

**DESCRIÇÃO TAXONÔMICA E
HISTÓRIA NATURAL
DE UMA NOVA ESPÉCIE DE *Hypsiboas*
DA MATA ATLÂNTICA
DO ALTO DA SERRA DE PARANAPIACABA,
ESTADO DE SÃO PAULO
(AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE)**

ANDRÉ PINASSI ANTUNES

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração: Zoologia)

**Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Fevereiro de 2007**

**DESCRIÇÃO TAXONÔMICA E
HISTÓRIA NATURAL
DE UMA NOVA ESPÉCIE DE *Hypsiboas*
DA MATA ATLÂNTICA
DO ALTO DA SERRA DE PARANAPIACABA,
ESTADO DE SÃO PAULO
(AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE)**

ANDRÉ PINASSI ANTUNES

Orientador: Prof. Dr. CÉLIO FERNANDO BAPTISTA HADDAD

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Campus de Rio Claro, para a obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração: Zoologia)

**Rio Claro
Estado de São Paulo – Brasil
Fevereiro de 2007**

*De coração
aos meus pais Fernando e Maria Orlanda
minha irmã Renata
pela coragem e o caráter*

*e em memória dos meus avós
José e Diva
Romeu e Orlanda*

Nada é mais continuado, tampouco é tão permanente, ao longo destes cinco séculos, do que a classe dirigente exógena e infiel a seu povo. No afã de gastar gentes e matas, bichos e coisas para lucrar, acabam com as florestas mais portentosas da terra. Desmontam murrarias incomensuráveis, na busca de minerais. Erodem e arrasam terras sem conta. Gastam gente aos milhões.

DARCY RIBEIRO: O Povo Brasileiro



AGRADECIMENTOS

Agradeço a todas boas pessoas nas terras que andei. São elas as principais responsáveis pelo trabalho que concluo aqui.

Gostaria de destacar:

meus pais Fernando e Maria Orlanda e minha irmã Renata, as melhores pessoas do mundo.

Lilian que me acompanhou na maior parte dos últimos anos e quem eu tenho profunda admiração.

com todo respeito, o amigo, professor e orientador Célio, que o extenso conhecimento científico em mim plantado é mero detalhe frente às suas lições de vida.

os companheiros do mato, Fábio Rohe (Trupicão), Fabio Pincinato (Fabinho), André Teixeira da Silva (Ganso) e Bruno Garcia Luize (Brunão). Sem vocês eu nem teria começado este trabalho, tampouco despertado para muitas idéias. Sem contar as alegrias e os perrengues pregados pelo mato... Valeu também Carlos Zacchi (Carlão), Ricardo Lopez, Michel Silva, Maurício Silveira (Mau), Felipe Toledo e Denis Briani.

os profundos conhecedores do mato Gérson Correia e Júlio Cosme, professores do sertão. Os demais trabalhadores do mato de Pilar do Sul, pelas histórias impressionantes de suas vidas tão desgastantes.

o ótimo ambiente de trabalho junto aos companheiros do Laboratório de Herpetologia de Rio Claro. Cynthia Almeida-Prado, Luis Giasson, Felipe Toledo, João Giovanelli, Juliana Zina, Ricardo Ribeiro, Dina, Vanessa Marcelino, Julian Faivovich, Ingrid Carolline, Fábio Sá, Marcos Gridi-Papp, Luciana Lugli e João Alexandrino. Vocês estão em muitos momentos deste trabalho.

os irmãos de Rio Claro, Bruno, Ganso, Fabinho, Trupico, Olavo, Dudu, Xixi, Michel, Preps, Paul, Gutão, Carlão, Mau, Léo, Maurício, presentes em na minha vida, compartilhando nossos momentos bons e outros nem tanto. Valeu pela força.

os amigos BH, BH, Tônico, Gerê, Bebê, Tatu, Fabião, Alberto, Henrique, Morcego, Alberti, Chubaquinha, Butt, Bitão, Denis, Neto, pelas constantes idéias trocadas

os irmãos de Ubatuba Fabinho e Cristiano, companheiros do mar, com quem as aventuras que vivi não cabem em nenhuma palavra. Em memória de Luis Carlos, olhe por nós naquele sertão, irmão!

as amigas rio clarenses Mirella, Julieta, Marina, Débora, Eliana, Babi, Natália, Regina, Júlia, Ana, Marina, Carol, Carol, Carol, Salmonela, Juliana, Gabi, Milena, Soraia, Mirian, Sabrina. São vocês que tornam este jardim tão belo.

os meus eternos professores Célio Haddad, Ariovaldo Neto, Roberto Goiten, Edwen Willis e Peter Feisenger.

a Fapesp pela bolsa concedida. À Eucatex pela permissão de acesso à área de estudo.

as caiporas e a bicharada, pois tiveram grande influência no que eu penso da biologia e da vida.

o mato e o mar...

ÍNDICE

RESUMO	3
ABSTRACT	4
INTRODUÇÃO GERAL	5
A MATA ATLÂNTICA E OS ANFÍBIOS ANUROS	5
O GRUPO DE <i><u>HYPYSIBOAS PULCHELLUS</u></i> (AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE)	6
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	10
CAPÍTULO I	13
DESCRIÇÃO TAXONÔMICA DE UMA NOVA ESPÉCIE DE <i>HYPYSIBOAS</i> DA SERRA DE PARANAPIACABA, SUL DO ESTADO DE SÃO PAULO (AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE)	
ABSTRACT	15
INTRODUCTION	16
MATERIAL AND METHODS	17
RESULTS	19
<i>Holotype</i>	19
<i>Paratopotypes</i>	20
<i>Diagnosis</i>	20
<i>Comparisons</i>	21
<i>Description of Holotype</i>	22
<i>Color in Life</i>	23
<i>Coloration in Preservative</i>	24
<i>Measurements of Holotype</i>	24
<i>Variation</i>	24
<i>Vocalizations</i>	26
<i>Natural History</i>	27
<i>Egg-Mass and Embryos</i>	28
<i>Tadpole</i>	29
<i>Geographic Distribution and Conservation</i>	30
<i>Etymology</i>	31
<i>Phylogenetic relationships</i>	31
DISCUSSION	32
MATERIAL EXAMINED	35
ACKNOWLEDGMENTS	38
LITERATURE CITED	39
FIGURES	46

CAPÍTULO II	56
HISTÓRIA NATURAL DE UMA NOVA ESPÉCIE DE <i>HYPYSIBOAS</i> DOS RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA NO ALTO DA SERRA DE PARANAPIACABA, SÃO PAULO (AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE)	
INTRODUÇÃO	57
ÁREA DE ESTUDO	61
MATERIAIS E MÉTODOS	76
RESULTADOS	78
<i>Utilização do Hábitat</i>	78
<i>Padrões de Atividade Sazonal e Diário</i>	80
<i>Recrutamento e Desenvolvimento dos Girinos e Período da Metamorfose</i>	82
<i>Abundância e Recrutamento de Machos Adultos</i>	83
<i>Estrutura Demográfica dos Machos Adultos</i>	84
<i>Longevidade das Gerações dos Machos Adultos no Sítio Reprodutivo</i>	86
<i>Razão Sexual Operacional</i>	87
<i>Padrão de Distribuição dos Machos Adultos na Transecção</i>	88
<i>Sistema Territorial dos Machos Adultos no Sítio Reprodutivo</i>	90
<i>Interações Acústicas e Agonísticas</i>	99
<i>Proporção de Machos Adultos com Cicatrizes no Clado <u>Bokermannohyla</u>, <u>Aplastodiscus</u> e <u>Hypsiboas</u></i>	106
<i>Escolha dos Machos pelas Fêmeas</i>	109
<i>Comportamento Reprodutivo</i>	111
DISCUSSÃO	116
<i>Padrão de Atividade e Período Reprodutivo</i>	116
<i>Ciclo de Vida dos Machos Adultos</i>	118
<i>Estratégias Reprodutivas nos Machos Adultos</i>	120
<i>Utilização do Hábitat de Reprodução e Padrão de Distribuição dos Machos Adultos</i>	121
<i>Estrutura Social nos Agregados</i>	123
<i>Escolha dos Machos pelas Fêmeas</i>	124
<i>Comportamento e Comunicação Social</i>	126
<i>Territorialidade nos Machos Reprodutivos</i>	128
<i>Métodos Empregados e Futuros Estudos</i>	131
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	133
 CAPÍTULO III	 141
<i>TROPIDOPHIS PAUCISQUAMIS</i> (Brazilian Dwarf Boa). PREY	
 CONSIDERAÇÕES FINAIS	 144

RESUMO

Este estudo se refere a uma nova espécie de anfíbio anuro do gênero *Hypsiboas*, pertencente à família Hylidae, que habita as florestas pluviais no alto da Serra de Paranapiacaba, no sul do estado de São Paulo. No primeiro capítulo descrevemos taxonomicamente a espécie. Este capítulo é apresentado em língua inglesa na formatação do periódico Copeia, no qual o manuscrito foi recentemente aceito. Adotamos para a nova espécie o nome provisório KAAPORA (kaa = mato + pora = morador), uma vez que a espécie ainda não está formalmente descrita. Pertencente ao grupo de *Hypsiboas pulchellus*, a espécie nova compõe um clado com *H. semiguttatus*, *H. joaquinii* e uma outra nova espécie de *Hypsiboas* da Argentina e do sul do Brasil, das quais pode ser distinguida principalmente pelo seu canto. O segundo capítulo retrata sua história natural a partir de estudos de campo realizados mensalmente, entre dezembro de 2003 a maio de 2006. A reprodução é contínua (anual). Os machos de *Hypsiboas* KAAPORA vocalizam a noite e o ano todo, empoleirados na vegetação marginal herbácea-arbustiva, ao longo de riachos no interior da floresta. A razão sexual operacional no riacho é largamente voltada para os machos, o que deve refletir diretamente na aquisição de acasalamentos pelos mesmos. As fêmeas visitam o riacho somente quando estão aptas à reprodução, retornando à mata logo após a oviposição. A desova é depositada no riacho, onde os girinos crescem lentamente. A fase final da metamorfose é sincronizada e ocorre nos meses mais quentes do ano (dezembro e janeiro). O recrutamento de machos adultos no sítio reprodutivo se inicia em fevereiro e perdura o ano todo e as diferenças temporais no recrutamento parecem refletir estratégias reprodutivas distintas. A população de machos adultos pode ser constituída por indivíduos pertencentes à pelo menos duas gerações distintas. A comunicação social entre os adultos, além da vocalização, envolve sinalização visual em interações a curta distância, que devem facilitar a localização e demonstrar o estado comportamental de quem as emite. Os machos podem cantar isoladamente, mas geralmente se agregam sob clareiras do dossel. Os machos tentam estabelecer um território no riacho, mas poucos têm êxito ou permanecem por tempo elevado no sítio reprodutivo. A defesa territorial dos machos apresenta escalonamento crescente de agressividade, eventualmente resultando em combates físicos. Nestes combates os machos utilizam o espinho do prepólex para ferir o oponente. Esta parece uma condição ancestral no clado formado pelos gêneros *Bokermannohyla* e *Hypsiboas* em parafilia com *Aplastodiscus*, pois a grande quantidade de machos adultos com cicatrizes no dorso, em análise de espécimes de coleção científica, deve ser em parte devido a estes combates. Além disso, os altos níveis de territorialidade observado nos machos adultos de *Hypsiboas* KAAPORA parecem decorrer da disparidade entre os indivíduos em obter recursos diretos e indiretos para a reprodução, distribuídos heterogeneamente no tempo e no espaço. O terceiro capítulo é uma nota de campo de predação de *Hypsiboas* KAAPORA pela serpente *Tropidophis paucisquamis*, submetida ao periódico Herpetological Review.

ABSTRACT

We studied a new species of amphibian anuran of the genus *Hypsiboas*, family Hylidae, which inhabits the Atlantic Forest from highlands at Serra de Paranapiacaba, São Paulo State, Brazil. In chapter one we describe taxonomically the new species. This chapter was written in English and accepted in the scientific journal *Copeia*. We used the provisory name KAAPORA (*kaa* = forest + *pora* = inhabitant) because the new species is not formally described. Pertaining to the *Hypsiboas pulchellus* species group, the new species is included in a clade with *Hypsiboas semiguttatus*, its sister species, *Hypsiboas joaquini*, and other new species of *Hypsiboas* from Argentina. *Hypsiboas* KAAPORA differs from these species mainly by its advertisement call. Chapter two is about the natural history of the new species. It was carried out in a monthly field study, from December 2003 to May 2006. Adult males were registered calling in all months along the year. They call at night from the marginal vegetation of streams inside the forest. Continuous reproduction occurs throughout the year. The operational sexual ratio was largely biased to males in the reproductive site, probably with direct effects on acquisition of females. Females moved to stream only in reproductive events. The egg-mass was deposited in the stream, where the tadpoles develop slowly. The end of the metamorphosis occurs synchronically in the wetter months (December and January). Recruitment of adult males at the reproductive site started in February and continued along the year. Temporal differences in recruitment seem related to distinct reproductive strategies. The population of adult males may include individuals from at least two different generations. Social communication in adults, besides the vocalizations, involves visual signaling in close range interactions, probably to facilitate the localization and to exhibit the behavioral condition of the emitter. Males call isolated, but more frequently aggregated under clearings. Males attempt to establish a territory along the stream, but few males are successful. Territorial behavior comprises crescent escalated aggressiveness, eventually resulting in fights. In this fights, males used the prepollical spines to injury the opponent. Fights seem to be an ancestral condition in the clade formed by *Bokermannohyla* and *Hypsiboas*, in paraphily with *Aplastodiscus*. This is confirmed by the large quantities of adult males with scars on the dorsum in analysis of specimens from scientific collection, what must be mainly due to the fights. Moreover, the high levels of territoriality in adult males of *Hypsiboas* KAAPORA must be due to the differences among individuals to obtain direct and indirect resources for reproduction, heterogeneously distributed in time and space. Chapter three is a note on the field of predation of the new species, submitted to scientific journal *Herpetological Review*.

INTRODUÇÃO GERAL

A Mata Atlântica e os Anfíbios Anuros

A região Neotropical abriga, em suas florestas, a maior diversidade de anfíbios anuros do planeta, implicando no escasso conhecimento biológico da maioria delas. O Brasil é um dos países com maior riqueza de anfíbios anuros, compreendendo cerca de 800 espécies conhecidas, aproximadamente 15% da diversidade global (Sociedade Brasileira de Herpetologia, 2005). No Brasil, conforme as novas modificações na nomenclatura taxonômica (e.g., FAIVOVICH et al. 2005; FROST et al. 2006; GRANT et al. 2006), estas espécies estão distribuídas em 17 famílias. O estado de São Paulo conta com mais de 200 espécies (C. HADDAD com. pessoal.); entretanto, trata-se de um número subestimado, uma vez que descrições de espécies novas ou revalidações de espécies vêm aparecendo freqüentemente na literatura na medida em que aumentam os estudos taxonômicos e de campo (HADDAD 1998). A alta diversidade de espécies no estado de São Paulo é explicada, em parte, pela extensa faixa de Mata Atlântica que ainda resta na região (HADDAD 1998).

A Mata Atlântica é um ecossistema onde há razoável conhecimento a respeito da anurofauna, principalmente em relação às demais formações

vegetacionais brasileiras (HADDAD & SAZIMA 1992; POMBAL-JR 1997; HADDAD & SAWAYA 2000; BERTOLUCI & RODRIGUES 2002a,b; HADDAD & PRADO 2005). Entretanto, estes estudos são ainda escassos, uma vez que este ecossistema é uma dos mais ameaçados do mundo, pois atualmente restam apenas cerca de 7 % da cobertura original (MORELLATO & HADDAD 2000). Outro aspecto importante é o fato deste ambiente permitir alto grau de especializações reprodutivas em anfíbios anuros, não encontradas em nenhum outro ecossistema (HADDAD 1998; HADDAD & SAWAYA 2000). Dos 39 modos reprodutivos conhecidos em anuros, 31 encontram-se nos neotrópicos, dos quais 27 aparecem na Mata Atlântica (HADDAD & PRADO 2005). Para se ter uma idéia, dos 12 modos reprodutivos descritos para os Hylidae, 11 são encontrados na Mata Atlântica (HADDAD & SAWAYA 2000). Como grande parte desta floresta se perdeu em 500 anos (MORELLATO & HADDAD 2000), o elevado grau de endemismo dos anuros e a dependência deste ecossistema para sua reprodução devem explicar os declínios em algumas populações ou mesmo a extinção de algumas espécies que são relatadas atualmente (HADDAD & PRADO 2005).

O Grupo de Hypsiboas pulchellus (Amphibia, Anura, Hylidae)

O gênero *Hyla* Laurenti, 1768 que compreendia cerca de 350 espécies distribuídas pela América, Ásia e Europa (FROST 2004), e até então consideradas não monofiléticas, foi recentemente estudado por FAIVOVICH et al. (2005), que realizaram, a partir de análises moleculares, profundas modificações no grupo. Segundo estes autores, o gênero *Hyla* estaria restrito à região centro-americana/holártica e 297 espécies anteriormente consideradas pertencentes a este, foram alocadas em 15 gêneros, dos quais quatro já eram utilizados, quatro foram revalidados e seis novos foram descritos.

O gênero *Hypsiboas* Wagler, 1830, revalidado por FAIVOVICH et al. (2005), compreende as espécies conhecidas como as “rãs-gladiadoras”, denominadas assim por KLUGE (1979) para as espécies que apresentam um

espinho pontiagudo na extremidade do prepólex, utilizados durante violentos combates territoriais entre machos.

O grupo de *Hypsiboas pulchellus* (Duméril & Briçon, 1841) é amplamente distribuído pela América do Sul, sendo encontrado no Brasil, Argentina, Peru, Bolívia, Uruguai e Paraguai (BARRIO 1965; LUTZ 1973; DUELLMAN et al. 1997; GARCIA 2003; FAIVOVICH et al. 2004). As espécies deste grupo apresentam corpo moderadamente robusto, medida do comprimento da cabeça semelhante à largura, focinho curto, usualmente arredondado em vista dorsal e claramente arredondado em perfil e topo da cabeça achatado (LUTZ 1973; DUELLMAN et al. 1997; GARCIA 2003). Machos apresentam o antebraço com musculatura hipertrofiada, o prepólex é desenvolvido e portando, em sua extremidade, um espinho pontiagudo (DUELLMAN et al. 1997). De uma forma geral, a reprodução ocorre em riachos ou ambientes lênticos em habitats florestais ou abertos, geralmente associados às regiões montanhosas (DUELLMAN et al. 1997; GARCIA 2003).

LUTZ (1973) define o “ciclo” de *Hypsiboas pulchellus*, o qual seria composto pelas cinco subespécies de *Hypsiboas pulchellus* (*H. pulchellus pulchellus*, *H. pulchellus andinus* (Müller, 1924), *H. pulchellus cordobae* (Barrio, 1965), *H. pulchellus joaquina* (Lutz, 1968), *H. pulchellus riojanus* (Koslowky, 1895), *H. semiguttatus* (Lutz, 1925), *H. cymbalum* (Bokermann, 1963), *H. prasinus* (Burmeister, 1856) e *H. marginatus* (Boulenger, 1887).

DUELLMAN et al. (1997) concluíram que este grupo apresenta 11 táxons, compreendendo assim, além das espécies incluídas por LUTZ (1973): *Hypsiboas alboniger* (Nieden, 1923), *H. andinus* (Muller, 1924), elevada à categoria específica por DUELLMAN et al. (1997), *H. balzani* (Boulenger, 1898), *H. marianitae* (Carrizo, 1992), *H. melanopleura* (Boulenger, 1912), *H. palaestes* (Duellman, De La Riva & Wild, 1997). Além disso, estes autores sugeriram uma possível monofilia entre os representantes do grupo de *Hypsiboas pulchellus* e de *Bokermannohyla circumdata* (Cope, 1871), fato que foi refutado por diversos autores (NAPOLI 2000; GARCIA et al. 2003; GARCIA 2003; FAIVOVICH et al. 2004, 2005). *Hypsiboas caingua* (Carrizo, 1991) também foi incluída neste grupo

(CARAMASCHI & CRUZ 2000), assim como *H. ericae* (Caramaschi & Cruz, 2000) (CARAMASCHI & CRUZ 2000).

Recentemente, o grupo, com ênfase nas espécies brasileiras, foi estudado por GARCIA et al. (2001), GARCIA et al. (2003) e GARCIA (2003). *Hypsiboas marginatus* foi redescrita (GARCIA et al. 2001) e *Hypsiboas pulchellus joaquini* foi elevada à categoria específica (GARCIA et al. 2003). Em análise das populações de *H. semiguttatus*, o autor as considerou um complexo de espécies (GARCIA 2003). Fato semelhante foi encontrado em uma população das serras do leste de Santa Catarina, anteriormente confundida com *Hypsiboas marginatus* e que foi considerada como uma espécie distinta (GARCIA 2003).

FAIVOVICH et al. (2004; 2005) analisaram amplamente a filogenia do grupo de *Hypsiboas puchellus* a partir de uma perspectiva molecular. Diversas conclusões novas foram obtidas, entre elas a inclusão de representantes do grupo de *Hypsiboas polytaenius* (Cope, 1870), de *H. guentheri* (Boulenger, 1886) e de *H. bischoffi* (Boulenger, 1887). *Hypsiboas pulchellus cordobae* e *H. p. riojanus* foram consideradas espécies plenas. *Hypsiboas ericae* formaria um clado irmão das espécies do clado de *Hypsiboas polytaenius* (*Hypsiboas* sp.2 e *H. leptolineatus*), de *H. semiguttatus*, *H. joaquini* e *Hypsiboas* sp. 1 (esta última anteriormente considerada população de *H. semiguttatus* de Misiones na Argentina). As espécies andinas (*H. balzani*, *H. marianitae*, *H. riojanus* e *H. andinus*) formariam um clado monofilético, que possivelmente passaram por um evento único de colonização da região. O outro clado seria composto pelos representantes da Mata Atlântica do Sul-Sudeste do Brasil e Nordeste da Argentina (*H. caingua*, *H. guentheri*, *H. bischoffi*, *H. prasinus* e *H. marginatus*) e por *H. pulchellus* e *H. cordobae*. As espécies *H. cymbalum*, *H. melanopleura*, *H. palaestes* e *H. alboniger* não foram incluídas nesta análise devido à falta de materiais para estudo, assim como os demais representantes do clado de *H. polytaenius* (sensu LUTZ 1973; CRUZ & CARAMASCHI 1998). Neste contexto, o grupo compreenderia 30 espécies (FAIVOVICH et al. 2004; 2005).

Uma espécie em particular, taxonomicamente confusa, *Hypsiboas semiguttatus*, foi originalmente descrita por A. LUTZ (1925) a partir de uma

fêmea adulta proveniente de São Bento do Sul, estado de Santa Catarina. COCHRAN (1955) sinonimizou esta espécie à *Hypsiboas polytaenius*. CEI & ROIG (1961), estenderam sua distribuição geográfica para a região de Misiones na Argentina. LUTZ (1973) fornece uma nova descrição da espécie a partir de material coletado no Rio Grande do Sul e em Misiones na Argentina e considera *Hypsiboas semiguttatus* uma espécie distinta de *Hypsiboas polytaenius*. CEI (1980) e CARRIZO (1990) apresentam descrições dos adultos de *Hypsiboas semiguttatus* em populações encontradas na Argentina e os girinos são descritos por FAIVOVICH (1996). FAIVOVICH et al. (2004) concluem que as populações encontradas na região de Misiones na Argentina eram uma espécie plena, ainda não descrita. GARCIA et al. (no prelo) redescrevem *Hypsiboas semiguttatus* e restringem sua distribuição geográfica para o alto da Serra do Mar dos estados do Paraná e de Santa Catarina. Além disso, a nova espécie de *Hypsiboas*, anteriormente confundida com *H. semiguttatus*, é descrita neste último estudo.

No presente estudo, descrevemos, no primeiro capítulo, taxonomicamente uma nova espécie do anfíbio anuro do gênero *Hypsiboas*, pertencente à família Hylidae, que habita as florestas pluviais no alto da Serra de Paranapiacaba, no sul do estado de São Paulo. O segundo capítulo retrata sua história natural a partir de estudos de campo realizados mensalmente, entre dezembro de 2003 a maio de 2006.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BARRIO, A. 1965. Las subespecies de *Hyla pulchella* Duméril y Bribon (Anura, Hylidae). *Physis*, 25:115-128.
- BERTOLUCI, J & M. T. RODRIGUES. 2002. Utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) de Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*. Universidade de São Paulo. 42(11):287:287.
- BERTOLUCI, J & M. T. RODRIGUES. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 23:161:167.
- CARAMASCHI, U. & C. A. G. CRUZ, 2000. Dues nova espécies de *Hyla* Laurenti, 1768 do Estado de Goiás, Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). *Boletim do Museu Nacional, N. S., Zoologia*, 422:1-12.
- CEI, J. M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monitore Zoologico Italiano*. 2:1-609.
- CEI, J. M. & V. G. ROIG. 1961. Batracios recolectados por la expedición biologica Erspamer en Corrientes y selva oriental de Misiones. *Notas biologicas de la Facultad de Ciencias Exactas, Fisicas y Naturales* 1:7-10.

- COCHRAN, D. M. 1955. Frogs of Southeastern Brazil. Bulletin of United States National Museum. EUA. 206:1-423.
- DUELLMAN, W. E., I. DE LA RIVA & R. C. WILD. 1997. Frogs of the *Hyla armata* and *Hyla pulchella* groups in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of *Hyla*. Scientific Papers Natural History Museum, the University Kansas, 3:1-41.
- FAIVOVICH, J. 1996. La larva de *Hyla semiguttata* A. Lutz, 1925 (Anura, Hylidae). Cuadernos de Herpetologia 9:61–67.
- FAIVOVICH, J., GARCIA, P. C. A., ANANIAS, F., LANARI, L., BASSO, N. G. & WHEELER, W. C. 2004. A molecular perspective on the phylogeny of the *Hyla pulchella* species group (Anura, Hylidae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 32(3):938-50.
- FAIVOVICH, J., C. F. B. HADDAD, P. C. A. GARCIA, D. R. FROST, J. A. CAMPBELL & W. C. WHEELER. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hyliinae: phylogenetic analysis and taxonomic revisions. Bulletin of the American Museum of Natural History, 294:1-240.
- FROST, D. R. 2006. Amphibian Species of the world [on line]. 12 December 2006. American Museum of Natural History, New York, New York, U.S.A. <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>>
- FROST, D.R., T. GRANT, J. FAIVOVICH, R.H. BAIN, A. HAAS, C.F.B. HADDAD, R.O DE SA, A. CHANNING, M. WILKINSON, S.C. DONNELLAN, C. RAXWORTHY, J.A. CAMPBELL., B.L. BLOTTO, P. MOLER, R.C. DREWES, R.A. NUSSBAUM, J.D. LYNCH, D.M. GREEN, AND W.C. WHEELER. 2006. The amphibian tree of life. Bulletin of the American Museum of Natural History 297: 1-370.
- GARCIA, P. C. A., G. VINCIPROVA, & C. F. B. HADDAD. 2001. Vocalização, girino, distribuição geográfica e novos comentários sobre *Hyla marginata* Boulenger 1887 (Anura, Hylidae, Hyliinae). Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia, 460:1-19.
- GARCIA, P. C. A., G. VINCIPROVA, & C. F. B. HADDAD. 2003. The taxonomic status of *Hyla pulchella joaquina* (Anura: Hylidae) with description of its tadpole and vocalization. Herpetologica, 59(3):350-363.

- GARCIA, P. C. A. 2003. Revisão taxonômica e análise filogenética das espécies do gênero *Hyla* Laurenti do complexo *marginata/semiguttata* (Amphibia, Anura, Hylidae). Tese de Doutorado. Rio Claro-SP. Unesp. 213p.
- GARCIA, P. C. A., J. FAIVOVICH & C. F. B. HADDAD. Redescription of *Hypsiboas semiguttatus* (A. Lutz, 1925), with the description of a new species of the *Hypsiboas pulchellus* group. no prelo.
- HADDAD, C. F. B. 1998. Biodiversidade dos anfíbios no Estado de São Paulo. in JOLY, C. A. & BICUDO, C. E. M. Biodiversidade do Estado de São Paulo: Síntese do Conhecimento no Final Do Século XX. 6-Vertebrados. CASTRO, R. M. C. São Paulo: Fapesp.
- HADDAD, C. F. B. & I. SAZIMA. 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japi in Morellato, L. P. C. História natural da Serra do Japi. Editora da Unicamp/Fapesp. p 212-236.
- HADDAD, C. F. B. & R. SAWAYA. 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. & C. P. A. PRADO. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. *Bioscience*, 55(3):207-216.
- LUTZ, B. 1973. Brazilian Species of *Hyla*. Austin. University of Texas. EUA. Xix + 265p.
- MORELLATO, L. P. C. & C. F. B. HADDAD 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic forest. *Biotropica*, 32 (4b):786-792.
- NAPOLI, M. F. 2000. Taxonomia, variação morfológica, e distribuição geográfica das espécies do Grupo *Hyla circumdata* (Cope, 1870) (Amphibia, Anura, Hylidae). Ph. D. Thesis, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.
- POMBAL-JR, J. P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. *Rev. Bras. Biol.*, 57:583-594.

CAPÍTULO I

DESCRIÇÃO TAXONÔMICA DE UMA
NOVA ESPÉCIE DE *HYPYSIBOAS*
DA SERRA DE PARANAPIACABA,
SUL DO ESTADO DE SÃO PAULO
(AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE)



A New Species of *Hypsiboas* from the Atlantic Forest of Southeastern Brazil (Amphibia, Anura, Hylidae).

André Pinassi Antunes¹, Julian Faivovich^{1,2,3}, and Célio F. B. Haddad¹

¹Laboratório de Herpetologia, Departamento de Zoologia, I. B., Universidade Estadual Paulista. Rio Claro, São Paulo, Brasil.

²Division Herpetologia, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.

³Division of Vertebrate Zoology (Herpetology), American Museum of Natural History, New York, USA

CORRESPONDING AUTHOR

André Pinassi Antunes

E-mail: aantunes@rc.unesp.br, aapardalis@yahoo.com.br.

Laboratório de Herpetologia, Departamento de Zoologia, I. B., Universidade Estadual Paulista. Av 24a, 1515. Jardim Bela Vista. 13506-900. Rio Claro, São Paulo, Brasil. Cx. Postal 199.

MAJOR ARTICLES

KEY WORDS

Hypsiboas kaapora new species; *Hypsiboas pulchellus* group; *Hypsiboas semiguttatus*; vocalization, biodiversity conservation; streams.

We describe a new species of *Hypsiboas* of the *Hypsiboas pulchellus* species group from highland streams of the Atlantic Forest of Southeastern Brazil. Vocalizations, egg-mass, and tadpole are also described. We compared the new species with other species of the *Hypsiboas pulchellus* species group. The new species is most similar with *Hypsiboas semiguttatus*, its sister species, and other new species of *Hypsiboas* from Argentina, from which it differs in advertisement call and larval morphology. Furthermore, we provide information on natural history, phylogenetic relationships, embryos, geographic distribution, and conservation.

With 31 described species, the *Hypsiboas pulchellus* group is the most speciose group of the recently resurrected genus *Hypsiboas* Wagler, 1830 (Faivovich et al., 2005; Garcia et al., in press). This group is widely distributed in South America (B. Lutz, 1973; Duellman et al., 1997; Faivovich et al., 2004, 2005) and its reproduction occurs in streams or ponds in forests or open areas, generally in mountainous regions (B. Lutz, 1973; Duellman et al., 1997; Kwet and Di-Bernardo, 1999). Even though some morphological characterizations of the *Hypsiboas pulchellus* group had been advanced by B. Lutz (1973) and Duellman et al. (1997) (e.g., body moderately robust, hypertrophied forelimbs, projecting prepollical spines in adult males, a supralabial bright stripe, and a dark dorsolateral line delimited superiorly by a bright stripe), as discussed by Faivovich et al. (2004, 2005), some of these are plesiomorphies for the group (e.g., projecting prepollical spines in adult males) and the polarity of others is unclear. The group includes several species with a confusing taxonomic history, which have been the focus of recent papers (Duellman et al., 1997; Garcia et al., 2001, 2003, in press).

Hypsiboas semiguttatus was described by A. Lutz (1925) from a specimen collected in the highlands of Serra do Mar at Santa Catarina State, Brazil. Kwet and Di-Bernardo (1999), and Garcia et al. (2003) considered *Hypsiboas semiguttatus* as a widely distributed cryptic species.

Herein, we describe a new species from the highland streams of the Atlantic Forest at Serra do Mar, State of São Paulo, Brazil. The new species closely resembles *Hypsiboas semiguttatus* and others species from the same clade (sensu Faivovich et al. 2004, 2005). Vocalizations, clutch, and tadpole are

also described, and we provide information on embryos, natural history, geographic distribution, and conservation. We also include the species within the phylogenetic framework of the *H. pulchellus* group advanced by Faivovich et al. (2004, 2005).

Material and Methods

Adult specimens were manually collected, fixed in 10% formalin, and maintained in 70% ethyl alcohol. Adults were measured with calipers to the nearest 0.1 mm. Measurements of adults follow Duellman (2001). Abbreviation used for the measurements of adults are: SVL (snout-vent length), HL (head length), HW (head width), ED (eye diameter), EN (eye-nostril distance), NS (nostril-snout distance), IN (internarial distance), IO (interorbital distance), TD (tympanum diameter), FAL (forearm length), FAB (forearm breadth), HAL (hand length), THL (thigh length), TIL (tibia length), TAL (tarsal length), FL (foot length), and DAD (diameter of disk of finger III). Snout shape follows Heyer et al. (1990). Webbing formulae follows the terminology of Savage and Heyer (1967) as modified by Myers and Duellman (1982). Tadpoles and eggs were fixed and preserved in 5% formalin. Tadpole measurements were made using a caliper to the nearest 0.1 mm and an ocular micrometer in a Zeiss stereomicroscope. Measurements of adults follow McDiarmid and Altig (1999). Tadpole stages follow Gosner (1960) and tooth row formulae follow Altig (1970). Cement gland shape follows terminology of Nokhbatolfoghahai and Downie (2005).

Vocalizations were recorded in the field with Marantz PMD222 or Sony TCM 82V tape recorders equipped with Sennheiser K6, AudioTechnica AT835b, or Le Son SM-48 microphones. The vocalizations were analyzed and edited using the Raven software (Charif et al. 2004). Calls were edited at sampling frequencies of 22 and 44 kHz, and analyzed with FFT of 128 points. In order to characterize the geographic distribution we searched for populations of the new species in other locations surrounding the type locality, mainly on the drainages in some regions of the Serra de Paranapiacaba, a segment of the Serra do Mar, in the Southeastern Brazil.

To study the relationships of the new species described herein with the *Hypsiboas pulchellus* group, and considering previous results of Faivovich et al. (2004, 2005), we designed an analysis solely for this group. The specific sampling for the group is the same as that included by Faivovich et al. (2005), with the addition of the new species. For the outgroups we include one exemplar of every species group of *Hypsiboas* recognized by Faivovich et al. (2005), plus two species of *Aplastodiscus*, one of which is used as the root. Overall, this outgroup sampling resembles that of Faivovich et al. (2004), updated on the basis of the phylogenetic results of Faivovich et al. (2005).

Sequences of the new species for the mitochondrial genes 12S, the intervening tRNA valine, 16S, and cytochrome b, and the nuclear genes rhodopsin, RAG-1, 28S, and seventh in absentia were generated using the primers and lab protocols of Faivovich et al. (2004, 2005). The fragment of tyrosinase could not be amplified for this species; it was included in the analysis

as well for all other terminals for which it has been previously sequenced (Faivovich et al., 2005).

The phylogenetic analysis was done using the program POY (Wheeler, 2002). The rationale for using parsimony as an optimality criterion was advanced by Farris (1983) and recently discussed, among others, by Goloboff (2003) and Goloboff and Pol (2005). The preference for the treatment of sequence data as dynamic homologies simultaneously with tree search, as opposed to static homology hypotheses (multiple alignments) independent of tree search, has been justified by Wheeler (1996, 2002) and De Laet (2005).

We obtained a quick consensus estimation (Goloboff and Farris, 2001), as done by Faivovich et al. (2005), and used that topology as a constrain for building 200 wagner trees followed by a round of tree bisection and reconnection (TBR) branch swapping. The final trees were submitted to a final round of swapping without the constrain, using iterative pass optimization (Wheeler, 2003). Bremer supports (Bremer, 1988), were calculated with POY; parsimony Jackknife values (Farris et al., 1996) were estimated using TNT (Goloboff, 2003), on the basis of the implied alignment generated by POY. Tree edition was done with Winclada (Nixon, 1999, available: <http://www.cladistics.com>.)

Hypsiboas kaapora, sp. nov.

Holotype.—CFBH 7312 – Brasil, São Paulo, Serra do Mar, Serra de Paranapiacaba, Municipality of Pilar do Sul. Adult male collected by A.P. Antunes, D.C. Briani, and A.T. Silva on 11 June 2004 (23°56' S and 47°40'W, approximately 780 m above sea level).

Paratopotypes.—CFBH 5738–5742, 7313–7318, 8292–8297 (adult males); 5743, 10873 (adult females); 7319–20 (juveniles). All collected between August 2002–December 2005 by A.P. Antunes, F.L. Pincinato, F. Rohe, R. Belmonte-Lopes, and E. Dahora.

Diagnosis.—A species included in the *Hypsiboas pulchellus* group, characterized by: (1) small to medium sized (SVL 29.7–37.5 mm in males and 37.6–44.3 mm in females); (2) body moderately robust; (3) beige, light-brown, or golden color on background, with or without dark-brown spots or stripes on vertebral, dorsolateral and/or head, or with large asymmetrical blotches that in some specimens cover almost whole dorsum; (4) flanks with small bright spots, cream or golden; (5) uniform pattern on the concealed parts of thigh; (6) advertisement call with a metallic sound and distinct acoustic parameters (18 analyzed calls of at least eight males), composed by 14–48 pulses (32 ± 10), frequency range of 1.33–3.89 kHz, dominant frequency of 2.50–2.93 kHz (2.67 ± 0.12), and duration of 149.3–408.2 ms (249.0 ± 73.2); (7) tadpoles with a rostral gap in marginal papillation and tooth row formula 2(2)/4(1); (8) reproduction in highland streams of the Atlantic Forest.

Comparisons.—Compared with *Hypsiboas alboniger* (Nieden, 1923), *H. cordobae* (Barrio, 1965), *H. cymbalum* (Bokermann, 1963), *H. joaquinii* (B. Lutz, 1968), *H. melanopleurus* (Boulenger, 1912), and *H. riojanus* (Koslowsky, 1895), *H. kaapora* is smaller, without overlap in SVL (B. Lutz, 1973; Duellman et al., 1997; Garcia et al., 2003). *Hypsiboas balzani* (Boulenger, 1898), *H. cordobae*, *H. cymbalum*, *H. ericae* (Caramaschi and Cruz, 2000), *H. guentheri* (Boulenger, 1886), *H. joaquinii*, *H. marginatus* (Boulenger, 1887), *H. marianitae* (Carrizo, 1992), *H. prasinus* (Burmeister, 1856), and *H. pulchellus* (Duméril and Bibron, 1841) present or may present predominant green dorsal coloration (B. Lutz, 1973; Duellman et al., 1997; Caramaschi and Cruz, 2000; Garcia et al., 2003), not observed in *H. kaapora*. The new species differs from *Hypsiboas alboniger*, *H. andinus*, *H. balzani*, *H. bischoffi* (Boulenger, 1887), *H. caingua* (Carrizo, 1991), *H. cordobae*, *H. marianitae*, *H. prasinus*, *H. pulchellus*, *H. riojanus*, and *H. secedens* (B. Lutz, 1963), by the absence of any pattern on posterior surface of thighs (B. Lutz, 1973; Duellman et al., 1997). Unlike *Hypsiboas kaapora*, *H. melanopleura* and *H. palaestes* (Duellman, De La Riva, and Wild, 1997) lack blotches on the flanks. *Hypsiboas freicanecae* (Carnaval and Peixoto, 2004) present a metallic triangle on dorsum of snout, absent in *H. kaapora*. From *Hypsiboas beckeri* (Caramaschi and Cruz, 2004), *H. buriti* (Caramaschi and Cruz, 1999), *H. cipoensis* (B. Lutz, 1968), *H. goianus* (B. Lutz, 1968), *H. latistriatus* (Caramaschi and Cruz, 2004), *H. leptolineatus* (P. Braun and C. Braun, 1977), *H. phaeopleura* (Caramaschi and Cruz, 2000), *H. polytaenius* (Cope, 1870), and *H. stenocephalus* (Caramaschi and Cruz, 1999), *H. kaapora* differs by the absence of well-defined longitudinal stripes on the dorsum and by

its more robust body. Besides being larger, *Hypsiboas joaquinii* shows white bright blotches on limbs, absent in *H. kaapora*; moreover, *H. joaquinii* inhabits open areas, whereas *H. kaapora* inhabits forested areas. *Hypsiboas kaapora* is most similar with *H. semiguttatus* and mainly with a new species of *Hypsiboas* from Argentina, from which it differs in duration of advertisement call of the former, and dominant frequency and larval morphology of later. The duration of the advertisement call in *Hypsiboas semiguttatus* (437.7–917.0 ms, N=19; Garcia et al., in press) is longer than that of *H. kaapora* (149.3–408.2 ms, N=18) and present pulses more irregularly spaced. Furthermore, *Hypsiboas kaapora* has more robust body and its bright spots on flanks are less evident than in *H. semiguttatus*. The advertisement call of *Hypsiboas kaapora* has higher frequencies, with dominant frequency of 2.50–2.93 kHz (2.67 ± 0.12 , N=18), while in the new species of *Hypsiboas* from Argentina the dominant frequency is 1.2–2.2 kHz (1.7 ± 0.4 , N=12; Garcia et al., in press). In addition, the tadpole in *H. kaapora* has rostral papillation with a gap (continuous papillation in the species from Argentina), and 2/4 labial tooth row formula (vs. 3/5 in the species from Argentina; Faivovich, 1996, as *Hyla semiguttata*).

Description of holotype.— Body moderately robust; head slightly wider than long; head length about 35% of SVL; snout rounded in dorsal view and nearly rounded to truncate in profile; pupil horizontal; canthus rostralis distinct; nostrils slightly protuberant, oval and directed laterally; internarial distance slightly smaller than eye-nostril distance; loreal region concave; vocal sac subgular; tympanum distinct, its diameter nearly 35% of eye diameter (Figs.

2A–B). Dorsal and flank skin texture smooth; ventral skin texture slightly granular; scars on the dorsum and flanks. Hypertrophied forearms and projecting prepollical spines; ulnar fold present with small tubercles linearly distributed on posterior region of forearms; no nuptial pads; hand large; palmar surface with many small supernumerary tubercles; inner and outer metacarpal tubercles indistinct; relative length of fingers I < II < IV < III; subarticular tubercles single and rounded; discs of fingers well-developed; width of disk on finger III larger than tympanum diameter (about 115 %); hand webbing formulae I–II (2⁺–3⁻) III (2.5–2⁺) IV; disk of finger I smaller than in other fingers (Fig. 2C). Hind limbs elongate and slender; thigh length slightly longer than tibia length and about 55 % of SVL; plantar surface with many small tubercles; relative length of toes I < II < V < III < IV; adhesive discs of toes well-developed; foot webbing formulae I (2⁻–2⁺) II (1–2.5) III (1.5–3^{1/2}) IV (2.5–1) V; inner metatarsal tubercle present and oval; outer metatarsal tubercle absent; subarticular tubercles single and rounded (Fig. 2D).

F2

Color in life.—Dorsal background color light-brown to slightly golden, with supernumerary small dark-brown spots and large asymmetrical dark-brown blotches; iris golden; region between eye and nostril with a dark-brown stripe; supralabial stripe cream to golden, extending from the snout to the insertion of arm, less evident on snout tip and fragmented near the tympanum; a dorsolateral dark-brown stripe from eyelid to inguinal region delimited superiorly

by a bright cream to golden stripe; flanks brown to grayish, with small bright spots, cream to golden; limbs background color light-brown with supernumerary small dark-brown spots, except on the prepollex; nearly round dark-brown blotches on the surfaces of limbs, mainly on tibia and forearm; ulnar fold cream; a longitudinal dark-brown line delimited anteriorly by a thin beige line on thigh, from vent to knee; lack of any pattern on the hidden of thigh; outer region of tibia and forearm with a longitudinal stripe often dark-brown; region surroundings the vent with small beige spots; ventral surfaces white to cream; gular region darker compared to the ventral coloration; green bones,

Coloration in preservative.—In 70% ethanol dorsal and limbs coloration become grayish-brown. Supralabial and dorsolateral stripes become white. After some time, blotches on dorsum become less evident, as well as the green color, which tends to disappear.

Measurements of holotype (in mm).—SVL 33.0; HL 11.6; HW 12.0; ED 4.2; EN 2.6; NS 1.5; IN 2.7; IO 6.8; TD 1.5; FL 6.7; FB 3.3; HAL 11.1; THL 18.4; TIL 18.1; TAL 11.2; FL 15.3; DAD 1.7.

Variation.—Variation in size of *Hypsiboas kaapora* is shown in Table I. The dorsal coloration is (N = 19 paratopotypes): uniform pattern (N = 3) with beige to light-brown without dark blotches (Fig. 3A). Within the same light colored dorsal background, there are individuals with sinuous dark-brown lines dorsolaterally slightly visible and with variable extension, from inguinal region to

the insertion of arms, recorded in specimens not collected (Fig. 3B); with dark-brown spots and/or stripes (N = 8), concentrated on head and on vertebral and/or dorsolateral area (Figs. 3C–F). In ornamented individuals (N = 5) dark spots coalesce to form blotches of irregular size and shape on dorsum, frequently covering part of head, except the snout (Figs. 3G–J); in some individuals (N = 3) the dark brown blotches cover almost all dorsum and present beige to light-brown blotches (Figs. 3K–L). The space between eye and nostril generally has the background color (beige to light-brown) and may present some small dark brown spots (Fig. 3L). Figure 3 shows the variation on the color pattern from specimens photographed in the field. The dorsolateral dark and bright stripes have variable width and may be fragmented in the inguinal region. Gular region sometimes darker compared to ventral coloration. Bones, tympanum, and vocal sac may be green or not. Females do not show hypertrophied forearms and the prepollex is smaller. Females can present a slightly olivaceous coloration distributed on background (N = 2), not observed in males. Variations in hand and foot webbing formulae are respectively: I–II (2^+ – 2^+)–(2^- – 3^-) III (2.5 – 2^-)–(2^- – 2^-) IV; I (1.5 – 2^+)–(2^- – 2^-) II (1 – 2^+)–(1 – 2.5) III (1 – $2^{1/2}$)–(1.5 – 2^-) IV ($2^{1/2}$ – 1)–(2.5 – 1) V. The dissection of the referred specimen CFBH 14198 indicates the absence of the slip of the muscle depressor mandibulae that originates at the level of the m. dorsalis scapulae.

T1

F3

Vocalizations.—The advertisement call is a metallic sound and consists of one short single note (single advertisement call; Fig. 4A) and less frequently of two notes (complex advertisement call; Fig. 4B). At an air temperature of 16–20 C, the single advertisement calls (18 calls analyzed of at least eight males) are composed of 14–48 pulses (32 ± 10), with frequency between 1.33–3.89 kHz, dominant frequency of 2.50–2.93 kHz (2.67 ± 0.12), and duration of 149.3–408.2 ms (249.2 ± 73.2). Harmonics were not always evident in the spectrogram. The advertisement call has, in general, ascendent frequency and intensity, with one peak of energy concentrated near the final part of the call. The pulses are frequently overlapped.

F4

The complex advertisement call (two analyzed calls of one male), at an air temperature of 4 C, consists of one first note, apparently the same note of the single advertisement call, with duration of 335–385 ms, 32–35 pulses, frequency range of 1.44–3.68 kHz, and dominant frequency of 2.42–2.75 kHz, and of a second note with duration of 146–193 ms, 13–15 pulses, frequency range of 1.54–3.68 kHz, and dominant frequency of 2.40–2.75 kHz (Fig. 4B). This call was recorded in isolated and aggregated males, but was conspicuous at courtship.

Territorial calls were emitted during agonistic interactions between males and consisted of a single note (single territorial call; Fig. 4C) or two notes with

short duration (complex territorial call; Fig. 4C). At an air temperature of 19 C, duration of the single territorial call (four calls analyzed of one male) was 31.5–42.4 ms (36.6 ± 4.5), frequency range of 1.21–3.33 kHz, and dominant frequency of 2.07–2.42 kHz (2.21 ± 0.17). In the complex territorial call (two analyzed calls of one male), at an air temperature of 19 C, the first note had a duration of 31.5–34.5 ms, frequency range of 1.28–2.89 kHz, and dominant frequency of 1.90–2.07 kHz. The duration of the second note was 25.4–26.9 ms, frequency range of 1.35–2.93 kHz, and dominant frequency of 1.89–2.07 kHz. The duration of the complex territorial call was approximately 144–158 ms. Territorial calls had descendent intensity and frequency.

Distress calls (Fig. 4D) were recorded when a male was collected by his legs. The calls were variable, even in the same individual, mainly in relation to the duration (62–640 ms), dominant frequency (2.75–7.57 kHz), and number of pulses (37–256). This call has harmonic structure with sound energy distributed over a wide range of frequencies (1.0–15.9 kHz).

Natural history.—Adult males were registered calling in all months along the year. They call at night from the marginal vegetation of streams inside the forest, generally at heights varying from 0.5 to 1.5 m above water. Males start to emit advertisement calls during the sunset and ceased during the sunrise, with one peak in the dusk and other in the end of the night. Males vocalize sporadically; intervals between the advertisement calls were long, from few minutes to hours of duration. Eventually males vocalize in chorus, apparently stimulated by nearby calling individuals. Most adult males have scars on the

dorsum, likely caused by prepollical spines of other males during territorial combats, as commonly occur in other species of *Hypsiboas* (for a review see Faivovich et al., 2005). Amplexed females carried the males to the water. Then, they submerged searching for a local to spawn, generally roots of the marginal vegetation, exposed inside the water. Reproduction seems to occur throughout the year, and from 2002 to 2006 was recorded in January, March, May, July, August, September, November, and December.

During the day, reproductive males hid mainly in the leaf litter, near the margins of the streams and rarely emitted vocalizations. Defensive behaviors comprise primarily crypsis and immobility, and secondarily liquid cloacal discharges, escaping to ground or water, and when handled, inflating the lungs, aggression with the prepollical spine, tanathosis, distress calls, and a peculiar odor. An adult male was preyed by the snake *Tropidophis paucisquamis* (Serpentes: Tropidophiidae) in the field.

Tadpoles aggregate in the backwaters near the margins of streams and apparently they are more active at night. Newly metamorphosed froglets were observed on the vegetation along the stream in December and January, and have a total length of 18.0–19.9 mm (N=3).

Egg-mass and embryos.—Eggs are individually surrounded by gelatinous capsules which are generally attached to roots of the marginal vegetation, exposed inside the water. One clutch obtained in the field in January 2004 was collected the following day of oviposition and the embryos had a total length of about 5 mm. All the eggs were fertilized, giving rise to 72 tadpoles,

some of which were raised in the lab to confirm the identification of the tadpole employed in the description. Another clutch obtained in captivity had 64 eggs. Eggs have a diameter of 2.3–2.8 mm and are surrounded by capsules with a diameter of 4.4–5.0 mm. Embryos develop within the gelatinous capsules. Embryos and early larvae presented Type A cement gland, located on the anteroventral side of the head. Embryos at developmental stage 21 with total length about 8.5 mm and body length about 4.3 mm (N=2) show two lateral gill tufts, each one originating from the region between eye and oral disc, with a length of about 2.5 mm.

Tadpole.—One tadpole of *Hypsiboas kaapora* was collected in the stream at the type locality, at the developmental stage 28 (Gosner, 1960), and has the following measurements (mm): total length 34.1; body length 14.2; tail length 20.8; body height 8.7; body width 9.1; caudal height 9.5; nostril diameter 0.5; snout-spiracle distance 10.6; eye diameter 1.8; internarial distance 2.5; interorbital distance 4.2; eye-nostril distance 2.6; oral disc diameter 4.5.

Body ovoid and robust (Fig. 5), corresponding to approximately 40% of total length; body wider than high; in profile; snout rounded in lateral and dorsal views; eye large and dorsolateral, its diameter about 15% of body length; nostrils oval with a small elliptic projection on its inner margin; caudal height about 45% of tail length; tail musculature well-developed; height of ventral fin about 75% of dorsal fin; origin of dorsal fin on body; spiracle medium sized, wide, sinistral, and directed posterodorsally; cloacal tube large and opening laterally on the right side of ventral fin; well-developed oral disc, ventral,

subterminal, not visible in dorsal view, and about 50 % of body width; marginal papillae surrounding the oral disc, except for a rostral gap (about 10% of oral disc); labial tooth row formula is 2(2)/4(1) (Fig. 5D), being P(4) shorter than other rows and located near the border of marginal papillae; small flaps with labial teeth on the lateral areas of the oral disc; free margin of both jaw- sheaths serrated, anterior larger than the inferior; coloration in life brownish with dark-brown, gray, and reddish blotches; coloration in preservative grayish-brown.

F5

Geographic distribution and conservation.—Three populations of *Hypsiboas kaapora* are known from the municipalities of: Pilar do Sul (23°58'S and 47°41'W; 23°56'S and 47°42'W; 23°56'S and 47°40'W), Sete Barras (24°07'S and 47°59'W), and São Miguel Arcanjo (23°59'S and 47°52'W), located in the mountains of Serra de Paranapiacaba, segment of the Serra do Mar, southern of São Paulo State, Brazil (Fig. 6). In this section occur the more preserved remnants of the Atlantic Forest of Brazil. This species was found only inside the forest at the highlands, at an altitude of 700–800 m. Apparently, the reproduction of *Hypsiboas kaapora* is restricted to some larger streams pertaining to Alto Paranapanema and Ribeira de Iguape river basins. The populations of Sete Barras and São Miguel Arcanjo are in an officially protected area, the Carlos Botelho State Park

F6

Etymology.— The name *kaapora* is based on a specific epithet derived from the Tupi indigenous language meaning forest inhabitant (*kaa* = forest + *pora* = inhabitant; Bueno, 1982). It refers to the habitat where the new species is found: the Atlantic Forest at Serra do Mar in Southeastern Brazil. Also, it refers to a personage of Brazilian folklore, which may present distinct interpretations according to the different areas of the country, in all cases it is related to the life in the forest (Casudo, 1954).

Phylogenetic relationships.—The analysis resulted in 2 most equally parsimonious trees/alignment combinations with length 4365 steps that were hit 15 independent times (Fig. 7). Overall, relationships hypothesized among outgroups differ from those resulting from the much densely sampled analysis of Faivovich et al. (2005). However, we do not consider these results to be a rigorous test of their hypothesis, as our sampling of these groups is much restricted and these terminals are only intended to be outgroups of our group of interest.

The two most parsimonious trees differ only in the position of *H. leptolineatus*, being either the sister taxon of *H. latistriatus* + *H. polytaenius*, or the sister taxon of the group composed of *H. kaapora*, *H. joaquini*, *H. semiguttatus*, and *Hypsiboas* sp. *Hypsiboas kaapora* obtains as the sister taxon of *H. semiguttatus*, and together both make the sister taxon of the new species from Argentina and *H. joaquini* (Garcia et al., in press).

Discussion

Hypsiboas kaapora is a member of *H. pulchellus* group, as suggested by its overall similarity with *H. semiguttatus* and corroborated by the phylogenetic analysis. Besides the molecular synapomorphies that support this group, the only putative morphological synapomorphies so far suggested for this group are the absence of the slip of the muscle depressor mandibulae that originates at the level of the m. dorsalis scapulae (Faivovich et al., 2005).

The description of *Hypsiboas kaapora* adds a fourth species to the clade composed of *H. semiguttatus* and species previously confused with it. Garcia et al. (in press) stated that besides the molecular evidence they are still unaware of morphological synapomorphies supporting the monophyly of the clade composed of *H. joaquina* + *H. semiguttatus* + the new species from Argentina, to which we should add *H. kaapora*. The superficial similarity among these species is striking, and possibly further research will allow defining character states related to their color patterns.

Hypsiboas kaapora, *H. semiguttatus*, *H. joaquina*, and the new species of *Hypsiboas* from Argentina present several similar characters that make difficult their diagnoses. The dorsal coloration of *H. semiguttatus* and of the new species from Argentina varies from uniform pattern to presence of dark-brown dorsal spots or stripes in vertebral and/or dorsolateral area. Although this pattern occurs in *Hypsiboas kaapora*, it is frequent the fusion of spots, forming

asymmetrical dark-brown blotches, which in some specimens cover almost whole dorsum. Generally, *Hypsiboas kaapora* is smaller than its two closely related species, but overlap in SVL occurs, mainly with new *Hypsiboas* from Argentina. Thus, beyond the morphology, biological characters, as the advertisement call, the most easily recognized differential character, and habitat are essential in the characterization of these species. Still, some undescribed species externally resembling *Hypsiboas semiguttatus* occur in the Southern Brazil and Argentina.

The geographic distribution of the four species from this clade is probably allopatric; the species inhabit relatively distinctive vegetational formations, associated with mountain areas, reproducing along the streams. *Hypsiboas joaquina* is known from the highlands of Serra Geral, in the South Brazil, in open formations and Araucaria Forest on the plateau (Garcia et al., 2003). Recently, the geographic distribution of *Hypsiboas semiguttatus* was restricted to Serra do Mar of Southern Brazil, a region with influence of Araucaria Forest and Atlantic Forest, while the new species of *Hypsiboas* from Argentina, previously considered *H. semiguttatus*, is known from the Araucaria Forest and Seasonal Forest of Misiones in Argentina and part of western border of Southern Brazil (Garcia et al., in press). *Hypsiboas kaapora* presents geographic distribution at lower latitudes and inhabits Atlantic Forest, but the presence of few remnants and isolated trees of *Araucaria angustifolia* in the reverse border of the Serra de Paranapiacaba show the influence of Araucaria formation in this region, probably more intense in the beginning of Holocene (see Viadana, 2002). At the moment, the known geographic distribution of this clade suggest high

relationship with Araucaria formation and the surrounded transitional areas, that are formations mainly associated with the subtropical plateau of the Southern Brazil and part of Argentina (Ab'Sáber, 2003).

The taxonomic distribution of the structure of the larval cement glands in Hylinae hylids is still very poorly known, being mostly restricted to the observations of Nokhbatolfighahai and Downie (2005), on a few species of *Hypsiboas*, *Dendropsophus*, and *Trachycephalus*. Within *Hypsiboas*, Nokhbatolfighahai and Downie (2005) reported their type A morphology in *H. crepitans* (a member of the *H. faber* group) and *H. geographicus* (*H. semilineatus* group). Cement gland morphology has also been quite superficially described or illustrated in *H. heilprini* (*H. albopunctatus* group; Noble, 1927), *H. rosenbergi* (*H. faber* group; Breder, 1946), and *H. pugnax* (*H. faber* group; Chacon-Ortiz et al., 2004). Our observations of a Type A morphology in embryos and early larvae of *H. kaapora* are the first report on cement gland morphology in a species of the *H. pulchellus* species group. Additional research is still needed to provide information on the presence and developmental pattern of the cement gland in hylids.

Material Examined

Hypsiboas andinus.—Argentina: Tucumán: Estancia Agua Negra, Sierra de Medina (CFBH 4036–4037). Catamarca: Puesto Río Blanco (CFBH 4040). Toma del Río Andalgalá (CFBH 4039). Tucumán: Dique La Angostura, Tafi del Valle (CFBH 4038). *Hypsiboas beckeri*.—Brasil: Minas Gerais: São Tomé das Letras (CFBH 7416–7420, 7422–7424). *Hypsiboas bischoffi*.—Brasil: Rio

Grande do Sul: São Francisco de Paula (CFBH 3676). Santa Catarina: São Bento do Sul (CFBH 3010, 3014). Rancho Queimado (CFBH 3358). São Paulo: Barra do Turvo (CFBH 6343). Jundiaí (CFBH 0718). Ribeirão Branco (CFBH 2137, 6821). São Paulo (CFBH 5689). *Hypsiboas cipoensis*.—Brasil: Minas Gerais: Serra do Cipó, Santa do Riacho (CFBH 0289). *Hypsiboas ericae*.—Brasil: Goiás: Alto Paraíso de Goiás, Chapada dos Veadeiros (CFBH 3599–3604). *Hypsiboas goianus*.—Brasil: Goiás: Silvânia (CFBH 2666, 4167–4168). *Hypsiboas joaquina*.—Brasil: Santa Catarina: Urubici (CFBH 3281–3289, 3624–3630). *Hypsiboas latistriatus*.—Brasil: São Paulo: Campos de Jordão (CFBH 9902, 9865). Rio de Janeiro: Itatiaia (CFBH 9866). *Hypsiboas leptolineatus*.—Brasil: Santa Catarina: São Domingos (CFBH 7166–7169). *Hypsiboas marginatus*.—Brasil: Rio Grande do Sul: São Francisco de Paula (CFBH 3078, 3090–3097, 3413). *Hypsiboas phaeopleura*.—Brasil: Goiás: Alto Paraíso de Goiás, Chapada dos Veadeiros (CFBH 3598). *Hypsiboas polytaenius*.—Brasil: Rio de Janeiro: Maringá, Distrito de Itatiaia (CFBH 5746–5752). *Hypsiboas prasinus*.—Brasil: Minas Gerais: Monte Verde (CFBH 7475). São Paulo: Jundiaí, Serra do Japi (CFBH 0002, 0694, 0729, 7413). São Paulo: Ribeirão Branco (CFBH, 6887, 6893). Santa Catarina: Lages (CFBH 0074). *Hypsiboas pulchellus*.—Brasil: Rio Grande do Sul: São Francisco de Paula (CFBH 3374–3379). *Hypsiboas semiguttatus*.—Brasil: Paraná: Piraquara, Mananciais da Serra (CFBH 3364, 3379–3381, 3704–3707, 5000). *Hypsiboas stenocephalus*.—Brasil: Minas Gerais: Cristina (CFBH 9918, 9862, 9863). *Hypsiboas* sp. (aff. *semiguttatus*.—Argentina: Misiones: San Vicente (CFBH 3444-3446, 4908-4910).

[Genbank numbers of the newly sequenced species will be added after final decision of the editor regarding acceptance of the present Ms]

Genbank numbers of the sequences employed: All sequences generated by Faivovich et al. (2004, 2005). Refer to these publications for voucher collection number and locality: *Aplastodiscus eugenioi* (AY843669, AY843913, AY844660, AY844456, AY844875), *A. perviridis* (AY843569, AY843791, AY844543, AY844366, AY844025, AY844771, AY844201), *Hypsiboas albopunctatus* (AY549317, AY549370, AY844569, AY844041, AY844795), *H. andinus* (AY549319, AY549372, AY844573, AY844387, AY844799), *H. balzani* (AY549323, AY549376, AY844582, AY844395, AY844806, AY844226), *H. benitezi* (AY843606, AY843830, AY844583, AY844396, AY844227), *H. bischoffi* (AY549324, AY549377, AY844586, AY844398), *H. caingua* (AY549326, AY549379, AY844591, AY844057, AY844812, AY844234), ***H. kaapora*** (XXXXX, XXXXX, XXXXX, XXXXX, XXXXX), *H. cordobae* (AY549330, AY549383, AY844600, AY844411, AY844066, AY844819, AY844244), *H. ericae* (AY549332, AY549385, AY844605, AY844416, AY844071), *H. faber* (AY549334, AY549387, AY844607, AY844825), *H. guentheri* (AY843631, AY549390, AY844612, AY844830, AY844253), *H. joaquina* (AY549339, AY549392, AY844616, AY844421, AY844834, AY844256), *H. latistriatus* (AY549360, AY549413, AY844668, AY844293), *H. leptolineatus* (AY549341, AY549394, AY844621, AY844424, AY844083, AY844839, AY844260), *H. marginatus* (AY549342, AY549395, AY844624, AY844426, AY844842,

AY844263), *H. marianitae* (AY549344, AY549397, AY844625, AY844427, AY844843), *H. polytaenius* (AY843655, AY843895, AY844641, AY844443, AY844859), *H. prasinus* (AY549347, AY549400, AY844642, AY844100, AY844860), *H. pulchellus* (AY549352, AY549405, AY844644, AY844445, AY844102, AY844862, AY844278), *H. punctatus* (AY549353, AY549406, AY844645), *H. riojanus* (AY549355, AY549408, AY844648, AY844447, AY844865, AY844279), *H. rufitelus* (AY843662, AY843905, AY844652, AY844105, AY844867, AY844282), *H. semiguttatus* (AY549357, AY549410, AY844655, AY844452, AY844870, AY844285), *H. semilineatus* (AY843778, AY843779, AY843909, AY844656, AY844453, AY844108, AY844871, AY844286), *Hypsiboas* sp. (AY549359, AY549412, AY844880).

Acknowledgments

We thank: F. Rohe, F. Pincinato, A. T. Silva, G. Correia, J. Cosme, B. G. Luize; L. F. Toledo, C. F. Tófoli, E. Dahora, C. Zacchi-Neto, R. Belmonte-Lopes, M. M. da Silva, and M. Silveira for assistance in the field. C. P. A. Prado for critically readings the manuscript. C. P. A. Prado, C. S. Antunes, and A. S. Antunes for the English version. C. Zacchi-Neto and M. Forlani for information about geographic distribution of populations from Carlos Botelho State Park. J. Somera for fine line drawings. L. O. M. Giasson, L. F. Toledo, and M. Grid-Papp for help with the vocalization analyze. Eucatex/SA for permitted access in the study area. For granting unrestricted access to his lab we thank W. C. Wheeler. Permits for collection were issued by IBAMA/RAN, licenses 057/03 and 054/05. FAPESP (procs. 01/13341–3 and 04/10974–3) for financial support. CNPq for the grant and fellowship to C. F. B. Haddad. J. Faivovich thanks the American Museum of Natural History, and National Science Foundation Grant DEB–0407632 for the financial support.

Literature Cited

- Ab'Sáber, A. 2003. Os Domínios de Natureza no Brasil: Potencialidades Paisagísticas. Ateliê Editorial. São Paulo, Brasil.
- Almeida, F. F. M., & C. D. R. Carneiro. Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências*, 28:135-150.
- Altig, R. 1970. A key to the tadpoles of the continental United States and Canada. *Herpetologica* 26:180–297.
- Breder, C. M. 1946. Amphibians and reptiles of the Rio Chucunaque drainage, Darien, panama, with notes on their life histories and habits. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 86:375–436.
- Bueno, S. 1982. Vocabulário Tupi-guarani - Português. Brasilivros Editora e Distribuidora, Goiânia, Brasil.
- Bremer, K. 1988. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42:795–803.
- Caramaschi, U., and C. A. G. Cruz, 2000. Duas novas espécies de *Hyla* Laurenti, 1768 do Estado de Goiás, Brasil (Amphibia, Anura, Hylidae). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia* 422:1–12.
- Carnaval, A. C. O. Q., and Peixoto, O. L. 2004. A new species of *Hyla* from Northeastern Brazil (Amphibia, Anura, Hylidae). *Herpetologica* 60:387–395.
- Carrizo, G. R. 1991 "1990". Sobre los hílideos de Misiones, Argentina, con la descripción de una nueva especie, *Hyla caingua* n. sp. (Anura, Hylidae). *Cuadernos de Herpetologia* 5:32–39.

Cascudo, L. C. 1954. Dicionário do Folclore Brasileiro. Coleção Terra Brasilis. Ediouro. 1–930.

Chacon-Ortiz, A., A. Diaz De Pascual, and F. Godoy. 2004. Aspectos reproductivos y desarrollo larval de *Hyla pugnax* (Anura: Hylidae) en el piedemonte andino de Venezuela. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 28:391–402.

Charif, R. A., C. W. Clark, and K. M. Fristrup. 2004. Raven 1.2 User's Manual. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca, NY.

De Laet, J. 2005. Parsimony and the problem of inapplicables in sequence data. *In* V.A. Albert (editor), *Parsimony, phylogeny, and genomics*: Oxford University Press. 81–116.

Duellman, W. E. 2001. The Hylid Frogs of Middle America. *Contributions on Herpetology* 18:i–xvi, 1–1158 + 92 plates. Society of the Study of Amphibians and Reptiles/Natural History Museum of the University of Kansas, Ithaca, New York, U.S.A.

Duellman, W. E., I. De La Riva, and R. C. Wild. 1997. Frogs of the *Hyla armata* and *Hyla pulchella* groups in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of *Hyla*. *Scientific Papers Natural History Museum* 3:1–41.

Faivovich, J. 1996. La larva de *Hyla semiguttata* A. Lutz, 1925 (Anura, Hylidae). *Cuadernos de Herpetologia* 9:61–67.

Faivovich, J., P. C. A. Garcia, F. Ananias, L. Lanari, N. G. Basso and W. C. Wheeler. 2004. A molecular perspective on the phylogeny of the *Hyla*

pulchella species group (Anura, Hylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32:938–950.

Faivovich, J., C. F. B. Haddad, P. C. A. Garcia, D. R. Frost, J. A. Campbell, and W. C. Wheeler. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revisions. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 294:1–240.

Farris, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. *In* N.I. Platnick and V.A. Funk (editors), *Advances in cladistics: Proceedings of the Third Meeting of the Willi Hennig Society* 2:7–36. New York: Columbia University Press.

Farris, J. S., V. A. Albert, M. Källersjö, D. Lipscomb, and A. G. Kluge. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12: 99–124.

Frost, D. R. 2006. *Amphibian Species of the World* [on line]. 31 Nov 2006. American Museum of Natural History, New York, New York, U.S.A. <<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>>

Garcia, P. C. A., G. Vinciprova, and C. F. B. Haddad. 2001. Vocalização, girino, distribuição geográfica e novos comentários sobre *Hyla marginata* Boulenger, 1887 (Anura, Hylidae, Hylinae). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia* 460:1–19.

Garcia, P. C. A., G. Vinciprova, and C. F. B. Haddad. 2003. The taxonomic status of *Hyla pulchella joaquina* (Anura: Hylidae) with description of its tadpole and vocalization. *Herpetologica* 59:350–363.

- Garcia, P. C. A., J. Faivovich, and C. F. B. Haddad. In press.
Redescription of *Hypsiboas semiguttatus* (A. Lutz, 1925), with the description of a new species of the *Hypsiboas pulchellus* group.
- Goloboff, P. A. 2003. Parsimony, likelihood, and simplicity. *Cladistics* 19: 91–103.
- Goloboff, P. A., AND, J. S. Farris. 2001. Methods for quick consensus estimation. *Cladistics* 17: S26–S34.
- Goloboff, P. A., and D. Pol. 2005. Parsimony and Bayesian phylogenetics. In V.A. Albert (editor), *Parsimony, phylogeny, and genomics*: 148–159. Oxford University Press.
- Gosner, K. L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica* 16:183–190.
- Heyer, W. R., Rand. A. S., Cruz, C. A. G., Peixoto, and O. L. Nelson, C. E. 1990. Frogs of Boracéia. *Arquivos de Zoologia* 31:231–410.
- Kwet, A, and M. Di-bernardo. 1999. Pró-Mata - Anfíbios. *Amphibien. Amphibians*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- Lynch, J. D. 1979. The amphibians of the lowland tropical forests. In W. E. Duellman (editor), *The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal*. Museum of Natural History. The University of Kansas. Monograph 7:189-216.
- Lutz, A. 1925. Batraciens du Brésil. II, *Comptes Rendus de la Société de Biologie*, 93:211–214.
- Lutz, B. 1973. Brazilian species of *Hyla*. Austin. University of Texas. Xix + 265p.

Mcdiarmid, R. W., and R. Altig. 1999. Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. The University of Chicago Press.

Myers, C. W., and W. E. Duellman. 1982. A new species of *Hyla* from Cerro Colorado, and other tree frog records and geographical notes from Western Panama. *American Museum Novitates*. 2752:1–32.

Nixon, K. C. 1999. WinClada. Computer software and documentation, available at: <http://www.cladistics.com>.

Noble, G. K. 1927. The value of life history data in the study of evolution of the Amphibia. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 30:31–128.

Nokhbatolfoghahai, M., and J. R. Downie. 2005. Larval cement gland of frogs: comparative development and morphology. *Journal of Morphology* 263:270–283.

Savage, J. M., and Heyer, W. R. 1967. Variation and distribution in the tree-frog genus *Phyllomedusa* in Costa Rica, Central America. *Beiträge zur Neotropical Fauna* 5:111–131.

Viadana, A. G. A. 2002. Teoria dos Refúgios Aplicada ao Estado de São Paulo. Edição do Autor. Rio Claro, São Paulo, Brasil.

Wheeler, W. C. 1996. Optimization alignment: the end of multiple sequence alignment in phylogenetics?. *Cladistics* 12: 1–9.

Wheeler, W. C. 2002. Optimization alignment: down, up, error, and improvements. *In* R. De Salle, G. Giribet, and W.C. Wheeler (editors), *Techniques in molecular systematics and evolution*: 55–69. Bassel: Birkhäuser Verlag.

Wheeler, W. C. 2003. Iterative pass optimization of sequence data.
Cladistics 19: 254–260.

Laboratório de Herpetologia, Departamento de Zoologia, I. B.,
Universidade Estadual Paulista. Av 24a, 1515 Jardim Bela Vista 13506-900.
Rio Claro, São Paulo, Brasil. Cx. Postal 199. E-mail: aantunes@rc.unesp.br,
aapardalis@yahoo.com.br

Legends of Figures

Fig. 1. *Hypsiboas kaapora*. Holotype (CFBH 7312) – adult male in life.

Fig. 2. *Hypsiboas kaapora*. Holotype (CFBH 7312). (A) Head in dorsal view; (B) head in lateral view; (C) left hand in ventral view; (D) left foot in ventral view.

Fig. 3. Variation of dorsal coloration of *Hypsiboas kaapora*. (A) Uniform; (B) with sinuous dark-brown lines on the dorsolateral region; (C–F) with dark-brown spots and/or stripes, concentrated on head, vertebral and/or dorsolateral region; (G–J) ornamented with asymmetrical dark-brown blotches; and (K–L) almost all dark-brown dorsum with beige to light-brown blotches.

Fig. 4. Spectrogram (above) and oscillogram (below) of the vocalizations of *Hypsiboas kaapora*. (A) Single advertisement call (December 2003; air temperature 20 C); (B) complex advertisement call (August 2003; air temperature 4 C); (C) single and complex territorial calls (November 2004; air temperature 19.5 C); and (D) distress calls (October 2004; air temperature 13 C). Graphics in the same scale, except the scale of frequency in D.

Fig. 5. Tadpole of *Hypsiboas kaapora* in stage 28. (A) Lateral view; (B) dorsal view; (C) ventral view; and (D) oral disc.

Fig. 6. Geographic distribution of *Hypsiboas kaapora*: (bold circle) type locality and (empty circles) other two populations.

Fig. 7. One of the two most parsimonious trees (length 4365 steps) resulting from the phylogenetic analysis of the *Hypsiboas pulchellus* species group. Arrow points to the only difference between the two most parsimonious trees, the alternative placement of *H. leptolineatus*. Black circles indicate nodes

recovered in the quick consensus estimation (see text). Numbers above nodes are Bremer supports, number below are Parsimony Jackknife frequencies. Asterisks indicate Parsimony Jackknife frequencies of 100%. Branch lengths proportional to number of transformations; not all loci are available for all terminals (Faivovich et al., 2005 for details).

Figure 1



Figure 2

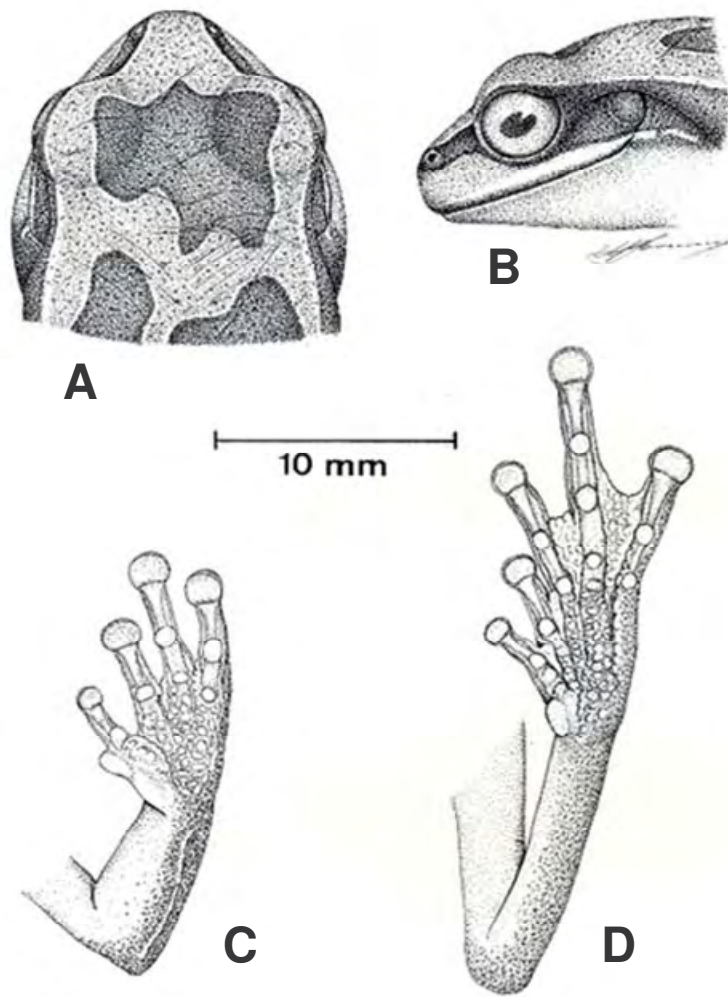


Figure 3

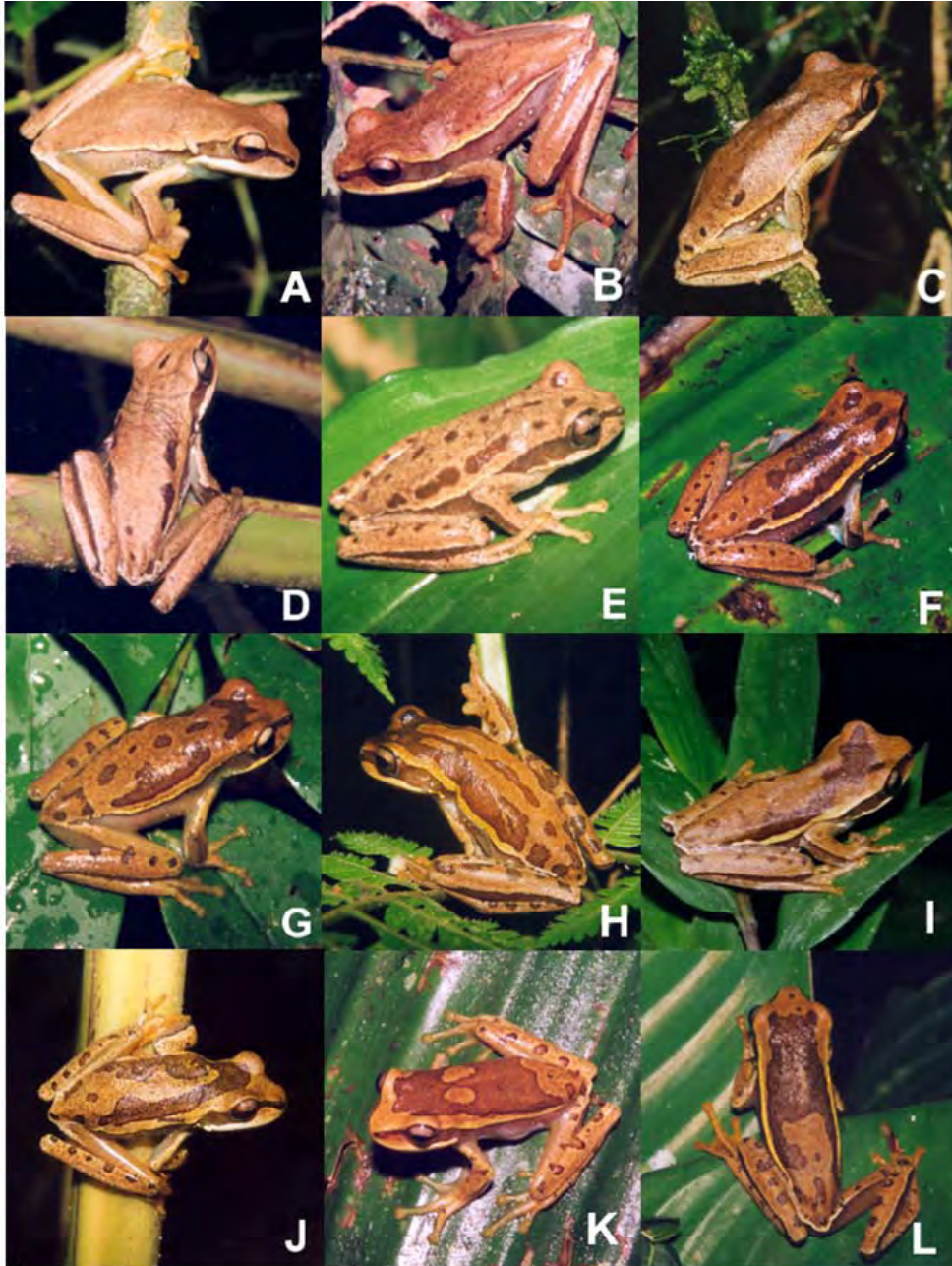


Figure 4

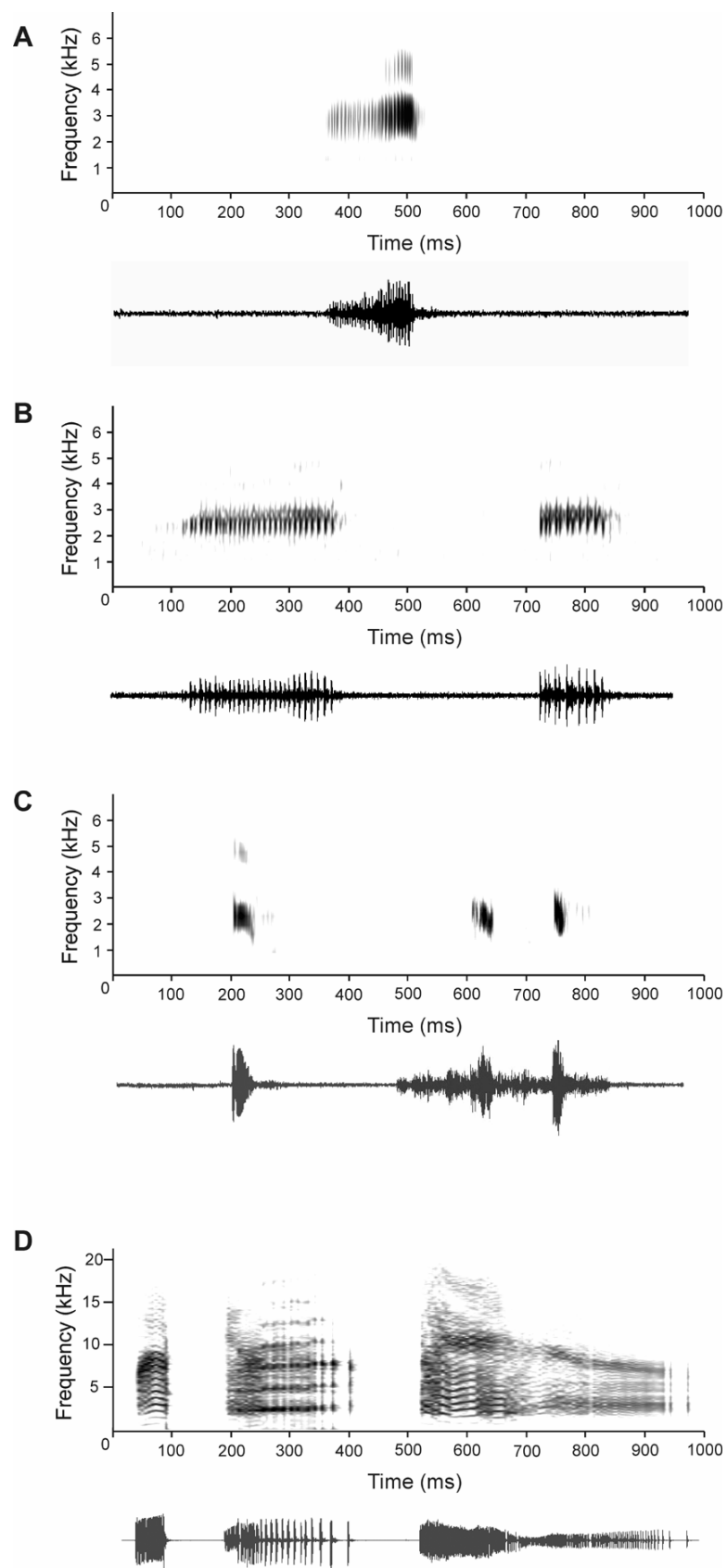


Figure 5

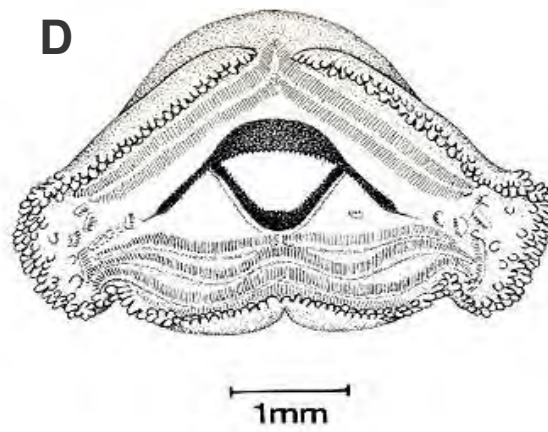
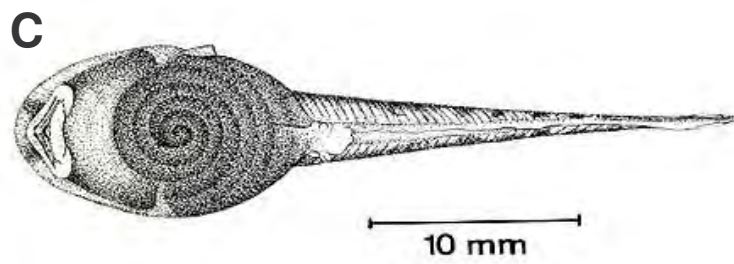
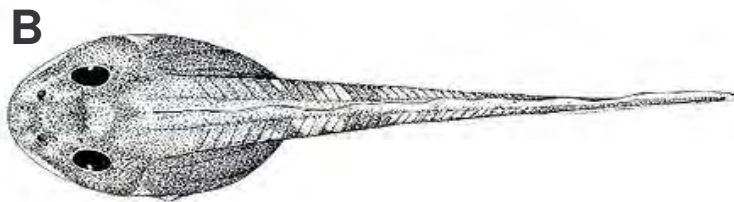
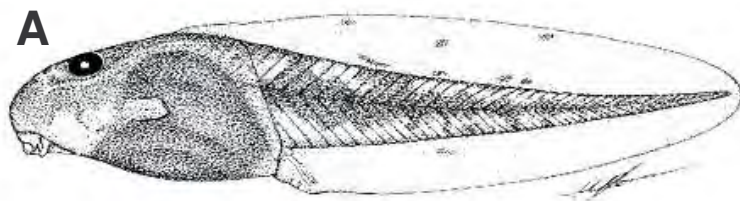


Figure 6

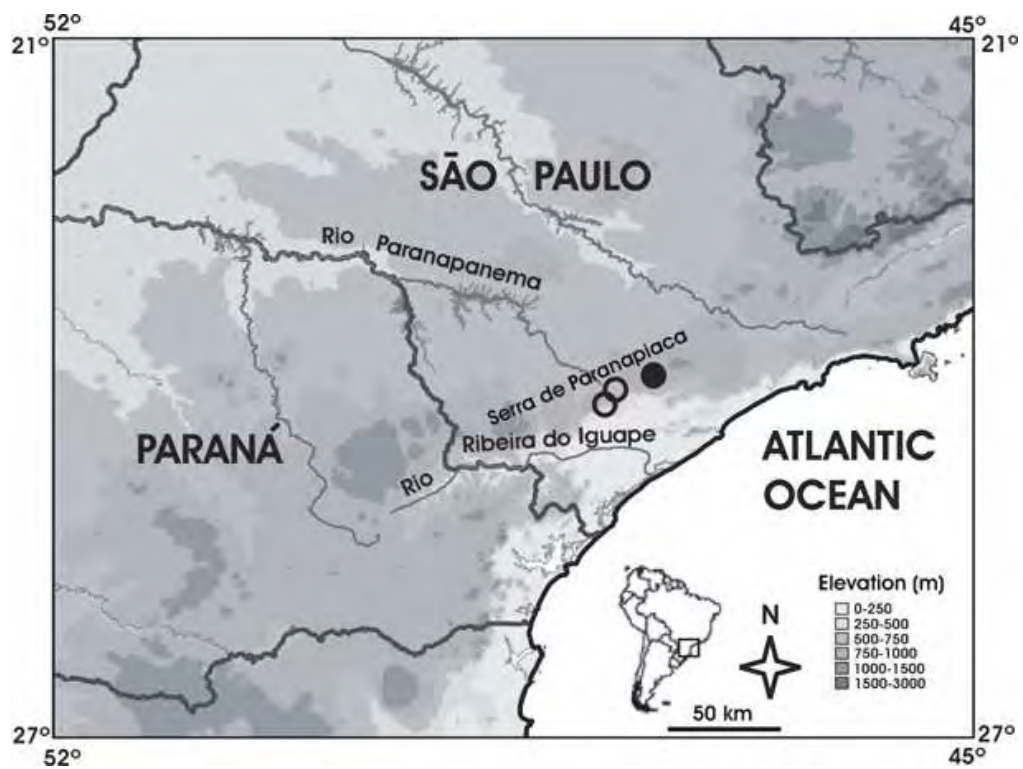


Figure 7

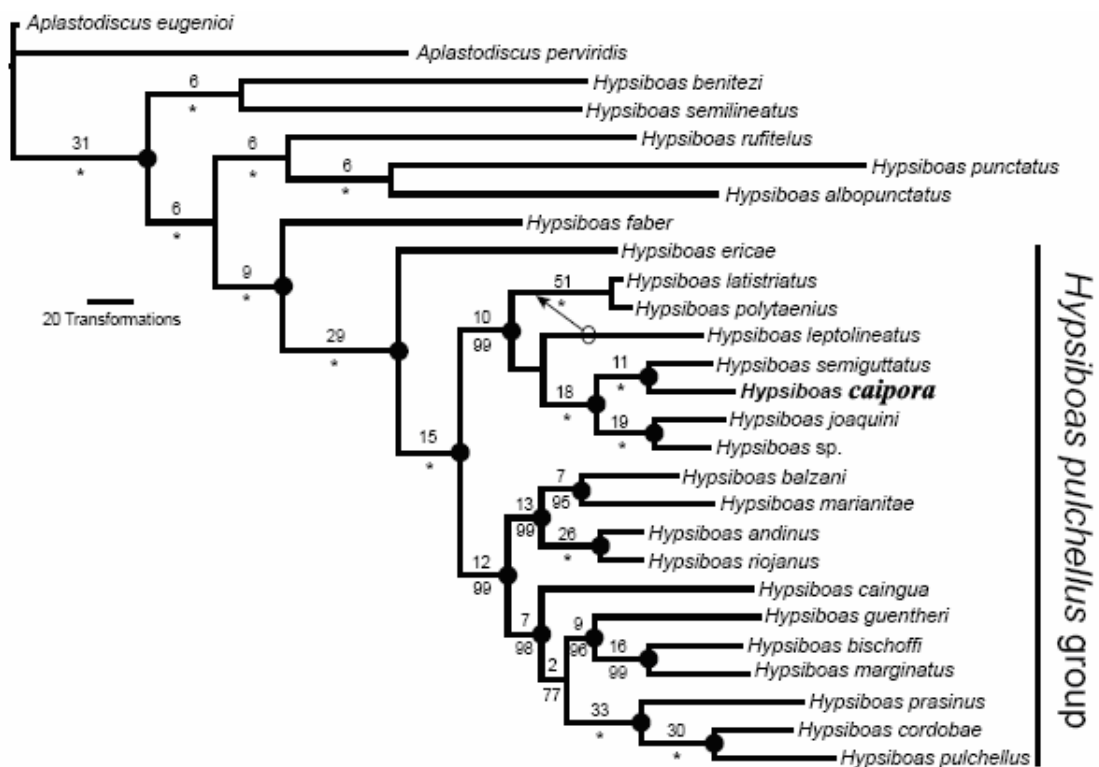


TABLE I

Measurements in millimeters (range, mean, and standard deviation) of

Hypsiboas kaapora new species.

♂♂ (N=18)				♀ (N=2)
Characters	Range	Mean	Standard Deviation	
SVL	29.7 - 37.5	33.4	2.3	37.6 - 44.3
HL	10.3 - 12.4	11.6	0.7	13.2 - 14.9
HW	10.9 - 12.7	11.8	0.6	13.8 - 15.2
ED	3.2 - 4.4	4.0	0.2	4.0 - 4.8
EN	2.2 - 3.1	2.5	0.2	3.0 - 3.5
NS	1.3 - 1.8	1.5	0.2	1.7 - 1.9
IN	2.4 - 2.9	2.7	0.2	3.0 - 3.3
IO	6.2 - 6.9	6.4	0.2	7.0 - 8.3
TD	1.3 - 1.7	1.5	0.1	1.8 - 2.2
FAL	5.7 - 7.2	6.4	0.3	7.7 - 7.9
FAB	2.6 - 4.2	3.2	0.3	3.4 - 3.5
HAL	10.3 - 12.4	11.1	0.5	12.5 - 13.6
THL	16.0 - 20.0	17.9	0.8	20.3 - 21.5
TIL	15.5 - 19.2	17.3	0.8	20.1 - 20.3
TAL	9.5 - 11.9	11.0	0.6	12.7 - 12.9
FL	13.1 - 16.3	14.5	0.8	16.0 - 19.8
DAD	1.5 - 2.0	1.7	0.1	1.9 - 2.3

CAPÍTULO II

HISTÓRIA NATURAL DE UMA NOVA ESPÉCIE
DE *HYPYSIBOAS* DOS RIACHOS DA MATA ATLÂNTICA,
ALTO DA SERRA DE PARANAPIACABA, SÃO PAULO
(AMPHIBIA, ANURA, HYLIDAE)



INTRODUÇÃO

O padrão de distribuição espacial de uma população reflete principalmente a heterogeneidade de habitats ocupados e as interações sociais entre seus indivíduos (RICKLEFS 2001). Considerando a distância média entre os indivíduos, três padrões de distribuição são conhecidos (e.g., KREBS 1994, 1998): (1) randômico, onde se encontram espalhados de forma aleatória, sem que haja interferência entre eles; (2) uniforme, no qual se distanciam de forma relativamente homogênea uns dos outros e isso decorre geralmente, das interações comportamentais entre eles; (3) agregado, caso que normalmente resulta da predisposição dos indivíduos em agrupar-se ou devido à heterogeneidade de habitats e recursos necessários à reprodução ou à sua sobrevivência.

Nos anfíbios anuros é principalmente durante a reprodução que ocorrem as interações sociais envolvendo coespecíficos, período em que se constituem os agregados formados por machos, que vocalizam em coros (WELLS 1977b; SULLIVAN et al. 1995). A vocalização no grupo tem importante função na comunicação entre os indivíduos e são emitidas em contextos sociais distintos, tanto para manter o espaçamento entre os machos, assim como para atrair as fêmeas para a reprodução (WELLS 1977b, 1988; DUELLMAN & TRUEB 1986). O período reprodutivo pode acontecer (1) de forma explosiva, com duração de

poucos dias ou (2) prolongada (WELLS 1977b). A reprodução contínua é atribuída às espécies que se reproduzem ao longo do ano todo (CRUMP 1974).

Normalmente, durante a reprodução os machos defendem os locais onde se estabelecem e que são utilizados principalmente como poleiros de vocalização, para a corte ou oviposição (WELLS 1977b; DUELLMAN & TRUEB 1986). Nas espécies arborícolas da família Hylidae são comuns comportamentos agressivos entre os machos para a defesa territorial (B. LUTZ 1960; FELLERS 1979a), que, em geral, obedecem a um escalonamento de agressividade (KLUGE 1981; MARTINS et al. 1998). Inicialmente a defesa do território ocorre pela emissão de vocalizações de anúncio, seguida de vocalização territorial, exibições posturais e/ou sinalizações visuais e, eventualmente, resulta em combates físicos (revisão em HADDAD 1989).

A territorialidade ocorre principalmente em espécies de anuros de reprodução prolongada, em que a chegada das fêmeas acontece de forma assíncrona (WELLS 1977b). Essa forma de reprodução permite maior grau de escolha de um macho pela fêmea, assim o sucesso reprodutivo dos machos vai depender de sua habilidade em atrair as fêmeas para seus territórios, o que pode ser maximizado sem a interferência de outros machos nas proximidades (WELLS 1977b).

Considerando que o sucesso reprodutivo de um organismo depende do seu tempo de sobrevivência, número de eventos reprodutivos ao longo da sua vida e o tamanho e a sobrevivência de sua prole (RICKLEFS 2001), medidas indiretas do sucesso reprodutivo são mais comumente adotadas em estudos comportamentais. Por exemplo, o sucesso reprodutivo dos machos dos anuros pode estar relacionado ao seu tamanho (HALLIDAY & TEJEDO 1995), embora em algumas espécies possa existir uma proporção ótima no tamanho do casal em amplexo, permitindo uma maior fertilização dos óvulos, devido à justaposição das cloacas (e.g., BASTOS & HADDAD 1996). Características físicas do canto de anúncio, como sua frequência ou intensidade (SULLIVAN et al. 1995), ou ainda sua complexidade (HADDAD & CARDOSO 1992) são considerados atributos importantes para o maior sucesso reprodutivo dos machos de espécies de anuros. Da mesma forma o tempo de permanência no sítio reprodutivo pelos

machos é positivamente relacionado à aquisição de fêmeas para a reprodução (WELLS 1977a; MARTINS 1993).

A seleção sexual, teoria proposta por Darwin há mais de um século, favorece características que confirmam aos indivíduos vantagens no sucesso reprodutivo em relação aos demais indivíduos (HALLIDAY & TEJEDO 1995). A intensidade a qual estará agindo é proporcional à variação no sucesso reprodutivo entre os indivíduos da população, ou seja, é relacionada ao grau de competição por parceiros, que depende da razão sexual operacional e do esforço parental entre os sexos (EMLEM & ORING 1977).

Entre as espécies de anuros é relatada grande variedade de padrões comportamentais durante a corte (e.g., HADDAD & GIARETTA 1999; HADDAD & SAWAYA 2000; MAGNUSSON et al. 1999), sendo comum os machos emitirem vocalizações diferenciadas quando próximos das fêmeas (HADDAD & CARDOSO 1992; MARTINS 1993; FELLERS 1979a) ou eventualmente estímulos visuais (WEYGOLDT & CARVALHO E SILVA 1992; HADDAD & GIARETTA 1999; M. HARTMANN et al. 2004) ou táteis (HADDAD & SAWAYA 2000). Estas modificações comportamentais durante a corte parecem influenciar na orientação das fêmeas a respeito da localização dos machos (FELLERS 1979a).

O grupo de *Hypsiboas pulchellus* é o mais rico em espécies dentro do gênero *Hypsiboas* WAGLER, 1830, recentemente revalidado por FAIVOVICH et al. (2005). Com 30 espécies descritas amplamente distribuídas pela América do Sul, o grupo é geralmente associado às regiões montanhosas (B. LUTZ 1973; DUELLMAN et al. 1997; FAIVOVICH et al. 2005). A reprodução ocorre em locais diversificados, como em riachos, lagoas ou poças, dentro de florestas ou paisagens abertas (B. LUTZ 1973; DUELLMAN et al. 1997). Uma espécie em particular, *Hypsiboas semiguttatus* (A. LUTZ, 1925), foco de recente estudo taxonômico, foi considerada como um complexo de espécies distintas e sua distribuição geográfica ficou restrita ao alto da Serra do Mar ao leste do Paraná e Santa Catarina (GARCIA et al. no prelo). A espécie aqui estudada encontra-se em fase de descrição e pertence a um clado taxonomicamente confuso do grupo de *Hypsiboas pulchellus*, formado por *Hypsiboas semiguttatus*, *H. joaquinii*, uma nova espécie de *Hypsiboas* da Argentina e algumas formas não

descritas do Sul do Brasil e possivelmente na Argentina (veja capítulo 1). Para estas espécies, a história natural e a biologia reprodutiva são relatadas em notas de estudos mais amplos (B. LUTZ 1973; KWET & DI-BERNARDO 1999) ou taxonômicos (CARRIZO 1992; FAIVOVICH 1996; GARCIA et al. 2003; GARCIA et al. no prelo).

Realizamos aqui um estudo da história natural de *Hypsiboas* KAAPORA em um riacho na borda oeste da Serra de Paranapiacaba, estado de São Paulo, com ênfase na biologia comportamental da espécie. Apresentamos o padrão de distribuição dos machos adultos na transecção analisada no estudo e o relacionamos às observações qualitativas de utilização do ambiente reprodutivo. Descrevemos, em parte, o ciclo de vida da espécie, baseando, principalmente, no recrutamento dos machos adultos. Avaliamos a territorialidade dos machos adultos a partir: (1) do tamanho do território defendido e do distanciamento entre eles na transecção; (2) de observações de comportamentos agonísticos para defesa territorial e em um caso, realizado diretamente para a aquisição de uma fêmea que se encontrava próxima aos machos em combate; (3) do tempo de permanência no sítio reprodutivo e (4) da análise de espécimes preservados em coleção científica de espécies relacionadas, seguindo a filogenia proposta por FAIVOVICH et al. (2004, 2005), para avaliar a proporção de machos adultos com cicatrizes. Apresentamos a atividade diária e sazonal da espécie e a razão sexual operacional nos sítios reprodutivos. Além disso, descrevemos o comportamento de corte e avaliamos preliminarmente a escolha dos machos pelas fêmeas.

ÁREA DE ESTUDO

Com espetacular expressão paisagística, a Serra do Mar compreende o sistema de montanhas costeiras nas regiões Sul e Sudeste do Brasil com cerca de 1000 km de extensão (AB'SABER 2003). Trata-se de um conjunto de escarpas festonadas iniciado, provavelmente, no Cenozóico, a partir de processos tectônicos surgidos por flexuras e falhamentos, que culminaram no soerguimento do bloco ocidental da falha de Santos (ALMEIDA & CARNEIRO 1998). Planaltos e escarpas são sustentados por rochas resistentes de origem alcalina, enquanto que falhas, fraturas, entre outros, devido à baixa resistência diferencial a erosão, deram origem a grande parte dos sistemas de drenagens (ALMEIDA & CARNEIRO 1998).

Em São Paulo a Serra do Mar apresenta feições típicas de borda de planalto, com altitude relativamente nivelada, variando entre 800 e 1200 m (ALMEIDA & CARNEIRO 1998). A abertura do vale do rio Ribeira de Iguape trouxe fortes conseqüências para o Planalto Atlântico do estado. No sul de São Paulo a borda do planalto é delimitada pela Serra de Paranapiacaba, mais interiorana que o restante da Serra do Mar e com uma ampla planície costeira. Sustentada pela Serra dos Agudos Grandes, seu cume divide as bacia do Alto

Parapanema, drenada no planalto, da bacia do Ribeira, na vertente oceânica da serra. O rio Ribeira de Iguape expandiu sua drenagem até o primeiro planalto paranaense, interrompendo a continuidade da serra (ALMEIDA & CARNEIRO 1998).

O Sudeste do Brasil constitui a região de maior diversificação climática do país (NIMER 1989). Segundo o autor, entre os fatores responsáveis destacam-se sua posição latitudinal, situada em grande parte na zona tropical, entre os paralelos 14º e 25º S. Nesta faixa a radiação solar é intensa, e o calor gerado propicia altos índices de evaporação do ar atmosférico. Considerando a sua proximidade com o Oceano Atlântico, que banha toda sua porção leste, aumenta-se ainda mais as condições de evaporação e condensação. Periodicamente a região é atingida pelas frentes polares, originadas na Antártida. Em sua origem o ar é seco e frio, porém durante sua trajetória para o norte, absorve calor e umidade do mar, tornando-o instável (NIMER 1989). Tal evento é responsável pela abundante precipitação no Sudeste, em especial nas áreas serranas. As serras do litoral do Sudeste, paralelas ao oceano, se confrontam com as frentes polares e as linhas de instabilidade associadas, causando os maiores índices pluviométricos do país, que podem ultrapassar os 4500 mm. As nuvens e nevoeiros se formam pela ascendência do ar, que é barrado pela serra e resfria-se rapidamente ao se elevar, diminuindo a quantidade de vapor d'água que ele consegue conter, saturando e condensando e, normalmente, resultando em fortes nevoeiros e chuvas. Na escarpa da Serra do Mar constituem-se os domínios de clima Úmido (1 a 3 meses secos) e Superúmido (sem seca ou com subseca) (NIMER 1989).

As superfícies mais elevadas da Serra do Mar apresentam Clima Mesotérmico brando, com temperaturas amenas no ano todo (média em torno de 18 a 19 °C) (NIMER 1989). A média no verão não ultrapassa os 22 °C (em geral entre 18 a 20º) e no inverno a média no mês mais frio fica em torno dos 15 °C. Neste período podem estar presentes geadas e as mínimas podem descender de 0 °C (NIMER 1989).

A área de estudo está localizada em um contínuo de Mata Atlântica da Serra do Mar, precisamente no sul de São Paulo, onde é localmente

denominada de Serra de Paranapiacaba. Neste trecho encontram-se extensos remanescentes de floresta nativa bem representados em Unidades de Conservação.

A vegetação local é classificada por VELOSO (1991) como floresta Ombrófila Densa Montana. No entanto, trata-se de uma zona de ecótono, pois apresenta também influência da Floresta Ombrófila Mista a sudoeste, e do interior do Estado, da Floresta Estacional Semidecidual, além de encaves do Cerrado e de Campos de Altitude (AB' SABER, 2003).

A altitude está em torno dos 780 m, mas no cume da serra, localmente denominada de Serra dos Agudos Grandes, há picos com até 1070 m.

Os solos da região foram classificados por PFEIFER et al. (1986) como latossolos vermelho-amarelo, reconhecidos como predominantemente argilosos. A temperatura média da região no mês mais quente apresenta-se em torno de 20 °C e no mês mais frio em 15 °C. O clima é classificado como Cfa (subtropical úmido), segundo KÖPPEN, e a precipitação média anual é de 1680 mm. Os dados climatológicos da região foram extraídos do programa DIVA-GIS worldclim (resolução de 2,5 minutos), software disponível na rede (www.diva-gis.org/) e aqui são apresentados na figura 1. As temperaturas médias do ar e da água no momento das coletas no decorrer do estudo são apresentadas na figura 2.

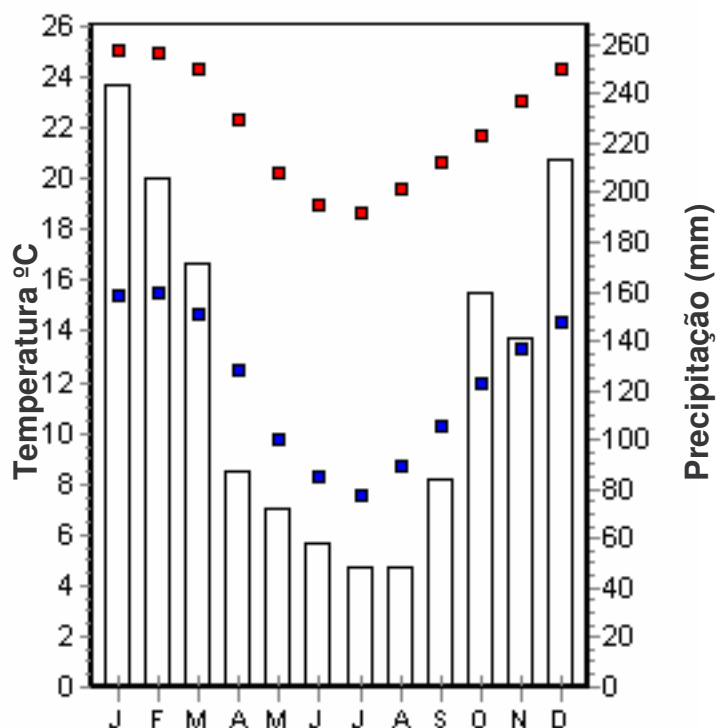


Figura 1. Clima da área de estudo. Colunas representam pluviosidade média. Quadrados representam médias das temperaturas máxima e mínima. Sul do município de Pilar do Sul, estado de São Paulo. Fonte DIVA-GIS. Worldclim 2005.

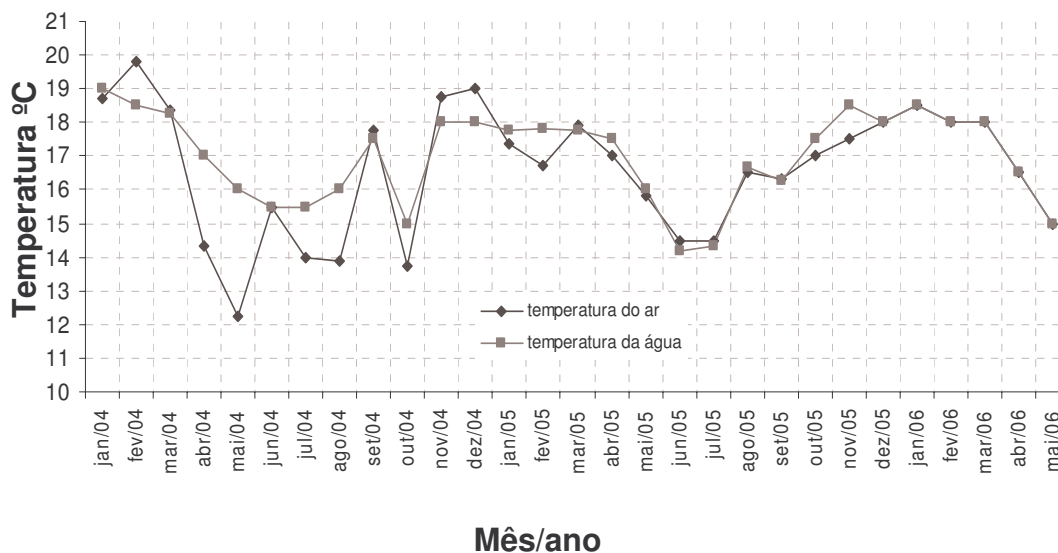


Figura 2. Temperaturas médias do ar e da água do riacho no momento das coletas noturnas entre janeiro de 2004 a maio de 2006. Ribeirão do Meio, Pilar do Sul, estado de São Paulo.

O estudo foi realizado em Pilar do Sul, município localizado na borda do planalto da Serra de Paranapicaba. A área pertence a reservas legais das empresas Eucatex/SA e Cia. Suzano Celulose e Papel, além de conter outras propriedades particulares e do Estado. Ao contrário do limite sul da área de estudo, caracterizado pela extensa floresta, o limite norte apresenta-se extremamente alterado, porque no passado sua vegetação foi suprimida e atualmente é composta basicamente por reflorestamentos de eucalipto (*Eucalyptus saligna*) que, eventualmente, circundam pequenos fragmentos de remanescentes de mata. Segundo relatos de moradores locais (Gerson Correia e Júlio Cosme, com. pessoal.), as perturbações na vegetação local devem ter sido iniciadas há mais de um século e permaneceram até a década de 1960, devido à extração parcial de madeiras de lei e outras sem valor econômico significativo para produção de carvão. Atualmente, os impactos na área se devem ao corte seletivo de eucalipto pelos empreendimentos locais e por excursões ilegais constantes de grupos de palmiteiros para a extração do Palmito-Juçara (*Euterpe edulis*) ou eventuais por grupos de garimpeiros para extração do ouro em margens de alguns riachos.

A área de estudo está localizada em um riacho de cabeceira no interior da mata a cerca de 2 km de sua borda. Segundo dados obtidos a partir do levantamento de mapas cartográficos, o riacho apresenta diversas denominações, como rio Claro (carta topográfica IBGE) ou rio Clarinho, ou ainda ribeirão do Meio, este último mais comumente usado por moradores locais e adotado neste estudo. O ribeirão nasce na vertente continental da Serra de Paranapicaba e pertence à sub-bacia hidrográfica Alto do Paranapanema. As nascentes encontram-se em regiões de calcário, granito e quartzito. Antes de atingir a borda da mata, encontra com o ribeirão Claro de porte ligeiramente maior. Fora da mata o ribeirão Claro deságua no rio Pinhal, e este último no rio Itapetininga, até finalmente atingir o rio Paranapanema. Frequentemente nos referiremos ao ribeirão do Meio simplesmente por riacho.

Realizamos coletas esporádicas ao longo de todo o ribeirão do Meio, assim como no ribeirão Claro. Também realizamos procuras nos córregos

tributários destas drenagens e em alguns riachos da bacia do Ribeira, na vertente oceânica da Serra de Paranapiacaba.

Um trecho do riacho onde a espécie é encontrada com certa facilidade foi escolhido para as amostragens mensais (23° 56' 49,2" S, 47° 40' 36,5" W) (figuras 3 e 4). A largura do riacho no local determinado variava entre 2,5 a 5,5 m e a profundidade média cerca de 20 a 25 cm, embora houvesse alguns poços com profundidade de 40 cm. O fundo é composto principalmente por seixos, cascalhos e areia grossa, eventualmente por rochas desnudas ou nos locais de remanso, por argila e matéria orgânica. O dossel apresentava entre 25 a 35 m, com algumas clareiras.



Figura 3. Área de estudo: ribeirão do Meio, afluente do ribeirão Claro, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo. O local onde a transecção de 200 m foi estabelecida encontra-se em vermelho.

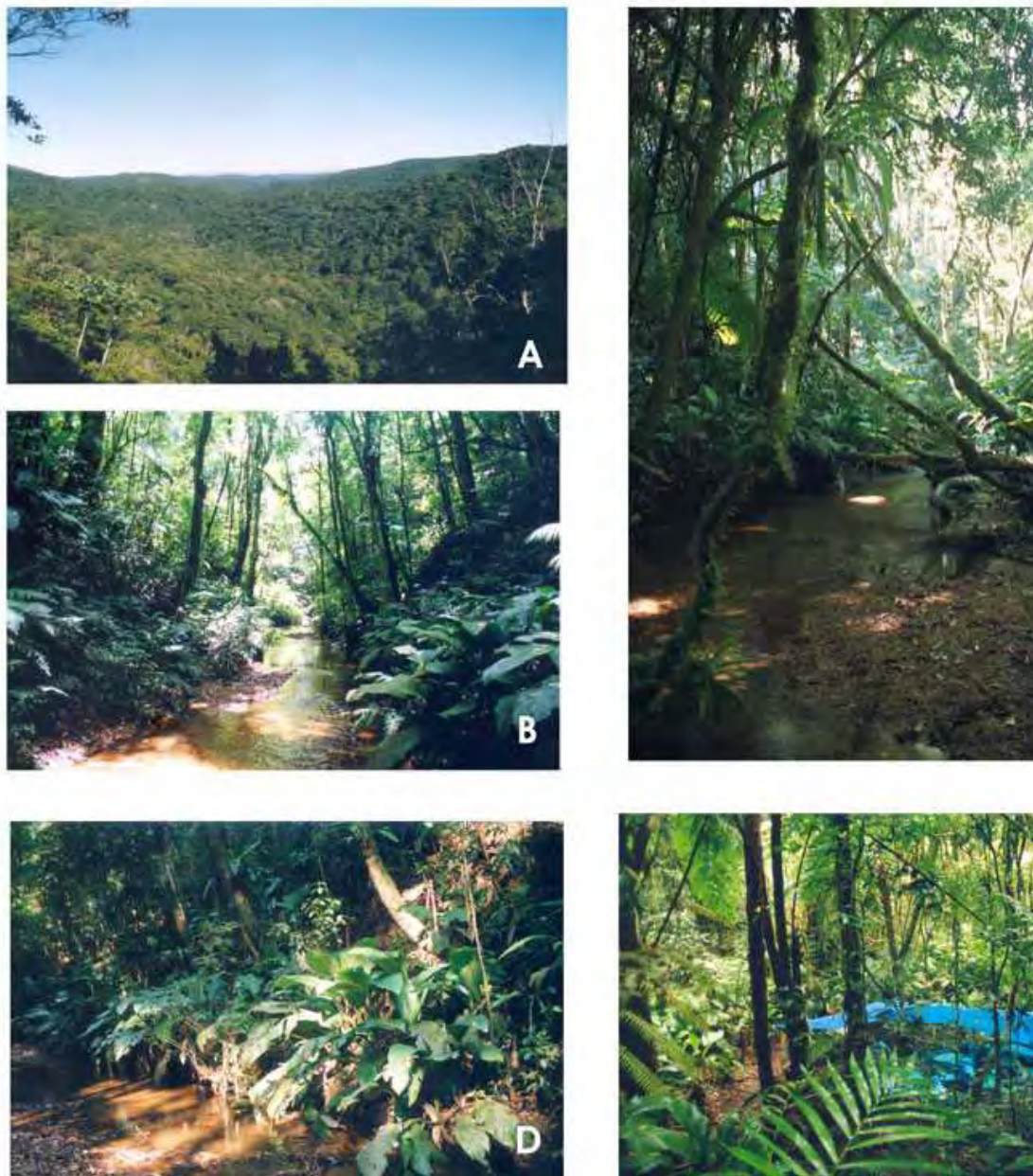


Figura 4. Paisagens da área de estudo. (A) Vale do ribeirão do Meio; (B-C) ribeirão do Meio; (D) vegetação marginal no ribeirão do Meio; (E) acampamento na beira do ribeirão do Meio. Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Encontramos na área de estudo 53 espécies de anfíbios anuros (tabela 1; figura 5). Seguindo a atual taxonomia do grupo (FAIVOVICH et al. 2005; FROST et al. 2006; GRANT et al. 2006), as espécies se distribuem em 24 gêneros pertencentes à 10 famílias. As famílias presentes são: Brachycephalidae (5 spp.), Amphignathodontidae (3 spp.), Hylidae (27 spp.), Centrolenidae (1 sp.), Leptodactylidae (4 spp.), Leiuperidae (2 spp.), Cycloramphidae (4 spp.), Hylodidae (2 spp.), Bufonidae (3 spp.) e Microhylidae (2 spp.).

Tabela 1. Lista de espécies de anfíbios anuros registradas na área de estudo. Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

AMPHIBIA Gray, 1825
BATRACHIA Latreille. 1800
ANURA Fischer von Waldheim, 1831
Brachycephalidae Günther, 1858
<i>Eleutherodactylus binotatus</i> (Spix, 1824)
<i>Eleutherodactylus guentheri</i> (Steindachner, 1864)
<i>Eleutherodactylus hoehnei</i> B. Lutz, 1959 "1958"
<i>Eleutherodactylus</i> cf. <i>spanios</i> Heyer, 1985
<i>Eleutherodactylus</i> sp.
Amphignathodontidae Boulenger, 1882
<i>Flectonotus</i> cf. <i>fissilis</i> (Miranda-Ribeiro, 1920)
<i>Flectonotus ohausi</i> (Wandolleck, 1907)
<i>Gastrotheca microdisca</i> (Andersson in Lönnberg and Andersson, 1910)
Hylidae Rafinesque, 1815
Hylinae Rafinesque, 1815
<i>Aplastodiscus albosignatus</i> (A.Lutz & B.Lutz, 1938)
<i>Aplastodiscus leucopygius</i> (Cruz & Peixoto, 1985 "1984")
<i>Aplastodiscus perviridis</i> A. Lutz in B. Lutz, 1950
<i>Bokermannohyla astartea</i> (Bokermann, 1977)
<i>Bokermannohyla circumdata</i> (Cope, 1871)
<i>Bokermannohyla hylax</i> (Heyer, 1985)
<i>Dendropsophus</i> aff. <i>giesleri</i> (Mertens, 1950)
<i>Dendropsophus microps</i> (Peter, 1872)
<i>Dendropsophus minutus</i> (Peters, 1872)
<i>Dendropsophus sanborni</i> (Schmidt, 1944)
<i>Hypsiboas albopunctatus</i> (Spix, 1824)
<i>Hypsiboas bischoffi</i> (Boulenger, 1887)
<i>Hypsiboas</i> cf. <i>caingua</i> (Carrizo, 1991)
<i>Hypsiboas faber</i> (Wied-Neuwied, 1821)
<i>Hypsiboas pardalis</i> (Spix, 1824)
<i>Hypsiboas prasinus</i> (Burmeister, 1856)
<i>Hypsiboas kaapora</i>

-
- Scinax* cf. *brieni* (Witte, 1930)
Scinax crospedospillus (A. Lutz, 1925)
Scinax fuscomarginatus (A. Lutz, 1925)
Scinax fuscovarius (A. Lutz, 1925)
Scinax perereca Pombal, Haddad & Kasahara, 1995
Scinax cf. *perpusillus* (A. Lutz & B. Lutz, 1939)
Scinax rizibilis (Bokermann, 1964)
Sphaenorhynchus sp. nov.
- Phyllomedusinae** Günther, 1858
Phyllomedusa distincta A. Lutz in B. Lutz, 1950
Phyllomedusa tetraploidea Pombal & Haddad, 1992
- Centrolenidae** Taylor, 1951
Centroleninae Taylor, 1951
Hyalinobatrachium uranoscopum (Muller, 1924)
- Leptodactylidae** Werner, 1896 (1838)
Leptodactylus fuscus (Schneider, 1799)
Leptodactylus cf. *marmoratus* (Steindachner, 1867)
Leptodactylus ocellatus (Linnaeus, 1758)
Paratelmatoebius sp. nov.
- Leiuperidae** Bonaparte, 1850
Physalaemus cuvieri Fitzinger, 1826
Physalaemus olfersii (Lichtenstein & Martens, 1856)
- Cycloramphidae** Bonaparte, 1850
Cycloramphinae Bonaparte, 1850
Cycloramphus acangatan Verdade & Rodrigues, 2003
Macrogenioglottus alipioi Carvalho, 1946
Proceratophrys boiei (Wied-Neuwied, 1825)
Proceratophrys melanopogon (Miranda-Ribeiro, 1926)
- Hylodidae** Günther, 1858
Crossodactylus caramaschii Bastos & Pombal, 1995
Hylodes sp. nov.
- Bufonidae** Gray, 1825
Chaunus ictericus Spix, 1824
Chaunus ornatus Spix, 1824
Dendrophryniscus brevipollicatus Jiménez de la Espada, 1871 "1870"
- Microhylidae** Günther, 1858 (1843)
Chiasmocleis leucosticta (Boulenger, 1888)
Myersiella microps (Duméril & Bibron, 1841)
-



Figura 5. Anfíbios anuros registrados na área de estudo. Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.



Figura 5 (cont.). Anfíbios anuros registrados na área de estudo. Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.



Figura 5 (cont.). Anfíbios anuros registrados na área de estudo. Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo compreendeu uma fase inicial, entre maio de 2001, quando pela primeira vez registramos a espécie aqui estudada, a outubro de 2003, no decorrer do qual realizamos outros estudos na área. Em dezembro de 2003 fizemos um estudo piloto, para o qual adaptamos o método de transecção linear em riachos (*transect sampling*), proposto por JAEGER (1994), para as circunstâncias locais. Realizamos as coletas de campo mensalmente a partir de dezembro de 2003 até maio de 2006, com duração de duas a nove noites.

Devido à relativa dificuldade de acesso à área, optamos pela realização de um acampamento ao lado do riacho. Assim, monitoramos a área de estudo por tempo integral durante as coletas de campo.

Em cada etapa de campo registramos os seguintes dados climatológicos: temperaturas mínima e máxima do ar, temperaturas do ar e da água no início e no final das coletas noturnas, umidades relativas mínima e máxima, e condições do tempo, em especial da presença ou ausência de chuva; nos casos de presença de chuva sua intensidade foi classificada em fraca, moderada ou forte.

Estabelecemos uma transecção linear de 200 metros de extensão em um trecho do ribeirão do Meio no interior da mata a 20 m do acampamento. A cada 5 metros colocamos estacas (totalizando 40 estacas) para auxiliar no mapeamento dos indivíduos, em especial dos machos adultos, com o objetivo de verificar o microhábitat utilizado, sistema territorial, deslocamento e o padrão de dispersão ou distribuição espacial (aleatória, homogênea ou agregada, conforme a distribuição de Poisson e o Índice de Morisita, descritos em KREBS 1998). Fizemos um mapa da transecção para a plotagem dos dados entre as etapas de campo.

Entre o final de tarde e início da noite monitoramos as vocalizações dos machos do nosso acampamento para o registro do início da atividade e posicionamento dos indivíduos. Durante a procura utilizamos lanternas de mão ou de cabeça, mas durante a manipulação dos indivíduos a de cabeça. Para localizar os exemplares da espécie estudada, buscamos minuciosamente principalmente na vegetação imediatamente circunvizinha ao rio, a um máximo de dois ou três metros para dentro da margem ou de altura da água. Também efetuamos procuras dentro da água, principalmente em locais de remanso, para observações dos hábitos dos girinos da espécie. Em geral, o trabalho de campo foi realizado por duas pessoas, no caso o autor e o ajudante de campo procuravam em margens opostas. O autor, além de procurar em sua própria margem, auxiliava as buscas na outra margem.

Para o registro individual - método de marcação e recaptura - utilizamos o método de reconhecimento das marcas naturais (veja revisão em HALLIDAY 1996; FELLERS 1979b; SAZIMA 1989a). Fotografamos e numeramos todos os indivíduos registrados para compor um guia que era levado a cada trabalho de campo. Para os indivíduos que apresentavam manchas dorsais fotografamos apenas o dorso e daqueles que não apresentavam qualquer marca natural (padrão homogêneo) fizemos uma foto de cada um dos flancos (veja coloração na descrição taxonômica da espécie no capítulo 1).

Mensalmente realizamos um censo na transecção, iniciado geralmente as 19 horas e finalizado após as 22:30 hs (numa velocidade média de 0,057 km/h), o que dependia principalmente da densidade de indivíduos ou de

observações comportamentais. Densidades altas de machos e observações comportamentais prolongavam o tempo utilizado para o censo. Reservamos pelo menos duas noites por mês para a realização do censo e o restante (uma a sete noites) para observações comportamentais ou procuras em outros locais. Quando condições ambientais adversas impediam ou limitavam a atividade dos machos realizamos um censo para substituição em outra noite em que as condições tornavam-se mais favoráveis. Além do posicionamento dos indivíduos registramos ainda: sua altura em relação à água e ao solo, sua distância da margem e o tipo de substrato utilizado (caracterizados em caeté, arbusto/herbácea, samambaia, taquara, palmeira e outros).

Na volta do censo fazíamos uma busca rápida pelos indivíduos registrados (e não manipulados naquela noite), para a obtenção de dados de deslocamento e tamanho do território, ou para eventuais encontros de indivíduos não registrados durante a ida do percurso. Antes e após o censo realizamos procuras nas adjacências da transecção, cerca de 40 m riacho acima e 80 m riacho abaixo do trecho do estabelecido para a amostragem, principalmente com o objetivo de registramos o deslocamento dos indivíduos.

Durante o censo, para verificarmos a presença e ausência da atividade de vocalização de cada macho, observamos se o mesmo emitiu vocalização de anúncio. Devido à sua baixa taxa de emissão de coaxos, o saco vocal inflado foi usado como evidência de atividade de vocalização. Consideramos os machos com território estabelecido aqueles que foram flagrados vocalizando ou registrados no mesmo local por pelo menos duas noites.

Quando percebíamos interações macho-macho ou macho-fêmea, interrompíamos a transecção momentaneamente para observações comportamentais. Nestes casos empregamos os métodos de *animal focal* e *todas as ocorrências* (ALTMANN 1974; LEHNER 1979). Durante as observações comportamentais freqüentemente usamos filtros vermelhos nas lanternas para atenuar nossa presença (FELLERS 1979a,b; HADDAD 1987). As observações tiveram duração mínima de 30 minutos, principalmente quando efetuadas durante o censo, ou, em alguns casos, prolongando-se por toda a noite. Na

etapa de campo de dezembro de 2003 utilizamos seis noites consecutivas para estas observações.

A partir de fevereiro de 2005 todos os machos foram pesados com paquímetro de precisão de 0,10 mm, pesados com dinamômetro de 10 g e precisão de 0,10 g, e posteriormente soltos no mesmo local. Tomamos estas medidas esporadicamente no ano de 2004.

Duas desovas, coletadas nos meses de maio e dezembro de 2005, tiveram seus girinos mantidos no rio, retidos em um cercado improvisado de tela, do tipo sombrite, protegido externamente por estrutura de arame. Os mesmos foram monitorados mensalmente até maio de 2006.

Classificamos o modo reprodutivo de acordo com DUELLMAN & TRUEB (1986) e HADDAD & PRADO (2005). Para a razão sexual operacional (RSO), isto é, a razão do número de fêmeas fertilizáveis sobre o número de machos em um determinado período e espaço, seguimos a definição de EMLEM & ORING (1977).

Para a análise dos táxons utilizamos espécimes preservados da coleção científica Célio Fernando Baptista Haddad (CFBH), Departamento de Zoologia da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, estado de São Paulo, Brasil.

Entre maio de 2001 e maio de 2006, realizamos 154 dias de trabalho em campo, sendo 143 a partir de dezembro de 2003, quando iniciamos de fato o estudo. Destes, 28 foram realizados exclusivamente durante o dia, 25 foram utilizados apenas para observações comportamentais e 19 exclusivamente para procuras em outros locais. Um total de 71 noites foi utilizado para os censos na transecção entre janeiro de 2004 e maio de 2006, o que resultou em 28,4 km percorridos durante a ida e a volta do percurso. Nas 118 noites utilizadas para o estudo gastamos aproximadamente 630 horas de trabalho, com média de 5:40 hs por noite.

RESULTADOS

Utilização do Hábitat

Os machos adultos vocalizaram empoleirados na vegetação que margeia alguns riachos de maior porte no interior da floresta no alto da Serra de Paranapiacaba. A movimentação pelo substrato aconteceu de forma pausada, acompanhada da visualização e avaliação do local a ser alcançado e seguida de salto ou caminhada ao longo do substrato. A figura 6 apresenta o tipo de substrato utilizado pelos machos adultos na transecção. Dos 601 registros de machos adultos na vegetação marginal na transecção, 390 estavam sobre a água entre 10 e 300 cm de altura (110 ± 40 cm); 190 estavam até 100 cm para dentro da margem, entre 20 e 150 cm do solo (82 ± 33 cm) e entre 50 e 200 cm da água (132 ± 35 cm); e 35 estavam a mais de 100 cm da margem, entre 20 e 150 cm do solo (94 ± 36 cm) e entre 70 e 280 cm da água (161 ± 50 cm).

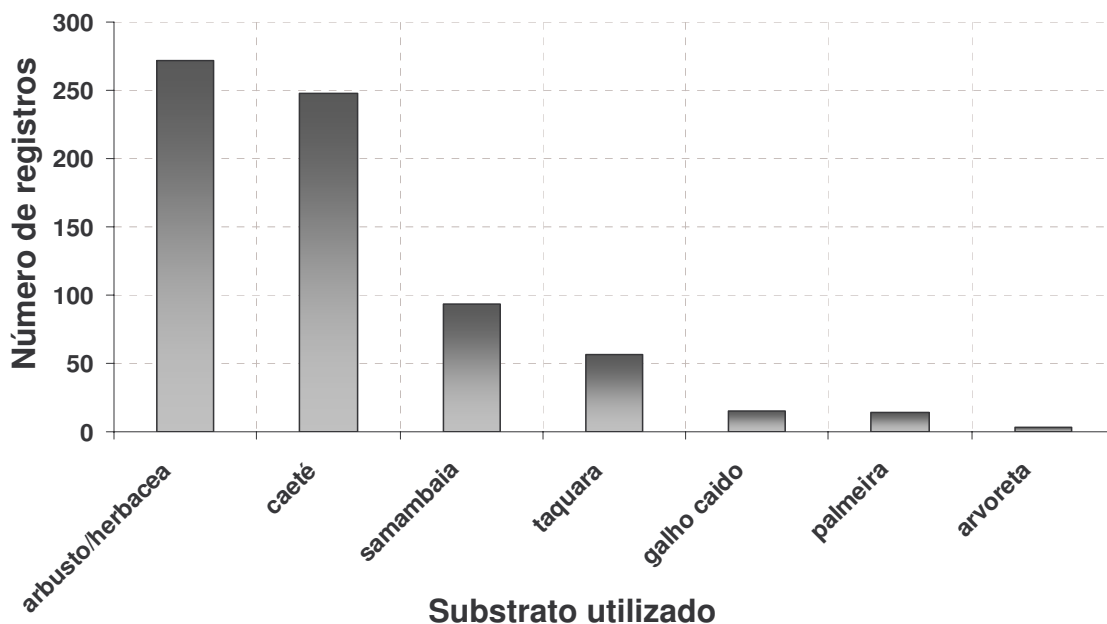


Figura 6. Substrato utilizado pelos machos adultos na transecção. Ribeirão do Meio, Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Não encontramos indivíduos fora do sítio reprodutivo e supostamente parte da população (jovens, fêmeas e machos adultos não reprodutivos) utiliza estratos mais altos da floresta. Um macho, após ser vencido em disputa territorial, passou a subir em arvoreta, onde alcançou cerca de 4,0 m e não o observamos vocalizar mais naquela noite. Não registramos indivíduos próximos das nascentes, nos trechos de corredeira, onde o fundo é predominantemente rochoso, e nos córregos tributários dos ribeirões do Meio e Claro. Também não registramos a espécie em algumas drenagens semelhantes na vertente oceânica da serra, exceto uma população encontrada no ribeirão Temível no município de Sete Barras, localizado dentro do Parque Estadual de Carlos Botelho (veja distribuição geográfica no capítulo 1). Ao contrário dos ribeirões do Meio e Claro, em riachos de porte semelhante no interior da floresta onde não registramos *Hypsiboas* KAAPORA, *Bokermannohyla astartea* foi registrada freqüentemente.

As fêmeas só se deslocaram para o riacho quando estavam prontas para reproduzir e retornam à mata logo após a oviposição. Nos remansos próximos às margens (figura 7A) os girinos (Figura 7B) freqüentemente agregaram-se. Registramos jovens no final da metamorfose (figura 7C-D) sobre

a vegetação ao longo do riacho somente nos meses de dezembro e janeiro e principalmente em dias chuvosos. Após a absorção da cauda os jovens não eram mais vistos e seu desenvolvimento, presumivelmente, ocorre no interior da mata ou no alto das árvores.

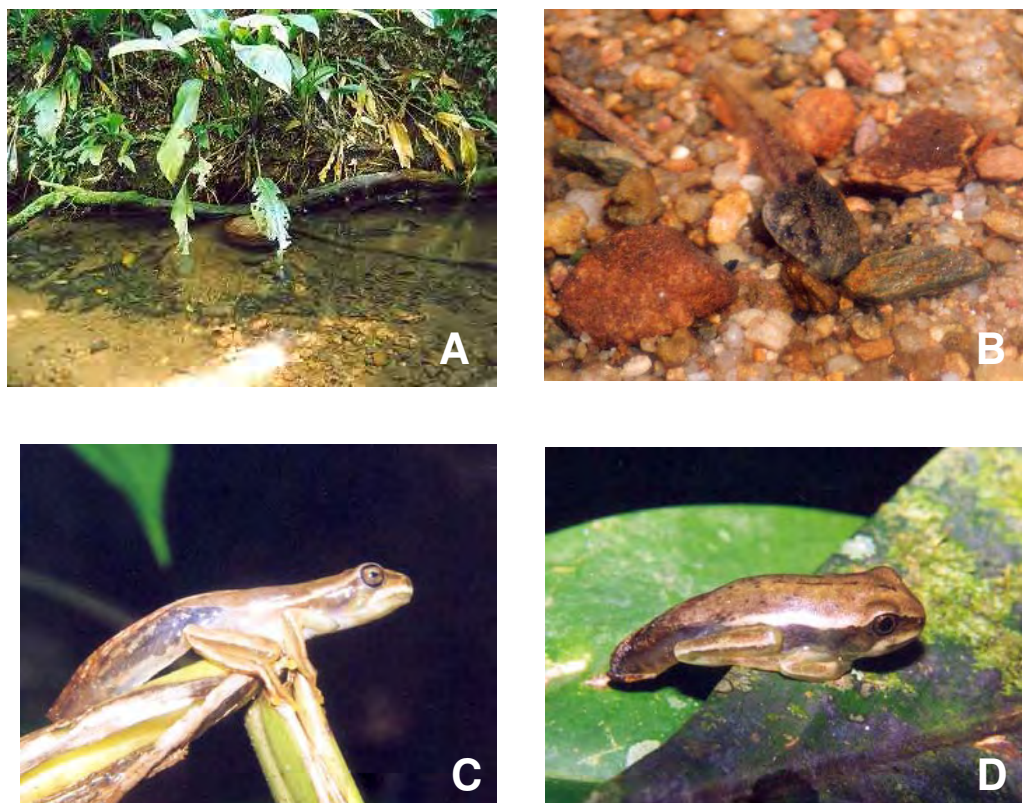


Figura 7. (A) Remanso de desenvolvimento dos girinos; (B) girino; (C e D) jovens de *Hypsiboas* KAAPORA no final da metamorfose. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Padrões de Atividade Sazonal e Diário

Registramos machos vocalizando todos os meses do ano. A vocalização se iniciou ao entardecer e perdurou até momentos antes do amanhecer, com um pico no início e outro no final da noite. Os machos cantaram pouco e esporadicamente, entre intervalos que podem durar desde alguns minutos, até horas. Após vocalizarem os machos permaneceram com o saco vocal inflado.

A maior movimentação dos machos reprodutivos ocorreu principalmente no início da noite, quando se movimentavam para seus territórios, e no final da noite, durante a procura por locais de abrigo diurno. Em geral, na segunda metade da noite ocorreu uma queda na atividade e os machos tenderam a vocalizar menos e permanecer basicamente no mesmo local.

De uma forma geral, os machos estavam ativos durante quase todas as noites do ano, exceto em condições ambientais adversas. Quedas na temperatura limitaram a atividade dos machos, que reduziam a atividade, vocalizando ou movimentando-se menos. Em condições mais extremas de queda de temperatura, encontramos poucos machos; entretanto, registramos vocalizações, pouco freqüentes, que pareciam ser emitidas do abrigo. Este tipo de situação também foi comum durante chuvas fortes, quando o nível da água ficou demasiadamente elevado e a correnteza do riacho tornou-se mais forte. Nestas situações também encontramos somente uma pequena parte dos machos. Em uma única situação, no mês de maio, durante queda intensa de temperatura após forte chuva, não avistamos ou escutamos qualquer indivíduo (figura 8). Em janeiro de 2004 observamos um casal desovar após chuva intensa em que o nível do rio e sua correnteza estavam bem acima do normal; uma desova recém depositada foi carregada após forte chuva, no mês de agosto de 2005.

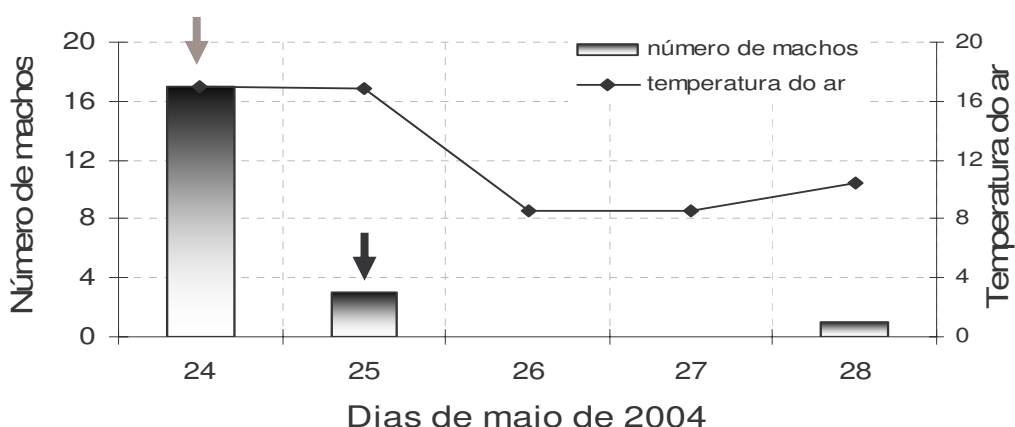


Figura 8. Influência de fatores climáticos no número de machos presentes durante os censos na transecção no mês de maio de 2004. Número de machos encontrados relacionado à temperatura média do ar no momento da coleta e a intensidade da chuva indicada pela seta preta de chuva forte e pela seta cinza de chuva moderada. Período de 24 a 28 de maio de 2004. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Interações sociais também causaram maior movimentação e aumento no ritmo de vocalização. Vocalizações sucessivas, a intervalos de alguns segundos, foram eventualmente emitidas no início e no final do período de atividade, ou quando os machos estavam próximos às fêmeas.

Durante o dia os machos repousaram entre a serapilheira, principalmente aquela acumulada na base da vegetação (N = 5) e raramente emitem vocalizações (N = 2). Observamos apenas um macho em aparente atividade diurna, movimentando-se sobre a vegetação, mas sem emitir vocalização.

Recrutamento e Desenvolvimento dos Girinos e Período da Metamorfose

As duas desovas coletadas e mantidas no riacho apresentaram desenvolvimento lento. Coletadas em maio e dezembro de 2005, os girinos ainda não haviam metamorfoseado até maio de 2006, quando o estudo encerrou-se.

Desovas depositadas em diferentes períodos do ano apresentaram taxas de crescimento distintas. Uma desova, posta em janeiro de 2004, com temperatura média da água de 19 °C, apresentava, no dia seguinte à oviposição, embriões com cerca de 5 mm, enquanto outra depositada em maio de 2005 com temperatura média de 16 °C foi observada por três dias consecutivos e seus ovos ainda não haviam se desenvolvido em embriões.

Jovens recém metamorfoseados foram encontrados na vegetação que margeia o riacho somente nos meses de dezembro e janeiro, apresentando comprimento entre 18 a 19,1 mm.

Abundância e Recrutamento de Machos Adultos

Considerando o período de fevereiro de 2004 a janeiro de 2005, a abundância média de machos ao longo da transecção foi de $0,09 \pm 0,03$ machos por metro da margem, com máximo 0,16 em março de 2004 e mínimo de 0,06 em janeiro de 2005. Em relação ao período de fevereiro de 2005 a janeiro de 2006, a abundância foi de $0,07 \pm 0,03$, com máximo 0,11 em março de 2005 e mínimo de 0,02 em janeiro de 2006.

O recrutamento de machos adultos ocorreu em quase todos os meses do ano (figura 9). Entretanto, um maior número de machos recrutados foi registrado em março, período no qual a proporção destes foi maior na população, com cerca de 60 %. Como mostra a figura 9 houve um pico na densidade populacional de machos adultos neste período, proporcionado pelos machos recém recrutados.

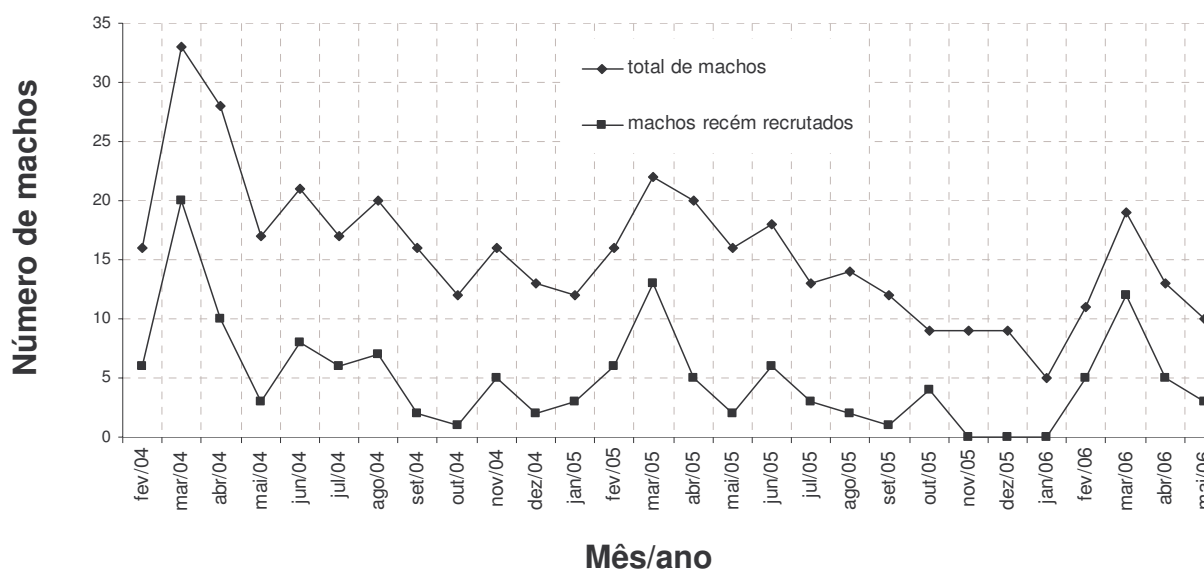


Figura 9. Total de machos registrados de *Hypsiboas KAAPORA* (losango) e de recrutados (não registrados anteriormente; quadrado) durante fevereiro de 2004 a maio de 2006. Dados de censos mensais realizados em transecção de 200 m no ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Estrutura Demográfica dos Machos Adultos

A partir de fevereiro se iniciou o recrutamento dos machos adultos com as menores condições corpóreas, causando queda no peso médio da população (figuras 10-11). Estes indivíduos raramente apresentaram cicatrizes no corpo que são causadas principalmente durante combates territoriais entre machos. A maior proporção de machos adultos com massa menor foi observada em abril, pois são registrados recrutas de fevereiro, março e abril. Neste período também ocorreu queda na massa dos machos mais velhos da geração anterior. Em maio os machos recrutados apresentaram maior massa do que a massa média de toda a população e dos demais machos da mesma geração recrutados anteriormente (fevereiro, março e abril). Nos meses mais frios (junho, julho e agosto) ocorreu queda na média da massa da população, que voltou a aumentar a partir de setembro, quando a temperatura também se elevou.

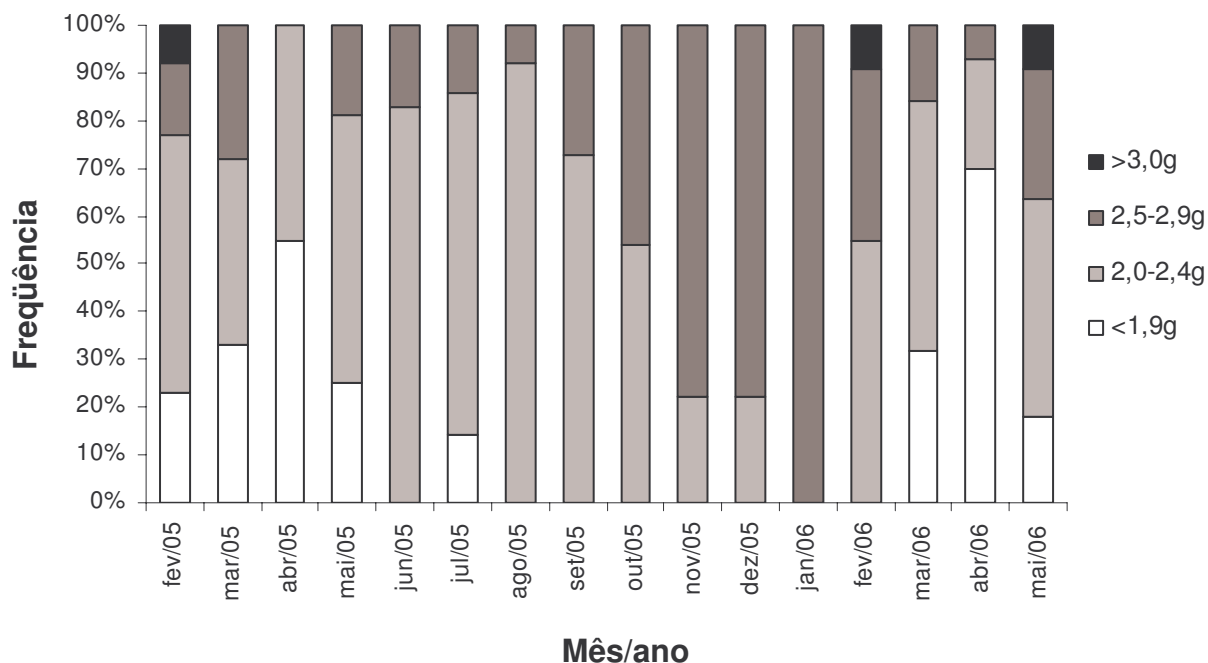


Figura 10. Distribuição das classes de massas dos machos adultos de *Hypsiboas KAAPORA* na população, entre fevereiro de 2005 a maio de 2006. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

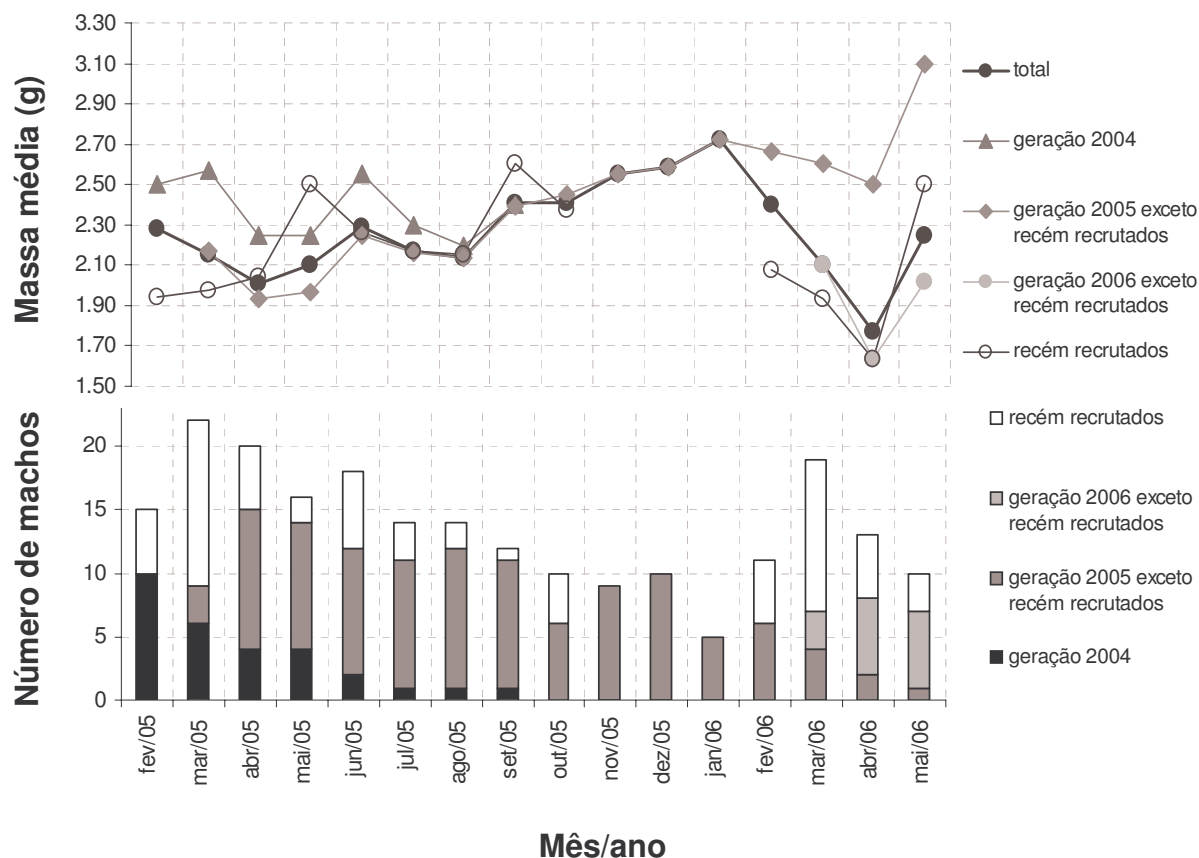


Figura 11. (A) Massa média (g) dos machos registrados na transecção. Linhas representam a massa média dos machos adultos da população (linha preta círculo cheio), a massa média dos machos recém recrutados (círculo vazio), a massa média dos machos da geração de 2004 exceto recém recrutados (triângulo), a massa média dos machos da geração de 2005 exceto recém recrutados (losango cinza escuro), a massa média dos machos da geração de 2006 exceto recém recrutados (círculo cheio cinza claro). (B) Número de machos de *Hypsiboas* KAAPORA recrutados (branco), número machos da geração de 2004 exceto recém recrutados (cinza escuro), número de machos da geração de 2005 exceto recém recrutados (cinza moderado), número de machos da geração de 2006 exceto recém recrutados (cinza escuro). Dados obtidos da pesagem de todos os machos adultos encontrados entre fevereiro de 2005 a maio de 2006 na transecção. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Longevidade das Gerações dos Machos Adultos no Sítio Reprodutivo

Distinguimos quatro gerações no decorrer do estudo. A primeira foi acompanhada a partir de dezembro de 2003, provavelmente no 11º mês após seu recrutamento, que deve ter ocorrido em fevereiro do mesmo ano, portanto não foi acompanhada desde seu início. Desta geração de 2003, 10 machos atingiram a geração seguinte, durante o recrutamento de fevereiro de 2004. Os dois machos da geração de 2003 que permaneceram por mais tempo no riacho foram registrados pela última vez em novembro de 2004 e em janeiro de 2005. Assim, por apenas um mês o último macho a ser registrado não atingiu a geração dois anos mais tardia. Dos 75 machos da geração de 2004, apenas 10 (13 %) atingiram a geração de 2005, permanecendo até setembro, quando o último indivíduo foi registrado. A geração de 2005 apresentou 41 machos, dos quais 6 (15 %) deles atingiram a próxima geração. Até maio de 2006, um deles ainda foi registrado, portanto não foi acompanhada até o final. Parte da geração de 2006 foi acompanhada apenas por quatro meses, pois o estudo encerrou-se em maio de 2006. O tempo pelo qual cada geração de machos adultos se estendeu no sítio reprodutivo é apresentado na figura 12. As gerações de 2004 e 2005 também podem ser visualizadas mais adiante nas figuras 19 e 20.

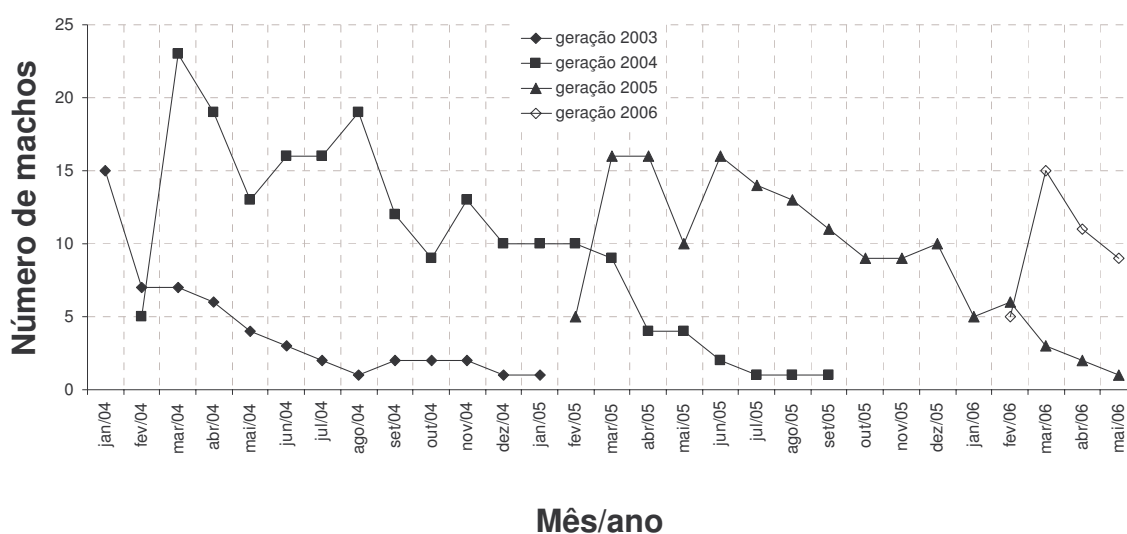


Figura 12. Longevidade das quatro gerações de machos adultos de *Hypsiboas* KAAPORA no sítio reprodutivo entre fevereiro de 2004 a maio de 2006. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo. Veja texto acima para detalhes.

Razão Sexual Operacional

Durante os censos do período de janeiro de 2004 a maio de 2006 encontramos 170 indivíduos, dos quais 159 eram machos e 11 eram fêmeas – razão sexual operacional de 0,07. Considerando apenas duas noites mensais de censo, obtivemos 676 registros de machos, correspondentes a 159 indivíduos distintos, e 13 registros de 11 fêmeas.

Dos 29 meses de estudo, apenas em nove deles registramos fêmeas no sítio reprodutivo (frequência de 0,31) e, no caso, a razão sexual operacional variou entre 0,05 e 0,19 ($0,09 \pm 0,05$). A figura 14 mostra o número de machos adultos e de fêmeas registrados na transecção ao longo da realização deste estudo.

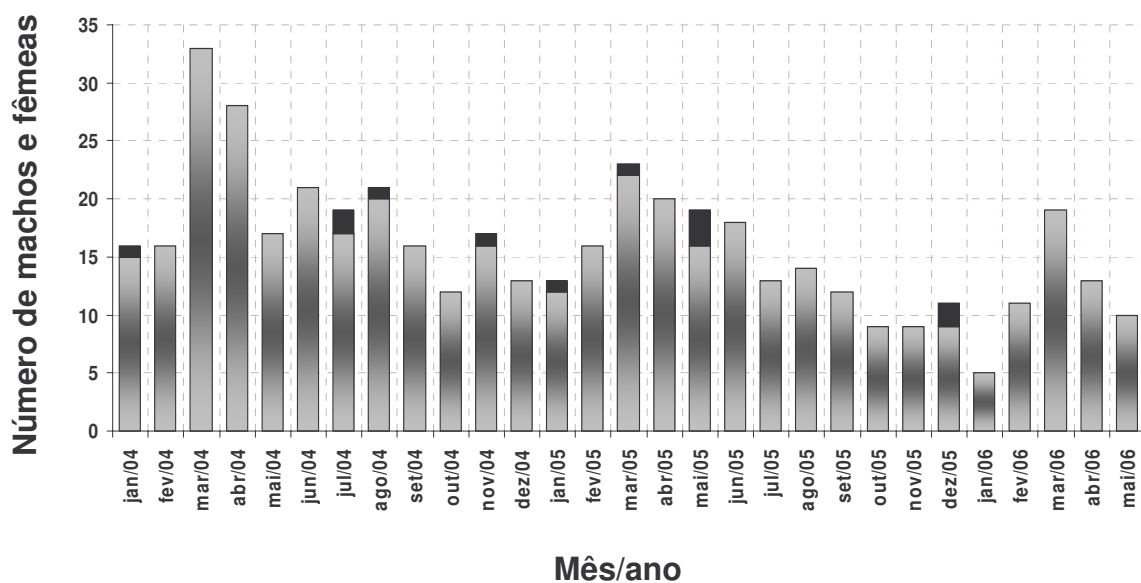


Figura 14. Número de machos (cinza) e de fêmeas (preto) registrados na transecção entre janeiro de 2004 a maio de 2006. Ribeirão do Meio, Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Padrão de Distribuição dos Machos Adultos na Transecção

Considerando apenas o primeiro registro de cada macho encontrado nos dois censos mensais realizados entre fevereiro de 2004 a janeiro de 2005 e dividindo este número total por 12, obtivemos a frequência mensal média observada de machos a cada 20 metros da transecção. Comparando os resultados observados aos esperados em cada plot, caso os indivíduos se distribuíssem aleatoriamente segundo a distribuição de Poisson (figura 15), o padrão de distribuição dos machos adultos se mostrou fortemente agregado ($\chi^2 = 92,1$). O índice de dispersão de Morisita, que apresentou valor de 1,48, também indica distribuição agregada dos machos, sabendo que o valor igual a 1,0 representa distribuição aleatória, valores acima representam distribuições agregadas e entre 1,0 e 0 indicam distribuições uniformes.

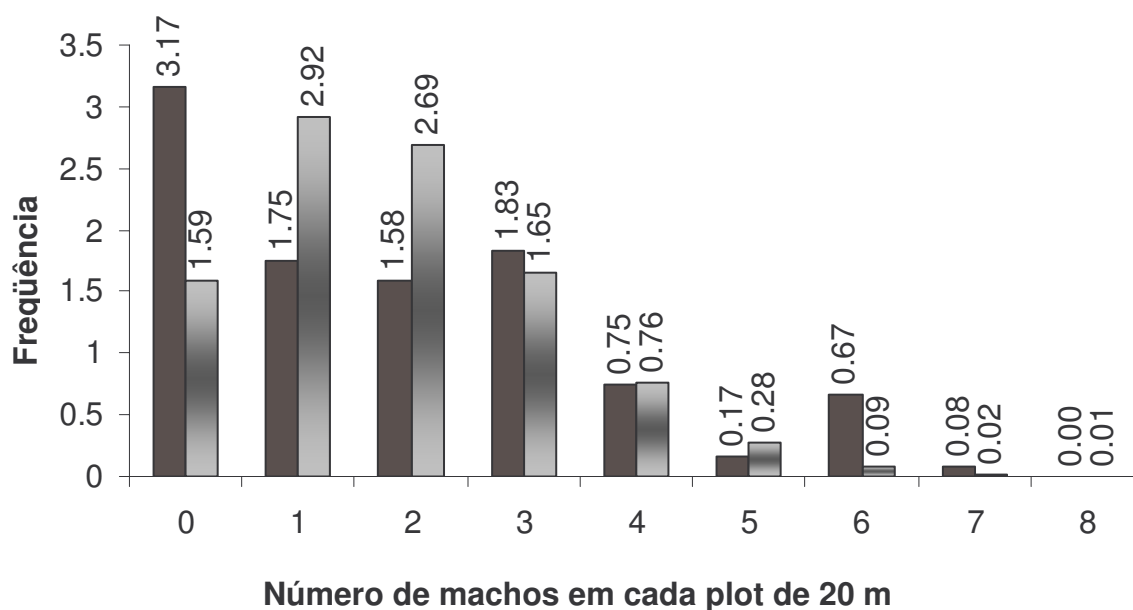


Figura 15. Frequência de machos a cada 20 m na transecção de 200 m no ribeirão do Meio. Frequência média mensal de machos observada entre fevereiro de 2004 a janeiro de 2005 (coluna preta) e frequência esperada segundo a distribuição de Poisson (coluna cinza). Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Encontramos na transecção quatro locais ocupados por grupos de machos, dos quais três eram constantemente ocupados e um utilizado eventualmente (figura 16). Entre estes agregados, registramos a presença eventual de machos isolados. Nos agregados os machos podem distribuir-se em ambas as margens do riacho ou, preferencialmente, em uma delas. A cada amostragem mensal, analisando o maior número de machos em cada agregado encontrados em uma mesma noite e considerando a distância linear do riacho, os quatro agregados apresentaram: (1) 5 a 20 m ($12,0 \pm 5,28$), com 3 a 7 machos (mediana = 4) e densidade de 0,15 a 1,40 ($0,45 \pm 0,30$) machos/metro (N=15 meses); (2) 10 a 40 m ($25,6 \pm 7,72$), com 3 a 9 machos (mediana=4) e densidade de 0,13 a 0,50 ($0,20 \pm 0,08$) machos/metro (N=16 meses); (3) 10 a 30 m ($25,0 \pm 6,05$), com 3 a 7 machos (mediana = 5) e densidade de 0,10 a 0,30 ($0,20 \pm 0,05$) machos/metro (N=17 meses); (4) de forma eventual, 10 a 25 m ($15 \pm 7,07$) com 3 machos e densidade de 0,12 a 0,30 ($0,23 \pm 0,08$) machos/metro (N=5).

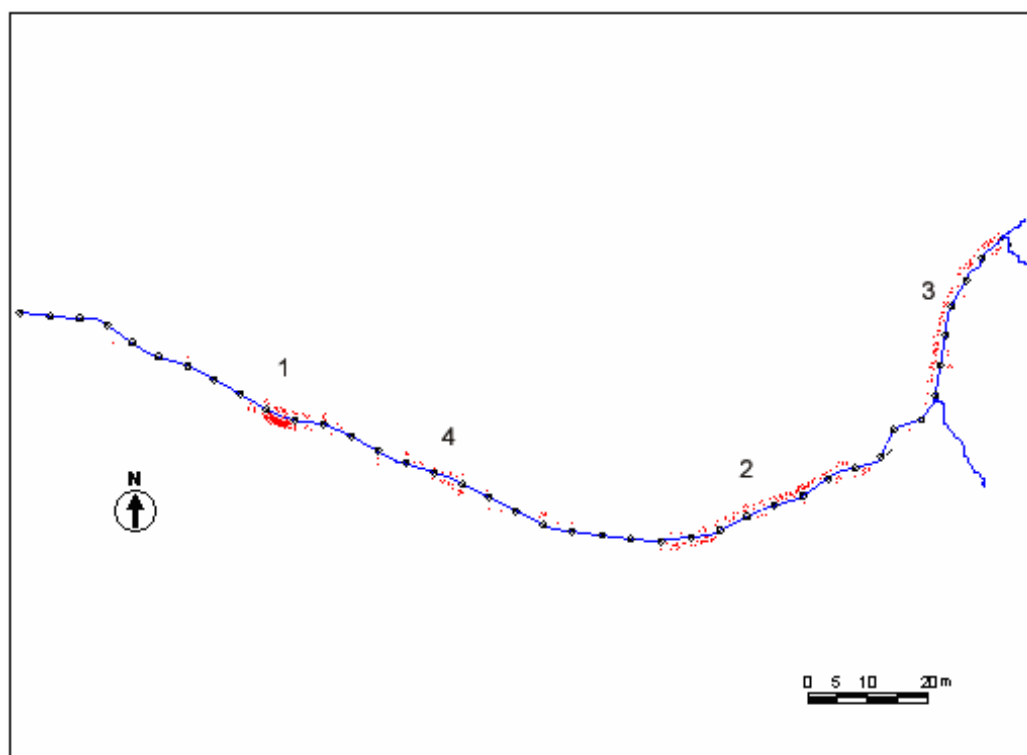


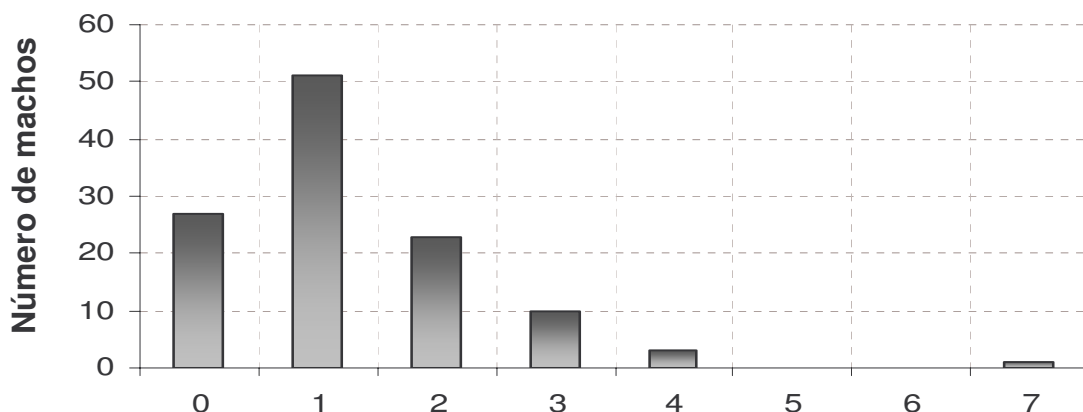
Figura 16. Distribuição dos machos adultos. Mapa da transecção com as localizações dos machos. Cada ponto vermelho indica o posicionamento de cada macho encontrado durante os censos realizados em 2004. Os números indicam os agregados registrados indicados no texto acima. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

As observações periódicas que realizamos na transecção e eventuais ao longo de todo o ribeirão do Meio e ribeirão Claro, onde os machos de *Hypsiboas* KAAPORA vocalizaram, indicaram que as agregações de machos adultos, em geral, estão associadas aos trechos no qual a cobertura do dossel é menor, normalmente clareiras, nas quais a vegetação predominante é o Caeté (*Calathea communis*, Maranthaceae) (Figura 4D).

Nos agregados, contudo, o padrão de dispersão dos machos adultos mostrou-se principalmente uniforme. Analisando o índice de dispersão de Morisita de 22 agregados com cinco machos ou mais registrados em uma mesma noite, os resultados obtidos foram de 0 a 2,6 ($0,79 \pm 0,77$), sendo que 16 agregados apresentaram valores abaixo de 1,0 ($0,0-0,80$; $0,39 \pm 0,25$), ao passo que 5 obtiveram valores maiores ($1,46-2,60$; $2,04 \pm 0,55$).

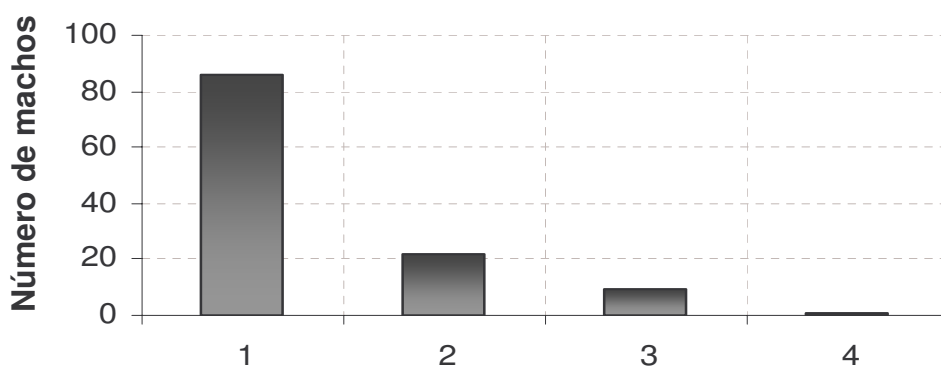
Sistema Territorial dos Machos Adultos no Sítio Reprodutivo

Os machos adultos estabeleceram territórios na vegetação ao longo de riacho, onde estavam ativos quase que diariamente e permaneciam por meses ou até mais de um ano. Pequenas variações na área defendida por um macho ocorreram ao longo da permanência em um território. Além disso, buscaram novos territórios em outros locais do riacho (Figura 17). Frequentemente os machos deslocaram-se entre os agregados onde estabeleceram novo território (Figura 18). Dos 116 machos examinados, 23 % (N=27) não estabeleceram território, pois foram registrados numa só noite ou não foram observados vocalizando.



Número de territórios distintos utilizados por um mesmo macho

Figura 17. Número de territórios utilizados por um mesmo macho no período de permanência na transecção e arredores. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.



Número de agregados distintos utilizados por um mesmo macho

Figura 18. Número de agregados distintos utilizados por um mesmo macho na transecção e arredores. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

As figuras 19 e 20 mostram que tanto em termos de tempo de permanência total (considerado o período máximo em meses desde o primeiro ao último registro) como em termos de tempo de permanência efetivo (número de meses que o macho foi efetivamente registrado), os machos adultos

registrados na transecção e arredores foram altamente variáveis. Comparando as distribuições do tempo de permanência dos machos recrutados em 2004 com os machos recrutados em 2005, utilizando o teste de Kolmogorov-Smirnov com nível de significância de 0,10, o valor de 0,257 não rejeita a hipótese de que não há diferença entre os anos. Assim, apresentamos as distribuições de 116 machos recrutados nos anos de 2004 e 2005. Considerando o tempo efetivo, cerca de 35 % dos machos (N=39) foram registrados em apenas um mês, ao passo que menos de 15 % (N=15) permaneceram por 6 meses ou mais, e menos de 3 % (N=3) foram registrados por mais de um ano. Considerando o tempo total, cerca de 25 % (N=29) dos machos permaneceram por 6 meses ou mais e cerca de 5 % (N=6) foram registrados por um ano ou mais.

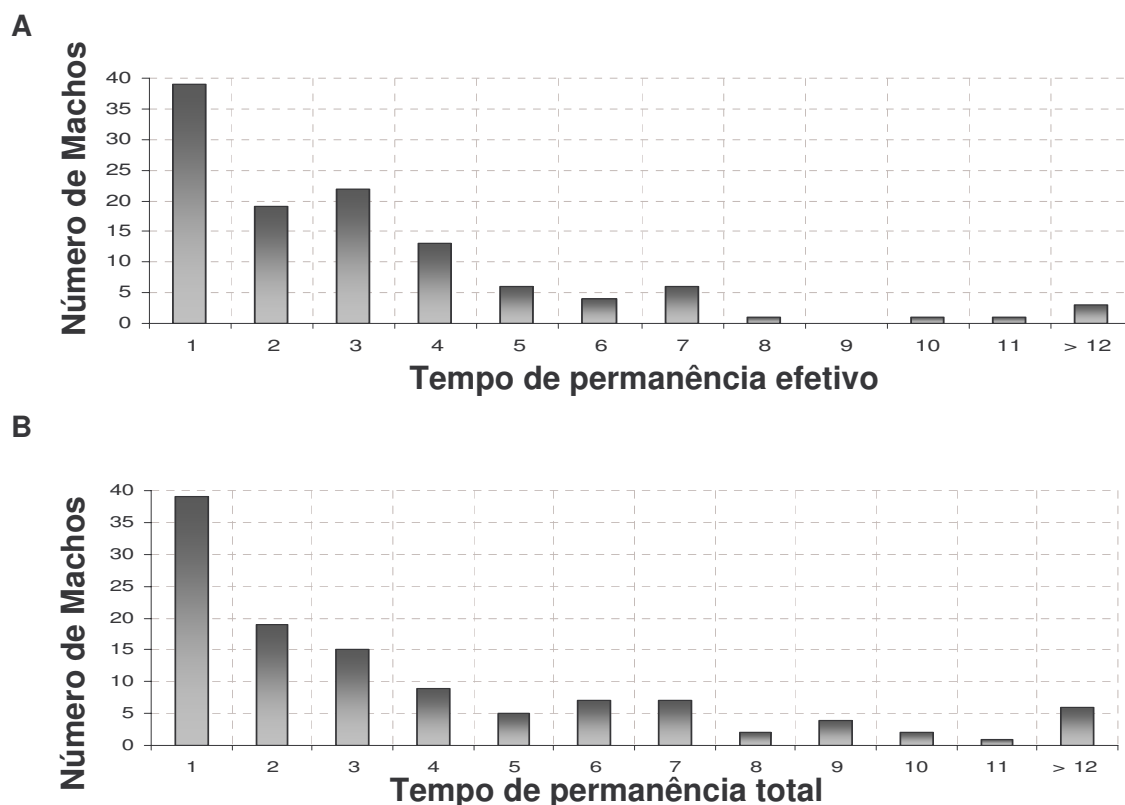


Figura 19. Distribuições das classes de tempo (em meses) de permanência (A) efetivo e (B) total dos machos adultos na transecção e arredores no ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo. Dados brutos na figura 20.

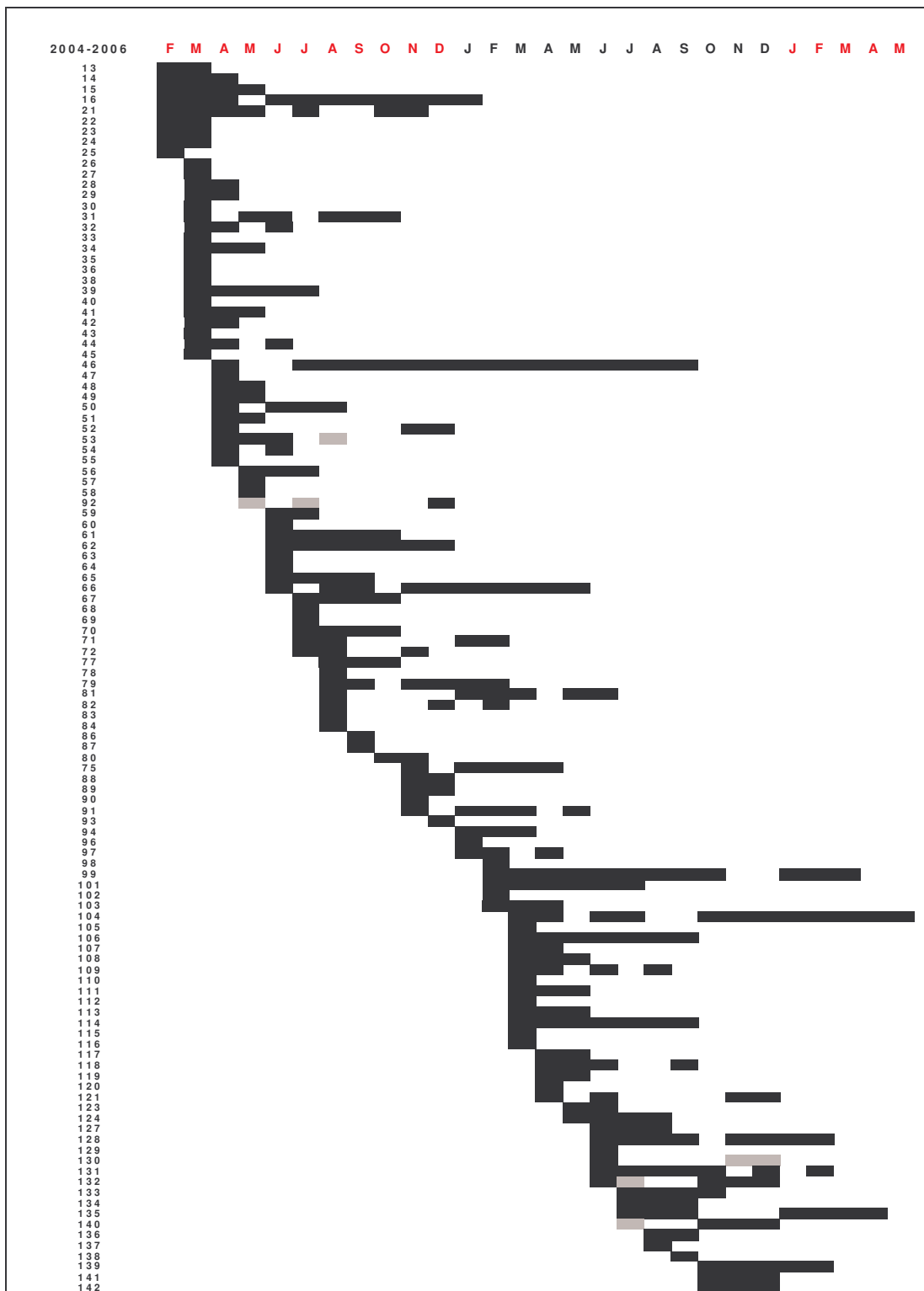


Figura 20. Fenograma de 116 machos recrutados em 2004 e 2005 e os respectivos meses em que foram registrados. Em preto são representados os machos registrados na transecção de 200 m estabelecida no ribeirão do Meio e, em cinza, os machos registrados nos arredores da transecção. Cada número à esquerda indica um macho adulto de *Hypsiboas* KAAPORA distinto. Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Quando outro macho aparece nos arredores, normalmente os machos defendem seu território através de vocalizações emitidas a partir das fronteiras, tornando mais evidente o tamanho da área defendida; assim, conseguimos avaliar a extensão do território de alguns machos. Considerando a medida linear entre os poleiros mais distantes utilizados por um mesmo macho durante as interações agonísticas com outros machos para defesa territorial, o tamanho do território variou de 1,5 a 13,0 m ($3,39 \pm 2,57$ m; mediana = 2,5 m; N = 23) de margem do riacho. Se considerarmos a área superficial e vertical que os machos utilizam durante a atividade e para o abrigo, estas medidas são subestimadas.

Como mostra a figura 21, de 638 registros obtidos para machos adultos, 60 % (N = 397) encontravam-se a menos de 5 m de outros machos, sendo que destes, cerca de 25 % (N = 170) estavam a menos de 2,5 m de distância. Em contraposição, cerca de 10 % dos registros (N = 63) corresponderam a machos distanciados em pelo menos 15 m. Aproximadamente 3 % (N = 18) se tratavam de machos a mais de 30 m de outros, sendo que 7 destes registros foram obtidos em noites frias, de queda abrupta na temperatura, ou durante fortes chuvas, ocasiões em que poucos machos entraram em atividade.

A maioria dos machos defendeu territórios de cerca de 2,0 a 3,0 m de margem, enquanto outros, estabeleceram territórios extensos, com cerca de 6,0 a 7,0 m. Embora nossas observações sejam subjetivas e não quantificadas, notamos que além do tamanho do território, o comportamento de defesa territorial e o grau de agressividade foi distinto entre os indivíduos. Alguns deles vocalizam apenas de um poleiro específico; outros parecem utilizar dois ou mais poleiros, algumas vezes, nos limites do território. Em uma situação, um macho foi visto atravessando o riacho para expulsar dois indivíduos que vocalizavam na outra margem. Este macho, ao contrário dos demais, não permitia outros rivais próximos. Outro macho foi visto vocalizando em dois poleiros distanciados cerca de 13 m e em margens opostas, sendo registrado alternadamente em ambos em dias consecutivos. Um macho particularmente agressivo, não quantificado nas figuras 19 e 20, foi observado durante 12 meses consecutivos (dezembro de 2003 a novembro de 2004) defendendo o

mesmo território (indivíduo 8 na figura 24 e figuras 28 A-B). Neste período observamos quando conquistou o território, período em que o registramos em sete situações agonísticas, das quais cinco resultaram em combates físicos. Posteriormente, o registramos em reprodução uma vez e no último mês, quando outros seis machos da geração posterior agregaram-se ao seu redor, ele estava desproporcionalmente maior (38,4 mm e 2,9 g versus 34,4 mm e 2,2 g, 34,4 mm e 2,1 g, 35,3 mm e 2,2 g, 35,8 mm e 2,2 g, 34,8 mm e 2,1 g, 35,9 mm e 2,1 g) e nas situações agonísticas em que se envolveu, expulsou dois machos distintos apenas com exibições posturais e vocalizações de anúncio e territoriais (veja abaixo em interações acústicas e agonísticas; veja também figuras 28A-B, macho à esquerda).

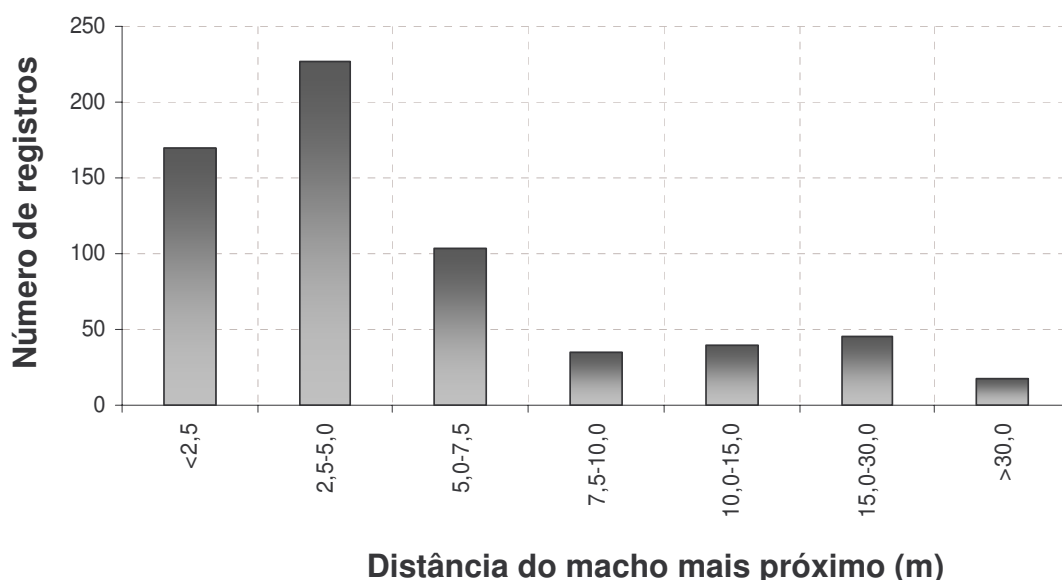


Figura 21. Distância do macho mais próximo em *Hypsiboas* KAAPORA a partir dos registros plotados no mapa da transecção no ribeirão do Meio. Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Observamos alguns machos alimentarem-se em seus territórios (N=4) (figura 22). O anuro, quando percebia a presa, observava imóvel sua movimentação e saltava ou caminhava em sua direção para capturá-la. Posteriormente, observamos os indivíduos abrirem e fecharem a boca por

algumas vezes, o que nos pareceu ser um mecanismo de deglutição das presas.



Figura 22. Macho de *Hypsiboas* KAAPORA alimentando-se em seu território. Ribeirão do Meio, Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Registramos dois eventos de predação de *Hypsiboas* KAAPORA. Um indivíduo foi regurgitado morto por uma serpente (*Tropidophis paucisquamis*) (figura 23A) e devido às boas condições da presa foi possível a identificação individual da mesma. Este indivíduo apresentava território no local havia cinco meses. Outro macho apresentou a pata predada (figura 23B) após seis meses de ausência no sítio reprodutivo e permaneceu vocalizando por mais dois meses em seu território.



Figura 23. Registros de predação de machos adultos de *Hypsiboas* KAAPORA na transecção, ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo. (A) indivíduo 72, que mantinha território no local há cinco meses, no momento em que é regurgitado por uma *Tropidophis paucisquamis* (Serpentes, Tropidophiidae); (B) indivíduo 52, com a pata predada defendendo território.

Como mostra a figura 27, a estrutura geral dos agregados foi composta por um ou poucos machos maiores geralmente pertencentes à geração anterior em territórios conspícuos, que eram continuamente ocupados. Ao redor encontravam-se machos menores, que estabeleciam territórios na periferia e eventualmente por indivíduos que estão de passagem e que não se estabeleciam. Machos menores também adotaram estratégia satélite, permanecendo próximos de um macho maior sem vocalizar, o que pudemos avaliar somente em quatro ocasiões. Em geral, estes locais conspícuos foram imediatamente ocupados pelos machos periféricos assim que se tornaram vagos (figura 24).

Em relação a um dos agregados de machos, comparando o tempo em meses da permanência ($4,6 \pm 2,97$) de cinco machos no território principal com o tempo de permanência ($1,96 \pm 0,90$) de 24 machos periféricos (dados apresentados na figura 17) utilizamos o teste U com muitos empates nos postos e nível de significância 0,05, obtivemos o valor de $Z = 2,26$, e assim rejeitamos a hipótese de que o tempo de permanência no território principal seja o mesmo que nos territórios periféricos.

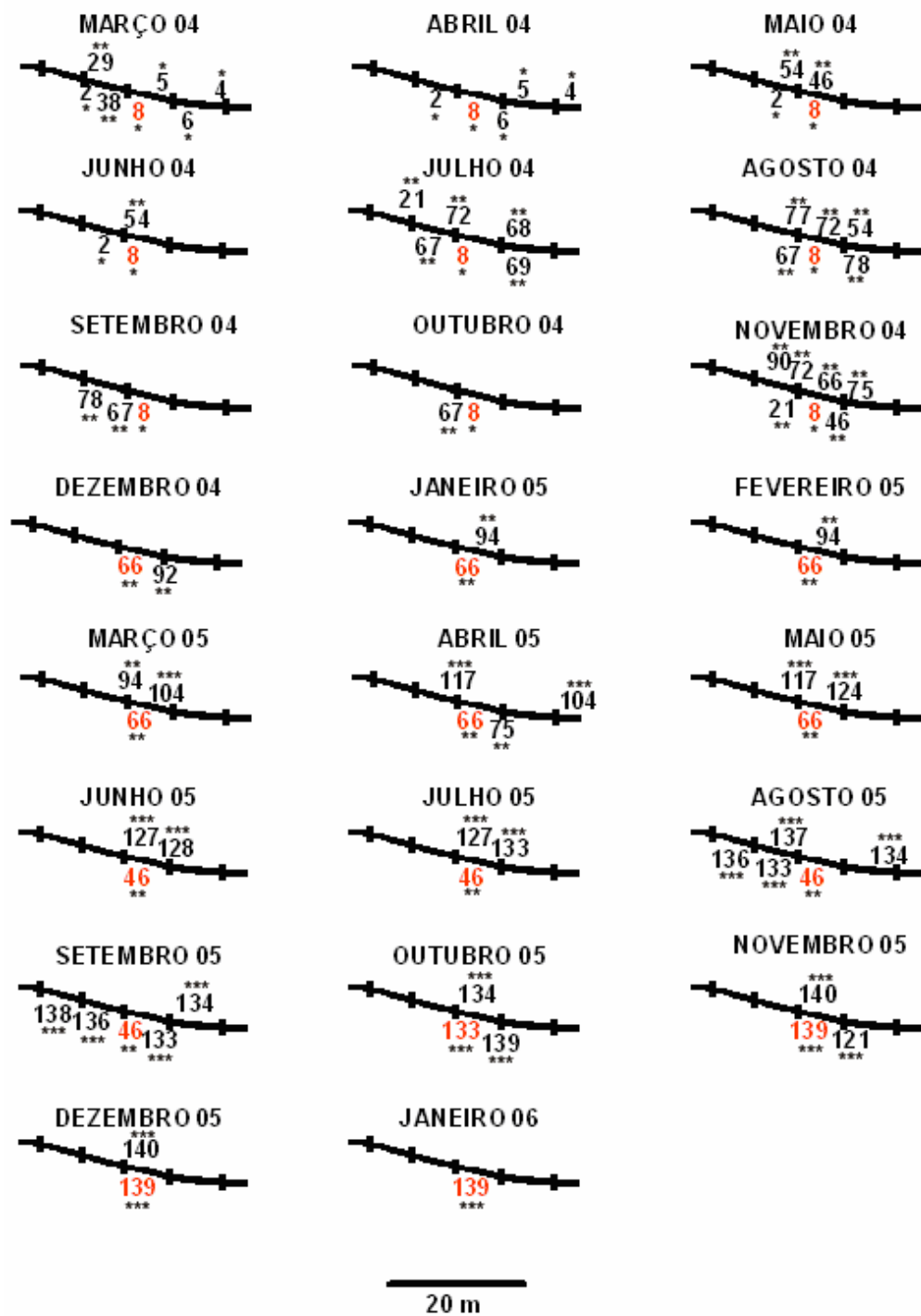


Figura 24. Dinâmica em um dos agregados observados em um trecho da transecção no ribeirão do Meio entre março de 2004 e janeiro de 2006 (agregado 1 da figura 16). Cada número representa um macho adulto de *Hypsiboas* KAAPORA distinto. Asterisco representa a geração que o indivíduo pertence, em que * 2003, ** 2004 e *** 2005. Em vermelho é indicado o macho residente no território principal do agregado. Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Embora os agregados mantivessem certa hierarquia, a chegada de outros machos ou a presença de fêmeas tenderam a comprometer a estabilidade das relações sociais nos agregados. Quando as fêmeas apareceram no riacho, machos tornaram-se mais agressivos, em geral movimentando-se mais e emitindo vocalizações de anúncio e territorial mais freqüentemente. Alguns machos se deslocaram até 30 m de seus territórios para as proximidades das fêmeas. Observamos ainda machos invasores emitirem vocalizações agressivas em resposta aos cantos de machos residentes. Dois machos vocalizavam normalmente até perceberem uma fêmea nos arredores que emitiu sinalização visual em resposta à vocalização (veja adiante em comportamento de corte) do macho maior (ind. 75: CRC = 36,5 mm e 2,5 g), o qual, passou a perseguir e emitir vocalizações agressivas em resposta às vocalizações de anúncio do macho menor (ind. 16: CRC = 35,4 mm e 2,2 g). O macho maior somente entrou em amplexo com a fêmea após perseguir o rival e expulsá-lo de seu território.

Interações Acústicas e Agonísticas

Observamos 39 interações agonísticas entre machos adultos, das quais oito (cerca de 20 %) resultaram em combates físicos. De 29 interações analisadas, 27 (mais de 90 %) ocorreram quando um ou ambos os machos não haviam sido registrados no local anteriormente. De 27 interações nas quais os dados completos puderam ser obtidos, 24 (cerca de 90 %) foram vencidas pelos machos residentes e apenas três por machos invasores. De 25 interações em que ambos os machos foram medidos, 19 (cerca de 75 %) foram vencidas pelos maiores, sendo quatro vencidas pelos machos menores e em uma os machos apresentavam o mesmo tamanho. Pela análise de Wilcoxon com nível de significância de 0,05, o valor obtido de $Z = 2,03$, com $N = 25$ sugere, que os machos vencedores ($2,4 \pm 0,41$ g) das disputas territoriais eram significativamente mais pesados do que os perdedores ($2,2 \pm 0,24$ g). A figura 25 demonstra as relações corpóreas (CRC-comprimento rostro-cloacal em mm

e massa em g) dos machos vencedores e perdedores. Apenas uma interação foi vencida por um macho menor e invasor. Em um agregado, um macho invasor perdeu três disputas territoriais, mas venceu outra quando se estabeleceu em um território e um dos machos que já o havia vencido invadiu seu território. Nove interações aparentemente resultaram em combates sem vencedores, no entanto, a presença de um dos machos no local em noites ou em meses seguintes é um indicativo de quem de fato venceu a disputa territorial.

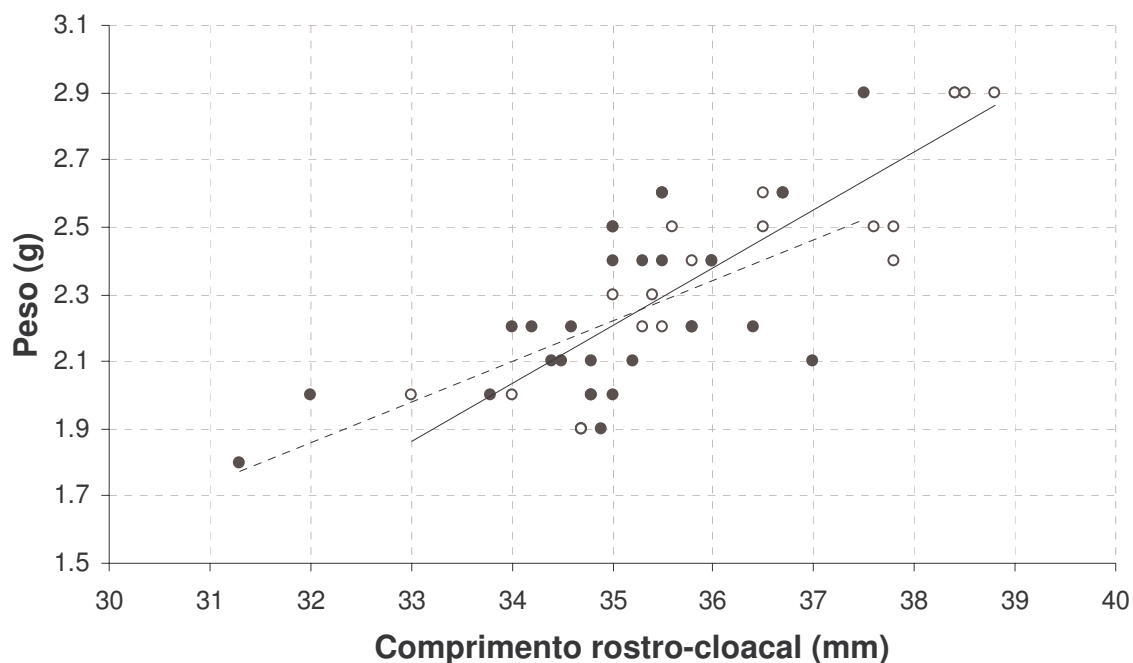


Figura 25. Dispersão do comprimento rostro-cloacal versus peso dos machos adultos de *Hypsiboas* KAAPORA vencedores (bolas vazias e linha de tendência cheia) e dos perdedores (bolas cheias e linha de tendência pontilhada) das disputas territoriais. Dados de 25 interações agonísticas observadas em campo. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Nos agregados ocorreram intensas interações acústicas entre os machos. A forma mais evidente de defesa do território foi a emissão da vocalização de anúncio em poleiros específicos para cada macho. Nestas situações, após um período de alguns minutos de silêncio, uma vocalização eventualmente desencadeava outra(s) no agregado e ao longo do riacho.

Eventualmente um macho respondia antes que a nota do canto de anúncio de outro macho terminasse, ou logo depois (figura 26), ocorrendo duetos, trios ou quartetos, dependendo da concentração e espaçamento dos machos. Cantos territoriais foram comumente emitidos por machos em resposta à vocalização de outros machos próximos, para defender um território, para requisitar o território de outro macho, ou durante combates físicos, quando foram agarrados. Apenas um macho isolado foi visto emitindo estas vocalizações agressivas quando os machos de um agregado a mais de 10 m vocalizavam.

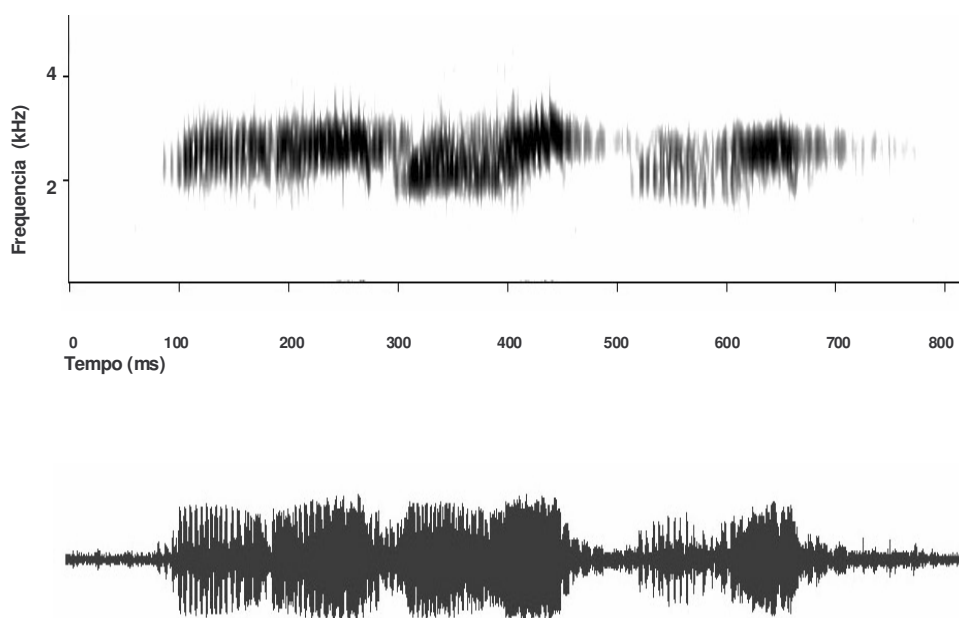


Figura 26. Sonograma acima e oscilograma abaixo de uma interação acústica em trio em agregado de machos de *Hypsiboas* KAAPORA. Após um período de alguns minutos de silêncio, uma vocalização desencadeia outras duas no agregado. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Machos com território estabelecido defenderam ativamente suas fronteiras. Os comportamentos agonísticos geralmente obedeceram a um escalonamento de agressividade (figura 27).

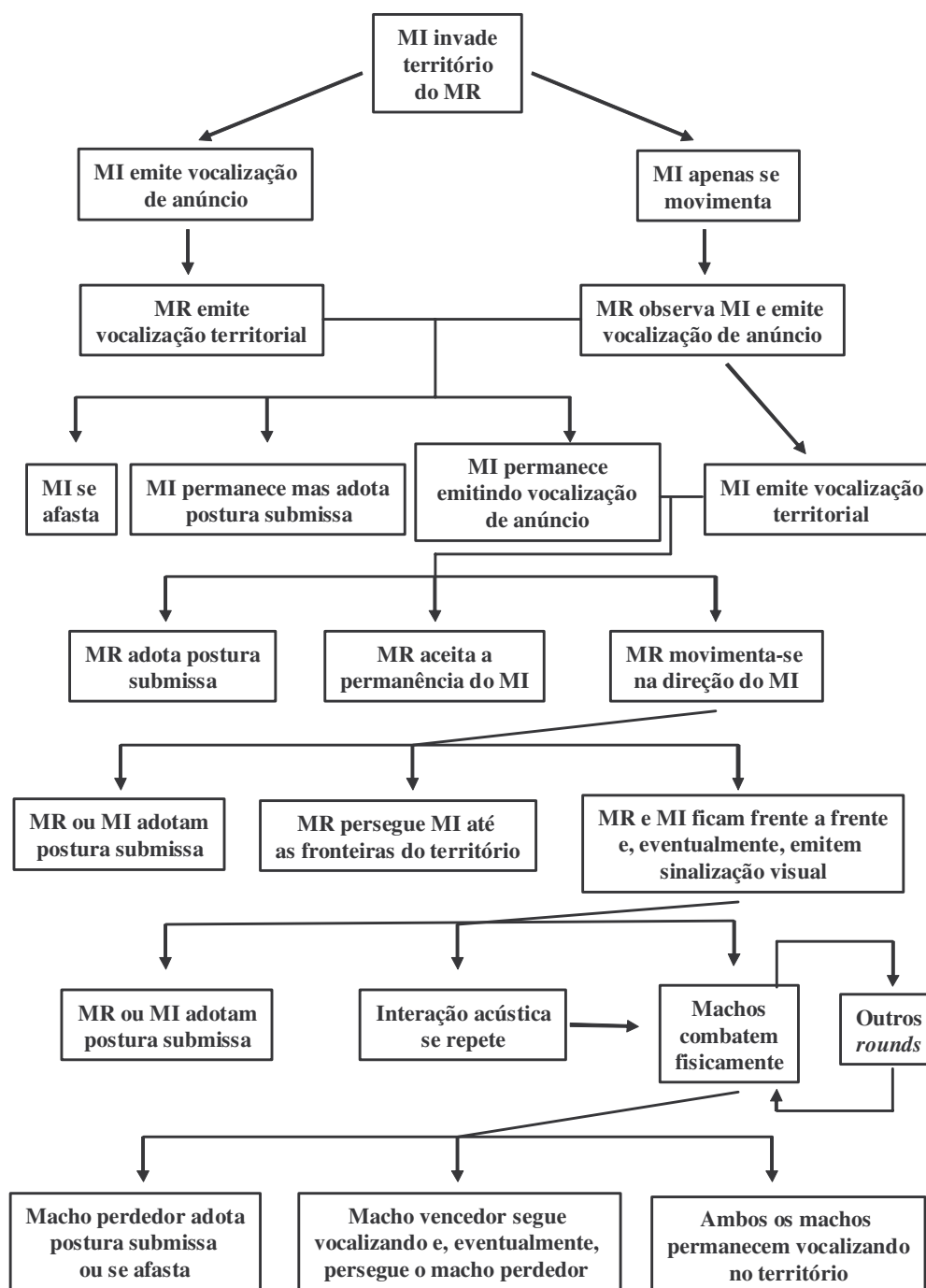


Figura 27. Diagrama do padrão geral nas interações entre machos adultos de *Hypsiboas* KAAPORA. Dados obtidos a partir de 39 interações agonísticas observadas em campo. Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo. MI (macho invasor); MR (macho residente).

Em resumo, inicialmente, o macho defendia seu território emitindo vocalizações de anúncio. Quando a fronteira de seu território era invadida, o macho residente emitia vocalizações de anúncio ao perceber macho invasor se movimentando em seu território. Emitiam também vocalizações agressivas em resposta às vocalizações de anúncio do macho invasor. Caso o macho invasor não adotasse postura submissa, ou seja, permanecesse vocalizando ou não se afastava, ou ainda, emitia vocalizações agressivas, o macho territorial aceitava a permanência do macho invasor ou até mesmo deixava o local. No entanto, mais freqüentemente, movimentava-se na direção do macho invasor e, olhava fixamente para ele, adotando postura agressiva, mantendo o corpo e a cabeça levemente elevados (figura 28A), então emitia vocalização de anúncio e permanecia com o saco vocal inflado (figura 28B). Eventualmente, o macho invasor fogia ou adotava postura submissa. Caso contrário, o macho invasor olhava fixamente na direção do macho residente, em alguns casos respondia emitindo vocalizações agressivas ou então permanecia no local, adotando uma postura agressiva e após certo tempo emitia vocalização de anúncio. Combates só ocorreram quando ambos os machos estavam dispostos a disputar um determinado território; neste contexto, geralmente ambos olhavam na direção do oponente e adotaram postura agressiva (figura 28A). Eventualmente, os machos quando próximos emitiam sinalizações visuais, que incluiu movimentos de sobe e desce com a cabeça ou movimentos repentinos dos dedos, ou dos membros, como passar a mão à frente do focinho e dos olhos. Quando membros anteriores e posteriores eram movimentados mais intensamente e ao mesmo tempo todo o corpo se movimentava. Em uma destas situações, um macho deu dois pequenos saltos permanecendo praticamente no mesmo local. Nestas circunstâncias um dos machos saltava sobre o outro. Nas lutas os machos tentaram ferir o oponente inserindo o espinho do prepólex (figura 28C, D, E) ou tentavam derrubar o oponente da vegetação, algumas vezes usando as patas (figura 28F). Freqüentemente os machos se abraçaram frente a frente (figura 28D e 28E) ou pelas costas e, nestes casos, ocorreu emissões de canto territorial pelo macho subjugado (figura 28G). Algumas lutas foram rápidas; no entanto, outras duraram quase

30 minutos e apresentaram vários *rounds*, pois freqüentemente um ou ambos os machos caíram da vegetação até o solo ou na água e posteriormente retornaram à luta. Aparentemente, alguns confrontos terminaram sem vencedores. Entretanto, na maioria dos casos, os machos perdedores deixaram o local ou permaneceram sem vocalizar, claramente adotando postura submissa. Os machos vencedores voltaram a emitir vocalização de anúncio e geralmente movimentaram-se para os locais mais altos da vegetação. Após os confrontos os machos apresentam, em geral, novas escoriações (figura 29) e foram vistos passando a mão sobre o dorso ou sobre os olhos. Um macho foi observado com o dorso intensamente ferido e apresentava um dos olhos perfurado, provavelmente resultado de confronto físico, com o uso do espinho do prepólex (figura 29).

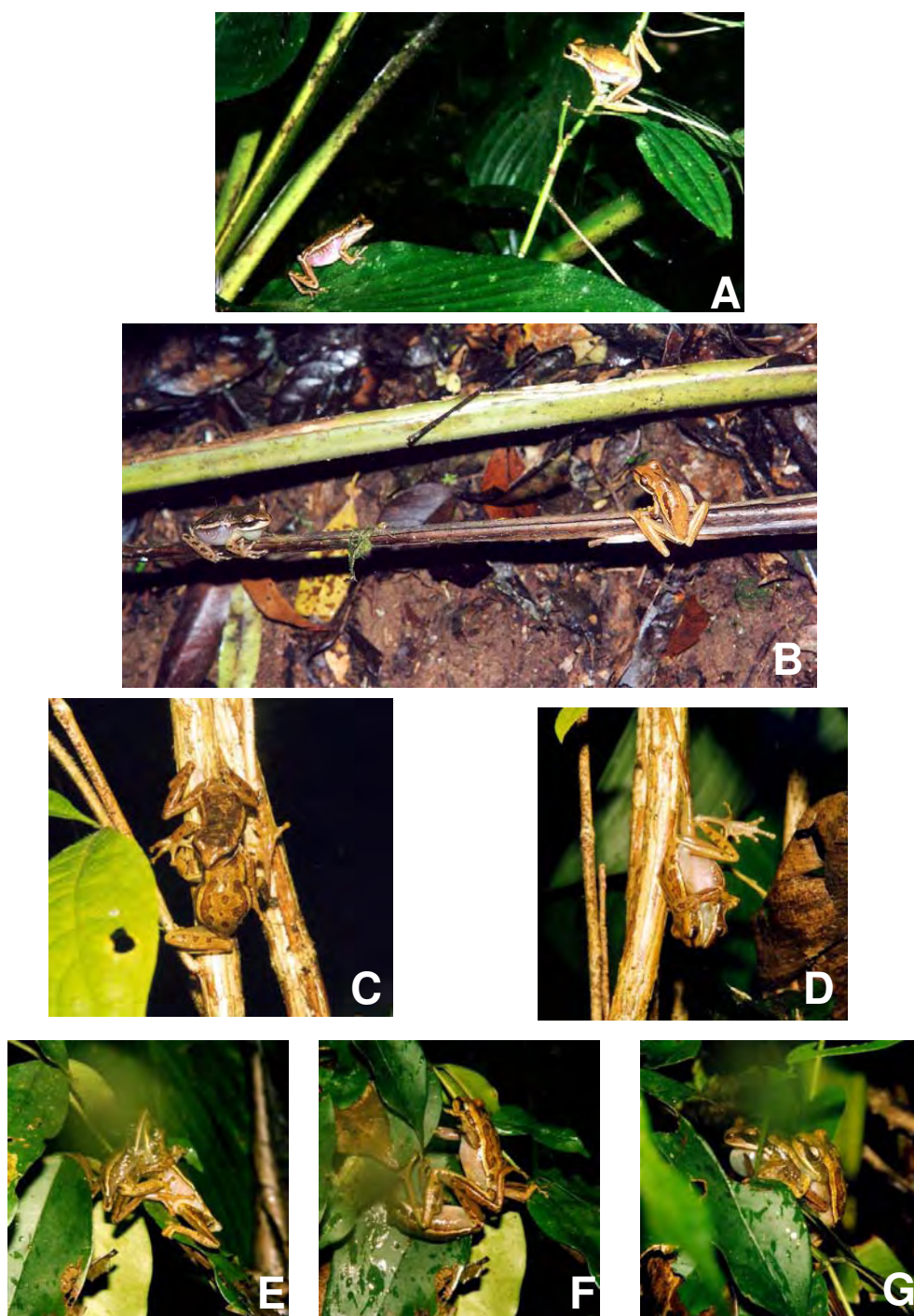


Figura 28. Disputas territoriais entre machos adultos de *Hypsiboas* KAAPORA observadas no campo. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo. (A) macho maior e residente (indivíduo 8) à esquerda, em postura agressiva e emitindo vocalização de anúncio para um macho menor e invasor (indivíduo 46), novembro de 2004; (B) indivíduos 8 (à esquerda) e 3 (à direita) em postura agressiva e olhando fixamente um ao outro, em momento que antecedeu combate territorial, janeiro de 2004; (C) machos tentando ferir o oponente com o espinho do prepólex; (D) e (E) machos abraçados frente a frente e inserindo o espinho prepólex um no outro; (F) macho chutando o oponente; (G) macho emitindo canto territorial após ser agarrado pelas costas por outro macho.



Figura 29. Macho adulto de *Hypsiboas* KAAPORA ferido em confronto com outro macho; note escoriações no dorso e o olho perfurado. Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Proporção de Machos Adultos com Cicatrizes no Clado Bokermannohyla, Aplastodiscus e Hypsiboas

Realizamos análise de presença e ausência de cicatrizes no corpo em machos adultos de alguns representantes dos grupos de espécies nos gêneros *Bokermannohyla*, *Aplastodiscus* e *Hypsiboas*, seguindo a filogenia proposta por FAIVOVICH et al. (2004, 2005). Os táxons utilizados, o número de machos adultos preservados analisados, aqueles que apresentam cicatrizes no corpo e a respectiva proporção são apresentados na tabela 2.

Como observamos, a presença de cicatrizes foi amplamente difundida no grupo, exceto no gênero *Aplastodiscus*, no qual o espinho do prepólex não está presente, assim como no grupo de *Hypsiboas semilineatus*. Além disso, notamos que entre os representantes do clado formado por *Hypsiboas*

KAAPORA, *H. semiguttatus*, *H. joaquini* e *H. sp.* (aff. *semiguttatus*) a proporção de machos adultos com cicatrizes foi tão alta que não houve sobreposição com os valores obtidos para qualquer táxon analisado (figura 30).

Tabela 2. Táxons utilizados, o número de machos adultos preservados analisados na coleção CFBH, aqueles que apresentaram cicatrizes no corpo e a respectiva proporção. Espécies em negrito representam clado que *Hypsiboas* KAAPORA pertence. Em asterisco indica proporções obtidas com dois ou menos machos analisados. A análise dos gêneros *Bokermannohyla*, *Aplastodiscus* e *Hypsiboas*, e os grupos de espécies basearam-se na filogenia proposta por FAIVOVICH et al. (2004, 2005).

Táxon grupo/espécie	Total de machos analisados	Número de machos com cicatrizes	Proporção
Grupo <i>Hypsiboas pulchellus</i>			
<i>Hypsiboas</i> KAAPORA	18	16	0.89
<i>Hypsiboas andinus</i>	1	1	1.00*
<i>Hypsiboas sp.</i> (aff. <i>semiguttatus</i>)	6	5	0.83
<i>Hypsiboas beckeri</i>	7	5	0.71
<i>Hypsiboas bischoffi</i>	40	13	0.33
<i>Hypsiboas cipoensis</i>	2	2	1.00*
<i>Hypsiboas ericae</i>	7	4	0.57
<i>Hypsiboas goianus</i>	4	3	0.75
<i>Hypsiboas joaquini</i>	16	15	0.94
<i>Hypsiboas latistriatus</i>	1	1	1.00*
<i>Hypsiboas leptolineatus</i>	22	12	0.55
<i>Hypsiboas marginatus</i>	23	13	0.57
<i>Hypsiboas phaeopleura</i>	1	1	1.00*
<i>Hypsiboas polytaenius</i>	18	10	0.56
<i>Hypsiboas prasinus</i>	40	19	0.48
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	10	6	0.60
<i>Hypsiboas semiguttatus</i>	7	7	1.00
<i>Hypsiboas stenocephalus</i>	3	1	0.33
Grupo <i>Hypsiboas albopunctatus</i>			
<i>Hypsiboas albopunctatus</i>	19	8	0.42
<i>Hypsiboas raniceps</i>	15	9	0.60
Grupo <i>Hypsiboas faber</i>			
<i>Hypsiboas albomarginatus</i>	27	7	0.26
<i>Hypsiboas faber</i>	30	22	0.73
<i>Hypsiboas lundii</i>	13	4	0.31
<i>Hypsiboas pardalis</i>	4	2	0.50
Grupo <i>Hypsiboas punctatus</i>			

<i>Hypsiboas granosus</i>	7	0	0.00
<i>Hypsiboas punctatus</i>	9	2	0.22
Grupo <i>Hypsiboas semilineatus</i>			
<i>Hypsiboas semilineatus</i>	20	5	0.25
<i>Hypsiboas geographicus</i>	6	1	0.17
Grupo <i>Bokermannohyla circumdata</i>			
<i>Bokermannohyla astartea</i>	7	4	0.57
<i>Bokermannohyla circumdata</i>	17	11	0.65
<i>Bokermannohyla hylax</i>	18	8	0.44
Grupo <i>Bokermannohyla pseudopseudis</i>			
<i>Bokermannohyla alvarengai</i>	2	1	0.50*
<i>Bokermannohyla pseudopseudis</i>	2	1	0.50*
Grupo <i>Aplastodiscus albofrenatus</i>			
<i>Aplastodiscus arildae</i>	8	0	0.00
<i>Aplastodiscus eugenioi</i>	11	0	0.00
Grupo <i>Aplastodiscus albosignatus</i>			
<i>Aplastodiscus albosignatus</i>	10	0	0.00
<i>Aplastodiscus callipygius</i>	11	0	0.00
Grupo <i>Aplastodiscus perviridis</i>			
<i>Aplastodiscus cochranae</i>	14	1	0.07
<i>Aplastodiscus perviridis</i>	12	2	0.17

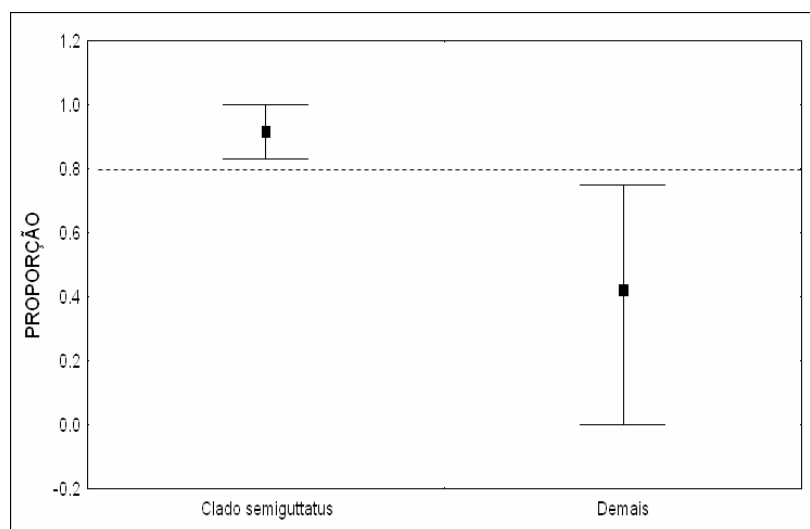


Figura 30. Proporção de machos com cicatrizes em relação ao total de machos analisados do clado *Bokermannohyla*, *Aplastodiscus* e *Hypsiboas* da coleção CFBH, Laboratório de Herpetologia, UNESP-Rio Claro. Os dados encontram-se na tabela 2.

Escolha dos Machos pelas Fêmeas

Encontramos as fêmeas dentro dos limites dos agregados ocupados por três a sete machos (mediana = 4,0; tabela 3); e em todos os casos, compreendiam os maiores agregados entre as proximidades. Apenas uma desova recém depositada foi encontrada abaixo de um macho isolado. Uma fêmea encontrada entre dois agregados, um com dois machos e outro com três, deslocou-se para o de maior número.

Ao chegar ao sítio reprodutivo, algumas fêmeas foram vistas imóveis a alguns metros dos machos. A fêmea entrou em amplexo na mesma noite (N=3) em que chega ao sítio reprodutivo ou na noite seguinte (N=6). Não necessariamente a fêmea se reproduziu com o maior macho do agregado; entretanto, em nenhum dos casos reproduziu com o menor (tabela 3). A chegada delas ocorreu em locais distintos dos agregados, ou seja, elas foram vistas tanto no interior como na periferia dos agregados. Assim, a reprodução ocorreu tanto com os machos periféricos como aqueles dos centros dos agregados.

Tabela 3. Número de machos de *Hypsiboas* KAAPORA isolados ou nos agregados escolhidos pelas fêmeas para a reprodução. Posto do tamanho do macho escolhido em relação aos demais do agregado, sendo 1 o maior macho, 2 o segundo maior e assim sucessivamente. Amplitude do tamanho (CRC em mm) dos machos do agregado e do macho escolhido pela fêmea encontram-se em parênteses. Ribeirão do Meio, Pilar do Sul, estado de São Paulo.

Número da fêmea	Número do macho	Número de machos no agregado (amplitude no CRC em mm)	Posto do macho escolhido (CRC em mm)
73	61	6 (?)	?
74	56	6 (?)	?
76	3	6 (?)	?
85	65	4 (?)	?
85	8	7 (?)	1 (?)
85	88?	3 (?)	?
95	75	3 (32,5-36,5)	1 (36,5)
100	97	6 (31,3-37,5)	2 (37)
122	118	4 (33,0-36,1)	2 (34,8)
125	81	4 (33,0-36,1)	1 (36,1)
126	101	5 (34,1-37,3)	2 (36,8)
?	106	1	(36,0)
143	118	4 (35,2-36,5)	2 (36,0)
170	121	4 (36,0-36,7)	3 (36,0)

Em uma ocasião uma fêmea aproximou-se de um agregado com quatro machos e embora próxima de um macho que ainda emitia vocalizações incipientes, optou por atravessar o riacho e reproduziu com outro macho. Em outra situação, um macho aproximou-se da fêmea, a cerca de 40 cm, e permaneceu olhando para ela sem vocalizar por 45 min, o que não parece tê-la estimulado, pois ela não emitiu sinalização visual; a fêmea reproduziu com outro macho que emitiu vocalizações durante a corte na noite seguinte. Nos outros casos a fêmea entrou em amplexo com o primeiro macho que se

aproximou e emitiu vocalizações de anúncio. De 159 machos que registramos apenas 13 foram observados reproduzindo, razão de 0,08, sendo que um deles (macho 118) acasalou duas vezes (tabela 3).

Das 11 fêmeas registradas apenas uma foi recapturada e em duas ocasiões. A primeira recaptura ocorreu duas noites após tentativa frustrada de oviposição (ver comportamento reprodutivo) em agosto de 2004. Entre estas duas noites a fêmea deslocou-se cerca de 130 m riacho abaixo. Durante o trajeto a fêmea passou por machos isolados e por agregados menores. Em novembro, portanto três meses depois, voltamos a registrá-la no riacho (tabela 3).

Comportamento Reprodutivo

Com base em sete observações, o padrão geral do comportamento reprodutivo é apresentado na figura 31. Como dito anteriormente, a presença da fêmea nos arredores, tornaram os machos mais ativos e agressivos, que emitiram vocalizações mais freqüentemente. Durante a chegada no sítio reprodutivo observamos fêmeas imóveis próximas dos agregados. A vocalização de anúncio claramente orientou as fêmeas, que se deslocam na direção do agregado ou do macho escolhido logo após a emissão dos cantos. Quando estavam próximas, entre cerca de 1,0 a 2,0 m de distância, os machos conseguiam visualizá-las e olhavam fixamente na sua direção e geralmente aumentavam o ritmo de emissão nas vocalizações, recorrendo freqüentemente às vocalizações compostas. Embora estas vocalizações apresentem as mesmas características físicas do canto de anúncio (veja capítulo 1), pelo contexto, as consideramos como canto de corte. As fêmeas, quando próximas dos machos, emitiram sinalizações visuais imediatamente após os machos vocalizarem, aparentemente para orientá-los. Estas sinalizações incluíram movimentos curtos e rápidos dos membros, como levantar uma das mãos, por vezes movimentando todo o corpo, parecendo “rebolar”, ou ainda, esticar vagarosamente uma das pernas e a deixar solta do substrato. As fêmeas podiam finalizar o comportamento de corte abraçando o caule da vegetação de

forma peculiar (figura 32A) e, em alguns casos, movimentando o corpo repentinamente sobre o caule nesta mesma posição. Além das sinalizações, algumas fêmeas movimentaram-se intensamente quando se aproximaram dos machos, chamando-lhes a atenção. Em geral, olhando na direção das fêmeas, os machos vocalizavam mais freqüentemente (figura 32B); as fêmeas então respondiam novamente com sinalizações visuais; estas interações podiam se repetir algumas vezes. Posteriormente, os machos saltaram na direção das fêmeas até atingirem o mesmo substrato, moveram-se até ela e sobiram no dorso a partir da região posterior ou lateral. Os amplexos foram axilares e ocorreram sobre a vegetação (figura 32C). Passados alguns minutos (15-45 min, N=3), os casais direcionaram para baixo (figura 32D) e saltaram na direção do riacho (figura 32E). Durante os amplexos os machos por diversas vezes pressionaram a região gular sobre o dorso da fêmea, além de parecerem ajeitar o abraço.

Dentro da água os casais submergiram e emergiram diversas vezes à procura de locais para desovarem. Estes mergulhos duraram de dois até mais de 20 minutos. Alternadamente os casais submergiram ou ficaram agarrados à margem, próximos da superfície, parcialmente submersos, parecendo descansar (figura 32F). Em alguns casos, movimentaram-se pela margem. As fêmeas pareceram ser bastante seletivas na procura de um sítio para a oviposição, examinando minuciosamente os substratos dentro da água, principalmente próximos da margem (figuras 32G-I). Os casais percorreram vários metros em ambas as margens, subindo ou descendo o riacho. Este processo é lento, podendo levar algumas horas (1:30-3:00 horas, N = 3). Os locais de desova foram constituídos por raízes da vegetação marginal expostas dentro da água. No dia seguinte à oviposição, as desovas aumentaram consideravelmente de volume. As desovas ocorreram tanto em locais de remanso, como os constituídos por correnteza relativamente forte; este fator, além da topografia local, dependeu da estação em que a reprodução ocorreu e da presença ou não de chuvas. Após a desova uma fêmea submersa e ainda em amplexo foi observada arqueando o corpo, esticando as patas, parecendo debater-se para expulsar o macho. Feito isso, o macho soltou-a e ela sozinha

começou a enrolar a desova ao redor do substrato, utilizando principalmente os membros posteriores. Um casal acompanhado durante a noite (23:00-5:40 hs) parece ter desistido de desovar quando começou a clarear o dia e aparentemente nenhum local ideal foi encontrado para a oviposição ou nossa presença influenciou de forma negativa. A mesma fêmea foi encontrada duas noites depois em amplexo com outro macho.

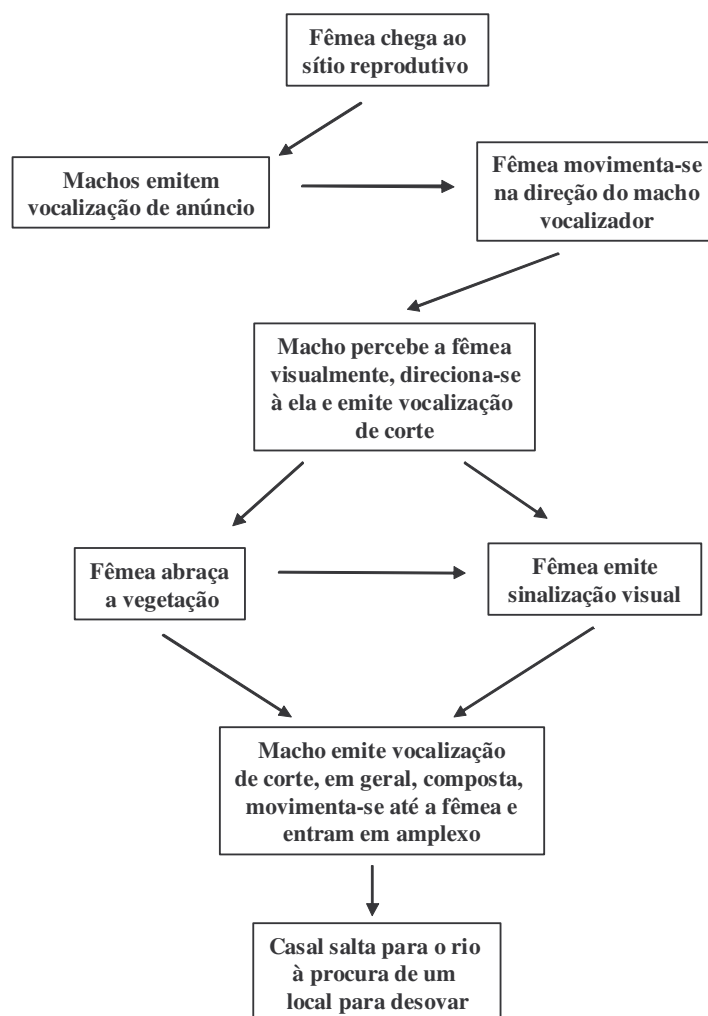


Figura 31. Diagrama do padrão geral de comportamento de corte de *Hypsiboas* KAAPORA. Seqüência obtida a partir da observação de sete eventos de reprodução em campo. Ribeirão do Meio. Município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

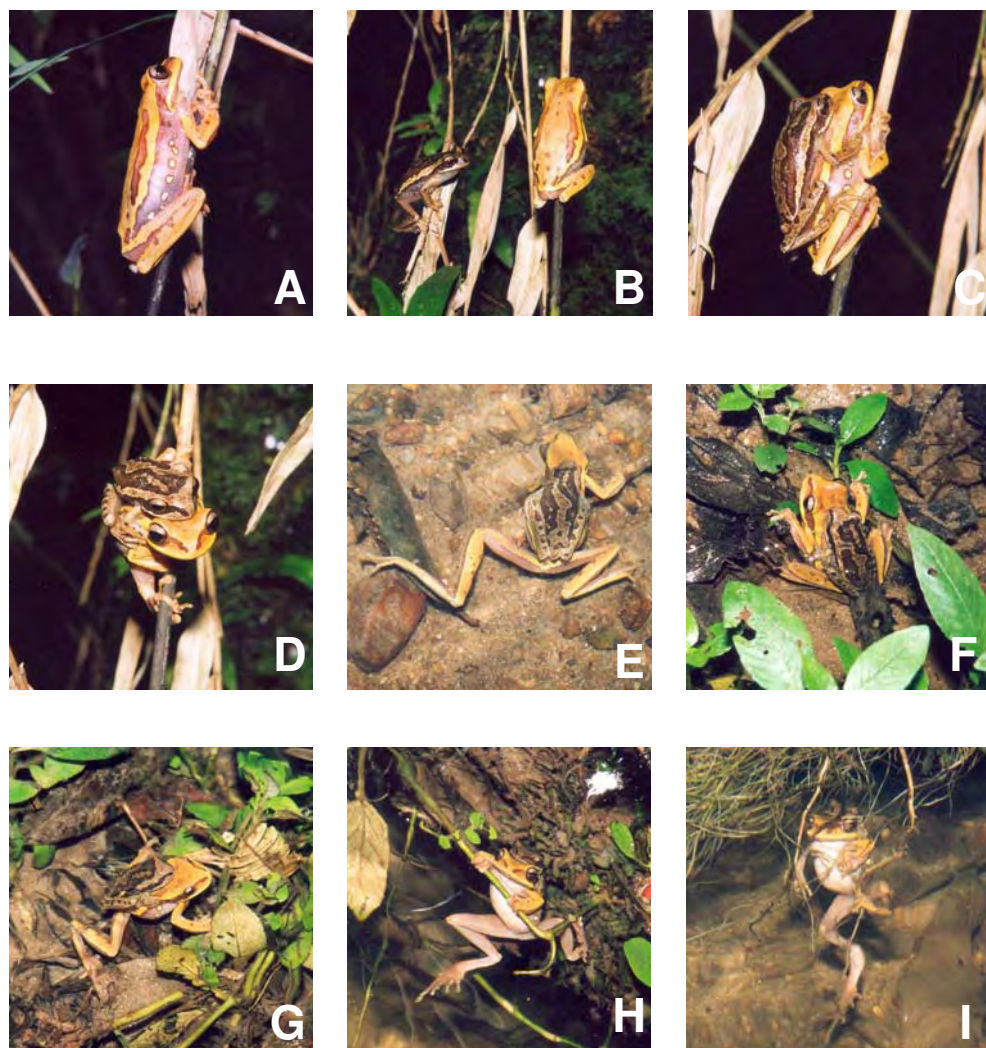


Figura 32. Comportamento reprodutivo de *Hypsiboas* KAAPORA. (A) Fêmea abraça a vegetação como parte dos comportamentos para orientar o macho; (B) o macho (esquerda) emite vocalização de corte próximo à fêmea momentos antes de saltar até ela para entrarem em (C) amplexo; (D) passados alguns minutos o casal orienta-se em direção ao riacho e (E) salta para dentro dele; (F; G; H; I) a fêmea procura minuciosamente um local para a oviposição entre as raízes da vegetação marginal que ficam expostas dentro da água. Seqüência obtida em março de 2005 no ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

As desovas são compostas de ovos envoltos por cápsulas gelatinosas, que os aderem uns aos outros e ao substrato onde foi colocada (figura 33). A desova é formada por uma massa única e os ovos são dispostos em várias camadas. Os embriões passam os primeiros estágios da vida presos às cápsulas.



Figura 33. Desova de *Hypsiboas* KAAPORA posta em raiz da vegetação marginal exposta dentro da água. Ribeirão do Meio, município de Pilar do Sul, estado de São Paulo.

DISCUSSÃO

Padrão de Atividade e Período Reprodutivo

A reprodução contínua (anual) observada em *Hypsiboas* KAAPORA contrasta com a reprodução marcadamente sazonal da maioria das espécies da Mata Atlântica no Sul e Sudeste do Brasil (POMBAL JR 1997; KWET & DI-BERNARDO 1999; CONTE & ROSSA-FERES 2006; BERNARDE & MACHADO 2000; M. HARTMANN 2004; BERTOLUCI 2001; BERTOLUCI & RODRIGUES 2002a,b; HADDAD & SAZIMA 1992). No entanto, a reprodução prolongada (GALLARDO 1961; B. LUTZ 1973; GARCIA 2003; GARCIA et al. 2001, 2003; KWET & DI-BERNARDO 1999; CONTE & ROSSA-FERES 2006; obs. pessoal) e a reprodução contínua (HADDAD & SAZIMA 1992; OBS. pessoal) já foram observadas para algumas das espécies do grupo de *Hypsiboas pulchellus*. No presente estudo registramos, em lagoas antrópicas permanentes das áreas com vegetação alterada, apenas os machos adultos de *Hypsiboas bischoffi*, *H.* cf. *caingua* e *H. prasinus* vocalizando durante o ano todo, inclusive durante os meses mais frios. Ao contrário de *Hypsiboas* KAAPORA sua espécie irmã, *Hypsiboas semiguttatus*, e outras espécies do mesmo clado (*H. joaquini* e outras ainda não descritas do sul do Brasil e Argentina) não parecem ter atividade reprodutiva nos meses mais frios do ano (GARCIA 2003; GARCIA et al. 2001; KWET & DI-BERNARDO 1999; CONTE & ROSSA-FERES 2006).

Em geral, as espécies do grupo de *Hypsiboas pulchellus* estão associadas às regiões montanhosas da América do Sul (B. LUTZ 1973; DUELLMAN et al. 1997). Espécies de anuros localizadas em altitudes elevadas estão condicionadas às fortes flutuações diárias na temperatura o que provavelmente levou-as a desenvolver mecanismos fisiológicos e comportamentais que maximizam o desempenho na vocalização e principalmente na locomoção, mantendo suas atividades durante temperaturas baixas comparadas às espécies de baixas altitudes (NAVAS 1998). Apesar dos mecanismos de aclimatação não serem conhecidos para as espécies tropicais, ajustes aclimatórios rápidos podem ser usados pelas espécies de altitudes elevadas frente às acentuadas oscilações que enfrentam na temperatura (NAVAS 1998). De fato, observamos pequenas flutuações diárias relacionadas entre a temperatura do ar e número de indivíduos, mas durante quedas intensas na temperatura o número de machos encontrados é fortemente reduzido. Outro fator climático marcante se dá com a presença de chuvas fortes, que diminui drasticamente o número de machos registrados ao longo do riacho. Os resultados aqui obtidos nos permitiram avaliar empiricamente as conseqüências das variações climáticas sobre a atividade dos indivíduos ou aos eventos de reprodução. Melhor análise deve ser realizada obtendo-se os dados por mais dias de um mesmo mês, relacionando o número de indivíduos encontrados e/ou presença/ausência de eventos reprodutivos à temperatura no momento da coleta e à precipitação ocorridas naquele mês ou em dias anteriores comparadas aos meses que apresentem médias semelhantes. Acreditamos que a variação anual de temperatura, o padrão contínuo de atividade e o ciclo de vida dos machos adultos prejudicam a análise do efeito das variáveis climáticas sobre a atividade dos indivíduos.

A reprodução contínua aqui observada parece não significar que os indivíduos estejam aptos a reproduzir-se durante todos os dias e, possivelmente, os eventos reprodutivos estejam relacionados às oscilações climáticas. GALLARDO (1961) observou que *Hypsiboas pulchellus* apresenta reprodução prolongada, com picos reprodutivos que respondem intimamente a

fatores climáticos, o que poderia tornar-se evidente em *Hypsiboas* KAAPORA em um estudo mais prolongado.

Ciclo de Vida dos Machos Adultos

Como *Hypsiboas* KAAPORA apresenta reprodução anual, significando o nascimento de girinos continuamente, isto implica, em larvas de diferentes idades, estágios e condições de peso e tamanho na população em um mesmo período. Desta forma, seria esperado que a metamorfose ocorresse durante o ano todo. De fato, CRUMP (1974) atribui à reprodução contínua, recrutamento de jovens o ano todo. Curiosamente, jovens recém metamorfoseados foram encontrados na vegetação que margeia o riacho somente nos meses de dezembro e janeiro, período no qual a temperatura do riacho está entre as mais elevadas do ano. Devemos considerar, primeiramente, falhas na amostragem. No entanto, *Hypsiboas pulchellus*, espécie com reprodução ao longo do ano (GALLARDO 1961), também apresenta sincronia no recrutamento de jovens entre outubro e novembro (BASSO & KERR 1992). Além disso, outras espécies de reprodução aparentemente contínua, ou pelo menos prolongada, no mesmo riacho de *H. KAAPORA* (e.g., *Aplastodiscus albosignatus* e *Crossodactylus caramaschii*) apresentaram padrão semelhante (obs. pessoal.).

Supondo que ocorra sincronia na metamorfose dos girinos, aqueles mantidos no riacho só metamorfoseariam a partir de dezembro de 2006, o que demoraria entre 13 a 20 meses. O desenvolvimento lento dos girinos de *Hypsiboas* KAAPORA é esperado para espécies que se reproduzem em locais permanentes. Em geral, anuros com reprodução em ambientes permanentes atingem a metamorfose mais lentamente do que aqueles com reprodução em ambientes efêmeros e o tamanho dos jovens pós-metamórficos é maior nos primeiros (DUELLMAN & TRUEB 1986). Além disso, espécies que se reproduzem em riachos em altitudes elevadas desenvolvem-se ainda mais lentamente, pois a temperatura é positivamente correlacionada com a taxa de crescimento dos girinos (DUELLMAN & TRUEB 1986; ULTSCH et al. 1999). Como a estrutura etária

é composta por girinos em diferentes condições corpóreas, decorrentes em parte da idade, a sincronia na metamorfose implica em jovens de diferentes idades e condições corpóreas. Tal fato também foi observado em *Hypsiboas pulchellus* (BASSO & KERR 1992).

Da mesma forma, na reprodução contínua espera-se que machos adultos também sejam recrutados durante o ano todo, o que de fato ocorreu. Mas é provável que eles tenham metamorfoseado praticamente juntos, principalmente em dezembro e janeiro, e uma possível explicação é que a partir de fevereiro estivessem prontos para se reproduzir, pois é a partir de fevereiro que os menores machos recrutam. Neste contexto, o tempo elevado durante a fase larval em *Hypsiboas* KAAPORA parece suprir grande parte da fase juvenil, pois esta última parece curta (cerca de três meses), a não ser que os jovens ficassem mais de um ano (cerca de 15 meses) se desenvolvendo até atingirem a idade reprodutiva. No entanto, os jovens após a metamorfose apresentam até 70 % do tamanho dos menores machos adultos medidos, e cerca de três meses parece razoável para que os mesmos atinjam a fase adulta.

Entre machos adultos mais novos, uma pequena parte migra para os sítios reprodutivos a partir de fevereiro e a maior parcela constituirá os recrutados de março, e em menor número em abril. São nestes períodos que observamos uma alta proporção de indivíduos novos na população, constituídos por machos recém registrados, não registrados no ano anterior e em janeiro do respectivo ano, e que apresentam condições corpóreas, como peso e tamanho, relativamente menores do que os machos da geração anterior. Além disso, estes indivíduos, em geral, não apresentam cicatrizes causadas por confrontos territoriais.

Após o período de maior recrutamento de machos adultos, os outros machos que migraram para o sítio reprodutivo, parecem refletir um processo de equilíbrio na densidade populacional, pois, como observamos, geralmente a diminuição do número total de machos na transecção foi seguida de um maior recrutamento. Estes machos adultos devem migrar para estes sítios

reprodutivos na medida em que a densidade diminui seja pela emigração e/ou mortalidade, tornando alguns territórios vagos.

O ciclo de vida em *Hypsiboas* KAAPORA compreende reprodução contínua, com sincronia no período de metamorfose e assincronia no recrutamento de machos no sítio reprodutivo e estimamos para os machos uma longevidade que poderia durar pelo menos 47 meses.

Estratégias Reprodutivas nos Machos Adultos

Duas hipóteses explicariam a migração destes machos adultos ao longo do ano na população amostrada. A primeira é devido aos machos que vêm de outros sítios reprodutivos acima ou abaixo do trecho estudado do riacho, embora, a parcela da população registrada migrando para dentro ou para fora da transecção tenha sido baixa (cerca de 10 % da geração de 2005). Outra explicação poderia ser devida à plasticidade nas estratégias reprodutivas apresentadas pelos machos. Possivelmente alguns indivíduos ao invés de se reproduzirem logo após a metamorfose (cerca de dois a quatro meses), como fazem aqueles recrutados entre fevereiro e abril, poderiam passar mais tempo alimentando-se fora dos sítios reprodutivos, optando por uma reprodução mais tardia. No entanto, com condições corpóreas mais vantajosas, e em um período no qual a densidade de machos é menor. Embora a vantagem de ser maior seja óbvia em termos competitivos com outros machos, esta estratégia é arriscada, pois aumenta a possibilidade do indivíduo morrer antes de se reproduzir.

O custo energético para a reprodução pode ser observado através da perda de peso nos machos no sítio reprodutivo (HALLIDAY & TEJEDO 1995). A defesa do território, que envolve a emissão de vocalizações, a movimentação pela área defendida, e eventualmente combates físicos, é intensificada quando a densidade de machos se eleva (HALLIDAY & TEJEDO 1995). Durante o recrutamento da nova geração, ocorreu perda de peso dos machos da geração anterior que mantinham território no sítio reprodutivo, o que pode ser devido às

atividades energeticamente custosas para a defesa territorial. O mesmo pode ser observado para os recrutas de maio, que por não gastar energia para a reprodução, chegam ao sítio reprodutivo com condições corpóreas vantajosas. Após aumento de peso em maio, ocorre nova queda em junho, julho e agosto. Sabe-se que a temperatura é positivamente correlacionada com o crescimento ou taxa metabólica dos anuros (DUELLMAN & TRUEB 1986) e o período no qual registramos a queda no peso dos machos corresponde aos meses em que a temperatura do ambiente é a mais baixa do ano.

Utilização do Hábitat de Reprodução e Padrão de Distribuição dos Machos Adultos

Dentre as espécies do grupo de *Hypsiboas pulchellus*, diversas se reproduzem em riachos (e.g., *H. joaquina* em GARCIA et al. 2003; *H. marginatus* em GARCIA et al. 2001; *H. alboniger*, *H. balzani*, *H. marianitae*, *H. palaestes* em DUELLMAN et al. 1997; *H. freicanecae* em CARNAVAL & PEIXOTO 2004; *H. cipoensis* em ETEROVICK & SAZIMA 2005, *H. goianus* em BASTOS et al. 2003). Nestas espécies, assim como em *H. KAAPORA*, os machos reprodutivos distribuem-se na vegetação marginal, onde cantam a pouca distância da água.

Embora não tenhamos realizado análise quantitativa das variáveis que poderiam influenciar no maior ou menor agrupamento dos machos adultos em algumas áreas particulares do riacho, alguns fatores, segundo observações qualitativas, parecem ser determinantes. Nos locais de maior concentração de machos reprodutivos é nítida a presença de clareiras. As temperaturas mais altas durante o dia nas clareiras podem favorecer maior um crescimento dos indivíduos, pois podem aumentar a velocidade de digestão das presas consumidas (FEDERS 1982; SINSCH 1991 APUD NAVAS 1998). Desde que a temperatura corporal e do substrato estão relacionadas, a atividade dos anuros é dependente das características termais do microhábitat (NAVAS 1998) e a colonização em clareiras pelos machos de *Hypsiboas KAAPORA* pode ser um

mecanismo comportamental que favorece sua termorregulação e desenvolvimento.

A presença de caetés (*Calathea communis*), vegetação abundantemente associada às clareiras, possivelmente fornece microhábitats que favorecem a sobrevivência e a reprodução dos indivíduos de *Hypsiboas* KAAPORA. Esta vegetação herbácea é relativamente densa e possivelmente propicia uma maior proteção à ação de predadores e de chuvas, além do acúmulo considerável de serapilheira na base dos caetés, favorecendo o abrigo durante o dia. As raízes dos caetés, do tipo fasciculada, são emaranhadas, muito bifurcadas e freqüentemente estão expostas dentro da água. Estas raízes foram as únicas utilizadas para a desova durante o estudo. Das quatro observações de oviposição que fizemos, todas aconteceram em raízes de caetés. No entanto, observa-se que mesmo dentro dos caetezais há outras vegetações herbáceas e arbustivas, que os machos parecem utilizar indistintamente.

A definição de leks, onde machos se agregam em locais conspícuos e não fornecem nenhum recurso para as fêmeas ou à prole, senão esperma, é discutível nos anuros (BOURNE 1992). Notamos que o comportamento de corte e o amplexo ocorrem basicamente no mesmo local onde o macho vocaliza. Isto parece reforçar a definição clássica de lek. Além disso, aparentemente não há algum recurso para as fêmeas nos territórios ocupados pelos machos, pois após dirigir-se para água, a procura por locais de desova pela fêmea não se restringe ao território do macho escolhido, porque a procura é realizada em uma área bem maior do que a área que o macho defende.

O padrão de distribuição agregado, observado para os machos em reprodução de *Hypsiboas* KAAPORA, é comum entre os anuros. Normalmente, os anuros agregam-se em sítios reprodutivos específicos, onde vocalizam para a atração das fêmeas (WELLS 1977b).

Deve-se ressaltar que o padrão de distribuição de uma população depende da escala utilizada (KREBS 1994). Em escalas mais amplas os machos adultos reprodutivos também se distribuem de forma agregada, pois somente os encontramos vocalizando empoleirados na vegetação marginal apenas em

alguns rios de maior porte no alto da Serra de Paranapiacaba, exceto próximos das nascentes e nos trechos de corredeira, com fundo rochoso. Além disso, nenhum indivíduo foi encontrado nos córregos tributários destes rios.

Ao longo do riacho, e principalmente na transecção, observamos além de poucos indivíduos isolados, os machos agregarem-se em grupos de menos de uma dezena de indivíduos, distanciados normalmente entre 1 a 5 m do macho mais próximo. Nos agregados, em geral, os machos encontram-se uniformemente distribuídos, o que deve ser reflexo das interações diretas e do comportamento territorial, causando um distanciamento estável mínimo entre eles.

Estrutura Social nos Agregados

Observamos nítida hierarquia social entre os machos nos agregados. Aparentemente, os machos territoriais reconhecem os machos vizinhos, ficando claros os limites entre seus territórios, pois, raramente observamos interações agonísticas entre indivíduos que conviviam há alguns meses. Possivelmente, esta convivência estável seja reflexo de interações agressivas ocorridas anteriormente, em que as relações hierárquicas entre os machos do agregado já tivessem sido previamente estabelecidas, reduzindo o tempo e o gasto energético em novas interações agonísticas. Em estudos de cativeiro, a capacidade de reconhecer os vizinhos foi avaliada em lagartos, através do processo de aprendizagem durante disputas territoriais entre machos, e as batalhas subseqüentes envolvendo os mesmos machos foram menos agressivas (LÓPEZ & MARTÍN 2001). Nos anfíbios o reconhecimento por familiares foi constatado principalmente em salamandras e em girinos (veja revisão em BLAUSTEIN & WALLS 1995), e no raros estudos com os machos adultos de anuros, o reconhecimento dos vizinhos se dá a partir da vocalização (DAVIES 1987).

Alguns territórios conspícuos são ocupados geralmente por machos mais velhos e maiores. Observamos que estes territórios quando se tornam vagos, provavelmente devido à predação do antigo ocupante, são

imediatamente ocupados pelos machos com território estabelecido nos arredores. Possivelmente existe alguma vantagem na localização destes territórios, como, por exemplo, poleiros que facilitem a localização dos machos pelas fêmeas. No entanto, parte da preferência poderia acontecer em função das transmissões culturais ocorridas devido à sobreposição de gerações. Durante o recrutamento dos machos da nova geração estes locais se encontram ocupados por machos da geração anterior e talvez a sua presença possa ser um indicativo indireto da qualidade do território para os demais machos da população.

Observamos mais raramente a presença de alguns machos satélites, que eram machos menores e claramente adotam postura submissa, não vocalizando e permanecendo nos arredores de machos territoriais. No grupo de *Hypsiboas pulchellus*, a estratégia do macho satélite foi observada em *Hypsiboas goianus* (BASTOS et al. 2003) e em *Hypsiboas* cf. *caingua* (obs. pessoal). Mas, o sucesso reprodutivo dos machos periféricos, parece não depender somente do estabelecimento futuro nestes territórios aparentemente melhores, pois em alguns casos, observamos estes machos acasalarem com fêmeas vindas da periferia dos agregados.

Escolha dos Machos pelas Fêmeas

O sucesso reprodutivo das fêmeas está em parte relacionado com a duração da fase reprodutiva e, em geral, em espécies com reprodução prolongada, as fêmeas reproduzem mais de uma vez (e.g., HOWARD 1978b; HALLIDAY & TEJEDO 1995). Recapturamos apenas uma fêmea ovada, três meses após ser observada reproduzindo. Além disso, parte do sucesso reprodutivo das fêmeas reside na sua escolha por machos aparentemente melhores (HALLIDAY & TEJEDO 1995). Nossas observações indicam certo grau de seleção pela fêmea na procura por locais com maiores concentrações de machos, o que talvez seja um indicativo de que nestes locais encontram-se os melhores machos ou que pelo menos haja maior opção de escolha de parceiros. A escolha por machos para se acasalar é relativamente breve, isso

pode aumentar a possibilidade de os machos menores com territórios na periferia dos agregados também se acasalarem, desde que vocalizem.

Fêmeas imóveis nos agregados e a ocorrência da maior parte dos eventos reprodutivos ao dia seguinte da sua chegada parecem decorrer da capacidade de percepção delas acerca do posicionamento dos machos ou devido à escolha prévia dos machos feita por elas. Características físicas do canto dos anuros estão relacionadas com o tamanho do macho e diversos estudos experimentais têm demonstrado a escolha prévia por um determinado macho a partir destes parâmetros (RYAN 1983; HADDAD, 1987). A escolha pelos maiores machos parece ser adaptativa nas fêmeas, pois estes: (1) podem ser mais velhos e por isso demonstraram habilidade para a sobrevivência, (2) podem ter apresentado taxa de crescimento mais rápida quando jovens, (3) podem apresentar precocidade para a maturação sexual (idade da primeira reprodução) (HALLIDAY & TEJEDO 1995). Além disso, machos maiores costumam obter os melhores territórios (HOWARD 1978a,b; WELLS 1977a). No entanto, o sucesso reprodutivo dos machos nem sempre depende do tamanho (MARTINS 1993; MAGNUSSON et al. 1999).

A escolha por machos para acasalar também implica custos, o que pode resultar em forças seletivas que reduzem o tempo de procura, fator que favorece os machos mais conspícuos e fáceis de localizar (SULLIVAN et al. 1995). Isto pode explicar porque não houve tendência em escolher o maior macho do agregado pelas fêmeas. Além disso, em algumas espécies existe uma proporção ótima no tamanho do casal em amplexo, permitindo uma maior fertilização dos óvulos, devido à justaposição das cloacas (e.g., BASTOS & HADDAD 1996). Em *Hypsiboas* KAAPORA tanto os machos que dominavam os melhores territórios dos agregados, como os machos periféricos e aqueles isolados, foram observados adquirindo acasalamentos, evidenciando que ambas as estratégias reprodutivas têm seu sucesso relativo na população. Em outros estudos, as fêmeas nem sempre se reproduzem com o primeiro macho que encontram, mas sua escolha parece estar restrita àqueles machos das redondezas que estão ativos naquela noite (BASTOS & HADDAD 1996).

Competição direta por fêmeas é rara para a maioria das espécies de reprodução prolongada (WELLS 1977b), e, de fato, durante o amplexo embora machos próximos observassem o casal, não o observamos tentarem desalojar os machos amplexantes. No entanto, na presença das fêmeas nos arredores, os machos se movimentam e vocalizam mais freqüentemente se tornam mais ativos ou mais agressivos. Observações semelhantes foram feitas para *Aplastodiscus leucopygius* (HADDAD & SAWAYA 2000) e para *Hypsiboas albomarginatus* (GIASSON & HADDAD 2006), espécies nas quais a presença da fêmea desencadeia o duelo vocal entre os machos. A única situação de disputa direta pela fêmea, ocorreu quando dois machos próximos vocalizavam normalmente, mas após o maior deles perceber a fêmea, que emitiu sinalização visual em resposta a sua vocalização, passou a perseguir e emitir vocalizações agressivas em resposta às vocalizações de anúncio do outro macho; somente entrou em amplexo com a fêmea quando expulsou o rival.

Comportamento e Comunicação Social

Nos anuros a vocalização é a forma de comunicação social mais conspícua (WELLS 1988). Embora os machos de *Hypsiboas* KAAPORA vocalizem pouco, o que também parece uma característica de outras espécies do clado (GARCIA et al. 2003; GARCIA et al. no prelo; obs. pessoal), interações acústicas são relativamente freqüentes, principalmente nos agregados. Normalmente, após um tempo de silêncio uma vocalização de anúncio desencadeia outras no agregado e ao longo do riacho, sem sobreposição integral das vocalizações. Em diversas espécies a alternância das vocalizações reduz a interferência acústica entre os machos dos coros, maximizando a comunicação (WELLS 1977c). Vocalizações territoriais são emitidas durante interações agonísticas e serão tratadas mais adiante.

Nossas observações sugerem que em *Hypsiboas* KAAPORA, a vocalização de corte tem papel fundamental durante as interações diretas com as fêmeas, pois em todos os casos, estas reproduziram com o primeiro macho

que emitiu canto de corte à sua frente. Embora a vocalização de corte tenha as mesmas características físicas do canto e anúncio (veja capítulo 1), seu contexto é distinto e normalmente ocorre aumento no ritmo de emissão, além da emissão mais freqüente de vocalizações compostas.

A comunicação visual em espécies noturnas de anuros recebeu maior atenção em estudos recentes e atualmente é conhecida para diversas famílias (HÖDL & AMÉZQUITA 2001; M. HARTMANN et al. 2005; GIASSON & HADDAD 2006). Observamos este tipo de comunicação freqüentemente em interações agonísticas e de corte, quando os indivíduos estavam à curta distância. Ao contrário do que foi proposto para espécies de riachos (M. HARTMANN et al. 2005) a evolução deste tipo de comunicação em *Hypsiboas* KAAPORA não parece ter sido influenciada pelos ruídos do ambiente, mas evoluiu principalmente para facilitar a localização precisa do indivíduo que a emite ou demonstrar seu estado comportamental durante interações sociais a curta distância. A acurada capacidade visual também foi observada durante a movimentação pelo substrato, onde os indivíduos direcionam-se e observam o local que será alcançado, da mesma forma que as presas chamam sua atenção quando movimentam-se nas proximidades. Além disso, duas serpentes predadoras de anuros (*Tropidophis paucisquamis* e juvenis de *Bothrops jararaca*) registradas na área, utilizam a tática de espreita por engodo caudal (obs. pessoal), que necessita da capacidade visual da presa. O repertório visual apresentado por *H. KAAPORA* corresponde ao que tem sido descrito na literatura para outras espécies (HÖDL & AMÉZQUITA 2001; M. HARTMANN et al. 2005). No entanto, sinalizações visuais utilizadas pelas fêmeas durante o comportamento reprodutivo, que aparentemente facilitam sua localização e demonstra sua receptividade ao macho que se aproxima e emite vocalização de corte, não tem sido relatado.

Outro fato que nos chamou a atenção no campo é que na presença das fêmeas, os machos se movimentavam e vocalizavam mais intensamente. A forma pela qual os machos percebem na presença das fêmeas não está clara, mas certamente não é apenas visual, uma vez que alguns machos deslocaram-se até 30 m para as proximidades de uma fêmea.

Territorialidade nos Machos Reprodutivos

Os machos adultos de *Hypsiboas* KAAPORA tentam conquistar um território na vegetação marginal do riacho. Estes machos podem estabelecer territórios isoladamente, embora a maioria conviva nos agregados, onde o distanciamento entre eles, dependendo da densidade, pode ser reduzido. A defesa de um território pode representar uma forma de evitar a competição com outros machos durante a chegada das fêmeas, prevenindo ou dificultando que outros machos interfiram no ato reprodutivo; também pode facilitar a localização do macho territorial pela fêmea, devido à menor interferência acústica (veja revisões em HADDAD 1989; MATHIS et al. 1995). Frequentemente o tempo de permanência no sítio reprodutivo pelos machos é significativamente correlacionado com a aquisição de acasalamentos (WELLS 1977a; WOODWARD 1982; MARTINS 1993). Como em *Hypsiboas* KAAPORA, alguns estudos com algumas espécies de *Hypsiboas* (e.g., *H. faber* em MARTINS 1993 e *H. rosebergi* em KLUGE 1981) o tempo de permanência dos machos adultos em seus territórios é variável, em que poucos se estabelecem por tempo elevado. Embora os machos frequentemente desloquem-se pelo riacho e possam se estabelecer em mais de um território ao longo de sua permanência no sítio reprodutivo, quando estabelecidos, a sua movimentação diária e as atividades necessárias à sua sobrevivência e reprodução parecem ser bastante relacionadas à área que ele defende, pois estes podem ser encontrados quase que diariamente em um mesmo território. Mas como os machos não são registrados em todos os censos, isto poderia estar relacionado, além das falhas na amostragem, a eventuais atividades fora de seu território ou que estes não estão ativos durante todas as noites. Portanto não foi possível relacionarmos o tamanho do território com a área de vida nos machos adultos.

Além do tamanho do macho e a residência, que influenciaram positivamente nas interações agonísticas e conseqüentemente na conquista do território, a variação comportamental individual, como os diferentes níveis de agressividade entre os machos, também parecem ser determinantes para um maior sucesso no estabelecimento territorial. WELLS (1977a) também notou que alguns machos mais agressivos tiveram maior sucesso em acasalar-se.

Embora notemos variações na agressividade entre os machos a partir de observações comportamentais não quantificadas, experimentos manipulativos são recomendáveis para melhor avaliar estes efeitos.

O comportamento territorial entre os anuros é característico dos machos adultos durante a fase reprodutiva e envolve uma seqüência comportamental agressiva crescente (HADDAD 1989). Observações de interações agonísticas entre machos reprodutivos de *Hypsiboas* KAAPORA foram relativamente freqüentes e caracterizadas por um complexo repertório escalonado de agressividade, desde a emissão de cantos de anúncio, algumas vezes logo após outro macho vocalizar, emissão de cantos territoriais, sinalizações visuais e posturais e confrontos físicos. Provavelmente as primeiras etapas das interações agonísticas decorrem da avaliação do tamanho do macho oponente através de parâmetros acústicos e visuais. A territorialidade escalonada deve estar relacionada à economia energética ou uma forma de evitar ocasionais injúrias entre os machos envolvidos (WELLS 1977b; FELLERS 1979a; MARTINS et al. 1998), e em, casos mais extremos, a morte (B. LUTZ 1960; KLUGE 1981). Eventualmente as interações de *H. KAAPORA* resultam em confrontos diretos, esta última categoria incluindo golpes com ambos os membros, visando derrubar o inimigo, e a freqüente utilização do espinho do prepólex na tentativa de ferir o oponente.

Entre os Hylidae, a presença de um espinho curvo e pontiagudo no prepólex é observada nas mãos de machos do clado formado por *Bokermannohyla* e *Hypsiboas*, em parafilia com *Aplastodiscus* e o grupo de *H. semilineatus*, em que o espinho não é encontrado (FAIVOVICH et al. 2005). No entanto, uma análise osteológica mais detalhada do espinho do prepólex neste clado (*Bokermannohyla*, *Hypsiboas* e *Aplastodiscus*) deve ser realizada para avaliar sua homologia (FAIVOVICH et al. 2005).

A função do espinho parece estar relacionada principalmente aos combates agressivos nos quais os machos tentam ferir o oponente (B. LUTZ 1960; KLUGE 1981; MARTINS et al. 1998), embora sua origem tenha função duvidosa (veja revisão em KLUGE 1981). KLUGE (1981) se referiu a algumas espécies de *Hypsiboas* (e.g., *H. rosebergi* e *H. faber*) pelo nome de

pererecas gladiadoras (gladiator frogs). Embora parte das cicatrizes nos machos possa ter sido causadas por tentativa de predação ou por arranhões na vegetação, observamos que os combates físicos entre machos causam sérias cicatrizes. Nossas análises em machos preservados indicam que cicatrizes são conspícuas para a maioria das espécies de *Bokermannohyla* e *Hypsiboas* e que provavelmente decorre de combates físicos. Provavelmente a proporção de machos analisadas foi aumentada devido à prática de juntar os animais em um mesmo recipiente após coleta. As espécies verdes do gênero *Aplastodiscus*, relativamente bem estudadas em campo, apresentam peculiar modo reprodutivo e comportamento de corte (HADDAD & SAWAYA 2000; HARTMANN et al. 2004; HADDAD et al. 2005), mas os combates físicos entre machos não são conhecidos.

Entre os representantes do grupo de *Hypsiboas pulchellus* em que registramos alta proporção de machos com cicatrizes pelo corpo, relatos de combates entre machos são raros (veja revisão em FAIVOVICH et al. 2005; MENIM et al. 2004) e parecem decorrer principalmente da falta de estudos. Assim, notamos que além das características comportamentais plesiomórficas nos anuros, como os combates territoriais difundidos no grupo, há presença de caracteres sinapomórficos (presença do espinho no prepólex) em *Hypsiboas* e *Bokermannohyla* em parafiletismo com *Aplastodiscus*. No clado de *Hypsiboas* KAAPORA, *H. semiguttatus*, *H. joaquina* e *H. sp.* (aff. *semiguttatus*) a alta proporção de machos cicatrizados, com valores sem sobreposição com as demais espécies de *Hypsiboas* e *Bokermannohyla*, indica apomorfia no comportamento de defesa territorial neste grupo, pois os combates físicos parecem ocorrer com maior frequência.

Considerando as hipóteses sugeridas por EMLEM & ORING (1977) sobre a intensidade de seleção sexual, os altos níveis de territorialidade observado nos machos adultos de *Hypsiboas* KAAPORA parecem decorrer da disparidade entre os indivíduos em obter recursos diretos e indiretos para a reprodução, distribuídos heterogeneamente no tempo e no espaço. Indiretamente, o padrão de dispersão agregado dos machos em alguns locais do sítio reprodutivo demonstra que, alguns recursos que possivelmente afetam a sobrevivência e

reprodução dos indivíduos, também estão distribuídos de forma agregada e que são limitados aos machos que conseguem estabelecer um território. De fato, uma pequena parcela deles estabelece território ou permanece por tempo elevado no sítio reprodutivo e isso provavelmente influencia na aquisição de acasalamentos. Diretamente, observamos que a razão sexual operacional está largamente desviada para os machos nos sítios reprodutivos, o que reflete na competição para o acesso às fêmeas, e nestas condições registramos poucos machos se acasalando. No caso de *H. KAAPORA* a assincronia de fêmeas reprodutivamente aptas deve ser ainda maior, pois a reprodução é contínua. Considerando, ainda, que os machos reprodutivos encontrarem-se ativos quase que diariamente em um sítio reprodutivo permanente, isso implica em potenciais interações coespecíficas igualmente contínuas e que seus territórios sejam essenciais não apenas à reprodução, fornecendo poleiros de vocalização, para rituais de corte, amplexo e oviposição, mas também para o forrageio, abrigo e para proteção contra predadores e condições meteorológicas adversas.

Métodos Empregados e Futuros Estudos

Os comportamentos de defesa territorial e de corte, bem detalhados a partir do método animal focal e todas as ocorrências (ALTMANN, 1974; LEHNER 1979), podem ser maximizados com a identificação individual e com observações em agregações de machos adultos nos sítios reprodutivos, onde interações sociais são mais freqüentes.

O método de transecção e o mapeamento dos indivíduos aqui empregados trouxeram resultados que possibilitaram a análise do padrão de distribuição dos machos adultos no sítio reprodutivo. Utilizados conjuntamente com o método de reconhecimento por marcas naturais, os resultados tornaram-se ainda mais consistentes, pois nos permitiram distinguir os indivíduos e assim avaliar a territorialidade dos machos adultos no sítio reprodutivo. No período de dezembro de 2003 a janeiro de 2005 evitamos manipular os indivíduos, pois

achávamos que isso poderia interferir no estabelecimento destes. Esta interferência de fato ocorre, mas parece pequena, pois logo após a manipulação os machos voltaram a vocalizar e as recapturas permaneceram. Assim, desde fevereiro de 2005 todos os indivíduos foram pesados e medidos durante o primeiro encontro. Para os machos com território estabelecido houve um alto número de recapturas, o que demonstra que o método é pouco estressante, e menos invasivo quando comparado aos métodos de corte das falanges (*sensu* MARTOF, 1953).

No entanto, alguns aspectos negativos devem ser comentados. A transecção linear no riacho é particularmente interessante para o estudo dos machos reprodutivos, pois somente esta parcela da população pode ser encontrada com freqüência. Os resultados de distanciamento e sistema territorial apresentados possivelmente não se aplicam aos outros locais do rio, tendo em vista a heterogeneidade e largura do riacho. Além disso, como a vocalização está intimamente relacionada aos machos com território, a chance de registrá-los é maior. Como alguns locais são ocupados mais conspicuamente, a procura acabava sendo mais detalhada ali.

Os censos mensais em uma transecção linear e o reconhecimento por marcas naturais associados podem ser empregados para a descrição do ciclo de vida, tempo de permanência no sítio reprodutivo, deslocamento, crescimento e sobrevivência dos machos adultos. Além disso, também podem fornecer boas estimativas do tamanho populacional, se realizados em pontos do rio selecionados aleatória ou sistematicamente. Como a utilização do ambiente pelos machos responde intimamente pela variação de microhabitat ao longo do rio, sugerimos a quantificação das variáveis ambientais que poderiam interferir na abundância dos machos, que neste estudo foi observada apenas qualitativamente. Possivelmente estes métodos podem ser empregados em outras espécies com reprodução em riachos ou eventualmente lagoas, nos quais exista algum grau de polimorfismo na coloração entre os indivíduos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AB'SÁBER, A. 2003. Os Domínios de Natureza no Brasil: Potencialidades Paisagísticas. Ateliê Editorial. São Paulo, Brasil. 159p.
- ALMEIDA, F. F. M. & C. D. R. CARNEIRO. Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências*, 28(2):135-150.
- ALTMANN, J. 1974. Observation study of behavior sampling methods. *Behaviour*, 15:227-267.
- BASSO, N. G. & A. KERR. 1992. Estrutura poblacional y crecimiento de *Hyla pulchella pulchella*. *Acta Zool. Liiloana*, 41:143-148.
- BASTOS, R. P. & C. F. B. HADDAD. 1996. Breeding activity of the Neotropical treefrog *Hyla elegans* (Anura, Hylidae). *J. Herpetology*, 30:355-360.
- BASTOS, R. P., J. A. O. MOTTA, L. P. LIMA. & L. D. GUIMARÃES. 2003. Anfíbios de Floresta Nacional de Silvânia, Estado de Goiás. Rogério Pereira Bastos. Goiânia. 82p.
- BERNARDE, P. S. & R. A. MACHADO. 2000. Riqueza de espécies, ambientes de reprodução e temporada de vocalização da anurofauna em Três Barras no Paraná, Brasil (Amphibia, Anura). *Cuadernos del Herpetologia*, 14(2):93-104.

- BERTOLUCI, J. 2001. Anfíbios anuros. *In*: C. LEONEL (ed.) – Intervalos- fundação para a conservação e a produção florestal do Estado de São Paulo. Centro de Editoração, Secretaria de Estado de Meio Ambiente, São Paulo. 231p.
- BERTOLUCI, J. & M. T. RODRIGUES. 2002. Utilização de habitats reprodutivos e micro-habitats de vocalização em uma taxocenose de anuros (Amphibia) de Mata Atlântica do sudeste do Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 42(11):287:287.
- BERTOLUCI, J., & M. T. RODRIGUES. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic rainforest anurans at Boracéia, Southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia*, 23:161:167.
- BLAUSTEIN, A. R., & S. C. WALLS. 1995. Aggregation and kin recognition. *In*: Amphibian Biology, vol. 2 – Social Behaviour. HEATWOLE, H. & SULLIVAN, B. K. (eds). Surrey Beaty & sons Pty Limited, Australia. 418 p.
- BOURNE, G. R. 1992. Lekking behavior in the Neotropical frog *Olygon rubra*. *Behav. Ecol. Sociol.*, 31:173-180.
- CARNAVAL, A. C. O. Q. & PEIXOTO, O. L. 2004. A new species of *Hyla* from Northeastern Brazil (Amphibia, Anura, Hylidae). *Herpetologica*, 60(3):387–395.
- CARRIZO, G. R. 1991 "1990". Sobre los hilídeos de Misiones, Argentina, con la descripción de una nueva especie, *Hyla caingua* n. sp. (Anura, Hylidae). *Cuadernos de Herpetologia*, 5(6):32–39.
- CONTE, C. E. & D. C. ROSSA-FERES. 2006. Diversidade e ocorrência temporal da anurofauna (Amphibia, Anura) em São José dos Pinhais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(1):162-175.
- CRUMP, M. L. 1974. Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publication*, 61:1-68.
- DAVIES, M. S. 1987. Acoustically mediated neighbor recognition in the North American Bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 21:185-90.
- DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB. 1986. *Biology of Amphibians*. Mc Graw Hill Book. Co. 670p.

- DUELLMAN, W. E., I. DE LA RIVA & R. C. WILD. 1997. Frogs of the *Hyla armata* and *Hyla pulchella* groups in the Andes of South America, with definitions and analyses of phylogenetic relationships of Andean groups of *Hyla*. Scientific Papers Natural History Museum, 3:1-41.
- EMLEM, S. T. & L. W. ORING. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197:215:223.
- ETEROVICK, P. C. & I. SAZIMA. 2004. Anfíbios da Serra do Cipó. Editora PUC – Minas. Belo Horizonte. 152p.
- FAIVOVICH, J. 1996. La larva de *Hyla semiguttata* A. Lutz, 1925 (Anura, Hylidae). *Cuadernos de Herpetologia*, 9:61–67.
- FAIVOVICH, J., P. C. A. GARCIA, F. ANANIAS, L. LANARI, N. G. BASSO & W. C. WHEELER. 2004. A molecular perspective on the phylogeny of the *Hyla pulchella* species group (Anura, Hylidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32(3):938-950.
- FAIVOVICH, J., C. F. B. HADDAD, P. C. A. GARCIA, D. R. FROST, J. A. CAMPBELL & W. C. WHEELER. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revisions. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 294:1–240.
- FEDER, M. E. 1982. Thermal ecology of Neotropical lungless salamanders (Amphibia: Plethodontidae): environmental temperatures and behavioral responses. *Ecology*, 63:1665-1674.
- FELLERS, G. M. 1979. Aggression, territoriality, and mating behaviour in North American treefrogs. *Animal Behaviour*, 27:107-119.
- FROST, D.R., T. GRANT, J. FAIVOVICH, R.H. BAIN, A. HAAS, C.F.B. HADDAD, R.O DE SA, A. CHANNING, M. WILKINSON, S.C. DONNELLAN, C. RAXWORTHY, J.A. CAMPBELL., B.L. BLOTTO, P. MOLER, R.C. DREWES, R.A. NUSSBAUM, J.D. LYNCH, D.M. GREEN, AND W.C. WHEELER. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1-370.
- FROST, D. R. 2006. Amphibian Species of the World [on line]. Acessado em Novembro de 2006. American Museum of Natural History, New York,

New York, U.S.A.

<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>

- GALLARDO, J. M. 1961. Observaciones biológicas sobre *Hyla raddiana* Fitz, de la provincia de Buenos Aires. *Ciencia e Investigación*, 17:63:69.
- GARCIA, P. C. A., G. VINCIPROVA & C. F. B. HADDAD. 2001. Vocalização, girino, distribuição geográfica e novos comentários sobre *Hyla marginata* Boulenger, 1887 (Anura, Hylidae, Hylinae). *Boletim do Museu Nacional, Nova Série Zoologia*, 460:1-19.
- GARCIA, P. C. A., G. VINCIPROVA & C. F. B. HADDAD. 2003. The taxonomic status of *Hyla pulchella joaquina* (Anura: Hylidae) with description of its tadpole and vocalization. *Herpetologica*, 59(3):350–363.
- GARCIA, P. C. A. 2003. Revisão taxonômica e análise filogenética das espécies do gênero *Hyla* Laurenti do complexo *marginata/semiguttata* (Amphibia, Anura, Hylidae). Tese de Doutorado. UNESP. Rio Claro, São Paulo. 213p.
- GARCIA, P. C. A., J. FAIVOVICH & C. F. B. HADDAD. Redescription of *Hypsiboas semiguttatus* (A. Lutz, 1925), with the description of a new species of the *Hypsiboas pulchellus* group. no prelo.
- GIASSON, L. O. M., & C. F. B. HADDAD. 2006. Social interactions in *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) and the significance of acoustic and visual signals. *Journal of Herpetology*, 40(2):171-180.
- GRANT, T., D.R. FROST, J.P. CALDWELL, R. GAGLIARDO, C.F.B. HADDAD, P.J.R. KOK, B.D. MEANS, B.D. MEANS, B.P. NOONAN, W. SCHARGEL, AND W.C. WHEELER. 2006. Phylogenetic systematics of dart-poison frogs and their relatives (Amphibia: Athesphatanura: Dendrobatoidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 299.
- HADDAD, C. F. B. 1987. Comportamento reprodutivo e comunicação sonora de *Hyla minuta* Peters, 1872 (Amphibia, Anura, Hylidae). Dissertação de mestrado. Unicamp. Campinas.
- HADDAD, C. F. B. 1989. Territorialidade em anfíbios anuros. VII Encontro Anual de Etologia. 123-133.

- HADDAD, C. F. B. & A. J. CARDOSO. 1992. Elección del macho por la embra de *Hyla minuta* (Amphibia, Anura). Acta Zool. Lilloana, 41:81-91.
- HADDAD, C. F. B. & I. SAZIMA. 1992. Anfíbios anuros da Serra do Japi in MORELLATO, L. P. C. História natural da Serra do Japi. Editora da UNICAMP/FAPESP. 212-236.
- HADDAD, C. F. B. & A. GIARETTA. 1999. Visual and acoustic communication in the Brazilian torrent frogs, *Hylodes asper*, (Anura, Leptodactylidae). Herpetologica, 55:324-333.
- HADDAD, C. F. B. & R. SAWAYA. 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. & C. A PRADO. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity on the Atlantic forest of Brazil. BioScience, 55(3):207-217.
- HALLIDAY, T. R. 1996. 6/ Amphibians. In: SUTHERLAND, W. J. Ecological Census Techniques: A Handbook. Cambridge University Press. Great Britain. 205-217.
- HALLIDAY, T. & M. TEJEDO. 1995. Intrasexual selection and alternative mating behaviour. In: Amphibian Biology, vol. 2 – Social Behaviour. HEATWOLE, H. & SULLIVAN, B. K. (eds). Surrey Beaty & sons Pty Limited, Australia. 418 p.
- HARTMANN, M. T. 2004. Biologia Reprodutiva de uma comunidade de anuros (Amphibia) na Mata Atlântica (Picinguaba, Ubatuba). Tese de Doutorado. Rio Claro-SP. UNESP.
- HARTMANN, M. T., P. HARTMANN & C. F. B. HADDAD. 2004. Visual signaling and reproductive biology in a nocturnal treefrog, genus *Hyla* (Anura, Hylidae). Amphibia-Reptilia.
- HARTMANN, M. T., L. O. M. GIASSON, P. HARTMANN & C. F. B. HADDAD. 2005. Visual communication in Brazilian species of anurans from the Atlantic Forest. Journal of Natural History, 39(19):1675-1685.

- HÖDL, W. & A. AMÉZQUITA. 2001. Visual signaling in anuran amphibians. In: RYAN, M. J. (ed). Anuran Communication. Smithsonian Press. Washington, EUA. 121-141.
- HOWARD, R. D. 1978a. The evolution of mating strategies in Bullfrogs, *Rana catesbeiana*. *Evolution*, 32:850-871.
- HOWARD, R. D. 1978b. The influence of male-defended oviposition sites on early embryos mortality in Bullfrog. *Ecology*, 59:789-798.
- JAEGER, R. G. 1994. Standard techniques for inventorying and monitoring. 5. Transect sampling. *In: Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians.* W. R. HEYER, M. A. DONNELLY, R. W. MCDIARMID, L. C. HAYEK & M. S. FOSTER (eds). Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- KLUGE, A. G. 1981. The life history, social organization, and parental care of *Hyla rosebergi* Boulenger, a nest-building gladiator frog. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology. University of Michigan*, 160:1-170.
- KREBS, C. J. 1994. *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance.* 4th ed. Harper Collins College Publishers. 1-801.
- KREBS, C. J. 1998. *Ecological Methodology.* 2nd ed. Benjamin/Cummings. EUA. 1-581.
- KWET, A. & M. DI-BERNARDO. 1999. Pró-Mata – Anfíbios. *Amphibien. Amphibians.* EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- LEHNER, P. N. 1979. *Handbook of ethological methods.* Garland STPM Press, New York, 1-403.
- LOPEZ, P. & J. MARTÍN. 2001. Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 49:11-116.
- LUTZ, B. 1960. Fighting and an incipient notion of territory an male tree frogs. *Copeia*, 61-63.
- LUTZ, B. 1973. *Brazilian species of Hyla.* Austin. University of Texas. EUA. 265p.

- MAGNUSSON, W. E., A. P. LIMA, J. HERO & M. C. ARAÚJO. 1999. The rise and fall of a population of *Hyla boans*. Reproduction in Neotropical gladiator frog. J. Herpetology, 33(4):647-656.
- MARTINS, M. 1993. Observations on the reproductive biology of the smith frog *Hyla faber* Wied (Amphibia: Hylidae). Herpetol. J. 3:31-34.
- MARTINS, M., J. P. POMBAL JR & C. F. B. HADDAD. 1998. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog *Hyla faber*. Amphibia-Reptilia, 19:65-73.
- MATHIS, A., R. G. JAEGER, W. H. KEEN, P. K. DUCEY, S. C. WALLS & B. W. BUCHANAN. Aggression and territoriality by salamanders and a comparison with the territorial behaviour of frogs. In: Amphibian Biology, vol. 2 – Social Behaviour. HEATWOLE, H. & SULLIVAN, B. K. (eds). Surrey Beaty & sons Pty Limited, Australia. 418 p.
- MENIN, M., R., A. SILVA & A. A. GIARETTA. 2004. Reproductive biology of *Hyla goiana* (Anura, Hylidae). Iheringia, Série Zool. 94(1):49-52.
- MORELLATO, L. P. C. & C. F. B. HADDAD. 2000. Introduction: The Brazilian Atlantic forest. Biotropica, 32(4b):786-792.
- NAVAS, C. A. 1998. Thermal extremes at high elevations in the Andes: physiological ecology of frogs. J. Thermal Biol., 22(6):467-477.
- NIMER, E. 1989. Climatologia do Brasil. IBGE. Rio de Janeiro, Brasil. 421p.
- POMBAL-JR, J. P. 1997. Distribuição espacial e temporal de anuros (Amphibia) em uma poça permanente na Serra de Paranapiacaba, Sudeste do Brasil. Rev. Bras. Biol., 57:583-594.
- RICKLEFS, R. E. 2003. A Economia da Natureza. 5 ed. Guanabara Koogan. Rio de Janeiro. 503p.
- RYAN, M. J. 1983. Sexual selection and communication in a Neotropical frog, *Physalaemus postulosus*. Evolution, 37:261-272.
- SAZIMA, I. 1989a [1988]. Um estudo de biologia comportamental da jararaca, *Bothrops jararaca*, com o uso demarcas naturais. Memória do Instituto Butantan, 50:83-99.
- SBH. 2005. Lista de espécies de anfíbios do Brasil. Sociedade Brasileira de Herpetologia (SBH). Disponível em:

<http://www.sbherpetologia.org.br/checklist/anfibios.htm>, acessado em novembro de 2005.

- SULLIVAN, B. K., M. J. RYAN & P. A. VERREL. 1995. Female choice and mating structure. *In*: Amphibian Biology, vol. 2 – Social Behaviour. HEATWOLE, H. & SULLIVAN, B. K. (eds). Surrey Beaty & sons Pty Limited, Australia. 418 p.
- ULTSCH, G. R., D. F. BRADFORD & J. FREDA. 1999. Physiology: coping with the environment. *In* MCDIARMID, R. W., AND R. ALTIG. 1999. Tadpoles: The Biology of Anuran Larvae. The University of Chicago Press. 215-219.
- VELOSO, H. P. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE. Rio de Janeiro. 1-124.
- WELLS, K. D. 1977a. Territoriality and male mating success in the Green Frogs (*Rana clamitans*). *Ecology*, 58:750-762.
- WELLS, K. D. 1977b. The social behaviour of anurans amphibians. *Animal Behaviour*, 25:666-693.
- WELLS, K. D. 1977c. The courtship in frogs. *In* TAYLOR, D. H., & S. I. GUTTMAN (eds.). *The Reproductive Biology of Amphibians*. Plenum Publ. Corp., Nova York, EUA. 233-262.
- WELLS, K. D. 1988. The effect of social interactions on anuran vocal behavior, pp. 433-454. *In*: B. FRITZCH., M. J. RYAN, W. WILCZYNSKI, T. E. HETHERINGTON & W. WALKOWIAK (eds). *The Evolution of the Amphibian Auditory System*. John Wiley and Sons. New York, EUA.
- WEYGOLDT, P. & S. P. CARVALHO E SILVA. 1992. Mating and oviposition in the hylodine frog *Crossodactylus gaudichaudii* (Anura, Leptodactylidae). *Amphibia-Reptilia*, 13:35-45.
- WILBUR, H. M. 1980. Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:67-93.
- WOODWARD, B. 1982. Male persistence and mating success in Woodhouse's Toad (*Bufo woodhousei*). *Ecology*, 63(2):583-585.

CAPÍTULO III

TROPIDOPHIS PAUCISQUAMIS

(Brazilian Dwarf Boa). PREY

Natural History Notes

TROPIDOPHIS PAUCISQUAMIS (Brazilian Dwarf Boa). **PREY.** *Tropidophis paucisquamis*, the unique Tropidophiidae known in the Brazil, occurs in southeast region and Bahia State, in general, associated with the Atlantic forest (Peters & Orejas-Miranda 1970. Catalogue of the Neotropical Squamata: Part I. Snakes. Bull. U.S. Nat. Mus.; pers. obs.). This arboreal snake is usually found in bromeliads (Carvalho 1951. Observações sôbre *Tropidophis paucisquamis* [Müller, 1901]. Rev. Bras. Biol. 11[3]: 239-248); however, basic aspects on its biology remain unknown, since it is rarely observed and specimens are rare in collections (Amaral 1930. Uma raridade ophídica do Brasil. Bol. Mus. Nac. 4[1]; Hedges 2002. Morphological variation and the definition of species in the snake genus *Tropidophis* [Serpentes, Tropidophiidae]. Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. [Zool.] 68[2]:83-90). Feeding information is restricted to captive specimens or merely speculative Amaral 1978. Serpentes do Brasil: Iconografia Colorida. Brazilian Snakes: a Color Iconography. Melhoramentos/EDUSP. São Paulo, Brasil; Carvalho 1951). Here, I present the first report of feeding in a wild *Tropidophis paucisquamis*, from an adult encountered on 17 December 2004, at Pilar do Sul Municipality, São Paulo State, Brasil.

The snake (31.5 cm snout vent length and 4.2 cm caudal length) was leaving the presumed shelter (a falling leaf of *Bathyza* sp. attached in a shrub, 1.50 m above ground) at 2030 h, at the margin of a stream inside the forest and defecated immediately. It was raining and the air temperature was 18-19 °C; and the snake stayed perched and immobile until collected 230 h. Immediately

after collection, it regurgitated an adult hylid treefrog, *Hypsiboas* aff. *semiguttatus* 33.0 mm SVL (Figure 1). The anuran had been swallowed recently, head first. Later, the snake was photographed and released. The anuran (CFBH 9336) was deposited in Célio Haddad collection (Laboratório de Herpetologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo State, Brazil).

I thank to Célio Haddad for comments on the manuscript. Caio and Ana Antunes for the English version. Eucatex/SA for permitted access in the study area. FAPESP (proc. 01/13341-3 and proc. 04/10974-3) for financial support.

Submitted by **ANDRÉ PINASSI ANTUNES**, Laboratório de Herpetologia, Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, 1515, Rio Claro, 13506-900, São Paulo, Brasil.

Figure 1. Adult of *Tropidophis paucisquamis* at the moment it was regurgitating the hylid frog *Hypsiboas* aff. *semiguttatus*.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

- Contribuindo humildemente para suprir a lacuna no que concerne o conhecimento da nossa fauna, o presente trabalho abarca a descrição de uma nova espécie de anfíbio anuro da Serra de Paranapiacaba. A menos de 100 km da Capital - um dos principais pólos científicos do país-, a área de estudo apresenta uma fauna de anuros com cerca de 10% de espécies não descritas, além de outras com problemas taxonômicos. Com poucas exceções, as demais espécies são conhecidas apenas em seus trabalhos taxonômicos de descrição, de forma que a biologia destas são ainda desconhecidas.
- À margem do desenvolvimento do restante do Estado, o sul de São Paulo é uma das áreas mais pobres do país, com índices elevadíssimos de mortalidade infantil, desemprego e analfabetismo. Embora a região concentre um elevado potencial em recursos naturais (florestal, mineral, paisagístico e pesqueiro). A economia regional depende, em grande parte, da produção para a subsistência, e, inevitavelmente, práticas comerciais marginais, como a extração do palmito, do ouro e da caça, entre outras, são responsáveis pelo meio de vida de uma parcela da população. Este cenário somado à falta de planejamento de uso e ocupação da região, entre outros fatores, resulta em unidades de conservação que enfrentam conflitos fundiários e sociais constantes. A menos que Estado se comprometa com políticas sociais de base na região, como saúde, saneamento, educação, emprego e lazer, a população local viverá à margem dos ideais conservacionistas, tão distantes daquela realidade...