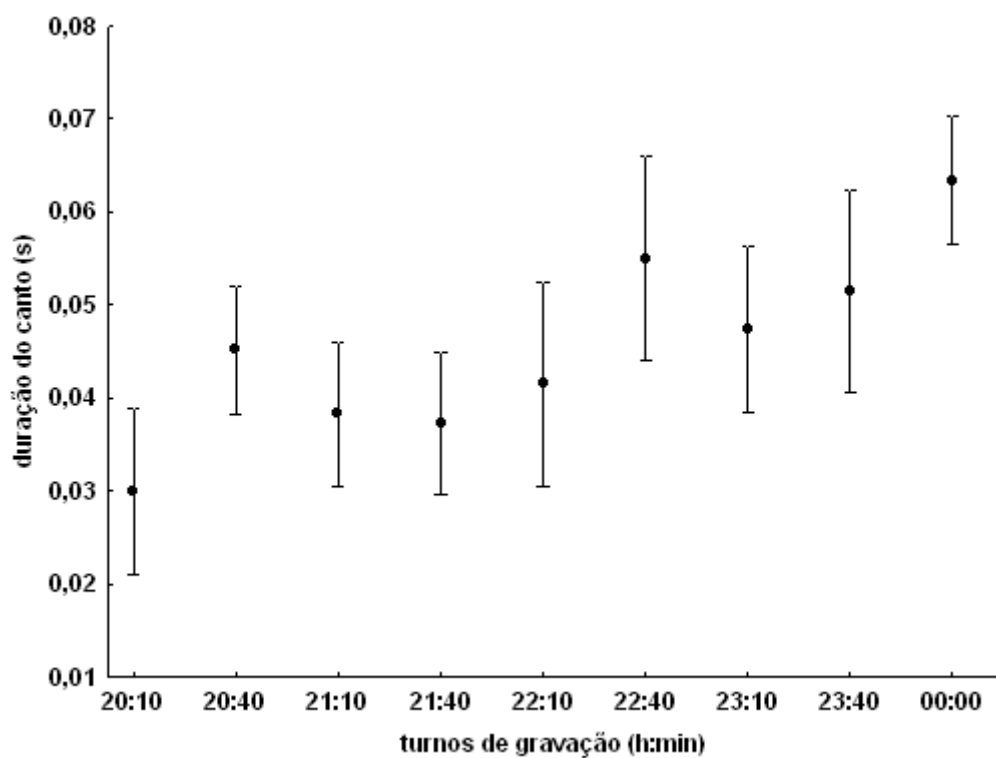


Figura 12. Variação do parâmetro acústico duração do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo de nove turnos de gravação.

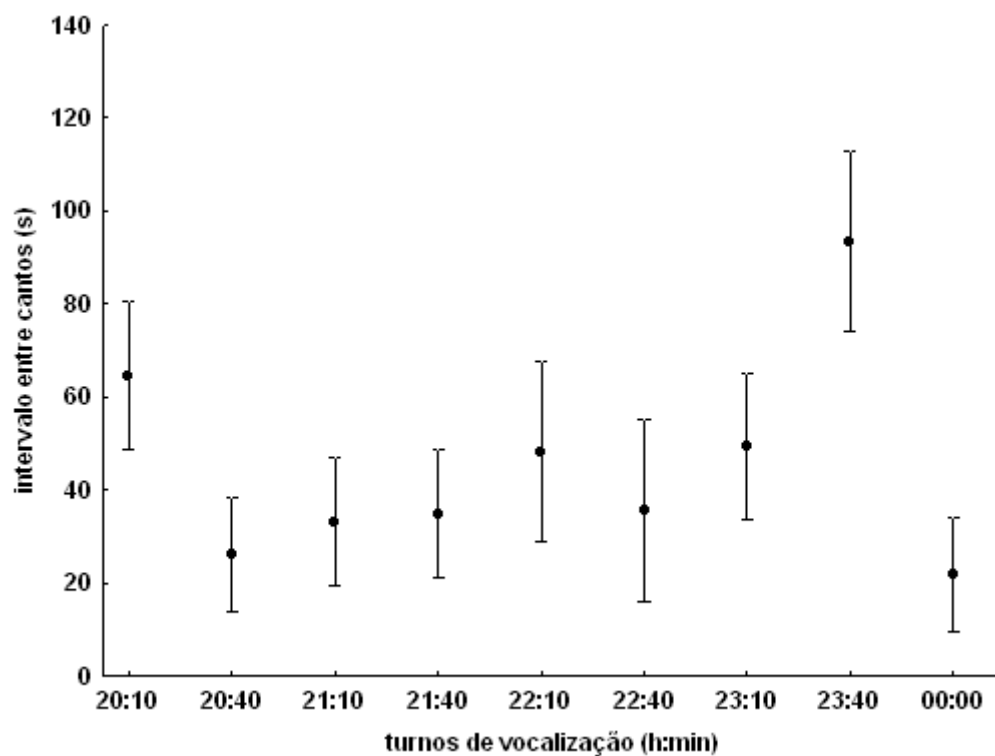


Figura 13. Variação do parâmetro acústico duração do canto, do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo de nove turnos de gravação.

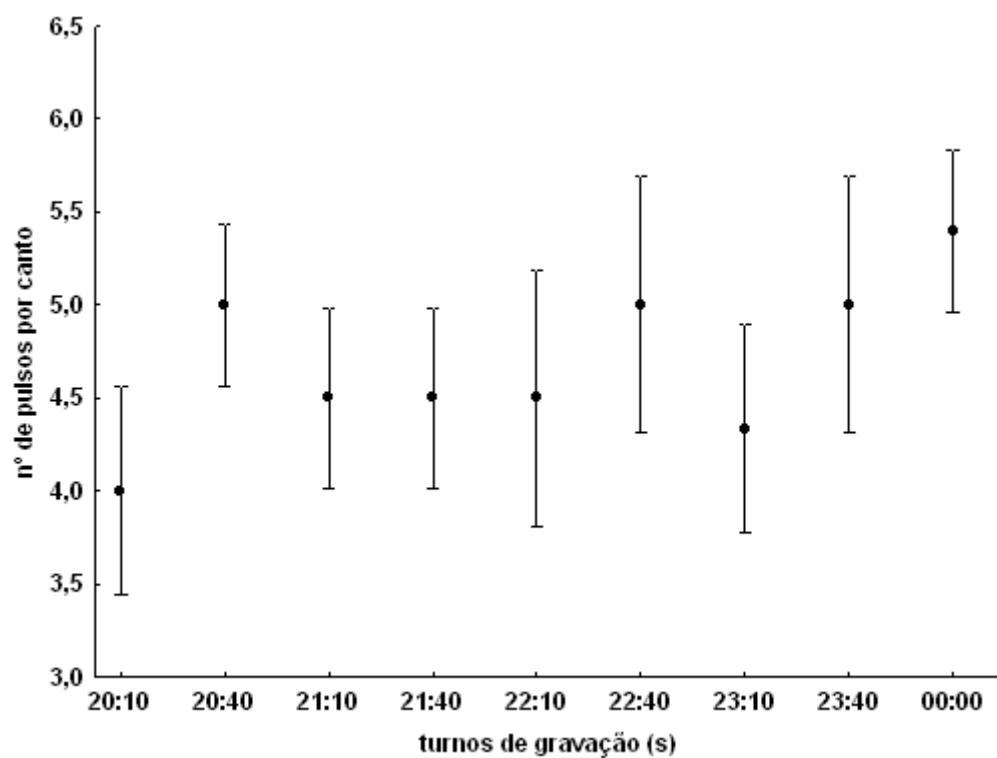


Figura 14. Variação do parâmetro acústico número de pulsos por canto do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo de nove turnos de gravação.

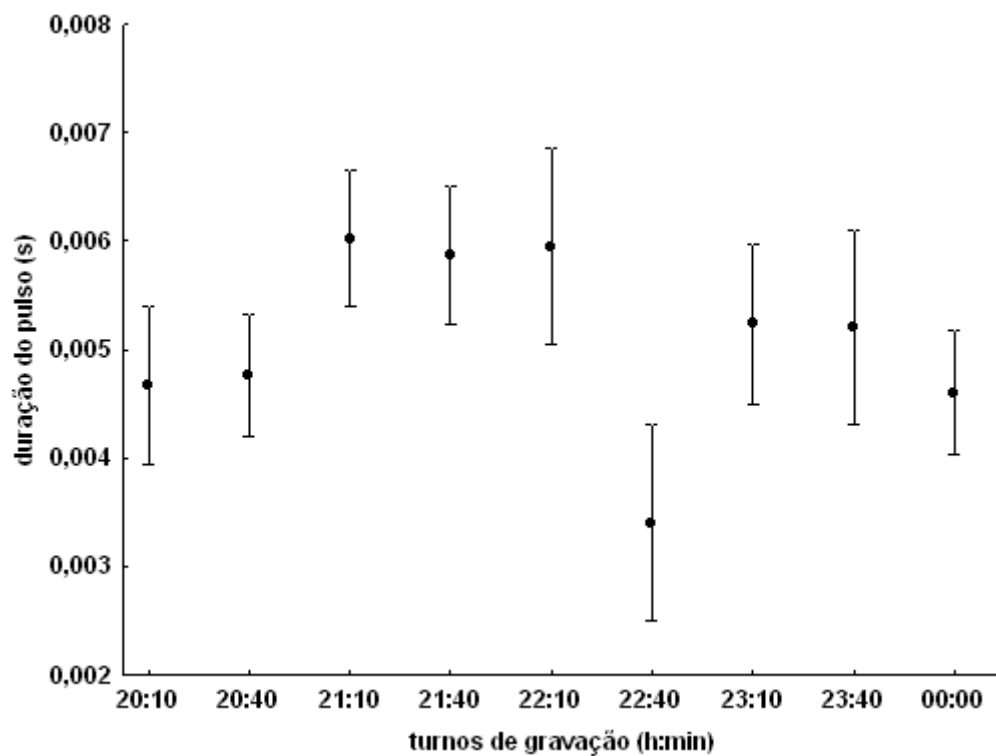


Figura 15. Variação do parâmetro acústico duração do pulso do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo de nove turnos de gravação.

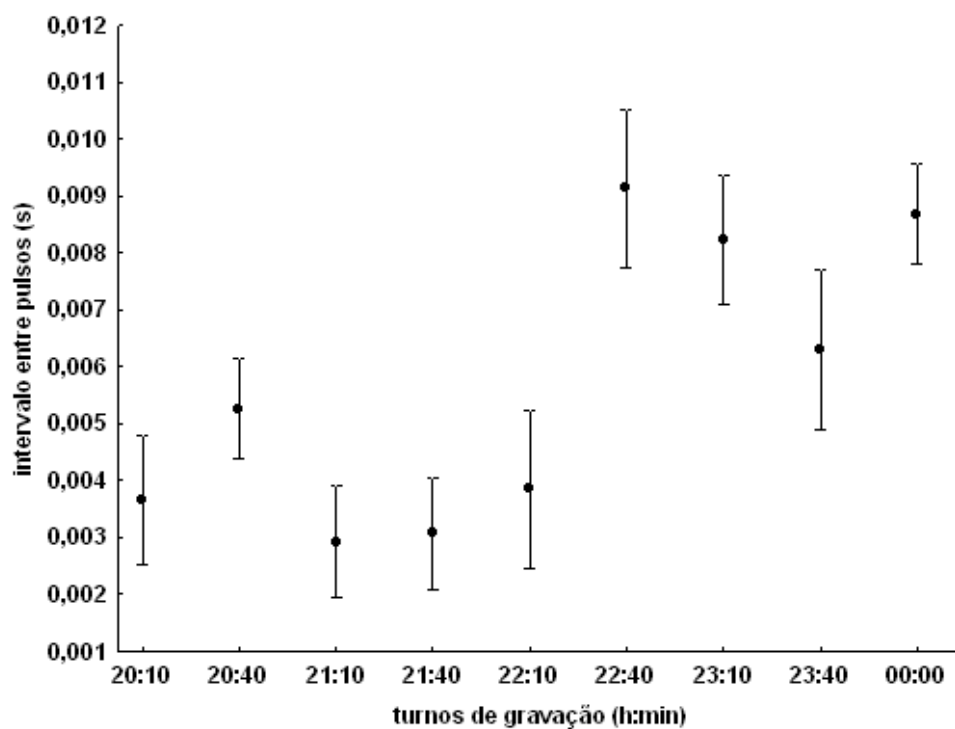


Figura 16. Variação do parâmetro acústico intervalo entre pulsos do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo de nove turnos de gravação.

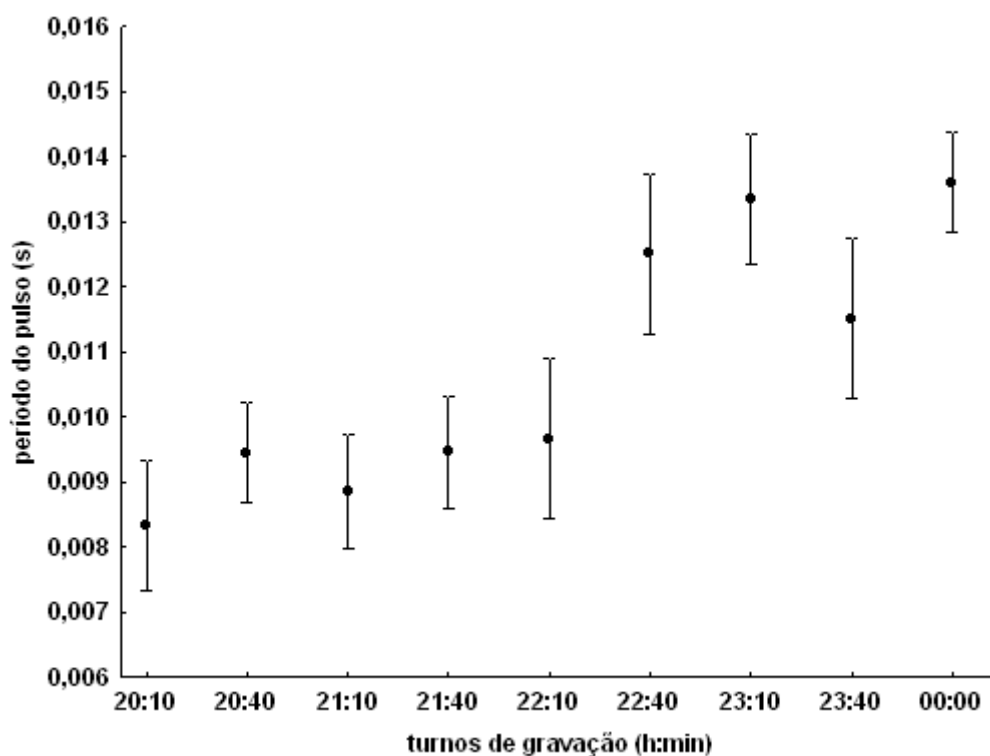


Figura 17. Variação do parâmetro acústico período do pulso do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo de nove turnos de gravação.

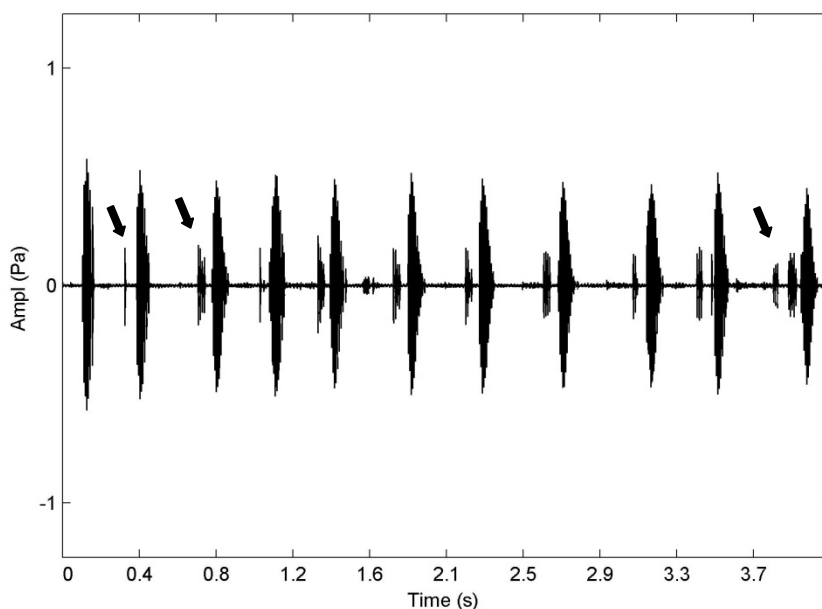


Figura 18. Modificação do canto de anúncio de *P. azurea* ao longo da gravação de um indivíduo. Nota-se ao longo da gravação o acréscimo de pulsos e notas (setas). O intervalo entre os cantos foi diminuído artificialmente para melhor visualização da gravação no oscilograma. Temperatura do ar= 18,6 °C. Umidade relativa= 92%.

Foram analisados os cantos dos indivíduos ($n = 5$ machos) antes e depois do experimento de *playback*. Um dos indivíduos não respondeu ao *playback* permanecendo sem vocalizar durante todo o experimento. As variáveis analisadas número de notas por sequência ($F = 0,76$; $p = 0,58$; $n = 5$ machos), número total de cantos de anúncio ($F = 0,37$; $p = 0,86$; $n = 5$ machos), número de cantos de anúncio com uma nota ($F = 0,35$; $p = 0,87$; $n = 5$ machos), número de cantos de anúncio com duas notas ($F = 1,12$; $p = 0,37$; $n = 5$ machos), número de cantos de anúncio com três ou mais notas ($F = 1$; $p = 0,43$; $n = 5$ machos), número total de cantos territoriais ($F = 1,79$; $p = 0,15$; $n = 5$ machos), número de cantos territoriais com uma nota ($F = 0,99$; $p = 0,44$; $n = 5$ machos), número de cantos territoriais com duas notas ($F = 1,27$; $p = 0,30$; $n = 5$ machos) e número de cantos territoriais com três ou mais notas ($F = 1,04$; $p = 0,41$; $n = 5$ machos) não variaram ao longo do experimento.

A análise dos parâmetros acústicos do canto de anúncio de *P. azurea* antes e durante o *playback* revelou que as variáveis duração do canto ($F = 1,49$; $p = 0,24$; $n = 4$ machos), intervalo entre cantos ($F = 0,80$; $p = 0,56$; $n = 4$ machos), número de notas por canto ($F = 1,53$; $p = 0,23$; $n =$), duração do pulso ($F = 1,04$; $p = 0,42$; $n = 4$ machos), intervalo entre pulsos ($F = 0,87$; $p = 0,52$; $n = 4$ machos), intervalo entre notas ($F = 2,44$; $p = 0,08$; $n = 4$ machos), período do pulso ($F = 0,80$; $p = 0,56$; $n = 4$ machos) e frequência dominante ($F = 1,81$; $p = 0,17$; $n = 4$ machos) não variaram significativamente ao longo do experimento.

A duração da nota ($F = 7,08$; $p = 0,001$; $n = 4$ machos), o número de pulsos por nota ($F = 8,84$; $p = 0,0004$; $n = 4$ machos) e o número de pulsos por canto ($F = 3,18$; $p = 0,03$; $n = 4$ machos) variaram ao longo do experimento.

O teste *a posteriori* revelou que: a) a duração da nota da 3ª seqüência é maior que a duração antes do experimento, a duração na 5ª seqüência é maior que a de antes do experimento e que a duração das 1ª e 4ª seqüências (Figura 19); b) o número de pulsos por nota na 3ª seqüência é maior que antes do experimento, o número de pulsos na 5ª seqüência maior que na 1ª, 2ª e 5ª seqüências e que antes do experimento (Figura 20); c) o número de pulsos por canto na 4ª seqüência é maior que o número de pulsos por canto antes do experimento (Figura 21).

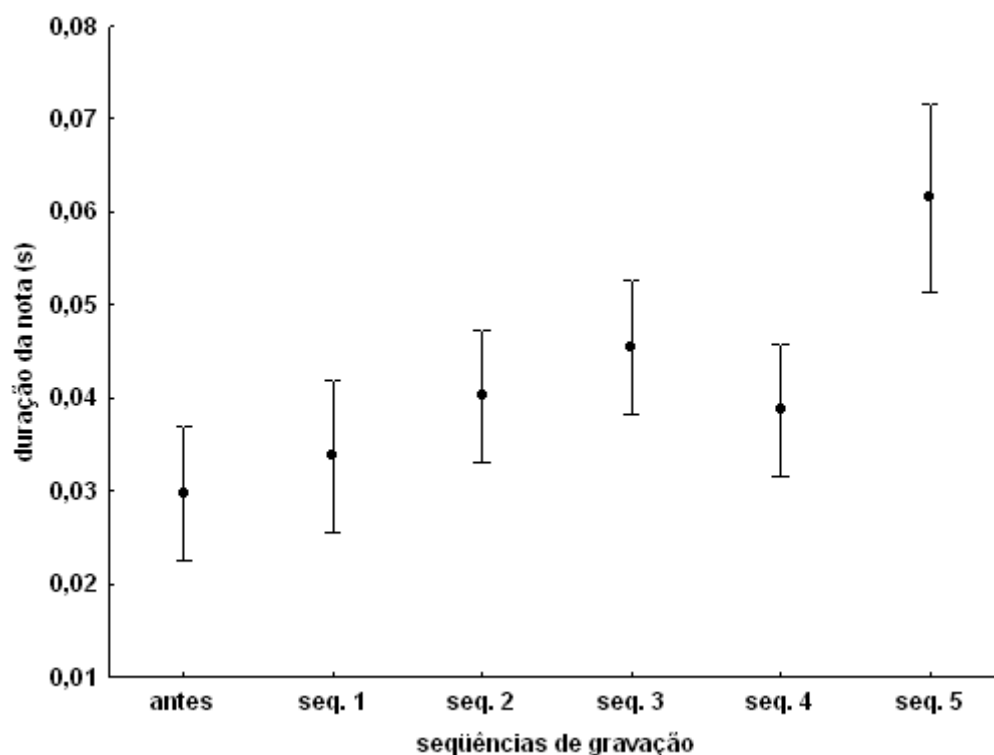


Figura 19. Variação da duração da nota do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo do experimento de *playback*. Legenda: antes do experimento (antes), seqüência 1 (seq. 1), seqüência 2 (seq. 2), seqüência 3 (seq. 3), seqüência 4 (seq. 4), seqüência 5 (seq. 5). N= 4 machos.

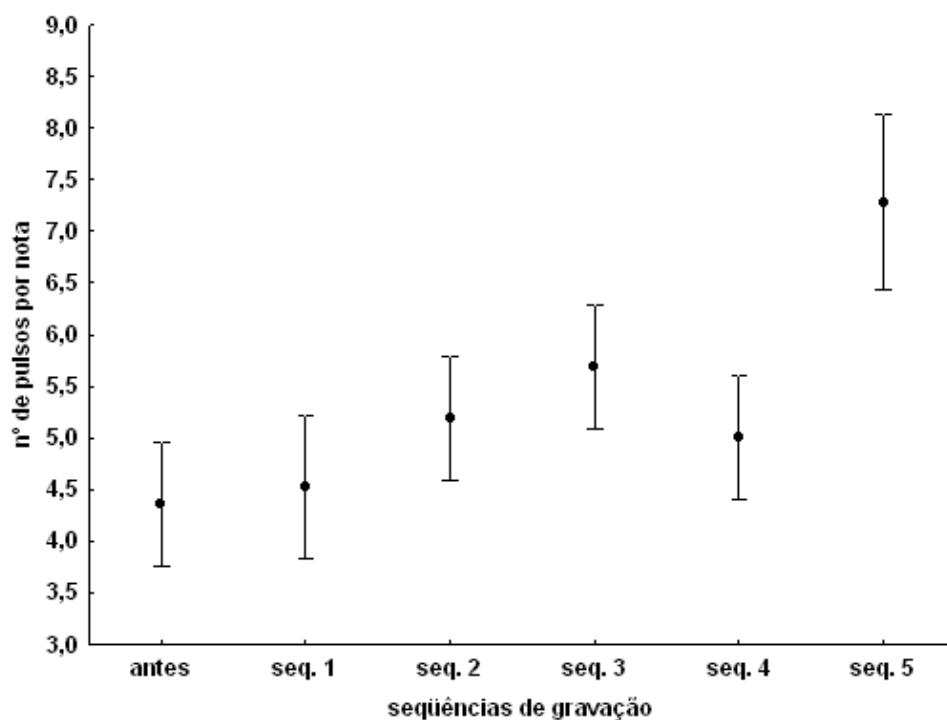


Figura 20. Variação do número de pulsos por nota do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo do experimento de *playback*. Legenda: antes do experimento (antes), seqüência 1 (seq. 1), seqüência 2 (seq. 2), seqüência 3 (seq. 3), seqüência 4 (seq. 4), seqüência 5 (seq. 5). N= 4 machos.

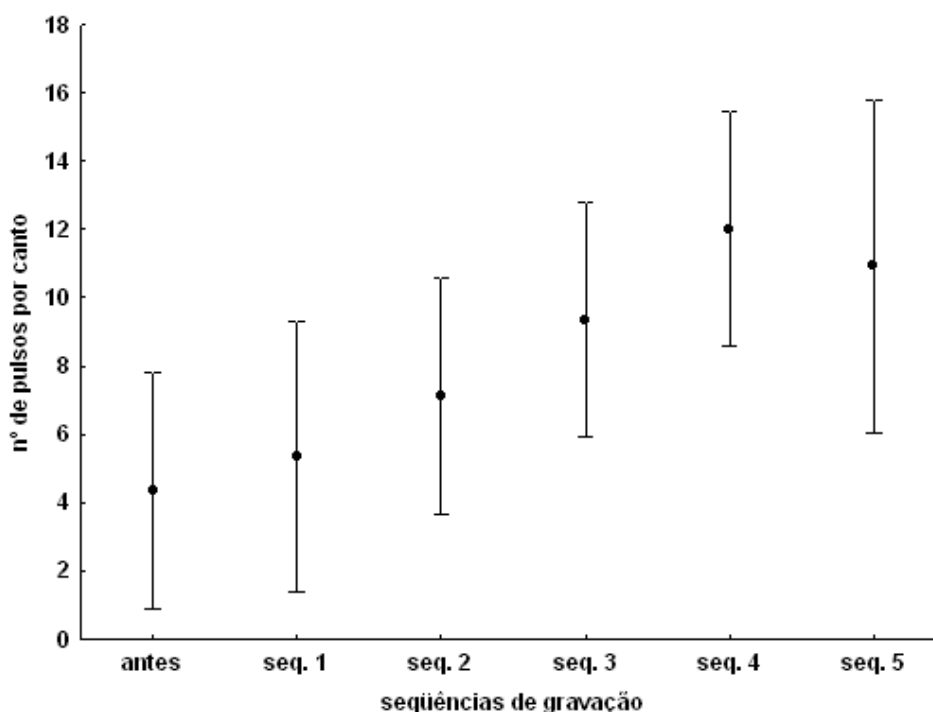


Figura 21. Variação do número de pulsos por canto do canto de anúncio de *Phyllomedusa azurea* ao longo do experimento de *playback*. Legenda: antes do experimento (antes), seqüência 1 (seq. 1), seqüência 2 (seq. 2), seqüência 3 (seq. 3), seqüência 4 (seq. 4), seqüência 5 (seq. 5). N= 4 machos.

4. Discussão

Machos de *Phyllomedusa azurea* apresentaram atividade de vocalização ao longo da noite podendo ser estendida em até doze horas após o ocaso. O tipo de ambiente onde a população se localizava provavelmente teve influência na altura média do poleiro de vocalização dos indivíduos.

Cinco tipos de vocalizações distintas foram registrados: canto de anúncio (simples e composto), canto territorial (simples e composto), canto de briga, canto de libertação e o canto misto. Muitas espécies de anuros apresentam dois ou mais tipos de vocalização com funções sociais diferenciadas (Arak, 1983; Bastos & Haddad, 1995; Guimarães, 2001; Abrunhosa & Wogel, 2004; Zank, 2005; Wogel, 2005). Espécies de reprodução prolongada apresentam, em geral, vocalizações menos estereotipadas que as de reprodução explosiva (Wells, 1977b). Jungfer *et al.*, (1994) também observaram em *Phyllomedusa lemur* um repertório acústico variado com cantos de anúncio, de encontro e de libertação.

Muitos estudos envolvendo descrição e caracterização dos parâmetros acústicos das vocalizações foram desenvolvidos sob o ponto de vista taxonômico visando, na maioria dos casos, o esclarecimento de problemas sistemáticos nesta área de estudo (Cardoso & Haddad, 1984; Márquez *et al.*, 1993; De La Riva *et al.*, 1995).

Até 2005 a espécie correspondente à estudada neste trabalho era *P. hypochondrialis* que se encontrava presente no grupo *P. hypochondrialis* que continha seis espécies (Faivovich *et al.*, 2005). Em 2006 *P. azurea* foi revalidada no grupo de *P. hypochondrialis* passando a corresponder à espécie no local de estudo devido às características morfológicas e a distribuição geográfica da

mesma (Caramaschi, 2006). A caracterização do repertório acústico de *P. azurea* colabora mais ainda para a resolução desses problemas taxonômicos.

Alguns trabalhos com vocalização de *P. azurea* nas regiões da Bolívia, Argentina e Brasil mostram algumas discrepâncias em relação aos valores apresentados neste estudo. Os resultados apresentados por De La Riva *et al.*, (1995) para o canto de anúncio, por exemplo, não se assemelham aos aqui descritos, estando mais próximos aos valores do canto territorial de Guimarães *et al.*, (2001).

Os valores dos parâmetros acústicos do canto de anúncio aqui apresentados foram semelhantes aos descritos por Guimarães *et al.*, (2001), exceto pela duração do canto e número de notas, pois somente o canto de anúncio simples foi observado.

Segundo Wells (1977a), o canto de anúncio é a vocalização mais freqüentemente emitida entre os anuros e apresenta a função principal de atração de fêmeas coespecíficas. Além disso, informa a identidade específica, condição reprodutiva, localização espacial, sexo e anuncia a ocupação territorial a outros machos. Em *P. azurea* a vocalização mais comum foi o canto simples de anúncio que correspondeu a essa função atuando como um sinal atrativo para fêmeas prontas para a oviposição, além de também anunciar a ocupação do território.

Barrio (1976), no estudo em que descreveu os cantos das espécies de *Phyllomedusa* na Argentina, descreveu o canto de *P. azurea* em três fases distintas: na primeira fase o canto caracteriza-se por ter de 50 a 60 pulsos por canto, com duração de 0,65s cada canto; na segunda fase, o número de pulsos por canto é de 25 a 30 e a duração média de 0,45s; a terceira fase apresenta de 3

a 5 notas agrupadas, cada uma com cerca de 2 a 4 pulsos. Esta terceira fase seria a que mais se assemelha aos resultados aqui apresentados.

Em relação ao canto de anúncio composto em *P. azurea* supõe-se que a nota A tem a função principal de atração das fêmeas e a nota B atua como o componente territorial do canto, uma vez que esse canto foi mais emitido em agregações maiores ou durante interações entre indivíduos corroborando então este aspecto. Conforme Wells (1977a) os cantos de anúncio compostos têm como função transmitir diferentes mensagens (para machos e fêmeas) e podem ter sido desenvolvidos a partir de um canto de anúncio simples. Enquanto retêm suas funções separadas, os elementos dos cantos devem ter sido incorporados dentro de um novo canto de anúncio composto o qual expressa muitas mensagens concomitantemente.

Cardoso & Haddad (1984) verificaram para *Dendropsophus minutus* o canto de anúncio composto por até três notas (A, B, e C), sendo que as notas A e C passavam a mensagem de atração de fêmeas e a nota B tinha um componente territorial que desencadeava agressividade entre os machos. Narins & Capranica (1976) também observaram este canto composto em *Eleutherodactylus coqui* onde a nota “Qui” era atrativa às fêmeas e a nota “Co” apresentava função territorial. Em *Phyllomedusa burmeisteri* os dois tipos de canto de anúncio (longo e curto) foram associados ao nível de agressividade do macho com um aumento do número de pulsos por canto caracterizando a mudança de canto curto para canto longo (Abrunhosa & Wogel, 2004).

O canto territorial de *P. azurea* também pode ser simples e composto. As vocalizações territoriais foram emitidas em interações acústicas e físicas entre machos principalmente em dias de maior número de indivíduos nos agregados

reprodutivos. Segundo Duellman & Trueb (1986) o canto territorial é produzido por um macho residente em resposta ao canto de anúncio de outro indivíduo recebido em uma intensidade a qual signifique alguma ameaça. As vocalizações territoriais acabam por desempenhar importante papel na manutenção do espaçamento entre machos vocalizantes (Brenowitz & Rose, 1999). Quando indivíduos foram retirados de um território e colocados no território de outro macho residente foi comum ouvir vocalizações de anúncio seguidas de vocalizações territoriais antes do início de uma interação física.

Em *P. azurea* os dois tipos de vocalização territorial (simples e composto) podem provavelmente estar associados aos diferentes níveis de agressividade dos machos, como já foi sugerido para diversas espécies de hilídeos (Bastos & Haddad, 1995; Martins *et al*, 1998; Halloy & Espinoza, 2000). O canto misto descrito neste trabalho pode provavelmente ser um canto territorial mais complexo emitido em situações de intensa agressividade. Porém, devido ao pequeno número de gravações, não se pôde confirmar tal hipótese.

Os cantos de libertação foram ouvidos em situações artificiais, essas vocalizações são emitidas por machos e fêmeas de diversas espécies quando abraçados ou tocados por outros machos (Haddad, 1995), o que pode ser o caso também para *P. azurea*. O canto de briga foi ouvido apenas durante combates físicos entre os indivíduos.

A reprodução dos anuros é bastante influenciada por fatores ambientais tais como precipitação (chuva) e temperatura já que são organismos ectotérmicos e sua fisiologia é afetada por esses fatores (Duellman & Trueb, 1986). Vários trabalhos demonstram a influência de fatores ambientais na atividade de vocalização de anuros (Giacoma *et al*, 1997; Howard & Young, 1998; Castellano

et al, 2002; Oseen & Wassersung, 2002; Abrunhosa & Wogel, 2004; Hauselberger & Alford, 2005).

Os parâmetros acústicos duração do canto e período do pulso do canto de anúncio de *P. azurea* mostraram-se negativamente correlacionadas com a temperatura do ar. É comum que haja limites fisiológicos de vocalização associados com alguns fatores ambientais como a temperatura, como notado para *Hyla cinerea* (Gerhardt & Mudry, 1980). Como algumas espécies se reproduzem relativamente num amplo intervalo de temperatura algumas propriedades podem variar significativamente dentro e entre indivíduos.

O aumento da temperatura pode acarretar um aumento na taxa metabólica e um conseqüente aumento do gasto de energia (Wells & Taigen, 1996). As propriedades mais fortemente afetadas são as de características temporais tais como taxa de pulsos (ocorre um aumento com o aumento da temperatura) e duração de cantos e pulsos (ocorre um decréscimo com o aumento da temperatura) (Gerhardt & Bee, 2007). Além disso, como a temperatura afeta tanto os mecanismos de produção de som quanto os sinais acústicos é no mínimo pertinente esperar que ela também afete a sensibilidade dos receptores auditivos que são dependentes da temperatura (Duellman & Trueb, 1986), ou seja, tanto o indivíduo sinalizador quanto o indivíduo receptor do sinal seriam afetados por essa variável.

A não relação entre os parâmetros acústicos e o número de horas após o ocaso pode indicar que outros fatores sociais e/ou ecológicos tais como densidade ou distância para o indivíduo mais próximo possam estar influenciando a atividade dos indivíduos (veja Bastos & Haddad, 1995). Além disso, o fato dos indivíduos vocalizarem durante praticamente toda a noite (capítulo 1) pode servir

como uma provável explicação para o número de horas após o ocaso não influenciar na variação dos parâmetros acústicos.

Várias espécies de anfíbios anuros apresentam correlações, significativas entre os parâmetros acústicos e a massa ou CRC do macho cantor (Ryan, 1988; Gerhardt, 1994; Bastos & Haddad, 1995; Giacoma & Castellano, 2001; Guimarães, 2001; Castellano *et al*, 2002). Para este trabalho foram encontradas correlações significativas entre a variável criada “tamanho” e os parâmetros acústicos frequência dominante do canto de anúncio e período do pulso do canto territorial.

Em anuros, as fêmeas apresentam ouvido tonalizado de forma que seriam estimuladas principalmente pelas frequências dominantes dos cantos coespecíficos (Hall, 1994; Narins, 1995). Conforme Martin (1972), a frequência e suas propriedades espectrais correlacionadas são parâmetros acústicos que dependem do tamanho das pregas vocais na laringe. Assim, machos maiores teriam então frequências mais baixas, cantos mais graves, que a dos machos menores com cantos mais agudos.

Castellano *et al.* (2002) também sugerem que a modulação da frequência do canto poderia se dar devido à correlação entre o tamanho do corpo e o tamanho das aritenóides. Porém, a magnitude destes efeitos seria pequena, sendo aparente apenas quando a variação é grande, por exemplo, interpopulacionalmente. Além disso, esses autores mostraram que o tamanho do corpo tem pouca influência nas propriedades temporais do canto afetando principalmente duas propriedades espectrais, a frequência fundamental e a frequência dominante.

Para muitas espécies são observadas evidências de que a frequência fundamental ou as propriedades espectrais do canto podem ser alteradas, especialmente durante interações sociais e em geral os machos diminuem a frequência dominante dos seus cantos (revisões em Bee & Bowling, 2002). Bee *et. al* (2000) consideraram três hipóteses que poderiam explicar as mudanças na frequência dominante: 1) o macho mostraria o seu real tamanho; 2) o sinal é independente do tamanho do macho vocalizante e está relacionado à capacidade de lutar do macho; 3) o macho pode modificar a frequência do seu canto e assim seus oponentes receberiam uma informação que não corresponde à sua real habilidade de luta (um comportamento de blefe).

Gerhardt (1991) considerou que as propriedades dos cantos de anúncio poderiam ser classificadas em estáticas e dinâmicas sendo estas baseadas na variabilidade interindividual dos machos. As propriedades estáticas mudam relativamente pouco durante o período reprodutivo, enquanto que as propriedades dinâmicas freqüentemente se alteram marcadamente até mesmo durante um único turno de vocalização. Muito dessas variações nas propriedades dinâmicas podem ocorrer devido às interações entre machos que competem por fêmeas (Gerhardt & Bee, 2007).

As propriedades temporais do canto de anúncio de *P. azurea* classificadas como dinâmicas (duração do canto, duração da nota, intervalo entre cantos, intervalo entre pulsos, intervalo entre notas e período do pulso) apresentaram de média a alta taxa de mudança tanto inter quando intraindividual. A frequência dominante foi a característica espectral classificada como estática apresentando pouca taxa de mudança. O número de notas por canto também foi classificado como propriedade estática o que pode estar relacionado a não fixidez das

categorias de classificação ou até mesmo ao fato de que poucos cantos com duas ou mais notas foram analisados. O número de pulsos por nota, número de pulsos por canto e duração do pulso foram classificados como características intermediárias corroborando ainda mais o fato de que estas categorias não são fixas.

Estudos mostraram que as diferenças nas preferências das fêmeas baseadas nas propriedades estáticas, como número de pulsos por canto ou por segundo, são suficientes para selecionar machos coespecíficos e que as fêmeas acabam rejeitando alternativas com valores muito acima ou abaixo da média (Gerhardt, 1988; Arak, 1988). Segundo Gerhardt *et al.*, (2000) e Castellano *et al.*, (2002) as propriedades dinâmicas e estáticas, devido à variação interindividual, possuem o potencial de codificar diferentes tipos de informações que acabam sendo biologicamente significativas. Assim as propriedades estáticas podem codificar atributos de identidade específica, individual ou populacional, enquanto que as propriedades dinâmicas podem estar relacionadas a atributos sobre a qualidade do macho.

Os valores da razão Cb/Cw mostraram que todos os parâmetros acústicos analisados apresentaram uma variação interindividual significativa (valores maiores que 1), parâmetros como período do pulso, intervalo entre cantos e intervalo entre notas foram os que apresentaram maior variação. Para *P. azurea* todos os parâmetros acústicos analisados poderiam estar sendo utilizados pelos machos como uma das estratégias de diminuição da competição com os machos vizinhos, ou como pistas para as fêmeas e desempenhando, conseqüentemente, importante papel nas interações sociais e no processo de isolamento reprodutivo desta espécie.

O sucesso reprodutivo do macho pode depender de sua habilidade de produzir sinais distintos, levando a várias formas de competição vocal incluindo o uso de sinais especiais de curto alcance que provêem melhores pistas direcionais para a aproximação das fêmeas (Wells, 1977a). A mudança dos parâmetros acústicos durante as análises das gravações de um ou mais indivíduos, pela qual foi possível observar o acréscimo de pulsos e/ou notas ao longo da gravação do indivíduo, talvez seja um indício de habilidade dos machos de *P. azurea* (veja figuras 18 e 19 nos resultados).

Durante o experimento de *playback*, os seguintes parâmetros variaram: período do pulso, frequência dominante, duração do canto, intervalo entre cantos, número de pulsos por canto, duração do pulso e intervalo entre pulsos. Os indivíduos analisados promoveram modificações dos seguintes tipos: aumento da duração do canto, intervalo entre pulsos e período do pulso; aumento e posterior queda no intervalo entre cantos e duração do pulso e diminuição na frequência dominante.

Lima (2002) observou que os indivíduos de *Scinax constrictus* observados no início e no fim dos turnos de observação apresentaram alterações na duração do canto (50% dos casos) e na frequência dominante (62,5%) sendo que a maioria dos indivíduos diminuiu tanto a duração quanto a frequência dominante do canto indicando a possibilidade de falseamento da frequência dominante, como ocorre em outras espécies (Sullivan, 1992; Wagner, 1992). A redução da frequência dominante observada para *P. azurea* também pode estar relacionada a este aspecto de falseamento do canto para uma maior atração de fêmeas. Além disso, para esta espécie a frequência dominante não se apresenta correlacionada com o CRC e sim com a massa, o que confirma ainda mais o blefe.

Como a atividade de vocalização está intimamente relacionada ao custo energético e despende grande quantidade de energia (Wells, 2001) ao diminuir a frequência dominante do canto, machos poderiam estar passando a mensagem de que são maiores, mais pesados, mais fortes ou que podem gastar mais energia vocalizando, lutando ou defendendo o território.

Wells & Taigen (1896) demonstraram que machos de *Hyla versicolor* modificam seu comportamento de vocalização em resposta às mudanças de organização social no agregado, aumentando seu empenho na vocalização quando a competição intrasexual no agregado é mais intensa, o que evitaria um maior gasto de energia. Martins & Jim (2004) ao estudarem o canto de anúncio de *Dendropsophus jimi* e *Dendropsophus elianae* mostraram que o comportamento de vocalização de ambas as espécies está associado aos diferentes momentos de organização social no coro, e que quando o número de indivíduos no coro é pequeno a taxa de emissão de canto é menor do que em maiores coros.

Machos de *Philatus leucorhinus* incrementam interações vocais aumentando a frequência de cantos territoriais ou o número de notas em seus cantos (Arak, 1983). Neste caso sugeriu-se que o nível de complexidade nas interações vocais esteja sinalizado um aumento na probabilidade de ataque. Como também observado no *playback* o aumento na duração da nota poderia estar indicando também este nível de agressividade, uma vez que um dos indivíduos pulou sobre o aparelho de som durante a emissão do *playback*.

Rand & Ryan (1982) demonstraram que a complexidade do canto pode aumentar devido a muitos fatores, em *Physalaemus pustulosus* ela aumenta à medida que o número de machos no coro aumenta e em resposta à: (1) *playbacks* de um coro de fundo; (2) *playbacks* de cantos mais complexos; (3)

aumento na intensidade do canto devido a machos próximos; (4) aproximação de outros indivíduos no campo visual do macho vocalizante.

Segundo Wells (1977a) existem algumas maneiras de ampliar a informação existente no canto de anúncio em resposta aos cantos de outros machos: (1) quando o canto é um trinado o macho deve aumentar o canto em resposta aos cantos de outros machos; (2) quando o canto é uma série de notas repetidas rapidamente, a taxa de repetição do canto pode ser aumentada; (3) quando o canto é uma nota única ou um grupo de notas repetidas com intervalos relativamente longos entre os cantos, o macho pode aumentar o número de elementos repetidos no canto ou adicionar novos elementos no canto original. Em *P. azurea* foram observadas respostas do tipo 1 e 3, o que indica o complexo comportamento vocal da espécie.

A transmissão de sinais acústicos é um importante sistema de reconhecimento em anuros e tanto machos e fêmeas utilizam este sistema (Sullivan *et al.*, 1995) o que o torna de extrema importância no processo da seleção sexual como um mecanismo de isolamento reprodutivo pré-zigótico (Dobzhansky, 1951). Alguns experimentos de *playback* têm mostrado que fêmeas respondem à variação intraespecífica dos sinais e que por optarem por determinados sinais em relação a outros acabam por ter um importante papel na seleção sexual dos sinais emitidos pelos machos (Gerhardt, 1988; Ryan, 1990).

As diferenças nas propriedades acústicas acabam por gerar diferentes pressões seletivas nas características acústicas dos cantos (Gerhardt, 1991; Castellano & Giacoma, 1998). Fêmeas de *Hyla ebraccata*, por exemplo, exercem uma seleção direcional ao optar por cantos com frequência dominante menor que a média da população (machos maiores) e ao mesmo tempo uma seleção

estabilizadora ao optar por cantos com razão de pulsos dentro da média da população (Wollerman, 1998). Segundo Gerhardt (1992) propriedades tais como intensidade, duração e taxa de repetição do canto sofrem freqüentemente preferências direcionais enquanto que a freqüência e a taxa de pulsos sofrem seleção estabilizadora, o que demonstra que os cantos dão pistas tanto sobre a identidade quanto sobre a qualidade do macho.

Como as características do canto têm influência na escolha realizada pela fêmea (Kirkpatrick, 1987; Abt & Reyer, 1993; Given, 1999) as variações dos parâmetros acústicos observadas neste trabalho podem servir como estratégias dos machos diminuindo assim, a competição intraespecífica (Bosch & Márquez, 1996; Wollerman, 1999). Trabalhos com as preferências das fêmeas desta espécie, no que se refere ao tipo de cantos escolhidos, devem ser realizados para uma complementação no arcabouço teórico da seleção sexual em anuros.

5. Conclusão

- 1- *Phyllomedusa azurea* apresentou um repertório vocal amplo constituído de cinco tipos de vocalizações: o canto de anúncio (simples e composto), canto territorial (simples e composto), o canto de libertação, o canto de briga e o canto misto.
- 2- O canto mais freqüente foi o de anúncio simples, sendo emitido independentemente da presença de fêmeas. Os machos também emitiam este canto durante o amplexo. O canto territorial foi emitido durante interações acústicas e/ou agonísticas com outros machos.
- 3- Os cantos mostraram-se diferentes em relação à sua estrutura, o que corrobora com o fato de serem usados em diferentes contextos sociais. O canto de anúncio e o canto territorial diferem em relação à duração do canto, duração da nota, número de pulsos por nota, número de pulsos por canto, intervalo entre pulsos e freqüência dominante.
- 4- A freqüência dominante do canto de anúncio é negativamente correlacionada com a variável tamanho (massa x CRC) dos indivíduos. Para o canto territorial nenhum parâmetro acústico apresentou-se correlacionado com o tamanho dos indivíduos.
- 5- A temperatura do ar correlacionou-se negativamente com a duração do canto e período do pulso do canto de anúncio.
- 6- O número de horas após o ocaso não se mostrou associado com nenhum parâmetro acústico.

- 7- Frequência dominante e o número de notas por canto foram classificados como propriedades estáticas do canto de anúncio. A duração do canto, duração da nota, intervalo entre cantos, intervalo entre pulsos, intervalo entre notas e período do pulso foram classificados como propriedades dinâmicas.
- 8- A variação dos parâmetros acústicos do canto de anúncio é sempre maior entre machos do que a variação do próprio indivíduo.
- 9- A mudança do tipo de vocalização em *P. azurea* está bastante relacionada com o contexto social no agregado reprodutivo e com o número de indivíduos presentes no coro.
- 10- Os experimentos de *playback* evidenciaram variação na duração da nota, o número de pulsos por nota e número de pulsos por canto.
- 11- As variações nos parâmetros acústicos do canto de anúncio podem ter sido utilizadas como pistas pelas fêmeas para obtenção de um parceiro.

Resumo

O presente estudo objetivou caracterizar as vocalizações dos machos de *Phyllomedusa azurea* (Cope, 1862) no Sítio Santa Terezinha, município de Cocalzinho de Goiás (S15°, 47', 40" e W48°,46', 33", altitude de 1152 m), estado de Goiás. A atividade reprodutiva compreendeu o período chuvoso entre os meses de outubro/06 e março/07. *P. azurea* apresentou um repertório vocal rico constituído de cinco tipos de vocalizações: o canto de anúncio, canto territorial, o canto de libertação, o canto de briga e o canto misto. A frequência dominante do canto de anúncio foi negativamente correlacionada com a variável tamanho (massa x CRC) dos indivíduos. Para o canto territorial nenhum parâmetro acústico apresentou-se correlacionado com esta variável. A temperatura do ar correlacionou-se negativamente com a duração do canto de anúncio e com o período do pulso do canto territorial. O número de horas após o ocaso não se mostrou associado com nenhum parâmetro acústico. A frequência dominante e o número de notas por canto foram classificados como propriedades estáticas do canto de anúncio. Duração do canto, duração da nota, intervalo entre cantos, intervalo entre pulsos, intervalo entre notas e período do pulso foram consideradas como propriedades dinâmicas. A mudança do tipo de vocalização em *P. azurea* está relacionada com o contexto social no agregado reprodutivo e com o número de indivíduos presentes no coro. Os experimentos de *playback* evidenciaram variação na duração da nota, o número de pulsos por nota e número de pulsos por canto. As variações nos parâmetros acústicos do canto de anúncio podem ter sido utilizadas como pistas pelas fêmeas para obtenção de um parceiro para a reprodução.

Abstract

The present study aimed at to characterize the vocalizations of the males of *Phyllomedusa azurea* (Cope, 1862) in the Sítio Santa Terezinha, municipal district of Cocalzinho de Goiás, state of Goiás. The reproductive activity understood the rainy period between the months of october/06 and march/07. *P. azurea* presented a rich vocal repertoire constituted of five types of vocalizations: the advertisement call, territorial call, release call, encounter call and mixed call. The dominant frequency of the advertisement call was correlated negatively with the variable size (mass x SVL) of the individuals. For the territorial call no acoustic parameter came correlated with this variable. The temperature of the air was correlated negatively with the duration of the advertisement call and with the period of the pulse of the territorial call. The number of hours after the sunset was not shown associated with any acoustic parameter. The dominant frequency and the number of notes for call were classified as static properties of the advertisement call. Duration of the call, duration of the note, interval among calls, interval among pulses, interval between notes and period of the pulse were considered as dynamic properties. The change of the vocalization kind in *P. azurea* is related with the social context in the reproductive attaché and with the number of present individuals in the choir. The playback experiments evidenced variation in the duration of the note, the number of pulses for note and number of pulses for call. The variations in the acoustic parameters of the advertisement call might have been used as cues by the females for a mate obtaining for the reproduction.

Referências

- ABRUNHOSA, P. A. & WOGEL, H. 2004. Breeding behavior of the leaf-frog *Phyllomedusa burmeisteri* (Anura: Hylidae). *Amphibia-Reptilia*. 25: 125-135.
- ABT, G. & REYER, H. U. 1993. Mate choice and fitness in a hybrid frog: *Rana esculenta* females prefer *Rana lessonae* males over their own. *Behav. Ecol. And Sociob.* 32: 221-228.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behavior*. 15: 227-267.
- ARAK, A. 1983. Vocal interactions, call matching and territoriality in a Sri Lankan treefrog, *Philautus leucorhinus* (Rhacophoridae). *Anim. Behav.* 31: 292-302.
- ARAK, A. 1988. Female mate selection in the natterjack toad: active choice or passive attraction? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 317-327.
- BARRIO, A. 1976. Estudio caritípico y analisis audioespectografico de los cantos de las especies de *Phyllomedusa* (Anura: Hylidae) que habitam en la Argentina. *Physis*. Secc. C. Buenos Aires. 35 (90): 65-74.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. 1995. Vocalizations and acoustic interactions in *Hyla elegans* (Anura: Hylidae) during the reproductive activity. *Naturalia*. 20: 165-176.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. 2002. Acoustic and aggressive interactions in *Scinax rizibilis* (Anura, Hylidae) during the reproductive activity in southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 23: 97-104.
- BASTOS, R. P.; MOTTA, J. A. O.; LIMA, L. P. & GUIMARÃES, L. D. 2003. *Anfíbios da Floresta Nacional de Silvânia, estado de Goiás*. Goiânia: Stylo, 82p.
- BEE, M. A. & BOWLING, A. C. 2002. Socially mediated pitch alternation by territorial male bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *J. Herpetol.* 36: 140-143.
- BEE, M. A.; PERRIL, S. A. & OWEN, P. C. 2000. Male Green frogs lower the pitch of acoustic signals in defense of territories: a possible dishonest signal of size? *Behav. Ecol.* 11: 169-177.
- BEECHER, M. D. 1982. Signature systems and kin recognition. *Am. Zool.* 22: 477-490.
- BEECHER, M. D. 1989. Signalling systems for individual recognition: an information theory approach. *Anim. Behav.* 38: 248- 261.

- BEECHER, M. D. 1991. Successes and failures of parent-offspring recognition in animals. *In: Kin Recognition* (Hepper, P. G., ed.). Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 94-124.
- BEER, C. G. 1970. Individual recognition of voice in the social behavior of birds. *Adv. Study Behav.* 3: 27-74.
- BOSCH, J. & MÁRQUEZ, R. 1996. Acoustic competition in male midwife toads *Alytes cisternasii*: response to neighbor size and calling rate. Implications for female choice. *Ethology* 102: 841-855.
- BRENOWITZ, E. A. & ROSE, G. J. 1999. Female choice and male calling plasticity in the Pacific treefrog. *Animal Behaviour* 57:1337-1342.
- CARAMASCHI, U. 2006. Redefinição do grupo de *Phyllomedusa hypochondrialis*, com redescoberta de *P. megacephala* (Miranda-Ribeiro, 1926), revalidação de *P. azurea* Cope, 1862 e descrição de uma nova espécie (Amphibia, Anura, Hylidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 64 (2): 159-179.
- CARDOSO, A. J. & HADDAD, C. F. B. 1984. Variabilidade acústica em diferentes populações e interações agressivas de *Hyla minuta* (Amphibia, Anura). *Ciênc. Cult.* 36 (8): 1393-1399.
- CARDOSO, A. J. 1986. *Utilização de recursos para a reprodução em comunidade de anuros no sudeste do Brasil*. Campinas, Instituto de Biologia, UNICAMP, 1986, 206f. Tese (Doutorado em Ecologia). Universidade Estadual de Campinas;1986.
- CASTELLANO, S. & GIACOMA, C. 1998. Stabilizing and directional female choice for male calls in the European green toad. *Anim. Behav.* 56: 275-287.
- CASTELLANO, S.; CUATTO, B.; RINELLA, R.; ROSSO, A. & GIACOMA, C. 2002. The advertisement call of the european treefrogs (*Hyla arborea*): A multilevel study of variation. *Ethology*. 108: 75-89.
- COLGAN, P. 1983. *Comparative Social Recognition*. Wiley, New York.
- DE LA RIVA, I.; MÁRQUEZ, R. & BOSCH, J. 1995. Advertisement calls of Eight Bolivian Hylids (Amphibia, Anura). *J. Herpetol.*, 29(1): 113-118.
- DOBZHANSKY, T. 1951. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York, 364pp.
- DUELLMAN, W. E.; TRUEB, L. 1986. *Biology of Amphibians*. New York: McGraw-Hill. p. 1-670.
- EMLEN, S. T. & ORING, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*. 197: 215-223.

- FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B.; GARCIA, P. C. A.; FROST, D. R.; CAMPBELL, J. A.; WHEELER, W. C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. (294):1-240.
- FALLS, J. B. 1982. Individual recognition by sound in birds. *In: Acoustic Communication in Birds*, vol. 2. KROODSMA, D. E. & MILLER, E. H., eds. Academic Press, New York, pp. 237-278.
- FRIEDL, T. W. P. 2006. Individual Male Calling Pattern and Male Mating Success in the European Treefrog (*Hyla arborea*): Is there Evidence for Directional or Stabilizing Selection on Male Calling Behaviour? *Ethology*. 112: 116–126.
- GERHARDT, H. C. & BEE, M. A. 2007. Amphibians Recognition and Localization of Acoustic Signals. pp: 113-146. *In: Hearing and Sound Communication in Amphibians*. NARINS, P. M.; FENG, A. S.; FAY, R. R. & POPPER, A. N. (Eds). Springer Handbook of Auditory Research. 363pp.
- GERHARDT, H. C. & MUDRY, K. M. 1980. Temperature effects on frequency preferences and mating call frequencies in the green treefrog (*Hyla cinerea*) (Anura: Hylidae). *J. Comp. Physiol.* 137: 1-6.
- GERHARDT, H. C. 1988. Acoustic properties used in call recognition by frogs and toads. *In: The Evolution of the Amphibian Auditory System*. (Ed.by B. Fritzsche, T. Hethington, M. Ryan, W. Wilczynski & W. Walkowiak). pp.455-483. New York: John Wiley.
- GERHARDT, H. C. 1994. The evolution of vocalizations in frogs and Toads. *Annual review of Ecological Systems*. 25: 293-324.
- GERHARDT, H. C. 1998. Acoustic signals of animals: Recording, field measurements, analysis and description. *In: Animal Acoustic Communication: Sound analysis and Research Methods*. HOPP, S. L.; OWREN, M. J. & EVANS, C. S. (Eds). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 421pp.
- GERHARDT, H. C.; TANNER, S. D.; CORRIGAN, C. M. & WALTON, H. C. 2000. Female preference functions based on call duration in the gray treefrog (*Hyla versicolor*). *Behav Ecol.* 11: 663–669.
- GERHARDT, H.C. 1991. Female choice in tree frogs: static and dynamic Acoustic criteria. *Anim. Behav.*, 42: 615-635.

- GIACOMA, C.; ZUGOLANO, C. & BEANI, L. 1997. The advertisement calls of the green toad (*Bufo viridis*): variability and role in mate choice. *Herpetologica* 53: 454-464.
- GIACOMA, C. & CASTELLANO, S. 2001. Advertisement call variation and speciation in the *Bufo viridis* complex. pp: 205-219. In: RYAN, M. J. (Eds.). *Anuran Communication*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- GIVEN, M. F. 1999. Frequency alternation of the advertisement call in the Carpenter Frog, *Rana virgatipes*. *Herpetologica* 55 (3): 304-307.
- GUIMARÃES, L. D. 2001. Ecologia reprodutiva de *Hyla raniceps* (Anura: Hylidae) na região de Pontalina, Sul do estado de Goiás. Dissertação (Mestrado em biologia, Ecologia). Instituto de Ciências Biológicas. Universidade Federal de Goiás. 78pp.
- GUIMARÃES, L. D.; LIMA, L. P.; JULIANO, R. F. & BASTOS, R. P. 2001. Vocalizações de espécies de anuros (Amphibia) no Brasil Central. *Bol. Mus. Nac., Zool.*, 474:1-14.
- HADDAD, C. F. B. 1995 Comunicação em anuros (Amphibia). *Anais de Etologia*. 13: 116-132. Pirassununga, SP, Brasil.
- HALL, J. C. 1994. Central processing of communication sounds in the anuran auditory system. *Amer. Zool.*, 34: 670-684.
- HALLOY, M. & ESPINHOSA, R. E. 2000. Territorial encounters and threat displays in the Neotropical frog *Phyllomedusa sauvagii* (Anura: Hylidae). *Herpetol. Nat. Hist.* 7 (2): 175-180.
- HAUSELBERGER, K. F. & ALFORD, R. A. 2005. Effects of season and weather on calling in the Australian microhylid frogs *Austrochaperina* and *robusta Cophixalus ornatus*. *Herpetologica*. 6 (4): 349-363.
- HOWARD, R. D. & YOUNG, J. R. 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. *Anim. Behav.* 55: 1165-1179.
- JUNGFER, K. H. & WEYGOLDT, P. 1994. The reproductive biology of the leaf frog *Phyllomedusa lemur* Boulenger, 1882, and a comparison with other members of the Phyllomedusinae (Anura: Hylidae). *Revue fr. Aquariol.* 21: (1-2): 57-64.
- KIRKPATRICK, M. 1987. Sexual selection by female choice in polygynous animals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 43-70.
- KIRKPATRICK, M. A.; RAND, S. & RYAN, M. J. 2006. Mate choice rules in animals. *Animal Behaviour*. 71: 1215-1225.

- LIMA, L. P. 2002. Biologia reprodutiva, vocalizações e comportamento agressivo em *Scinax* aff. *Nebulosus* (Amphibia, Anura, Hylidae). Mestrado em Biologia. Universidade Federal de Goiás. 103pp.
- MARTIN, P. & BATESON, P. 1986. *Measuring behaviour. An introductory guide*. Cambridge, Cambridge Univ. Press., 199 p.
- MARTIN, W. F. 1972. Evolution of vocalizations in the genus *Bufo*. In: Blair, W. F. (ed.). *Evolution in the genus Bufo*. P. 279-309. Austin, University of Texas Press
- MARTINS, M. & JIM, J. 2004. Advertisement call of *Hyla jimi* and *Hyla elianae* (Anura, Hylidae) in the Botucatu region, São Paulo, Brazil. *Braz. J. Biol.* 64 (3B): 645-654.
- MARTINS, M.; POMBAL, J. P. JR. & HADDAD, C. F. B. 1998. Escalated aggressive behavior ad facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. *Amphibia – Reptilia*. 19: 65-73.
- NARINS, P. M. & CAPRANICA, R. R. 1976. Sexual differences in the auditory of the tree frog *Eleuterodactylus coqui*. *Science*. 192: 378-380.
- NARINS, P. M. 1995. Frog communication. *Sci. Amer.*, 273: 62-67.
- OSEEN, K. L. & WASSERSUG, R. J. 2002. Environmental factors influencing calling in sympatric anurans. *Oecologia*. 133: 616-625.
- PASSMORE, N. I. 1981. The relevance of the specific mate recognition concept to anuran reproductive biology. *Mint. Zool Ital.*, N.S., supp. XV, 6: 93-108.
- RAND, A. S. 1985. Tradeoffs in the evolution of frog calls. Pgs of Indian Academy sciences. *Animal.Sciences*. 94 (6): 623-637.
- RITKE, M. E.; BABB, J. G. & RITKE, M. K. 1992. Temporal patterns of reproductive activity in the gray treefrog (*Hyla chrysocetes*). *Journal of Herpetology*. 26:107-111.
- ROBISSON, P.; AUBIN, T. & BREMOND, J. C. 1993. Individuality in the voice of the emperor penguin *Aptenodytes fosteri*: adaptation to a noisy environment. *Ethology*. 94: 279-290.
- ROITHMAIR, M. 1992. *Ethology*. 92: 331-343.
- ROSE, G. J. & BRENOWITZ, E. A. 1997. Plasticity of aggressive thresholds in *Hyla regilla*: discrete accomodation to encounter calls. *Anim. Behav*: 53: 353-361.
- RYAN, M. J. 1983. Sexual selection and communication in a Neotropical frog, *Physalaemus pustulosus*. *Evolution*. 37 (2): 261-272.
- RYAN, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran communication, pp. 637-677. In: *The Evolution of the Amphibian Auditory System*.

- B. Frittsch, T. Hethington, M. Ryan, W. Wilczynski & W. Walkowiak (Eds.). New York, John Wiley & Sons.
- RYAN, M. J. 1990. Sexual selection, sensory systems and sensory exploitation. *Oxf. Surv. Evol. Biol.* 7: 157-195.
- RYAN, M. J. 2001. *Anuran Communication*. Washington and London, Smithsonian Institution Press.
- SALTHER, S. N. & MERCHAM, J. S. 1973. Reproductive and courtship patterns. p. 309-521, *In*: Lofts, B. (ed.). *Physiology of the Amphibia*, vol. II, New York, Academic Press.
- SCHLEIDT, W. M. 1974. How 'fixed' is the the fixed action pattern? *Z. Tierpsychol.* 36: 184-121.
- SULLIVAN, B. K. 1992. Sexual selection and calling behavior in the American toad (*Bufo americanus*). *Copeia*. 1: 1-7.
- TEMELES, E.J. 1994. The role of neighbors in territorial systems: when are they 'dear enemies'? *Anim. Behav.* 47: 339-350.
- WAGNER, W. F., JR. 1992 Deceptive or honest signaling of fighting ability? A test of alternative hypothesis for the function of changes in call dominant frequency by cricket frogs. *Anim. Behav.* 44: 449-462.
- WELLS, K. D. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior, 433-454p. *In*: FRITZSCH, B.; RYAN, M. J.; WILCZYNSKI, W.; HETHERINGTON, T. E. & WALKOWIAK, W. (eds.). *The evolution of the amphibian auditory system*. New York: John wiley and Sons, 745pp.
- WELLS, K. D. 2001. The energetic of calling in frogs. *In*: *Anuran Communication*. Ryan, M. J. (Ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- WELLS, K. D.; TAIGEN, T. L. & O' BRIEN, J. A. 1996. The effect of temperature on calling energetics of the spring peeper (*Pseudacris crucifer*). *Amphibia-Reptilia*. 17: 149-158.
- WELLS, K.D. 1977a. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25: 666-693.
- WELLS, K.D. 1977b. The courtship of frogs. p. 233-262. *In*: *The reproductive biology of amphibians*. TAYLOR, D. H. & GUTTMAN, S. I. (Eds). New York, Plenum Publishing Corp.
- WILCZYNSKI, W.; RYAN, M. J. 1999. *Variation in animal communication systems*. *In*: FOSTER, S. A.; ENDLER, J. A. (Eds.). *Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms*. Oxford Univ. Press, 1999. p. 234-261.

- WOGEL, H. 2005. Comportamento social de *Dendropsophus bipunctatus* (Amphibia, Anura, Hylidae): organização do coro, seleção sexual e vocalização. Tese UFRJ/MN/ Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia).
- WOLLERMAN, L. 1999. Acoustic interference limits call detection in a Neotropical frog *Hyla ebraccata*. *Anim. Behav.* 36: 343-347.
- YDENBERG, R.C.; GIRALDEAU, L.A. & FALLS, J.B. 1988. Neighbors, strangers, and the asymmetric war of attrition. *Anim. Behav.* 36: 343-347.
- ZANK, C. 2005. Biologia reprodutiva de *Pseudis minutus* Günther, 1858 (Anura, Hylidae, Hylinae) na Reserva Biológica do Lami, Porto Alegre, Brasil. Dissertação de mestrado. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.
- ZAR, J. H. 1996. *Bioestatistical Analysis*. Englewood Cliffs, Prentice-Hall, 818p.