
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ÁREA DE ZOOLOGIA)

INTERAÇÕES SOCIAIS EM *HYPISIBOAS ALBOPUNCTATUS* (ANURA,
HYLIDAE): OS CONTEXTOS DA COMUNICAÇÃO ACÚSTICA E VISUAL

CARLOS EDUARDO SANTOS RAMALHO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

OUTUBRO - 2012

CARLOS EDUARDO SANTOS RAMALHO

**INTERAÇÕES SOCIAIS EM *HYPYSIBOAS ALBOPUNCTATUS* (ANURA,
HYLIDAE): OS CONTEXTOS DA COMUNICAÇÃO ACÚSTICA E VISUAL**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientadora: Cynthia Peralta de Almeida Prado

Rio Claro
Outubro – 2012

CARLOS EDUARDO SANTOS RAMALHO

INTERAÇÕES SOCIAIS EM *HYPYSIBOAS ALBOPUNCTATUS* (ANURA,
HYLIDAE): OS CONTEXTOS DA COMUNICAÇÃO ACÚSTICA E VISUAL

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências do Campus de Rio Claro,
Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita
Filho, como parte dos requisitos para obtenção
do título de Mestre em Ciências Biológicas
(Zoologia).

Comissão examinadora:

Dra. Cynthia Peralta de Almeida Prado (orientadora)

Dr. Itamar Alves Martins

Dr. Victor Goyannes Dill Orrico

Rio Claro, 31 de outubro de 2012

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, à minha família, principalmente aos meus pais Carlos e Suzana, e tia Sônia, pelo grande apoio, amor, carinho, conselhos e por acreditarem em mim.

Agradeço a Lorena pelo amor, companheirismo e inesquecíveis momentos, por estar ao meu lado e me apoiar sempre que necessário.

Agradeço à minha orientadora Profa. Dra. Cynthia Prado, pela paciência, dedicação, atenção, e por ser sempre prestativa e estimuladora, sendo um exemplo a ser seguido.

Agradeço ao co-orientador e amigo MSc. Renato Nali, por estar sempre disposto a ajudar, sempre somando coisas positivas para esse trabalho, e por ser uma pessoa espetacularmente dedicada.

Agradeço ao pessoal do Laboratório de Herpetologia de Rio Claro, principalmente ao Prof. Dr. Célio Haddad, e Fabio “Quase Nada” De Sá, pela grande ajuda na organização das saídas de campo, e a Profa. Dra. Maria José O. Campos, por disponibilizar seu sítio para as coletas.

Agradeço aos docentes das disciplinas que cursei durante essa pós-graduação, pois foi um enorme e prazeroso aprendizado.

Agradeço aos grandes amigos desde a infância, Alexandre, Boldrin Brothers, Christian, Daniel, Bruno “Cola”, e os da época de graduação, Ricardo, Tony, Eduardo “Mac...”, Alemão, Gabriel “Pesquisa”, Gustavo “Goiano”, Carneiro, Daniel “Azul” Lapola, Profa. Dra. Vera Cristina Silva, Profa. Dra. Solange Bongiovanne, Carol Azul, Ana Duarte, Pablo, Rodrigo “Fester”, por até hoje, apesar da distância, conseguirmos nos encontrar, dentro do possível, e manter essa ótima e prazerosa relação, cada um contribuindo de sua forma.

Agradeço aos grandes amigos que conheci em Rio Claro: Guilherme Ambar, Manuel, Penapolense, Renato Filogonio, Bruno “Dedê” e André “Nativo”, Tais “Jocketa”, Thais, que apesar de recente, nossa relação é extremamente preciosa.

Agradeço aos amigos e companheiros de treino, pelo grande aprendizado e ótimos momentos de dedicação, diversão e disciplina, e por terem tornado o Jiu Jitsu uma terapia diária. Oss!

Agradeço às funcionárias da pós-graduação, pela grande atenção e pelo bom humor no atendimento.

Finalmente, agradeço aos colegas de trabalho, professores do Villa Romana e Rep. Lago, por transformarem um emprego em agradáveis experiências. E principalmente aos meus alunos, com quem estou sempre aprendendo lições para a vida.

Muito obrigado!!!!

“Cada segundo é tempo para mudar tudo para sempre.”

Charles Chaplin

SUMÁRIO

RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	10
INTRODUÇÃO.....	12
MATERIAL E MÉTODOS.....	16
Área de estudo e coleta de dados.....	16
Comunicação acústica.....	17
Comunicação visual.....	19
RESULTADOS.....	20
Comunicação acústica.....	20
Comunicação visual.....	26
Machos satélites.....	29
DISCUSSÃO.....	29
Características dos cantos vs. tamanho corporal dos machos e temperatura.....	29
Comunicação acústica: Experimentos de <i>playback</i>	32
Comunicação visual: Experimentos de <i>playback</i>	33
Machos satélites.....	35
CONCLUSÕES.....	36
REFERÊNCIAS.....	37

RESUMO

A forma de comunicação mais estudada em anuros é a acústica, porém estudos atuais, inclusive com espécies de hábito noturno, demonstram que a comunicação visual também tem grande importância neste grupo. Este trabalho procurou compreender os contextos sociais e estímulos envolvidos na comunicação acústica e visual em *Hypsiboas albopunctatus* em uma lagoa e brejos no município de Rio Claro, estado de São Paulo. Os objetivos deste estudo foram: (1) verificar a influência do tamanho corporal de machos e temperatura do ar nas características físicas dos cantos (frequência dominante e duração das notas); (2) avaliar a influência do número de machos presentes no coro sobre a taxa de repetição de notas agressivas e de anúncio; (3) avaliar os fatores relacionados à emissão de notas agressivas e de anúncio por meio de observações diretas e experimentos de *playback* com machos no campo, utilizando diferentes tipos de canto; e (4) avaliar os fatores relacionados à emissão de sinais visuais pelos machos através de observações diretas e *playbacks* na presença e ausência de um macho intruso. Encontrou-se uma correlação negativa entre a massa corpórea e CRC (comprimento rostro-cloacal) do macho com frequência dominante e duração das notas agressivas, indicando que tais características podem ser utilizadas tanto por rivais quanto por fêmeas para avaliar o tamanho dos machos. Porém, características físicas dos cantos não tiveram correlação com a temperatura do ar, provavelmente devido ao fato dos dados terem sido coletados apenas na estação chuvosa, quando há pouca variação na temperatura. O número de machos no coro influenciou no número de notas agressivas emitidas; machos vocalizando em coros maiores emitiram menos notas agressivas, mostrando um provável aumento de limites de tolerância para os cantos de machos vizinhos em coros maiores, permitindo que eles defendam seu território de forma menos agressiva, enquanto maximizam seu tempo gasto em sinais para atrair fêmeas. Durante o *playback* de notas de anúncio, a frequência dominante das notas de anúncio emitidas pelos machos aumentou, podendo representar tanto um esforço maior na atração de fêmeas, quanto uma economia de energia, pois notas agressivas são geralmente mais dispendiosas. Durante o *playback* misto (notas de anúncio e agressivas) e o *playback* de notas agressivas, o número de notas de anúncio emitidas pelos machos aumentou, o que pode ser interpretado como uma tentativa de ampliar o sinal de sua presença para os rivais, bem como aumentar as suas chances de atrair fêmeas. Os machos alteraram as características dos cantos em resposta aos *playbacks* e responderam com maior número de sinalizações visuais durante o *playback* misto, tanto na ausência de

macho invasor, quanto em sua presença. Também foi observado o comportamento de macho satélite (N = 3). Esses resultados sugerem que somente o estímulo sonoro é suficiente para induzir uma resposta do macho, porém, apenas o estímulo visual (presença de macho intruso) não seria suficiente para gerar uma resposta do macho residente.

Palavras-Chave: Anuros; comunicação; territorialidade; sinalização visual.

ABSTRACT

The most studied form of communication in frogs is the acoustic one, but current studies have shown that visual communication is also important in this group, even in nocturnal species. We aimed to understand the social contexts and stimuli involved in the acoustic and visual communications of *Hypsiboas albopunctatus* in a pond and wetlands, in the municipality of Rio Claro, São Paulo state, southeastern Brazil. The specific aims of this study were: (1) to verify the influence of male body size and air temperature on the physical characteristics of the calls (dominant frequency and duration of notes), (2) to evaluate the influence of the number of males in the chorus on the repetition rate of aggressive and advertisement notes, (3) to evaluate the factors related to the emission of aggressive and advertisement notes through direct observations and playback experiments carried out in the field, using different types of calls, and (4) to evaluate the factors related to the emission of visual signals by males through direct observations and playback experiments with and without the presence of an intruder male. Dominant frequency and duration of aggressive notes were negatively correlated with male SVL (snout vent length) and body mass, suggesting that these traits might be used by females and rivals to evaluate male size. However, there was no correlation of any physical characteristics of the calls with air temperature, probably because data have been collected during the rainy season, when there is less variation in temperature. The chorus size influenced the number of aggressive notes emitted, i. e., focal males emitted less aggressive notes in larger chorus, which suggest an increase of tolerance regarding calls of neighbor males in larger chorus, allowing the resident males to defend their territories less aggressively, while maximizing the time spent on signals to attract females. The dominant frequency of aggressive notes emitted by males increased during the playback of the advertisement call, which may represent both a larger effort to attract females and less energy

expenditure, because aggressive notes are generally more costly. The number of advertisement notes emitted by males increased during the mixed (advertisement and aggressive notes) and aggressive playbacks, what could be interpreted as an attempt to amplify the signal of their presence to rival males, as well as to increase the chances of female attraction. Males changed the call properties in response to playbacks and responded with a greater number of visual cues during mixed playbacks, both in the absence or presence of an intruder male. We also observed satellite males ($N = 3$). These results suggest that only the acoustic stimulus is enough to elicit male responses, however only the visual stimulus (the presence of an intruder) is not sufficient to generate male responses.

Keywords: Anurans; communication; territoriality; visual signaling.

INTRODUÇÃO

A comunicação é um processo em que os emissores usam sinais ou exibições especialmente moldados para modificar o comportamento daqueles que os recebem, auxiliando assim nos processos vitais, tais como a reprodução (e.g., atração fêmeas e repulsão de rivais), alerta e defesa contra predadores (e.g., posturas do corpo e coloração), demonstração de dominância hierárquica e orientação por meio de feromônios (Krebs & Davies, 1996). Os sinais acústicos apresentam maior alcance e maior habilidade para transpor obstáculos, porém, os sinais visuais apresentam menor custo energético e maior facilidade de localização a curtas distâncias (Alcock, 1984).

Em anfíbios anuros as comunicações por meio de sinais acústicos e visuais desempenham importantes papéis na interação social (e.g., Duellman & Trueb, 1994; Giasson & Haddad, 2006). No período reprodutivo, machos utilizam essas formas de comunicação para atrair fêmeas e/ou defender territórios, podendo ocorrer disputas (Wells, 1977). Esses conflitos normalmente são resolvidos através da emissão de cantos agressivos (Bastos & Haddad, 1995), mas em casos extremos podem culminar em combates físicos (e.g., Wells, 1977; Martins *et al.*, 1998).

As interações acústicas representam a forma de comunicação mais estudada entre os anfíbios anuros (e.g., Wells, 1977; Swartz & Wells, 1983; Gerhardt, 1994; Bastos & Haddad, 1995; Bionda *et al.*, 2011; McLean *et al.*, 2012), talvez pelo fato de ser mais evidente e mais facilmente detectada em campo. Esta forma de comunicação é muito eficiente no período noturno, uma vez que a maioria dos anfíbios apresenta atividade neste período devido ao menor risco de dessecação, menor temperatura e menor vulnerabilidade a predadores (Duellman & Trueb, 1994; Wells, 2007). A vocalização é utilizada principalmente por

machos adultos a longas distâncias, com a finalidade de alertar sua presença a outro macho rival ou atrair fêmeas (Duellman & Trueb, 1994). A vocalização teve origem, provavelmente no início da história evolutiva dos anuros, por isso prevalece na maioria das espécies (Duellman & Trueb, 1994).

As variações na estrutura física da vocalização estão relacionadas com características morfológicas dos indivíduos, tais como comprimento rostro-cloacal (CRC) e massa corpórea (e.g., Wagner, 1989; Bastos & Haddad, 1999; Guimarães & Bastos, 2003). Estudos preliminares revelaram haver correlação entre, por exemplo, intensidade do canto e CRC (e.g., Given, 1988) e frequência do canto e CRC (e.g., Howard & Young, 1998). Fatores ambientais, tais como temperatura também tem forte influência sobre as características das vocalizações, tais como frequência, amplitude e duração do canto (e.g., Crespo & Oliveira, 1989; Cardoso & Haddad, 1992; Bastos & Haddad, 1995).

A comunicação visual é um sistema complexo, apresentando uma grande diversidade e combinações de estímulos (Hödl & Amézquita, 2001), sendo mais comum em espécies de hábito diurno (Endler, 1992). Embora o fato desses sinais tornarem o indivíduo mais perceptível a predadores possa ser encarado como uma desvantagem, esta pode ser compensada pela facilidade de fuga exibida pelos anuros, como, por exemplo, saltar nos corpos de água adjacentes (Haddad & Giaretta, 1999). Entretanto, alguns trabalhos recentes têm demonstrado que os sinais visuais são também utilizados por espécies de hábito noturno, principalmente em Hylidae (e.g., Amézquita & Hödl, 2004; Hartmann *et al.*, 2005; Giasson & Haddad, 2006; Toledo *et al.*, 2007).

A comunicação visual provavelmente teve origem em ambientes com muito ruído (e.g., cachoeiras), onde sinais acústicos seriam menos eficientes (Hödl & Amézquita, 2001). Além disso, hábitos diurnos e a necessidade de melhorar a localização do indivíduo também podem ter favorecido a evolução desse tipo de comunicação. Desta forma, a luz do dia e uma

curta distância entre os indivíduos facilitariam a percepção de tais estímulos. Os sinais visuais podem ser utilizados em diferentes contextos sociais em um variado número de espécies. Por exemplo, a coloração aposemática de *Brachycephalus ephippium* funciona como alerta para predadores (Pombal *et al.*, 1994); *Hylodes dactylocinus* e *H. asper* utilizam os sinais visuais durante a corte e em contextos agonísticos, objetivando a defesa do território (Heyer *et al.*, 1990; Haddad & Giaretta, 1999; Narvaes & Rodrigues, 2005).

A família Hylidae é uma das maiores famílias de anuros, distribuindo-se por grandes regiões da Europa, Ásia, Austrália e Américas, com aproximadamente 901 espécies (Frost, 2011). Apresenta uma grande diversidade na morfologia externa, coloração (Kwet & Di-Bernardo, 1999) e de modos reprodutivos (Haddad & Prado, 2005). O gênero *Hypsiboas* pertence à família Hylidae e possui 84 espécies que ocorrem da América Central até a América do Sul (Nicarágua até Argentina) (Frost, 2011). Os machos de *Hypsiboas*, em geral, possuem musculatura do braço bem desenvolvida e um espinho pré-polical abaixo do dedo I de cada mão, utilizados em combates entre machos e como defesa contra predadores (Martins *et al.*, 1998). Os machos das espécies de *Hypsiboas* são descritos como sendo altamente territoriais (Martins *et al.*, 1998; Loebmann *et al.*, 2008; Lima *et al.*, 2009). Devido ao comportamento agressivo dos machos no período reprodutivo, são chamadas de rãs-gладиadoras, podendo ocorrer duradouros combates físicos (Martins *et al.*, 1998). As espécies desse gênero apresentam vários modos reprodutivos (Haddad & Prado, 2005; Pombal & Haddad, 2007) e, em sua grande maioria, possuem reprodução prolongada, com duração de mais de três meses consecutivos e grande competição de fêmeas pelos machos (Wells, 1977).

O grupo de *Hypsiboas albopunctatus* foi definido em bases moleculares (Faivovich *et al.*, 2005) e as espécies nele contidas possuem o modo reprodutivo 1 ou 2 (*sensu* Haddad & Prado, 2005), com ovos e girinos em ambiente lântico ou lótico, respectivamente. Os ovos podem ser depositados em uma massa aderida à vegetação subaquática ou em uma

monocamada de ovos flutuantes (Haddad & Prado, 2005; Muniz *et al.*, 2008). *Hypsiboas albopunctatus* é amplamente distribuída na América do Sul, ocorrendo no norte do Uruguai, nordeste da Argentina, Paraguai, leste da Bolívia e, no Brasil, ocorre no sul, sudeste e na região central (Frost, 2011). Possui comportamento de macho satélite e as fêmeas apresentam maior tamanho se comparadas aos machos (Muniz *et al.*, 2008). A reprodução ocorre em corpos d'água permanentes e, de acordo com Muniz *et al.* (2008), a atividade reprodutiva é quase contínua ao longo do ano, o amplexo se alterna entre axilar e timpânico e os ovos são depositados em monocamadas flutuantes, sendo impalatáveis a alguns predadores.

Além da comunicação acústica, o uso de sinais visuais tem sido relatado para *H. albopunctatus* (Toledo *et. al.*, 2007), porém estudos enfocando os contextos e descrevendo as funções dos sinais acústicos e visuais são inexistentes para esta espécie.

Desta forma, o presente estudo teve como objetivo estudar em detalhe a comunicação, tanto acústica quanto visual, em *H. albopunctatus*, procurando compreender os contextos sociais e estímulos envolvidos em cada tipo de comunicação. Por meio de observações diretas e experimentação em campo, buscamos:

(1) verificar a influência do tamanho corporal de machos e temperatura do ar nas características físicas dos cantos (frequência dominante e duração das notas);

(2) avaliar a influência do número de machos presentes no coro sobre a taxa de repetição de notas agressivas e de anúncio;

(3) avaliar os fatores relacionados à emissão de notas agressivas e de anúncio por meio de observações diretas e experimentos de *playback* com machos no campo, utilizando diferentes tipos de canto;

(4) avaliar os fatores relacionados à emissão de sinais visuais pelos machos por meio de observações diretas e *playbacks* com diferentes tipos de canto, com e sem a presença de um macho intruso.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e coleta de dados

O estudo foi realizado em uma lagoa e brejos associados em uma propriedade particular localizada na zona rural do município de Rio Claro, distrito de Itapé (22° 24' S; 47° 33' W; 635 m altitude), Estado de São Paulo. A área apresenta relevo de colinas, que proporcionam declividades e um vale com um riacho e uma lagoa artificial. Entre os corpos d'água, existe uma vegetação arbustiva, algumas bromeliáceas e predomínio de pastagem. A vegetação original da área era de transição entre a Mata Atlântica (Floresta Estacional Semidecidual) e o Cerrado (de Sá, 2010). O clima da região é do tipo Cwa, segundo a classificação de Köppen, com verões quentes e úmidos e invernos frios e secos. A estação chuvosa ocorre entre os meses de outubro e março, correspondendo a mais de 80% das precipitações anuais (Zaine, 1996), e a estação seca entre abril e setembro.

As visitas ao campo ocorreram quinzenalmente durante as estações chuvosas, no período de outubro de 2010 a abril de 2011, e outubro de 2011 a abril de 2012. As observações foram realizadas desde o início da noite até o decaimento ou término da atividade dos machos, totalizando cerca de 80 horas de observações. Para as observações comportamentais foi adotado o método de animal focal (Altmann, 1974; Lehner, 1996). Apesar dos machos não terem sido marcados, os riscos de termos analisado o mesmo indivíduo são baixos, pois, machos foram observados por muitas semanas utilizando o mesmo sítio de vocalização no local de estudo e nos raros casos de deslocamentos de grandes amplitudes, estes ocorreram a favor da correnteza do riacho (Moura, 1997; de Sá, 2010). As vocalizações foram registradas por meio de um gravador digital Panasonic RR-US450 com microfone unidirecional Yoga HT 320A.

Comunicação acústica

Durante as atividades de campo, treze machos foram observados durante um minuto (animal focal) e o número de notas agressivas e de anúncio emitidos por cada macho foram registrados, bem como o número de machos presentes no coro. Os coros foram considerados agregados de dois ou mais machos vocalizando, sendo considerada uma distância mínima de cinco metros para determinar o limite entre os coros. Para avaliar a influência do tamanho do coro no número de notas agressivas e de anúncio emitidas pelos machos, foram realizadas análises de correlação de Spearman (Zar, 1999) entre número de indivíduos no coro vs. número de notas (agressivas e de anúncio) emitidas pelos machos focais.

O comprimento rostro-cloacal (CRC) e a massa dos machos foram medidos, utilizando um paquímetro com precisão de 0,1 mm e um dinamômetro com precisão de 0,1 g, respectivamente. Tais variáveis foram correlacionadas com a frequência dominante do canto de anúncio, frequência dominante do canto agressivo e com a duração desses dois tipos de canto através de análises de regressão linear (Zar, 1999). A temperatura do ar foi medida com um termômetro analógico de precisão 1°C a cada visita ao campo, e também correlacionada com os parâmetros do canto descritos acima. As médias dos parâmetros acústicos dos cantos foram calculadas a partir de oito a 16 notas por minuto emitidas por cada macho analisado.

Para a construção dos cantos de *playback*, foram gravados cantos de anúncio e cantos agressivos de dez machos adultos de *H. albopunctatus* residentes na área estudada, durante o mês de dezembro de 2009, utilizando um gravador digital Panasonic RR-US450 com microfone unidirecional Yoga HT 320A. Após essa coleta de dados sonoros, construiu-se, com o auxílio do *Software* Adobe Audition, faixas de um minuto de duração contendo, aleatoriamente, notas de anúncio e agressivas de alguns indivíduos da área. Por fim obteve-se uma sequência de um minuto de duração, seguindo a média de repetição de notas por minuto

calculada para essa população, contendo apenas notas de anúncio (tratamento 1; taxa de repetição de 55 notas/minuto), uma sequência contendo tanto notas de anúncio quanto agressivas, denominada sequência mista (tratamento 2; taxa de repetição de 50 notas de anúncio e 8 agressivas/minuto), e finalmente uma contendo apenas notas agressivas (tratamento 3; taxa de repetição de 10 notas/minuto).

Cada sequência foi reproduzida por *playback*, visando estimular uma resposta acústica do emissor, adaptando a metodologia empregada por Giasson & Haddad (2006), descrita a seguir:

- O primeiro minuto foi de espera (pré-período, tratamento controle), e nenhum estímulo foi realizado, sendo gravadas as respostas do macho residente aos estímulos naturais do ambiente;
- No segundo minuto foi emitido o primeiro estímulo (tratamento 1, canto de anúncio), a uma distância de 50 cm do macho residente, gravando-se a resposta acústica do indivíduo.
- No terceiro minuto foi realizado outro período de silêncio;
- No quarto minuto foi emitido o segundo estímulo (tratamento 2, canto misto), a uma distância de 50 cm do macho residente, gravando-se a resposta acústica do indivíduo.
- No quinto minuto foi realizado outro período de silêncio;
- No sexto minuto foi emitido o terceiro e último estímulo (tratamento 3, notas agressivas), a uma distância de 50 cm do macho residente, gravando-se também a resposta acústica do indivíduo.

Este experimento de *playback* com notas de anúncio, mistas e agressivas foi repetido com 13 machos diferentes. As gravações foram analisadas através do *software* Raven Pro 1.3 (Cornell Bioacoustics Research Program, 2011). Para cada um dos três tratamentos, as médias de frequência dominante, duração e número de notas agressivas e de anúncio antes (silêncio,

pré-período) e durante o *playback* foram comparadas através do teste-t para amostras dependentes (Zar, 1999), quando apresentaram distribuição normal (testada por Shapiro-Wilk). Para amostras que não seguiram a normalidade, utilizou-se o teste não-paramétrico de Wilcoxon (Zar, 1999).

Comunicação visual

Os diferentes tipos de sinais visuais emitidos por machos foram registrados durante as observações no campo. No momento das emissões de sinais visuais, foi registrado o número de machos presentes no coro.

Experimentos com 17 machos no campo foram realizados para se verificar em quais contextos as emissões de sinais visuais ocorriam. Para tanto, os mesmos três *playbacks* (correspondentes aos três tratamentos anteriores) foram emitidos a 50 cm do macho residente, com e sem a apresentação de um macho intruso, registrando as respostas visuais dos indivíduos. Para a simulação do macho intruso, um macho era previamente coletado nas proximidades da área de estudo e colocado a uma distância de 30 cm do macho residente. Os machos invasores eram coletados no início de cada noite, mantidos dentro de sacos plásticos com água, e soltos no final da noite. Para evitar sua fuga durante o experimento, foram amarrados, pela cintura, com barbante de algodão de aproximadamente 1 m de comprimento.

O delineamento experimental é descrito a seguir:

- O primeiro minuto foi de espera, e nenhum estímulo foi realizado, a fim de minimizar a perturbação inicial gerada pela procura ativa, como luz artificial e vibrações no poleiro;
- No segundo minuto não foi emitido nenhum estímulo auditivo, observou-se apenas quais eram os sinais visuais emitidos pelo macho residente;

- No terceiro minuto foi emitido o *playback* de anúncio a uma distância de 50 cm do macho residente, e registradas suas respostas (emissão de sinais);
- No quarto minuto não foi emitido nenhum estímulo auditivo, a fim de minimizar as perturbações geradas;
- No quinto minuto foi emitido um *playback* misto a uma distância de 50 cm do macho residente, e registradas suas respostas (emissão de sinais);
- No sexto minuto não foi emitido nenhum estímulo auditivo, a fim de minimizar as perturbações geradas;
- No sétimo minuto foi emitido um *playback* com notas agressivas a uma distância de 50 cm do macho residente, e registradas suas respostas (emissão de sinais);

Após essa sequência de estímulos, realizou-se um intervalo de 15 minutos sem a emissão de nenhum estímulo, minimizando as perturbações geradas pelo experimento. Então, iniciou-se a mesma sequência descrita acima, mas com a introdução de um macho invasor de *H. albopunctatus*. A diferença no número de respostas visuais na ausência e presença de macho invasor, somando-se as respostas dos três tipos de estímulos acústicos (tratamentos 1, 2 e 3) nas duas classes (ausência e presença de macho invasor), foi avaliada pelo teste de Wilcoxon (Zar, 1999). A comparação entre o número de respostas visuais emitidas entre os três estímulos acústicos, na presença e ausência de macho invasor, foi testada pelo método de Student-Newman-Keuls (Zar, 1999).

RESULTADOS

Comunicação acústica

O número de indivíduos em atividade no coro influenciou no número de notas agressivas emitidas; machos vocalizando em coros maiores emitiram um menor número de

notas agressivas ($r_s = -0,37$; $p = 0,042$; $N = 29$) (Figura 1). Porém, não houve correlação entre o número de indivíduos no coro e o número de notas de anúncio emitidas ($r_s = -0,27$; $p = 0,15$; $N = 29$).

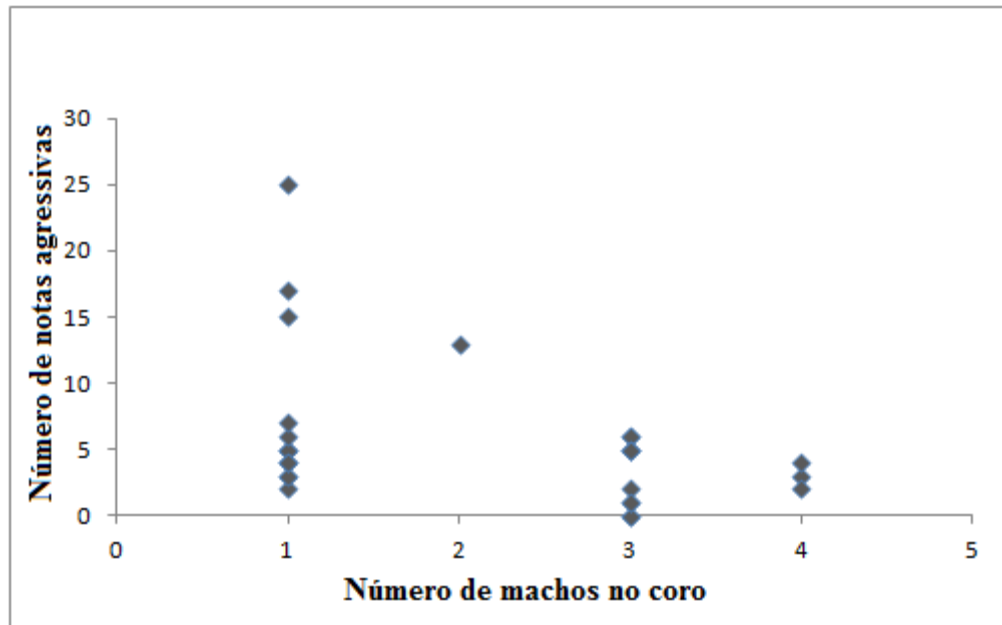


Figura 1. Número total de notas agressivas emitidas pelos machos residentes em diferentes tamanhos de coro de *Hypsiboas albopunctatus*, município de Rio Claro, São Paulo.

As médias das características físicas das notas analisadas estão representadas na Tabela 1. As análises de regressão mostraram que houve correlação negativa significativa entre CRC e as variáveis frequência dominante da nota agressiva ($r^2 = 0,19$; $p = 0,026$; $N = 13$) e duração da nota agressiva ($r^2 = 0,07$; $p = 0,01$; $N = 14$); do mesmo modo, a massa corporal dos machos foi negativamente correlacionada com as variáveis frequência dominante da nota agressiva ($r^2 = 0,05$; $p = 0,018$; $N = 13$) e duração da nota agressiva ($r^2 = 0,07$; $p = 0,0002$; $N = 14$). O coeficiente de determinação (r^2) foi baixo em todas as correlações, explicando no máximo 19% da variação no caso da relação entre CRC x frequência dominante da nota agressiva (Tabela 2; Figura 2). As demais variáveis testadas não foram significativamente correlacionadas (Tabela 2).

Tabela 1. Média \pm DP do comprimento rostro-cloacal (CRC), massa do corpo, frequência dominante (Fd) e duração (Dur) das notas de anúncio (anun) e agressivas (agress) de 13 machos de *Hypsiboas albopunctatus* gravados no município de Rio Claro, São Paulo, a uma temperatura média de 23,9 °C (DP = 1, 38; 21 – 25).

	Média	Amplitude
CRC (mm)	4,92 \pm 0,43	4,14 – 5,6
Massa (g)	6,39 \pm 1,26	4,28 – 8,46
Fd anun (kHz)	2008,19 \pm 366,19	1150,4 – 2325,6
Dur Anun (ms)	0,48 \pm 0,09	0,34 – 0,67
Fd agress (kHz)	1404,1 \pm 473,58	927,5 – 2377,26
Dur Agress (ms)	0,5 \pm 0,07	0,39 – 0,63

Tabela 2. Análises de regressão entre temperatura do ar (Temp), CRC e massa (M) de machos com as médias da frequência dominante (Fd) e duração (Dur) das notas de anúncio (anun) e agressivas (agress) de *Hypsiboas albopunctatus*, município de Rio Claro, São Paulo. Os resultados significativos com asterisco.

Correlações	r ²	p	N
CRC x Fd anun	0,053	0,604	14
CRC x Dur anun	0,019	0,694	14
CRC x Fd agress	0,19	0,026*	14
CRC x Dur agress	0,078	0,019*	13
M x Fd anun	0,007	0,025	14
M x Dur anun	0,108	0,340	14
M x Fd agress	0,056	0,018*	13
M x Dur agress	0,072	0,0002*	14
Temp x Fd anum	0,024	0,727	14
Temp x Dur anun	0,059	0,432	14
Temp x Fd agress	0,074	0,155	14
Temp x Dur agress	0,12	0,865	14

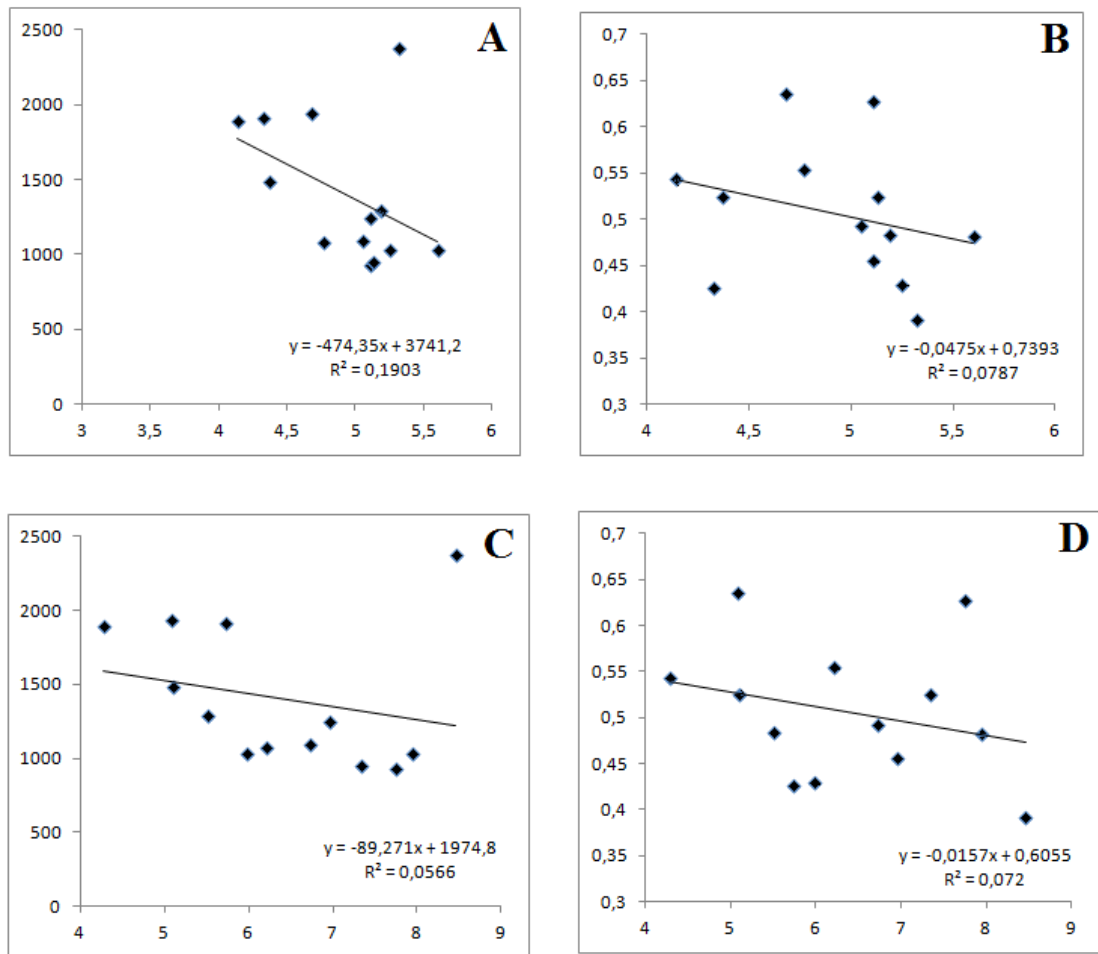


Figura 2. Correlação entre as variáveis: CRC x frequência dominante de notas agressivas (A); CRC x duração das notas agressivas (B); massa x frequência dominante das notas agressivas (C); massa x duração das notas agressivas (D), para machos de *Hypsiboas albopunctatus*, município de Rio Claro, São Paulo.

Com relação aos experimentos de *playback*, durante o tratamento 1 (canto de anúncio), a média da frequência dominante das notas de anúncio emitidas pelos machos aumentou significativamente ($Z = 2,55$; $p = 0,01$; $N = 13$). Durante o tratamento 2 (canto misto), a média do número de notas de anúncio aumentou significativamente ($t = -3,55$; $p = 0,003$; $N = 13$) e durante o tratamento 3 (canto agressivo), a média da taxa de repetição das notas de anúncio também aumentou significativamente ($t = -2,2$; $p = 0,047$; $N = 13$). As médias das

características físicas das notas analisadas antes e durante o *playback*, estão representadas na Tabela 3.

Tabela 3. Média \pm DP do número de notas (N), frequência dominante (Fd), duração (Dur) das notas de anúncio (anun) e agressivas (agress) para 13 machos de *Hypsiboas albopunctatus*, antes e durante os experimentos de *playback* (tratamento 1= notas de anúncio; tratamento 2 = notas mistas; tratamento 3 = notas agressivas), município de Rio Claro, São Paulo. Entre parênteses a amplitude.

Parâmetros	Tratamento 1		Tratamento 2		Tratamento 3	
	Antes	Durante	Antes	Durante	Antes	Durante
Fd anun	2008,2 \pm 366,19 (1150,4 – 2325,6)	2137,5 \pm 258,1 (1636,5 – 2450,8)	3467,38 \pm 4938,3 (1702,54 – 1988,23)	2219,32 \pm 141,15 (1894,94 – 2430,8)	2038,1 \pm 224,36 (1598,19 – 2362,52)	2108,02 \pm 310,9 (1205,88 – 2459,58)
Dur anun	0,48 \pm 0,1 (0,34 – 0,67)	0,53 \pm 0,12 (0,31 – 0,79)	0,5 \pm 0,11 (0,34 – 0,69)	0,57 \pm 0,11 (0,45 – 0,8)	0,5 \pm 0,09 (0,35 – 0,64)	0,52 \pm 0,12 (0,35 – 0,77)
Fd agress	1404,1 \pm 473,58 (927,5 – 2377,26)	1485,73 \pm 346,07 (925,95 – 1981,08)	1315,42 \pm 351,9 (861,33 – 1873,4)	1400,5 \pm 447,9 (930,24 – 2354,3)	1214,74 \pm 317,64 (947,5 – 1981,07)	1238,95 \pm 297,48 (910,52 – 1776,48)
Dur agress	0,5 \pm 0,07 (0,39 – 0,63)	0,48 \pm 0,07 (0,33 – 0,68)	0,51 \pm 0,07 (0,39 – 0,64)	0,54 \pm 0,11 (0,32 – 0,73)	0,52 \pm 0,07 (0,43 – 0,63)	0,54 \pm 0,12 (0,31 – 0,74)
N anum	9,38 \pm 5,25	11,61 \pm 9,11	10,3 \pm 6,63 (0 – 20)	14,3 \pm 6,71 (1 – 26)	10,23 \pm 6,02 (1 – 22)	14 \pm 8,58 90 – 32)

	(0 – 20)	(0 – 29)				
N agress	8 ± 7,24	5,5 ± 2,74	4,61 ± 3,96	6,84 ± 2,23	5,38 ± 2,5	6,3 ± 2,78
	(1 – 25)	(0 – 10)	(0 – 14)	(3 – 11)	(0 – 10)	(2 – 12)

Comunicação visual

Durante as observações de campo, os seguintes sinais visuais foram registrados: (1) movimento rápido do saco vocal sem emissão de som, (2) chute curto com um dos membros posteriores, (3) virar-se em direção ao estímulo, e (4) tamborilar dos artelhos. Por exemplo, em uma ocasião, havia um macho isolado, vocalizando no alto da vegetação arbustiva (aproximadamente 1,5 m). Quando se iniciou o experimento de comunicação visual, esse macho se virou em direção ao estímulo durante o *playback* de anúncio e saltou bruscamente em direção ao pesquisador, durante o *playback* misto. Não observamos a presença de fêmeas ou outro macho nas proximidades.

Na ausência de macho invasor, houve diferença no número de respostas visuais entre os tratamentos 1 e 2 (anúncio e misto; $p = 0,006$) e tratamentos 2 e 3 (misto e notas agressivas; $p = 0,01$; Figura 3). As diferenças foram devidas ao tratamento 2, com machos emitindo mais sinais visuais em resposta ao *playback* misto (Figura 4). Na presença de macho invasor, houve diferença entre os tratamentos 1 e 2 (anúncio e misto; $p = 0,011$), onde machos também emitiram mais sinais visuais em resposta ao canto misto (tratamento 2; Figuras 3 e 4). Não houve diferença significativa (Wilcoxon: $p = 0,73$, $N = 15$) entre o número total de respostas visuais emitidas na ausência e presença de macho invasor.

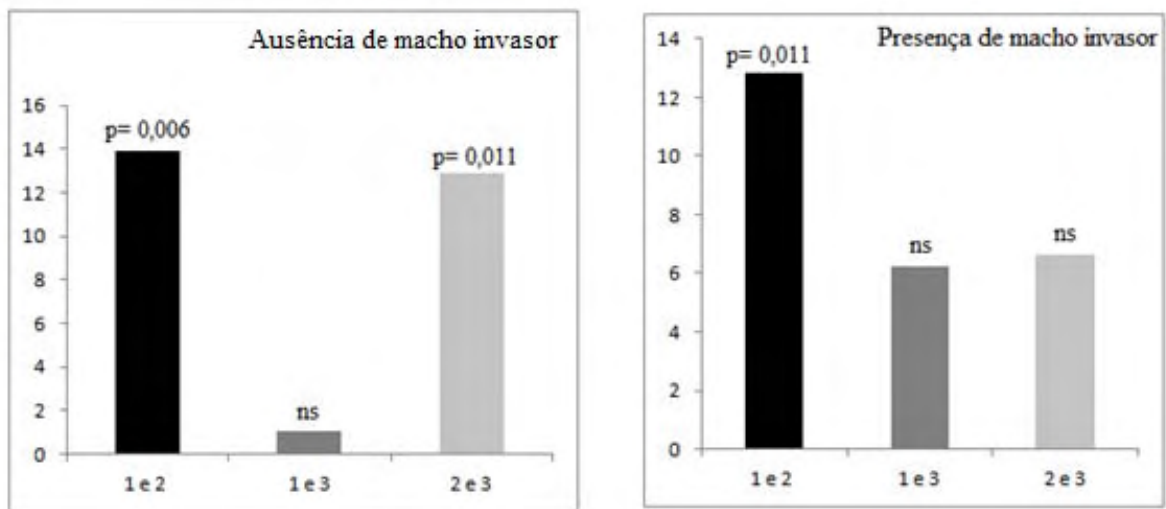


Figura 3. Comparações através do teste de Student-Newman-Keuls entre o número de respostas visuais (eixo Y) emitidas por machos de *Hypsiboas albopunctatus* nos três tratamentos: 1 (canto de anúncio) 2 (canto misto) e 3 (canto agressivo) (ver detalhes no texto), na ausência e presença de macho invasor, município de Rio Claro, SP. ns = não significativo.

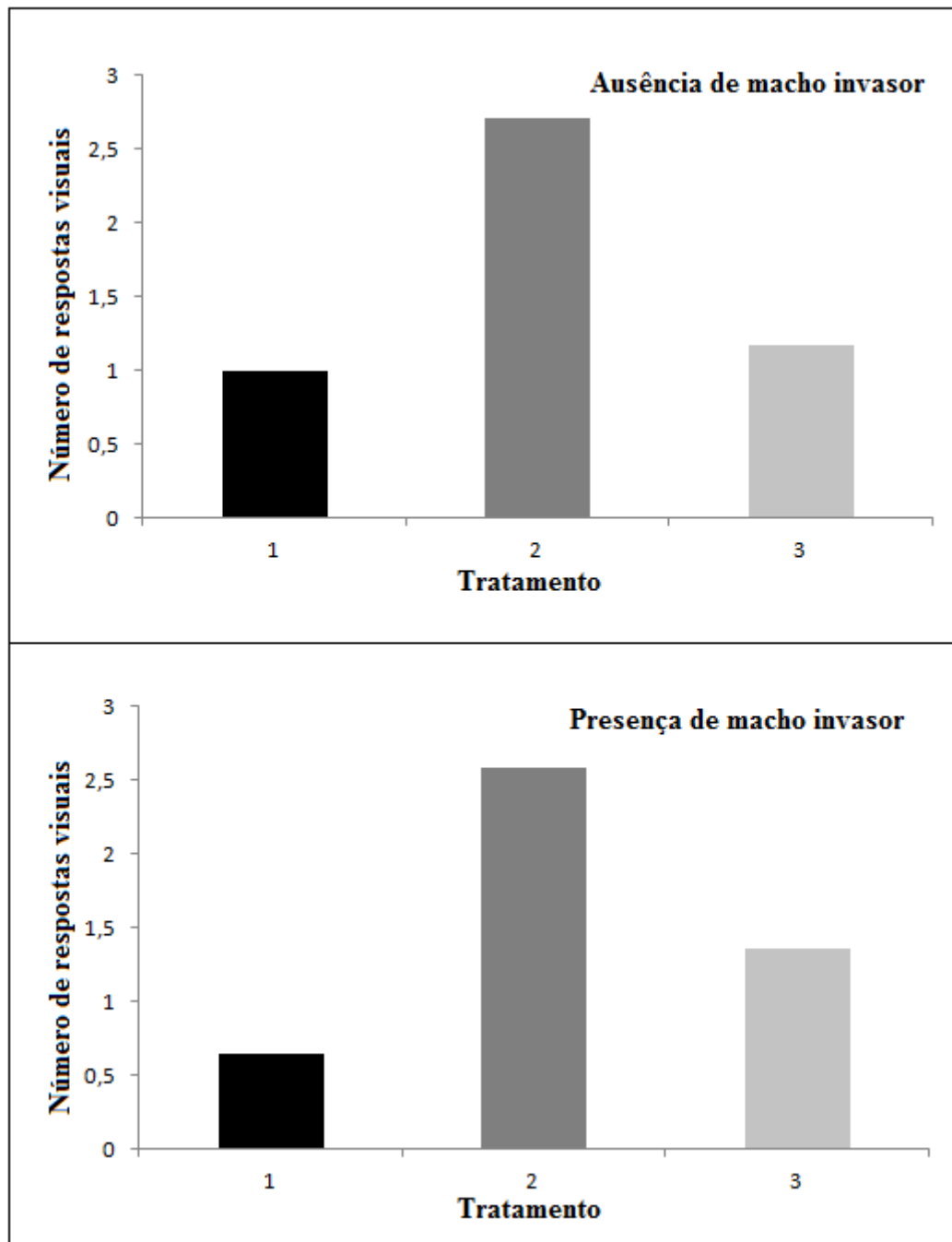


Figura 4. Médias do número de sinais visuais emitidos pelos machos residentes de *Hypsiboas albopunctatus* durante os tratamentos 1 (notas de anúncio), 2 (notas mistas) e 3 (notas agressivas), na ausência e presença de um macho invasor.

Machos satélites

Durante as observações de campo, três machos foram observados imóveis e próximos, cerca de 30 cm, de machos vocalizadores. Nas três ocasiões, o macho quieto começou a vocalizar quando o macho residente mais próximo foi removido, sugerindo um comportamento satélite. Os machos satélites foram menores e mais leves do que os machos residentes. Em uma ocasião, em 19/11/2010, o macho satélite foi observado próximo a um grupo de outros três machos vocalizando (residente mais próximo: CRC = 50,4 mm, M = 6,11 g; satélite: CRC = 44,8 mm, M = 4,61g). Nas outras duas ocasiões, uma em 01/02/2011 (residente: CRC = 47,2 mm, M= 5,8 g; satélite: CRC = 41,4 mm, M = 4,3 g) e outra em 25/03/2011 (residente: CRC = 54,8 mm, M = 6,0 g; satélite: CRC = 45,1 mm, M = 5,08 g), os machos satélites se encontravam próximos a um macho isolado, que vocalizava no alto de uma bromélia.

DISCUSSÃO

Características dos cantos vs. tamanho corporal dos machos e temperatura

A massa e o CRC dos machos analisados apresentaram correlação negativa com a frequência dominante e duração das notas agressivas: machos maiores e mais pesados apresentam notas agressivas mais curtas e com frequências dominantes mais baixas. Tais resultados já foram obtidos anteriormente para outras espécies de anuros, tanto para a frequência dominante (e.g., Ryan, 1988; Gerhardt, 1991; Giasson & Haddad, 2006) quanto para duração da nota (e.g., Cardoso, 1981; Gerhardt, 1994). Neste caso, a frequência dominante das notas agressivas poderia ser avaliada por machos no coro e interpretada como um sinal do tamanho corpóreo do macho, evitando confrontos territoriais (e.g., Briggs, 2010; Bastos *et al.*, 2011). Da mesma forma, como a nota agressiva é comumente emitida juntamente com as notas de anúncio (e.g., Toledo *et al.*, 2007), as fêmeas poderiam identificar

e procurar os machos maiores (Bionda *et al.*, 2011; McLean *et al.*, 2012), pois estudos mostram que estes tendem a fertilizar mais óvulos (Robertson, 1986) e defendem melhor o território de oviposição (Shine, 1989), constituindo uma vantagem reprodutiva.

Com relação à duração das notas, sabe-se que notas mais longas (maior duração) se propagam melhor em ambientes abertos, enquanto notas mais curtas (menor duração) são mais eficientes dentro do coro, em curtas distâncias, evitando a sobreposição com notas emitidas pelos vizinhos (Cardoso, 1981). Desta forma, em *H. albopunctatus*, é provável que tanto os machos maiores, que emitiram notas mais curtas, quanto os machos menores, os quais emitiram notas mais longas, beneficiem-se do uso de diferentes estratégias de propagação. Independentemente de seu tamanho, machos precisam utilizar um mecanismo para produzir vocalizações que são tão atraentes quanto as dos vizinhos, sem desperdiçar energia (Arak, 1983). Um estudo demonstrou que girinos de machos que emitiram cantos mais longos apresentaram uma maior taxa de sobrevivência (Doty & Welch, 2001), indicando que, ao menos nesta espécie, a emissão de notas longas, apesar do gasto energético, estaria associada a uma boa qualidade genética do macho herdada por seus descendentes. Entre os anuros, a evolução das propriedades do canto e dos processos de escolha da fêmea é muito complexa, já que os cantos são compostos por vários tipos de caracteres que evoluem em diferentes taxas (e.g., Gerhardt, 1994; Cocroft & Ryan, 1995). Porém, estudos sobre as diferentes características acústicas dos cantos, incluindo a preferência de fêmeas sobre estes caracteres, são escassos tanto para *H. albopunctatus*, quanto para a maioria das espécies de anuros neotropicais (e.g., Toledo *et al.*, 2007; Morais *et al.*, 2012).

Os dados foram coletados apenas na estação chuvosa, quando a temperatura não apresenta grande variação, o que poderia explicar a ausência de correlação entre a frequência dominante e duração das notas de anúncio e agressivas, diferentemente do padrão encontrado

em trabalhos realizados em períodos com maior variação de temperatura (e.g., Morais *et al.*, 2012; Nali, 2012).

Influência do tamanho do coro

Em anuros, a organização de machos em coro, como aqui observado para *H. albopunctatus*, confere uma redução do risco de predação (Ryan *et al.*, 1981), bem como uma maior chance de encontrar fêmeas (Wells, 2007). Além disso, há evidências de que fêmeas preferem visitar coros maiores, pois esses agrupamentos promovem sinais mais intensos (hipótese da preferência das fêmeas; Höglund & Alatalo, 1995). Sabe-se também que a disposição dos machos no coro pode influenciar no padrão de emissão de diferentes notas (e.g., Morais *et al.*, 2012). As notas agressivas são energeticamente mais custosas, e as fêmeas são muito menos sensíveis aos apelos agressivos do que os de anúncio, de forma que em coros com alta densidade, interações agressivas entre vizinhos podem reduzir drasticamente sua capacidade de atrair uma parceira (Backwell, 1988; Grafe, 1995; Brenowitz & Rose, 1999). Assim, é esperado que os machos reduzam as exibições agressivas em coros maiores, e, de fato, em *H. albopunctatus* observamos a redução da quantidade de notas agressivas emitidas pelos machos. Desta forma, o aumento da tolerância para os cantos de machos vizinhos em coros maiores permite que os machos defendam seu território de forma menos agressiva, enquanto maximizam seu tempo gasto em sinais para atrair fêmeas (Reichert, 2010).

Comunicação acústica: Experimentos de playback

Os machos aumentaram a frequência dominante das notas de anúncio quando expostos ao tratamento 1 (canto anúncio). Em geral, a frequência dominante do canto de anúncio é inversamente correlacionada ao tamanho do corpo dos machos, sendo utilizada por machos rivais como um sinal honesto para avaliar o tamanho do oponente durante interações agressivas (e.g., Briggs, 2010; Bastos *et al.*, 2011). Desta forma, seria esperado que os machos diminuíssem a frequência dominante durante o *playback* para parecerem maiores (a hipótese do “blefe do tamanho”; Wagner, 1992), como observado em experimentos realizados com machos de *Bokermannohyla ibitiguara* (Nali, 2012). A frequência dominante também é utilizada por fêmeas para a escolha de parceiros reprodutivos (Gerhardt *et al.*, 2007), sendo que em alguns casos, fêmeas preferem notas com frequências dominantes mais altas (Wollerman & Wiley, 2002; Parris *et al.*, 2009). Desta forma, em *H. albopunctatus*, o macho residente, ao perceber o *playback* de anúncio, poderia interpretá-lo como um macho rival em seu território, e o aumento da frequência dominante das notas de anúncio poderia representar tanto um esforço maior na atração de fêmeas, quanto uma economia de energia, pois notas agressivas são geralmente mais dispendiosas (Brenowitz & Rose, 1999; Reichert, 2010).

Machos de *H. albopunctatus* emitiram mais notas de anúncio quando expostos aos tratamentos 2 (canto misto) e 3 (agressivo), e o aumento da emissão de canto de anúncio em resposta a *playbacks* ou machos intrusos já foi observado em rãs-touro, *Lithobates catesbeianus* (Bee, 2001) e *Dendropsophus parviceps* (Amézquita & Hödl, 2004), respectivamente. Além disso, machos de espécies territoriais podem responder mais agressivamente a *playbacks* de notas agressivas do que a *playbacks* de anúncio (Wells & Greer, 1981). Alguns estudos mostram que as fêmeas apresentam preferência por cantos com maior número de notas (Murphy & Gerhardt, 2000 ; Smith & Roberts 2003; Wogel & Pombal Jr., 2007), pois esses cantos são mais detectáveis em condições ruidosas do que os com uma

baixa taxa de repetição (Grafe, 1997). Portanto, a resposta dos machos de *H. albopunctatus* aqui observada, aumentando a taxa de repetição das notas de anúncio em resposta aos *playbacks* com notas mistas e agressivas, poderia ser interpretada como uma tentativa de ampliar o sinal de sua presença para os rivais, bem como aumentar as suas chances de atrair fêmeas. Porém, em um estudo anterior com *H. albopunctatus* os machos responderam a *playbacks* com diferentes tipos de notas (anúncio e agressivas) e à presença de intrusos emitindo mais notas agressivas, denominadas pelos autores de notas “T”, sugerindo uma função territorial (Toledo *et al.*, 2007), fato este que nos levou a chamar tais notas de agressivas. Os resultados aqui obtidos, com machos emitindo um menor número de notas “agressivas” em coros maiores e o fato dos machos não terem aumentado a emissão de notas “agressivas” em resposta aos *playbacks*, nos leva a ter dúvidas sobre a função territorial da nota agressiva “T” descrita por Toledo *et al.* (2007). Desta forma, mais estudos sobre as funções dos diferentes tipos de notas emitidas por esta espécie são necessários para se elucidar suas funções. Cabe ressaltar aqui que o canto mais comumente emitido por *H. albopunctatus* é misto (De Sá, 2010; presente estudo), portanto o tratamento 2 (canto misto) é mais natural do que os tratamentos 1 e 3, que possuem apenas um tipo de nota cada. Este fato pode ter influenciado nos nossos resultados.

Comunicação Visual: Experimentos de playback

Sinais visuais semelhantes aos exibidos por machos de *H. albopunctatus* foram registrados para outras espécies de anuros (e.g., Hödl & Amézquita, 2001; Giasson & Haddad, 2006), bem como para machos de *H. albopunctatus* de outras populações (Toledo *et al.*, 2007).

Para os experimentos aqui realizados, os machos emitiram mais sinais visuais em resposta ao *playback* misto, tanto na ausência quanto na presença do macho invasor. Porém,

não houve diferença significativa entre o número de respostas visuais totais dos indivíduos quando comparadas na ausência e presença de macho invasor. Sinais visuais foram observados em machos de *H. albopunctatus* de outras populações (Toledo *et al.*, 2007) em resposta a *playbacks* e presença de machos intrusos, porém os sinais não foram quantificados e não foi relatado se os estímulos (*playbacks* e machos intrusos) foram ou não apresentados simultaneamente, dificultando nossas comparações.

Em estudos de comportamento, os sinais tendem a ser categorizados de acordo com o canal sensorial primário envolvido na comunicação (e.g., audição, visão), mas, na verdade, vários canais estão envolvidos simultaneamente, principalmente em animais altamente sociais (Partan & Marler, 1999). A comunicação multimodal, onde há combinação de vários estímulos (e.g., sonoros e visuais: Narins *et al.*, 2003; Smith & Evans, 2008; visuais e sísmicos: Roberts *et al.*, 2006; acústicos e químicos: Rybak *et al.*, 2002) parece crucial para uma comunicação eficiente em vários grupos animais (Partan & Marler, 1999), podendo ser mais vantajosa por aumentar a taxa na qual a informação é transmitida ou o número de possíveis mensagens (Johnstone, 1996), apesar de poder aumentar as chances de predação dos machos (Roberts *et al.*, 2006). Porém, em muitos casos, apenas o sinal visual é suficiente para estimular uma resposta (ver Partan & Marler, 1999). No presente estudo, as mudanças nas características dos cantos observadas nos experimentos só com *playback*, bem como o fato de não ter havido diferença no número de respostas visuais na ausência e presença de macho invasor, sugerem que apenas o estímulo auditivo é necessário para induzir respostas dos machos de *H. albopunctatus*. Porém, como não testamos se somente a presença do macho intruso gerava uma resposta do macho residente, não podemos concluir nada sobre a influência do estímulo visual isolado. Entretanto, a presença dos machos satélites (ver abaixo), que são um estímulo visual, sugere que os machos residentes de *H. albopunctatus* não respondem a um estímulo visual isolado.

A ordem em que os estímulos são emitidos é importante e o canto de anúncio serve para centrar a atenção do macho receptor nos sinais posteriores (Grafe & Wagner, 2007). Talvez isso explique as diferenças no número de respostas visuais entre os tratamentos 1 e 2 (anúncio e misto) e tratamentos 2 e 3 (misto e territorial), na ausência de macho invasor, bem como as diferenças entre os tratamentos 1 e 2 (anúncio e misto) na presença de macho invasor no presente estudo.

Apesar dos machos testados neste estudo terem sido expostos a um período de silêncio entre os tratamentos 1, 2 e 3, tal delineamento experimental pode sofrer influência dos mecanismos de habituação e sensibilização (Thompson & Spencer, 1966), o que pode ter interferido em nossos resultados.

Machos satélites

O comportamento de macho satélite aqui registrado já foi observado anteriormente para esta espécie (Muniz *et al.*, 2008; De Sá, 2010), e é geralmente encontrado em anuros de reprodução prolongada (Wells, 2007), como *H. albopunctatus* (Muniz *et al.*, 2008). O fato de machos satélites terem vocalizado quando da remoção dos machos vocalizadores sugere plasticidade no comportamento dos machos de *H. albopunctatus*, alternando entre as estratégias de macho satélite e macho vocalizador, como observado em outros hílideos (Haddad, 1991; Zina & Haddad, 2006; Nali & Prado, 2012). O macho satélite, geralmente, assume uma postura mais submissa em relação ao macho vocalizador (Emlen, 1976; Toledo & Haddad, 2005), podendo ser menor em tamanho (e.g., Backwell & Passmore, 1991; Haddad, 1991), como aqui observado. Apesar disso, outros estudos mostraram que machos satélites e vocalizadores podem ser do mesmo tamanho (e.g., Toledo & Haddad, 2005; Alcantara *et al.*, 2007, Nali & Prado, 2012). Em *H. albopunctatus*, a presença de machos satélites sem desencadear respostas agressivas sugere certa tolerância por parte dos residentes,

o que pode ser vantajoso em termos de economia de energia em interações agressivas (e.g., Brenowitz & Rose, 1999; Reichert, 2010), considerando-se que eles são percebidos pelos machos vocalizadores devido à proximidade.

Conclusões

Os experimentos aqui realizados confirmam que machos de *H. albopunctatus* utilizam tanto a comunicação acústica quanto visual durante as interações sociais. Tanto a frequência dominante quanto a duração das notas agressivas foram influenciadas pelo tamanho do macho, indicando que estas características do canto podem estar sofrendo seleção tanto intra (interações entre machos) quanto intersexual (escolha dos machos pelas fêmeas). Os machos responderam aos *playbacks* aumentando a frequência e a taxa de repetição do canto de anúncio, o que sugere um aumento no esforço para repelir rivais e atrair fêmeas. Porém, o significado destas alterações necessita ser melhor investigado. Os resultados aqui obtidos foram, de certa forma, contrários aos esperados, com machos emitindo um menor número de notas “agressivas” em coros maiores e não aumentando a emissão de notas “agressivas” em resposta aos *playbacks*. Tais fatos nos levam a ter dúvidas sobre a função territorial da nota agressiva “T” descrita por Toledo *et al.* (2007). Desta forma, mais estudos sobre as funções dos diferentes tipos de notas emitidas por esta espécie são necessários para se elucidar suas funções. As mudanças nas características dos cantos observadas nos experimentos com *playback*, bem como o fato de não ter havido diferença no número de respostas visuais na ausência e presença de macho invasor, sugerem que apenas o estímulo auditivo é suficiente para induzir respostas dos machos de *H. albopunctatus*. A presença dos machos satélites, que são um estímulo visual, sugere que os machos residentes de *H. albopunctatus* não respondem a um estímulo visual isolado. Além disso, os machos responderam com maior número de sinalizações visuais durante o *playback* misto (notas de anúncio e agressivas), tanto na

ausência de macho invasor quanto em sua presença, sugerindo que o canto misto, o qual é mais comumente emitido, seja reconhecido pelos indivíduos como mais natural. *Hypsiboas albopunctatus* é uma espécie comum e amplamente distribuída pela América do Sul, que exhibe tanto um canto quanto um padrão de comunicação complexo, os quais merecem ser investigados com maiores detalhes em estudos futuros.

REFERÊNCIAS

- ABRUNHOSA, P. A.; PIMENTA, B. V. S.; CRUZ, C. A. G. & HADDAD, C. F. B. 2005. Advertisement calls of species of the *Hyla albosignata* group (Amphibia, Anura, Hylidae). **Arquivos do Museu Nacional**, 63: 275-282.
- ALCANTARA, M. B; LIMA, L. P. & BASTOS, R. P. 2007. Breeding activity of *Scinax centralis* (Anura, Hylidae) in Central Brazil. **Iheringia. Série Zoológica**, 97: 406-410.
- ALCOCK, J. 1984. **Animal behavior. An evolutionary approach**. Sinauer Associates, 596p.
- ALTMANN, J. 1974. Observation study of behaviour: sampling methods. **Behaviour**, 15: 227-267.
- AMÉZQUITA, A. & HÖDL, W. 2004. How, when, and where to perform visual displays: the case of the Amazonian frog *Hyla parviceps*. **Herpetologica**, 60(4): 420-429.
- ARAK, A. 1983. Sexual selection by male-male competition in natterjack toad choruses. **Nature**, 306: 261-62.
- BACKWELL, P. R. Y. 1988. Functional partitioning in the two-part call of the leaf folding frog *Afrixalus brachycnemis*. **Herpetologica**, 44:1-7.
- BACKWELL, P. R. Y. & PASSMORE, N. I. 1991. Satellite behavior in the leaf-folding frog, *Afrixalus delicatus*. **Journal of Herpetology**, 25: 497-498.

- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. 1995. Vocalizações e interações acústicas em *H. elegans* (Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva. **Naturalia**, 20: 165-176.
- BASTOS, R. P. & HADDAD, C. F. B. 1999. Atividade reprodutiva de *Scinax rizibilis* (Anura, Hylidae) na Floresta Atlântica, sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 16(2): 409-421.
- BASTOS, R. P.; ALCANTARA, M. B.; MORAIS, A. R.; LINGNAU, R. & SIGNORELLI, L. 2011. Vocal behavior and conspecific call response in *Scinax centralis* (Anura: Hylidae). **The Herpetological Journal**, 21: 43–50.
- BEE, M. A. 2001. Habituation and sensitization in bullfrogs (*Rana catesbiana*): testing the dual-process theory of habituation. **Journal of Comparative Psychology**, 115: 307–316.
- BIONDA, C. L.; LAJMANOVICH, R. C.; SALAS, N. E.; MARTINO, A. L.; DI TADA, I. E. 2011. Reproductive Ecology of the Common South American Toad *Rhinella arenarum* (Anura: Bufonidae): Reproductive Effort, Clutch Size, Fecundity, and Mate Selection. **Journal of Herpetology**, 45(2): 261-264.
- BRENOWITZ, E. A. & ROSE, G. J. 1999. Female choice and plasticity of male calling behaviour in the Pacific treefrog. **Animal Behaviour**, 57: 1337–1342.
- BRIGGS, V.S. 2010. Call trait variation in Moretelli's tree frog, *Agalychnis moreletti* of Belize. **Herpetologica**, 66: 241–249.
- CARDOSO, A. J. 1981. **Organização espacial e temporal na reprodução e vida larvária em uma comunidade de hílideos no sudeste do Brasil**. Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- CARDOSO, A. J. & HADDAD, C. F. B. 1992. Diversidade e turno de vocalização de anuros em comunidade neotropical. **Acta Zoologica Lilloana**, 41: 93-105.

- COCROFT, R. B.; RYAN, M. J. 1995. Patterns of advertisement call evolution in toads and chorus frogs. **Animal Behaviour**, 49: 283-303.
- CRESPO, E. G. & OLIVEIRA, M. E 1989. Mating calls of the Iberian midwife toads *Alytes obstetricans boscai* and *Alytes cisternasii*. **Bioacoustics Journal**, 2: 1-9.
- DE SÁ, F. P.; HADDAD, C. F. B. 2010. **História natural de *Hypsiboas albopunctatus* (Anura: Hylidae) na região de Rio Claro, estado de São Paulo**. Trabalho de conclusão de curso. Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- DOTY, G. V. & WELCH, A. M. 2001. Advertisement call duration indicates good genes for offspring feeding rate in gray tree frogs (*Hyla versicolor*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 49: 150-156.
- DUELLMAN, W. E. & TRUEB, L. 1994. **Biology of Amphibians**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 670p.
- EMLEN, S.T. 1976. Lek organization and mating strategies in the bullfrog. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 1: 283-313.
- ENDLER, J. A. 1992. Signals, signal condition, and the direction of evolution. **American Naturalist**, 139: 125-153
- FAIVOVICH, J.; HADDAD, C. F. B.; GARCIA, P. C. A.; FROST, D. R.; CAMPBELL, J. A. & WHEELER, W. C. 2005. Systematic review of the frog family Hylidae, with special reference to Hylinae: phylogenetic analysis and taxonomic revision. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 294: 1-240.
- FROST, D. R. 2011. **Amphibian Species of the World: an Online Reference**. Version 5.5 (31 January, 2011). Electronic Database accessible at [http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/American Museum of Natural History](http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/American_Museum_of_Natural_History), New York, USA.

- GERHARDT, H. C. 1991. Female mate choice in treefrogs: static and dynamic acoustic criteria. **Animal Behaviour**, 42: 5-35.
- GERHARDT, H. C. 1994. The evolution of vocalization in frogs and toads. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 25: 293-324.
- GERHARDT, H. C.; MARTÍNEZ-RIVERA, C. C.; SCHWARTZ, J. J.; MARSHALL, V. T.; MURPHY, C. G. 2007. Preferences based on spectral differences in acoustic signals in four species of treefrogs (Anura: Hylidae). **The Journal of Experimental Biology**, 210: 2990-2998.
- GIASSON, L. O. M & HADDAD, C. F. B. 2006. Social interactions in *Hypsiboas albomarginatus* (Anura: Hylidae) and the significance of acoustic and visual signals. **Journal of Herpetology**, 40: 171-180.
- GIVEN, M. F. 1988. Territoriality and aggressive interactions of male carpenter frogs, *Rana virgatipes*. **Copeia**, 411-421.
- GRAFE, T. U. 1995. Graded aggressive calls in the African painted reed frog *Hyperolius marmoratus* (Hyperoliidae). **Ethology**, 101: 67-81.
- GRAFE, T. U. 1997. Costs and benefits of mate choice in the lek-breeding frog, *Hyperolius marmoratus*. **Animal Behaviour**, 53: 1103-1117.
- GRAFE, T. U. & WAGNER, T. C. 2007. Multimodal signaling in male and female footflagging frogs *Staurois guttatus* (Ranidae): an alerting function of calling. **Ethology**, 113: 772-781.
- GUIMARÃES, L. D. & BASTOS, R. P. 2003. Vocalizações e interações acústicas em *Hyla raniceps* (Anura, Hylidae) durante a atividade reprodutiva. **Iheringia**, 93 (2): 38-46.
- HADDAD, C.F.B. 1991. Satellite behavior in the Neotropical treefrog *Hyla minuta*. **Journal of Herpetology**, 25: 226-229.

- HADDAD, C. F. B. & GIARETTA, A. A, 1999. Visual and acoustic communication in the Brazilian torrent frog, *Hylodes asper* (Anura, Leptodactylidae). **Herpetologica**, 55: 324-333.
- HADDAD, C. F. B. & SAWAYA, R. J. 2000. Reproductive modes of Atlantic forest hylid frogs: a general overview and the description of a new mode. **Biotropica**, 32(46): 862-871.
- HADDAD, C. F. B. & PRADO, C. P. A. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic Forest of Brazil. **BioScience**, 55(3): 207-217.
- HARTMANN, M. T.; GIASSON, L. O. M.; HARTMANN, P. A. ; HADDAD, C. F. B. 2005. Visual communication in Brazilian species of anurans from the Atlantic Forest. **Journal of Natural History**, 39: 1675–1685.
- HEYER, W. R.; RAND, A. S.; CRUZ, C. A. G.; PEIXOTO, O. L.; NELSON, C. E. 1990. Frogs of Boracéia. **Arquivos de Zoologia**, 31: 231-410.
- HÖDL, W. & A. AMÉZQUITA. 2001. **Visual signaling in anuran amphibians**. In M. J. Ryan (ed.), *Anuran Communication*, pp. 121–141. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- HÖGLUND, J.& ALATALO, R. V. 1995. **Leks**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- HOWARD, R. D. & YOUNG, J. R. 1998. Individual variation in male vocal traits and female mating preferences in *Bufo americanus*. **Animal Behaviour**, 55: 1165-1179.
- JOHNSTONE, R. A. 1996. Multiple displays in animal communication: ‘backup signals’ and ‘multiple messages’. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, 351: 329-338.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. 1996. **Introdução a ecologia comportamental**. Atheneu, São Paulo, Brazil. 420 p.

- KWET, A. & DI-BERNARDO, M. 1999. **Pró-Mata – Anfíbios. Amphibien. Amphibians.** EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil. 107p.
- LEHNER, P. N. 1996. **Handbook of Ethological methods.** Cambridge. Cambridge University Press. 622 p.
- LIMA, L. H. R.; LACERDA, J. V. A.; OLIVEIRA, M. P. C.; RODARTE, R. R. P.; ANTOS, R. F.; SPERBER, C. F. 2009. Canto territorial em *Hypsiboas pardalis* (SPIX,1824) ANURA, HYLIDAE). **Anais do IX Congresso de Ecologia do Brasil**, 13 a 17 de setembro de 2009, São Lourenço - MG.
- LOEBMANN, D.; ZINA, J.; ARAÚJO, O. G. S.; TOLEDO, L. F.; HADDAD, C. F. B. 2008. Acoustic repertory of *Hypsiboas exastis* (Caramaschi & Rodrigues, 2003) (Amphibia, Hylidae). **South American Journal of Herpetology**, 3(2): 96-100.
- MARTINS, M.; HADDAD, C. F. B.; POMBAL Jr., J.P. 1998. Escalated aggressive behaviour and facultative parental care in the nest building gladiator frog, *Hyla Faber*. **Amphibia-Reptilia**, 19 (1): 65-73.
- McLEAN, M. J; BISHOP, P. J; NAKAGAWA, S. 2012. Male quality, signal reliability and female choice: assessing the expectations of inter-sexual selection. **Journal of Evolutionary Biology**, 25: 1513–1520.
- MORAIS, A. R.; BATISTA, V. G.; GAMBALE, P. G.; SIGNORELLI, L.; BASTOS, R. P. 2012. Acoustic communication in a Neotropical frog (*Dendropsophus minutus*): vocal repertoire, variability and individual discrimination. **The Herpetological Journal**, 22(4): 249-257.
- MOURA, G. 1997. **Biologia reprodutiva de *Hyla albopunctata*** (Amphibia, Anura, Hylidae). Dissertação (Mestrado em Zoologia) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, São Paulo.

- MUNIZ, K. P. R.; GIARETTA, A. A.; SILVA, W. R. & FACURE, K. G. 2008. Autoecologia de *Hypsiboas albopunctatus* (Anura, Hylidae) em área de Cerrado no sudeste do Brasil. **Iheringia**, Série Zoologia, 98(2): 254-259.
- MURPHY, C. G & GERHARDT, H. C. 2000. Mating preference functions of individual female barking treefrogs, *Hyla gratiosa* for two properties of male advertisement calls. **Evolution**, 54: 660–669.
- NALI, R. C. 2012. **Biologia reprodutiva de *Bokermannohyla ibitiguara* (anura, hylidae) em riachos no sudoeste de minas gerais**. Dissertação (Mestrado em Zoologia), Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP.
- NALI, R. C. & PRADO, C. P. A. 2012. Habitat use, reproductive traits and social interactions in a stream-dweller treefrog endemic to the Brazilian Cerrado. **Amphibia-Reptilia**, 33: 337-347.
- NARINS, P. M., HÖDL, W. & GRABUL, D. S. 2003. Bimodal signal requisite for agonistic behavior in a dart-poison frog, *Epipedobates femoralis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 100: 577–580.
- NARVAES, P. & RODRIGUES, M. T. 2005. Visual communication, reproductive behavior, and home range of *Hylodes dactylocinus* (Anura, Leptodactylidae). **Phyllomedusa**, 4(2): 147-158.
- PARRIS, K. M.; MEAH, V. L.; JOANNE; M. A. 2009. Frogs Call at a Higher Pitch. **Traffic Noise North Ecology and Society**, 14(1): 25.
- PARTAN, S. & MARLER, P. 1999. Communication goes multimodal. **Science**, 283:1272–1273.
- POMBAL Jr, J. P.; SAZIMA, I. & HADDAD, C. F. B. 1994. Breeding behaviour of pumpkin toadlet *Brachycephalus ephippium* (Brachycephalidae). **Journal of Herpetology**, 28: 516-519.

- POMBAL Jr., J. P. & HADDAD, C. F. B. 2007. Estratégias e modos reprodutivos em anuros, pp. 101-116. In: Nascimento, L.B., M.E. Oliveira (eds.). **Herpetologia do Brasil II**. Belo Horizonte, Sociedade Brasileira de Herpetologia, 354p.
- REICHERT, M. S. 2010. Aggressive thresholds in *Dendropsophus ebraccatus*: Habituation and sensitization to different call types. **Behaviour Ecology and Sociobiology**, 64: 529–539.
- ROBERTS, J. A.; TAYLOR, P. W.; UETZ, G. W. 2006. Consequences of complex signaling: predator detection of multimodal cues. **Behavioral Ecology**, 18(1): 236-240.
- ROBERTSON, J. G. M. 1986. Female choice, male strategies and the role of vocalization in the Australian frog *Uperoleia rugosa*. *Animal Behaviour*, 34: 773-784.
- RYAN, M. J.; TUTTLE, M. D.; TAFT, L. K. 1981. The costs and benefits of frog chorusing behavior. **Behavior Ecology Sociobiology**, 8: 273–278.
- RYAN, M. J. 1988. Constraints and patterns in the evolution of anuran acoustic communication. In **The Evolution of the Amphibian Auditory System**. ed. B Fritsch.
- RYBAK, F.; SUREAU, G.; AUBIN, T. 2002. Functional coupling of acoustic and chemical signals in the courtship behavior of the male *Drosophila melanogaster*. **Proceedings of the Zoological Society of London**, 269: 695–701.
- SHINE, R. 1989. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence. **Quarterly Review of Biology**, 64: 419-461.
- SMITH, C. J. & EVANS, C. S. 2008. Multimodal signaling in fowl, *Gallus gallus*. **Journal of experimental Biology**, 211: 2052-2057.
- SMITH, M. J & ROBERTS, J. D. 2003. Call structure may affect male mating success in the quacking frog *Crinia georgiana* (Anura: Myobatrachidae). **Behaviour Ecology Sociobiology**, 53: 221–226.

- SWARTZ, J. J. & WELLS, K. D. 1983. An experimental study of acoustic interference between two species of neotropical treefrogs. **Animal Behaviour**, 31: 181-190.
- THOMPSON, R. F.; SPENCER, W. A. 1966. Habituation: a model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. **Psychologic Review**, 73: 16–43.
- TOLEDO, L. F., HADDAD, C. F. B. 2005. Reproductive biology of *Scinax fuscomarginatus* (Anura, Hylidae) in southeastern Brazil. **Journal of Natural History**, 39: 3029-3037.
- TOLEDO, L. F.; ARAÚJO, O. G. S.; GUIMARÃES, L. D.; LINGNAU, R. & HADDAD, C. F. B. 2007. Visual and acoustic signaling in three species of Brazilian nocturnal tree frogs (Anura, Hylidae). **Phyllomedusa**, 6(1): 61-68.
- WAGNER, W. E, JR. 1989. Graded aggressive signals in Blanchard's cricket frog: vocal responses to opponent proximity and size. **Animal Behaviour**, 38: 1025-1038.
- WAGNER, W. E. 1992. Deceptive or honest signalling of fighting ability? A test of alternative hypotheses for the function of changes in call dominant frequency by male cricket frogs. **Animal Behaviour**, 44: 449-462.
- WELLS, K. D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. **Animal Behaviour**, 25: 66-693.
- WELLS, K. D. 2007. **The ecology and behavior of amphibians**. Univ. Chicago Press, Chicago, IL.
- WELLS, K. D & GREER, B. J. 1981. Vocal responses to conspecific calls in a neotropical hylid frog, *Hyla ebraccata*. **Copeia**, 615-624.
- WOLLERMAN, L.; WILEY, R. H. 2002. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog. **Animal Behaviour**, 63(1): 15–22.

- WOGEL, H. & POMBAL Jr., J. P. 2007. Comportamento reprodutivo e seleção sexual em *Dendropsophus bipunctatus* (Spix, 1824) (Anura, Hylidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, 47(13): 166 – 174.
- ZAINE, M. F. 1996. **Patrimônios naturais e história geológica da região de Rio Claro**, SP. Rio Claro: Câmara Municipal de Rio Claro.
- ZAR, J. 1999. **Bioestatistical analyses**. Upper Saddle River. New Jersey, Prentice Hall.
- ZINA, J. & HADDAD, C. F. B. 2006. Acoustic repertoire of *Aplastodiscus arildae* and *A. leucopygius* (Anura: Hylidae) in Serra do Japi, Brazil. **South American Journal Herpetology**, 1: 227-236.