

DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E TEMPORAL DE ANUROS (AMPHIBIA) EM UMA POÇA PERMANENTE NA SERRA DE PARANAPIACABA, SUDESTE DO BRASIL

JOSÉ P. POMBAL JR.

Departamento de Vertebrados, Museu Nacional, Quinta da Boa Vista - 20940-040 Rio de Janeiro, RJ

(Com 4 figuras)

ABSTRACT

Spatial and Temporal Distribution of Anurans (Amphibia) in a Permanent Pond at the Serra de Paranapiacaba, Southeastern Brazil

This study describes an anuran assemblage in a permanent pond at the Serra de Paranapiacaba, in the municipality of Ribeirão Branco, South of the State of 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 24:00-01:00h. On three occasions the observations lasted the entire night. Nineteen species from three families were recorded in the pond, or at its margins: Bufonidae (2), Hylidae (11) and Leptodactylidae (6). Vocalization activity was seasonal. Most species and individuals were active during the warmer and wetter months. Calling activity, however, was not significantly correlated with any particular abiotic factor. Vocalization in most species was initiated around sunset. Most species in the pond and margins presented distinct calls. Advertisement calls were probably different enough to avoid hybridization. *Phyllomedusa distincta* and *P. tetraploidea* were the only species presenting the same specific call and diel patterns, as well as calling site and season. These factors resulted extensive hybridization between the two species. The calling season, the calling schedule and the calling site are probably less important for reproductive isolation; the calling site being the most relevant.

Key words: spatial distribution, temporal distribution, reproductive isolation, anuran amphibians.

RESUMO

Uma taxocenose de anfíbios anuros foi estudada em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, município de Ribeirão Branco, sul do Estado de São Paulo (aproximadamente 24°13'S, 48°46'W; cerca de 800m de altitude). A coleta regular de dados foi realizada entre janeiro e dezembro de 1993, totalizando 40 noites de observações. Além dessas, foram reali-

Recbido em 25 de outubro de 1996

Accito em 30 de julho de 1997

Distribuído em 14 de novembro de 1997

zadas 7 visitas que ocorreram antes da coleta regular de dados e quatro após esse período. As observações naturalísticas, em geral, eram iniciadas antes do pôr do sol e encerradas por volta da 24:00-01:00h. Em três ocasiões foram realizadas observações ao longo da noite. Dezenove espécies, pertencentes a três famílias, foram observadas na poça, ou em suas margens: Bufonidae (2), Hylidae (11) e Leptodactylidae (6). Houve sazonalidade na atividade de vocalização. A maioria das espécies, bem como o maior número de indivíduos, esteve ativa durante os meses mais quentes e úmidos do ano. Entretanto, não foi possível correlacionar esta atividade a um único fator abiótico. A maioria das espécies iniciava a atividade de vocalização próximo ao horário do pôr do sol. A maioria das espécies presentes na poça e suas margens, apresentou vocalizações distintas. As vocalizações de anúncio, quando distintas, devem ser suficientes para evitar a hibridação. As únicas espécies a apresentarem o mesmo sinal específico e total sobreposição no turno, temporada e sítios de canto foram *Phyllomedusa distincta* e *P. tetraploidea*, o que resultou em extensa hibridação. A temporada, o turno e o sítio de canto parecem ter importância secundária no isolamento reprodutivo, sendo o sítio de canto o mais importante entre os três.

Palavras-chave: distribuição espacial, distribuição temporal, isolamento reprodutivo, anfíbios anuros.

INTRODUÇÃO

Nos neotrópicos há uma tendência para abordagens descritivas nos estudos de comunidade de anfíbios anuros (e.g. Weygoldt, 1986; Aichinger, 1987; Cardoso *et al.*, 1989; Cardoso & Vielliard, 1990; Heyer *et al.*, 1990; Hödl, 1990; Haddad & Sazima, 1992). Segundo Haddad (1991), as abordagens descritivas demonstram a necessidade de investigações naturalísticas, muitas das quais estimularam estudos de modelos em comunidades.

O estudo de comunidades de anuros tem sido abordado sob diferentes aspectos (ver Scott & Campbell, 1982). Estudos de autoecologia são a base da maioria do conhecimento sobre ecologia de anfíbios e muitos destes estudos podem ser usados em sínteses sobre comunidades (Scott & Campbell, 1982). A competição e a predação são dois tipos de interações usualmente consideradas como de importância primária na organização das comunidades (Crump, 1982). Entretanto, Toft (1985) indica que os padrões de partilha de recursos resultam de três categorias causais distintas, onde além da competição, a predação e os fatores independentes de interação interespecífica também devem ser considerados, sendo que estes fatores podem atuar independentemente ou interativamente. Mais recentemente, fatores históricos têm sido considerados importantes para explicar a estrutura das comunidades (Cadle & Greene, 1994), uma vez que espécies relacionadas filogeneticamente são associadas aos mesmos ti-

pos ecológicos. Isto indica que fatores históricos podem ser mais importantes que forças ecológicas contemporâneas (Inger, 1969).

Nos estudos ecológicos, relacionados à reprodução dos anuros, informações sobre organização espacial, temporal e acústica da comunidade, bem como os modos de reprodução, geralmente oferecem evidências sobre a existência de partilha de recursos (e.g. Cardoso *et al.*, 1989; Cardoso & Vielliard, 1990; Cardoso & Haddad, 1992). No entanto, em algumas situações específicas e raras, tem sido demonstrada forte sobreposição na utilização dos recursos reprodutivos, entre pares de espécies de anuros (Haddad *et al.*, 1990; Haddad *et al.*, 1994).

A ineficiência ou inexistência de partilha de recursos relacionados à reprodução pode resultar em hibridação entre as espécies (Haddad *et al.*, 1990; Haddad *et al.*, 1994). A hibridação interespecífica pode ser prejudicial a ambas as populações envolvidas, quando acarretar perdas de tempo, energia e gametas (Haddad *et al.*, 1994).

A anurofauna da Mata Atlântica (Domínios das Matas Atlânticas, *sensu* Ab'Saber, 1977) pode ser considerada pouco conhecida. O sul do Estado de São Paulo é uma região pouco explorada do ponto de vista da anurofauna, sendo freqüente a descoberta de novas espécies (para exemplos recentes ver Bastos & Pombal, 1995; Pombal *et al.*, 1995; Haddad *et al.*, 1996). Aliado ao pouco conhecimento deste ecossistema, existe o fato da

grande velocidade de destruição, por ação antrópica, que é muito maior que a possibilidade de coleta de dados por ecólogos e zoólogos. Heyer *et al.* (1988), Weygoldt (1989) e Heyer *et al.* (1990) constataram supostas extinções de anuros nas áreas de Mata Atlântica, o que mostra a importância e a urgência de levantamento de espécies e estudos ecológicos nesta formação. Ainda são poucos os estudos sobre comunidades de anuros no sudeste do Brasil; os trabalhos de Weygoldt (1986), em Santa Tereza, Espírito Santo, Cardoso *et al.* (1989), em Poços de Caldas, Minas Gerais, Heyer *et al.* (1990), em Boracéia, Haddad & Sazima (1992) na Serra do Japí e Rossa-Feres & Jim (1994) em Botucatu estes últimos em São Paulo, são as únicas publicações disponíveis. O local do presente estudo é mais meridional que as outras áreas do Domínio da Mata Atlântica nas quais estudos sobre comunidades de anuros foram desenvolvidos. Esta região, ao sul da Serra de Paranapiacaba e Vale do Ribeira, corresponde a uma das últimas áreas onde extensas manchas de Floresta Atlântica podem ser encontradas.

Com o objetivo de verificar uma possível partilha na distribuição espacial e temporal das espécies que vocalizaram em uma poça, ou suas margens, em borda de mata na Serra de Paranapiacaba, sudeste do Brasil, foram estudadas a ocupação dos sítios de cantos, a temporada e o turno de vocalização.

MATERIAL E MÉTODOS

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 22 km da região urbana de Ribeirão Branco, na estrada de terra Ribeirão Branco-Apiaí. É uma área de transição entre a Serra do Mar e o planalto, representada pela região sul da Serra de Paranapiacaba, parte interiorizada da Serra do Mar.

A região na qual se encontra a área de estudo está alterada por atividade agropecuária. Originalmente coberta por Mata Atlântica, hoje restam apenas fragmentos de mata e de capoeiras nas proximidades da poça estudada. A poça corresponde a um trecho represado de um pequeno regato, sendo cercada quase completamente por vegetação arbó-

rea e arbustiva. A poça, de fundo lodoso, apresenta água muito eutrofizada devido a grande quantidade de matéria vegetal em decomposição.

Os dados sobre precipitação foram obtidos no posto hidrometeorológico do município de Apiaí-SP, distante cerca de 25 km da área de estudo. As temperaturas máxima e mínima foram obtidas, durante as visitas regulares, com termômetro de mercúrio de máxima e mínima (precisão de 0,5°C) que ficava próximo à poça, em local abrigado do sol e da chuva.

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.

Em três ocasiões, durante a coleta regular de dados (17.IV; 19.IX; 23.XII), passei a noite, em uma barraca, junto à poça para monitorar o turno de vocalização das espécies. A cada hora eram registradas as espécies em atividade de vocalização. As observações de campo foram feitas com auxílio de lanternas a pilha. Os dados foram gravados em gravador cassete portátil e posteriormente transcritos para caderneta de campo.

Em cada visita foi tomada a temperatura do ar e da água com um termômetro de mercúrio com precisão de 0,5°C. Também foram registradas as condições gerais de luminosidade da noite (e.g. noite clara, noite escura), vento, chuva e neblina. O número de machos em atividade de vocalização foi registrado no horário de pico a cada noite de trabalho.

A relação entre o número de espécies em atividade de vocalização com a temperatura, pluviosidade, ou dias de chuvas foi analisada com o teste de correlação por postos de Spearman ("Spearman rank correlations"; Zar, 1984).

Espécimes-testemunho estão depositados nas seguintes coleções herpetológicas: CFBH (Coleção Célio F. B. Haddad, depositada no Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP), MNRJ (Museu Nacional,

Rio de Janeiro, RJ) e ZUEC (Museu de História Natural, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP).

RESULTADOS

1. Utilização dos micro-ambientes para a vocalização

No presente estudo, sete diferentes micro-ambientes, utilizados como sítios de vocalização, foram definidos com base na ocupação das espécies que estiveram presentes na poça:

(a) Arbustos baixos a altos nas margens laterais da poça ao norte da estrada (veja Fig. 1). As espécies de anuros que vocalizaram neste micro-ambiente são: *Hyla bischoffi* Boulenger, *H. minuta* Peters, *H. prasina* Burmeister, *Phyllomedusa distincta* B. Lutz, *P. tetraploidea* Pombal & Haddad, híbridos entre *P. distincta* e *P. tetraploidea*, *Scinax fuscomarginata* A. Lutz e *S. perereca* Pombal, Haddad & Kasahara; ocasionalmente *H. faber* Wied-Neuwied podia vocalizar neste micro-ambiente. Nestes mesmos locais, mas junto ao chão, também vocalizaram *Bufo crucifer* Wied-Neuwied, *B. ictericus* Spix e *H. prasina*.

(b) Mata ao fundo da poça (região sul); a vegetação arbustiva das margens é contínua com a mata (Fig. 1). Duas espécies vocalizaram sobre a vegetação na mata: *H. microps* Peters e *S. rizibilis* Bokermann; junto ao chão, neste mesmo micro-ambiente, quatro espécies vocalizaram: *Adenomera marmorata* Steindachner, *Physalaemus olfersii* (Lichtenstein & Martens), *Proceratophrys boiei* (Wied-Neuwied) e *Eleutherodactylus guentheri* (Steindachner). Esta última podia vocalizar sobre ramos baixos; um indivíduo foi observado vocalizando a cinco centímetros do chão.

(c) Margens de lama ao sul da estrada e em trechos laterais da poça, principalmente ao norte e ao sul (veja Fig. 1). *Bufo crucifer*, *B. ictericus*, *H. faber*, *Leptodactylus* cf. *ocellatus* (Linnaeus) e *Physalaemus cuvieri* Fitzinger ocuparam este micro-ambiente.

(d) Juncáceas ao norte da estrada (Fig. 1). *Hyla microps* vocalizou neste micro-ambiente; *H. bischoffi*, *H. minuta*, *Phyllomedusa* spp. e *S. rizibilis*, embora pouco freqüentes, também ocuparam este micro-ambiente.

(e) Juncáceas na margem norte e sudeste da poça (veja Fig. 1) (neste local, esta vegetação é baixa). *Hyla minuta* ocupou este micro-ambiente.

Também *H. faber* e *P. cuvieri* podiam vocalizar, na água, por entre as juncáceas.

(f) Vegetação emergente da região central a parte sul da poça, composta por Onagraceae, Pontederiaceae, Lentibulariaceae e Juncaginaceae (veja Fig. 1). Neste micro-ambiente *H. minuta* e, às vezes, *H. faber* vocalizaram.

(g) Espelho da água, região sul da poça, junto à margem. Neste micro-ambiente, onde a poça era mais profunda, podiam vocalizar *P. olfersii* e *Sphaenorhynchus* cf. *surdus* (Cochran) (Fig. 1).

De maneira geral, houve grande sobreposição quanto à ocupação dos micro-ambientes da poça. *Hyla minuta* foi a espécie que ocupou o maior número de micro-ambientes e esteve sobreposta com a maioria das espécies da poça (veja acima). Por outro lado, *S. cf. surdus* só apresentou sobreposição com *P. olfersii*. *Adenomera marmorata*, *E. guentheri* e *P. boiei*, embora vocalizassem no mesmo micro-ambiente, não ficava lado a lado. *Proceratophrys boiei* vocalizava nas proximidades do riacho, *E. guentheri* nas partes altas e mais no interior da mata e *Adenomera marmorata* vocalizava nas bordas da mata.

2. Temporada de vocalização

Na área de estudo foram encontradas 19 espécies em atividade de vocalização (Fig. 2). *Hyla minuta* e *Scinax perereca* foram as espécies mais abundantes, ao passo que *Scinax fuscomarginata*, *S. rizibilis* e *Sphaenorhynchus* cf. *surdus* foram as menos abundantes durante a coleta regular de dados (Fig. 2). Todas as espécies cessaram a atividade de vocalização no mês de junho (Figs. 2, 3c e 3d). Exceto o mês de junho, *Hyla bischoffi* e *H. minuta* vocalizaram ao longo de todo ano. *Hyla prasina* e *S. perereca* apresentaram atividade durante oito meses do ano. Entre as 19 espécies de anuros, 11 (58%) estiveram em atividade de vocalização entre três e cinco meses do ano, ao passo que 4 (21%) em três meses ou menos.

A maioria das espécies apresentou atividade de vocalização contínua ao longo da estação reprodutiva. Algumas espécies, entretanto, apresentaram interrupções nesta atividade, retomando-a um ou mais meses depois (*Hyla prasina*, *Sphaenorhynchus* cf. *surdus*, *Eleutherodactylus guentheri* e *Physalaemus olfersii*; Fig. 2).

Os meses de março a agosto apresentaram os menores números de espécies em atividade de vocalização, enquanto que setembro a fevereiro os

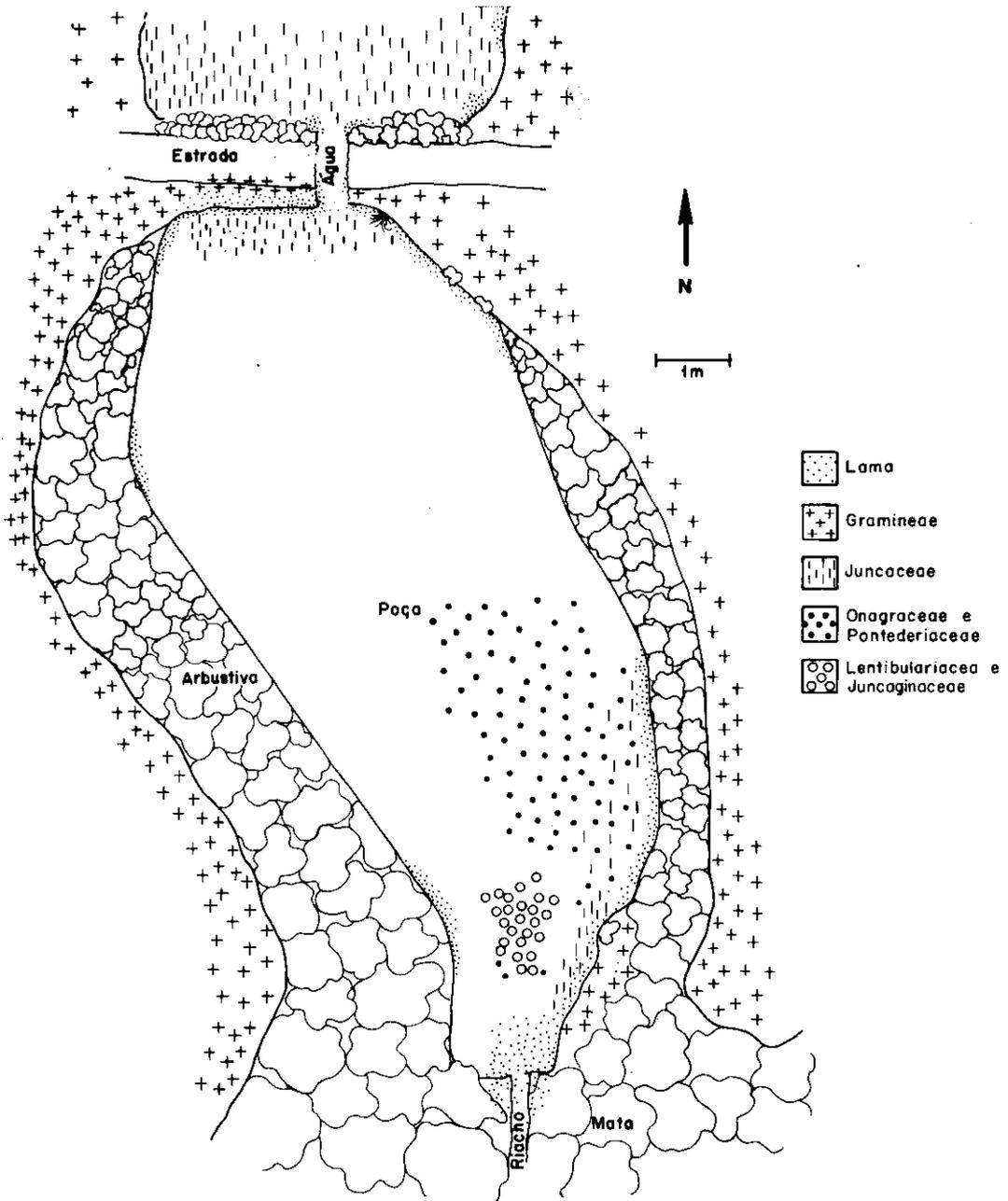


Fig. 1 — Poça permanente na Fazendinha São Luís, Serra de Paranapiacaba, Município de Ribeirão Branco, Estado de São Paulo.

maiores (Fig. 3c). Não houve correlação significativa entre o número de espécies em atividade de vocalização e pluviosidade, ou os dias de chuva durante o respectivo mês ($r_s = 0,4690$; $p > 0,05$; $n = 12$ e $r_s = 0,0181$; $p > 0,05$; $n = 12$, respectivamente), ou entre o número de espécies e as temperaturas do ar máxima e mínima ($r_s = 0,3875$; $p >$

$0,05$; $n = 12$ e $r_s = 0,1393$; $p > 0,05$; $n = 12$, respectivamente) (veja Fig. 3). Do mesmo modo, não houve correlação significativa entre o número de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização e a pluviosidade ou número de dias de chuva ($r_s = 0,4755$; $p > 0,05$; $n = 12$ e $r_s = -0,0426$; $p > 0,05$; $n = 12$, respectivamente) (veja

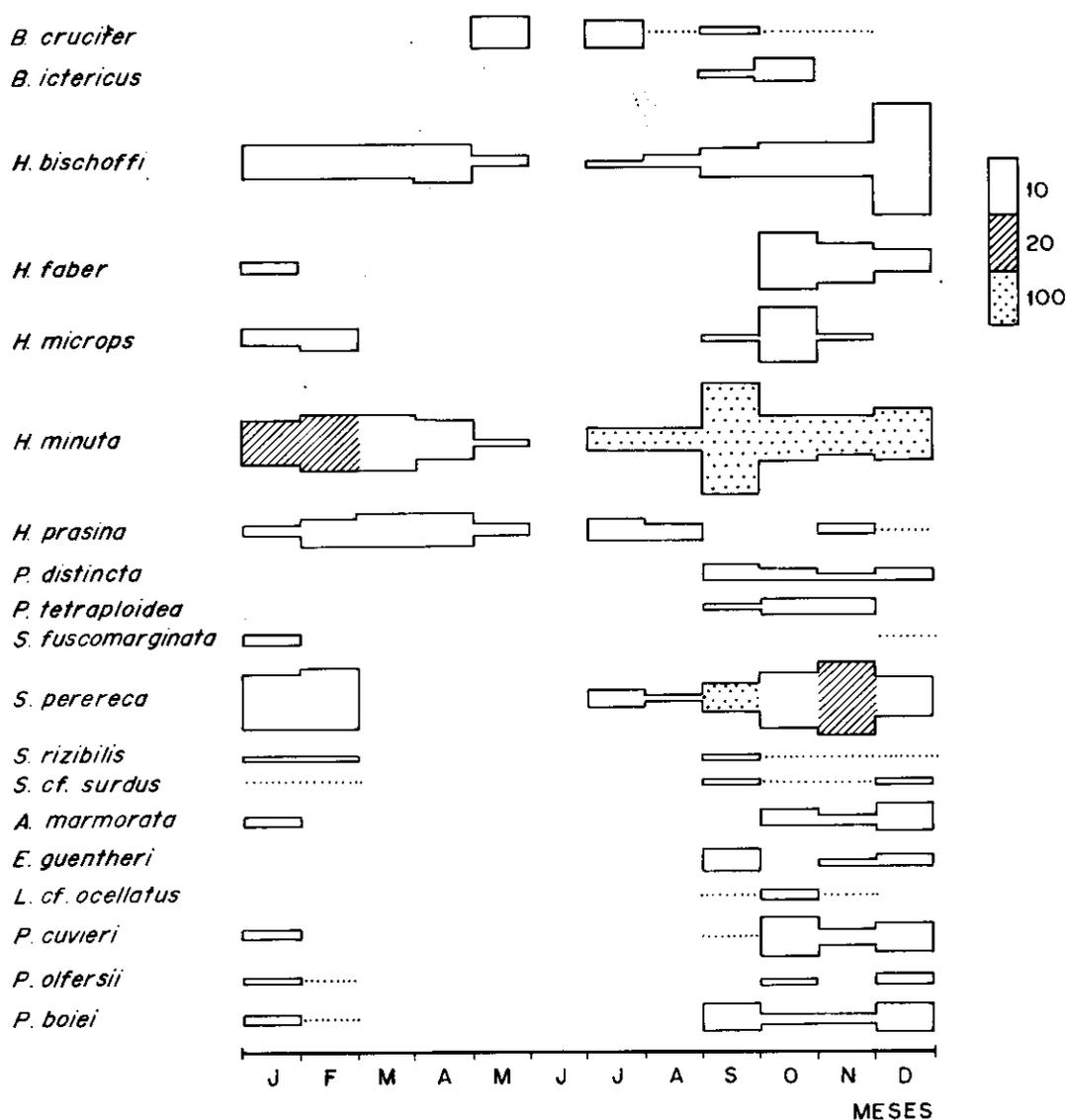


Fig. 2 — Temporada de vocalização e abundância de machos das espécies de anuros em uma poça permanente na Faz. São Luís, Ribeirão Branco, São Paulo, entre os meses de janeiro e dezembro de 1993. A largura das barras na fileira das espécies representa o número de machos em atividade de vocalização; escala no lado direito da figura. A linha pontilhada indica vocalização apenas em áreas próximas, não na poça estudada.

Fig. 3). Também não houve correlação significativa entre o número de indivíduos, independente da espécie, em atividade de vocalização e as temperaturas do ar máxima e mínima ($r_s = 0,4851$; $p > 0,05$; $n = 12$ e $r_s = 0,2531$; $p > 0,05$; $n = 12$) (veja Fig. 3).

3. Turno de vocalização

Houve sobreposição total ou parcial no horário de vocalização das espécies da taxocenose es-

tudada (Fig. 4). Foi possível reconhecer três padrões gerais para o turno de vocalização: (a) diurno e crepuscular (*Adenomera marmorata*); (b) início no crepúsculo com encerramento antes, ou até a metade da noite (*Bufo crucifer*, *B. ictericus*, *Hyla microps*, *Eleutherodactylus guentheri*, *Leptodactylus cf. ocellatus*, *Physalaemus cuvieri*, *P. olfersii*, *Proceratophrys boiei*, *Scinax fuscomarginata* e *Sphaenorhynchus cf. surdus*); (c) início no crepúsculo com encerramento próximo, ou na au-

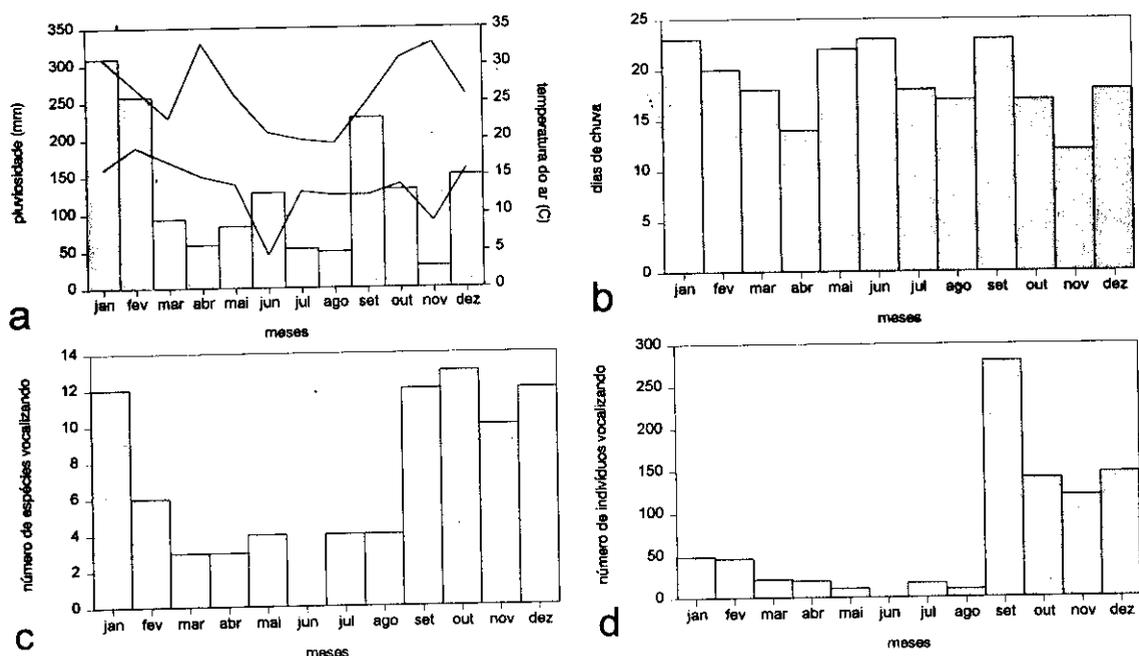


Fig. 3 — (a) Pluviosidade (barras) e temperaturas máxima e mínima do ar (linhas), (b) número de dias de chuva, (c) número de espécies de anuros vocalizando e, (d) número de indivíduos de anuros vocalizando. Fazendinha São Luís, Serra de Paranapiacaba, Ribeirão Branco, São Paulo.

rorá (*Hyla bischoffi*, *H. minuta*, *H. prasina*, *Phyllomedusa distincta*, *P. tetraploidea* e *Scinax peregrina*).

Scinax rizibilis iniciou a atividade de vocalização após o ocaso e terminou antes do meio da noite. Entretanto, esta espécie podia vocalizar durante todo o dia em locais próximos à poça estudada. Do mesmo modo, *S. cf. surdus*, *L. cf. ocellatus* e *P. boiei*, em locais próximos, também apresentaram outros horários de vocalização: a primeira espécie podia vocalizar até mais tarde da noite, ao passo que a segunda vocalizou, em dois dias consecutivos, durante todo o dia; sempre que garoava, *P. boiei* vocalizava independente do horário. *Hyla bischoffi* e *H. prasina*, embora pudessem vocalizar a partir do crepúsculo, apresentavam pico de atividade mais tarde que o das demais espécies. Agregados de *Bufo crucifer*, próximos da poça estudada, podiam apresentar padrão bimodal de atividade, vocalizando no crepúsculo-começo da noite e na aurora. O padrão de atividade de vocalização de *S. fuscomarginata* obtido no presente estudo é pouco confiável devido a sua raridade no local de estudo.

Phyllomedusa distincta e *P. tetraploidea* hibridam livremente gerando híbridos triplóides (veja Pombal & Haddad, 1992; Haddad *et al.*, 1994). As duas espécies e os híbridos apresentam vocalizações de anúncio indistintas, ocupam os mesmos micro-ambientes como sítios de canto, apresentam a mesma temporada e turno de vocalização.

Apenas alguns membros da família Hylidae apresentaram atividade de vocalização ao longo de toda a noite; na poça estudada ou em locais próximos, a família Leptodactylidae foi a única que apresentou atividade diurna ocasional.

DISCUSSÃO

1. Utilização dos micro-ambientes para a vocalização

A evolução do sistema de "lek" é esperada quando há uma longa estação reprodutiva e quando os recursos não são importantes, ou não são economicamente defensáveis pelos machos (Emlen, 1976; Emlen & Oring, 1977). Provavelmente o sistema de acasalamento da maioria dos anfíbios anuros é do tipo "lek" (se bem que seja possível que os machos se alimentem durante o turno de

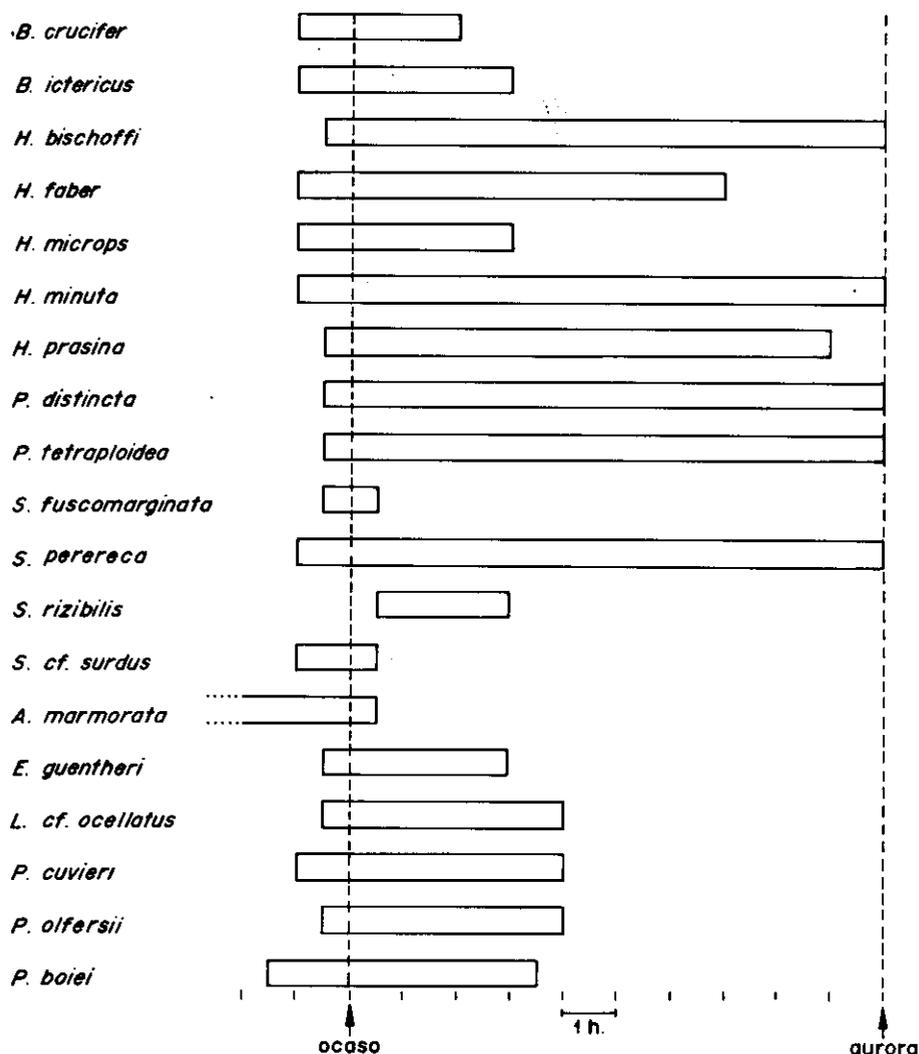


Fig. 4 — Turno de vocalização das espécies de anuros ativas em uma poça permanente na Fazendinha São Luís, Ribeirão Branco, São Paulo. O pontilhado indica que a atividade de vocalização podia se estender ao longo do período diurno.

vocalização, obs. pess.). Entre as espécies deste estudo, *Hyla faber*, *Adenomera marmorata*, as espécies de *Bufo* e *Phyllomedusa* não se enquadram perfeitamente no sistema de “lek”. *Hyla faber* apresenta cuidado parental e defende o sítio de oviposição (Martins *et al.*, no prelo). As duas espécies de *Bufo* podem apresentar procura ativa e deslocamento de machos (se bem que é possível, em baixas densidades de machos, haver apenas a estratégia do macho cantor e nestes casos é possível que haja escolha por parte das fêmeas). Para as espécies de *Phyllomedusa* pode haver deslocamento de machos; além disso, é necessário inves-

tigar se os territórios de canto defendidos não são também possíveis sítios de oviposição. Pouco é conhecido sobre a reprodução das espécies de *Adenomera*, caso as fêmeas escolham os machos com base na câmara subterrânea de barro construída por estes (veja Lutz, 1947; Heyer, 1973), não seria “lek”.

Em áreas abertas, ao contrário de áreas de mata, o número de espécies é maior do que o número de micro-ambientes disponíveis como sítios de canto (Cardoso *et al.*, 1989). No local deste estudo, uma área aberta em borda de mata, onde podem ser encontradas espécies típicas de ambientes

abertos e de mata, houve maior número de espécies do que de micro-ambientes para vocalização, o que acarreta sobreposição quanto a este recurso. Devido a presença dos discos adesivos, os hílideos podem apresentar maior número de espécies em locais onde haja estratificação vertical de micro-ambientes em decorrência da vegetação (Cardoso *et al.*, 1989). O tamanho e o peso da espécie influenciam o tipo de poleiro utilizado pelos hílideos (Duellman, 1967). Além disso, diferenças fisiológicas (como a temperatura e a perda de água) são refletidas na seleção do micro-ambiente (Pough *et al.*, 1977). Assim, devido a linhagens distintas de anuros, que podem ser terrestres ou arborícolas, a heterogeneidade espacial é importante na determinação do número de espécies que podem utilizar um dado ambiente, sendo que a coexistência de diversas espécies de anuros é possível devido à exploração de micro-ambientes com características distintas (Cardoso *et al.*, 1989).

Na poça estudada, as diversas espécies apresentaram, de maneira geral, especificidade quanto aos sítios de vocalização. Hödl (1977) assume que juntamente com as diferenças na estrutura do canto, os sítios de canto também são de importância primária para o reconhecimento específico e evitam hibridação. Aqui, as espécies que apresentaram alguma sobreposição quanto a vocalização de anúncio, levando-se em conta frequência dominante e duração do canto/nota (*Hyla prasina-Phyllomedusa* spp.; *Scinax perereca-Phyllomedusa* spp.; Pombal & Haddad, em preparação), não apresentaram diferenças quanto aos sítios de canto. Ou seja, os sítios de canto não foram de grande importância para o isolamento reprodutivo, uma vez que estas espécies são de grupos de espécies diferentes.

2. Temporada de vocalização

A umidade relativa do ar, chuvas e temperatura, são importantes fatores abióticos para a atividade reprodutiva dos anfíbios anuros (e.g. Blair, 1961; Balinski, 1969; Kluge, 1981; Wiest, 1982; Ainchinger, 1987, 1992; Cree, 1989; Donnelly & Guyer, 1994; Pombal *et al.*, 1994, entre outros). O vento e a luminosidade também interferem nesta atividade (Bellis, 1962). Nas regiões temperadas, a temperatura é o principal fator abiótico a determinar a atividade reprodutiva em anfíbios anuros, ao passo que nas regiões tropicais e subtropicais a

chuva é o principal fator (Duellman & Trueb, 1986).

A reprodução da maioria das espécies de anuros ocorre em épocas restritas do ano, o que estabelece uma sazonalidade reprodutiva que é condicionada, principalmente, pelas chuvas e temperatura (Cardoso & Martins, 1987). Em regiões onde não há sazonalidade, as espécies podem se reproduzir ao longo do ano (Berry, 1964; Crump, 1974). Em regiões sazonais, a maioria das espécies se reproduz no período quente e úmido do ano (Wiest, 1982; Ainchinger, 1987, 1992; Cardoso & Haddad, 1992; Haddad & Sazima, 1992; Donnelly & Guyer, 1994; Rossa-Feres & Jim, 1994). Embora a atividade de vocalização esteja relacionada à atividade reprodutiva, as espécies podem vocalizar sem que estejam se reproduzindo (e.g. Wiest, 1982; Donnelly & Guyer, 1994; Rossa-Feres & Jim, 1994; obs. pess.). Mesmo as espécies que se reproduzem independentemente dos corpos de água não vocalizam, nem se reproduzem, nos meses mais secos e frios do ano (Ainchinger, 1987; Heyer *et al.*, 1990; Haddad, 1991; Rossa-Feres & Jim, 1994; presente estudo). Isto pode indicar que estas espécies, com relação ao modo reprodutivo terrestre, podem ser mais dependentes das chuvas que as espécies com reprodução aquática.

Em Ribeirão Branco, na coleta do mês de junho, não havia nenhuma espécie em atividade de vocalização, possivelmente devido à entrada de uma frente fria nos dias em que visitei a área. Provavelmente, em outros dias do mês, algumas espécies tenham apresentado atividade de vocalização, como: *Hyla bischoffi*, *H. minuta* e *H. prasina*. Durante a coleta regular de dados, a maior parte das espécies e o maior número de indivíduos estiveram em atividade de vocalização entre os meses de setembro e fevereiro (veja Figs. 2, 3c e 3d), o que corresponde aos meses mais úmidos e quentes do ano. Apesar disso, o número de espécies e o número de indivíduos em atividade de vocalização não foram correlacionados com a pluviosidade, os dias de chuva do mês e as temperaturas máxima e mínima. Isto se deve, provavelmente, ao fato de nos meses de maio e junho de 1993 ter ocorrido uma alta pluviosidade, ao passo que novembro foi um mês excepcionalmente seco. Quanto às temperaturas, as medições apresentaram picos que interferiram no cálculo da correlação. De qualquer

forma, esta ausência de correlação parece mostrar que não há um único fator influenciando a atividade de vocalização e/ou reprodução, mas um conjunto de fatores. No mês de julho, quando choveu, na entrada de uma frente fria, indivíduos de *H. minuta* vocalizaram a partir da mata, longe da poça estudada. Aparentemente, a chuva estimulou a atividade de vocalização, o que indica a importância das chuvas (e umidade do ar) nesta atividade.

Haddad (1991) sugere que a temporada de vocalização aliada à partilha de micro-ambientes para reprodução e principalmente a utilização de espaço acústico, sejam importantes para a partilha de recursos em comunidades de anuros. Entretanto, se pensarmos em partilha de recursos para a reprodução, a temporada de vocalização pode ter apenas importância secundária, devido à grande sobreposição de espécies em uma estação. Segundo Blair (1961), a temporada de vocalização tem pouca importância para o isolamento reprodutivo, porém talvez diminua a competição na fase larval. Entretanto, Rossa-Feres & Jim (1994) encontraram, além de grande sobreposição na temporada de vocalização, uma sobreposição também na ocorrência de girinos nos ambientes estudados.

3. Turno de vocalização

O turno e a temporada de vocalização podem diminuir a interferência entre as espécies que se reproduzem em um dado ambiente (Bowker & Bowker, 1979; Cardoso & Haddad, 1992). Heyer *et al.* (1990) e Haddad (1991) referem pouca segregação entre os turnos de vocalização dos anuros, sendo que a maioria das espécies está em atividade de vocalização nas primeiras horas da noite. Do mesmo modo, no presente estudo, embora tenha sido possível observar três padrões básicos em relação ao horário da atividade de vocalização, houve uma grande sobreposição na atividade de vocalização nas primeiras horas da noite. Diferenças no turno de vocalização, que poderiam evitar a interferência acústica ou o isolamento reprodutivo, não foram evidentes na comunidade estudada.

O horário da atividade de vocalização está relacionado com o ocaso; a atividade é restrita, em sua maioria, ao período noturno, o que parece ser uma adaptação contra a dessecação (Cardoso & Martins, 1987). No presente estudo, apenas a família Leptodactylidae apresentou atividade diurna de vocalização, resultado semelhante aos encon-

trados por Cardoso & Martins (1987), Haddad (1991) e Cardoso & Haddad (1992). Estes mesmos autores relacionam esta característica com o fato de espécies desta família vocalizarem próximo ou junto ao solo, o que permitiria maior proteção contra a desidratação, devido a umidade do solo. Toft & Duellman (1979) também não encontraram, na Amazônia peruana, anuros arborícolas e diurnos, ao passo que diurnos e terrestres foram encontrados. Duellman (1989), comparando diversas áreas nos neotrópicos, verificou que a maioria dos anuros é noturna, mesmo quando consideradas apenas as espécies terrestres não havendo espécies arborícolas diurnas. Possivelmente, a umidade é o principal fator a determinar a atividade noturna nos anuros, entretanto, predação também deve ser considerada. Alguns leptodactilídeos que podem apresentar atividade diurna, como *Adenomera* e *Proceratophrys*, são muito crípticos e provavelmente bem protegidos contra predadores visualmente orientados. Além disso, espécies com reprodução explosiva, independente da família (e, portanto, do hábito), podem apresentar atividade diurna (e.g. Hylidae: *Phrynohyas mesophaea* (Hensel) e *Scinax rizibilis*, obs. pess.). Para testar a hipótese da umidade ser o fator determinante para a atividade noturna, pode-se verificar a umidade do ar em diversos dias e noites, ao mesmo tempo em que verificamos quais as espécies ativas, poderíamos saber se apenas a umidade pode explicar a atividade noturna, levando-se em conta a mesma umidade relativa durante o período diurno e noturno. Devido a umidade do solo e a insolação, apenas espécies que vocalizam longe do solo e em locais abrigados devem ser utilizados nesta comparação.

Embora diversas espécies neste estudo pudessem apresentar atividade de vocalização ao longo da noite, o maior número de indivíduos esteve ativo na primeira parte da noite. A explicação para isto, que parece ser um evento comum, permanece sem explicação adequada (Cardoso & Martins, 1987). Talvez a segunda metade da noite, seja utilizada para alimentação (Haddad, 1991). Outra possibilidade é que fêmeas aptas a reprodução, se aproximem dos ambientes preferivelmente no início da noite, visto que elas teriam mais tempo para a desova em si. Caso isso seja verdade, não haveria razão para os machos continuarem vocalizando durante toda a noite, visto que as fêmeas

disponíveis, pelo menos a maioria delas, já haviam estado na poça. Novamente, a pressão de predação pode ser importante: um casal cuja fêmea esteja desovando, pode ser mais facilmente encontrado e predado, por predadores visualmente orientados durante o dia, visto que caso as fêmeas comparecessem aos locais de corte no final da noite, as desovas poderiam ocorrer no começo do dia. Uma outra possibilidade, é que talvez a temperatura da primeira metade da noite seja mais adequada à atividade de vocalização. Na segunda parte da noite a temperatura declina, o que pode restringir a atividade dos anuros.

Em conclusão: as espécies que vocalizaram na poça estudada ou suas margens não apresentaram pronunciada segregação quanto a utilização dos sítios de canto e, principalmente, quanto a temporada e turno de vocalização. Portanto, as diferentes vocalizações de anúncio das diferentes espécies parecem ser suficientes como mecanismo de isolamento reprodutivo. Duas espécies, *Phyllomedusa distincta* e *P. tetraploidea* apresentaram sobreposição completa na ocupação dos sítios de canto, temporada e turno de vocalização, além das vocalizações de anúncio serem indistinguíveis (veja Haddad *et al.*, 1994), o que causou hibridação gerando híbridos triplóides que também competiam por amplos.

Agradecimentos — Este trabalho é parte da tese de doutorado do autor. Agradeço ao Dr. Célio F. B. Haddad pela orientação e amizade; aos Drs. U. Caramaschi, C. F. B. Haddad, M. Martins, C. F. D. Rocha, I. Sazima e J. Vielliard, membros da pré-banca e banca, pela leitura do original e sugestões apresentadas; à Nilson e Newton Mathedi pelo apoio logístico na Fazenda São Luís; à Rogério P. Bastos, Célio F. B. Haddad, Ellen C. P. Pombal, Otávio C. Oliveira e Flávio A. Baldissera Jr. pela ajuda nos trabalhos de campo; à CAPES e CNPq pelos auxílios concedidos; à FAPESP (proc. 92/0631-2) que possibilitou o trabalho de campo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AB'SABER, A. N., 1977, Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*, 52: 1-21.
- AICHINGER, M., 1987, Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia*, 71: 583-92.
- AICHINGER, M., 1992, Fecundity and breeding sites of an anuran community in a seasonal tropical environment. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 27: 9-18.
- BALINSKI, B. I., 1969, The reproductive ecology of amphibians of the Transvaal highveld. *Zoologica Africana*, 4: 37-93.
- BASTOS, R. P. & POMBAL JR, J. P., 1995, New species of *Crossodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from the Atlantic Rain Forest of southeastern Brazil. *Copeia*, 1995: 436-439.
- BELLIS, E. D., 1962, The influence of humidity on wood frog activity. *Am. Midl. Nat.*, 68: 139-48.
- BERRY, P. Y., 1964, The breeding patterns of seven species of Singapore anura. *J. Anim. Ecol.*, 33: 227-243.
- BLAIR, W., 1961, Calling and spawning seasons in a mixed populations of anurans. *Ecology*, 42: 99-110.
- BOWKER, R. G. & BOWKER, M. H., 1979, Abundance and distribution of anurans in a kenyan pond. *Copeia*, 1979: 278-285.
- CADLE, J. E. & GREENE, H. W., 1994, Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages, pp. 281-93. In: Ricklefs, R. E. and Schlutter, D. (Eds.) *Historical and geographical determinants of community diversity*. University of Chicago Press, Chicago.
- CARDOSO, A. J. & HADDAD, C. F. B., 1992, Diversidade e turno de vocalização de anuros em comunidade neotropical. *Acta zool. lilloana*, 41: 93-105.
- CARDOSO, A. J. & MARTINS, J. E., 1987, Diversidade de anuros durante o turno de vocalizações, em comunidades neotropicais. *Papéis avulsos zool.*, 36: 279-285.
- CARDOSO, A. J. & VIELLIARD, J., 1990, Vocalização de anfíbios anuros de um ambiente aberto, em Cruzeiro do Sul, Estado do Acre. *Rev. Brasil. Biol.*, 50: 229-242.
- CARDOSO, A. J., ANDRADE, G. V. & HADDAD, C. F. B., 1989, Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no sudeste do Brasil. *Rev. Brasil. Biol.*, 49: 241-249.
- CREE, A., 1989, Relationship between environmental conditions and nocturnal activity of the terrestrial frog, *Leiopelma archeyi*. *J. Herpetol.*, 23: 61-68.
- CRUMP, M. L., 1974, Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas*, 61: 1-68.
- CRUMP, M. L., 1982, Amphibian reproductive ecology on the community level, pp. 21-36. In: Scott, Jr., N. J. (Ed.), *Herpetological communities*. Wildlife Research Report 13, Washington D.C.
- DONNELLY, M. A. & GUYER, C., 1994, Patterns of reproduction and habitat use in an assemblage of neotropical hylid frogs. *Oecologia*, 98: 291-302.
- DUELLMAN, W. E., 1967, Courtship isolating mechanisms in Costa Rican hylid frogs. *Herpetologica*, 23: 169-183.
- DUELLMAN, W. E., 1989, Tropical herpetofaunal communities: patterns of community structure in neotropical rainforests, pp. 61-88. In: Harmelin-Viven, M. L. and Bourlière, F. (Eds.), *Ecological studies*, vol. 69. *Vertebrates in complex tropical systems*. Springer-Verlag New York Inc., New York.

- DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L., 1986, *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, New York, 670p.
- EMLÉN, S. T., 1976, Lek organization and mating strategies in the bullfrog. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 1: 283-313.
- EMLÉN, S. T. & ORING, L. W., 1977, Ecology, sexual selection, and the evolution of mating system. *Science*, 197: 215-223.
- HADDAD, C. F. B., 1991, *Ecologia reprodutiva de uma comunidade de anfíbios anuros na Serra do Japi, sudeste do Brasil*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas.
- HADDAD, C. F. B., CARDOSO, A. J. & CASTANHO, L. M., 1990, Hibridação natural entre *Bufo ictericus* e *Bufo crucifer* (Amphibia: Anura). *Rev. Brasil. Biol.*, 50: 739-744.
- HADDAD, C. F. B., POMBAL JR., J. P. & BASTOS, R. P., 1996, A new species of *Hylodes* from the Atlantic Forest system in Brazil (Amphibia: Leptodactylidae). *Copeia*, 1996: 965-969.
- 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). *J. Herpetol.*, 28: 425-430.
- HADDAD, C. F. B. & SAZIMA, I., 1992, Anfíbios anuros da Serra do Japi, pp. 188-211. In: Morellato, L. P. C. (Org.). *História natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no Sudeste do Brasil*. Editora da Unicamp/FAPESP, Campinas.
- HEYER, W. R., RAND, A. S., CRUZ, C. A. G. & PEIXOTO, O. L., 1988, Decimations, extinctions, and colonizations of frogs populations in southeast Brazil and their evolutionary implications. *Biotropica*, 20: 230-235.
- HEYER, W. R., RAND, A. S., CRUZ, C. A. G., PEIXOTO, O. L. & NELSON, C. E., 1990, Frogs of Boracéia. *Arq. Zool.*, 31: 231-410.
- HEYER, W. R. 1973, Systematic of the *marmoratus* group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Contributions in Science*, 252: 1-50.
- HÖDL, W., 1977, Call differences and calling site segregation in anuran species from central amazonian floating meadows. *Oecologia*, 28: 351-363.
- HÖDL, W., 1990, Reproductive diversity in amazonian lowland frogs, pp. 41-60. In: Hanke, W. (Ed.). *Biology and physiology of amphibians*. Fortschr. Zool., v. 38, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York.
- INGER, R. F., 1969, Organization of communities of frogs along small rain forest streams in Sarawak. *J. Anim. Ecol.*, 38: 123-148.
- KLUGE, A. G., 1981, The life history, social organization, and parental behavior of *Hyla rosenbergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 160: 1-170.
- LUTZ, B., 1947, Trends towards non-aquatic and direct development in frogs. *Copeia*, 1947: 242-252.
- MARTINS, M., POMBAL JR., J. P. & HADDAD, C. F. B., (no prelo), Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla faber*. *Amphibia-Reptilia*.
- 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). *Rev. Brasil. Biol.*, 52: 217-229.
- POMBAL JR., J. P., HADDAD, C. F. B. & KASAHARA, S., 1995, A new species of *Scinax* (Anura: Hylidae) from southeastern Brazil, with comments on the genus. *J. Herpetol.*, 29: 1-6.
- POMBAL JR., J. P., SAZIMA, I. & HADDAD, C. F. B., 1994, Breeding behavior of the pumpkin toadlet, *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalidae). *J. Herpetol.*, 28: 516-519.
- POUGH, H. F., STEWART, M. M. & THOMAS, R. G., 1977, Physiological basis of habitat partitioning in Jamaican *Eleutherodactylus*. *Oecologia*, 27: 285-293.
- ROSSA-FERES, D. C. & JIM, J., 1994, Distribuição sazonal em comunidades de anfíbios anuros na região e Botucatu, São Paulo. *Rev. Brasil. Biol.*, 54: 323-334.
- SCOTT JR., N. J. & CAMPBELL, H. W., 1982, A chronological bibliography, the history and status of studies of herpetological communities, and suggestions for the future research, pp. 221-239. In: Scott Jr., N. J. (Ed.). *Herpetological communities*. Wildlife Research Report 13, Washington D.C.
- TOFT, C. A., 1985, Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, 1985: 1-21.
- TOFT, C. A. & DUELLMAN, W. E., 1979, Anurans of the lower Rio Lullapichis, Amazonian Perú: a preliminary analysis of community structure. *Herpetologica*, 35: 71-77.
- WEYGOLDT, P., 1986, Beobachtungen zur ökologie und biologie von fröschen an einem neotropischen bergbach. *Zool. Jb. Syst.*, 113: 429-454.
- WEYGOLDT, P., 1989, Changes in the composition of mountain stream frog communities in the Atlantic mountains of Brazil: frogs as indicators of environmental deteriorations? *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 243: 249-255.
- WIEST JR., J. A., 1982, Anuran succession at temporary ponds in a post oak-savanna region of Texas, pp. 39-47. In: Scott Jr., N. J. (Ed.). *Herpetological communities*. Wildlife Research Report 13, Washington D.C.
- ZAR, J. H., 1984, *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall International, Inc., New Jersey, 2^o ed., 718p.