



## O ESPAÇO ACÚSTICO EM UMA TAXOCENOSE DE ANUROS (AMPHIBIA) DO SUDESTE DO BRASIL<sup>1</sup>

(Com 2 figuras)

JOSE P. POMBAL JR.<sup>2</sup>

**RESUMO.** Este estudo descreve o uso do espaço acústico pelas espécies de anuros em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, no Município de Ribeirão Branco, sul do Estado de São Paulo (aproximadamente 24°13'S, 48°46'W; cerca de 800m acima do nível do mar). O trabalho de campo foi conduzido entre janeiro e dezembro de 1993, totalizando 40 noites de observações. Sete visitas preliminares foram feitas antes deste período e quatro após dezembro de 1993. Observações naturalísticas geralmente eram iniciadas antes do ocaso e terminavam por volta das 24:00h–1:00h. Dezenove espécies de anuros foram encontradas na poça ou em suas margens e emitiam distintas vocalizações de anúncio, provavelmente suficientes para evitar a hibridação. *Phyllomedusa distincta* e *P. tetraploidea* foram as únicas espécies que apresentaram vocalização específica similar, bem como, horário de atividade, sítio de vocalização, período reprodutivo e modo reprodutivo semelhantes. Estes fatores resultaram em extensa hibridação entre as duas espécies. A frequência da vocalização de anúncio, a duração da nota e canto, e a estrutura física do canto permitem o reconhecimento específico.

**Palavras-chave:** Anura. Floresta Atlântica. Hibridação. Isolamento reprodutivo. Vocalização de anúncio.

**ABSTRACT:** Acoustic space in an anuran (Amphibia) assemblage from southeastern Brazil.

This study describes the acoustic space used by anuran species in a permanent pond at the Serra de Paranapiacaba, in the Municipality of Ribeirão Branco, South of the State São Paulo (approximately 24°13'S, 48°46'W; ca. 800m above sea level). Field work was carried out between January and December 1993, totaling 40 nights of observation. Seven preliminary visits were made before this period, and four additional ones after December 1993. Naturalistic observations usually began before sunset, and terminated around 24:00-1:00h. Nineteen anuran species were recorded in the pond or at its margins. The most species in the pond and margins presented distinct advertisement calls. Different advertisement calls were probably enough to avoid hybridization. *Phyllomedusa distincta* and *P. tetraploidea* were the only species presenting the same specific call and activity schedule, as well as calling site, season, and reproductive mode. These factors resulted extensive hybridization between these two species. The frequency of the advertisement call, the duration of the note and call, as the physical structure of the call, might provide species specific recognition.

**Key words:** Advertisement call. Amphibian. Atlantic Forest. Hybridization. Reproductive isolation.

### INTRODUÇÃO

A comunicação por sinais sonoros é de fundamental importância na biologia reprodutiva dos anuros, sendo provável que tenha surgido no início da história evolutiva do grupo, pois é de ocorrência quase geral entre as espécies (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Estudos detalhados têm mostrado que a comunicação sonora em anuros pode envolver diversos tipos de vocalizações, utilizados em variados contextos, como atração de fêmeas, territorialidade, encontros agonísticos e defesa (e.g., KLUGE, 1981; RYAN, 1985; MARTINS & HADDAD, 1988; MARTINS *et al.*, 1988; WOGEL *et al.*, 2004; GÖD *et al.*,

2007). Por outro lado, a comunicação por sinais visuais parece ser menos comum em anfíbios anuros, sendo relatada em poucas espécies (HÖDL & AMÉZQUITA, 2001). O canto de anúncio (sensu WELLS, 1977) é o sinal para o reconhecimento específico dos anuros; as fêmeas respondem positivamente às vocalizações dos machos de sua própria espécie, sendo indiferentes às vocalizações de outras espécies (revisões em DUELLMAN & TRUEB, 1986; GERHARDT & HUBER, 2002). Em anuros, o estudo dos sinais sonoros é de grande importância nos trabalhos que tratam de biologia reprodutiva e de comunidades, uma vez que a partilha do espaço acústico tem sido verificada, evitando interferência

<sup>1</sup> Submetido em 22 de agosto de 2008. Aceito em 30 de janeiro de 2009.

<sup>2</sup> Museu Nacional/UFRJ, Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Quinta da Boa Vista, 20940-040 Rio de Janeiro, RJ, Brasil. E-mail: pombal@acd.ufrj.br.

interespecífica na comunicação (HÖDL, 1977; LITTLEJOHN, 1977; CARDOSO & VIELLIARD, 1990; GARCIA-RUTLEDGE & NARINS, 2000).

Diversas espécies de anfíbios anuros vocalizando concomitantemente em um mesmo ambiente geram interferência acústica mútua entre os sinais (LITTLEJOHN & MARTIN, 1969). Segundo LITTLEJOHN (1977), dois níveis de interferência são possíveis: (1) intraespecífica - envolve competição por acasalamentos ou recursos que aumentem a probabilidade de acasalamentos e (2) interespecífica - que envolve os recursos da comunicação (e.g., competição por frequências, sítios de canto). LITTLEJOHN (1965), LITTLEJOHN & MARTIN (1966) (*apud* LITTLEJOHN & MARTIN, 1969) e LITTLEJOHN (1977) sugerem mecanismos pelos quais a interferência acústica é reduzida: (a) frequências diferentes ("frequency separation") - a utilização de diferentes faixas de frequência pelas diferentes espécies; (b) segregação espacial ("spatial separation") - sítios de canto espécie-específicos e compactos em diferentes partes do ambiente de reprodução, se os sítios de canto são dispersos, cada espécie ocupa sítios de canto característicos no ambiente de reprodução; (c) segregação temporal ("temporal separation") - indivíduos de duas espécies sincronizam suas vocalizações para evitar a sobreposição e; (d) diferentes padrões de códigos espécie-específicos. Além da interferência acústica entre as espécies de anuros que vocalizam sintopicamente, pode haver também interferência de sons produzidos por insetos (CARDOSO & VIELLIARD, 1990; PÁEZ *et al.*, 1993) ou mesmo ruídos da vegetação (WELLS & SCHWARTZ, 1982). ZIMMERMAN (1983) notou que, em geral, os anuros de áreas abertas apresentaram vocalizações com frequências mais altas. Entretanto, esta diferença não pôde ser atribuída ao tipo de ambientes ocupado, uma vez que os anuros de áreas abertas são geralmente menores que aqueles de ambiente florestais e a frequência é inversamente relacionada ao tamanho do indivíduo que a emite (BLAIR, 1964; DUELLMAN & PYLES, 1983; ZIMMERMAN, 1983; RYAN, 1985).

A ineficiência ou inexistência de partilha de recursos relacionados à reprodução pode resultar em hibridação entre espécies (HADDAD *et al.*, 1994; POMBAL, 1997). A hibridação interespecífica pode ser prejudicial a ambas as populações envolvidas, quando acarretar perdas de tempo, energia e gametas (HADDAD *et al.*, 1994).

O objetivo deste estudo foi determinar a partição do espaço acústico das espécies de anuros

associadas a uma poça permanente na parte sul da Serra de Paranapicaba, sul do Estado de São Paulo, sudeste do Brasil.

## MATERIAL E MÉTODOS

As observações aqui apresentadas foram tomadas durante um estudo amplo sobre comportamento reprodutivo em uma taxocenose de anfíbios anuros (POMBAL, 1997, 2007; MARTINS *et al.*, 1998; POMBAL & HADDAD, 2005).

O presente estudo foi realizado em uma poça permanente localizada na divisa dos municípios de Ribeirão Branco e Apiaí (aproximadamente 24°13'S, 48°46'W; cerca de 800m de altitude), Estado de São Paulo. O local de estudo está situado a aproximadamente 22km da região urbana de Ribeirão Branco, na estrada Ribeirão Branco - Apiaí. É uma área de transição entre a Serra do Mar e o planalto, representada pela região sul da Serra de Paranapicaba, parte interiorizada da Serra do Mar.

A poça permanente onde o estudo foi conduzido está descrita em POMBAL (1997). A coleta regular de dados foi realizada entre janeiro e dezembro de 1993, totalizando 40 noites de observação (18-21/I; 8-10/II; 20-22/III; 16-18/IV; 21-22/V; 19-20/VI; 12-13/VII; 21-22/VIII; 18-19/IX; 8-10, 29-31/X; 12-14, 26-28/XI; 21-25/XII). Sete visitas preliminares foram realizadas ao local de estudo (X/1985; XI e XII/1987; I/1988; I/1989; XII/1992 [duas visitas]) e quatro posteriores à coleta regular de dados (I, XI e XII/1994; II/1995). As observações naturalísticas foram iniciadas, em geral, pouco antes do pôr do sol até por volta da 24:00h ou 01:00h.

Para avaliar a ocupação do espaço acústico, as vocalizações dos machos foram gravadas em gravador de rolo UHER 4000 Report Monitor, com microfone da mesma marca, em velocidade de 19cm/s, ou com Nagra E com microfone Sennheiser ME 80. No momento das gravações foram tomadas as temperaturas do ar e da água. As vocalizações foram analisadas em computador Macintosh pelo programa MacRecord Sound System® 2.0.5. Para a análise das frequências geralmente foi utilizada a opção de 64 pontos do referido programa, o que equivale, aproximadamente, a um filtro de banda larga ("wide"); para a visualização da frequência dominante geralmente foi usada a opção de 1024 pontos. Embora a opção de 1024 pontos não indique necessariamente a frequência dominante, a inspeção visual dos sonogramas com 64 pontos geralmente corresponde ao esperado pela frequência

dominante. A maioria das caracterizações das vocalizações é baseada em apenas um indivíduo.

Os espécimes-testemunho e as fitas com as vocalizações estão depositadas nas coleções de anfíbios e gravações de anuros do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo (CFBH).

Neste estudo são brevemente descritas as vocalizações de anúncio (“advertisement call” de WELLS, 1977) das espécies que vocalizaram na poça estudada e suas margens, durante o período de coleta regular de dados. Embora diversas espécies tenham emitido outras vocalizações além do canto de anúncio (canto de libertação, grito de agonia, canto territorial; “release call”, “distress call”, “territorial call”; veja DUELLMAN & TRUEB, 1986), estes não serão descritos, mas apenas mencionados quando for pertinente. Vocalização e canto são aqui usados como sinônimos.

## RESULTADOS

### *Rhinella ornata* (Spix, 1824)

O canto de anúncio desta espécie é composto por uma série de notas aparentemente multipulsionadas. A duração total é muito variável; em três cantos foi de 3,21; 3,92 e 6,25s, este último com 88 notas. A duração de cada nota varia de 20 a 50ms ( $x = 36,0$ ;  $DP = 8,2$ ;  $n = 15$ ) e o intervalo entre as notas varia de 30 a 50ms ( $x = 36,4$ ;  $DP = 6,3$ ;  $n = 14$ ). A frequência está entre 0,8 e 1,8 kHz e a frequência dominante entre 1,2 e 1,4 kHz.

### *Rhinella icterica* (Spix, 1824)

Nesta espécie o canto de anúncio também é aparentemente multipulsionado, sendo que a única vocalização completa gravada teve duração de 6,69s. A duração das notas varia de 30 a 40ms ( $x = 35,4$ ;  $DP = 5,0$ ;  $n = 31$ ) e o intervalo entre as notas varia de 50 a 58ms ( $x = 53,8$ ;  $DP = 4,2$ ;  $n = 15$ ). A frequência ocupa faixa entre 0,4 e 0,9 kHz. A frequência dominante ocupa faixa entre 0,5 e 0,6 kHz.

### *Hypsiboas bischoffi* (Boulenger, 1887)

Esta espécie apresenta dois tipos básicos de vocalização. O tipo A, provavelmente com a função de atração de fêmeas, é composto por uma ou duas notas multipulsionadas; com duração variando de 50 a 100ms ( $x = 73,3$ ;  $DP = 13,1$ ;  $n = 21$ ). A frequência ocupa faixa entre 1,1 e 2,5 kHz, aproximadamente, enquanto a frequência dominante está entre 1,4 e

2,1 kHz; são emitidas entre três e 24 notas por minuto ( $x = 12,6$ ;  $DP = 8,68$ ;  $n = 5$ ). A vocalização do tipo B, com provável função territorial, emitida principalmente quando a densidade de machos é alta, é composta por uma série de pulsos. A nota do tipo B tem duração de 1,26s com 21 pulsos. A frequência está entre 1,1 e 2,4 kHz, e a frequência dominante está entre 1,7 e 2,0 kHz.

### *Hypsiboas faber* (Wied-Neuwied, 1821)

Esta espécie apresenta diversos tipos de cantos (MARTINS & HADDAD, 1988; MARTINS *et al.*, 1998). O canto de anúncio é composto por notas com duração variando entre 60 e 130ms ( $x = 77,9$ ;  $DP = 31,2$ ;  $n = 24$ ). No início da atividade de vocalização, as notas apresentam duração mais longa, variando de 150 a 310ms ( $n = 3$ ), o que MARTINS *et al.* (1998) chamaram de canto de início, por ser imitado por indivíduos em início da atividade de vocalização, ou após pausas desta atividade. A frequência é modulada e está localizada aproximadamente entre 0,1 e 6,0 kHz (provavelmente a gravação utilizada para análise esteja um pouco saturada), ao passo que a frequência dominante está entre 0,3 e 3,3 kHz. O ritmo de emissão varia entre 82 e 134 notas por minuto ( $x = 105,9$ ;  $DP = 17,43$ ;  $n = 10$ ). Machos podem vocalizar em antifonia.

### *Hypsiboas prasinus* (Burmeister, 1856)

O canto de anúncio desta espécie é composto por várias notas multipulsionadas ( $x = 4,43$ ;  $DP = 0,79$ ;  $n = 7$ ; amplitude 3 a 5). A duração do canto varia de 290 a 350ms ( $x = 312,8$ ;  $DP = 50,0$ ;  $n = 7$ ) e a duração das notas varia de 20 a 90 ms ( $x = 46,9$ ;  $DP = 20,6$ ;  $n = 36$ ), sendo que as últimas notas do canto são mais longas. O intervalo entre as notas varia de 30 a 50ms ( $x = 42,0$ ;  $DP = 11,9$ ;  $n = 25$ ). A frequência ocupa faixa de aproximadamente 0,9 a 2,3 kHz, enquanto a frequência dominante, aproximadamente de 1,2 a 1,9 kHz. Foi ouvido um segundo tipo de nota, com provável função territorial, geralmente sucedendo o canto de anúncio ou quando dois indivíduos próximos vocalizavam.

### *Dendropsophus microps* (Peters, 1872)

A vocalização de anúncio desta espécie é composta por uma série de notas (17-19;  $n = 3$ ), aparentemente multipulsionadas. A duração do canto varia de 350 a 520ms ( $x = 446,0$ ;  $DP = 57,0$ ;  $n = 8$ ), enquanto a duração das notas varia de 5 a 36ms, sendo o intervalo entre as notas de 19 a 37ms. A frequência ocupa faixa entre 4,0 a 6,0 kHz,

enquanto a frequência dominante entre 4,6 a 5,0 kHz. Em uma única medida do ritmo de emissão de canto houve 37 cantos em um minuto.

*Dendropsophus minutus* (Peters, 1872)

A vocalização de anúncio desta espécie apresenta três tipos de notas, que podem ser chamados de A, B e C (CARDOSO & HADDAD, 1984). No local de estudo, a nota do tipo A foi relativamente pouco frequente e as notas dos tipos B e C as mais comuns. A única nota gravada do tipo A apresenta 190ms de duração, é multipulsionada e a frequência está localizada, aproximadamente, entre 2,0 e 6,0 kHz. A frequência dominante apresenta duas faixas (fundamental e um harmônico), a primeira está entre 2,2 e 2,8 kHz, ao passo que a segunda entre 4,0 e 5,5 kHz. A nota B é modulada, não multipulsionada e apresenta estrutura harmônica. A frequência fundamental está localizada entre 2,0 e 2,2 kHz, ao passo que o segundo harmônico está entre 4,0 e 4,5 kHz. A frequência dominante da nota B (= H<sub>2</sub>) é de 4,1 kHz e sua duração é de 60ms (n= 6). A nota C, como a nota A, apresenta estrutura multipulsionada e sua frequência também apresenta estrutura harmônica. A fundamental está entre 2,0 e 2,7 kHz e o segundo harmônico entre 4,0 e 5,0 kHz. A frequência dominante da nota C está em duas faixas, aproximadamente em 2,3 e 4,4 kHz e sua duração varia de 50 a 80ms (x= 62,2; DP= 8,3; n = 8); também foi observada uma nota C longa, com duração variando de 130 a 170ms (x= 142, DP= 13,8, n = 7). O ritmo de emissão de notas em *D. minutus* variou de 6 a 63 notas/minuto (x = 39,0; DP = 15,81; n = 18). Frequentemente foram ouvidas vocalizações de luta entre machos (veja CARDOSO & HADDAD, 1984).

*Phyllomedusa distincta* B.Lutz, 1950

As vocalizações de anúncio apresentam de 5,13 a 9,67 pulsos em média (x = 7,42; DP = 1,45; n = 7 machos), geralmente agrupados aos pares. A duração do canto varia conforme o número de pulsos (HADDAD *et al.*, 1994). A duração, em duas medidas, foi 150 e 270ms. A frequência ocupa faixa entre 0,7 e 2,5 kHz, enquanto que a frequência dominante ocupa faixa entre 0,9 e 1,4 kHz. Vocalizações de interações também foram observadas, semelhantes às descritas por POMBAL & HADDAD (1992) para *P. tetraploidea*.

*Phyllomedusa tetraploidea* Pombal & Haddad, 1992

As vocalizações de anúncio apresentam de 7 a 14,83 pulsos em média (x= 10,53; DP = 2,96; n = 7 machos),

geralmente agrupados aos pares. A duração do canto varia conforme o número de pulsos do canto (HADDAD *et al.*, 1994). A duração do canto em cinco medidas variou entre 240 a 300ms. A frequência ocupa faixa entre 0,7 e 2,5 kHz, ao passo que a frequência dominante ocupa faixa entre 0,9 e 1,4 kHz. Vocalizações de interação também foram observadas (veja descrição em POMBAL & HADDAD, 1992).

*Phyllomedusa distincta* x *P. tetraploidea*

Embora não seja uma espécie, os híbridos triplóides (para detalhes veja HADDAD *et al.*, 1994), originados a partir das duas espécies anteriores de *Phyllomedusa* foram comuns na poça estudada. A vocalização de anúncio é muito similar à das espécies parentais, apresentando de 7,33 a 12,88 pulsos, em média (x = 9,53; DP = 1,39; n = 15 machos). A duração do canto varia conforme o número de pulsos (HADDAD *et al.*, 1994). A duração do canto em quatro medidas variou de 110 a 440ms. As frequências são idênticas às das espécies parentais. Vocalizações de interação entre os híbridos também foram observadas no presente estudo.

*Scinax fuscomarginatus* (A. Lutz, 1925)

O canto é composto por notas multipulsionadas, emitidas espaçadamente. A duração das notas varia de 0,63 a 0,76s (x = 0,69; DP = 0,05; n = 5). O número de pulsos por nota varia de 85 a 104 (x = 92,8; DP = 6,94; n = 5), estando a frequência entre 3,3 e 5,0 kHz. A frequência dominante ocupa faixa entre 4,1 e 4,6 kHz. Em uma única medida, o ritmo de emissão foi de 14 notas por minuto.

*Scinax perereca* Pombal, Haddad & Kasahara, 1995

As notas do canto de anúncio são multipulsionadas, apresentando duração variando entre 0,28 e 0,37s (x = 0,34; DP = 0,03; n = 10) e o número de pulsos por nota varia de 19 a 26 (x = 23,2; DP = 2,04; n = 10). O intervalo entre as notas varia de 0,71 a 1,60s (x = 1,17; DP = 0,33; n = 9). A frequência está entre aproximadamente 1,1 e 4,0 kHz, ao passo que a frequência dominante entre aproximadamente 1,3 e 1,5 kHz. O ritmo de emissão varia de 18 a 50 notas por minuto (x = 32,06; DP = 9,87; n = 18). Machos desta espécie podem vocalizar em antifonia. Vocalizações territoriais são descritas em POMBAL *et al.* (1995).

*Scinax rizibilis* (Bokermann, 1964)

A vocalização desta espécie é constituída por notas agrupadas, mas notas isoladas podem anteceder-las.

Em cada canto, o número de notas agrupadas varia de 7 a 23 ( $x = 12,39$ ;  $DP = 3,91$ ;  $n = 33$ ) e a duração total do canto varia de 0,74 a 2,95s ( $x = 1,79$ ;  $DP = 0,58$ ;  $n = 33$ ). Cada nota multipulsionada do agrupamento possui de 15 a 72 pulsos ( $x = 41,05$ ;  $DP = 12,66$ ;  $n = 99$ ), com duração entre 0,05 e 0,17s ( $x = 0,09$ ;  $DP = 0,02$ ;  $n = 99$ ). A frequência ocupa faixa de 2,0 a 5,5 kHz, enquanto a frequência dominante 2,8 a 4,0 kHz. As vocalizações desta mesma população foram descritas em detalhes por BASTOS & HADDAD (2002).

*Sphaenorhynchus caramaschii* Toledo, Garcia, Lingnau & Haddad, 2007

Há dois tipos de notas no canto de anúncio desta espécie, ambas multipulsionadas. A nota do tipo A apresenta maior duração e os pulsos são mais espaçados em relação às notas do tipo B. As notas do tipo A são emitidas esporadicamente, sua duração varia de 50 a 80ms ( $x = 59,2$ ;  $DP = 10,3$ ;  $n = 13$ ) e o número de pulsos varia de 5 a 9 ( $x = 5,85$ ;  $DP = 1,07$ ;  $n = 13$ ). As notas do tipo B são regularmente espaçadas, sua duração varia entre 20 e 30ms ( $x = 21,7$ ;  $DP = 3,15$ ;  $n = 28$ ) e o espaçamento varia de 0,15 a 1,43 s ( $x = 0,32$ ;  $DP = 0,25$ ;  $n = 35$ ). A frequência ocupa faixa entre 2,5 a 3,7 kHz aproximadamente, ao passo que a frequência dominante 2,8 a 3,1 kHz. O ritmo de emissão em três medidas foi de 39, 35 e 22 notas por minuto.

*Leptodactylus marmoratus* (Steindachner, 1867)

O canto desta espécie (= 1 nota) apresenta modulação ascendente. A duração das notas varia de 40 a 70ms ( $x = 55,0$ ;  $DP = 13,1$ ;  $n = 12$ ), sendo que o intervalo entre as notas varia de 0,82 a 1,12s ( $x = 0,99$ ;  $DP = 0,11$ ;  $n = 7$ ). A frequência ocupa faixa de 4,1 a 5,8 kHz aproximadamente e a frequência dominante, por sua vez, está entre 4,5 e 5,2 kHz. O ritmo de emissão varia de 28 a 48 notas por minuto ( $x = 40,29$ ;  $DP = 7,25$ ;  $n = 7$ ). Esta espécie pode vocalizar em antifonia.

*Ischnocnema guentheri* (Steindachner, 1864)

O canto de anúncio desta população é composto por uma série de pulsos que aumentam de intensidade ao longo do canto. O intervalo entre os pulsos diminui ao longo do canto, sendo a duração dos pulsos menor que 4ms (a resolução do aparelho de análise não permite uma medida exata). A duração do canto varia de 9,36 a 13,0s ( $x = 10,40$ ;  $DP = 1,76$ ;  $n = 4$ ). A frequência ocupa faixa entre 1,5 a 4,8 kHz, enquanto a frequência dominante é de 2,6 kHz.

*Leptodactylus cf. ocellatus* (Linnaeus, 1758)

A vocalização desta espécie é composta por uma nota multipulsionada e sua duração varia de 180 a 350ms ( $x = 243,68$ ;  $DP = 41,12$ ;  $n = 19$ ). A frequência ocupa aproximadamente faixa entre 0,1 e 0,7 kHz, ao passo que a frequência dominante 0,2 a 0,5 kHz.

*Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826

A vocalização de anúncio é composta por notas com duração de 290 a 410ms ( $x = 315,2$ ;  $DP = 22,4$ ;  $n = 40$ ) regularmente espaçadas. Quando há dois indivíduos próximos, a vocalização em antifonia é bastante conspícua. A frequência ocupa faixa de 0,3 a 1,8 kHz aproximadamente, com modulação descendente e estrutura harmônica. A frequência dominante está entre 0,4 e 1,1 kHz; o ritmo de emissão variou entre 50 a 141 notas por minuto ( $x = 68,36$ ;  $DP = 23,83$ ;  $n = 14$ ). Em algumas ocasiões foi observado um segundo tipo de vocalização, aparentemente com notas mais longas. Este tipo de vocalização foi emitido quando dois machos estavam muito próximos, às vezes em contato físico.

*Physalaemus olfersii* (Lichtenstein & Martens, 1856)

O canto de anúncio desta espécie é composto por notas com modulação evidente no seu primeiro e último terços. A duração varia entre 1,97 e 3,43s ( $x = 3,04$ ;  $DP = 0,51$ ;  $n = 7$ ) e o intervalo entre as notas varia entre 1,13 a 1,93s ( $x = 1,54$ ;  $DP = 0,30$ ;  $n = 6$ ). A frequência ocupa faixa entre 1,4 a 2,5 kHz, aproximadamente. A frequência dominante também ocupa a faixa entre 1,4 e 2,5 kHz.

*Proceratophrys boiei* (Wied-Neuwied, 1824)

A vocalização desta espécie é composta de uma nota multipulsionada e seus harmônicos. A duração da nota varia de 0,73 a 1,10s ( $x = 0,95$ ;  $DP = 0,14$ ;  $n = 6$ ) e o número de pulsos em três notas analisadas é 48, 56 e 59. A frequência ocupa faixa entre 0,5 e 6,0 kHz (talvez a gravação utilizada esteja um pouco saturada). A frequência dominante está em duas faixas: entre 0,6 e 1,1 kHz e entre 2,2 e 2,5 kHz. O ritmo de emissão de notas varia de 24 a 34 notas por minuto ( $x = 30$ ;  $DP = 3,83$ ;  $n = 8$ ). Machos desta espécie podem vocalizar em antifonia.

ESPAÇO ACÚSTICO

A partir das descrições acima é possível observar como ocorre a ocupação do espaço acústico.

As vocalizações de anúncio (que correspondem ao som com a informação específica) foram analisadas quanto à frequência, frequência dominante, duração do canto, duração das notas (muitas vezes é a mesma que a duração do canto) e, algumas vezes, o ritmo de emissão do canto. A intensidade do som e o ritmo das notas ou pulsos não foram analisados no presente estudo.

Embora tenham sido feitas poucas medições, em sua maioria na mesma noite, o ritmo de emissão do canto é muito variável e apresenta grande sobreposição entre as espécies. No presente estudo, somente *Hypsiboas faber* não apresentou sobreposição, quanto a esse parâmetro do canto, com as demais espécies analisadas.

A frequência dominante, por apresentar menor amplitude e, principalmente, por ser a parte onde está a maior intensidade do som, talvez seja mais apropriada para as comparações das vocalizações de anúncio. Se apenas a frequência é considerada, há grande sobreposição entre as espécies que vocalizaram na poça estudada (Fig. 1). Mesmo quanto à frequência dominante, várias espécies podem apresentar sobreposição (*Proceratophrys boiei* – *Physalaemus cuvieri* – *Hypsiboas faber* – *Rhinella icterica*; *Hypsiboas bischoffi* – *H. faber* – *H. prasinus*; *Hypsiboas bischoffi* – *Phyllomedusa* spp. – *Scinax perereca* – *Physalaemus olfersii* – *R. ornata*; *Leptodactylus marmoratus* – *Dendropsophys microps* – *D. minutus* – *S. fuscomarginatus*).

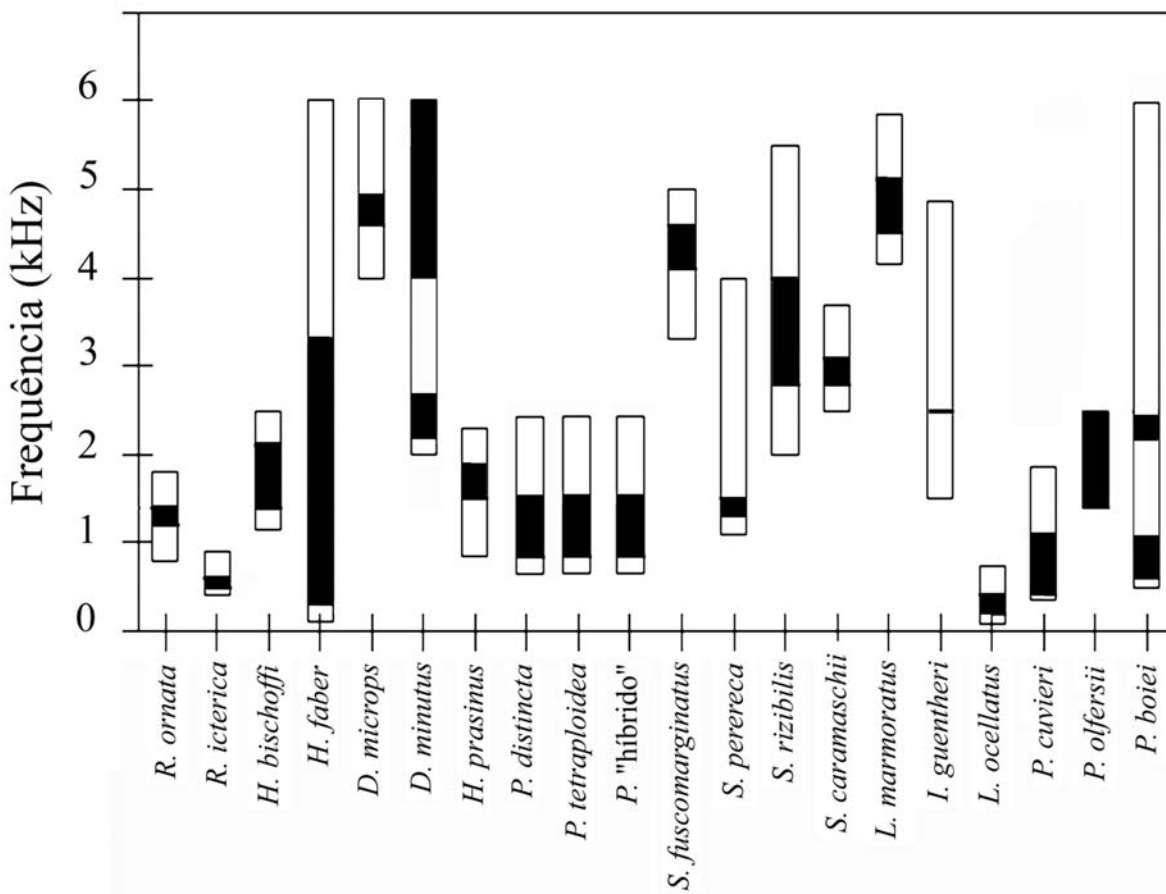


Fig. 1- Frequências totais e frequências dominantes (em preto) das diferentes espécies de anuros que vocalizaram na poça estudada e em suas margens na Fazendinha São Luís, Ribeirão Branco, São Paulo.

A duração das notas ou dos pulsos é relativamente constante, mas várias espécies apresentam sobreposição quanto a esse parâmetro (veja Fig. 2). Aqui, para a comparação dos sons, foi considerada a menor unidade temporal emitida isoladamente pelas diferentes espécies, ou seja, em algumas espécies foi utilizada a duração das notas (e.g., *Rhinella* spp., *Hypsiboas bischoffi*, *Scinax perereca*, *Physalaemus* spp.), ao passo que em outras a duração do canto de anúncio completo (*Hypsiboas prasinus* e *Phyllomedusa* spp.) ou mesmo a duração dos pulsos (*Ischnocnema guentheri*).

Na figura 2 são apresentadas, esquematicamente, as frequências dominantes contra a menor unidade temporal emitida, das espécies que vocalizaram na poça e em suas margens durante a coleta regular de dados. É possível notar que, de maneira geral, quando

são utilizados os parâmetros duração da nota e frequência dominante há pouca sobreposição do espaço acústico. Algumas espécies apresentaram sobreposição parcial ou total: *Hypsiboas faber* apresenta sobreposição com *H. bischoffi*, *S. rizibilis* e *S. caramaschii*; *Hypsiboas prasinus* apresenta alguma sobreposição com as espécies de *Phyllomedusa*; *Scinax perereca* está totalmente sobreposta com as espécies de *Phyllomedusa*. Todavia, levando em conta a frequência total, *Scinax perereca* apresenta larga faixa de frequência sem sobreposição com as espécies de *Phyllomedusa* (Fig. 1). *Phyllomedusa distincta*, *P. tetraploidea* e seu híbrido apresentam sobreposição completa nos parâmetros acústicos; o que induziu a formação de casais heteroespecíficos com a produção de híbridos viáveis que também competiam por acasalamentos com as espécies parentais.

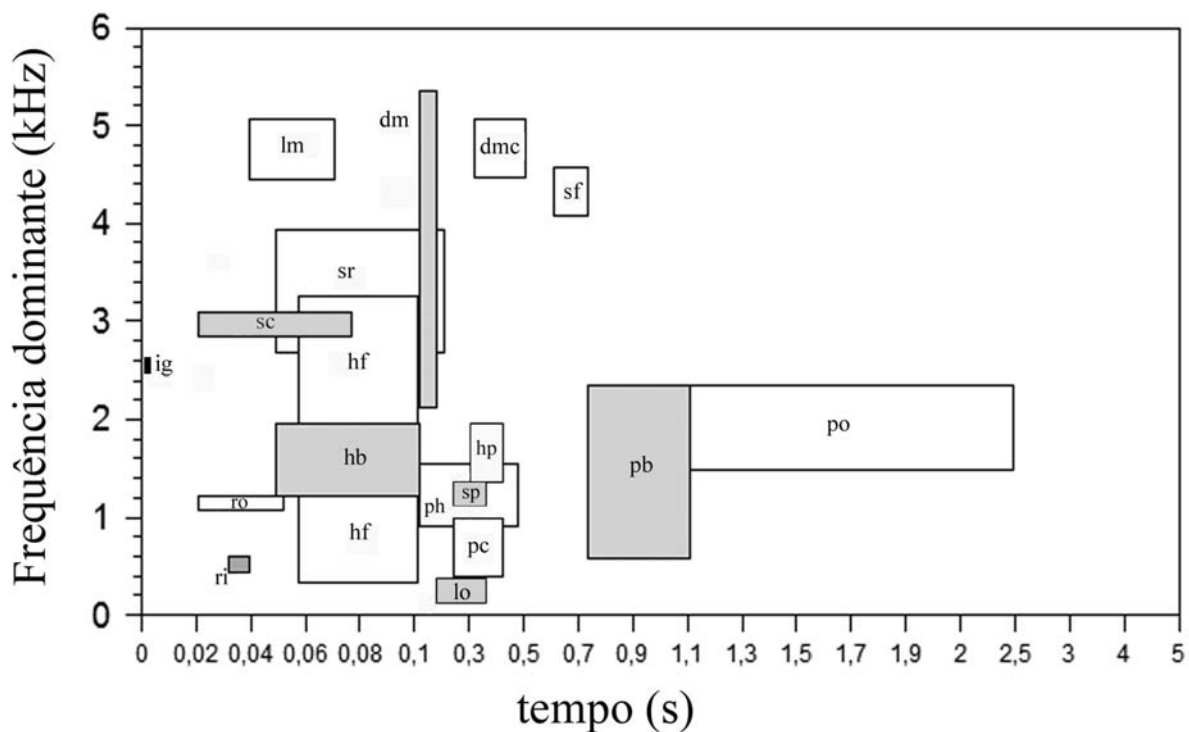


Fig.2- Representação esquemática da frequência dominante contra o tempo (duração da menor unidade da vocalização emitida isoladamente) das diferentes espécies de anuros que vocalizaram em uma poça permanente e suas margens, na Fazendinha São Luís, Ribeirão Branco, São Paulo. Dm, *Dendropsophus minutus*; dmc, *D. microps*; hb, *Hypsiboas bischoffi*; hf, *H. faber*; hp, *H. prasinus*; ig, *Ischnocnema guentheri*; lm, *Leptodactylus marmoratus*; lo, *L. cf. ocellatus*; ph, *Phyllomedusa distincta*, *P. tetraploidea* e *P. distincta* X *P. tetraploidea*; pc, *Physalaemus cuvieri*; po, *P. olfersii*; pb, *Proceratophrys boiei*; ri, *Rhinella icterica*; ro, *R. ornata*; sf, *Scinax fuscomarginatus*; sp, *S. perereca*; sr, *S. rizibilis*; sc, *Sphaenorhynchus caramaschii*.

## DISCUSSÃO

Embora o número de indivíduos gravados e analisados seja pequeno, as frequências da vocalização são consideradas como pouco variáveis (GERHARDT & HUBER, 2002). No presente estudo, como representação do espaço acústico, foi utilizada a duração da menor unidade emitida isoladamente (que, dependendo da espécie, pode ser uma nota ou o próprio canto) contra a frequência dominante, visto que o ritmo de emissão do canto é muito variável intraespecificamente (e.g., BASTOS & HADDAD, 1995). Deste modo, usando-se apenas dois parâmetros do som do canto de anúncio, a sobreposição entre as espécies foi pequena (veja também WOLLERMAN & WILEY, 2002). A diminuição na duração do sinal acústico reduz a possibilidade de sobreposição acústica (CARDOSO & VIELLIARD, 1990), mas não a evita, principalmente em grandes agregados reprodutivos. Ainda assim a frequência (no caso frequência dominante) é um parâmetro passível de sobreposição e interferência interespecífica e, de maneira geral, na taxocenose estudada não foi encontrada uma segregação de frequências ou canais de frequências. Algumas espécies não apresentaram sobreposição quanto à frequência dominante, ao passo que outras estiveram parcialmente ou completamente sobrepostas. Quanto às vocalizações, pode-se formar grupos, levando-se em conta a sobreposição das frequências dominantes:

(a) *Leptodactylus marmoratus*, *Dendropsophus microps*, *D. minutus* e *Scinax fuscomarginatus*. *Scinax fuscomarginatus* e *L. marmoratus* vocalizaram durante o crepúsculo e começo da noite, mas em micro-ambientes distintos (POMBAL, 1997). Embora *D. minutus* apresente sobreposição quanto à frequência dominante, microambiente e turno de vocalização com *S. fuscomarginatus*, esta última foi pouco frequente na poça estudada (POMBAL, 1997). *Dendropsophus microps* e *L. marmoratus* vocalizaram em locais próximos (embora a primeira sobre a vegetação e a segunda junto ao solo), mas os picos de atividade de vocalização ocorreram em horários distintos (POMBAL, 1997).

(b) *Hypsiboas faber*, *Physalaemus cuvieri*, *Proceratophrys boiei* e *Rhinella icterica*. *Proceratophrys boiei* ocupa microambiente diferente daquele ocupado por *P. cuvieri* e *H. faber* (POMBAL, 1997).

(c) *Hypsiboas faber*, *H. bischoffi* e *H. prasinus*. Estas espécies apresentaram sobreposição quanto aos microambientes, turno e temporada de vocalização, embora *H. faber* seja pouco frequente nos mesmos microambientes das outras duas espécies.

(d) *Hypsiboas bischoffi*, *Phyllomedusa* spp., *S. perereca*, *P. olfersii* e *R. ornata*. Apenas *P. olfersii* não está sobreposto, quanto ao microambiente, com as outras espécies.

Esses agrupamentos mostram que, mesmo levando-se em conta os diferentes microambientes disponíveis como sítios de canto, ainda assim pode ocorrer alguma sobreposição nos parâmetros das vocalizações entre diferentes espécies. É muito difícil saber até que ponto essa sobreposição é significativa. De qualquer forma, caso a sobreposição acústica seja importante a ponto de interferir no sinal específico, pode haver duas forças antagônicas agindo sobre as vocalizações de anúncio: (a) uma pressão contra a sobreposição de frequências e sítios de canto, de modo a diminuir possíveis interferências; e (b) uma força contra a modificação das vocalizações de anúncio, visto que este é um sinal de reconhecimento específico (veja PASSMORE, 1981).

DUELLMAN & PYLES (1983), estudando três comunidades de hílideos neotropicais, indicaram que o padrão acústico entre as comunidades é semelhante; vocalizações de espécies alopátricas aparentadas são mais semelhantes que as vocalizações de espécies simpátricas aparentadas; espécies simpátricas aparentadas têm cantos similares quando não são sintópicas e/ou sincrônicas. Vale lembrar que, devido ao limitado repertório vocal dos anuros, convergências são esperadas (DUELLMAN & TRUEB, 1986). Além disso, é esperado que espécies aparentadas, em comunidades distintas apresentem cantos semelhantes (veja MÁRQUEZ *et al.*, 1993). É interessante notar, entretanto, que espécies aparentadas com vocalizações semelhantes não sejam sincronopátricas (DUELLMAN & PYLES, 1983).

Em diferentes localidades há diferentes pressões devido aos diferentes sons ambientais (e.g., diferentes tipos de vegetação ou diferentes espécies animais em sintopia que produzem som). Devido a isso, espécies que ocupam larga área de distribuição e, ainda assim, não apresentam variação no canto de anúncio, indicam que os variados tipos de canto não podem ser explicados apenas por pressões acústicas. Entretanto, um bom exemplo de pressão ambiental modelando a vocalização de anúncio são as espécies do gênero *Hylodes* e *Crossodactylus* (Hylodidae). Neste caso, a maior intensidade do som está no terceiro harmônico, acima do ruído de fundo provocado pelos riachos encachoeirados, onde estas rãs se reproduzem (BASTOS & POMBAL, 1995; VIELLIARD & CARDOSO, 2001).



Em uma ocasião, durante o presente estudo, foram observadas três fêmeas ovadas de *Rhinella ornata* nas bordas da poça, em noite em que não havia machos coespecíficos em atividade de vocalização. Da mesma forma, na região de Campinas, São Paulo, foi observada, em uma noite onde não havia machos coespecíficos em atividade de vocalização, uma fêmea ovada de *Scinax hiemalis* (Haddad & Pombal, 1987) (Haddad & Pombal, dados inéditos). Situação similar foi observada na Serra do Japi, onde fêmeas ovadas de *Hypsiboas bischoffi* e *Physalaemus cuvieri* compareceram aos sítios de reprodução em noites em que os respectivos machos não estiveram presentes (C.F.B. Haddad, comum. pess.). Esses eventos podem indicar que, ao menos para essas espécies, a vocalização de anúncio não tenha função de atração de fêmeas a grandes distâncias. As fêmeas ovadas compareceriam aos ambientes propícios para reprodução através de características do ambiente (MARTOF & THOMPSON, 1958), ou atraídas pelo ruído causado por um coro de diversas espécies. Quando junto ao coro, as fêmeas seriam guiadas pelas vocalizações coespecíficas e sítios de canto. Desta forma, as informações específicas não precisariam ser levadas a grandes distâncias, o que diminuiria a importância da vegetação como modeladora das características físicas do som (veja acima).

LOFTUS-HILLS (1971 *apud* LITTLEHOHN, 1977) cita três possibilidades para a diversificação entre as faixas de frequência nos sinais acústicos: (a) frequências têm informações da identidade específica e as diferenças foram selecionadas neste contexto; (b) diferenças nas frequências minimizariam a interferência entre espécies que vocalizam em um mesmo ambiente; (c) diferenças de frequência resultariam de fatores indiretos, como tamanho do corpo. Pelo que foi discutido aqui, é possível que uma forte pressão, talvez a maior, para as diferentes faixas de frequência, aliadas a outros parâmetros do som, seja a de criar um eficiente sinal acústico para o reconhecimento específico. Esta sugestão pode ser apoiada pelas observações de deslocamento de caracteres em vocalizações de espécies aparentadas e simpátricas (e.g., LITTLEJOHN, 1965; FOUQUETTE, 1975; LOFTUS-HILLS & LITTLEJOHN, 1992). Todavia, a vocalização de anúncio deve ser conservativa porque é um sinal de reconhecimento específico, que deve ter importância na manutenção do isolamento reprodutivo pré-zigótico, evitando-se erros nas formações dos casais.

As duas espécies de *Phyllomedusa* presentes no local de estudo, *P. distincta* e *P. tetraploidea* foram as únicas espécies com completa sobreposição nos parâmetros

do canto com a consequente formação de casais heteroespecíficos produzindo prole viável. Estes híbridos também competiam por acasalamentos com as espécies parentais (HADDAD *et al.*, 1994). Desta forma, as únicas espécies que apresentaram completa sobreposição na temporada reprodutiva, na ocupação dos sítios de vocalização (POMBAL, 1997), mesmo modo reprodutivo (POMBAL & HADDAD, 2005) e nos parâmetros dos sons das vocalizações (HADDAD *et al.*, 1994; este estudo), apresentaram extensa hibridação. Assim, fica evidenciada a importância desses parâmetros comportamentais, principalmente da vocalização, no isolamento reprodutivo das espécies de anuros.

#### AGRADECIMENTOS

A Célio F.B. Haddad (UNESP), pelo apoio, sugestões e leitura crítica de uma versão anterior do manuscrito; Rogério P. Bastos (UFG), pelo apoio e inúmeras discussões em diversas fases deste estudo; Ulisses Caramaschi (Museu Nacional/UFRJ), Márcio Martins (USP), Carlos F.D. Rocha (UERJ), Ivan Sazima (UNICAMP) e Jacques Vielliard (UNICAMP, *in memoriam*), pela leitura de uma versão preliminar; Nilson e Newton Mathedi, pelo apoio na Fazendinha São Luís. A Célio F.B. Haddad, Rogério P. Bastos, Ellen C.P. Pombal (Instituto de Tecnologia ORT), Otávio C. Oliveira (UNICAMP), Flávio A. Baldissera Jr. (FMU), Pela ajuda nos trabalhos de campo. Ao CNPq, FAPERJ e FAPESP, pelos apoios financeiros.

#### REFERÊNCIAS

- BASTOS, R.P. & HADDAD, C.F.B. 1995. Vocalizações e interações acústicas de *Hyla elegans* (Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva. **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**(1):97-104.
- BASTOS, R.P. & POMBAL JR., J.P. 1995. New species of *Crossodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Atlantic rain forest of southeastern Brazil. **Copeia**, **1995**(2):436-439.
- BLAIR, W.F., 1964. Isolating mechanisms and interspecies interactions in anuran amphibians. **Quarterly Review of Biology**, **39**:334-344.
- CARDOSO, A.J. & HADDAD, C.F.B., 1984. Variabilidade acústica em diferentes populações e interações agressivas de *Hyla minuta* (Amphibia, Anura). **Ciência e Cultura**, **36**(8):1393-1399.
- CARDOSO, A.J. & VIELLIARD, J., 1990. Vocalização de anfíbios anuros de um ambiente aberto, em Cruzeiro do Sul, estado do Acre. **Revista Brasileira de Biologia**, **50**(1):229-242.

- DUELLMAN, W.E. & PYLES, R.A., 1983. Acoustic resource partitioning in anuran communities. **Copeia**, **1983**(3):639-649.
- DUELLMAN, W.E. & TRUEB, L., 1986. **Biology of Amphibians**. New York: McGraw-Hill. 670p.
- FOUQUETTE JR., M.J., 1975. Speciation in chorus frogs. I. Reproductive character displacement in the *Pseudacris nigrita* complex. **Systematic Zoology**, **24**(1):16-22.
- GARCIA-RUTLEDGE, E.J. & NARINS, P.M., 2000. Shared acoustic resources in an Old World frog community. **Herpetologica**, **57**(1):104-116.
- GERHARDT, H.C. & HUBER, F., 2002. **Acoustic Communication in Insects and Anurans: Common Problems and Diverse Solutions**. Chicago and London: The University of Chicago Press. 531p.
- GÖD, M.; FRANZ, A. & HÖDL, W., 2007. The influence of internote-interval variation of the advertisement call on the phonotactic behaviour in male *Allobates femoralis* (Dendrobatidae). **Amphibia-Reptilia**, **28**(2):227-234.
- HADDAD, C.F.B.; POMBAL JR., J.P. & BATISTIC, R.F., 1994. Natural hybridization between diploid and tetraploid species of Leaf-frogs, genus *Phyllomedusa* (Amphibia). **Journal of Herpetology**, **28**(4):425-430.
- HÖDL, W., 1977. Call differences and calling site segregation in anuran species from Central Amazonian floating meadows. **Oecologia**, **28**:351-363.
- HÖDL, W. & AMÉZQUITA, A., 2001. Visual signaling in anuran amphibians, p.121-141. In: RYAN, M.J. (Ed.) **Anuran Communication**. Washington and London: Smithsonian Institution Press. p.121-141.
- KLUGE, A.G., 1981. The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. **Miscellaneous Publication Museum of Zoology University of Michigan**, **160**:1-170.
- LITTLEJOHN, M.J., 1965. Premating isolation and the *Hyla ewingi* complex (Anura: Hylidae). **Evolution**, **19**:234-243.
- LITTLEJOHN, M.J., 1977. Long-range acoustic communication in anurans: an integrated and evolutionary approach. In: TAYLOR, D.H. & GUTTMAN, S.I. (Eds.) **The Reproductive Biology of Amphibians**. New York: Plenum Press. p. 263-294.
- LITTLEJOHN, M.J. & MARTIN, A.A., 1969. Acoustic interaction between two species of leptodactylid frogs. **Animal Behaviour**, **17**(4):785-791.
- LOFTUS-HILLS, J.J. & LITTLEJOHN, M.J., 1992. Reinforcement and reproductive character displacement in *Gastrophryne carolinensis* and *G. olivacea* (Anura: Microhylidae): a reexamination. **Evolution**, **46**(4):896-906.
- MÁRQUEZ, R.; DE LA RIVA, I. & BOSCH, J., 1993. Advertisement calls of Bolivian species of *Hyla* (Amphibia, Anura, Hylidae). **Biotropica**, **25**(4):426-443.
- MARTINS, M. & HADDAD, C.F.B., 1988. Vocalizations and reproductive behaviour in the smith frog, *Hyla faber* Wied (Amphibia; Hylidae). **Amphibia-Reptilia**, **9**(1):49-60.
- MARTINS, M.; POMBAL JR., J.P. & HADDAD, C.F.B., 1998. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. **Amphibia-Reptilia**, **19**(1):65-73.
- MARTOF, B.S. & THOMPSON JR., E.F., 1958. Reproductive behavior of the chorus frog, *Pseudacris nigrita*. **Behaviour**, **13**(3/4):243-58.
- PÁEZ, V.P.; BOCK, B.C. & RAND, A.S., 1993. Inhibition of evoked calling of *Dendrobates pumilio* due to acoustic interference from cicada calling. **Biotropica**, **25**(2):242-245.
- PASSMORE, N.I., 1981. The relevance of the specific mate recognition concept to anuran reproductive biology. **Monitore Zoologico Italiano**, **6**(suppl. 15):93-108.
- POMBAL JR., J.P., 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Biologia**, **57**(4):583-594.
- POMBAL JR., J.P., 2007. Notas sobre predação em uma taxocenose de anfíbios anuros no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, **24**(3):841-843.
- POMBAL JR., J.P.; BASTOS, R.P. & HADDAD, C.F.B., 1995. Vocalizações de algumas espécies do gênero *Scinax* (Anura, Hylidae) do sudeste do Brasil e comentários taxonômicos. **Naturalia**, **20**:213-225.
- POMBAL JR., J.P. & HADDAD, C.F.B., 1992. Espécies de *Phyllomedusa* do grupo *burmeisteri* do Brasil oriental, com descrição de uma espécie nova (Amphibia, Hylidae). **Revista Brasileira de Biologia**, **52**(2):217-229.
- POMBAL JR., J.P. & HADDAD, C.F.B., 2005. Estratégias e modos reprodutivos de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, **45**(15):201-213.
- RYAN, M.J., 1985. **The Túngara Frog. A Study in Sexual Selection and Communication**. Chicago: University of Chicago Press. 230p.
- VIELLIARD, J. & CARDOSO, A.J., 1996. Adaptação de sinais sonoros de anfíbios e aves a ambientes de riachos com corredeiras. In: PÉFAUR, J.E. (Ed.) **Herpetologia Neotropical. Actas del II Congreso Latinoamericano de Herpetologia. Vol. II**. Mérida, Universidad de Los Andes, Consejo de Publicaciones, Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. p.97-119.
- WELLS, K.D., 1977. The social behaviour of anuran amphibians. **Animal Behaviour**, **25** (3):666-693.
- WELLS, K.D. & SCHWARTZ, J.J., 1982. The effect of vegetation on the propagation of calls in the neotropical frog *Centrolenella fleischmanni*. **Herpetologica**, **38**(4):449-555.
- WOGEL, H.; ABRUNHOSA, P.A. & POMBAL JR., J.P., 2004. Vocalizations and aggressive behavior of *Phyllomedusa rohdei* (Anura: Hylidae). **Herpetological Review**, **35**(3):239-243.
- WOLLERMAN, L. & WILEY, R.H., 2002. Possibilities for error during communication by neotropical frogs in a complex acoustic environment. **Behavioral, Ecology, and Sociobiology**, **52**:65-473.
- ZIMMERMAN, B.L., 1983. A comparison of structural features of calls of open and forest habitat frog species in the central Amazon. **Herpetologica**, **39**(3):235-246.